



HAL
open science

Mécanismes, bénéfices et plasticité de l'agrégation interspécifique chez les larves de Diptères nécrophages

Quentin Fouché

► **To cite this version:**

Quentin Fouché. Mécanismes, bénéfices et plasticité de l'agrégation interspécifique chez les larves de Diptères nécrophages. Médecine humaine et pathologie. Université de Lille, 2020. Français. NNT : 2020LILUS017 . tel-03327700

HAL Id: tel-03327700

<https://theses.hal.science/tel-03327700v1>

Submitted on 27 Aug 2021

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.

Université de Lille
École Doctorale Biologie-Santé de Lille - 446
Unité de Taphonomie Médico-Légale et Anatomie - EA 7367

Thèse présentée devant l'Université de Lille en vue de l'obtention du grade de Docteur en
Physiologie, Biologie des organismes, populations, interactions

Quentin FOUCHÉ

Mécanismes, bénéfiques et plasticité de l'agrégation interspécifique chez les larves de Diptères nécrophages

Thèse dirigée par le Dr. Damien CHARABIDZÉ

Soutenue publiquement à Lille, le 27/11/2020, devant le jury d'examen :

| | |
|---|--------------------------------------|
| Pr. Emmanuel DESOUHANT (rapporteur, président) | - Univ. Claude Bernard Lyon 1 |
| Pr. Claire DETRAIN (rapporteur) | - Univ. libre de Bruxelles |
| Dr. Freddie-Jeanne RICHARD | - Univ. de Poitiers |
| Dr. Christophe LUCAS | - Univ. de Tours |
| Dr. Damien CHARABIDZÉ | - Univ. de Lille |

RÉSUMÉ

Le rassemblement de plusieurs espèces est courant en milieu naturel. Dans certaines conditions, ces agrégations interspécifiques fournissent des bénéfices supérieurs à ceux de groupes conspécifiques. Chez les mouches nécrophages (Diptera : Calliphoridae), les larves forment sur les cadavres des agrégats pouvant contenir des milliers d'individus de différentes espèces. Ces masses d'asticots facilitent l'exodigestion des tissus cadavériques et génèrent de la chaleur, accélérant la croissance des larves. Comme récemment démontré, de tels avantages pourraient être amplifiés en présence de plusieurs espèces. Ainsi, l'objectif de cette thèse a été d'étudier la valeur adaptative de l'agrégation larvaire interspécifique.

Des premières expériences ont porté sur la nature chimique des traces déposées par les larves et leur effet sur différentes espèces. Elles ont démontré que ces traces ont un effet rétentif interspécifique, proportionnel à leur concentration et d'intensité variable selon l'espèce. Cet effet est soutenu par l'acide décanoïque, un composé chimique partagé entre les espèces. Ces résultats confirment l'existence de comportements d'agrégation interspécifique chez les larves et précisent pour la première fois les mécanismes en jeu.

Dans un second temps, les coûts et bénéfices de l'agrégation entre *Lucilia sericata* et *Calliphora vicina*, deux espèces de mouches communes sur les cadavres, ont été étudiés. Le développement de larves a été suivi sur un milieu de bonne ou mauvaise qualité (viande fraîche ou décomposée). Les résultats ont montré que la présence d'une autre espèce peut générer des bénéfices lorsque les larves font face à des conditions défavorables.

Enfin, la plasticité de l'agrégation a été analysée en observant les choix de larves face à des ressources de qualité différente. En groupe conspécifique de forte densité, les larves se sont agrégées majoritairement sur la nourriture optimale (viande fraîche). En revanche, en groupe hétérospécifique, les larves ont choisi la ressource sous-optimale (viande décomposée). Si cette inversion des préférences paraît contre-intuitive, elle pourrait se révéler bénéfique en milieu naturel, notamment lorsque la compétition est forte ou lorsque la diversité spécifique est élevée.

Dans leur ensemble, les résultats de cette thèse confirment que l'agrégation interspécifique des larves de Diptères Calliphoridés peut constituer une adaptation efficace aux contraintes de l'écosystème cadavérique. En facilitant l'exodigestion et en modulant la flore microbienne des cadavres, l'agrégation larvaire modifie en effet les pressions de sélection. Selon la théorie de la construction de niche, ces bénéfices pourraient avoir favorisé la sélection des comportements d'agrégation entre espèces et leur coévolution.

ABSTRACT

Mechanisms, benefits and plasticity of interspecific aggregation in necrophagous Diptera larvae

The gathering of several species, i.e. interspecific aggregation, is frequently observed in nature. Such a behaviour can provide benefits higher than those of conspecific groups. In necrophagous flies (Diptera: Calliphoridae), larvae grow on cadavers while forming huge maggot masses including thousands of individuals from different species. These aggregations improve exodigestion of carrion flesh and generate heat, speeding up larval growth. As recently demonstrated, these effects can be enhanced when several species are present. Thus, the aim of this PhD was to study the adaptive value of interspecific larval aggregations.

First experiments investigated the nature of chemical cues left on the ground by larvae and their effect on different species. Results showed that these cues have an effect which is retentive, interspecific, proportional to cues concentration, and whose strength varies depending on the emitting species. This effect is supported by decanoic acid, a compound shared between at least two species. These results demonstrate the existence of interspecific aggregation behaviours in necrophagous maggots and reveal for the first time the underlying mechanisms.

Second, costs and benefits of aggregation between *Lucilia sericata* and *Calliphora vicina*, two fly species commonly found on carrion, were studied. The development of larvae was followed on nutritive substrates varying in quality (fresh or rotten meat). Results showed that the presence of another species can provide benefits when larvae face unfavourable conditions.

Finally, the plasticity of aggregation was analysed by observing the choices of larvae between two food spots of different quality. In conspecific groups of high density, larvae aggregated mostly on the optimal food (fresh meat). However, in heterospecific groups, larvae chose the sub-optimal spot (rotten meat). Although this preference reversal seems non-adaptive, it may be beneficial when competition is strong or species diversity is high.

Together, these results confirm that interspecific aggregation of necrophagous Diptera larvae can be an efficient adaptation to the environmental constraints faced on cadavers. By improving exodigestion and shaping carrion microbial flora, larval aggregation modifies the selective pressures. According to the niche construction theory, such benefits could favour the selection of interspecific aggregation behaviours and promote species coevolution.

REMERCIEMENTS

Ce travail de recherche a été réalisé dans l'Unité de Taphonomie Médico-Légale et Anatomie (UTML&A - EA 7367) de l'Université de Lille, à l'Institut Médico-Légal de Lille (IML). Je tiens donc à remercier Valéry Hédouin, directeur de l'UTML&A, pour m'avoir ouvert les portes de l'Unité et permis de réaliser cette thèse. Je remercie également les médecins-légistes, garçons de morgue et secrétaires de l'IML pour la qualité de leur accueil.

Je souhaite témoigner ma reconnaissance aux membres du jury, Claire Detrain, Emmanuel Desouhant, Freddie-Jeanne Richard et Christophe Lucas, pour avoir accepté et pris le temps d'évaluer mon travail. Je remercie également les membres de mon comité de suivi de thèse, Emmanuel Desouhant, Christophe Lucas et Mathieu Lihoreau, pour leurs conseils éclairés et avisés qui ont guidé ma réflexion. Christophe, merci pour ta précieuse collaboration dans la réalisation des analyses chimiques présentées dans cette thèse, ainsi que pour tes conseils et ton avis encourageant sur mon travail.

À mon directeur de thèse, Damien Charabidzé, je tiens à exprimer ma profonde et sincère gratitude, tout d'abord pour m'avoir proposé de réaliser cette thèse (et avoir surmonté de multiples péripéties administratives pour me permettre de la commencer), ensuite pour ton accompagnement indéfectible, tes conseils, tes encouragements et ton écoute empathique qui m'ont permis de garder confiance en moi pendant ces trois années de doctorat et de prendre plaisir à réaliser ce travail. Ce fut une expérience profondément enrichissante.

Je remercie vivement Cindy Aubernon et Larissa Komo, mes deux collègues doctorantes et maintenant docteures, pour avoir partagé avec moi les galères de la thèse et pour tous les bons moments passés au labo et à l'extérieur. Larissa, merci pour toutes les sorties qu'on a faites ensemble, ainsi que pour ton précieux soutien pendant les dernières semaines de rédaction.

Je tiens également à remercier les précédents membres de l'UTML&A, Julien Boulay, Pierre Marchandise, Thomas Colard, Maxime Lemoine et Erwan Le Garff, pour leur contribution à la bonne ambiance au labo, ainsi que les membres encore présents, Quentin Scanvion, Benoit Bertrand et Vadim Mesli, les stagiaires qui se sont succédés et notamment

ceux que j'ai co-encadrés, Justine Bullo, Fabio Noé et Camille Martinie.

Enfin, je tiens à témoigner mon affection à ma famille, mes parents, ma sœur, mes frères et leurs conjoints respectifs pour leur soutien permanent, leur attention, les relectures. Marion et Mirko, merci de m'avoir fait sortir régulièrement de mon antre pour partager tous ces supers moments et repas de luxe avec vous dans le Nord (merci aussi à Alix et Hugo quand ils étaient présents pour leur convivialité). Merci à tous mes oncles, tantes, cousins, cousines et grand-parents, et tout particulièrement à Aurélie, Pierre et leurs enfants Louis, Marius et Charlie pour les moments joyeux passés chez eux.

Sportivement, merci à tous mes partenaires de tennis de table du LMTT qui m'ont permis de me défouler et d'égayer ma vie à Lille.

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| RÉSUMÉ | III |
| ABSTRACT | V |
| REMERCIEMENTS | VII |
| SOMMAIRE | IX |
| INTRODUCTION | 1 |
| 0.1 L'agrégation | 1 |
| 0.1.1 Définition et diversité..... | 1 |
| 0.1.2 Mécanismes..... | 3 |
| 0.1.3 Coûts et bénéfices..... | 5 |
| <i>0.1.3.1 Modulation des risques de prédation et de parasitisme</i> | 6 |
| <i>0.1.3.2 Modification des conditions locales de l'environnement</i> | 6 |
| <i>0.1.3.3 Transfert d'informations et décisions collectives</i> | 7 |
| <i>0.1.3.4 Fourragement collectif</i> | 8 |
| <i>0.1.3.5 Transmission de pathogènes et immunité sociale</i> | 8 |
| 0.2 Les groupes hétérosécificiques | 9 |
| 0.2.1 Diversité..... | 9 |
| 0.2.2 Reconnaissance intersécificique..... | 10 |
| 0.2.3 Coûts et bénéfices..... | 12 |
| <i>0.2.3.1 Diversité des relations intersécificiques</i> | 12 |
| <i>0.2.3.2 Fonctions partagées avec les groupes consécificiques</i> | 12 |
| <i>0.2.3.3 Fonctions émergeant de l'association entre espèces</i> | 13 |
| 0.3 Les Diptères nécrophages | 14 |
| 0.3.1 L'écosystème cadavérique..... | 15 |
| <i>0.3.1.1 Le cadavre, une ressource riche mais éphémère</i> | 15 |

| | | |
|-------------------|--|-----------|
| 0.3.1.1.1 | <i>Diversité des cadavres</i> | 15 |
| 0.3.1.1.2 | <i>Processus de décomposition</i> | 16 |
| 0.3.1.1.3 | <i>Impact de la décomposition sur l'environnement</i> | 17 |
| 0.3.1.2 | <i>Contraintes environnementales abiotiques</i> | 17 |
| 0.3.1.3 | <i>Les organismes décomposeurs</i> | 18 |
| 0.3.1.3.1 | <i>Les microorganismes</i> | 18 |
| 0.3.1.3.2 | <i>Les invertébrés nécrophages</i> | 19 |
| 0.3.1.3.3 | <i>Les vertébrés charognards</i> | 20 |
| 0.3.2 | <i>Biologie des Diptères Calliphoridés</i> | 21 |
| 0.3.2.1 | <i>Diversité spécifique et répartition géographique</i> | 21 |
| 0.3.2.2 | <i>Cycle de vie</i> | 22 |
| 0.3.2.3 | <i>Anatomie</i> | 24 |
| 0.3.2.4 | <i>Poïkilothermie</i> | 24 |
| 0.3.2.5 | <i>Régime alimentaire</i> | 25 |
| 0.3.2.6 | <i>Comportement</i> | 25 |
| 0.3.2.7 | <i>Interactions avec les microorganismes</i> | 27 |
| 0.3.3 | <i>Les masses larvaires</i> | 28 |
| 0.3.3.1 | <i>Comportement d'agrégation</i> | 29 |
| 0.3.3.1.1 | <i>Vecteurs d'agrégation</i> | 29 |
| 0.3.3.1.2 | <i>Facteurs de régulation</i> | 30 |
| 0.3.3.1.3 | <i>Comportements collectifs</i> | 31 |
| 0.3.3.2 | <i>Coûts et bénéfices</i> | 31 |
| 0.3.3.3 | <i>Les agrégations interspécifiques</i> | 32 |
| 0.3.3.3.1 | <i>Observations en milieu naturel et démonstrations en laboratoire</i> | 32 |
| 0.3.3.3.2 | <i>Coûts et bénéfices</i> | 33 |
| 0.4 | Objectifs et hypothèses de la thèse | 35 |
| CHAPITRE 1 | : MÉCANISMES | 37 |
| 1.1 | Effet comportemental des traces larvaires | 37 |
| 1.1.1 | <i>Matériel et méthodes</i> | 37 |
| 1.1.1.1 | <i>Matériel biologique</i> | 37 |
| 1.1.1.2 | <i>Tests de choix binaire</i> | 38 |
| 1.1.1.3 | <i>Analyses statistiques</i> | 40 |

| | |
|---|---------------|
| 1.1.2 Résultats..... | 40 |
| 1.1.2.1 Détection des traces conspécifiques et hétérospécifiques..... | 40 |
| 1.1.2.2 Différenciation des traces en fonction de l'espèce émettrice..... | 41 |
| 1.1.2.3 Effet de la concentration chimique des traces larvaires..... | 41 |
| 1.1.3 Discussion..... | 45 |
| 1.2 Composition chimique des traces larvaires et effet des composés communs... | 49 |
| 1.2.1 Matériel et méthodes..... | 49 |
| 1.2.1.1 Matériel biologique..... | 49 |
| 1.2.1.2 Extraction des traces larvaires..... | 49 |
| 1.2.1.3 Analyses chimiques..... | 50 |
| 1.2.1.4 Tests de choix binaire..... | 51 |
| 1.2.1.5 Analyses statistiques..... | 52 |
| 1.2.2 Résultats..... | 53 |
| 1.2.2.1 Identification des composés chimiques présents dans les traces larvaires.. | 53 |
| 1.2.2.2 Effet comportemental des composés chimiques identifiés..... | 54 |
| 1.2.2.2.1 Conditions contrôles..... | 54 |
| 1.2.2.2.2 Acide décanoïque..... | 54 |
| 1.2.2.2.3 Acide pentadécanoïque..... | 54 |
| 1.2.3 Discussion..... | 59 |
| CHAPITRE 2 : COÛTS ET BÉNÉFICES..... | 63 |
| 2.1 Matériel et méthodes..... | 63 |
| 2.1.1 Matériel biologique..... | 63 |
| 2.1.2 Tests de développement..... | 63 |
| 2.1.3 Analyses statistiques..... | 64 |
| 2.2 Résultats..... | 65 |
| 2.2.1 Effet de la densité larvaire..... | 65 |
| 2.2.2 Effet de la décomposition de la viande..... | 65 |
| 2.2.3 Effet de la présence d'individus hétérospécifiques..... | 65 |
| 2.3 Discussion..... | 69 |

| | |
|---|---------|
| CHAPITRE 3 : PLASTICITÉ | 73 |
| 3.1 Matériel et méthodes..... | 73 |
| 3.1.1 <i>Matériel biologique</i> | 73 |
| 3.1.2 <i>Tests de choix binaire</i> | 73 |
| 3.1.3 <i>Analyses statistiques</i> | 75 |
| 3.2 Résultats..... | 75 |
| 3.2.1 <i>Préférences individuelles en l'absence de congénères</i> | 75 |
| 3.2.2 <i>Dynamiques collectives sur 48 h d'expérience</i> | 76 |
| 3.2.3 <i>Effet de la densité larvaire</i> | 76 |
| 3.2.4 <i>Effet de la présence d'individus hétérosécifiques</i> | 77 |
| 3.3 Discussion..... | 83 |
| DISCUSSION | 87 |
| 4.1 Valeur adaptative de l'agrégation larvaire intersécifique | 87 |
| 4.1.1 Existence de vecteurs d'agrégation intersécifique..... | 87 |
| 4.1.2 Bénéfices de l'agrégation intersécifique sur un milieu décomposé..... | 88 |
| 4.1.3 Modification des comportements collectifs en groupes hétérosécifiques..... | 89 |
| 4.1.4 Conditions propices à l'agrégation intersécifique et ses bénéfices..... | 90 |
| 4.2 L'agrégation larvaire expliquée par la construction de niche | 91 |
| 4.2.1 La théorie de la construction de niche..... | 91 |
| 4.2.2 Mécanismes de la construction de niche..... | 92 |
| 4.2.3 Conditions favorisant des conséquences évolutives..... | 93 |
| 4.2.4 Processus évolutifs causés par la construction de niche..... | 95 |
| 4.3 Autres facteurs favorables à l'évolution de l'agrégation larvaire intersécifique | 97 |
| 4.3.1 La proximité phylogénétique..... | 97 |
| 4.3.2 Les contraintes de l'écosystème cadavérique..... | 98 |
| CONCLUSION | 101 |

| | |
|---|-----|
| BIBLIOGRAPHIE | 103 |
| ANNEXE 1 : Données supplémentaires du chapitre 1, partie 1.1 | 129 |
| Expériences contrôles..... | 129 |
| Vérification de l'efficacité du nettoyage des larves..... | 132 |
| Analyses additionnelles..... | 133 |
| ANNEXES 2 et 3 : Publications | 137 |

INTRODUCTION

Les travaux présentés dans cette thèse portent sur l'agrégation entre espèces animales, et explorent le modèle des larves de Diptères nécrophages. Cette introduction décrit dans un premier temps les différents types d'agrégation, les mécanismes permettant la formation d'un groupe et les principaux coûts et bénéfices que ces groupes génèrent. La deuxième partie se focalise sur les groupes hétérospécifiques (i.e. composés de plusieurs espèces) et détaille les caractéristiques qui les distinguent des groupes conspécifiques. La troisième partie décrit la biologie et l'écologie des Diptères nécrophages, en présentant d'abord l'environnement dans lequel ils vivent (l'écosystème cadavérique), la biologie des Diptères Calliphoridés (l'une des premières familles de mouches à coloniser les cadavres) et enfin les caractéristiques connues de l'agrégation intra- et interspécifique des larves Calliphoridés. Cette introduction se termine par l'énoncé des hypothèses de travail et des expériences réalisées, dont les résultats sont détaillés dans les trois chapitres suivants.

0.1 L'agrégation

0.1.1 Définition et diversité

Chez la grande majorité des espèces animales, les individus interagissent entre eux et se rencontrent au moins une fois au cours de leur vie. La nature et l'intensité de ces interactions définissent leur niveau de socialité (Wilson 1971, 2000). Chez les espèces dites solitaires, la rencontre entre les individus a lieu uniquement au moment de l'accouplement et à la naissance des jeunes. A l'inverse, chez d'autres espèces dites eusociales, les individus

passent l'intégralité de leur vie ensemble, formant des sociétés pouvant se maintenir sur plusieurs générations. Entre ces deux extrêmes, il existe une multitude de formes de socialité (Wilson 1971, 2000, Costa & Fitzgerald 1996). La forme la plus basique est le grégarisme, qui peut être défini comme la tendance d'individus à se regrouper au cours de leur vie sous l'effet d'inter-attractions (Wilson 1971, Costa & Fitzgerald 1996). Quel que soit leur niveau de socialité, les animaux sont amenés à former des groupes au cours de leur vie, dont la taille peut aller de quelques individus à plusieurs centaines de milliers (Krause & Ruxton 2002). L'agrégation désigne la formation de ces groupes, ainsi que la structure spatiale qui en résulte (Parrish & Hamner 1997, Parrish & Edelstein-Keshet 1999, Krause & Ruxton 2002).

Deux types d'agrégations peuvent être distingués : les agrégations passives, ou non-sociales, et les agrégations actives, réalisées uniquement par les espèces dites sociales (Danchin & Wagner 1997, Parrish & Edelstein-Keshet 1999). Dans le cas des agrégations passives, les groupes d'animaux se forment sous l'effet d'hétérogénéités environnementales qui vont attirer les individus ou les contraindre à se retrouver au même endroit (ex : agrégation d'insectes nocturnes autour d'une source de lumière, Owens & Lewis 2018 ; agrégation de méduses sous l'effet des vents et courants marins, Hamner & Schneider 1986). Ces agrégations se produisent sans que les individus s'attirent mutuellement. A l'inverse, les agrégations sont dites actives lorsque les animaux sont directement attirés les uns vers les autres (Danchin & Wagner 1997, Parrish & Edelstein-Keshet 1999). Ces attractions sont induites par des stimuli produits par les congénères, qui sont soit des indices, c'est-à-dire des stimuli émis passivement (ex : empreintes de pas), soit des signaux de communication, c'est-à-dire des stimuli émis intentionnellement pour induire une réponse spécifique chez le récepteur (ex : phéromones ; Laidre & Johnstone 2013).

En milieu naturel, les agrégations passives et actives peuvent prendre de multiples formes selon l'espèce, le stade de développement et les conditions de l'environnement (Parrish & Hamner 1997, Parrish & Edelstein-Keshet 1999). Le nombre d'individus concernés dépend de caractéristiques intrinsèques à l'espèce comme de l'environnement (ex : taille de la ressource). La proximité physique entre individus peut varier du contact physique direct à des distances inter-individuelles de plusieurs mètres. Les agrégats diffèrent aussi dans la fréquence des entrées et sorties des individus. Chez les chenilles grégaires, les groupes sont souvent composés des mêmes individus (Despland 2013), tandis que des changements continus sont observés dans la plupart des agrégations passives. Par ailleurs, la stabilité des agrégations peut varier à la fois dans l'espace (ex : des mammifères

s'agrégant invariablement autour de la même source d'eau, des bancs de poissons se déplaçant sans arrêt) et dans le temps (Aurelie et al. 2008). Enfin, les agrégats peuvent contenir des individus d'une seule espèce comme de plusieurs espèces différentes (cf. section 0.2), de même âge ou de différentes générations, et de stades de développement identiques ou différents (Parrish & Hamner 1997, Parrish & Edelstein-Keshet 1999).

Les agrégations actives sont observées chez de nombreux vertébrés et invertébrés (Parrish & Edelstein-Keshet 1999, Krause & Ruxton 2002). Chez ces derniers, les espèces les plus étudiées sont les insectes eusociaux (ex : fourmis, guêpes, abeilles, termites ; Wilson 1971). Bien que moins connues, de nombreuses autres espèces expriment également un comportement d'agrégation (Costa 2006). C'est le cas des blattes (Lihoreau et al. 2012), de certaines chenilles (Despland 2013), des cloportes (Broly et al. 2013), des drosophiles (Wertheim 2005) et des larves de Diptères nécrophages (Rivers et al. 2011). Pour mieux comprendre les mécanismes de formation et les fonctions des agrégats, l'étude d'espèces grégaires présente un intérêt majeur : elle permet d'identifier les mécanismes élémentaires par lesquels les animaux forment des groupes, et les bénéfices de ces comportements. Ces connaissances sont nécessaires pour comprendre comment des formes de socialité plus élaborées se sont développées au cours de l'évolution (Deneubourg & Goss 1989, Parrish & Edelstein-Keshet 1999, Jeanson et al. 2012).

0.1.2 Mécanismes

Les agrégations passives sont le résultat d'une simple somme de comportements individuels, chaque individu se comportant indépendamment de la présence des autres (ex : attraction vers une source de lumière). La taille du groupe varie ainsi de manière linéaire, en fonction de l'intensité de la source attractive (Danchin & Wagner 1997, Parrish & Edelstein-Keshet 1999).

Lorsque les agrégations sont actives, la taille du groupe est modulée en fonction des interactions sociales entre les individus. En général, l'agrégation active suit un processus d'auto-organisation, c'est-à-dire l'émergence d'une structure collective suite à l'amplification d'interactions locales (Camazine et al. 2003, Sumpter 2006, 2010). Les interactions entre quelques individus induisent la formation d'un petit groupe, qui va exercer une attraction plus

forte que des individus isolés (rétroaction positive) et croître progressivement en taille. L'interaction sociale à la base de l'agrégation (ici l'attraction entre individus physiquement proches) est ainsi amplifiée avec l'augmentation de la taille du groupe (Camazine et al. 2003, Sumpter 2006). L'attraction inter-individuelle est généralement médiée par des stimuli de longue portée (ex : phéromones volatiles, signaux visuels). De nombreux insectes produisent en effet des phéromones d'agrégation (Wertheim et al. 2005). Les stimuli de courte portée (ex : phéromones non-volatiles, contacts entre individus) jouent plutôt un rôle rétentif, renforçant la cohésion du groupe une fois celui-ci formé (Deneubourg et al. 2002, Lihoreau et al. 2010). Les stimuli attractifs ou rétentifs qui induisent et maintiennent l'agrégation seront ici appelés des vecteurs d'agrégation (Boulay et al. 2019).

Chez certaines espèces grégaires, les agrégations actives induisent l'émergence de comportements collectifs spécifiques, résultant eux aussi de phénomènes d'auto-organisation (Camazine et al. 2003, Sumpter 2010). Par exemple, les poissons formant un banc coordonnent leurs déplacements avec ceux de leurs voisins les plus proches, entraînant différentes configurations spatiales telles que la rotation du groupe autour d'un espace vide (Deneubourg & Goss 1989). Un autre exemple est retrouvé chez les Diptères : lors de leur alimentation, les larves se positionnent la tête orientée vers le substrat nutritif en se collant les unes aux autres, de sorte à former un amas compact relativement immobile (Dombrovski et al. 2017). Un alignement est aussi observé chez les criquets migrants (Buhl et al. 2006). Au stade nymphal, ces insectes sont connus pour créer des bandes qui migrent d'un espace à un autre à la recherche de nourriture et peuvent s'étendre sur plusieurs kilomètres. Leur migration n'apparaît toutefois que lorsque le groupe atteint un quorum (i.e. une taille critique) : en-dessous de celui-ci, les criquets se déplacent de manière désordonnée et le groupe reste stationnaire. Lorsque le quorum est dépassé, les changements de direction des criquets se réduisent, leurs déplacements s'alignent et le groupe entier finit par bouger dans une même direction (Buhl et al. 2006).

Le départ d'individus d'un groupe peut être déclenché par différents stimuli perturbateurs (ex : lumière, Laurent-Salazar et al. 2013 ; vibrations, Cividini & Montesanto 2018 ; odeurs répulsives, Altshuler et al. 2005, Ramdya et al. 2015). Le comportement de ces individus peut ensuite se propager aux individus voisins quand bien même ceux-ci n'ont pas perçu le stimulus aversif, puis, par amplification, à l'ensemble du groupe (Ramdya et al. 2015). Dans le cas d'agrégations passives, la dislocation du groupe se fait généralement par le départ spontané des individus, chacun répondant individuellement à l'élément perturbateur.

0.1.3 Coûts et bénéfices

L'agrégation entraîne une forte augmentation de la densité des individus dans l'espace et induit des conséquences sur leur écologie. En général, ces conséquences sont bénéfiques pour la fitness des individus (i.e. leur succès reproducteur) en-dessous d'une certaine taille de groupe, et deviennent délétères au-delà. Ce lien entre densité et fitness est connu sous le nom d'effet Allee, qui décrit une relation positive entre le taux de croissance d'une population et sa taille (Figure 1 ; Courchamp et al. 2008). Un effet Allee peut se manifester à la fois pour des groupes de petites tailles mais denses et pour des groupes de grandes tailles mais dont les individus sont éparpillés. En fonction de la taille du groupe, sa densité, son environnement et l'écologie des espèces concernées, les mécanismes à l'origine de l'effet Allee peuvent fortement varier (Parrish & Edelstein-Keshet 1999, Krause & Ruxton 2002, Courchamp et al. 2008). Les sections suivantes illustrent les principaux coûts et bénéfices liés au groupe (pour une liste exhaustive, se référer à Krause & Ruxton 2002).

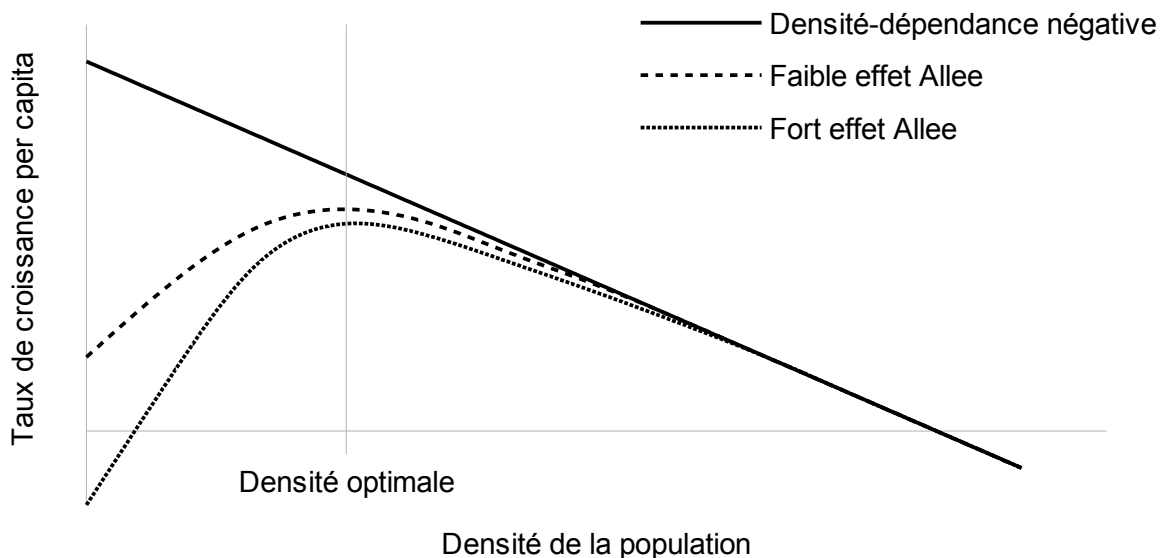


Figure 1. Relation entre le taux de croissance par individu et la densité de population selon une densité-dépendance négative sans effet Allee (ligne continue), un effet Allee de faible intensité (tirets) et un effet Allee de forte intensité (pointillés). En présence d'un effet Allee, le taux de croissance augmente jusqu'à une densité optimale, à laquelle les bénéfices sont maximisés. Au-delà, les coûts deviennent prédominants, conduisant à une diminution du taux de croissance. Dans le cas d'un fort effet Allee, le taux de croissance n'est positif qu'à partir d'une densité minimum : en-dessous, les individus ne peuvent survivre et la population tend vers l'extinction. D'après Courchamp et al. (2008).

0.1.3.1 Modulation des risques de prédation et de parasitisme

Le bénéfice le plus communément attribué à l'agrégation est la diminution des risques de prédation et de parasitisme (Parrish & Edelstein-Keshet 1999, Krause & Ruxton 2002). Chez un certain nombre d'espèces, cette diminution est induite par des comportements de groupe spécifiques. Chez certains corvidés par exemple, les membres d'un groupe attaqué par un rapace vont le harceler simultanément jusqu'à ce qu'il s'enfuit (Pettifor 1990). Plus simplement, l'augmentation de densité des individus peut à elle seule suffire à limiter les pressions de prédation et de parasitisme. Le groupe induit un effet de dilution, par lequel la proximité d'un individu donné avec ses voisins fait qu'il aura moins de chances d'être attaqué par des prédateurs (ex : Codella & Raffa 1995, Dittmann & Schausberger 2017) ou des parasitoïdes (ex : Rifkin et al. 2012 ; Rivers et al. 2012) que s'il était isolé. Le grand nombre d'individus peut également provoquer une confusion chez les prédateurs, qui vont avoir plus de difficultés à se focaliser sur un individu en particulier (effet de confusion). De plus, en se regroupant, les individus associent leurs capacités de détection des prédateurs et ont ainsi plus de chance d'en percevoir un avant qu'il n'attaque (effet de vigilance ; Krause & Ruxton 2002). Ces avantages liés au groupe sont toutefois contrebalancés par une augmentation du risque d'attirer les prédateurs et parasitoïdes avec la taille du groupe (Ioannou & Krause 2008, Ioannou et al. 2011).

0.1.3.2 Modification des conditions locales de l'environnement

Lorsque des animaux se rassemblent, leur environnement subit des changements physico-chimiques qui peuvent impacter en retour les individus agrégés. Ces changements font référence aux espèces dites ingénieuses et à la construction de niche (détaillée dans la discussion générale ; Jones et al. 1997, Odling-Smee et al. 2003). Chez les espèces qui se regroupent pour se déplacer, la répartition spatiale des individus peut permettre de limiter les dépenses énergétiques. C'est le cas des oiseaux adoptant une formation en V (Weimerskirch et al. 2001) ou des poissons se déplaçant en bancs (Weihs 1973) : ces formations améliorent l'aéro- ou l'hydrodynamisme en limitant les frictions avec le milieu. Certains groupes produisent et/ou permettent de conserver de la chaleur (ex : manchots empereurs, Gilbert et al. 2006 ; larves de Diptères nécrophages, Charabidze et al. 2011), protégeant ainsi les individus contre les variations de température du milieu. Chez les cloportes, se regrouper permet de limiter la dessiccation en créant un environnement local plus humide (Broly et al. 2014). L'effet du groupe peut aussi porter sur le milieu nutritif : les

larves de Diptères nécrophages liquéfient les tissus cadavériques par l'action des crochets buccaux et la sécrétion d'enzymes digestives, facilitant l'assimilation de la nourriture. Cet effet est amplifié lorsque les larves s'alimentent en groupe (Scanvion et al. 2018). Les effets de la modification du milieu peuvent toutefois devenir délétères lorsque les individus sont en surpopulation, par exemple à cause d'un excès de chaleur induisant un stress thermique (Rivers et al. 2010) ou de l'accumulation de déjections qui deviennent toxiques (Henry et al. 2020).

0.1.3.3 Transfert d'informations et décisions collectives

L'agrégation accélère le transfert d'informations entre individus (Couzin et al. 2005, Sumpter 2006, Jeanson et al. 2012). Cette rapidité de transfert est due à la proximité spatiale des individus et suit un processus auto-organisé (Couzin et al. 2005, Sumpter 2006, Jeanson et al. 2012). Lorsque certains individus détectent une ressource, la modification de leur comportement (information publique) va être perçue par leurs voisins plus rapidement que si ceux-ci devaient percevoir eux-mêmes la ressource (information privée ; Giraldeau & Caraco 2000). Ces individus vont à leur tour changer de comportement, et cette réponse sera amplifiée à l'échelle du groupe entier (Couzin et al. 2005, Sumpter 2006, Jeanson et al. 2012).

Ce mécanisme auto-organisé peut conduire à des prises de décision collectives (Conradt & Roper 2005, Couzin et al. 2005, Couzin 2009, Jeanson et al. 2012). Les décisions collectives correspondent à la sélection d'une même ressource par la majorité des membres d'un groupe sous l'effet d'inter-attractions. Elles sont souvent conditionnées à un seuil, c'est-à-dire un nombre ou une densité d'individus minimum (i.e. un quorum ; Sumpter & Stephen 2009). Ce mécanisme a pour avantage de limiter le risque de choix d'une ressource sous-optimale. En effet, en raison des variabilités inter-individuelles dans la capacité à détecter et différencier les meilleures ressources, certains individus peuvent manifester une préférence pour une ressource de mauvaise qualité. Cependant, si leur nombre reste inférieur au quorum, leur comportement n'influencera pas la totalité du groupe (ex : Ward et al. 2008). Les décisions collectives peuvent ainsi permettre d'optimiser la vitesse et la précision des choix individuels (Sumpter & Stephen 2009, Jeanson et al. 2012, Pelé & Sueur 2013). Les décisions collectives ont été abondamment étudiées chez les arthropodes tels que les fourmis (Deneubourg et al. 2002), les abeilles (Szopek et al. 2013), les blattes (Amé et al. 2006), les chenilles grégaires (Dussutour et al. 2008), les cloportes

(Broly et al. 2012), les drosophiles (Lihoreau et al. 2016) et plus récemment les larves de Diptères nécrophages (Boulay et al. 2016).

0.1.3.4 Fourragement collectif

La présence de congénères peut parfois apporter une aide considérable pour extraire de la nourriture d'un substrat ou capturer des proies, comme c'est le cas chez les épaulards (Baird & Dill 1996). Comme prédit par l'effet Allee, cette augmentation des bénéfices s'arrête à partir d'une taille de groupe critique ; au-delà, les bénéfices conférés par le groupe sont contrebalancés par la compétition pour la nourriture (Giraldeau & Caraco 2000, Courchamp et al. 2008).

De nombreuses théories ont été formulées pour prédire la taille de groupe optimale à laquelle les bénéfices sont maximisés. La plus connue est la théorie de la Distribution Libre Idéale (Fretwell & Lucas 1970). Cette théorie prédit la répartition d'individus sur plusieurs ressources alimentaires en fonction de la taille de la ressource, sa qualité, du nombre d'individus dans la population et des différences de compétitivité entre eux. Elle ne s'applique toutefois que dans les cas où le groupe induit de la compétition sans avantage compensatoire (situation d'économie dispersive). Lorsque le groupe génère un effet Allee (situation d'économie agrégative), il est attendu que les individus s'agrègent jusqu'à ce qu'il ne soit plus avantageux pour un nouvel individu de rejoindre le groupe (Giraldeau & Caraco 2000). La prédiction de la taille de groupe dépend aussi de la variabilité inter-individuelle de comportement dans le groupe. Certains individus peuvent participer activement à la recherche de nourriture, quand d'autres y contribuent peu voire pas du tout mais bénéficient quand même des avantages fournis par les autres. Les conséquences de cette variabilité peuvent être modélisées par les théories des jeux producteurs/chapardeurs. Ces théories permettent notamment d'estimer la proportion attendue des uns par rapport aux autres à laquelle un changement de stratégie n'apporte plus aucun bénéfice (Giraldeau & Caraco 2000).

0.1.3.5 Transmission de pathogènes et immunité sociale

La dynamique de transmission d'organismes pathogènes (ex : parasites, virus, bactéries) peut être affectée par l'agrégation. En général, l'augmentation de la densité

d'individus dans l'espace augmente les risques de transmission de pathogènes dans la population (Rifkin et al. 2012). Ces risques sont accentués lorsque les individus sont génétiquement proches (Meunier 2015). Cependant, certaines espèces expriment des comportements sociaux qui permettent de limiter ce risque de transmission jusqu'à rendre l'immunité des individus plus performante que si ceux-ci étaient spatialement isolés : cette défense collective contre les pathogènes est appelée immunité sociale (Cremer et al. 2007, Meunier 2015). Les comportements responsables de l'immunité sociale permettent de limiter l'arrivée des pathogènes dans le lieu où se trouve le groupe (ex : choisir de ne pas se reproduire sur des ressources contaminées ; Rozen et al. 2008), de freiner l'installation des pathogènes dans l'habitat (ex : sécréter des composés antibactériens ; Hughes et al. 2002) et/ou de limiter la transmission des pathogènes entre les membres du groupe (ex : exprimer un comportement d'allogrooming, permettant de retirer les parasites externes des congénères ; Hughes et al. 2002 ; Boos et al. 2014 ; Meunier 2015). Bien que l'expression de la plupart de ces comportements ne nécessite pas que les individus soient groupés, les bénéfices qu'ils génèrent peuvent être amplifiés dans des groupes de grande taille (Meunier 2015).

0.2 Les groupes hétérospécifiques

0.2.1 Diversité

La plupart des études qui se sont intéressées aux agrégations animales se sont focalisées sur celles se produisant entre individus d'une même espèce. Toutefois, les agrégats peuvent également rassembler des espèces différentes, constituant ainsi des groupes hétérospécifiques (Goodale et al. 2017, 2020, Boulay et al. 2019). De tels groupes ont été surtout étudiés chez les vertébrés (poissons : Lukoschek & McCormick 2000 ; mammifères : Stensland et al. 2003 ; oiseaux : Terborgh 1990, Sridhar et al. 2009) mais sont aussi observés chez de nombreux arthropodes (Boulay et al. 2019). Ces groupes peuvent être composés d'espèces étroitement apparentées (ex : chez de nombreux oiseaux et

arthropodes ; Sridhar et al. 2012, Boulay et al. 2019) tout comme d'espèces complètement différentes (ex : calaos et mangoustes, Rasa 1983 ; oiseaux de mer, dauphins et thons, Au & Pitman 1986). Le nombre d'espèces peut varier de deux à plus de 70 dans certaines volées d'oiseaux (Munn 1985, Goodale et al. 2020).

Dans les groupes hétérospécifiques, les individus doivent faire face à une compétition non seulement entre congénères, mais également avec les autres espèces, cette dernière pouvant à terme entraîner l'élimination totale d'une ou plusieurs espèces dans le groupe (Boulay et al. 2019). Cependant, les coûts de cette double compétition peuvent être compensés par des bénéfices complémentaires liés à la présence des autres espèces (détaillés dans la section 0.2.3).

0.2.2 Reconnaissance interspécifique

De même que les agrégations intraspécifiques, les agrégations entre espèces peuvent être divisées en deux catégories : les agrégations passives et les agrégations actives. L'agrégation passive suit les mêmes mécanismes quel que soit le nombre d'espèces impliquées, celles-ci se tolérant mutuellement. En revanche, l'agrégation active interspécifique nécessite qu'au moins une espèce soit capable de reconnaître non seulement ses congénères, mais également les individus d'une ou plusieurs autres espèces. Cette reconnaissance peut être unidirectionnelle (ex : une espèce leader suivie par d'autres espèces) ou multidirectionnelle (attraction mutuelle ; Goodale et al. 2017, Boulay et al. 2019).

Reconnaître une autre espèce implique de posséder des capacités de perception et d'intégration des stimuli produits par celle-ci et d'y réagir spécifiquement. Le développement de telles capacités peut être relativement coûteux lorsque les signaux échangés dans la communication avec les congénères diffèrent fortement entre les espèces (Goodale et al. 2017). Ce coût est plus faible quand les espèces sont phylogénétiquement et écologiquement proches (Goodale et al. 2020). Dans certains cas, la vie en groupe peut induire une homogénéisation des stimuli permettant la reconnaissance entre espèces (ex : la signature chimique de certaines espèces de termites initialement distinctes converge progressivement lorsqu'elles sont élevées en communauté ; Vauchot et al. 1997). Chez

certaines oiseaux, une espèce peut imiter le chant d'une autre, facilitant la reconnaissance par cette dernière (Goodale & Kotagama 2006).

La reconnaissance interspécifique correspond à une communication au sens large, i.e. un transfert d'information entre un individu émetteur et un individu receveur (Bradbury & Verhencamp 2011 ; voir Rendall et al. 2009 et Ruxton & Schaefer 2011 pour des définitions plus précises de la communication). Cette information constitue un signal de communication interspécifique lorsque son émission est intentionnelle (i.e. lorsqu'elle est émise dans le but d'induire un changement comportemental chez l'espèce réceptrice ; Goodale et al. 2017). Une telle intentionnalité est généralement difficile à mettre en évidence. Des éléments suggérant une communication interspécifique comprennent (1) une émission active des signaux en présence uniquement d'individus hétérospécifiques (ex : les oiseaux de la famille des Indicatoridés se mettent à chanter en présence d'humains et les guident jusqu'à l'emplacement de ruches sauvages ; Isack & Reyer 1989), (2) une émission active ne conférant d'avantages que pour les individus hétérospécifiques (ex : dans des groupes associant des calaos et des mangoustes, les calaos peuvent émettre des cris d'alarme en présence de rapaces prédatant uniquement les mangoustes ; Rasa 1983), et (3) une modification des signaux émis facilitant leur perception par l'espèce réceptrice (ex : imitation vocale chez les drongos, Goodale & Kotagama 2006). Selon l'effet de la perception du signal chez l'espèce réceptrice, les signaux de communication sont catégorisés en signaux honnêtes (effet bénéfique ; cf. exemples précédents) ou trompeurs (effet délétère ; ex : émission d'un cri d'alarme en l'absence de prédateurs par des drongos en groupe hétérospécifique, causant la fuite des autres espèces d'oiseaux et un plus grand accès à la nourriture pour les drongos ; Flower 2011).

La reconnaissance interspécifique n'implique pas nécessairement un échange de signaux : une espèce peut s'agréger avec une autre en répondant simplement à des indices de sa présence ("eavesdropping"), produits par inadvertance ou dans le cadre d'une communication avec des congénères (Goodale et al. 2017). Chez les hérons par exemple, la simple présence visuelle d'aigrettes neigeuses (simulée expérimentalement par des modèles factices) exerce une attraction sur les individus d'autres espèces, dont le succès du fourragement augmente en s'agrégeant avec les aigrettes (Caldwell 1981).

0.2.3 Coûts et bénéfices

0.2.3.1 Diversité des relations interspécifiques

Différents types de relations entre espèces existent en milieu naturel (Bronstein 1994, 2009). Lorsqu'une espèce fournit un bénéfice pour une autre, cette dernière peut apporter en retour un bénéfice (mutualisme), un effet neutre (commensalisme, ou facilitation écologique) ou un effet négatif (prédation ou parasitisme). Une espèce peut aussi avoir un effet négatif sur une autre sans rien recevoir (amensalisme), ou en recevant elle-même un coût (compétition). Dans les groupes hétérospécifiques, les relations entre espèces peuvent varier d'un type à un autre selon les conditions de l'environnement, le nombre d'individus, l'abondance relative de chaque espèce ou encore les différences entre les niches occupées par chaque espèce (Boulay et al. 2019, Goodale et al. 2020). Les sections suivantes présentent les fonctions adaptatives des groupes hétérospécifiques selon la classification proposée par Goodale et al. (2020). Cette classification distingue les bénéfices supplémentaires (fonctions partagées avec les groupes conspécifiques, cf. section 0.2.3.2) des bénéfices complémentaires (fonctions émergeant de l'association entre espèces, cf. section 0.2.3.3).

0.2.3.2 Fonctions partagées avec les groupes conspécifiques

Plus le phénotype des individus (morphologie, physiologie, comportement) est similaire entre les espèces, plus les bénéfices supplémentaires que leur association va générer seront semblables à ceux des agrégations intraspécifiques (Goodale et al. 2020). L'identité de chaque espèce n'a alors que peu d'influence sur les bénéfices reçus : la présence d'individus hétérospécifiques est équivalente à une augmentation du nombre de congénères (Goodale et al. 2020). De tels groupes sont observés par exemple chez certaines espèces de poissons comme les poissons-perroquets et les poissons-chirurgiens (Alevizon 1976). Les individus de ces espèces ont une taille et une couleur très similaires, ce qui renforce l'effet de confusion du groupe en empêchant les prédateurs de pouvoir se focaliser sur un individu différent des autres (Alevizon 1976, Goodale et al. 2020).

Des agrégations entre espèces apparentées sont retrouvées dans des communautés d'oiseaux partout dans le monde (Sridhar et al. 2012) ainsi que chez de nombreux

arthropodes comme les cloportes (Broly et al. 2016), les chrysomèles (Tan et al. 2017), les coccinelles (Lee 1980), les criquets (Niassy et al. 1999) ou encore les larves de Diptères nécrophages (Komo et al. 2019). Un avantage de ce type d'agrégation vient de la similarité écologique entre les espèces, qui partagent généralement les mêmes prédateurs et les mêmes ressources. Du fait de cette similarité, le comportement des espèces partenaires fournit une information pertinente pour chacune d'elles (ex : le cri d'alarme d'une espèce sera d'autant plus utile pour une autre que les prédateurs dont il signale l'arrivée sont communs aux deux espèces ; Magrath et al. 2015, Sridhar & Guttal 2018). Par ailleurs, de par leur ressemblance morphologique, les individus ont plus de chances de fourrager de la même manière et à la même vitesse et peuvent donc maintenir la cohésion du groupe sans nécessité d'adapter leur comportement à celui des autres espèces (Sridhar & Guttal 2018, Goodale et al. 2020). En contrepartie, la ressemblance entre espèces et le chevauchement de leurs niches écologiques augmentent le risque de coûts liés à la compétition (Goodale et al. 2020).

0.2.3.3 Fonctions émergeant de l'association entre espèces

Lorsque les espèces ont des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales différentes, leur association peut leur permettre de bénéficier de capacités qui leur font défaut (Goodale et al. 2017, 2020, Boulay et al. 2019). Ces bénéfices dits complémentaires sont alors propres à l'agrégation interspécifique : ils ne peuvent être atteints en groupe conspécifique. Chez la majorité des espèces étudiées, ces avantages se classent en deux catégories : la limitation des risques de prédation et la facilitation du fourragement (Goodale et al. 2020).

Un bon exemple de complémentarité des bénéfices est celui de l'association mutualiste entre des mangoustes et des calaos dans les régions désertiques du Kenya (Rasa 1983). Ces espèces ont un régime de proies très similaire (principalement constitué d'arthropodes). Lors du fourragement, les mangoustes creusent le sol et exposent les insectes à l'air libre, les rendant accessibles pour les calaos qui ne sont pas capables de les débusquer autrement. En retour, les calaos jouent un rôle de sentinelle pour les mangoustes en signalant la présence de prédateurs par des cris d'alarme, y compris envers des prédateurs qui n'attaquent que les mangoustes (Rasa 1983). Les mangoustes bénéficient ainsi d'une plus grande protection contre les prédateurs et peuvent consacrer plus de temps au fourragement, tandis que les calaos bénéficient d'un accès facilité à la nourriture.

Un échange entre bénéfiques anti-prédateurs et facilitant le fourragement est supposé exister dans de nombreux groupes hétérospécifiques d'oiseaux (Sridhar et al. 2014). Dans le cas de la défense anti-prédateur, outre le rôle de sentinelle, les espèces peuvent tirer profit des groupes hétérospécifiques par le comportement de harcèlement voire d'agression physique que d'autres vont exprimer envers les prédateurs (Goodale et al. 2020). Dans le cas du fourragement, des espèces peuvent disperser des proies et les rendre accessibles pour d'autres comme dans le cas des mangoustes, associer leurs techniques de chasse (ex : regroupements entre morues et anguilles ; Bshary et al. 2006) ou encore faciliter la découverte de nourriture (ex : découverte de carcasses par des rapaces grâce à la présence de corvidés sur celles-ci ; Orr et al. 2019). Certaines espèces peuvent fournir plusieurs bénéfices complémentaires simultanément (ex : la mésange bicolore vocalisant à la fois lors de la découverte de ressource et en présence de prédateurs ; Goodale et al. 2020). Toutefois, le bénéfice qu'une espèce va recevoir d'une autre peut être altéré selon la propension de cette dernière à duper les autres, par exemple en émettant des signaux trompeurs (voir l'exemple des drongos en section 0.2.2 ; Goodale et al. 2020).

0.3 Les Diptères nécrophages

Le présent travail de recherche s'intéresse aux agrégations animales interspécifiques, et plus précisément aux agrégations se produisant dans des milieux soumis à de fortes contraintes environnementales abiotiques et à une intense compétition. De telles conditions sont retrouvées sur les cadavres d'animaux. Les cadavres constituent en effet des îlots d'une ressource abondante mais éphémère. Ils sont exploités par des organismes de toutes sortes, de la bactérie aux grands mammifères en passant par de nombreuses espèces d'arthropodes. Parmi elles, les larves de Diptères nécrophages de la famille des Calliphoridae forment couramment des agrégations interspécifiques. Cette troisième partie de l'introduction détaille les caractéristiques de l'écosystème cadavérique, la biologie des Diptères Calliphoridae et l'état des connaissances actuelles sur les agrégations larvaires intra- et interspécifiques.

0.3.1 L'écosystème cadavérique

0.3.1.1 Le cadavre, une ressource riche mais éphémère

0.3.1.1.1 Diversité des cadavres

Les cadavres animaux passent par un processus de décomposition qui entraîne, à terme, leur disparition complète ou partielle (Figure 2 ; Amendt et al. 2010, Benbow et al. 2015). Ce processus concerne toutes les espèces du règne animal : les cadavres animaux prennent ainsi une infinité de formes variant en taille, en masse et en composition chimique (Carter et al. 2007, Benbow et al. 2015). Quelle que soit leur nature, la décomposition des cadavres comprend trois principales étapes : (1) l'autolyse, (2) la putréfaction et (3) la désintégration complète ou la squelettisation (Benbow et al. 2015). Cinq principaux stades de décomposition peuvent également être distingués selon l'aspect extérieur du cadavre : (1) le stade frais ("fresh stage"), le stade de gonflement ("bloated stage"), le stade de décomposition active ("active decay"), le stade de décomposition avancée ("advanced decay" ou "postdecay") et le stade sec ("dry/skeletal/remains stage" ; Payne 1965, Tullis & Goff 1987, Carter et al. 2007, Amendt et al. 2010).



Figure 2. Cadavre de cochon en stade de décomposition active (vue de face ; photo prise 4 jours après la mort). La tête et l'abdomen servent de substrat nutritif à de nombreuses larves de Diptères Calliphoridés.

0.3.1.1.2 Processus de décomposition

La mort d'un animal peut être provoquée soit par l'histolyse (i.e. la dissolution des tissus organiques), soit par l'accumulation dans le corps de substances étrangères qui ne sont pas compatibles avec les processus vitaux (Benbow et al. 2015). Ces deux mécanismes peuvent survenir avec l'âge ou à cause d'une maladie (mort naturelle), ou bien sous l'effet de causes extérieures telles qu'un accident, un combat avec un congénère ou une attaque de prédateurs (Benbow et al. 2015). Au moment de la mort, les processus physiologiques s'arrêtent : le corps devient alors une masse inerte et la source de nutriments pour une multitude d'organismes. Les premiers effets observables de la mort ("fresh stage") sont d'abord un relâchement des muscles, suivi peu après par la rigidité cadavérique (contraction temporaire des muscles) et les lividités cadavériques (rougissement et noircissement de la peau à certains endroits du corps suite à l'arrêt de la circulation du sang ; Amendt et al. 2010, Benbow et al. 2015).

La première étape du processus de décomposition, l'autolyse, correspond à la dégradation des tissus organiques par les enzymes présentes dans les cellules (Carter et al. 2007, Benbow et al. 2015). Cette dégradation est renforcée par le relâchement d'enzymes par la flore microbienne interne puis par les autres organismes arrivant sur le cadavre (bactéries et arthropodes). La peau peut se détacher du corps suite à la dégradation de la partie reliant le derme à l'épiderme (Amendt et al. 2010, Benbow et al. 2015).

Parallèlement à l'autolyse, la prolifération des bactéries et autres microorganismes entraîne la fermentation des protéines, sucres et lipides en composés plus simples (acides aminés, acides gras, alcools, gaz ; Carter et al. 2007, Paczkowski & Schütz 2011). Cette putréfaction, seconde étape de la décomposition, démarre lorsque les microorganismes issus du tube digestif colonisent progressivement les autres organes. La libération de gaz qu'elle induit (principalement du méthane, de l'ammoniaque, des composés soufrés et d'autres composés volatiles plus complexes ; Paczkowski & Schütz 2011, Verheggen et al. 2017) peut entraîner un gonflement du corps ("bloated stage"). Le processus de putréfaction se poursuit jusqu'à la dégradation complète des tissus mous (i.e. les chairs ; "active and advanced decay"). Cette dégradation est accélérée par la consommation des tissus par les insectes nécrophages et les grands charognards (Carter et al. 2007, Benbow et al. 2015).

La dégradation complète des tissus organiques entraîne la désintégration du corps ("dry/skeletal/remains stage"). Il peut toutefois arriver que cette dégradation s'arrête (ex :

lorsque le cadavre est enseveli ou après une chute de température ; Amendt et al. 2010, Benbow et al. 2015). La putréfaction peut également être inhibée par l'apparition d'adipocire, une substance blanche solide produite par l'hydrolyse des lipides en acides gras saturés. Chez les vertébrés, la putréfaction entraîne la squelettisation du corps (i.e. l'exposition des os à l'air libre). La désintégration des os va ensuite dépendre des conditions biotiques et abiotiques de l'environnement (ex : l'action de la végétation, le fractionnement par le gel ; Amendt et al. 2010, Benbow et al. 2015).

0.3.1.1.3 Impact de la décomposition sur l'environnement

La mort d'un animal entraîne l'apparition d'une ressource alimentaire libre d'accès pour les organismes présents aux alentours. Cette apparition est souvent imprévisible : un animal peut mourir à de multiples endroits dans son environnement, voire parfois en-dehors de son environnement habituel (ex : un animal écrasé sur une route). La quantité de ressources ainsi offertes dépend de la masse de l'animal, pouvant parfois atteindre plusieurs centaines de kilos dans le cas des grands mammifères (Barton et al. 2019). La putréfaction de tels cadavres et l'action des différents décomposeurs peut affecter de manière considérable l'environnement local (Carter et al. 2007, Barton et al. 2013b). Les nutriments libérés lors de la putréfaction modifient la composition chimique du sol (Quaggiotto et al. 2019), ce qui va impacter son microbiote (Metcalf et al. 2016), inhiber dans un premier temps puis stimuler la croissance de la végétation environnante (Bump et al. 2009, Barton et al. 2013a) et moduler les populations locales d'animaux (Barton et al. 2013a, Heo et al. 2019, Cusser et al. 2020). La présence d'une carcasse peut aussi servir d'abri pour certaines espèces (Benbow et al. 2015). L'ensemble des processus de décomposition contribue au recyclage de nutriments au sein de l'environnement local ainsi qu'entre différents habitats (Carter et al. 2007, Barton et al. 2013b, Beasley et al. 2012, Benbow et al. 2018).

0.3.1.2 Contraintes environnementales abiotiques

La décomposition d'un cadavre est soumise à l'influence de nombreux facteurs environnementaux, biotiques et abiotiques (Benbow et al. 2015). Les facteurs biotiques regroupent l'action des organismes décomposeurs ainsi que des autres organismes alentours, incluant les végétaux et la faune du sol. Les facteurs abiotiques vont agir sur les caractéristiques physico-chimiques du cadavre et surtout sur l'action des organismes

décomposeurs. Ce faisant, ils exercent des pressions de sélection sur les décomposeurs qui contraignent leur évolution et favorisent la sélection de caractéristiques anatomiques, physiologiques et comportementales facilitant la consommation du cadavre (cf. sections 0.3.1.3, 0.3.2 et 0.3.3 ; Benbow et al. 2015).

Le principal facteur environnemental influençant la décomposition est la température. Plus la température ambiante est élevée, plus les réactions chimiques et physiologiques sont rapides et plus la prolifération du microbiote et l'exodigestion des insectes sont amplifiées, accélérant de fait la décomposition (Campobasso et al. 2001, Joy et al. 2006, Jordan & Tomberlin 2017). Des températures chaudes favorisent également l'activité des vertébrés charognards, qui sont plus rapidement attirés par les cadavres du fait de la libération plus précoce et abondante des gaz émis lors de la putréfaction (Devault et al. 2003, Benbow et al. 2015). En lien avec la température, le taux d'humidité peut significativement affecter la décomposition : un taux élevé favorise la croissance des microorganismes et des insectes, tandis qu'un taux faible provoque le dessèchement des œufs et larves d'insectes et des tissus organiques (Jordan & Tomberlin 2017). Une faible humidité conjuguée à de fortes températures (conditions typiques des milieux arides) vont généralement induire une momification des tissus et donc une décomposition partielle (Campobasso et al. 2001, Benbow et al. 2015). La décomposition peut également être affectée par l'exposition du cadavre aux rayons du soleil (Joy et al. 2006). Par ailleurs, la position du cadavre par rapport au sol peut soit inhiber (cadavres enterrés) soit stimuler la décomposition (cadavres en surface ; Simmons et al. 2010). Suivant cette position, les communautés de décomposeurs peuvent significativement varier (Smith et al. 2017, Feddern et al. 2019). Enfin, la décomposition varie grandement en fonction du type d'habitat (ex : entre milieux terrestres et aquatiques, Beasley et al. 2012 ; entre milieux ouverts et confinés, Keshavarzi et al. 2019) ainsi que du type de végétation environnante (ex : entre forêts et prairies ; Hanski & Kuusela 1980, Matuszewski et al. 2010a, Sugiura et al. 2013).

0.3.1.3 Les organismes décomposeurs

0.3.1.3.1 Les microorganismes

Juste après la mort, le microbiote cadavérique se compose très majoritairement de la flore bactérienne présente dans le système digestif lorsque l'animal était encore en vie (Paczkowski & Schütz 2011). Ces bactéries initient la putréfaction. L'oxygène disponible est

d'abord consommé par les bactéries aérobies ; à mesure qu'il se raréfie, les bactéries anaérobies deviennent majoritaires, jusqu'à ce que l'épiderme se fissure et favorise de nouveau l'activité aérobie (Hyde et al. 2013, Metcalf et al. 2013, Pechal et al. 2014a). Au cours du temps, la diversité de la flore bactérienne diminue, probablement sous l'influence des conditions extrêmes s'installant à l'intérieur du corps (température élevée, forte acidité ; Metcalf et al. 2013, Pechal et al. 2014a, Junkins et al. 2019). La communauté bactérienne va par ailleurs être enrichie par l'arrivée de bactéries dispersées par l'air, transportées par les insectes ou provenant du sol (Förster et al. 2007, Paczkowski & Schütz 2011, Metcalf et al. 2016). En-dehors des bactéries, les microorganismes décomposeurs incluent des champignons, souvent observés sur les cadavres en fin de décomposition (Carter & Tibbett 2003). Ces champignons sont généralement aérobies et entrent en compétition avec les bactéries, qu'ils peuvent surpasser par l'excrétion de composés antibiotiques et grâce à leur plus grande tolérance aux milieux acides (Sagara et al. 2008, Benbow et al. 2015).

0.3.1.3.2 Les invertébrés nécrophages

Les invertébrés nécrophages sont principalement constitués d'arthropodes, comprenant des insectes (Diptères, Coléoptères, Hyménoptères) et des acariens (Amendt et al. 2010, Do et al. 2019). Les insectes les plus abondamment rencontrés, qui sont les acteurs majoritaires de la décomposition des cadavres, sont les larves de Diptères appartenant aux familles des Calliphoridae, Sarcophagidae et Muscidae (Campobasso et al. 2001, Do et al. 2019). Les mouches de ces familles peuvent arriver dès les premières minutes après la mort (ex : Payne 1965) et pondre très rapidement plusieurs milliers d'œufs qui donneront des larves (Rivers et al. 2011). Celles-ci vont s'alimenter durant la majeure partie de leur développement des tissus "mous" (i.e. tous les organes hors os et phanères). Certaines espèces peuvent également pondre sur l'animal encore vivant au niveau des plaies, formant des myiases (Sherman et al. 2000). De nombreuses autres familles de Diptères peuvent également être observées sur les cadavres (Fanniidae, Phoridae, Piophilidae), mais en abondance bien plus faible (Campobasso et al. 2001, Benbow et al. 2015).

En-dehors des Diptères, les principaux consommateurs de tissus mous sont des Coléoptères appartenant à la famille des Nécrophoridae (nécrophores et silphes ; Scott 1998, Dekeirsschieter et al. 2011) et des Hyménoptères (fourmis et guêpes ; ex : Park & Moon 2020, Spencer et al. 2020). Les nécrophores se nourrissent de petits cadavres (ex :

oiseaux, rongeurs, amphibiens) que certaines espèces enterrent avant d'y pondre leurs larves, une stratégie permettant de limiter la compétition avec les autres Coléoptères et les larves de Diptères (Scott 1998, Trumbo 2016). Les nécrophores expriment également des soins parentaux consistant à recouvrir le cadavre de sécrétions antimicrobiennes avant la ponte. Ce comportement limite la compétition avec les bactéries et favorise le bon développement des larves (Rozen et al. 2008, Arce et al. 2013, Duarte et al. 2018). Les autres familles de Coléoptères communément retrouvées sur les cadavres sont les Dermestidés, les Scarabéidés, les Trogidés, les Histéridés et les Staphylinidés (Benbow et al. 2015). Les dermestes sont spécialisés dans la consommation des tissus secs et généralement observés lors des derniers stades de décomposition (ex : Horenstein & Linhares 2011).

Les invertébrés nécrophages jouent un rôle majeur dans la décomposition des cadavres. Dans certaines conditions, la présence d'invertébrés peut permettre une décomposition complète du cadavre en moins d'une semaine, alors qu'en leur absence celle-ci peut durer plusieurs mois (Payne 1965). Cependant, les communautés d'invertébrés retrouvées sur les cadavres n'incluent pas uniquement des nécrophages. Certaines espèces sont prédatrices, notamment des Diptères (ex : silphes, staphylins, guêpes, fourmis ; Rivers et al. 2011, Watson-Horzelski & Clark-Aguilard 2011, Spencer et al. 2020). D'autres sont des parasitoïdes des larves (ex : guêpes parasitoïdes telle que *Nasonia vitripennis* ; Voss et al. 2009, Frederickx et al. 2013). D'autres enfin sont sarco-saprophiles, se nourrissant à la fois du cadavre et des larves d'insectes (ex : guêpes, fourmis, blattes, larves de la mouche *Chrysomya albiceps*, très nombreux Coléoptères ; Benbow et al. 2015).

0.3.1.3.3 Les vertébrés charognards

Les invertébrés nécrophages font face à une forte compétition avec les vertébrés charognards pour la consommation des cadavres (Devault et al. 2003). Ceux-ci peuvent en effet consommer jusqu'à près de 90 % des cadavres disponibles dans certains habitats (Devault et al. 2011). Les charognards ont cependant tendance à consommer des cadavres encore frais et à rejeter ceux dont la décomposition est avancée (Devault et al. 2004). Une théorie formulée pour expliquer cette répulsion est celle du "spoiling" : la production d'odeurs nauséabondes par les bactéries serait (au moins en partie) le produit d'une évolution favorisant leur compétitivité face aux animaux (Janzen 1977, Ruxton et al. 2014). Cette répulsion des charognards pour les cadavres décomposés pourrait bénéficier aux larves de

Diptères, qui se retrouveraient libérés de la pression d'un compétiteur.

Les espèces pratiquant le charognage sont nombreuses, mais seules quelques unes, comme les vautours, ont un régime exclusivement nécrophage et dépendent de la présence de cadavres pour leur survie (Devault et al. 2003, Beasley et al. 2012). La nécrophagie est permise par des adaptations favorisant la détection des animaux morts et leur digestion (Houston 1979). Par exemple, les vautours ont une couche de plume très fine au niveau de la tête permettant de limiter l'accumulation de saletés lors de l'alimentation (Houston 1979), un estomac très acide accélérant la digestion et favorisant l'élimination des pathogènes présents sur le cadavre (Houston & Cooper 1975), une vision et un odorat très développés, et sont capables d'étendre leur zone de recherche en planant sur de longues distances et de tenir plusieurs jours sans manger (Ruxton & Houston 2004).

Les espèces de charognards occasionnels ne disposent généralement pas d'adaptations aussi poussées. Se nourrir de cadavres leur permet de suppléer leurs sources de nourriture initiales lorsque celles-ci viennent à manquer (Devault et al. 2003). De telles espèces incluent des mammifères carnivores (ex : lions, hyènes, renards ; Moleón et al. 2015, Inger et al. 2016), des oiseaux (ex : corbeaux, pies ; Selva et al. 2005, Inger et al. 2016), des serpents (Shivik & Clark 1997, Smith et al. 2017) ainsi que de nombreux mammifères omnivores (ex : sangliers, rats ; Selva et al. 2005, Devault et al. 2004, Klippel & Synstelien et al. 2007).

0.3.2 Biologie des Diptères Calliphoridés

0.3.2.1 Diversité spécifique et répartition géographique

Les mouches de la famille des Calliphoridés sont parmi les premières à coloniser les cadavres (Campobasso et al. 2001, Benbow et al. 2015). Elles sont retrouvées dans toutes les régions tempérées et tropicales du monde. Les espèces les plus communes en Europe

appartiennent aux genres *Lucilia*¹, *Calliphora*², *Chrysomya*³, *Protophormia*⁴ et *Phormia*⁵ (Figure 3 ; Kuusela & Hanski 1982, Marchenko 2001, Bonacci et al. 2010, Matuszewski et al. 2010b, Gunn & Bird 2011, Bernhardt et al. 2018a). Ces espèces sont actives pour la plupart du printemps à l'automne, mais diffèrent généralement dans la période de leur pic d'abondance (Matuszewski et al. 2011, Díaz-Aranda et al. 2018, Martín-Vega et al. 2019). Seules quelques espèces, telles que *Calliphora vicina*, sont actives en hiver (Díaz-Aranda et al. 2018, Martín-Vega et al. 2019). De manière générale, la composition des communautés de Calliphoridés présentes sur un cadavre à une période donnée va dépendre des mêmes facteurs environnementaux affectant la décomposition des cadavres (cf. section 0.3.1.2 ; Benbow et al. 2015).



Figure 3. Espèces de mouches étudiées dans cette thèse. **A.** *Lucilia sericata*. **B.** *Calliphora vomitoria*. **C.** *Calliphora vicina*. *L. sericata* présente des reflets verts tandis que *C. vomitoria* et *C. vicina* ont des reflets bleus-noirs. Les deux *Calliphora* se différencient visuellement par la couleur de la face : noire avec des poils oranges pour *C. vomitoria*, orange avec des poils noirs pour *C. vicina*.

0.3.2.2 Cycle de vie

Les Diptères sont des insectes holométaboles : avant de se transformer en adulte, les larves passent par un stade intermédiaire, le stade puppe (Figure 4). Le cycle de développement des Diptères débute par la ponte d'œufs (oviposition), qui semble se faire de manière différente selon l'espèce (ex : ponte en grappe d'environ 200 œufs pour *L. sericata*

1 *L. sericata* (Meigen, 1826), *L. illustris* (Meigen, 1826), *L. caesar* (Linnaeus, 1758), *L. silvarum* (Meigen, 1826)

2 *C. vicina* (Robineau-Desvoidy, 1830), *C. vomitoria* (Linnaeus, 1758)

3 *Ch. albiceps* (Wiedemann, 1819)

4 *P. terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830)

5 *Ph. regina* (Meigen, 1826)

et *C. vomitoria*, ponte dispersée pour *C. vicina* ; Wall 1993, observation personnelle). Les œufs peuvent parfois éclore à l'intérieur du corps de la mouche, qui pond alors des larves (larviposition ; Lutz & Amendt 2020).

Les larves se développent en passant par deux mues de croissance (du stade L1 à L2 et de L2 à L3). Du stade L1 jusqu'au début du stade L3, elles se nourrissent en formant des groupes pouvant contenir plusieurs centaines voire milliers d'individus (i.e., les masses larvaires ; cf. section 0.3.3, Rivers et al. 2011). Elles passent ensuite dans une phase dite post-alimentaire (ou "pré-pupe") au cours de laquelle elles arrêtent de s'alimenter et peuvent s'éloigner du cadavre avant de s'empuper (mue nymphale ; Greenberg 1990, Gomes et al. 2006).

La mue nymphale est caractérisée par la séparation de la cuticule externe avec le reste de l'organisme, qui se durcit et forme un puparium. La larve se métamorphose alors en mouche adulte (mue imaginale), un processus qui prend plusieurs jours voire plusieurs semaines (Marchenko 2001). Au cours du stade pupa, les individus sont immobiles et particulièrement exposés à la prédation et au parasitisme : le lieu dans lequel les larves pré-pupes vont s'empuper va donc être déterminant pour leur survie (Ullyett 1950, Geden 2002). Une fois la mue imaginale terminée, les mouches émergent du puparium en laissant derrière elle cette enveloppe vide.

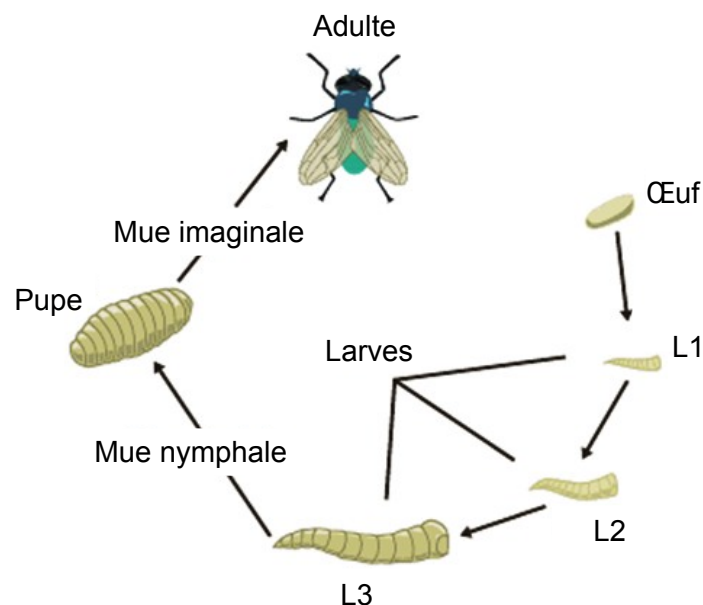


Figure 4. Cycle de développement des Diptères. Une fois sortie de l'œuf, la larve passe par trois stades larvaires (L1, L2 et L3) avant de se transformer en pupa (mue nymphale) puis de se métamorphoser en adulte (mue imaginale). D'après Boulay (2015).

0.3.2.3 Anatomie

Les larves diffèrent fortement des adultes dans leur morphologie et leur anatomie. Elles ont une forme allongée allant de 1 mm au stade L1 jusqu'à 2 cm au stade L3 et sont dépourvues de pattes (Velásquez et al. 2010). La tête comporte une paire de crochets buccaux et plusieurs lobes céphaliques. L'un d'eux, l'organe de Bolwig, est un organe photorécepteur principalement sensible aux longueurs d'ondes entre 400 et 600 nm (i.e. peu sensible aux couleurs violettes et rouges) permettant de distinguer des variations d'intensité lumineuse (Strange 1961, Hinnemann et al. 2010). L'organe terminal et l'organe dorsal assurent la chemoreception et la mechanoreception (Chu-Wang & Axtell 1971, 1972). L'extrémité postérieure du corps comporte deux stigmates permettant la respiration. Le nombre de fentes sur chaque stigmate permet de distinguer visuellement le stade de développement de la larve : 1 fente pour le stade L1, 2 pour le stade L2 et 3 pour le stade L3 (Velásquez et al. 2010).

Contrairement aux larves, les mouches adultes possèdent la plupart des caractères distinctifs des insectes : trois paires de pattes, un corps en trois parties, une seule paire d'ailes fonctionnelles (les ailes postérieures sont réduites et forment des balanciers, un caractère propre aux Diptères), deux antennes, des yeux composés, et des organes buccaux externes avec une trompe permettant d'aspirer la nourriture (Carvalho & Mello-Patiu 2008). Les organes visuels et olfactifs des mouches sont particulièrement développés : ils leur permettent de s'orienter dans l'espace avec précision et sur de longues distances.

0.3.2.4 Poïkilothermie

Les Diptères sont des organismes poïkilothermes : leur température interne varie avec celle de l'environnement. Par conséquent, leur vitesse de développement est dépendante de la température ambiante. De manière générale, plus il fait chaud, plus les larves se développent vite (Reiter 1984, Greenberg & Tantawi 1993, Grassberger & Reiter 2001, Marchenko 2001). Cela s'explique par le fait que le métabolisme accélère avec la température, accélérant ainsi les déplacements, la prise alimentaire, la digestion et les autres processus physiologiques nécessaires à la croissance (Sharpe & DeMichele 1977, Williams & Richardson 1984, Charabidze et al. 2008). La poïkilothermie rend cependant les organismes plus vulnérables aux températures extrêmes : des températures trop élevées peuvent entraîner la mort, tandis que des températures trop basses peuvent soit induire la

mort, soit stopper le développement (Greenberg & Tantawi 1993, Ames & Turner 2003, Richards et al. 2009, Podhorna et al. 2017).

0.3.2.5 Régime alimentaire

Le régime alimentaire diffère entre les larves et les mouches. Les mouches adultes s'alimentent de sucres, mais un apport en protéines (obtenues généralement sur les cadavres ou les déjections animales) est nécessaire pour la vitellogenèse et l'oogenèse (Kamal 1958, Wall 1993). Les larves consomment des chairs, et parfois d'autres larves (ex : *Ch. albiceps* ; Faria et al. 1999). La consommation des chairs se fait par un processus d'exodigestion : les larves sécrètent des enzymes digestives (ex : trypsine) qui accélèrent la dégradation des tissus en nutriments plus petits, facilement assimilables par aspiration (Pendola & Greenberg 1975, Sandeman et al. 1990, Rivers et al. 2014, Wilson et al. 2016). La digestion est également favorisée par l'action mécanique des crochets buccaux qui fragmentent les tissus. Les larves passent la plus grande partie de leur développement à s'alimenter (Charabidze et al. 2013). Cette alimentation permet de créer des réserves énergétiques qui seront indispensables pour la métamorphose et la survie de l'imago.

0.3.2.6 Comportement

Grâce au vol, les mouches adultes peuvent voyager sur de longues distances en s'orientant à l'aide d'indices visuels et olfactifs (Frederickx et al. 2012, Brodie et al. 2014, Liu et al. 2016). Les interactions sociales entre les mouches ont lieu principalement aux moments de l'accouplement et de l'oviposition. Les parades nuptiales chez les Calliphoridés ont été très peu étudiées comparé à d'autres espèces comme les drosophiles ; elles existent néanmoins, et sont particulièrement développées chez certaines espèces (ex : *Chrysomya flavifrons* ; Butterworth et al. 2009).

Lors de l'oviposition, le choix du lieu de ponte est influencé par des facteurs abiotiques de l'environnement (ex : oviposition préférentielle dans les orifices naturels et les plaies ; Charabidze et al. 2015) ainsi que par la présence de congénères (Figure 5). Les mouches tendent en effet à agréger leurs pontes, en répondant positivement à la présence d'autres mouches, de larves ou d'œufs (Browne et al. 1969, Fenton et al. 1999, Lam et al. 2007, Martin & Verheggen 2018). Ces attractions, notamment celles exercées par les œufs,

peuvent être induites par des odeurs d'origine bactérienne (Lam et al. 2007, cf. section 0.3.2.7). Contrairement aux Muscidés et aux drosophiles, l'agrégation des pontes chez les Calliphoridés ne semble pas médiée par une phéromone d'agrégation (Wertheim et al. 2005, Brodie et al. 2015). A l'échelle d'un habitat, les mouches tendent plus souvent à agréger leurs pontes avec des individus de leur espèce qu'avec d'autres espèces lorsque les ressources sont éparpillées (Ives 1991, Kouki & Hanski 1995, Woodcock et al. 2002). Ce comportement, qui concernerait surtout les petits cadavres, a pour conséquence de limiter la compétition entre espèces sur une même carcasse et de faciliter ainsi leur coexistence (théorie de la coexistence entre espèces par l'agrégation ; Ives 1991, Kouki & Hanski 1995, Rohlf & Hoffmeister 2003). Les larves étant inféodées au cadavre sur lequel elles ont été pondues, le choix du lieu d'oviposition est déterminant pour la fitness de la progéniture (ex : Esser 1990, Lam et al. 2007, Brodie 2015).



Figure 5. Agrégation des pontes par des mouches (du genre *Lucilia*) sur un cadavre de cochon. Chaque mouche peut pondre plus de 200 œufs en continu.

Une fois écloses, les larves se déplacent par péristaltisme : la tête sert de point d'appui à partir duquel les anneaux du corps se contractent successivement jusqu'aux stigmates, faisant ainsi avancer le corps par ondulation (Berrigan & Pepin 1995). La vitesse d'un asticot dépend de sa taille ; au stade L3, elle peut atteindre jusqu'à 4,5 mm / s (Charabidze et al. 2008). Au cours de leurs déplacements, les larves effectuent

régulièrement des balancements latéraux de la tête (scanning), un comportement supposé favoriser la détection des odeurs et l'orientation (Boulay et al. 2015). Chez les drosophiles, les larves sont ainsi capables de s'orienter en fonction d'un gradient d'odeur, en effectuant des scans suivis de légères rotations amenant progressivement la larve dans le sens du gradient (Ohashi et al. 2014). En plus de ce chimiotactisme, les larves ont une forte sensibilité à la lumière. Chez les espèces nécrophages, les asticots sont photophobes durant leur phase d'alimentation et photophiles en phase pré-pupe (Hinnemann et al. 2010). Ils sont également capables de percevoir les mouvements, comme cela a été démontré chez les drosophiles (Otto et al. 2016). Par ailleurs, les larves expriment un fort thigmotactisme, qui se manifeste par une rétention marquée sur les aspérités du milieu, incluant les congénères (Rivers et al. 2011).

Les larves peuvent également s'orienter en fonction de gradients de température. Chaque espèce possède sa propre température préférentielle (ex : environ 33°C pour *L. sericata*, 30°C pour *C. vomitoria* et 22°C pour *C. vicina* ; Aubernon et al. 2016), vers laquelle les individus vont avoir tendance à s'orienter (Aubernon et al. 2016, 2018). Enfin, les larves de Calliphoridés sont fortement grégaires. Elles déposent lors de leurs déplacements des composés chimiques sur le substrat qui induisent une rétention des congénères, un effet renforcé par le thigmotactisme (Rivers et al. 2011, Boulay et al. 2013, 2016). Ces comportements peuvent conduire à la formation des masses larvaires (cf. section 0.3.3).

0.3.2.7 Interactions avec les microorganismes

Les microorganismes sont omniprésents sur les cadavres, dès l'instant même de la mort. Ils sont donc les premiers compétiteurs que vont rencontrer les mouches à leur arrivée sur le corps. La présence de certaines souches de bactéries a un effet clairement négatif sur la survie des larves (Ahmad et al. 2006, Andersen et al. 2010). Un tel effet peut également être induit par des champignons, comme observé chez les Muscidés et les drosophiles (Rohlf et al. 2005, Lam et al. 2009). De plus, les larves se développent moins bien sur de la viande décomposée depuis plusieurs jours en condition anaérobie, une condition supposée favoriser la croissance bactérienne (Richards et al. 2013). Ces effets négatifs peuvent cependant être limités par la sécrétion/excrétion de composés antibactériens (ex : lucifensin) par les larves (Kerridge et al. 2005, Barnes et al. 2010, Čeřovský et al. 2010, Pöppel et al. 2015). La nature et les effets de ces composés ont été abondamment étudiés dans le cadre de l'asticothérapie (une méthode consistant à nettoyer des plaies en appliquant des larves,

qui vont se nourrir uniquement des tissus nécrosés et laisser une plaie saine ; Sherman 2009). Ces sécrétions/excrétions sont plus ou moins efficaces selon les souches de bactéries visées, et cette efficacité varie entre les espèces de larves (Barnes et al. 2010). Les communautés bactériennes peuvent également être affectées par l'agrégation des larves (démonstration chez les drosophiles ; Rohlf et al. 2005, Henry et al. 2020).

Les interactions entre larves et bactéries ne se résument cependant pas à une compétition. Certaines souches de bactéries ont un impact positif sur la survie et le développement larvaire (Schmidtman & Martin 1992, Zurek et al. 2000, Crooks et al. 2016). Un tel effet positif peut être dû à plusieurs facteurs : les larves peuvent bénéficier de l'action catalytique des bactéries qui les aide à digérer les tissus, se nourrir de composés produits par le métabolisme des bactéries, ces bactéries peuvent limiter la croissance de souches pathogènes, ou encore servir elles-mêmes de source de nourriture pour les larves (Thompson et al. 2013, Tomberlin et al. 2017). Ces effets positifs peuvent provenir de bactéries externes, ingérées ou non par les larves, ou déjà présentes dans leur microbiote intestinal (Thompson et al. 2013, Tomberlin et al. 2017).

En-dehors de leur effet sur les larves, les bactéries ont un impact sur l'orientation des mouches vers les cadavres. La putréfaction induite par les bactéries libère en effet des gaz et des composés organiques volatiles qui attirent les mouches et stimulent leur oviposition (Emmens & Murray 1983, Lam et al. 2007, Brodie et al. 2014, Liu et al. 2016). Les mouches peuvent aussi être attirées par les composés que les bactéries émettent en communiquant entre elles (Ma et al. 2012). En retour, les mouches jouent un rôle important dans la dispersion des bactéries, qu'elles peuvent transporter d'un cadavre à un autre par ingestion-déjection ou par transfert sur les œufs au moment de la ponte (Förster et al. 2007, Lam et al. 2007, Maleki-Ravasan et al. 2020). La pluralité et l'intensité de ces interactions entre insectes nécrophages et bactéries rend la dynamique de leurs communautés respectives étroitement dépendante l'une de l'autre (Thompson et al. 2013, Tomberlin et al. 2017).

0.3.3 Les masses larvaires

Pendant leur phase d'alimentation sur le cadavre, les asticots s'agrègent en groupes pouvant atteindre de quelques dizaines à plusieurs milliers d'individus (Figure 6). Ces

groupes ont des conséquences sur leur alimentation, leur développement et leur compétitivité vis-à-vis des autres décomposeurs, et jouent un rôle prépondérant dans l'adaptation des Diptères à l'écosystème cadavérique. Cette section présente les mécanismes aboutissant à la formation et au maintien des masses larvaires, les coûts et bénéfices associés, et le cas des agrégations interspécifiques.



Figure 6. Agrégation de larves de Diptères nécrophages sur un cadavre de cochon. Au centre, les larves forment une mono-couche compacte, caractérisée par un alignement des individus collés les uns aux autres et orientés la tête vers la nourriture, dont ne sont visibles de l'extérieur que les stigmates (points oranges à l'extrémité postérieure des larves).

0.3.3.1 Comportement d'agrégation

0.3.3.1.1 Vecteurs d'agrégation

L'agrégation chez les asticots peut se produire de manière passive et active. Les facteurs favorisant l'agrégation passive sont pour la plupart liés à la stratégie de ponte des mouches : la ponte en grappes de centaines d'œufs, l'attraction des mouches entre elles ou vers les endroits où des œufs ont déjà été pondus, ainsi que leur tendance à pondre dans les creux présents sur le corps (orifices naturels ou lésions), sont autant d'éléments induisant une agrégation spatiale des larves (Browne et al. 1969, Lam et al. 2007, Rivers et al. 2011, Martin & Verheggen 2018). Cette agrégation est renforcée ensuite par l'attraction des larves

vers les spots où les tissus internes sont facilement accessibles, ainsi que vers les spots proches de leur température préférentielle (Rivers et al. 2011, Aubernon et al. 2016, 2018).

Bien que le cadavre soit une ressource hétérogène favorable aux agrégations passives, les larves sont également capables de se regrouper dans un milieu homogène ou sur un seul spot en cas de choix binaire (Boulay et al. 2013, 2016). Ces capacités démontrent que leur agrégation suit un processus actif impliquant un échange d'informations directement produites par les larves (Boulay et al. 2013). Comme décrit dans la section 0.3.2.6, ces informations sont au moins en partie d'origine chimique, et consistent en des traces rétives déposées par les larves pendant leurs déplacements ainsi qu'en des stimuli de contact (Boulay et al. 2013, 2015, 2016). De telles informations ne pouvant être perçues que localement, l'agrégation suit vraisemblablement un processus auto-organisé : la rétention de larves auprès de congénères induit une concentration des traces et amplifie leur effet, entraînant la rétention progressive de plus en plus d'individus (Bonabeau et al. 1997, Boulay et al. 2013, 2016). La capacité des larves à s'agréger activement joue probablement un rôle important dans le maintien de la cohésion des masses larvaires, qui autrement se disloqueraient avec les variations des conditions environnementales (ex : température ; Aubernon et al. 2018).

0.3.3.1.2 Facteurs de régulation

La taille des masses larvaires dépend en premier lieu de l'intensité de la colonisation initiale du cadavre : plus le nombre d'œufs pondus est grand, plus la taille de la population totale d'asticots sera importante et plus les masses larvaires contiendront potentiellement un grand nombre d'individus (Slone & Gruner 2007, Rivers et al. 2011). Le nombre d'œufs pondus dépend notamment de la taille du cadavre (Pacheco et al. 2017). Une fois formés, les agrégats larvaires sont soumis à l'influence de facteurs abiotiques, qu'ils peuvent eux-mêmes faire varier. Par exemple, les masses larvaires de grande taille génèrent de la chaleur (un phénomène décrit en section 0.3.3.2 ; Slone & Gruner 2007, Charabidze et al. 2011). Une chaleur excédant le seuil de tolérance thermique des individus pourrait induire la dissolution du groupe ou du moins une réduction de sa taille, comme le suggère la capacité des larves à répondre aux variations locales de température (Aubernon et al. 2018). Les individus peuvent aussi se déplacer dans l'agrégat, notamment en migrant du centre vers la périphérie lorsque la température devient trop élevée (Johnson et al. 2014, Heaton et al. 2018). D'autres facteurs tels que la luminosité, des perturbations physiques ou encore une

concentration forte en ammoniacque pourraient jouer un rôle dans la régulation des agrégats larvaires (Rivers et al. 2011, Henry et al. 2020).

0.3.3.1.3 Comportements collectifs

L'agrégation des larves peut induire l'émergence de comportements collectifs atypiques. L'un d'eux consiste en la formation d'une mono-couche compacte de larves collées les unes aux autres et orientées vers la nourriture (Figure 6 ; Rivers et al. 2011). Observées de l'extérieur, ces structures collectives ont l'apparence d'un tapis de larves dont ne sont visibles que les stigmates postérieurs. Elles sont retrouvées aussi chez d'autres espèces non-nécrophages comme les drosophiles (Dombrovski et al. 2017). De telles structures pourraient faciliter l'alimentation en optimisant l'action des larves sur les tissus (Dombrovski et al. 2020).

Le grégarisme des larves peut également induire des prises de décision collectives (cf. section 0.1.3.3 ; Jeanson et al. 2012). Des tests de choix en laboratoire ont en effet montré que des larves de même espèce comme d'espèces différentes s'agrègent en majorité sur un même spot de nourriture lorsque deux spots identiques leur sont présentés (Boulay et al. 2016). Sur un cadavre, ce comportement collectif pourrait influencer les préférences des larves pour certaines zones d'alimentation et affecter leur développement. Dans certains cas, lorsqu'un grand nombre de larves passent au même moment en phase pré-pupe, la migration des larves hors du cadavre se fait de manière massive et unidirectionnelle, aboutissant à la formation dans l'environnement d'une colonne larvaire géante (Lewis & Benbow 2011, Goddard et al. 2020).

0.3.3.2 Coûts et bénéfices

Les bénéfices de l'agrégation des larves dépendent de l'effet Allee : ils prédominent en-dessous d'une certaine taille de groupe (Goodbrod & Goff 1990, Rivers et al. 2011, Scanvion et al. 2018). Ces bénéfices peuvent être générés par différents mécanismes. Le premier est la génération de chaleur induite par le groupe, appelée effet de masse larvaire (Charabidze et al. 2011, Rivers et al. 2011). La quantité de chaleur dégagée est proportionnelle à la taille du groupe (Slone & Gruner 2007, Charabidze et al. 2011, Heaton et al. 2014). Cette hausse de température augmente la température interne des larves, ce qui

accélère leur métabolisme et l'exodigestion des tissus et leur permet ainsi de se développer plus vite (Reiter 1984, Grassberger & Reiter 2001, Williams & Richardson 1984, Rivers et al. 2011). L'effet de masse larvaire permet aussi de créer un micro-habitat protégeant contre les variations de température de l'environnement (Rivers et al. 2011). Un second bénéfice de l'agrégation est l'augmentation de la concentration locale d'enzymes sécrétées. Cette augmentation, également proportionnelle au nombre d'individus dans le groupe, est couplée à l'augmentation du nombre de crochets buccaux mastiquant les tissus et à l'agitation mécanique intense (Rivers et al. 2011). Ces facteurs favorisent l'exodigestion des chairs et permettent une croissance plus rapide (Wilson et al. 2016, Scavion et al. 2018).

Par ailleurs, il est très probable que les agrégats de larves puissent modifier les communautés de microorganismes, de par la chaleur produite, l'accumulation des sécrétions larvaires antibactériennes et les autres changements chimiques. De tels effets ont été observés chez les drosophiles, avec notamment une diminution de l'abondance de microorganismes pathogènes (Wertheim et al. 2002, Rohlf et al. 2005, Henry et al. 2020). Ils n'ont toutefois pas été étudiés chez les Calliphoridés. De même, un possible effet anti-prédateurs des agrégats a été suggéré, mais non démontré (Rivers et al. 2011). Cependant, un bénéfice existe contre les guêpes parasitoïdes, le taux de parasitisme des larves diminuant avec la taille du groupe (Rivers et al. 2012).

Au-delà d'une certaine taille de groupe, les bénéfices de l'agrégation sont contrebalancés par les coûts liés à la surpopulation (Goodbrod & Goff 1990, Rivers et al. 2011). Ces coûts, avérés ou supposés, sont le pendant des bénéfices décrits précédemment : ils concernent la génération excessive de chaleur induisant un stress thermique, l'accumulation de déchets toxiques comme l'ammoniaque, la compétition pour la nourriture, ou encore l'augmentation de la probabilité d'attirer des prédateurs et parasitoïdes (Kamal 1958, Ireland & Turner 2006, Rivers et al. 2011, Bee 2013).

0.3.3.3 Les agrégations interspécifiques

0.3.3.3.1 Observations en milieu naturel et démonstrations en laboratoire

Les agrégations des larves de Calliphoridés incluent souvent plusieurs espèces. En milieu naturel, la présence simultanée de plusieurs espèces sur un cadavre est fréquemment observée (ex : Kuusela & Hanski 1982, Slone & Gruner 2007, Bonacci et al. 2010,

Matuszewski et al. 2011, Pechal et al. 2014b, Cruise et al. 2018, Díaz-Aranda et al. 2018). Des agrégats de plusieurs espèces sont également observés sur des myiases (ex : Bernhardt et al. 2018b). Cependant, la plupart des études s'intéressent à la succession d'espèces d'arthropodes sur un cadavre (i.e. liste d'espèces) sans intégrer la proximité spatiale entre celles-ci. De telles études ne démontrent donc pas explicitement la présence de groupes larvaires hétérospécifiques. Dans une des rares études ayant quantifié le nombre d'espèces dans les différentes masses larvaires présentes sur des cadavres de porcs, il a été observé que, dans 25 % des masses étudiées, celles-ci étaient composées d'au moins 20 % d'individus de deux espèces différentes (Slone & Gruner 2007).

En laboratoire, des expériences ont démontré que des larves de deux espèces, *L. sericata* et *C. vomitoria*, initialement dispersées de manière homogène dans une arène circulaire présentant deux ressources identiques, s'agrégeaient en moins d'une heure sur le même spot (Boulay et al. 2016). Lorsque ces larves sont confrontées à un choix entre deux spots contenant chacun des larves d'espèce différente, la majorité d'entre elles se regroupent sur un seul spot (Komo et al. 2019), montrant une préférence pour une espèce. Ces deux expériences démontrent ainsi la capacité des larves à former des groupes hétérospécifiques. Toutefois, les mécanismes à l'origine de ces agrégations, en particulier la nature des stimuli impliqués, restaient inconnus. L'expérience de Boulay et al. (2016) a également mis en évidence une agrégation active et des décisions collectives interspécifiques (le choix observé pour un même spot ne pouvant être expliqué que par un effet d'attractions entre individus). Comme expliqué précédemment (cf. section 0.1.3.3), de telles décisions collectives pourraient augmenter la vitesse de choix et la probabilité de sélectionner la meilleure ressource dans l'environnement. Cependant, cette hypothèse n'avait pas encore été démontrée chez les larves.

0.3.3.3.2 Coûts et bénéfices

En 2019, Komo et al. ont démontré que l'agrégation entre des larves *L. sericata* et *C. vicina* pouvait apporter des bénéfices asymétriques à chaque espèce : à 25°C, la survie et la masse des larves *L. sericata* d'une part, et la vitesse de développement des larves *C. vicina* d'autre part, étaient plus élevées en groupes hétérospécifiques qu'en groupes conspécifiques. Ces mêmes auteurs ont également observé que les bénéfices de l'agrégation interspécifique variaient avec la température, de manière différente selon l'espèce (Komo et al. 2020).

Trois hypothèses, non-exclusives, ont été formulées pour expliquer les mécanismes à l'origine de ces bénéfices (Boulay et al. 2019, Komo 2019, Komo et al. 2019). Tout d'abord, l'agrégation interspécifique mutualiserait des capacités exodigestives complémentaires. Les enzymes sécrétées par chaque espèce agiraient alors en synergie pour liquéfier les chairs. Des différences d'enzymes digestives existent en effet entre espèces (Muharsini et al. 2001, Pinilla et al. 2013).

La seconde hypothèse est que l'association entre les deux espèces permettrait la mise en commun de sécrétions antibactériennes propres à chaque espèce, qui auraient ainsi un effet complémentaire sur les communautés bactériennes. Cette hypothèse est soutenue par l'existence avérée de propriétés antimicrobiennes différentes entre les sécrétions de *L. sericata* et *C. vicina* (Barnes et al. 2010). Un tel mécanisme agirait surtout sur des substrats décomposés : le niveau de décomposition est en effet directement corrélé à la pression de compétition avec les bactéries (Rozen et al. 2008). Une décomposition avancée (i.e. une abondance forte en bactéries) peut d'ailleurs entraîner un fort effet délétère sur la croissance des larves, comme cela a été démontré chez *C. vicina* (Richards et al. 2013). Dans un tel cas, une mutualisation des sécrétions antimicrobiennes pourrait jouer un rôle important de facilitation du développement.

Enfin, une troisième hypothèse est celle de l'exploitation, par une espèce peu adaptée à se développer à une température donnée, du micro-environnement créé par une autre espèce se trouvant plus proche de son préférendum thermique. Selon cette hypothèse, le meilleur développement d'une espèce donnée en groupe hétérosécifique serait dû à une plus grande efficacité des sécrétions (enzymes digestives ou composés antibactériens) de l'autre espèce présente à cette température (Komo et al. 2020). Une espèce pour laquelle la température locale n'est pas optimale bénéficierait ainsi de se trouver dans le micro-environnement créé par une autre espèce. Il peut cependant arriver, dans le cas d'agrégats de grande taille, que la chaleur générée par une espèce dépasse le seuil de tolérance thermique de l'autre espèce, amenant à l'exclusion de cette dernière du groupe (Richards et al. 2009).

Dans les études de Komo et al. (2019, 2020), les hypothèses expliquant le mieux les bénéfices de l'agrégation entre *L. sericata* et *C. vicina* sont celles d'une mutualisation des enzymes et de l'exploitation du micro-environnement créé par l'espèce la mieux adaptée à la température ambiante. Si l'hypothèse d'une association de sécrétions antimicrobiennes complémentaires reste possible, elle n'était pas explicitement testée en raison du faible

niveau de décomposition du substrat d'élevage utilisé pour ces études (du moins en début d'expérience ; Komo et al. 2019, 2020).

Plusieurs autres études ont analysé l'effet de l'association entre espèces sur le développement et la survie des larves nécrophages. Certaines se sont intéressées à l'effet de la présence de larves d'une espèce prédatrice sur d'autres espèces, montrant à chaque fois un effet soit neutre soit négatif de sa présence (Goodbrod & Goff 1990, Faria et al. 1999, Carmo et al. 2018, Ivorra et al. 2018). D'autres associaient plusieurs espèces non-prédatrices (Denno & Cothran 1976 ; Kouki & Hanski 1995, Prinkkila & Hanski 1995, Smith & Wall 1997). Toutefois, dans ces études les larves étaient le plus souvent élevées à de fortes densités, induisant une compétition pour la nourriture ; dans ces cas-là, une espèce finissait par prendre l'avantage sur l'autre. En milieu naturel, les agrégations interspécifiques induiraient un coût pour une ou plusieurs espèces lorsque les densités larvaires sur le cadavre deviennent trop importantes. Cependant, lorsque ces densités restent suffisamment faibles et que la quantité de nourriture est non-limitante (ex : au début de la décomposition et sur des grands cadavres), s'agréger avec une autre espèce pourrait apporter un avantage compétitif considérable en permettant aux espèces pionnières de compléter leur développement avant l'arrivée de nouveaux compétiteurs (Hanski & Kuusela 1977, Kuusela & Hanski 1982 ; cf. discussion générale).

0.4 Objectifs et hypothèses de la thèse

Cette thèse s'intéresse à l'agrégation interspécifique chez les larves de Diptères Calliphoridés. L'hypothèse principale est que l'agrégation interspécifique confère aux larves des avantages adaptatifs. Cette hypothèse implique, d'une part, l'existence de comportements d'agrégation entre espèces. Si la capacité des larves à se regrouper avec d'autres espèces est avérée (cf. section 0.3.3.3.1), la nature des stimuli impliqués dans la reconnaissance entre espèces était encore inconnue. D'autre part, les larves bénéficieraient de la présence d'autres espèces pour se développer, au moins dans certaines conditions. Certains bénéfices de l'agrégation ont déjà été mis en évidence (cf. section 0.3.3.3.2).

D'autres restaient cependant à confirmer, comme le rôle de l'agrégation dans la compétition avec les bactéries et le caractère adaptatif des décisions collectives interspécifiques. Pour explorer ces mécanismes et bénéfices, trois espèces de Calliphoridés communément présentes en France ont été étudiées : *L. sericata*, *C. vomitoria* et *C. vicina* (Figure 3).

Le premier chapitre de cette thèse présente deux études sur les mécanismes de l'agrégation larvaire interspécifique. Dans la première, l'effet des traces larvaires, précédemment identifiées comme vecteurs d'agrégation chez *L. sericata*, a été testé sur des larves conspécifiques et hétérospécifiques. L'hypothèse était que les larves laissent sur le sol des traces chimiques induisant un effet rétentif interspécifique sur les autres larves, favorisant ainsi l'agrégation entre espèces. La seconde étude s'est intéressée aux composés chimiques présents dans les traces larvaires. Ces composés ont été analysés puis testés isolément sur le comportement des larves. Il était ainsi supposé que les composés responsables de l'effet rétentif sont partagés entre les espèces.

Dans le deuxième chapitre, les coûts et bénéfices de l'agrégation interspécifique ont été étudiés face à différents niveaux de compétition avec les bactéries. Pour cela, la croissance et la survie de larves élevées en groupes conspécifiques ou hétérospécifiques de densité variable ont été mesurées sur de la viande plus ou moins décomposée. Il était supposé que (1) l'augmentation de la densité et (2) l'agrégation entre espèces améliorent la survie et la croissance des larves dans des conditions où la compétition avec les bactéries est forte (i.e. sur de la viande très décomposée ; Richards et al. 2013).

Enfin, l'étude présentée dans le troisième chapitre a caractérisé la plasticité du comportement d'agrégation des larves selon deux facteurs : la densité larvaire et le nombre d'espèces dans le groupe. Afin d'évaluer le caractère adaptatif de cette plasticité (i.e. si le changement de comportement observé permet ou non un meilleur développement), deux spots de nourriture de qualité différente (viande fraîche ou décomposée) ont été présentés à des groupes de larves, variant en densité et en nombre d'espèces. Deux hypothèses ont été testées : (1) l'augmentation de la densité d'individus et (2) l'association avec une autre espèce permettent d'augmenter les chances de choisir la meilleure ressource disponible dans l'environnement.

CHAPITRE 1 : MÉCANISMES

1.1 Effet comportemental des traces larvaires

Les résultats de cette étude ont été publiés en 2018 dans le journal Scientific Reports (cf. article reproduit en annexe 2).

1.1.1 Matériel et méthodes

1.1.1.1 Matériel biologique

Des mouches *C. vomitoria* et *L. sericata* ont été capturées en milieu naturel dans la région Hauts-de-France, identifiées puis élevées séparément en laboratoire. Les mouches ont été élevées dans des insectariums (50 x 50 x 50 cm) gardés à température ambiante (25 ± 2 °C) et sous lumière naturelle, dans lesquels de l'eau et du sucre en poudre ont été fournis *ad libitum*. De nouveaux individus ont été ajoutés 4 fois par an en moyenne afin de maintenir une diversité génétique dans l'élevage. Du foie de bœuf frais mixé (20 g) a été introduit quotidiennement pendant 7 jours pour apporter les protéines nécessaires à la vitellogenèse, puis quotidiennement durant 2 h pour stimuler la ponte. Les œufs pondus ont été déposés dans une boîte en plastique (108 x 83 x 64 mm) contenant 100 g de foie et placée dans un incubateur (Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) à 20 ± 1 °C. Les larves utilisées dans les expériences ont été prélevées 5 et 7 jours après la ponte pour *L. sericata* (Grassberger & Reiter 2001) et *C. vomitoria* (Ames & Turner 2003) respectivement, de manière à obtenir des larves de stade L3 (8 ± 1 mm).

1.1.1.2 Tests de choix binaire

L'effet comportemental des traces larvaires a été étudié en utilisant des tests de choix binaires selon la méthode développée par Boulay et al. (2013). Les larves ont été placées dans une boîte de Pétri (2 cm de hauteur, 9 cm de diamètre) divisée en deux moitiés égales (Figure 7) et dont le fond était recouvert d'une feuille de papier filtre humidifiée. La boîte a été placée dans un incubateur (Liebherr, model FKS 1800) à 25 ± 2 °C et rétro-éclairée par en-dessous avec une lumière rouge (630 nm) non-visible par les larves (Strange 1961). Puisque l'activité locomotrice des larves n'est pas soumise à un cycle circadien, les expériences ont été réalisées quotidiennement entre 13 h et 19 h. Des tests contrôles réalisés préalablement ont montré que le dispositif expérimental utilisé n'induisait pas de biais spatial (Figure S1 en annexe 1).

Chaque test a été conduit en deux étapes : (1) marquage de l'arène par des larves et (2) suivi du déplacement d'une larve "naïve" (i.e. n'ayant pas servi à marquer l'arène). Dans la première étape ("marquage"), une bande en plastique a été placée au centre de l'arène expérimentale pour la diviser en deux zones égales (demi-cercles de 4,5 cm de rayon ; Figure 7). Des larves (5 ou 40 de la même espèce, *L. sericata* ou *C. vomitoria*) ont ensuite été déposées dans une zone et laissées pendant 10 min (zone marquée). Les larves et la bande en plastique ont ensuite été retirées du dispositif avant la deuxième étape du test. Lors de cette deuxième étape ("tracking"), une larve naïve a été placée au centre de l'arène parallèlement à l'intersection entre les deux zones (Figure 7). Ses déplacements ont ensuite été filmés pendant 5 min par une caméra (Veditec, modèle VED-037, résolution: 976 x 582) placée verticalement au-dessus du dispositif. L'orientation des deux zones de l'arène dans l'incubateur a été inversée entre chaque test de manière à ce que chaque zone soit positionnée une fois sur deux à gauche et à droite. A la fin de chaque test, le dispositif a été nettoyé avec de l'éthanol à 95 degrés.

Avant de réaliser chaque test, les larves ont été placées pendant 30 min à 25 ± 1 °C (incubateur Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) dans une boîte contenant de la sciure de bois humidifiée, afin d'éliminer les traces de nourriture potentiellement présentes sur leur cuticule. Pour les larves utilisées pour l'étape de marquage, la durée de ce traitement a été étendue à 4 h de jeûne afin d'éviter qu'elles ne défèquent sur le papier filtre lors du marquage (Boulay et al. 2013 ; Charabidze et al. 2013). Des contrôles préliminaires ont montré que cette durée était suffisante pour éliminer toute odeur de nourriture de la cuticule des larves (Figure S2 en annexe 1).

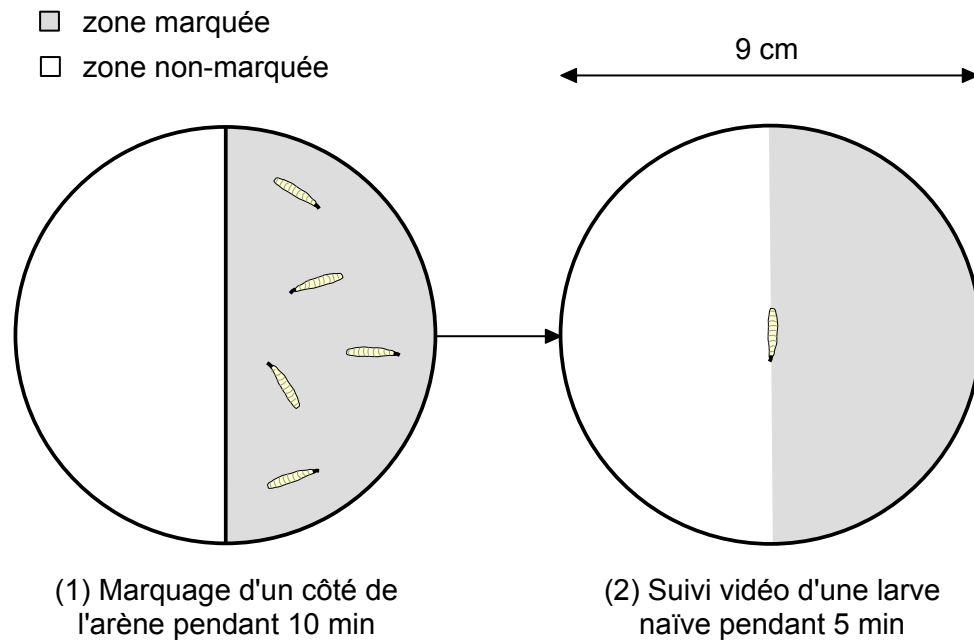


Figure 7. Dispositif de choix binaire utilisé lors des deux étapes du test. Lors de la première étape, l'arène a été divisée en deux moitiés égales. Dans cet exemple, le côté gauche est laissé vierge (zone non-marquée) tandis que le côté droit est marqué par 5 larves pendant 10 min (zone marquée). Dans la seconde étape, les larves utilisées pour le marquage et la séparation entre les deux zones ont été retirées, puis une larve naïve a été déposée au centre de l'arène et suivie pendant 5 min par video-tracking.

Six conditions différentes, répliquées 30 fois chacune, ont été testées chez chaque espèce. Les conditions "contrôle (i.e. zone non-marquée) vs 5 *L. sericata* (i.e. zone marquée par 5 larves *L. sericata*)" et "contrôle vs 5 *C. vomitoria*" ont été testées pour évaluer la capacité des larves à percevoir et réagir à des traces produites par des individus conspécifiques ou hétérospécifiques. Les combinaisons "5 *C. vomitoria* vs 5 *L. sericata*" et "40 *C. vomitoria* vs 40 *L. sericata*" ont été réalisées pour évaluer la capacité des larves à différencier des traces en fonction de l'espèce les ayant produites. Enfin, les conditions "5 *L. sericata* vs 40 *L. sericata*" et "5 *C. vomitoria* vs 40 *C. vomitoria*" ont permis de tester l'effet de la concentration des traces en composés chimiques.

1.1.1.3 Analyses statistiques

Les enregistrements vidéo ont été analysés avec le logiciel Éthovision XT 8.5 (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands). Ce logiciel a permis de suivre le trajet parcouru par la larve au cours du test en calculant les coordonnées spatiales de la larve dans l'arène toutes les secondes. A partir de ces coordonnées, le temps passé, la distance parcourue et la vitesse moyenne ont été calculés dans chaque zone de l'arène. Les données ont ensuite été comparées entre les deux zones avec le test t de Student pour données appariées lorsque les conditions de normalité et d'homoscedasticité étaient respectées, ou avec le test de Wilcoxon dans le cas contraire. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (Version 0.98.1103), avec un seuil de significativité α fixé à 0,05. Deux autres paramètres ont également été calculés et comparés entre les deux zones : le nombre de réplifications dans lesquelles la larve a commencé à se déplacer dans la zone, et la sinuosité de ses déplacements (angle de rotation par distance parcourue). Les comparaisons de ces paramètres ne donnant pas de résultats significatifs, ceux-ci sont présentés en données supplémentaires (Figures S3 et S4 en annexe 1). Des cartes thermiques ("heatmaps") ont été générées par le logiciel Éthovision pour représenter visuellement le temps passé par la larve aux différentes coordonnées dans l'arène : des couleurs proches du rouge et du bleu représentent un temps passé respectivement élevé et faible.

1.1.2 Résultats

1.1.2.1 Détection des traces conspécifiques et hétérospécifiques

Lorsqu'une seule zone de l'arène était marquée par 5 larves conspécifiques, les larves des deux espèces ont passé significativement plus de temps et parcouru plus de distance dans la zone marquée (Figures 8 et 9 ; les résultats des tests statistiques sont regroupés dans le Tableau 1). Les mêmes résultats ont été obtenus pour les traces hétérospécifiques : les larves *L. sericata* comme *C. vomitoria* ont passé significativement plus de temps et parcouru plus de distance dans la zone marquée par 5 larves hétérospécifiques que dans la zone non-marquée (Tableau 1, Figure 9). Dans les deux

conditions (traces conspécifiques ou hétérospécifiques), la vitesse moyenne de la larve n'a pas été différente entre la zone marquée et la zone non-marquée (Tableau 1).

1.1.2.2 Différenciation des traces en fonction de l'espèce émettrice

Les expériences comparant une zone marquée par 5 larves *L. sericata* et une zone marquée par 5 larves *C. vomitoria* n'ont montré aucune différence de temps passé, de distance parcourue ou de vitesse moyenne de la larve naïve entre les deux zones, tant chez *L. sericata* que chez *C. vomitoria* (Tableau 1, Figure 10). En revanche, dans les conditions présentant une zone marquée par 40 larves *L. sericata* et une zone marquée par 40 larves *C. vomitoria*, le temps passé et la distance parcourue par les larves naïves *L. sericata* ont été significativement plus élevés dans la zone marquée par *L. sericata* (i.e. par des individus conspécifiques ; Tableau 1, Figure 10). Le temps passé et la distance parcourue par les larves naïves *C. vomitoria* ont également été plus élevés en moyenne dans la zone marquée par des larves *L. sericata*, mais de manière non-significative. Pour les deux espèces, la vitesse moyenne n'a pas été différente entre les deux zones (Tableau 1).

1.1.2.3 Effet de la concentration chimique des traces larvaires

Dans les conditions présentant des zones marquées par 5 et 40 larves de la même espèce, les larves naïves *L. sericata* comme *C. vomitoria* ont passé significativement plus de temps et parcouru plus de distance dans la zone marquée par 40 larves. Ces résultats ont été observés pour des marquages à la fois conspécifiques et hétérospécifiques (Tableau 1, Figure 11). Dans les deux cas, les larves ne se sont pas déplacées plus vite dans une zone que dans l'autre (Tableau 1).

Tableau 1. Valeurs moyennes (\pm e.s.m.) de temps passé, distance parcourue et vitesse moyenne dans les deux côtés de l'arène pour les larves des deux espèces testées dans des conditions hétérogènes (traitements différents entre les deux zones ; n = 30 pour chaque condition). Les valeurs de la zone 1 sont reportées en premier, celles de la zone 2 en second, et les valeurs des tests statistiques en dernier. Les astérisques indiquent une différence significative entre les zones (test t de Student (t) et test de Wilcoxon (W) : * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; NS : différence non-significative).

| Marquage | | Temps passé (s) | | Distance parcourue (cm) | | Vitesse moyenne (cm / s) | |
|---------------|----------------|--------------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|
| Zone 1 | Zone 2 | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> |
| contrôle | 5 <i>Ls</i> | 90 \pm 15 | 88 \pm 15 | 25 \pm 4 | 30 \pm 5 | 0,27 \pm 0,01 | 0,32 \pm 0,01 |
| | | 210 \pm 15 | 212 \pm 15 | 56 \pm 4 | 67 \pm 5 | 0,27 \pm 0,01 | 0,33 \pm 0,01 |
| | | W = 73 ** | W = 64 *** | W = 73 *** | W = 69 *** | t = -0,32 NS | t = -1,58 NS |
| contrôle | 5 <i>Cvom</i> | 117 \pm 14 | 101 \pm 15 | 36 \pm 4 | 29 \pm 5 | 0,32 \pm 0,02 | 0,30 \pm 0,02 |
| | | 183 \pm 14 | 199 \pm 15 | 58 \pm 5 | 61 \pm 5 | 0,32 \pm 0,01 | 0,31 \pm 0,02 |
| | | t = -2,36 * | W = 94 ** | t = -2,68 * | W = 74 *** | t = -0,73 NS | W = 135 NS |
| 5 <i>Ls</i> | 5 <i>Cvom</i> | 168 \pm 14 | 141 \pm 13 | 46 \pm 4 | 46 \pm 5 | 0,28 \pm 0,01 | 0,34 \pm 0,02 |
| | | 132 \pm 14 | 159 \pm 13 | 38 \pm 4 | 53 \pm 5 | 0,29 \pm 0,01 | 0,34 \pm 0,01 |
| | | t = 1,27 NS | t = -0,66 NS | t = 1,18 NS | t = -0,83 NS | t = -0,85 NS | W = 291 NS |
| 40 <i>Ls</i> | 40 <i>Cvom</i> | 194 \pm 10 | 178 \pm 17 | 54 \pm 2 | 49 \pm 5 | 0,29 \pm 0,01 | 0,27 \pm 0,01 |
| | | 106 \pm 10 | 122 \pm 17 | 32 \pm 3 | 32 \pm 4 | 0,29 \pm 0,01 | 0,28 \pm 0,01 |
| | | t = 4,57 *** | t = 1,70 NS | t = 4,44 *** | t = 1,94 NS | t = -1,38 NS | t = -0,80 NS |
| 5 <i>Ls</i> | 40 <i>Ls</i> | 107 \pm 11 | 93 \pm 19 | 29 \pm 3 | 26 \pm 5 | 0,27 \pm 0,01 | 0,31 \pm 0,02 |
| | | 193 \pm 11 | 207 \pm 19 | 52 \pm 3 | 60 \pm 6 | 0,27 \pm 0,01 | 0,30 \pm 0,02 |
| | | W = 69 *** | W = 120 * | t = -3,81 *** | W = 93 ** | t = -0,01 NS | t = 1,10 NS |
| 5 <i>Cvom</i> | 40 <i>Cvom</i> | 108 \pm 12 | 96 \pm 11 | 31 \pm 4 | 36 \pm 5 | 0,28 \pm 0,01 | 0,36 \pm 0,02 |
| | | 192 \pm 12 | 204 \pm 11 | 52 \pm 3 | 70 \pm 4 | 0,27 \pm 0,01 | 0,36 \pm 0,02 |
| | | t = -3,51 ** | t = -5,22 *** | t = -3,29 ** | t = -4,82 *** | W = 252 NS | t = 0,17 NS |

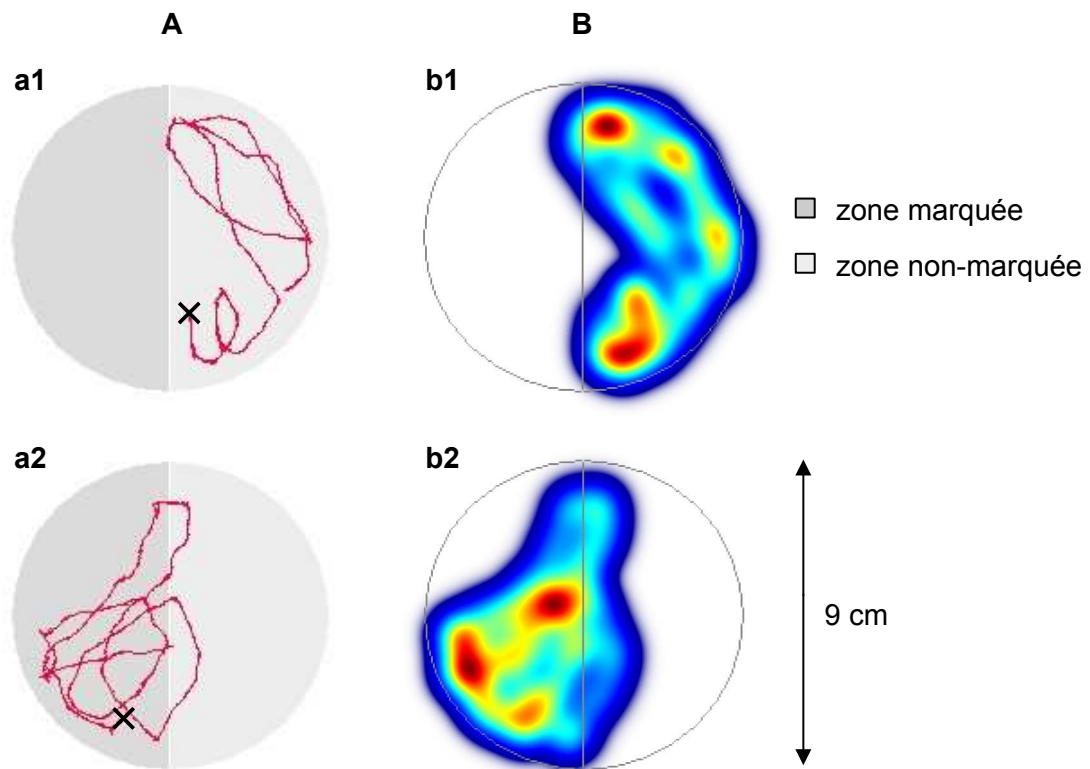


Figure 8. A. Deux exemples de parcours (tracé rouge) effectué par une larve ayant passé la plus de temps dans la zone marquée (gris foncé) que dans la zone non-marquée (gris clair). Les croix indiquent le lieu où la larve se trouvait au moment où l'enregistrement vidéo a été lancé (i.e. 2 à 3 secondes après que la larve ait été déposée au centre de l'arène). **B.** Cartes thermiques associées au parcours présentés en A (b1 avec a1, b2 avec a2). Le dégradé de couleurs représente la proportion relative de temps passé aux différentes coordonnées de l'arène (du bleu au rouge : du minimum au maximum de temps passé).

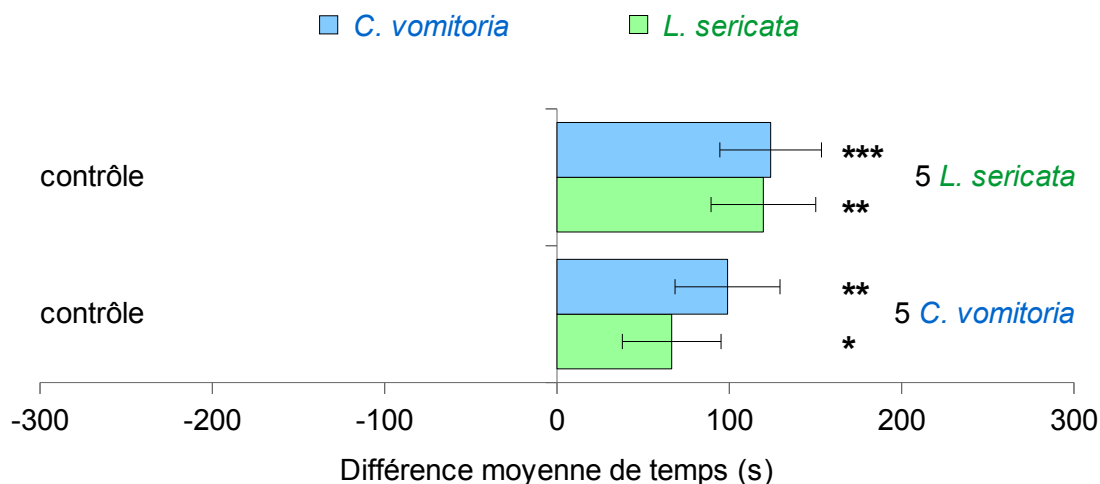


Figure 9. Différences moyennes (\pm e.s.m.) de temps passé par les larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu) entre un côté marqué (par 5 *L. sericata* ou 5 *C. vomitoria*) et un côté non-marqué (contrôle). La différence de temps a été calculée en soustrayant le temps passé dans le côté marqué à celui passé dans le côté non-marqué ($n = 30$ pour chaque condition). Test t de Student et test de Wilcoxon : * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

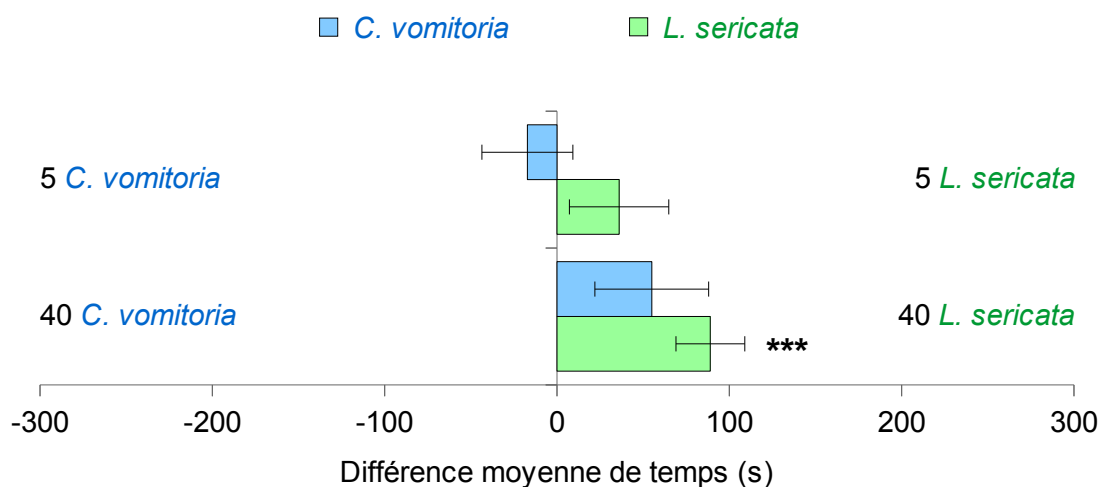


Figure 10. Différences moyennes (\pm e.s.m.) de temps passé par les larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu) entre un côté marqué par *L. sericata* (5 *L. sericata* ou 40 *L. sericata*) et un côté marqué par *C. vomitoria* (5 *C. vomitoria* ou 40 *C. vomitoria*). La différence de temps a été calculée en soustrayant le temps passé dans le côté marqué par *L. sericata* à celui passé dans le côté marqué par *C. vomitoria* ($n = 30$ pour chaque condition). Test t de Student et test de Wilcoxon : *** $P < 0,001$.

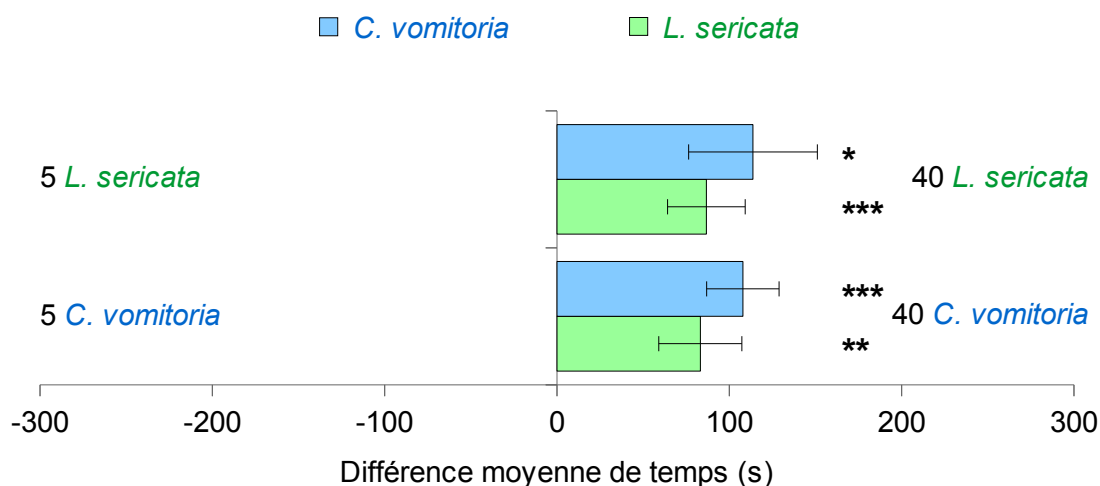


Figure 11. Différences moyennes (\pm e.s.m.) de temps passé par les larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu) entre un côté marqué par 40 larves (40 *L. sericata* ou 40 *C. vomitoria*) et un côté marqué par 5 larves (5 *L. sericata* ou 5 *C. vomitoria*). La différence de temps a été calculée en soustrayant le temps passé dans le côté marqué par 40 larves à celui passé dans le côté marqué par 5 larves ($n = 30$ pour chaque condition). Test t de Student et test de Wilcoxon : * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

1.1.3 Discussion

Les résultats de cette étude ont démontré (1) une préférence des larves *L. sericata* et *C. vomitoria* pour un côté préalablement marqué par des larves conspécifiques ou hétérosppécifiques, (2) une préférence des deux espèces (significative uniquement chez *L. sericata*) pour le côté marqué par *L. sericata* plutôt que par *C. vomitoria*, et (3) une préférence des deux espèces pour le côté marqué par un plus grand nombre de larves.

Dans les tests opposant un côté marqué à un côté non-marqué, les larves ont montré une préférence pour le côté marqué indépendamment de l'espèce utilisée pour le marquage (i.e. l'espèce émettrice). Ce résultat confirme non-seulement la capacité des larves à percevoir la présence antérieure de congénères sur un substrat (résultat précédemment observé par Boulay et al. 2013), mais également leur capacité à percevoir la présence d'individus hétérosppécifiques. Cette préférence s'est traduite par un temps passé plus élevé dans la zone marquée, sans changement de vitesse de déplacement. Les traces larvaires exercent donc un effet de rétention intersppécifique sur les autres larves, confirmant la

première hypothèse de ce chapitre. En favorisant la rétention de nouvelles larves sur une zone où une autre espèce était déjà présente, ces traces augmentent la probabilité d'un regroupement interspécifique. Un tel phénomène a déjà été démontré chez des espèces de chenilles grégaires : les chenilles des espèces *Malacosoma disstria* et *M. americanum* laissent localement des traces qui induisent un comportement de suivi chez des individus conspécifiques comme hétérospécifiques et conduisent à leur agrégation (Fitzgerald & Edgerly 1979).

Les tests ayant opposé deux marquages d'intensité différente ont révélé une préférence des larves pour le côté le plus marqué. Ces résultats montrent une amplification de l'effet des traces avec le nombre d'individus émetteurs. Cette amplification suggère que les traces peuvent induire une agrégation auto-organisée : plus la densité de larves à un endroit donné est élevée, plus le marquage est intense et plus la zone sera rétentive pour de nouvelles larves. Des processus d'auto-amplification similaires ont par exemple été identifiés chez deux espèces de cloportes (*Porcellio scaber* and *Oniscus asellus*), dont la probabilité de s'agréger augmente avec la taille du groupe (Broly et al. 2016). En favorisant la formation de groupes hétérospécifiques de grande taille, les traces larvaires jouent donc un rôle de vecteur d'agrégation interspécifique. La taille des agrégats ainsi formés serait ensuite régulée par les effets répulsifs générés par la surpopulation (Rivers et al. 2011).

Lorsque chaque côté de l'arène était marqué par une espèce différente, le comportement des larves a différencié suivant l'espèce émettrice et l'intensité du marquage. Alors qu'à faible concentration les larves n'ont montré aucune préférence pour une espèce, à forte concentration, le marquage de *L. sericata* a été préféré par les larves des deux espèces (de manière toutefois non-significative pour *C. vomitoria*). Ces résultats démontrent que les larves *L. sericata* sont capables de discriminer les traces en fonction de l'espèce émettrice, et suggèrent qu'une capacité équivalente mais moins sensible existe aussi chez *C. vomitoria*. Ils montrent également que la réponse des larves à leurs congénères varie selon l'espèce et que les traces laissées par *L. sericata* sont plus rétentives que celles laissées par *C. vomitoria*. Selon ces résultats, les larves *L. sericata* tendraient davantage à s'agréger avec leurs congénères qu'avec une autre espèce, et inversement pour *C. vomitoria*. Par ailleurs, l'absence de préférence à faible intensité de marquage met en évidence un seuil de perception des traces, en-dessous duquel les larves restent capables de percevoir leur présence mais sans différencier l'espèce. De tels seuils de perception peuvent être liés aux seuils de réponse des récepteurs olfactifs, dont l'existence a été démontrée chez les larves de drosophiles (Kreher et al. 2005).

Les composés chimiques impliqués dans les traces larvaires sont vraisemblablement produits directement par les larves et laissés passivement lors des déplacements. Les expériences contrôles présentées en annexe 1, dans lesquelles les larves ont été abondamment rincées avant d'être testées (Figure S2), suggèrent en effet que l'effet des traces n'est pas dû à des éléments acquis superficiellement lors de l'alimentation (ex : des résidus de nourriture qui seraient restés collés à la cuticule). Cette hypothèse est également rejetée par la capacité des larves à discriminer les traces de différentes espèces. Enfin, le fait que les larves répondent positivement au marquage déposé par des larves gardées à jeun depuis 4 h ou depuis 24 h suggère que l'émission des traces n'est pas contexte-dépendante, et que les traces seraient donc produites passivement.

Chez plusieurs espèces d'insectes, l'agrégation est initiée par l'effet attractif ou rétentif d'hydrocarbures cuticulaires (ex : coccinelles, Wheeler & Cardé 2014 ; blattes, Rivault et al. 1998). Des similarités entre les profils d'hydrocarbures cuticulaires sont par ailleurs souvent impliquées dans la reconnaissance et la coexistence entre populations, colonies ou espèces (ex : Bonavita-Cougourdan et al. 1996, Vauchot et al. 1997, Saïd et al. 2005). D'autres composés que les hydrocarbures peuvent également être impliqués, tels que des composés organiques volatiles attractifs à distance (ex : Torto et al. 1996, Fucarino et al. 2004, Wertheim et al. 2005). Dans le cas des espèces étudiées ici, le fait que *L. sericata* et *C. vomitoria* répondent toutes les deux à des traces conspécifiques et hétérospécifiques suggère l'existence de composés communs aux deux espèces. De plus, la capacité de *L. sericata* à distinguer ses congénères d'individus *C. vomitoria* (au-delà d'une certaine concentration) suppose des différences chimiques qualitatives et/ou quantitatives. Par exemple, *L. sericata* pourrait émettre les mêmes composés que *C. vomitoria* mais en plus grande quantité, ce qui expliquerait la rétention plus forte des traces de cette espèce. Afin d'éclaircir ces aspects, la composition chimique des traces larvaires des deux espèces a été analysée et les composés identifiés ont été testés sur le comportement de chaque espèce.

1.2 Composition chimique des traces larvaires et effet des composés communs

1.2.1 Matériel et méthodes

1.2.1.1 Matériel biologique

L'élevage des mouches et l'obtention des larves utilisées dans les expériences ont suivi le même protocole que celui décrit dans la section 1.1.1.1. Les larves ont été prélevées 5 et 7 jours après la ponte pour *L. sericata* et *C. vomitoria* respectivement, afin d'obtenir des larves de stade L3 (8 ± 1 mm).

1.2.1.2 Extraction des traces larvaires

Le dispositif utilisé pour extraire les traces larvaires était constitué d'une boîte de Pétri (2 cm de hauteur, 9 cm de diamètre) dont le fond a été recouvert d'une feuille de papier filtre humidifiée. La boîte a été placée dans un incubateur (Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) à 25 ± 1 °C et éclairé par en-dessous avec une lumière rouge (630 nm). Des larves *L. sericata* ou *C. vomitoria* (40 ou 80 de même espèce) ont été déposées dans l'arène et retirées au bout de 10 min, afin qu'elles laissent leurs traces sur le papier filtre ("marquage"). Au préalable, ces larves ont été placées pendant 4 h à 25 ± 1 °C (incubateur Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) dans une boîte contenant de la sciure de bois humidifiée, afin d'éliminer les traces de nourriture potentiellement présentes sur leur cuticule et de les faire jeûner pour éviter qu'elles ne défèquent sur le papier filtre. Au total, 16 marquages ont été réalisés : 6 avec 40 larves *L. sericata*, 6 avec 40 larves *C. vomitoria*, 2 avec 80 larves *L. sericata*, et 2 avec 80 larves *C. vomitoria*. En plus de ces échantillons, 6 papiers filtres contrôles ont été réalisés en suivant le même protocole et les mêmes matériaux mais en l'absence du dépôt des larves. Les différents papiers filtres (échantillons et contrôles) ont été déposés dans des flacons en verre étanches stockés à -20 °C jusqu'à

analyse. Deux autres séries de contrôles ont été faites dans des flacons en verre sans papiers pour déterminer les polluants contenus dans l'atmosphère du laboratoire : (1) au moment des extractions et (2) juste avant les analyses chimiques dans le laboratoire d'analyse.

1.2.1.3 Analyses chimiques

Les analyses chimiques ont été réalisées à l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI, Université de Tours) par Christophe Lucas. L'ensemble des échantillons contrôles et d'intérêts ont été analysés suivant 3 procédés d'analyses chimiques différents : deux analyses de Solid-Phase Microextraction (SPME) avec une fibre de 85 µm recouverte de phase polyacrylate (blanche) et une fibre 50 / 30 µm recouverte de phase Divinylbenzene / Carboxen / PDMS (grise), ainsi qu'une analyse en Dynamic Headspace (DHS) avec des cartouches tenax. Pour chaque type d'analyse un programme spécifique a été utilisé afin d'optimiser les conditions d'extraction et de séparation et de faciliter les identifications. Les trois types d'analyses ont été effectués à l'aide d'un robot MPS Gerstel couplé à un chromatographe en phase gazeuse triple quad (GC-TQ, Agilent 7890B / 7000C, Agilent Technology, USA ; 30 m x 0,32 mm x 0,25 µm), supervisé par le logiciel MassHunter (v.B07).

Différentes méthodes chromatographiques ont été utilisées pour chaque type d'analyse. (1) Pour la SPME blanche, l'échantillon a été incubé en présence de la fibre dans un flacon étanche et chauffé à 30 °C pendant 0,5 min dans un agitateur réglé à 500 RPM. L'extraction SPME a duré 180 min et a été désorbée à 320 °C pendant 300 s. L'injecteur était réglé à 300 °C en mode split 35:1 avec un split flow de 42 mL / min. La température du four commençait à 30 °C pendant 2 min puis augmentait à 330 °C à un taux de 5 °C / min puis a été maintenue pendant 1 min à 330 °C. (2) Pour la SPME grise, l'échantillon a été incubé en présence de la fibre dans un flacon étanche et chauffé à 30 °C pendant 0,5 min dans un agitateur réglé à 500 RPM. L'extraction SPME a duré 180 min et a été désorbée à 270 °C pendant 300 s. L'injecteur était réglé à 270 °C en mode split 35:1 avec un split flow de 42 mL / min. La température du four commençait à 30 °C pendant 2 min puis augmentait à 280 °C à un taux de 5 °C / min puis a été maintenue pendant 1 min à 280 °C. (3) Pour la DHS tenax, l'échantillon a été incubé dans un flacon étanche chauffé à 28 °C pendant 2 min dans un agitateur réglé à 500 RPM. L'extraction a duré 120 min sous un flux d'azote à 25 mL / min à 28 °C. La cartouche a été désorbée dans l'injecteur en mode splitless à une

température initiale de 25 °C pendant 0,1 min puis a été chauffée à 300 °C à un taux de 100 °C / min puis maintenue à 300 °C pendant 2 min. Un point froid de -20 °C en début de colonne a permis une cryofocalisation des molécules d'intérêts avant d'être libérées à une température de 320 °C à un taux de 10 °C / s. La température du four commençait à 30 °C pendant 2 min puis augmentait à 320 °C à un taux de 5 °C / min puis a été maintenue pendant 10 min à 320 °C.

Pour toutes les analyses, le gaz vecteur était l'hélium à un flux de 1 mL / min. De plus, l'impact électronique était réglé sur 70 eV en mode scan toute les 0,3 s avec un "scan lapse" de 0,1 s et un "mass scan" allant de 40 à 600 amu. Pour chaque technique d'analyse, les échantillons et les contrôles ont été analysés aléatoirement. La présence de pics d'intérêt a été validée en comparaison des blancs contrôles respectifs afin d'éliminer tous les faux positifs dus à de potentielles contaminations de l'air ambiant ou issus des matériaux utilisés. Les identifications ont été faites par comparaison des spectres de fragmentation des molécules d'intérêts avec ceux issus de la bibliothèque NIST, de la littérature et des standards disponibles en laboratoire (McLafferty & Tureček 1993, Nelson & Blomquist 1995).

De l'ensemble des pics chromatographiques considérés comme positifs par rapport aux analyses des contrôles, seules les molécules ayant été identifiées avec certitude ont été sélectionnées pour les expériences comportementales.

1.2.1.4 Tests de choix binaire

L'effet comportemental des composés chimiques identifiés a été évalué par des tests de choix binaires en utilisant le même dispositif expérimental que celui décrit dans la section 1.1.1.2 (i.e. une arène circulaire en verre divisée en deux zones de taille égale ; Figure 7).

Le protocole était divisé en deux étapes. Dans la première, une solution de 200 µL de solvant (hexane) contenant ou non un composé chimique isolé a été appliquée sur le papier filtre dans chaque zone puis laissée à sécher pendant 5 min sous hôte. Le papier filtre a ensuite été déposé sur une gélose d'agar-agar à 6 % coulée dans l'arène, qui permettait de garder le papier humide et de favoriser ainsi le déplacement des larves. Dans la seconde étape, une larve *L. sericata* ou *C. vomitoria* a été déposée au centre de l'arène parallèlement à l'intersection entre les deux zones, puis ses déplacements ont été filmés pendant 5 min par un appareil photo (Canon, modèle EOS 750D) placé à la verticale au-dessus du dispositif.

Les larves testées ont été préalablement laissées pendant 30 min à 25 ± 1 °C (incubateur Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) dans une boîte contenant de la sciure de bois humidifiée afin d'éliminer les traces de nourriture potentiellement présentes sur leur cuticule. Entre chaque test, le dispositif a été nettoyé au solvant puis à l'éthanol à 95 % et les positions des deux zones ont été interverties dans l'incubateur.

Les deux composés chimiques testés étaient des standards synthétiques d'acide décanoïque et d'acide pentadécanoïque (99 % de pureté, Thermo Fisher, Kandel, Allemagne). Ces composés ont été dilués dans de l'hexane à deux concentrations : $25 \mu\text{g} / \mu\text{L}$ et $0,25 \mu\text{g} / \mu\text{L}$. Avant leur application sur le papier filtre, les solutions ont été passées au vortex. Le dépôt de $200 \mu\text{L}$ permettait de les répartir de manière homogène sur la surface de la zone tout en évitant tout débordement vers l'autre zone.

Au total, 7 combinaisons de choix (répliquées 20 fois chacune) ont été testées chez chacune des deux espèces. Les quatre combinaisons de choix suivantes ont été testées pour évaluer l'effet des composés isolés sur le comportement des larves : ces combinaisons présentaient une zone contenant du solvant et une zone contenant une solution (1) d'acide décanoïque à $25 \mu\text{g} / \mu\text{L}$, (2) d'acide décanoïque à $0,25 \mu\text{g} / \mu\text{L}$, (3) d'acide pentadécanoïque à $25 \mu\text{g} / \mu\text{L}$, ou (4) d'acide pentadécanoïque à $0,25 \mu\text{g} / \mu\text{L}$. Trois autres combinaisons ont servi de contrôles : un premier contrôle négatif vérifiant l'effet potentiel du solvant sur les larves ("solvant vs rien" : une zone contenant du solvant vs une zone laissée vierge), un deuxième contrôle négatif vérifiant l'absence de biais dans le dispositif ("solvant vs solvant"), et un troisième contrôle positif vérifiant la fonctionnalité du dispositif en présentant une zone contenant du solvant et une zone contenant du solvant et des traces larvaires conspécifiques (zone supposée rétentive d'après les résultats présentés dans la section 1.1.2). Les traces larvaires ont été obtenues en plaçant 40 larves de même espèce (*L. sericata* ou *C. vomitoria*) sur une zone contenant du solvant pendant 10 min avant d'être retirées. Afin d'éliminer les traces de nourriture sur leur cuticule et de les faire jeûner pour éviter qu'elles ne défèquent sur le papier filtre, ces larves ont été préalablement conservées pendant 4 h à 25 ± 1 °C dans une boîte contenant de la sciure de bois humide.

1.2.1.5 Analyses statistiques

Les enregistrements vidéo des tests de choix binaire ont été analysés avec le logiciel Avimeca (version 2.7.30). Sur chaque vidéo, la larve a été pointée manuellement sur une

image toutes les 4 s afin de déterminer ses coordonnées spatiales dans l'arène. A partir de ces coordonnées, le temps passé et la vitesse moyenne de la larve ont été calculés dans chaque zone de l'arène. Pour limiter les imprécisions de mesure, la vitesse moyenne dans une zone n'a été calculée que lorsque le temps passé par la larve dans cette zone était supérieur ou égal à 15 s. Les données ont ensuite été comparées entre les deux zones avec le test t de Student pour données appariées lorsque les conditions de normalité et d'homoscedasticité étaient respectées, ou avec le test de Wilcoxon dans le cas contraire. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (Version 3.6.2), avec un seuil de significativité α fixé à 0,05.

1.2.2 Résultats

1.2.2.1 Identification des composés chimiques présents dans les traces larvaires

Les composés détectés dans les traces larvaires de *L. sericata* par SPME comprennent le benzenethanamine (3,4-dimethoxy- α -methyl-) et le 3-buten-2-one (4-(2,6,6-trimethyl-1-cyclohexen-1-yl)-). Ceux identifiés par DHS comprennent l'acide décanoïque, l'acide pentadécanoïque et l'acide octadécanoïque. Les composés détectés chez *C. vomitoria* sont le 2,4-dimethyl-1-heptene par SPME et l'acide décanoïque, le 2-ethylhexyl salicylate, l'acide pentadécanoïque et l'acide hexadécanoïque par DHS. Des traces de (Z)-9-tricosene et de 2-octen-1-ol ont également été retrouvées chez les deux espèces. Les quantités de molécules détectées lors des analyses étant très faibles, leur abondance relative dans les extraits des traces larvaires n'a pas pu être déterminée.

1.2.2.2 Effet comportemental des composés chimiques identifiés

1.2.2.2.1 Conditions contrôles

Dans la condition présentant un choix entre une zone avec du solvant et une zone contenant à la fois du solvant et des traces larvaires conspécifiques, les larves des deux espèces ont passé significativement plus de temps dans la zone marquée (Tableau 2, Figure 12). La vitesse moyenne des larves *L. sericata* a également été significativement plus élevée dans cette zone que dans celle ne contenant que du solvant, tandis que celle des larves *C. vomitoria* n'a pas significativement différencié entre les deux zones (Tableau 2, Figure 12). Lorsqu'un choix était donné entre une zone contenant du solvant et une zone vierge, aucune différence de temps passé ou de vitesse moyenne entre les deux zones n'a été observée chez les deux espèces (Tableau 2, Figure 12). Les mêmes résultats ont été constatés lorsque les deux zones contenaient du solvant (Tableau 2, Figure 12).

1.2.2.2.2 Acide décanoïque

Dans la condition présentant un choix entre une zone contenant du solvant et une zone contenant une solution d'acide décanoïque diluée à 25 µg / µL, le temps passé et la vitesse moyenne des larves des deux espèces n'ont pas été différents entre les deux zones (Tableau 2, Figure 13). En revanche, lorsque l'acide était dilué à 0,25 µg / µL, les larves *C. vomitoria* ont passé significativement plus de temps dans la zone contenant l'acide (Tableau 2, Figure 13). Les larves *L. sericata* ont également passé en moyenne plus de temps dans la zone contenant l'acide mais de manière non-significative (Tableau 2, Figure 13). Chez les deux espèces, la vitesse moyenne n'a pas différencié entre les deux zones (Tableau 2, Figure 13).

1.2.2.2.3 Acide pentadécanoïque

Lorsqu'un choix était donné entre une zone contenant du solvant et une zone contenant une solution d'acide pentadécanoïque diluée à 25 µg / µL, chez *L. sericata*, le temps passé par les larves a été significativement plus élevé dans la zone contenant

uniquement le solvant que dans celle contenant l'acide (Tableau 2, Figure 14). Aucune différence de vitesse moyenne n'a été observée entre les deux zones (Tableau 2, Figure 14). A l'inverse, chez *C. vomitoria*, les larves n'ont pas passé plus de temps dans une zone que dans l'autre, mais leur vitesse moyenne a été significativement plus élevée dans la zone contenant uniquement le solvant (Tableau 2, Figure 14). Lorsque l'acide était dilué à 0,25 µg / µL, aucune différence de temps passé ou de vitesse moyenne n'a été observée entre les deux zones chez les larves des deux espèces (Tableau 2, Figure 14).

Tableau 2. Valeurs moyennes (\pm e.s.m.) de temps passé et vitesse moyenne dans les deux côtés de l'arène pour les larves des deux espèces, en fonction des traitements appliqués à chaque zone (n = 20 pour chaque condition). Les valeurs de la zone 1 sont reportées en premier, celles de la zone 2 en second, et les valeurs des tests statistiques en dernier. Les astérisques indiquent une différence significative entre les zones (test t de Student (t) et test de Wilcoxon (W)) : * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; NS : différence non-significative).

| Traitement | | Temps passé (s) | | Vitesse moyenne (cm / s) | |
|------------|---|--------------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|
| Zone 1 | Zone 2 | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> |
| solvant | zone vierge | 164 \pm 15 | 140 \pm 12 | 0,19 \pm 0,02 | 0,20 \pm 0,02 |
| | | 136 \pm 15 | 160 \pm 12 | 0,21 \pm 0,02 | 0,19 \pm 0,02 |
| | | t = 0,95 NS | t = -0,85 NS | t = -1,19 NS | t = 1,32 NS |
| solvant | solvant | 126 \pm 14 | 151 \pm 13 | 0,20 \pm 0,02 | 0,19 \pm 0,02 |
| | | 174 \pm 14 | 149 \pm 13 | 0,21 \pm 0,02 | 0,20 \pm 0,01 |
| | | t = -1,75 NS | t = 0,09 NS | t = -0,73 NS | t = -1,39 NS |
| solvant | solvant + 40 larves | 86 \pm 13 | 71 \pm 10 | 0,17 \pm 0,01 | 0,13 \pm 0,02 |
| | | 214 \pm 13 | 229 \pm 10 | 0,22 \pm 0,02 | 0,15 \pm 0,01 |
| | | t = 5,00 *** | t = 8,54 *** | t = 3,77 ** | W = 120 NS |
| solvant | solvant + acide décanoïque (0,25 µg / µL) | 128 \pm 13 | 122 \pm 11 | 0,17 \pm 0,02 | 0,16 \pm 0,02 |
| | | 172 \pm 13 | 178 \pm 11 | 0,18 \pm 0,01 | 0,16 \pm 0,01 |
| | | t = 1,74 NS | t = 2,64 * | t = -0,88 NS | t = -0,11 NS |
| solvant | solvant + acide décanoïque (25 µg / µL) | 151 \pm 13 | 169 \pm 15 | 0,20 \pm 0,02 | 0,19 \pm 0,01 |
| | | 149 \pm 13 | 131 \pm 15 | 0,20 \pm 0,02 | 0,18 \pm 0,02 |
| | | t = -0,10 NS | t = -1,32 NS | W = 105 NS | t = -1,37 NS |
| solvant | solvant + acide penta- décanoïque (0,25 µg / µL) | 144 \pm 11 | 143 \pm 12 | 0,17 \pm 0,02 | 0,18 \pm 0,01 |
| | | 156 \pm 11 | 157 \pm 12 | 0,17 \pm 0,02 | 0,18 \pm 0,01 |
| | | t = 0,53 NS | t = 0,60 NS | t = -0,09 NS | t = -1,82 NS |
| solvant | solvant + acide penta- décanoïque (25 µg / µL) | 175 \pm 12 | 157 \pm 15 | 0,18 \pm 0,02 | 0,18 \pm 0,01 |
| | | 125 \pm 12 | 143 \pm 15 | 0,19 \pm 0,02 | 0,15 \pm 0,01 |
| | | t = -2,11 * | t = -0,50 NS | W = 116 NS | t = -2,31 * |

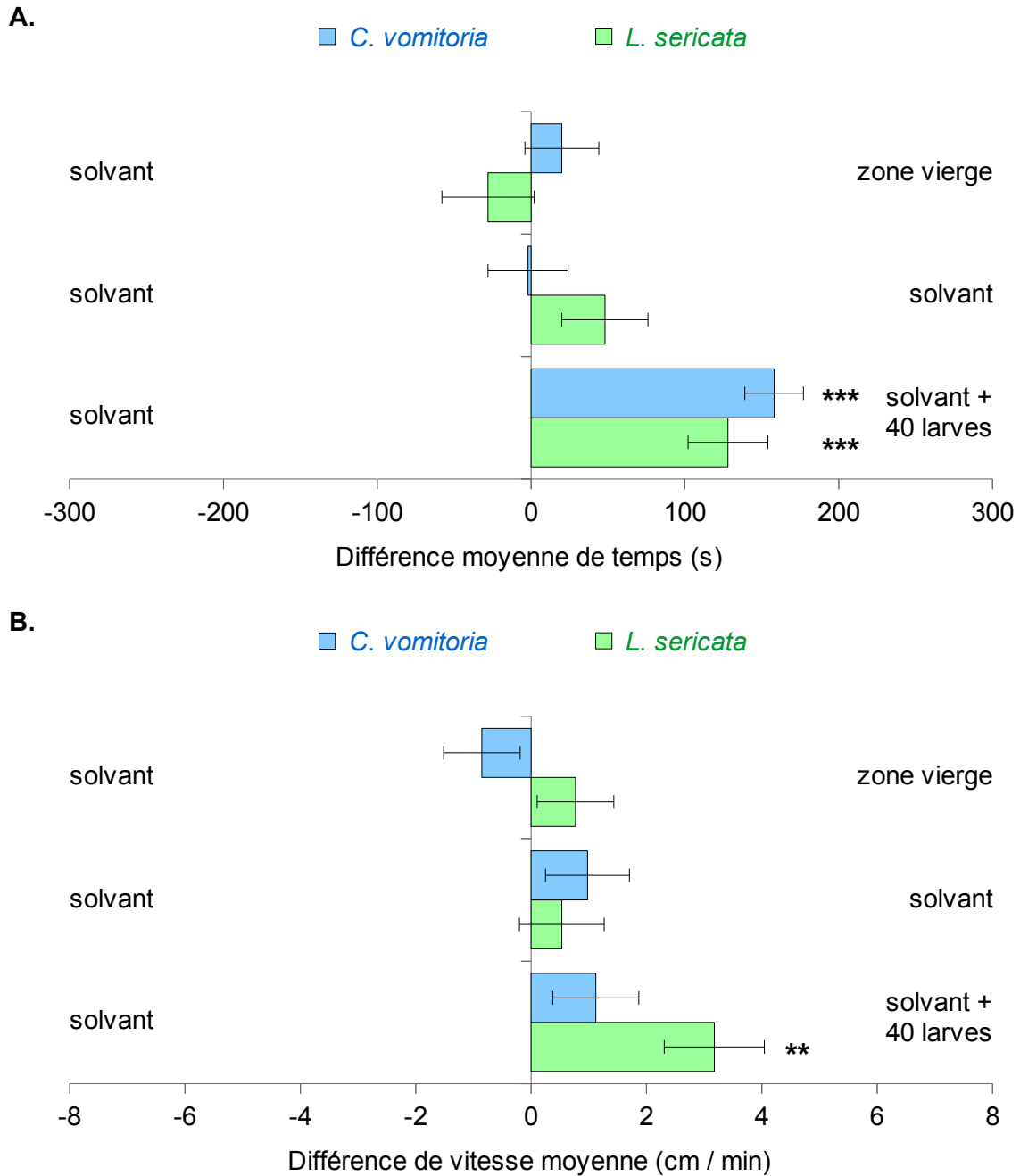


Figure 12. Différence moyenne (\pm e.s.m.) de (A) temps passé et (B) vitesse moyenne des larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu) entre un côté traité avec du solvant (gauche) et un côté soit non-traité (zone vierge), soit traité avec du solvant, soit traité avec du solvant et marqué par 40 larves conspécifiques (droite). La différence a été calculée en soustrayant le paramètre (temps passé ou vitesse) du côté indiqué à droite à celui du côté indiqué à gauche ($n = 20$ pour chaque condition). Test t de Student : ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

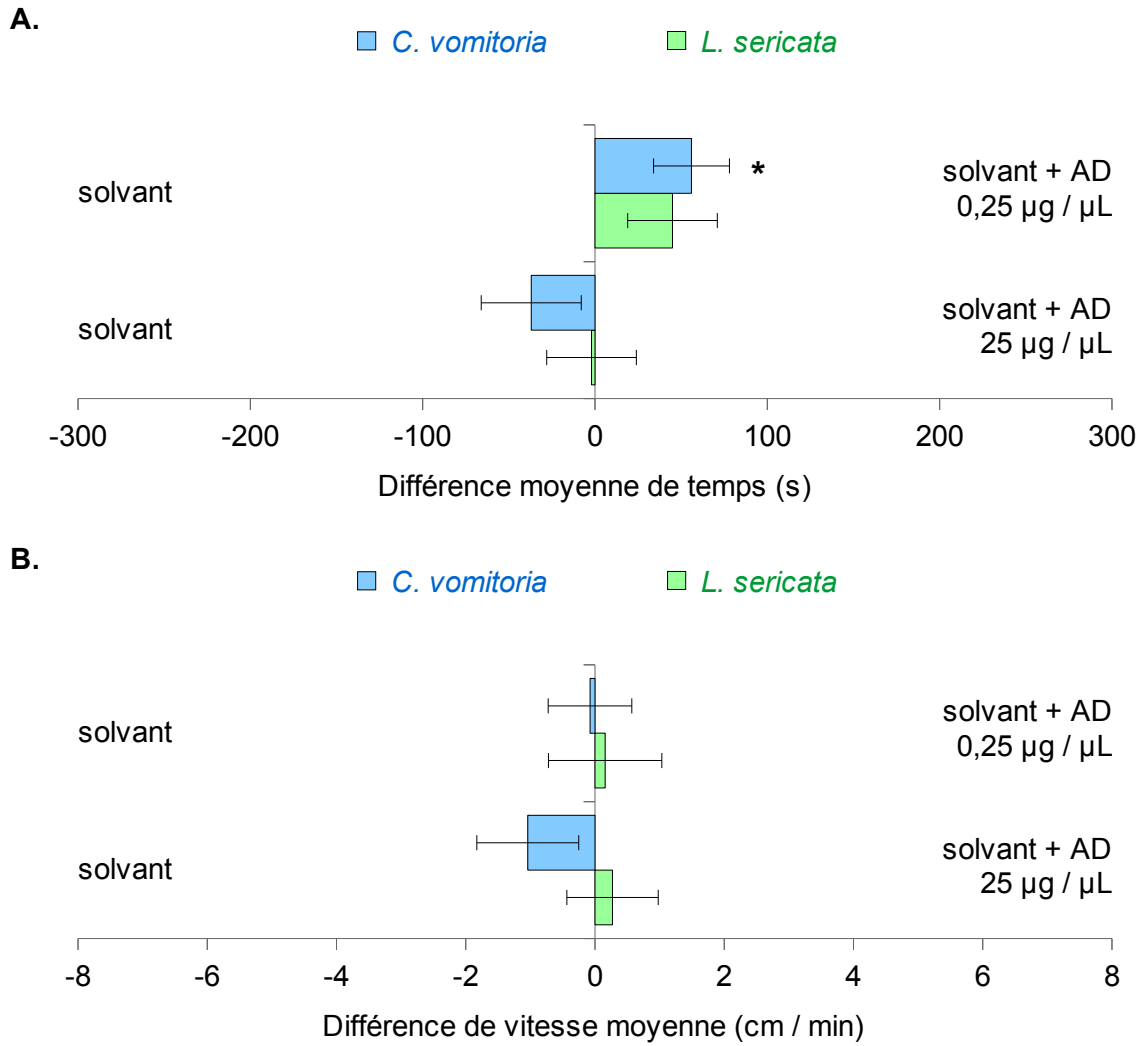


Figure 13. Différence moyenne (\pm e.s.m.) de **(A)** temps passé et **(B)** vitesse moyenne des larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu) entre un côté traité avec du solvant (gauche) et un côté traité avec du solvant et une solution d'acide décanoïque (AD) diluée soit à 0,25 µg / µL, soit à 25 µg / µL (droite). La différence a été calculée en soustrayant le paramètre (temps passé ou vitesse) du côté traité avec le solvant à celui du côté traité avec le solvant et l'acide ($n = 20$ pour chaque condition). Test t de Student : * $P < 0,05$.

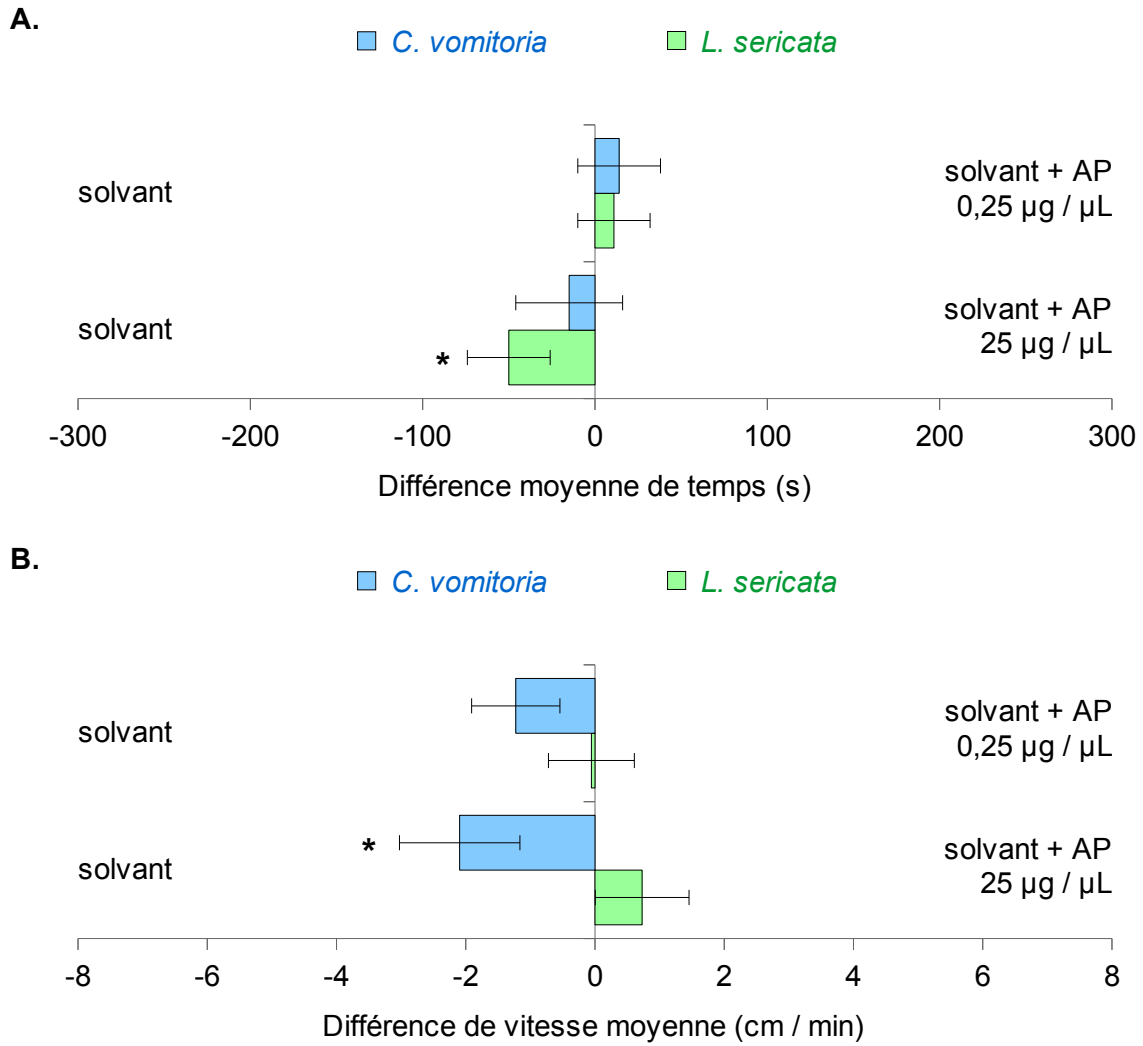


Figure 14. Différence moyenne (\pm e.s.m.) de **(A)** temps passé et **(B)** vitesse moyenne des larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu) entre un côté traité avec du solvant (gauche) et un côté traité avec du solvant et une solution d'acide pentadécanoïque (AP) dilué soit à 0,25 µg / µL, soit à 25 µg / µL (droite). La différence a été calculée en soustrayant le paramètre (temps passé ou vitesse) du côté traité avec le solvant à celui du côté traité avec le solvant et l'acide (n = 20 pour chaque condition). Test t de Student : * $P < 0,05$.

1.2.3 Discussion

Les résultats de l'analyse chimique des traces larvaires ont montré que les larves *L. sericata* et *C. vomitoria* avaient deux acides en commun, l'acide décanoïque et l'acide pentadécanoïque, ainsi que du (7)-9-tricosène, détecté à l'état de traces. Le (Z)-9-tricosène joue un rôle de phéromone sexuelle chez plusieurs arthropodes (Rogoff et al. 1973, Zhang et al. 2003, Xiao et al. 2010). Les acides décanoïque et pentadécanoïque sont quant à eux connus pour stimuler l'agrégation chez certaines espèces d'insectes (ex : criquets, Torto et al. 1996 ; dermestes, Cohen et al. 1974). Pour cette raison, l'effet de ces deux composés sur le comportement des larves a été testé. Ces expériences seront poursuivies au-delà de cette thèse en testant le (Z)-9-tricosène.

Les expériences contrôles ont démontré (1) l'absence d'effet du solvant utilisé (pas de différence significative de comportement entre une zone vierge et une zone contenant du solvant), (2) l'absence de biais spatial dans l'arène expérimentale (pas de différence significative entre deux zones identiques) et (3) l'effet rétentif du marquage larvaire en présence du solvant (préférence des larves pour la zone marquée quand l'autre contenait seulement du solvant). Ces résultats permettent de valider la fonctionnalité du dispositif et d'imputer à chaque composé testé l'effet observé.

Les résultats des tests des deux acides ont montré (1) un effet rétentif de l'acide décanoïque chez *C. vomitoria* à faible concentration (tendance retrouvée aussi chez *L. sericata* mais non-significative) qui disparaît à forte concentration, et (2) un effet répulsif de l'acide pentadécanoïque chez les deux espèces à forte concentration qui disparaît à une concentration plus faible.

L'effet rétentif de l'acide décanoïque à 0,25 µg / µL sur les larves *C. vomitoria* apporte une explication causale à l'effet des traces larvaires chez cette espèce : cet acide est retrouvé dans les extraits à la fois de *L. sericata* et de *C. vomitoria* et, comme démontré dans la partie 1.1, ces extraits induisent tous les deux une rétention des larves *C. vomitoria*. La tendance également rétentive sur les larves *L. sericata* ($P = 0,097$ pour le temps passé) suggère que l'acide décanoïque participe aussi, mais de manière moins prépondérante, à la réponse de ces larves aux traces des deux espèces. Globalement, ces résultats sont en faveur d'un rôle joué par l'acide décanoïque dans l'effet interspécifique des traces larvaires, confirmant la deuxième hypothèse de ce chapitre.

L'effet rétentif de l'acide décanoïque observé ici est en accord avec l'attraction que ce composé induit chez d'autres espèces (Torto et al. 1996, Puri et al. 2006). Par ailleurs, la réponse positive de plusieurs espèces à un même composé produit par chacune d'elles est retrouvée chez d'autres insectes comme les punaises (Fucarino et al. 2004). Cependant, l'effet de l'acide sur *C. vomitoria* est ici de magnitude bien plus faible comparé à l'effet des traces brutes (les larves ont passé en moyenne 76 % de leur temps dans la zone marquée avec les traces et seulement 60 % dans la zone marquée avec l'acide). Cette faible magnitude semble indiquer que d'autres composés jouent un rôle dans l'effet rétentif des traces larvaires, agissant en synergie avec l'acide décanoïque. Cela est souvent constaté dans les études comparant des composés isolés avec des extraits bruts, qui retrouvent en général un effet comparable à celui des extraits seulement après avoir associé plusieurs composés (i.e. un mélange aux proportions relatives identiques à celles détectées dans les extraits ; ex : Torto et al. 1996, Zhang et al. 2003, Mast et al. 2014, Wheeler & Cardé 2014).

Concernant l'acide pentadécanoïque, aucun effet rétentif n'a été observé sur les deux espèces, quelle que soit la concentration. Au contraire, cette molécule a induit à 25 µg / µL une répulsion des larves *L. sericata* avec un temps passé plus faible dans la zone contenant l'acide. Chez *C. vomitoria*, les larves n'ont pas passé moins de temps dans cette zone mais s'y sont déplacées moins vite, ce qui pourrait suggérer à la fois un léger effet répulsif de l'acide (d'après la réponse observée des larves aux traces brutes, i.e. un temps passé et une vitesse plus élevés dans la zone marquée) ou un léger effet rétentif (lié par exemple à un niveau de stress moins élevé). La répulsion pourrait jouer un rôle dans la régulation de la taille des agrégats larvaires en exerçant une rétroaction négative sur l'effet des traces (i.e. une diminution de la rétention). Cette régulation serait d'autant plus forte que la concentration est grande. En effet, pour les deux acides, l'augmentation de la concentration du composé induit le passage d'un effet attractif à neutre (acide décanoïque) ou d'un effet neutre à répulsif (acide pentadécanoïque). Cette corrélation entre concentration et répulsion, déjà observée chez d'autres espèces (Wherteim et al. 2005), suggère que plus la densité de larves est grande, plus les traces laissées tendent à devenir répulsives. Les résultats de la partie 1.1 montrent toutefois que les larves sont d'autant plus retenues que la concentration des traces larvaires est grande. Les traces ne deviendraient donc répulsives qu'au-delà d'une certaine densité larvaire, potentiellement très importante au vu de la taille des masses larvaires observées dans la nature (Rivers et al. 2011).

Dans l'ensemble, les deux études présentées dans ce chapitre ont démontré, d'une part, que les traces larvaires ont un effet rétentif interspécifique et densité-dépendant sur les

larves des espèces *L. sericata* et *C. vomitoria*, et d'autre part, que cet effet est soutenu par au moins un composé chimique commun aux deux espèces (i.e. l'acide décanoïque). Ces résultats éclaircissent la nature des stimuli favorisant l'agrégation interspécifique chez les larves de Diptères Calliphoridés : les larves émettent des composés allélochimiques qui leur permettent de détecter la présence d'autres espèces et de rester près d'elles. Dans les expériences, ces composés ont été produits en l'absence de nourriture, en l'absence d'individus hétérosppécifiques et à différentes densités. Cela suggère que leur émission ne dépend pas (ou peu) du contexte environnemental et ne serait donc pas intentionnelle. Ces composés ne joueraient donc pas un rôle de signaux de communication au sens strict, mais plutôt d'indices, produits passivement et révélant la présence de l'espèce ("eavesdropping" ; Goodale et al. 2017). Par ailleurs, les deux espèces ont répondu aux traces laissées par des individus hétérosppécifiques, ce qui démontre une reconnaissance interspécifique bidirectionnelle (Boulay et al. 2019).

Selon l'hypothèse principale de cette thèse, la capacité des espèces de larves à se reconnaître et à s'agréger entre elles constituerait une adaptation si cette agrégation génère des bénéfices importants pour au moins une des deux espèces. Dans une étude similaire réalisée sur des punaises, Fucarino et al. (2004) ont mis en évidence l'existence de composés partagés entre espèces associée à de fortes agrégations interspécifiques en laboratoire. Les auteurs ont postulé que ces regroupements entre espèces apportent des bénéfices au moins équivalents à ceux des groupes consppécifiques (limitation de la dessiccation et des risques de prédation associée à une absence de compétition pour la ressource) et que ces bénéfices auraient favorisé la sélection de la capacité des punaises à s'agréger avec les individus d'autres espèces. En suivant cette même logique, les coûts et bénéfices développementaux (cf. chapitre 2) et comportementaux (cf. chapitre 3) de l'agrégation interspécifique ont été évalués chez les larves de Diptères Calliphoridés.

CHAPITRE 2 : COÛTS ET BÉNÉFICES

2.1 Matériel et méthodes

2.1.1 Matériel biologique

L'élevage de mouches *L. sericata* et *C. vicina* et l'obtention des larves utilisées dans les expériences ont suivi le même protocole que celui décrit dans la section 1.1.1.1. Les œufs pondus ont été déposés dans une boîte en plastique (108 x 83 x 64 mm) contenant 10 g de foie et placée dans un incubateur (Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) à 25 ± 1 °C. Les larves ont été prélevées 24 ± 2 h après la ponte, de manière à obtenir des jeunes larves de stade L2.

2.1.2 Tests de développement

Les effets de la décomposition de la viande, de la densité de larves et de la présence d'individus hétérospecifics ont été évalués en réalisant des tests de développement adaptés de l'étude de Scavion et al. (2018). A J0, des larves de stade L2 ont été placées dans des boîtes en plastique (108 x 83 x 64 mm) sur 50 g de foie de bœuf mixé. Les boîtes ont été fermées par un couvercle percé, placées dans de plus grandes boîtes (180 x 135 x 195 mm) contenant du sable et stockées à 25 ± 1 °C à l'obscurité. A J2, le couvercle des petites boîtes a été retiré pour permettre aux larves passées au stade post-alimentaire d'en sortir et de s'empurger dans le sable. Les larves présentes dans le sable ont été collectées quotidiennement à partir de J3 pendant 5 jours et placées dans de nouvelles petites boîtes sur une couche de sable de 2 cm d'épaisseur. Ces boîtes ont été placées à 25 ± 1 °C à l'obscurité jusqu'à l'émergence des mouches. Celles-ci ont été laissées à l'intérieur des boîtes jusqu'à leur mort naturelle puis collectées, comptées, laissées au minimum 5 jours de plus pour qu'elles s'assèchent, et toutes pesées simultanément à l'aide

d'une balance précise à 0,1 mg (Kern ALT 310-4).

Trois densités larvaires ont été testées : 100, 250 et 500 individus par boîte d'élevage (respectivement dénommées "d100", "d250" et "d500"). Ces individus appartenaient soit tous à la même espèce (*L. sericata* ou *C. vicina* : groupes conspécifiques), soit pour moitié à l'espèce *L. sericata* et pour l'autre moitié à l'espèce *C. vicina* (groupes hétérospécifiques ; i.e. 50 *L. sericata* + 50 *C. vicina*, 125 *L. sericata* + 125 *C. vicina*, ou 250 *L. sericata* + 250 *C. vicina*). Enfin, le foie de bœuf mixé, initialement conservé au congélateur, a été utilisé soit directement une fois décongelé ("foie frais"), soit après avoir été laissé à 25 ± 1 °C sous vide pendant 7 jours ("foie décomposé"). Ce dernier traitement a permis une décomposition du foie en conditions anaérobies, connue pour affecter négativement la croissance des larves (Richards et al. 2013). Toutes les conditions (18 au total) ont été répliquées 9 fois, à l'exception des conditions d500 qui ont été répétées 6 fois.

2.1.3 Analyses statistiques

La survie des larves jusqu'au stade adulte a été calculée en mesurant le pourcentage de mouches émergées. Cette survie et la masse sèche moyenne des mouches ont été analysées par des comparaisons de moyennes entre les différentes conditions : le test de Kruskal-Wallis et le test post-hoc de Nemenyi ont été utilisés pour comparer entre elles les conditions de différentes densités, tandis que les comparaisons entre les groupes conspécifiques et hétérospécifiques et entre le foie frais et le foie décomposé ont été réalisées avec le test de Mann-Whitney. La masse des mouches n'a été analysée que lorsqu'au moins quatre valeurs ont été mesurées par condition. Le seuil de significativité a été fixé à $\alpha = 0,05 / n$ (n étant le nombre de comparaisons statistiques réalisées pour une condition donnée).

2.2 Résultats

2.2.1 Effet de la densité larvaire

Sur du foie frais comme décomposé et en groupe conspécifique comme hétérosécifique, la survie des larves *L. sericata* et *C. vicina* n'a pas été différente entre les densités d100, d250 et d500 (Tableau 3). Le même résultat a été observé pour la masse des mouches, excepté chez *C. vicina* sur du foie frais en groupe conspécifique (la masse des adultes a été significativement plus faible à d500 qu'à d250 et d100 ; Tableau 3). En accord avec ces résultats, les données de survie et de masse des différentes densités ont été regroupées pour les comparaisons entre (1) du foie frais et décomposé et (2) des groupes conspécifiques et hétérosécifiques (les comparaisons de la masse des mouches *C. vicina* sur du foie frais en groupe conspécifique ont été détaillées à chaque densité dans le Tableau 4).

2.2.2 Effet de la décomposition de la viande

La survie des larves *L. sericata* et *C. vicina* a été significativement plus faible sur le foie décomposé que sur le foie frais, à la fois en groupe conspécifique et en groupe hétérosécifique (diminution moyenne de 46 % du taux de survie ; Figure 15, Tableau 4). La masse moyenne des mouches *L. sericata* a également été significativement plus faible sur le foie décomposé en groupe conspécifique, mais cette différence n'a pas été significative en présence d'individus *C. vicina* (groupe hétérosécifique ; Figure 16, Tableau 4). Chez *C. vicina*, la masse des mouches a été significativement plus faible sur le foie décomposé que sur le foie frais, tant en groupe conspécifique qu'hétérosécifique (Figure 16, Tableau 4).

2.2.3 Effet de la présence d'individus hétérosécifiques

Sur du foie frais comme décomposé, chez les deux espèces, la survie larvaire n'a pas été significativement différente entre les groupes conspécifiques et hétérosécifiques (Figure 15, Tableau 4). Le même résultat a été observé pour la masse moyenne des

mouches, excepté chez *L. sericata* sur du foie décomposé où la masse a été significativement plus élevée en présence d'individus hétérospecifics qu'en groupe conspecific (Figure 16, Tableau 4).

Tableau 3. Comparaisons du pourcentage de mouches émergées et de la masse moyenne des mouches *L. sericata* et *C. vicina* entre les différentes densités larvaires, pour (1) des groupes conspecifics sur du foie frais, (2) des groupes conspecifics sur du foie décomposé, (3) des groupes hétérospecifics sur du foie frais et (4) des groupes hétérospecifics sur du foie décomposé. Pour chaque comparaison, les valeurs moyennes (\pm e.s.m.) sont reportées en premier (d100 en première ligne, d250 en seconde et d500 en troisième), et les valeurs des tests statistiques en dernier (n : nombre de réplicats). Les astérisques (en gras) indiquent une différence significative (test de Kruskal-Wallis (H) et de Wilcoxon (W)) : * $P < 0,05$; NS : différence non-significative).

| Trait d'histoire de vie | Espèce | (1) foie frais - conspecific : | | (2) foie décomposé - conspecific : | | (3) foie frais - hétérospecific : | | (4) foie décomposé - hétérospecific : | |
|---------------------------------|--------------------|--------------------------------|---|------------------------------------|---|-----------------------------------|---|---------------------------------------|---|
| | | d100 vs d250 vs d500 | n | d100 vs d250 vs d500 | n | d100 vs d250 vs d500 | n | d100 vs d250 vs d500 | n |
| Pourcentage de mouches émergées | <i>L. sericata</i> | 62 \pm 11 % | 9 | 5 \pm 4 % | 9 | 54 \pm 9 % | 9 | 14 \pm 9 % | 9 |
| | | 65 \pm 9 % | 9 | 5 \pm 2 % | 9 | 55 \pm 8 % | 9 | 14 \pm 4 % | 9 |
| | | 67 \pm 13 % | 6 | 6 \pm 3 % | 6 | 47 \pm 12 % | 6 | 7 \pm 6 % | 6 |
| | | H = 0,11 NS | | H = 4,08 NS | | H = 0,31 NS | | H = 1,91 NS | |
| | <i>C. vicina</i> | 53 \pm 2 % | 9 | 6 \pm 2 % | 9 | 55 \pm 7 % | 9 | 4 \pm 3 % | 9 |
| | | 55 \pm 4 % | 9 | 8 \pm 3 % | 9 | 53 \pm 6 % | 9 | 16 \pm 4 % | 9 |
| | | 33 \pm 6 % | 6 | 14 \pm 3 % | 6 | 53 \pm 9 % | 6 | 11 \pm 7 % | 6 |
| | | H = 7,55 NS | | H = 4,13 NS | | H = 0,66 NS | | H = 7,15 NS | |
| Masse moyenne des mouches | <i>L. sericata</i> | 4,36 \pm 0,71 mg | 9 | - | - | 3,81 \pm 0,60 mg | 9 | - | - |
| | | 4,73 \pm 0,69 mg | 9 | 2,65 \pm 0,24 mg | 6 | 3,65 \pm 0,48 mg | 9 | 4,57 \pm 0,48 mg | 7 |
| | | 3,12 \pm 0,40 mg | 6 | 2,20 \pm 0,19 mg | 6 | 3,60 \pm 0,81 mg | 6 | - | - |
| | | H = 2,29 NS | | W = 26 NS | | H = 0,07 NS | | - | |
| | <i>C. vicina</i> | 8,27 \pm 0,62 mg | 9 | 6,26 \pm 0,68 mg | 4 | 7,69 \pm 0,52 mg | 9 | - | - |
| | | 8,29 \pm 0,32 mg | 9 | 5,42 \pm 0,29 mg | 9 | 7,73 \pm 0,55 mg | 9 | 5,84 \pm 0,34 mg | 7 |
| | | 6,15 \pm 0,58 mg | 6 | 6,88 \pm 0,45 mg | 6 | 6,78 \pm 0,68 mg | 6 | 6,61 \pm 0,61 mg | 4 |
| | | H = 8,61 * | | H = 6,01 NS | | H = 1,02 NS | | W = 8 NS | |

Tableau 4. Comparaisons du pourcentage de mouches émergées et de la masse moyenne des mouches *L. sericata* et *C. vicina* entre, d'une part, du foie frais et décomposé (en groupe (1) conspécifique et (2) hétérosppécifique), et d'autre part, des groupes conspécifiques et hétérosppécifiques (sur (3) du foie frais et (4) du foie décomposé). Les valeurs des différentes densités larvaires ont été regroupées pour chaque condition. Pour chaque comparaison, les valeurs moyennes (\pm e.s.m.) sont reportées en premier (la première ligne correspondant à la première condition comparée), et les valeurs des tests statistiques en dernier (n : nombre de réplicats). La masse moyenne des mouches *C. vicina* en groupe conspécifique a aussi été comparée entre du foie frais et décomposé pour chaque densité séparément (d100, d250 et d500). Les astérisques (en gras) indiquent une différence significative (test de Wilcoxon : ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; NS : différence non-significative).

| Trait d'histoire de vie | Espèce | (1) conspécifique : | | (2) hétérosppécifique : | | (3) foie frais : | | (4) foie décomposé : | |
|---------------------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|-------------------------|--------------|----------------------------|-------------------|----------------------------|----|
| | | foie frais vs décomposé | n | foie frais vs décomposé | n | cons- vs hétérosppécifique | n | cons- vs hétérosppécifique | n |
| Pourcentage de mouches émergées | <i>L. sericata</i> | 64 \pm 6 % | 24 | 53 \pm 5 % | 24 | 64 \pm 6 % | 24 | 5 \pm 2 % | 24 |
| | | 5 \pm 2 % | 24 | 12 \pm 4 % | 24 | 53 \pm 5 % | 24 | 12 \pm 4 % | 24 |
| | W = 567 *** | | W = 528 *** | | W = 372 NS | | W = 249 NS | | |
| | <i>C. vicina</i> | 49 \pm 3 % | 24 | 54 \pm 4 % | 24 | 49 \pm 3 % | 24 | 9 \pm 2 % | 24 |
| 9 \pm 2 % | | 24 | 10 \pm 3 % | 24 | 54 \pm 4 % | 24 | 10 \pm 3 % | 24 | |
| W = 567 *** | | W = 550 *** | | W = 214 NS | | W = 314 NS | | | |
| Masse moyenne des mouches | <i>L. sericata</i> | 4,19 \pm 0,38 mg | 24 | 3,70 \pm 0,32 mg | 24 | 4,19 \pm 0,38 mg | 24 | 2,66 \pm 0,21 mg | 14 |
| | | 2,66 \pm 0,21 mg | 14 | 4,36 \pm 0,31 mg | 13 | 3,70 \pm 0,32 mg | 24 | 4,36 \pm 0,31 mg | 13 |
| | W = 256 ** | | W = 107 NS | | W = 332 NS | | W = 16 *** | | |
| | <i>C. vicina</i> | 7,75 \pm 0,34 mg | 24 | 7,48 \pm 0,31 mg | 24 | 7,75 \pm 0,34 mg | 24 | 6,06 \pm 0,26 mg | 19 |
| | | 6,06 \pm 0,26 mg | 19 | 6,00 \pm 0,27 mg | 13 | 7,48 \pm 0,31 mg | 24 | 6,00 \pm 0,27 mg | 13 |
| | | W = 366 *** | | W = 248 ** | | W = 325 NS | | W = 127 NS | |
| d100 | | W = 30 NS | 9 | | | | | | |
| d250 | W = 81 *** | 9 | | | | | | | |
| d500 | W = 12 NS | 6 | | | | | | | |

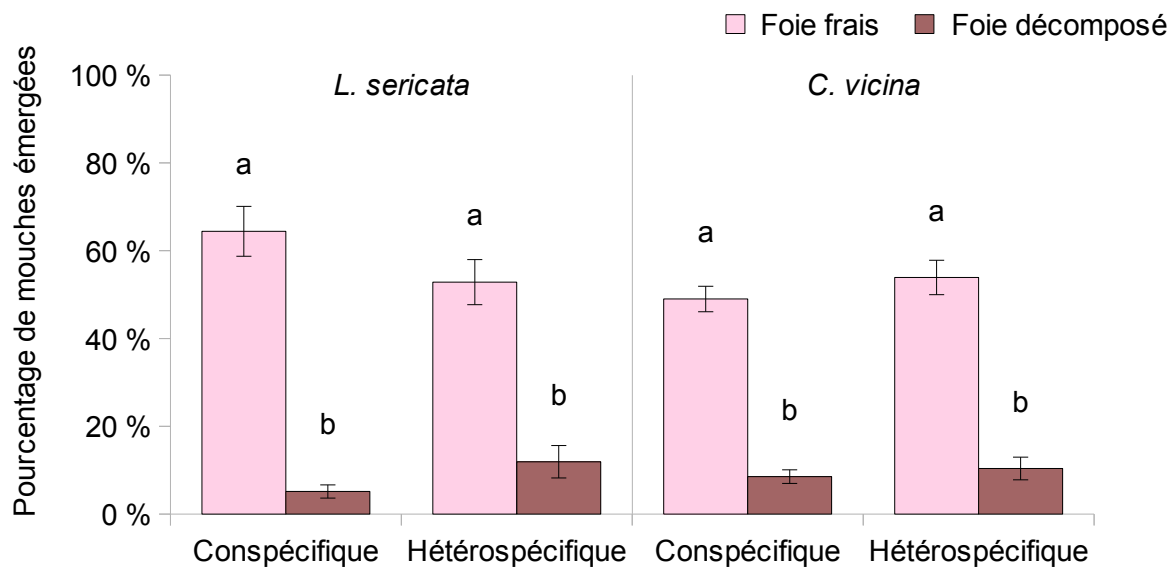


Figure 15. Pourcentage (moyenne \pm e.s.m.) de mouches émergées *L. sericata* (gauche) et *C. vicina* (droite) sur du foie frais (rose) ou décomposé (marron) en groupes conspécifiques ou hétérosppécifiques (n = 24 pour chaque condition). Ce pourcentage a été significativement plus faible sur le foie décomposé que sur le foie frais chez les deux espèces, sans différences entre des groupes conspécifiques et hétérosppécifiques. Des lettres différentes indiquent une différence significative (analyses séparées pour chaque espèce ; test de Wilcoxon : $P < 0,05$).

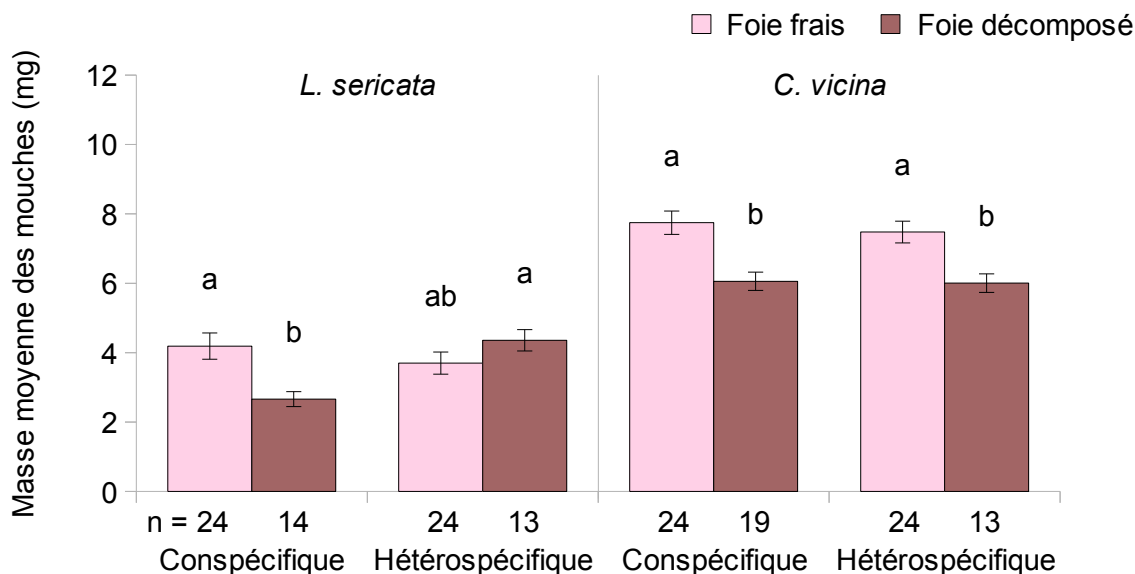


Figure 16. Masse (moyenne \pm e.s.m. ; mg) des mouches *L. sericata* (gauche) and *C. vicina* (droite) sur du foie frais (rose) ou décomposé (marron) en groupes conspécifiques ou hétérosppécifiques. La masse n'a pas été significativement différente entre des groupes conspécifiques et hétérosppécifiques, sauf chez *L. sericata* sur du foie décomposé où la masse a été significativement plus élevée en groupe hétérosppécifique. Des lettres différentes indiquent une différence significative (analyses séparées pour chaque espèce ; test de Wilcoxon : $P < 0,05$).

2.3 Discussion

L'objectif de cette étude était d'évaluer les coûts et bénéfices de l'agrégation en fonction de la densité d'individus, de la présence ou non d'une autre espèce et du niveau de décomposition de la viande. Les résultats ont montré (1) un effet négatif de la décomposition anaérobie du foie de bœuf sur la survie et la croissance des larves, (2) une absence de bénéfice lié à l'augmentation de la densité larvaire et (3) un effet positif de la présence de *C. vicina* sur la croissance de *L. sericata* lorsque le substrat était décomposé.

L'effet fortement délétère de la décomposition du foie de bœuf sur la survie et la masse atteinte au stade adulte en fait une source de nourriture clairement sous-optimale pour les deux espèces. Ce résultat est en accord avec l'étude de Richards et al. (2013), qui a observé un net ralentissement de la croissance de *C. vicina* sur du foie décomposé. Chez les nécrophores, les effets liés à la décomposition des carcasses sur le comportement et le

développement sont attribués à une augmentation générale de la charge bactérienne (Rozen et al. 2008). De manière similaire, l'abondance des bactéries dans le foie décomposé pourrait être ici la principale cause de l'effet négatif sur les larves. Dans une récente étude, les larves d'une autre espèce de Calliphoridés (*Chrysomya chloropyga*) se sont développées aussi bien sur du foie frais que décomposé ; cependant, la décomposition s'était déroulée en conditions aérobies, permettant l'arrivée de bactéries exogènes (Olatubi & Muse 2020). Cela suggère que l'effet délétère observé ici serait spécialement dû à la prolifération de bactéries anaérobies.

Deux principaux mécanismes pourraient expliquer l'effet négatif des bactéries anaérobies. D'une part, la putréfaction induite par les bactéries pourrait altérer la valeur nutritionnelle de la viande pour les larves. Les bactéries métabolisent en effet les protéines, sucres et lipides en composés élémentaires (Carter et al. 2007, Metcalf et al. 2016). Cette putréfaction entraînerait une diminution de la quantité de nutriments assimilables par les larves, qui pourrait alors affecter leur développement. Cette idée est confortée par les variations de croissance larvaire observées selon le type de tissus cadavériques, dont la composition nutritionnelle diffère (Kamal 1958, Kaneshrajah & Turner 2004, Clark et al. 2006). D'autre part, des bactéries pathogènes pourraient relâcher des composés toxiques pour les larves. Certaines souches bactériennes (ex : *Providencia* sp., *Pseudomonas aeruginosa*) ont effectivement un effet létal sur les asticots (Ahmad et al. 2006; Anderson et al. 2010).

Contrairement à la première hypothèse et aux résultats d'études précédentes (Scanvion et al. 2018), augmenter la densité d'individus n'a pas permis aux larves de survivre mieux ou d'atteindre une masse plus importante. Cela a été observé tant sur du foie frais que décomposé. Sur du foie frais, la survie des larves (60 % en moyenne) a été plus faible que celle qui est habituellement observée sur un substrat frais, notamment du muscle de bœuf (entre 65 et 85 % de survie en moyenne ; Scanvion et al. 2018, Komo et al. 2019). Le foie pourrait donc manquer de nutriments essentiels présents dans d'autres tissus, ce que suggère également la croissance plus lente des larves élevées sur du foie par rapport à d'autres organes comme les poumons ou le cœur (Kaneshrajah & Turner 2004, Clark et al. 2006). Quoi qu'il en soit, l'augmentation de la taille du groupe n'a pas permis de contrer ces coûts. Chez *C. vicina*, un effet de compétition a même été observé à une densité de 500 larves (un résultat concordant avec ceux déjà observés à cette densité par Scanvion et al. 2018).

L'augmentation de la densité larvaire n'a pas non plus permis de contrer les effets négatifs de la putréfaction anaérobie. Néanmoins, ces effets ont été légèrement réduits en présence d'une seconde espèce. En effet, la masse atteinte au stade adulte par *L. sericata* sur du foie décomposé a été plus élevée en groupe hétérosppécifique que consppécifique. Ce résultat valide la deuxième hypothèse de l'étude : l'agrégation intersppécifique améliore le développement des larves lorsque la compétition avec les bactéries est forte. Selon la classification proposée par Goodale et al. (2020), cet effet positif de *C. vicina* sur *L. sericata* s'inscrit dans la catégorie des bénéfiques complémentaires, c'est-à-dire propres à l'association entre espèces et inatteignables en groupe consppécifique.

Le bénéfice de l'agrégation intersppécifique démontré ici confirme celui observé chez *L. sericata* et *C. vicina* sur du muscle de bœuf (Komo et al. 2019). Toutefois, l'agrégation n'a pas affecté le développement de *C. vicina* : cette espèce a apporté un avantage à *L. sericata* sans en recevoir en retour (commensalisme). Dans l'étude de Komo et al. (2019), des bénéfiques avaient été observés chez les deux espèces (mutualisme), mais ils s'étaient traduits différemment : la survie et la masse adulte avaient été plus élevées en groupe hétérosppécifique chez *L. sericata*, tandis que *C. vicina* s'était développée plus rapidement (Komo et al. 2019). Dans les présents travaux, *C. vicina* pourrait donc avoir bénéficié de l'agrégation avec *L. sericata* par un développement plus rapide.

Le fait que la présence de *C. vicina* ait été avantageuse uniquement sur du foie décomposé pourrait signifier que cette espèce possède de meilleures défenses antibactériennes que *L. sericata*. Par exemple, *C. vicina* pourrait inhiber la putréfaction bactérienne, favorisant ainsi le maintien de nutriments dans la viande, ou éliminer des souches de bactéries pathogènes. Ces hypothèses semblent toutefois infirmées par une précédente étude, qui a observé un plus grand effet antibactérien des sécrétions de *L. sericata* par rapport à celles de *C. vicina* sur cinq souches bactériennes (Barnes et al. 2010). Ainsi, plutôt que d'inhiber la croissance de bactéries pathogènes, *C. vicina* pourrait au contraire stimuler celle de bactéries favorables au développement larvaire (Schmidtman & Martin 1992, Zurek et al. 2000, Crooks et al. 2016). De telles bactéries pourraient notamment servir de complément alimentaire aux larves, ou éliminer elles-mêmes d'autres souches pathogènes (Thompson et al. 2013, Tomberlin et al. 2017). Toutefois, si les bactéries ont déjà consommé la plupart des nutriments, affecter leurs communautés ne permettrait pas d'améliorer la qualité de la viande. Dans ce cas, le bénéfice fourni par *C. vicina* proviendrait plutôt d'une meilleure efficacité des enzymes digestives. Ces enzymes faciliteraient ainsi l'assimilation des derniers nutriments restants. Dans tous les cas, l'effet de *C. vicina* a permis

à *L. sericata* de rétablir une croissance équivalente à celle observée sur du foie frais. Cet effet ne s'est en revanche pas manifesté sur les larves *C. vicina*, qui, en groupe conspécifique, n'ont pas atteint une masse aussi haute sur du foie décomposé que sur du foie frais.

Quel que soit le mécanisme impliqué, le bénéfice généré par la présence de *C. vicina* sur le développement de *L. sericata* en milieu décomposé reste de faible amplitude : si la masse atteinte à l'âge adulte a été augmentée d'environ 63 % en groupe hétérosppécifique, la survie est restée bien plus faible que celle observée sur le foie frais, malgré une légère augmentation (5 % de survie en groupe conspécifique, 12 % en hétérosppécifique). De plus, la survie de *C. vicina* sur le foie décomposé a été du même ordre que celle de *L. sericata*. Les capacités de *C. vicina* à réguler la flore microbienne resteraient donc très limitées, ou du moins peu efficaces dans les conditions testées (décomposition anaérobie durant 7 jours). Néanmoins, le bénéfice observé suggère que l'association entre espèces peut améliorer la performance des larves dans des milieux soumis à une forte pression de sélection (i.e. la compétition avec les bactéries). Cette observation s'accorde avec la prévalence des interactions positives entre espèces constatée dans les milieux délétères ("harsh environment" ; Bruno et al. 2003). Dans ces environnements, les coûts liés à la compétition avec l'autre espèce peuvent être largement compensés par les bénéfices de l'interaction. Compte tenu de la variabilité en milieu naturel de la composition des communautés microbiennes et du nombre d'espèces de mouches colonisant les cadavres (cf. section 0.3.1.3), les avantages des associations larvaires intersppécifiques pourraient y être bien plus importants que ce qui a été observé ici (cf. discussion générale).

Dans le troisième et dernier chapitre de cette thèse, les travaux ont porté sur un autre bénéfice potentiel de l'agrégation entre espèces : la capacité des larves à moduler leurs préférences alimentaires (plasticité comportementale) pour s'agréger sur la meilleure ressource disponible dans leur environnement.

CHAPITRE 3 : PLASTICITÉ

3.1 Matériel et méthodes

3.1.1 Matériel biologique

L'élevage de mouches *L. sericata* et *C. vicina* et l'obtention des larves utilisées dans les expériences ont suivi le même protocole que celui décrit dans la section 1.1.1.1. Les œufs pondus ont été déposés dans une boîte en plastique (108 x 83 x 64 mm) contenant 10 g de foie et placée dans un incubateur (Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) à 30 ± 1 °C. Les larves ont été prélevées 24 ± 2 h après la ponte, de manière à obtenir des jeunes larves de stade L2. Des observations préliminaires ayant montré une forte mortalité des larves *C. vicina* âgées de 24 h, ces larves n'ont été prélevées que 30 ± 2 h après la ponte.

3.1.2 Tests de choix binaire

Les comportements individuels et collectifs de larves *L. sericata* et *C. vicina* ont été observés dans une arène circulaire contenant deux spots de nourriture. Cette arène était constituée d'une boîte de Pétri (Pyrex®, 2 cm de hauteur, 20 cm de diamètre) remplie d'une gélose d'agar-agar à 4 % (1 cm de hauteur). Pour créer les spots de nourriture, deux trous ont été creusés dans l'agar-agar à 7,5 cm de distance l'un de l'autre et à égale distance des parois de l'arène. Chacun d'eux avait 1 cm de hauteur et soit 2 cm (petits spots) soit 3,45 cm (grands spots) de diamètre. Les deux trous ont été remplis de 3,14 mL (petits spots) ou de 9,42 mL (grands spots) d'un mélange de 100 g de foie de bœuf mixé dans 30 mL de solution saline (0,9 % de NaCl). L'un des deux spots contenait du foie frais ("spot frais") et l'autre du foie décomposé ("spot décomposé"). La gélose a ensuite été recouverte d'un morceau de tulle, empêchant les larves de creuser à l'intérieur tout en leur permettant de se nourrir.

L'ensemble du dispositif a été placé à l'obscurité dans un incubateur (Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC) à 30 ± 1 °C. Cette température permettait d'observer en 24 h le comportement des larves pendant tout leur deuxième stade de développement et jusqu'au début du troisième, tout en restant en-dessous du seuil de tolérance thermique maximal des deux espèces (Reiter 1984, Grassberger & Reiter 2001).

Au début de l'expérience, les larves ont été réparties de manière homogène sur la ligne médiane située à égale distance des deux spots. Pour les tests de groupe, la distribution spatiale des larves dans l'arène a été photographiée avec flash toutes les heures pendant 24 h ou 48 h par un appareil photo (Canon, modèle EOS 750D) placé à la verticale au-dessus du dispositif (des observations préliminaires ont montré que le flash n'induisait pas de modification du comportement des larves). Pour les tests individuels, la larve a été filmée en continu pendant 24 h avec le même dispositif.

Les conditions testées sont résumées dans le tableau 5. Lorsqu'une larve était testée isolément, le temps total passé sur chacun des spots a été mesuré à la seconde près. Pour les tests de groupe, le nombre de larves sur chacun des spots a été compté sur les photos prises toutes les heures. Les analyses ont ensuite porté sur la distribution moyenne des larves à partir du moment où 75 % d'entre elles avaient atteint les spots. Deux paramètres ont été calculés pour caractériser cette distribution : (1) la latence, i.e. le temps (t_{75}) nécessaire avant d'observer 75 % des larves sur les deux spots, et (2) le nombre moyen de larves observé sur le spot frais, calculé entre t_{75} et le moment où le pourcentage de larves sur le spot frais excédait 25 % de variation (seules les durées minimales de 5 h ont été considérées).

Tableau 5. Conditions testées dans les tests de choix binaire. Le nombre de réplicats (n) est indiqué en fonction de la surface de spot (cm²), du nombre de larves, de la densité d'individus (nombre de larves par cm² de surface de spot) et de l'espèce (dans la condition "*L. sericata* + *C. vicina*", 20 larves de chaque espèce ont été testées simultanément). Toutes les expériences ont duré 24 h, à l'exception de celles testant 40 larves *L. sericata* sur des petits spots qui ont duré 48 h.

| Surface de spot | 3 cm ² (petits spots) | | | 9 cm ² (grands spots) | |
|---------------------------------------|----------------------------------|--------|--------|----------------------------------|--------|
| | 1 | 15 | 40 | 40 | 120 |
| Nombre de larves | | | | | |
| Densité (larves / cm ²) | 0,3 | 5 | 13 | 4,4 | 13 |
| <i>L. sericata</i> | n = 20 | n = 10 | n = 10 | n = 10 | n = 10 |
| <i>C. vicina</i> | n = 10 | | n = 10 | | |
| <i>L. sericata</i> + <i>C. vicina</i> | | | n = 10 | | |

3.1.3 Analyses statistiques

Pour les tests individuels, le pourcentage de temps passé par la larve a été comparé entre les deux spots en utilisant le test de Wilcoxon. Le pourcentage de temps passé sur le spot frais a ensuite été utilisé pour analyser les tests de groupes, en considérant que ce pourcentage indiquait la probabilité d'observer une larve sur le spot frais à un temps t sous l'hypothèse que les larves n'interagissaient pas entre elles pendant l'expérience.

Pour les tests de groupes, la latence d'arrivée de 75 % des larves sur les spots a été comparée entre les conditions avec le test de Kruskal-Wallis et le test post-hoc de Nemenyi. Des tests binomiaux ont ensuite été utilisés pour analyser l'effet de la présence de congénères sur les préférences des larves pour un spot, en utilisant la probabilité estimée dans les tests individuels. Lorsque ces tests binomiaux montraient que le nombre moyen de larves sur le spot frais était significativement différent de celui attendu, le réplicat analysé a été classé dans la catégorie "agrégation sur le spot décomposé" (nombre moyen plus faible qu'attendu) ou "agrégation sur le spot frais" (nombre moyen plus élevé). Le nombre de réplicats dans chacune de ces catégories a ensuite été utilisé pour tester (1) le nombre total d'agrégations sur un spot, (2) le nombre d'agrégations sur le spot frais et (3) le nombre d'agrégations sur le spot décomposé, au moyen de tests binomiaux avec les probabilités de succès respectives attendues sous l'hypothèse d'une absence d'interactions entre les larves (i.e. (1) et (2) $p = 0,05$, (3) $p = 0,025$). Enfin, des tests binomiaux ont été de nouveau utilisés pour comparer le nombre d'agrégations sur le spot frais avec le nombre total d'agrégations ($p = 0,5$). Tous les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel R (version 3.6.2) avec un seuil de significativité fixé à $\alpha = 0,05$.

3.2 Résultats

3.2.1 Préférences individuelles en l'absence de congénères

Lors des tests individuels, les deux spots ont été occupés par la larve au cours d'une même expérience dans un seul réplicat sur 20 pour *L. sericata* et dans 3 réplicats sur 10 pour *C. vicina*. Les probabilités d'observer la larve sur le spot frais à un temps t ont été

estimées à 0,73 pour *L. sericata* (intervalle de confiance à 95 % (IC95): [0,51 ; 0,91]) et 0,67 pour *C. vicina* (IC95: [0,35 ; 0,93]). Les larves *L. sericata* ont passé significativement plus de temps sur le spot frais que sur le spot décomposé (test de Wilcoxon, moyenne sur le spot frais = 73 %, moyenne sur le spot décomposé = 26 %, $V = 168$, $P = 0,021$). Le temps passé n'a pas été différent entre les spots pour *C. vicina* (test de Wilcoxon, moyenne sur le spot frais = 67 %, moyenne sur le spot décomposé = 30 %, $V = 43$, $P = 0,14$).

3.2.2 Dynamiques collectives sur 48 h d'expérience

Lorsque 40 larves *L. sericata* étaient placées simultanément dans l'arène avec des petits spots, 74 % des larves ont été retrouvées en moyenne sur le spot frais et 23 % sur le spot décomposé (premières 18 h). Au-delà de 18 h et jusqu'à la fin du test, la répartition des larves a été équilibrée entre les deux spots, avec 40 à 60 % des larves localisées sur chaque spot (Figure 17A). Dans 3 réplicats sur 10, des changements réguliers d'occupation des spots ont été observés entre 24 h et 48 h : les larves se regroupaient toutes sur un seul spot, y restaient pendant 15 à 60 min, se déplaçaient ensuite collectivement vers l'autre spot pendant une durée similaire, puis retournaient sur le spot initial avant d'effectuer une nouvelle migration (Figure 17B, C).

3.2.3 Effet de la densité larvaire

La latence d'arrivée de 75 % des larves sur les spots n'a pas été significativement différente entre les conditions de forte et faible densités (test de Kruskal-Wallis, $H = 2,42$, $P = 0,49$; Figure 18). Le nombre de réplifications montrant une agrégation sur un spot pour chaque condition est représenté dans la figure 13 (Tableau 6). A forte densité, le nombre d'agrégations sur le spot frais a été significativement plus élevé que celui sur le spot décomposé (test binomial, $n_{\text{total}} = 15$, $n = 12$, $P = 0,035$) ; en revanche, aucune différence significative n'a été constatée à faible densité (test binomial, $n_{\text{total}} = 9$, $n = 6$, $P = 0,51$). Enfin, bien que le nombre d'agrégations sur le spot décomposé ait été significativement plus élevé qu'attendu à forte densité, cette différence n'a pas été retrouvée dans la condition testant le plus grand groupe de larves (i.e. 120 individus ; Figure 19, Tableau 7).

3.2.4 Effet de la présence d'individus hétérospécifiques

La latence d'arrivée de 75 % des larves sur les spots a été significativement plus élevée en groupe hétérospécifique qu'en groupe conspécifique chez *L. sericata* (test de Kruskal-Wallis, $H = 10,46$, $P = 0,005$; test post-hoc de Nemenyi, 40 *L. sericata* vs 40 *C. vicina*, $P = 0,054$, 40 *L. sericata* vs [20 *L. sericata* + 20 *C. vicina*], $P = 0,006$, 40 *C. vicina* vs [20 *L. sericata* + 20 *C. vicina*], $P = 0,71$; Figure 18). Dans la condition hétérospécifique comme dans les deux conditions conspécifiques, il y a eu significativement plus d'agrégations que ce qui était attendu si les larves n'avaient pas interagi entre elles (Figure 19, Tableau 7). Le nombre d'agrégations sur le spot frais a été significativement plus élevé qu'attendu dans les conditions conspécifiques, mais pas dans la condition hétérospécifique (Figure 19, Tableau 7). Enfin, aucune différence significative n'a été observée entre le nombre d'agrégations sur le spot frais et celui sur le spot décomposé (Tableau 7).

Tableau 6. Comparaisons statistiques entre le nombre moyen de larves sur le spot frais (observé lorsque 75 % des larves avaient atteint un spot) et le nombre moyen de larves attendu sur ce spot sous l'hypothèse d'une absence d'interactions entre les larves. Les comparaisons ont été réalisées pour chaque réplicat testant des groupes de larves, en utilisant des tests binomiaux avec " n_{total} " correspondant au nombre total de larves vivantes comptées dans l'arène, " n " au nombre moyen de larves situées sur le spot frais, et " p " à la probabilité de succès, fixée à 0,73 pour *L. sericata* et 0,67 pour *C. vicina*. " P " indique la p-value du test (un P inférieur à 0,05 est surligné en gras). Abréviations : "Ls" : *L. sericata*, "Cv" : *C. vicina*, "Ls + Cv" : 20 *L. sericata* et 20 *C. vicina*, "PS" : petits spots, "GS", grands spots (ex : "15 Ls / PS": 15 larves *L. sericata* sur des petits spots).

| Réplication | | Tests binomiaux (n_{total} = nombre total de larves ; n = nombre de larves sur le spot frais) | | | | | |
|-------------|-------------|--|--------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------------------|
| | | 15 Ls / PS $p = 0,73$ | 40 Ls / GS $p = 0,73$ | 40 Ls / PS $p = 0,73$ | 120 Ls / GS $p = 0,73$ | 40 Cv / PS $p = 0,67$ | Ls + Cv / PS $p = 0,73$ $p = 0,67$ |
| R1 | n_{total} | 14 | 36 | 38 | 99 | 32 | 40 |
| | n | 6 | 11 | 34 | 58 | 23 | 7 |
| | P | 0,069 | < 0,001 | 0,026 | 0,002 | 0,71 | < 0,001 |
| R2 | n_{total} | 15 | 35 | 39 | 105 | 38 | 37 |
| | n | 7 | 20 | 37 | 103 | 36 | 10 |
| | P | 0,036 | 0,054 | < 0,001 | < 0,001 | < 0,001 | < 0,001 |
| R3 | n_{total} | 14 | 33 | 36 | 102 | 32 | 35 |
| | n | 13 | 14 | 33 | 73 | 28 | 12 |
| | P | 0,13 | < 0,001 | 0,037 | 0,74 | 0,013 | < 0,001 |
| R4 | n_{total} | 14 | 36 | 35 | 120 | 38 | 37 |
| | n | 9 | 21 | 33 | 112 | 13 | 7 |
| | P | 0,55 | 0,059 | 0,003 | < 0,001 | < 0,001 | < 0,001 |
| R5 | n_{total} | 14 | 32 | 37 | 112 | 34 | 37 |
| | n | 10 | 14 | 32 | 78 | 25 | 3 |
| | P | 1,00 | < 0,001 | 0,066 | 0,46 | 0,47 | < 0,001 |
| R6 | n_{total} | 15 | 36 | 37 | 105 | 39 | 39 |
| | n | 14 | 15 | 9 | 78 | 7 | 6 |
| | P | 0,086 | < 0,001 | < 0,001 | 0,83 | < 0,001 | < 0,001 |
| R7 | n_{total} | 12 | 31 | 36 | 107 | 36 | 38 |
| | n | 10 | 30 | 34 | 100 | 20 | 29 |
| | P | 0,53 | < 0,001 | 0,002 | < 0,001 | 0,16 | 0,72 |
| R8 | n_{total} | 14 | 39 | 39 | 110 | 38 | 40 |
| | n | 7 | 31 | 28 | 104 | 32 | 30 |
| | P | 0,069 | 0,47 | 0,86 | < 0,001 | 0,024 | 0,86 |
| R9 | n_{total} | 14 | 35 | 35 | 107 | 40 | 37 |
| | n | 8 | 21 | 15 | 91 | 26 | 34 |
| | P | 0,23 | 0,089 | < 0,001 | 0,004 | 0,87 | 0,008 |
| R10 | n_{total} | 15 | 32 | 39 | 97 | 38 | 34 |
| | n | 15 | 30 | 35 | 85 | 5 | 21 |
| | P | 0,016 | 0,005 | 0,02 | < 0,001 | < 0,001 | 0,17 |

Tableau 7. Comparaisons statistiques entre les nombres de réplicats montrant une agrégation sur un spot décomposé, une agrégation sur un spot frais ou pas d'agrégation, dans chaque condition testant un groupe de larves. La première colonne montre les résultats des tests binomiaux sur le nombre total d'agrégations avec une probabilité de succès (p) de 0,05 ; la deuxième colonne, le nombre d'agrégations sur le spot frais avec $p = 0,025$; la troisième colonne, le nombre d'agrégations sur le spot décomposé avec $p = 0,025$; et la quatrième colonne, le nombre d'agrégations sur le spot frais par rapport au nombre total d'agrégations avec $p = 0,5$. " P " indique la p -value du test (un P inférieur à 0,05 est surligné en gras). Abréviations : "Ls" : *L. sericata*, "Cv" : *C. vicina*, "Ls + Cv" : 20 *L. sericata* et 20 *C. vicina*, "PS" : petits spots, "GS", grands spots (ex : "15 Ls / PS": 15 larves *L. sericata* sur des petits spots).

| Condition | | Tests binomiaux | | | |
|--------------|--------------------|---|---|---|---|
| | | n_{total} = nombre total de réplications | n_{total} = nombre total de réplications | n_{total} = nombre total de réplications | n_{total} = nombre total d'agrégations |
| | | n = nombre total d'agrégations | n = nombre d'agrégations sur le spot frais | n = nombre d'agrégations sur le spot décomposé | n = nombre d'agrégations sur le spot frais |
| | | $p = 0.05$ | $p = 0.025$ | $p = 0.025$ | $p = 0.5$ |
| 15 Ls / PS | n_{total} | 10 | 10 | 10 | 2 |
| | n | 2 | 1 | 1 | 1 |
| | P | 0,086 | 0,22 | 0,22 | 1 |
| 40 Ls / GS | n_{total} | 10 | 10 | 10 | 6 |
| | n | 6 | 2 | 4 | 2 |
| | P | < 0,001 | 0,025 | < 0,001 | 0,69 |
| 40 Ls / PS | n_{total} | 10 | 10 | 10 | 8 |
| | n | 8 | 6 | 2 | 6 |
| | P | < 0,001 | < 0,001 | 0,025 | 0,29 |
| 120 Ls / GS | n_{total} | 10 | 10 | 10 | 7 |
| | n | 7 | 6 | 1 | 6 |
| | P | < 0,001 | < 0,001 | 0,22 | 0,13 |
| 40 Cv / PS | n_{total} | 10 | 10 | 10 | 6 |
| | n | 6 | 3 | 3 | 3 |
| | P | < 0,001 | 0,002 | 0,002 | 1 |
| Ls + Cv / PS | n_{total} | 10 | 10 | 10 | 7 |
| | n | 7 | 1 | 6 | 1 |
| | P | < 0,001 | 0,22 | < 0,001 | 0,13 |

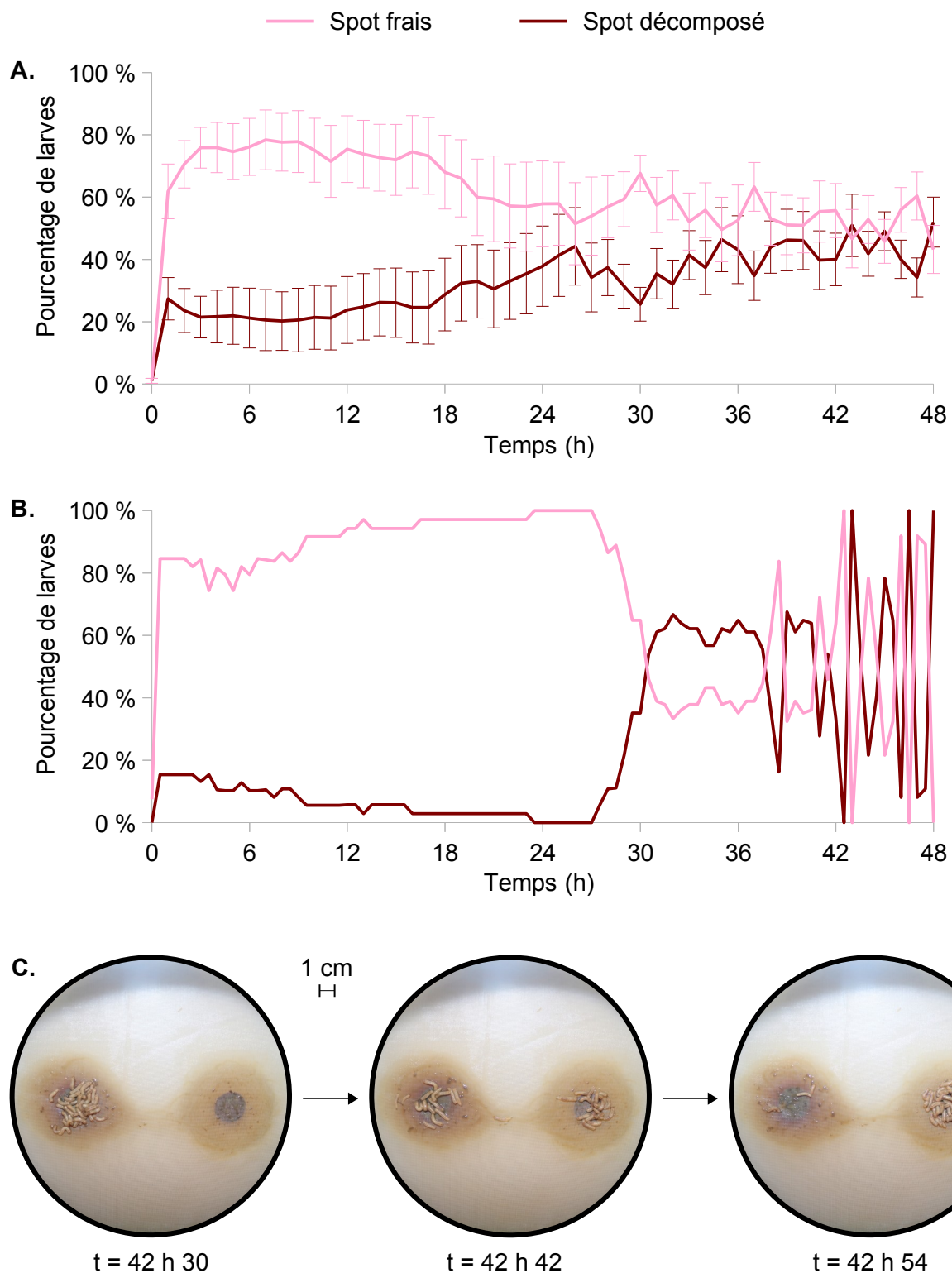


Figure 17. A. Pourcentage (moyenne \pm e.s.m.) de larves *L. sericata* sur les spots frais (rose) et décomposé (marron) au cours du temps dans les expériences testant 40 larves *L. sericata* sur des petits spots ($n = 10$). B. Pourcentage de larves *L. sericata* sur les spots frais (rose) et décomposé (marron) au cours du temps dans un réplicat des expériences présentées en A. Les motifs des courbes entre 38 h et 48 h illustrent des changements successifs réguliers d'occupation des spots par

le groupe. **C.** Illustration d'un changement de spot dans le réplicat décrit en B. En 24 min, les larves ont migré du spot frais (à gauche) vers le spot décomposé (à droite).

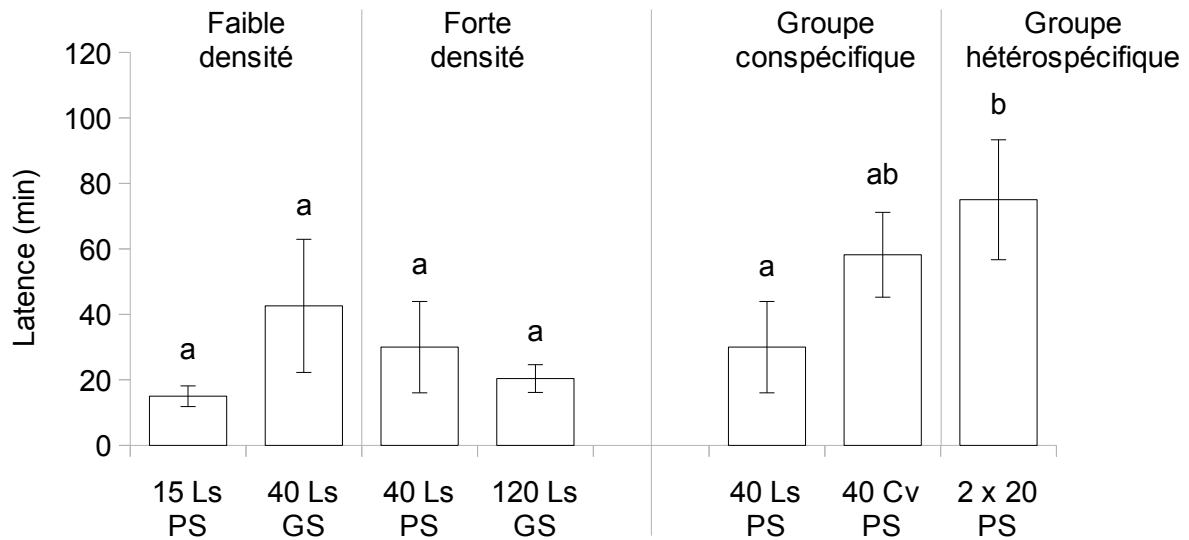


Figure 18. Latence (moyenne \pm e.s.m.) avant d'observer 75 % des larves sur les deux spots, dans les conditions de faible et forte densités et en groupes conspécifiques et hétérosppécifiques ($n = 10$ pour chaque condition). Des lettres différentes indiquent une différence significative (test de Kruskal-Wallis et test post hoc de Nemenyi : $P < 0,05$). Dans le groupe hétérosppécifique, la latence a été significativement plus élevée que dans le groupe conspécifiques de *L. sericata*. Abréviations : "Ls" : *L. sericata*, "Cv" : *C. vicina*, "Ls + Cv" : 20 *L. sericata* et 20 *C. vicina*, "PS" : petits spots, "GS", grands spots (ex : "15 Ls / PS": 15 larves *L. sericata* sur des petits spots).

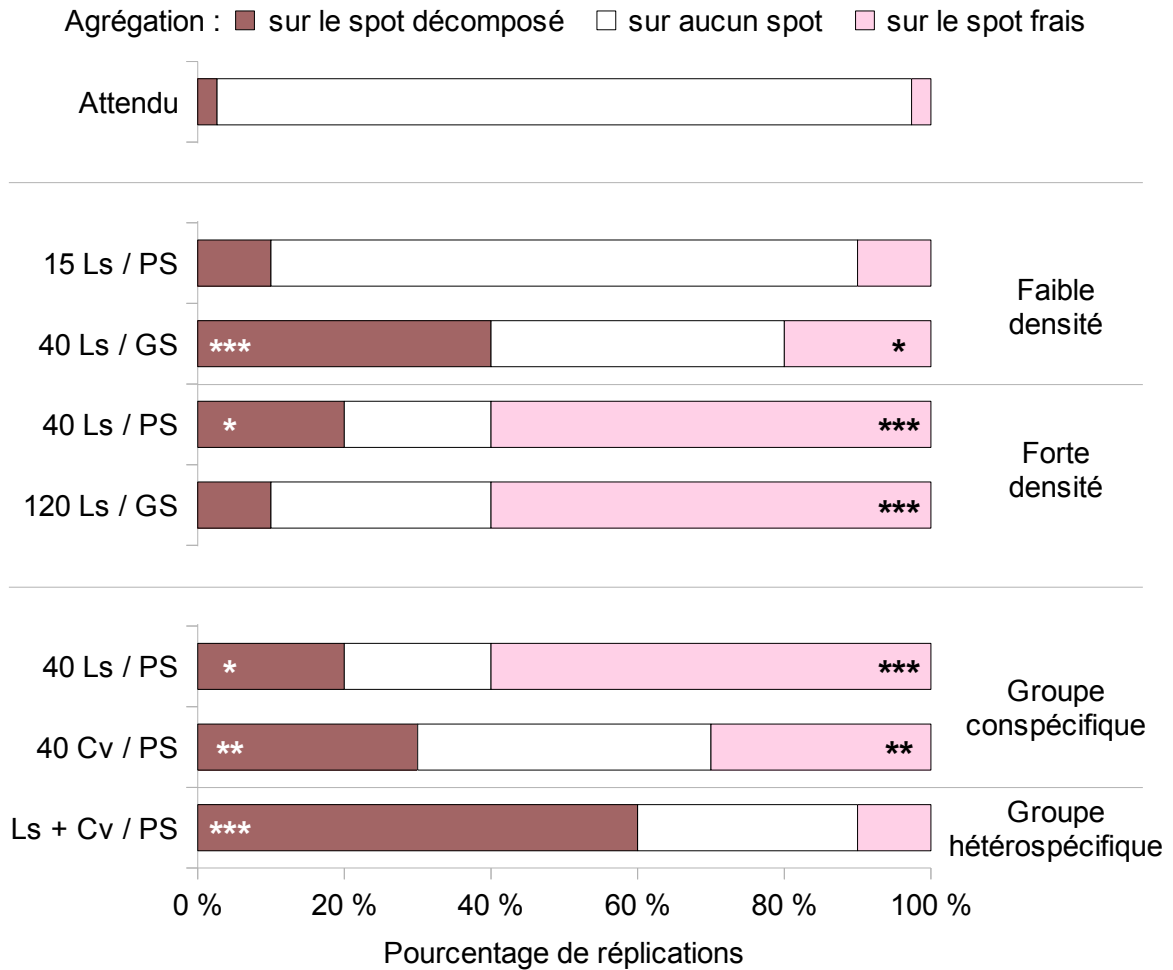


Figure 19. Pourcentage de répliqués montrant une agrégation sur le spot décomposé (marron), pas d'agrégation (blanc) ou une agrégation sur le spot frais (rose), dans chaque condition expérimentale (n = 10 pour chaque condition). La première barre "Attendu" indique la probabilité d'observer une agrégation sur le foie décomposé (p = 0,025), aucune agrégation (p = 0,95) ou une agrégation sur le spot frais (p = 0,025) sous l'hypothèse d'une absence d'interactions entre les larves. Les astérisques représentent un pourcentage d'agrégations sur le spot décomposé ou le spot frais significativement plus élevé qu'attendu (test binomial : * P < 0,05 ; ** P < 0,01 ; *** P < 0,001). Abréviations : "Ls" : *L. sericata*, "Cv" : *C. vicina*, "Ls + Cv" : 20 *L. sericata* et 20 *C. vicina*, "PS" : petits spots, "GS", grands spots (ex : "15 Ls / PS": 15 larves *L. sericata* sur des petits spots).

3.3 Discussion

Le but de cette étude était de tester l'effet de la densité et du nombre d'espèces sur les préférences individuelles des larves et leurs comportements collectifs. Les résultats des tests de développement présentés dans le chapitre 2 ont montré que quels que soient la densité ou le nombre d'espèces dans le groupe, les larves se développaient toujours mieux sur du foie frais que décomposé. Par conséquent, les résultats des présents tests de choix binaire ne peuvent pas être uniquement expliqués par des changements de qualité de la nourriture induits par la densité ou l'espèce. Selon la théorie du fourragement social en situation d'économie agrégative (Giraldeau & Caraco 2000), les larves bénéficieraient toujours plus de s'agréger sur du foie frais plutôt que décomposé, quelles que soient la taille et la composition du groupe (sous l'hypothèse que la quantité de nourriture disponible est suffisamment élevée pour prévenir la compétition).

Les résultats des tests de choix avec des larves isolées sont cohérents avec le bénéfice de se développer sur de la viande fraîche : les larves *L. sericata* ont passé significativement plus de temps (73 %) sur le spot frais que sur le spot décomposé. Les larves *C. vicina* ont également passé en moyenne plus de temps sur le spot frais (67 %), mais de manière non-significative. Ces résultats indiquent que les larves ont été capables d'évaluer la qualité de la nourriture et ont globalement préféré le foie frais. Pour *L. sericata*, le fait que seulement 5 % des larves aient visité les deux spots au cours des 24 h de test suggère qu'elles se sont orientées en premier lieu en direction des odeurs émanant du spot frais. Ensuite, la nourriture a exercé un fort effet rétentif sur les larves, les empêchant de changer de spot. Pour *C. vicina*, une plus grande proportion de larves ont visité les deux spots (30 %), suggérant l'existence de préférences espèce-spécifiques.

Les expériences ayant testé des groupes de larves *L. sericata* ont montré que les larves ont interagi entre elles et que ces interactions ont influencé leurs préférences alimentaires. La formation d'agrégats sur le spot frais mais aussi sur le spot décomposé démontre que cet effet des congénères peut aboutir à des choix optimaux et sous-optimaux. Cependant, à forte densité, les larves se sont plus souvent agrégées sur le spot frais que sur le spot décomposé. Ce résultat était le plus marqué dans le groupe de plus grand nombre d'individus (120 larves), où une agrégation sur le spot décomposé n'a été observée que dans un seul réplicat. Ces deux résultats valident la première hypothèse de l'étude : la précision du choix (i.e. la probabilité de choisir la meilleure ressource) augmente avec la densité

larvaire, avec un effet à la fois du nombre absolu de larves et du ratio entre le nombre de larves et la surface d'accès à la nourriture (i.e. la densité larvaire). Par ailleurs, l'absence de différence dans la latence de colonisation des spots montre que la vitesse des choix n'a été affectée ni par la taille du groupe, ni par la densité. Ce second résultat suggère que l'augmentation de la précision du choix avec la densité résulte non pas d'une augmentation des mouvements larvaires (puisque'une telle augmentation suppose une découverte plus rapide des spots) mais plutôt d'attractions mutuelles entre les larves.

Les interactions sociales se produisant lors des prises de décisions collectives sont souvent médiées par des stimuli de courte portée, tels que des pistes de phéromones et des stimuli de contact (Jeanson et al. 2012). Chez les blattes, la perception tactile des composés chimiques laissés sur le sol induit une augmentation du temps d'arrêt, qui, par amplification, peut entraîner un choix collectif auto-organisé (Deneubourg et al. 2002, Lihoreau et al. 2010). Un mécanisme similaire intervient probablement dans les décisions collectives des asticots nécrophages, de par l'effet rétentif des traces chimiques qu'ils déposent (cf. chapitre 1 ; Boulay et al. 2013). Ce mécanisme peut être illustré par les passages successifs du groupe d'un spot à l'autre, observés lorsque les expériences duraient 24 h de plus. Dans un premier temps, quelques larves quittent le spot où se trouve le groupe. Ce départ pourrait être induit par une saturation du spot : la compétition sur celui-ci augmente fortement au cours de l'expérience en raison de la croissance des larves. Les larves ayant quitté le spot se dirigent ensuite vers le spot inoccupé, laissant leurs traces sur leur passage. Le suivi de cette piste de composés chimiques, bien visible sur les enregistrements vidéo, augmenterait alors la probabilité que d'autres larves quittent le premier spot pour rejoindre le second. Plus le nombre de larves diminue sur le premier spot, plus les chances augmentent que celles qui restent partent à leur tour, conduisant à terme au changement collectif.

Dans cette étude, l'effet des interactions sociales a induit des choix à la fois optimaux et sous-optimaux. Les décisions collectives optimales résultent en général de l'amplification par le groupe des préférences individuelles pour la meilleure ressource (Canonge et al. 2011, Jeanson et al. 2012). Cependant, ce mécanisme d'amplification peut parfois aussi conduire au piégeage des individus sur une ressource sous-optimale (Dussutour et al. 2007). De tels comportements à priori non-adaptatifs peuvent être causés par un manque de flexibilité dans la réponse aux congénères. Chez les chenilles grégaires, les individus explorent davantage leur environnement lorsqu'elles se trouvent sur une ressource manquant de certains nutriments (i.e. sous-optimale). Cependant, ce comportement individuel ne suffit pas à contrebalancer le comportement de suivi de traces et à induire une

relocalisation du groupe sur une ressource plus optimale (Dussutour et al. 2007). Dans la présente étude, la forte rétention exercée par la nourriture suggère un manque similaire de plasticité comportementale : les larves piégées sur le spot décomposé n'ont pas été capables de le quitter alors même que plusieurs individus se trouvaient sur le spot frais. Néanmoins, l'augmentation de la densité d'individus offre un moyen de limiter ce choix pour des ressources sous-optimales : lorsque la densité augmente, l'influence des attractions sociales augmente, ce qui accroît les chances que les préférences initiales pour la meilleure ressource soient amplifiées par le groupe (Canonge et al. 2011, Szopek et al. 2013).

Enfin, les résultats montrent que les préférences larvaires ont été affectées par le nombre d'espèces. Alors qu'en groupe conspécifique des agrégations larvaires se sont produites à la fois sur le spot frais et sur le spot décomposé, en groupe hétérospécifique, seules des agrégations sur le spot décomposé ont été observées. De plus, les larves *L. sericata* ont pris significativement plus de temps à coloniser les spots en groupe hétérospécifique. La présence d'une autre espèce a donc réduit à la fois la précision du choix, au travers d'un inversement des préférences vers le spot décomposé, ainsi que la vitesse des choix chez *L. sericata*. Ces résultats montrent par ailleurs que *L. sericata* et *C. vicina* sont capables de s'agréger ensemble, ce qui confirme les observations de précédents travaux (Komo et al. 2019).

Des études ont déjà mis en évidence un changement dans les préférences individuelles lorsque les conditions environnementales étaient modifiées, par exemple en ajoutant des indices de la présence de prédateurs (ex : langoustes, Eggleston & Lipcius 1992 ; escargots, Gerald & Spezzano 2005). Ici, l'inversion des préférences pourrait ne concerner qu'une seule espèce, qui entraînerait la seconde avec elle du fait des attractions interspécifiques. Ce pourrait être le cas de *L. sericata*, qui d'après les résultats des tests de développement (cf. chapitre 2) est la seule espèce à bénéficier de la présence d'individus hétérospécifiques sur du foie décomposé. Chez les langoustes et les escargots, le changement de préférence était adaptatif, entraînant une diminution du risque de prédation (Eggleston & Lipcius 1992, Gerald & Spezzano 2005). Dans la présente étude, l'inversion des préférences vers le foie décomposé n'est pas associée à un meilleur développement sur cette nourriture par rapport à du foie frais (cf. chapitre 2). Cela tend à réfuter la deuxième hypothèse de l'étude : la présence d'une autre espèce ne permettrait pas d'augmenter les chances de choisir la meilleure ressource. Cependant, comme discuté à la fin du chapitre 2, il se pourrait qu'en milieu naturel l'agrégation larvaire interspécifique induise des bénéfices plus importants que ceux démontrés dans cette thèse. Selon ce scénario, s'agréger en

groupe hétérosécificque sur de la viande décomposée rendrait ce type de ressource exploitable pour les espèces participantes, et réduirait ainsi la compétition sur le cadavre (cf. discussion générale).

Cette hypothèse peut être mise en lien avec une précédente étude sur les larves de drosophiles (Rohlf 2005). Dans cette étude, les larves se sont agrégées sur un spot contaminé par des champignons pathogènes plutôt que sur un spot vierge. Ces champignons ont un effet négatif sur la survie des larves lorsqu'elles sont isolées ; cependant, en s'agréant sur le spot contaminé, les larves inhibent la prolifération des champignons et rétablissent ainsi un développement similaire à celui sur un milieu non-contaminé (Rohlf et al. 2005). La préférence de ces larves de drosophiles pour une ressource à priori sous-optimale a ainsi été justifiée par leur capacité à améliorer collectivement la qualité de la ressource (Rohlf 2005). Cette étude n'avait cependant pas testé les préférences de larves isolées, et ne permet donc pas de savoir si la préférence pour le milieu contaminé a été induite par la présence de congénères (i.e. si cette préférence était plastique ou non).

En conclusion, cette étude a démontré que (1) les larves de Diptères nécrophages sont capables de choisir collectivement la meilleure ressource dans leur environnement, (2) la précision de leurs choix est faible à basse densité mais s'améliore lorsque la densité de larves augmente, et (3) les préférences larvaires sont modulées par la présence d'individus hétérosécificques dans le groupe, qui entraîne une inversion du choix collectif. Ces résultats fournissent de nouvelles preuves de l'ubiquité des propriétés des décisions collectives chez les insectes non-eusociaux (Jeanson et al. 2012). Ils montrent que le comportement des asticots résulte de la perception et l'intégration de stimuli environnementaux (niveau de décomposition de la nourriture), sociaux (densité d'individus) et intersécificques (présence d'une autre espèce dans le groupe). Par ailleurs, en association avec les résultats des chapitres 1 et 2, ils mettent en évidence que l'agrégation intersécificque a de fortes implications sur le développement et le comportement social des larves. Le possible rôle des conséquences de l'agrégation intersécificque dans l'évolution des larves est discuté dans la dernière partie de cette thèse.

DISCUSSION

Les rassemblements entre espèces animales sont courants en milieu naturel, mais restent mal compris. Chez les mouches nécrophages, les larves forment activement des groupes d'une ou plusieurs espèces, qui peuvent perdurer tout au long de leur développement sur le cadavre. Ces masses d'asticots facilitent l'exodigestion des tissus cadavériques et génèrent de la chaleur, accélérant la croissance des larves. Comme récemment démontré, l'agrégation entre espèces de larves peut dans certaines conditions améliorer leur survie et leur développement. Cependant, les mécanismes de ces regroupements interspécifiques et la nature des bénéfices qu'ils génèrent étaient largement méconnus. Le premier objectif de cette thèse était de caractériser les comportements permettant l'agrégation larvaire interspécifique. Le second objectif était d'identifier plus précisément les conditions dans lesquelles cette agrégation pourrait être bénéfique, en se focalisant sur le développement des larves en compétition avec les bactéries. Enfin, le troisième objectif était d'étudier les variations du comportement d'agrégation en présence d'une autre espèce, et d'évaluer les avantages de cette plasticité comportementale. La présente discussion va montrer en quoi les résultats de cette thèse soutiennent l'hypothèse d'une valeur adaptative de l'agrégation larvaire interspécifique.

4.1 Valeur adaptative de l'agrégation larvaire interspécifique

4.1.1 Existence de vecteurs d'agrégation interspécifique

Les résultats de cette thèse ont tout d'abord démontré que les larves déposent des traces chimiques ayant un effet rétentif sur les congénères et les larves d'autres espèces (cf.

chapitre 1). Cet effet est soutenu par l'acide décanoïque, un composé chimique partagé entre les espèces. Les larves émettent donc au moins un composé allélochimique, qui jouerait un rôle d'indice permettant une reconnaissance entre espèces. Les traces larvaires favoriseraient une agrégation active : elles induiraient d'abord le rassemblement de quelques individus, qui augmenterait la concentration des traces et amplifierait leur effet, conduisant à la formation d'un groupe de grande taille. Au-delà d'une certaine concentration, l'effet des composés chimiques tend à passer d'une rétention à une répulsion : les traces larvaires réguleraient ainsi l'agrégation en limitant la formation de groupes trop denses et les coûts associés (stress thermique, pollution chimique, compétition ; Rivers et al. 2011). Ces mécanismes d'agrégation interspécifique pourraient avoir évolué sous l'effet de la sélection naturelle : selon cette hypothèse, la vie en groupe de plusieurs espèces chez les larves apporterait des bénéfices supérieurs aux coûts associés.

4.1.2 Bénéfices de l'agrégation interspécifique sur un milieu décomposé

Les tests de développement ont montré que les larves se développent aussi bien en groupe conspécifique qu'hétérospécifique sur de la viande fraîche (cf. chapitre 2). Sur de la viande décomposée, *L. sericata* a atteint une masse plus élevée à l'âge adulte en présence de *C. vicina*. L'agrégation interspécifique génère donc des bénéfices dans certaines conditions défavorables au développement, caractérisées ici par une forte compétition avec les bactéries. Ces bénéfices traduisent une facilitation de *C. vicina* sur *L. sericata*, résultant probablement d'une meilleure capacité de *C. vicina* à réguler les populations bactériennes ou à suppléer certains nutriments. Ces résultats s'ajoutent aux observations de Komo et al. (2019), qui ont démontré que l'agrégation entre ces deux espèces peut générer des bénéfices mutuels. Les bénéfices dépendent des conditions environnementales, tels que le niveau de décomposition des tissus mais également la température ambiante (Komo et al. 2020). L'existence de bénéfices dans certaines conditions, associée à une absence de coûts dans d'autres, confirme que l'agrégation interspécifique peut apporter des avantages adaptatifs aux larves.

4.1.3 Modification des comportements collectifs en groupes hétérospécifiques

Les expériences de choix binaire testant des groupes de larves ont révélé une plasticité du comportement d'agrégation en fonction de la densité d'individus et du nombre d'espèces (cf. chapitre 3). À forte densité, cette plasticité s'est traduite par une plus grande probabilité de (1) s'agréger et (2) choisir la ressource la plus optimale (i.e. la viande fraîche). Ce résultat démontre que l'agrégation entre congénères peut apporter un avantage en amplifiant des comportements individuels adaptatifs (i.e. la préférence pour la meilleure ressource dans l'environnement). En revanche, lorsqu'une seconde espèce était présente dans le groupe, les larves se sont agrégées quasi systématiquement sur la ressource sous-optimale (i.e. la viande décomposée).

Deux hypothèses permettraient d'expliquer cette inversion des préférences larvaires pour la viande décomposée en groupe hétérospécifique. Selon la première hypothèse, des situations où les larves ont le choix de s'alimenter entre de la nourriture fraîche et décomposée seraient rarement retrouvées en milieu naturel. Dans ce cas, le comportement observé ici en laboratoire aurait été accidentellement exprimé, à cause du caractère artificiel des conditions expérimentales ; il ne se produirait jamais dans la nature, et ne serait donc pas coûteux pour les larves. L'hypothèse alternative suit le raisonnement inverse : les larves feraient fréquemment face à un choix entre des ressources fraîches et décomposées en milieu naturel, mais il existerait des situations dans lesquelles le choix pour la nourriture décomposée serait optimal. Si ces situations prédominent, exprimer une préférence systématique pour la nourriture décomposée en présence d'une autre espèce serait avantageux en moyenne, et comporterait donc une valeur adaptative.

De telles situations peuvent apparaître lorsque la compétition sur les ressources peu décomposées induit des coûts plus élevés que la décomposition. Plusieurs observations rendent ces situations plausibles. Tout d'abord, une forte surpopulation peut réduire drastiquement la survie des larves, la masse atteinte à l'âge adulte et la fécondité des mouches (Kamal 1958, Smith & Wall 1997, Ireland & Turner 2006, Bee 2013). Ensuite, le niveau de décomposition pourrait être souvent moins élevé que celui utilisé dans les expériences, et affecterait dans ce cas moins négativement le développement larvaire. Sur un cadavre, les larves peuvent être exposées à une décomposition anaérobie à la fin du stade de gonflement, lorsque les organes internes deviennent accessibles. Si ce moment peut parfois arriver plus d'une semaine après la mort (ex : Matuszewski et al. 2010a), il peut

survenir en moins de 2 jours lorsque les conditions sont propices à la colonisation par les mouches (Payne 1965, Tullis & Goff 1987, Joy et al. 2006, Pechal et al. 2014b). Enfin, se développer sur de la viande décomposée pourrait être d'autant moins délétère qu'il y a d'espèces présentes. En effet, une augmentation des avantages avec le nombre d'espèces est attendue lorsque chaque espèce apporte ses propres compétences (Goodale et al. 2020). Chez les larves, chaque espèce possède ses propres sécrétions antibactériennes (Barnes et al. 2010, Čeřovský et al. 2010) : leur action combinée pourrait avoir un effet synergique d'autant plus fort que leur diversité est grande, i.e. qu'il y a d'espèces dans le groupe. En milieu naturel, il n'est pas rare d'observer plus de deux espèces colonisant simultanément un cadavre (ex : Hanski & Kuusela 1977, Kuusela & Hanski 1982, Kouki & Hanski 1995, Slone & Gruner 2007).

En résumé, se nourrir d'une ressource décomposée plutôt que d'une ressource fraîche a d'autant plus de chance de devenir avantageux que (1) la compétition sur la ressource fraîche est intense, (2) le niveau de décomposition de la ressource décomposée est faible et (3) le nombre d'espèces sur la ressource décomposée est élevé. Si ces situations prédominent dans la nature, la modification des préférences larvaires en groupe hétérospécifique serait adaptative. Des études supplémentaires restent toutefois nécessaires pour évaluer la fréquence d'apparition de ces situations et confirmer ou non cette hypothèse.

4.1.4 Conditions propices à l'agrégation interspécifique et ses bénéfices

Lorsque les conditions environnementales sont favorables à la colonisation du cadavre par les mouches, celles-ci peuvent pondre dès les premières minutes après la mort (Payne 1965). La présence des premières mouches ainsi que l'augmentation du dégagement des odeurs cadavériques va attirer de plus en plus d'individus, aboutissant rapidement à une très grande quantité d'œufs (Rivers et al. 2011). Les larves vont alors se retrouver en peu de temps en forte compétition pour la consommation des tissus. Dans ce contexte, les premières larves à éclore vont bénéficier d'un effet de priorité sur les suivantes (Hanski & Kuusela 1977). Celles se développant le plus rapidement auront aussi plus de chance de compléter leur développement (Kuusela & Hanski 1982). En favorisant une croissance rapide, l'agrégation interspécifique serait dans ce cas particulièrement avantageuse (Komo et al. 2019).

Pour qu'une agrégation larvaire interspécifique apparaisse, il est avant tout nécessaire que plusieurs espèces de mouches viennent pondre sur un même cadavre. La co-occurrence de plusieurs espèces sur un cadavre, fréquente en milieu naturel, est d'autant plus probable que la masse du cadavre est élevée (Kouki & Hanski 1995, Woodcock et al. 2002). Par ailleurs, la compétition survient plus rapidement sur des cadavres de petite taille (Kuusela & Hanski 1982). Les bénéfiques de l'agrégation auraient donc plus de chance de s'exprimer sur des cadavres de grande taille. Selon Barton et al. (2019), l'abondance de grands cadavres est plutôt élevée dans la nature : en moyenne, la densité de carcasses de plusieurs kilos (ex : mammifères ruminants) est estimée à environ une carcasse par km², mais elle peut s'élever à plus de 10 carcasses par km² pour certaines espèces.

En conclusion, l'occurrence d'agrégations larvaires interspécifiques et la probabilité que ces agrégations génèrent des bénéfiques sont les plus élevées au début de la colonisation, sur des cadavres de grande taille, sur lesquels plusieurs espèces ont pondu tôt et simultanément. Dans de telles conditions, qui semblent tout à fait plausibles en milieu naturel, les résultats de cette thèse ont montré que la présence de plusieurs espèces peut conférer des avantages en facilitant le développement sur un milieu décomposé. Ce bénéfice est associé à une modification des préférences vers cette nourriture défavorable, qui s'avérerait avantageuse lorsque rester sur les autres ressources est coûteux. Pour explorer plus en détail comment l'agrégation aurait influencé l'évolution des comportements larvaires, la suite de la discussion va tenter d'expliquer cette évolution sous le cadre théorique de la construction de niche.

4.2 L'agrégation larvaire expliquée par la construction de niche

4.2.1 La théorie de la construction de niche

La construction de niche décrit le processus par lequel des organismes, à travers leur métabolisme, leurs activités et leur choix, modifient leur propre niche écologique et celle

d'autres organismes (Odling-Smee et al. 2003, 2013). En modifiant leur environnement, les organismes entraînent la variation de certaines pressions de sélection ; selon leur durabilité, ces pressions modifiées peuvent affecter en retour l'évolution de ces organismes, tout comme celle des générations futures. La théorie de la construction de niche reconnaît explicitement ces deux phénomènes, (1) la modification environnementale exercée par les organismes (construction de niche) et (2) son héritage dans le temps (héritage écologique), comme des processus évolutifs (Odling-Smee et al. 2013).

4.2.2 Mécanismes de la construction de niche

Deux mécanismes différents peuvent conduire les organismes à s'exposer à de nouvelles pressions de sélection : la perturbation et la relocalisation (Odling-Smee et al. 2003). La construction de niche par perturbation est étroitement associée à l'ingénierie des écosystèmes (Jones et al. 1997). Les organismes changent ainsi activement un ou plusieurs facteurs de leur environnement en les modifiant physiquement. La ressource modifiée peut être abiotique (ex : eau, sédiment), biotique (ex : d'autres organismes) ou représenter un élément créé directement par l'organisme constructeur (ex : un nid, la toile d'une araignée). La construction de niche par relocalisation, quant à elle, se produit lorsque des organismes se déplacent activement dans l'espace et s'exposent à des habitats alternatifs, à différentes périodes, et ainsi à différents facteurs environnementaux (Odling-Smee et al. 2003). De cette manière, les organismes modifient par leurs choix la gamme de pressions de sélection auxquels ils font face.

Chez les asticots nécrophages, ces deux processus de construction de niche sont impliqués dans l'agrégation. Tout d'abord, les asticots engagent une modification physique du substrat alimentaire par au moins trois mécanismes : la sécrétion d'enzymes digestives, la sécrétion de composés antibiotiques et le dégagement de chaleur ("effet de masse larvaire"). Cette modification par perturbation affecte à la fois les tissus cadavériques (ressource abiotique) et la flore microbienne (ressource biotique). Comme expliqué précédemment (cf. section 4.1.3), il se pourrait que l'effet des sécrétions larvaires sur les communautés bactériennes soit décuplé en groupe hétérosécificque, du fait de la diversité des composés sécrétés par chaque espèce (Barnes et al. 2010, Čeřovský et al. 2010).

Par ailleurs, en choisissant de s'agréger avec d'autres individus (conspecifics ou hétérospécifiques), les larves construisent aussi une niche par relocalisation. Elles s'exposent ainsi activement à un changement de pressions de sélection qui vont affecter leur développement et leur comportement. Ce processus de relocalisation a aussi été utilisé pour expliquer les volées hétérospécifiques d'oiseaux : en choisissant de s'agréger entre espèces, les oiseaux modifient leur propre niche par la création d'un environnement social complexe (Harrison & Whitehouse 2011). Cet environnement génère un nouveau régime de sélection (modifiant notamment les pressions de prédation et de compétition) qui va impacter l'écologie et le comportement des oiseaux. Chez les asticots, les deux mécanismes de construction de niche (perturbation et relocalisation) semblent s'ajouter : en rejoignant d'autres individus, les larves se déplacent dans un nouvel environnement dont elles contribuent ensuite à modifier la structure physico-chimique et biotique.

4.2.3 Conditions favorisant des conséquences évolutives

Pour affecter l'évolution d'une espèce, tout changement causé par la construction de niche dans les facteurs environnementaux doit se traduire par un changement d'au moins une pression de sélection pour au moins une population dans l'écosystème (Odling-Smee et al. 2013). La probabilité qu'un tel changement se produise dépend de l'impact écologique de la construction de niche : plus cet impact est fort, plus il aura de chance de modifier durablement une pression de sélection, qui constituera alors un héritage écologique pour d'autres organismes et les générations suivantes (Odling-Smee et al. 2013). Selon Jones et al. (1997), six principaux facteurs permettent de caractériser l'impact écologique d'espèces ingénieuses dans les écosystèmes : (1) la durée de l'activité de construction de niche tout au long de la vie de l'organisme, (2) la densité de la population, (3) sa distribution spatiale locale et régionale, (4) la durée de présence de la population sur un site donné, (5) la fréquence et la durée des impacts environnementaux, et (6) le nombre de ressources modifiées ainsi que le nombre d'autres organismes qui en dépendent. Un septième facteur nécessaire à la sélection est l'hérédité génétique des traits causant le changement (Odling-Smee et al. 2013). L'accroissement de tout ou partie de ces facteurs écologiques augmenterait la probabilité d'un impact évolutif de la construction de niche (Odling-Smee et al. 2013).

La plupart de ces facteurs semblent être particulièrement élevés chez les asticots nécrophages. (1) Leur activité de construction de niche (i.e. l'agrégation) est présente durant

tout leur développement sur le cadavre. Elle s'arrête lorsque les larves migrent en-dehors du cadavre en phase pré-pupe. (2) Les masses larvaires se composent très rapidement de plusieurs centaines voire milliers d'individus (Rivers et al. 2011). (3) & (4) À l'échelle d'un cadavre, les larves occupent très rapidement la plupart des spots de nourriture accessibles, jusqu'à recouvrir entièrement le cadavre lors des stades de décomposition avancée (ex : Joy et al. 2006). (5) Les ressources modifiées (tissus mous et flore microbienne) le sont quasi instantanément (ex : inhibition en moins de 4 h de la croissance de bactéries en présence de sécrétions larvaires, Barnes et al. 2010) et d'autant plus fortement que les agrégats sont denses (ex : augmentation du dégagement de chaleur avec la taille du groupe, Slone & Gruner 2007, Charabidze et al. 2011). Puisqu'en général un cadavre se décomposant vite n'abrite pas plus d'une génération de larves de Calliphoridés (Benbow et al. 2015), la construction de niche et son héritage écologique ne peuvent pas être transmis d'une génération à l'autre. (6) Tous les tissus mous du cadavre, et probablement de nombreuses souches bactériennes, peuvent théoriquement être affectés par l'agrégation larvaire. Comme présenté dans l'introduction, de nombreuses autres espèces d'arthropodes mais aussi de vertébrés dépendent de ces ressources pour s'alimenter et se reproduire (Devault et al. 2003, Do et al. 2019). Elles peuvent donc toutes être affectées par l'activité des asticots. (7) Enfin, l'hérédité des traits de construction de niche reste à démontrer, mais certains éléments la rendent hautement vraisemblable. Par exemple, la lucifensin (un composé antibactérien identifié chez *L. sericata*) est exprimé dans les glandes salivaires indépendamment de la présence d'agents infectieux dans l'environnement (Valachová et al. 2013). Il en va certainement de même pour les enzymes digestives, qui sont indispensables aux larves pour s'alimenter. Le dégagement de chaleur est cependant un effet secondaire du groupe, probablement une conséquence directe de leur métabolisme (Charabidze et al. 2011, Rivers et al. 2011). Enfin, comme observé dans cette thèse et par Boulay et al. (2013), les traces larvaires sont émises dans des conditions artificielles, en l'absence de nourriture et indépendamment de la densité larvaire, suggérant un dépôt passif non influencé par l'environnement, et donc une base génétique.

Il apparaît donc que l'agrégation des larves respecte les conditions requises pour entraîner des conséquences évolutives. Ces conséquences pourraient agir tant sur les asticots eux-mêmes que sur tous les autres organismes décomposeurs. Le seul critère en défaveur est l'absence d'héritage écologique des changements de l'environnement sur plusieurs générations. Si la construction de niche n'est pas durable, il est attendu qu'elle n'ait que des conséquences écologiques (Odling-Smee et al. 2013). À l'échelle d'un habitat (ex : une forêt), les changements causés par l'agrégation des asticots sont éphémères, du fait de

la décomposition rapide des cadavres et de l'imprévisibilité de leur apparition. Les conséquences sont dans ce cas uniquement écologiques (bien que la décomposition puisse avoir parfois des effets durables sur le sol, la végétation et la faune locale ; Barton et al. 2013b). Cependant, à l'échelle du cadavre, les changements sont quasi permanents. Ils sont théoriquement retrouvés sur tous les cadavres colonisés par des mouches, c'est-à-dire la très grande majorité des cadavres en milieu terrestre (Benbow et al. 2015). Les organismes décomposeurs et les charognards sont donc affectés en continu par la construction de niche des asticots, qui a de très grandes chances d'entraîner des conséquences sur leur évolution.

4.2.4 Processus évolutifs causés par la construction de niche

Quatre principales voies éco-évolutives permettent de connecter la construction de niche à ses conséquences évolutives (Odling-Smee et al. 2013). Ces voies décrivent les organismes, et plus précisément leurs génotypes, qui peuvent être affectés par la modification des pressions de sélection. Dans la première voie, un génotype exprime un trait modifiant l'environnement ; cette modification change une pression de sélection, qui en retour affecte positivement la fitness du génotype, augmentant sa fréquence dans la population. Dans le cas des larves, l'agrégation intra- et interspécifique entraîne une augmentation de la fitness par une meilleure survie, une accélération du développement et/ou une masse plus élevée à l'âge adulte (cf. chapitre 2, Komo et al. 2019, 2020). En général, la masse des femelles est corrélée positivement à leur fécondité (Honek 1993). Cette meilleure fitness pourrait donc favoriser la sélection des génotypes larvaires codant les comportements d'agrégation et la reconnaissance interspécifique. Le même mécanisme a été suggéré pour expliquer la sélection des plumages et chants jouant un rôle de signaux de communication interspécifique chez les oiseaux s'agrégeant entre espèces (Harrison & Whitehouse 2011).

La seconde voie évolutive ressemble à la première, sauf que la sélection modifiée va influencer à la fois les génotypes responsables de la construction de niche et d'autres génotypes dans la population, adaptés aux nouvelles conditions créées (Odling-Smee et al. 2013). Chez les oiseaux, l'agrégation interspécifique a accentué la compétition entre espèces ; cette compétition aurait alors entraîné la sélection de comportements la limitant, telles qu'une spécialisation pour un type particulier de ressource et une divergence des régimes entre espèces (Harrison & Whitehouse 2011). De la même manière, les contraintes

généérées dans les groupes de larves trop denses à cause de la forte compétition, de l'excès de chaleur et/ou de l'accumulation des déjections pourraient avoir favorisé les adaptations réduisant ces coûts. De telles adaptations pourraient par exemple concerner le comportement de thermorégulation des larves ainsi que l'expression de protéines de choc thermique ("heat-shock proteins"), qui permettent de limiter leur exposition aux fortes chaleurs et d'améliorer leur résistance aux stress thermiques (Feder & Hofmann 1999, Rivers et al. 2010, Aubernon et al. 2016, 2018, Aubernon 2019).

La niche construite par des organismes peut affecter non seulement leur propre évolution, mais également celle d'autres populations vivant dans l'habitat modifié (Odling-Smee et al. 2013). Cette troisième voie évolutive a été avancée pour expliquer la facilitation écologique : la modification des pressions de sélection a alors un impact positif sur les autres populations (Bronstein 2009). Sur un cadavre, les effets de l'agrégation larvaire pourraient affecter l'évolution des espèces d'arthropodes arrivant plus tardivement. Toutefois, une récente étude a observé que le fait de retirer les œufs et les larves de mouches sur une carcasse n'affectait que faiblement la capacité des autres espèces à la coloniser, suggérant que l'effet facilitateur des larves serait faible (Michaud & Moreau 2013, 2017). L'activité des larves pourrait également influencer l'évolution des vertébrés charognards. Ceux-ci se nourrissent préférentiellement de cadavres peu décomposés où les insectes sont absents (Devault et al. 2004). Cet effet répulsif de la décomposition peut être causé par les odeurs produites par le métabolisme des microorganismes, comme cela a été démontré en milieu aquatique envers des crabes charognards (Burkepille et al. 2006). En influençant les communautés microbiennes et en accélérant la décomposition, l'agrégation des larves intensifie la compétition avec les charognards et pourrait induire la sélection de capacités olfactives et visuelles permettant une découverte précoce des carcasses. Enfin, les microorganismes eux-mêmes sont les plus impactés par les larves. La sélection pourrait ici porter sur une meilleure résistance aux sécrétions antimicrobiennes ou une sécrétion de composés toxiques.

Enfin, la sélection exercée par l'activité des constructeurs de niches sur d'autres populations peut amener ces dernières à modifier elles-mêmes leur environnement. Cette modification causerait de nouveaux changements de pressions de sélection susceptibles d'affecter la première population. De cette manière, la construction de niche peut entraîner une co-évolution des espèces occupant un même habitat (Odling-Smee et al. 2013). Lorsque les effets de la construction sont positifs pour chaque espèce, une relation de mutualisme se développe (Bronstein 2009). Dans le cas des espèces étudiées dans cette thèse, il a été

démontré que la présence de *C. vicina* facilite le développement de *L. sericata* sur de la viande décomposée. Cette facilitation est due à une construction de niche par *C. vicina*, probablement via une meilleure régulation des communautés microbiennes (cf. chapitre 2). En s'alimentant près de *C. vicina*, *L. sericata* fait ainsi face à une pression de compétition réduite avec les microorganismes : cette pression modifiée pourrait avoir favorisé la sélection des comportements d'agrégation de *L. sericata* avec *C. vicina* (troisième voie évolutive ; cf. chapitres 1 et 3 et Komo et al. 2019). Cette agrégation constitue elle-même une construction de niche par relocalisation : *L. sericata* se déplace activement dans un nouveau milieu et se soumet à un nouveau régime de pressions de sélection (i.e. celles modifiées par *C. vicina*). En retour, la proximité de *L. sericata* avec *C. vicina* pourrait influencer l'évolution de cette dernière (quatrième voie évolutive), comme le suggèrent les bénéfices mutuels de l'agrégation entre ces deux espèces (Komo et al. 2019). Ainsi, en accord avec les résultats de cette thèse et de Komo et al. (2019, 2020), la théorie de la construction de niche offre un cadre explicatif plausible de l'évolution des comportements d'agrégation interspécifique chez les larves de Diptères Calliphoridés.

4.3 Autres facteurs favorables à l'évolution de l'agrégation larvaire interspécifique

4.3.1 La proximité phylogénétique

La ressemblance morphologique et comportementale entre des espèces est supposée faciliter leur interaction (Goodale et al. 2020 ; cf. introduction, section 0.2.2). Une espèce a plus de chance de percevoir et réagir aux indices de la présence d'une autre espèce si ceux-ci sont structurellement proches des siens, puisqu'elle possède déjà un système sensoriel et cognitif apte à les reconnaître. Ces ressemblances sont d'autant plus probables que les espèces sont phylogénétiquement proches. Les espèces d'asticots étudiées dans cette thèse entrent dans cette catégorie. Ils appartiennent à la même famille (Calliphoridés), ont une morphologie identique (corps longiforme, taille similaire), se meuvent à la même vitesse, et sécrètent de surcroît des composés chimiques identiques jouant un

rôle de vecteur d'agrégation interspécifique (cf. chapitre 1). Un mécanisme supplémentaire facilitant la reconnaissance entre espèces est l'homogénéisation des profils cuticulaires sous l'effet de leur interactions (contacts répétés et fréquents ; Vauchot et al. 1997). L'existence d'un tel mécanisme chez les larves renforcerait la cohésion des groupes larvaires.

Comme expliqué dans l'introduction, la ressemblance entre espèces favorise certains bénéfices liés au groupe. Ces bénéfices incluent l'effet de confusion envers les prédateurs et parasitoïdes (car tous les individus se ressemblent), la pertinence des informations échangées (car les espèces partagent les mêmes ressources et prédateurs) et le maintien de la cohésion du groupe (du fait des mêmes vitesses de déplacement et comportements de fourragement ; Sridhar & Guttal 2018, Goodale et al. 2020). Chez les larves, tous ces avantages pourraient s'ajouter à ceux identifiés dans cette thèse et par Komo et al. (2019), renforçant la valeur adaptative de l'agrégation interspécifique. Un rôle de l'agrégation dans la défense contre les parasitoïdes a d'ailleurs déjà été démontré par Rivers et al. (2012). En contrepartie de ces avantages, la proximité phylogénétique entre espèces augmente la pression de compétition, à cause du chevauchement de leurs niches écologiques (Goodale et al. 2020). Cette compétition serait toutefois négligeable chez les larves lors des premiers stades de décomposition du fait de l'abondance des ressources (cf. section 4.1.4).

4.3.2 Les contraintes de l'écosystème cadavérique

En écologie, la coopération entre congénères est supposée faciliter la survie et la reproduction des organismes dans des environnements délétères ("harsh environment" ; Mesterton-Gibbons & Dugatkin 1992, Cornwallis et al. 2017). Les relations de facilitation et de mutualisme sont aussi plus souvent retrouvées dans ce type de milieux (Bruno et al. 2003). Dans leur étude sur le lien entre la coopération et les caractéristiques de l'habitat chez les oiseaux, Cornwallis et al. (2017) ont constaté une prépondérance des espèces exprimant une reproduction communautaire dans les environnements où les températures sont chaudes et les précipitations variables. Sur les cadavres, les conditions délétères sont représentées par des températures élevées, une forte compétition entre organismes décomposeurs ainsi qu'un épuisement rapide des ressources (Benbow et al. 2015). Ces conditions ont probablement joué un rôle important dans l'évolution du grégarisme chez les larves nécrophages.

La compétition avec les microorganismes et la relative difficulté à digérer la nourriture sont les deux plus fortes contraintes rencontrées par les animaux saprophages sur les matières en décomposition (Janzen 1977). Dans ce contexte, une convergence dans les stratégies de lutte contre ces pressions est observée entre un certain nombre d'insectes, tels que les asticots nécrophages et les nécrophores (Scott 1998, Rivers et al. 2011), les bousiers sur les matières fécales (Hanski & Cambefort 1991) et les larves de drosophiles sur les fruits en décomposition (Soto-Yéber et al. 2018, Ferreira & Moita 2019). Tous ces insectes sécrètent des enzymes sur leur nourriture, qui facilitent sa digestion et/ou jouent un rôle antimicrobien (Gregg et al. 1990, Rozen et al. 2008, Barnes et al. 2010, Schwab et al. 2017). De plus, ils expriment tous une forme de coopération. Chez les nécrophores, les adultes expriment des soins biparentaux consistant à couvrir les carcasses de sécrétions antibactériennes, approvisionner les larves en nourriture prédigérée et les défendre contre les prédateurs et les compétiteurs (Eggert et al. 2008, Rozen et al. 2008, Duarte et al. 2018). Des soins biparentaux sont également retrouvés chez les bousiers : certaines espèces confectionnent des boules d'excréments sur lesquels sont pondus les œufs et les préservent dans des tunnels creusés dans la terre (Hunt & Simmons 2002, Schwab et al. 2017). Les larves de drosophiles expriment quand à elles un comportement d'agrégation qui, comme chez les asticots nécrophages, les aide à fourrager et à combattre des microorganismes pathogènes (Rohlf et al. 2005, Dombrovski et al. 2017, 2020). Cette prévalence de la socialité chez les espèces saprophages confirme l'hypothèse d'une valeur adaptative de la coopération dans les environnements délétères (Charabidze et al., communication personnelle). La coopération interspécifique semble toutefois propre aux asticots nécrophages. Une exception notable est la relation de mutualisme entre les nécrophores et les acariens phorétiques : en échange d'un transport, les acariens augmentent la compétitivité des nécrophores face aux congénères et aux autres arthropodes (Sun et al. 2019, Sun & Kilner 2020).

CONCLUSION

Les travaux de cette thèse ont apporté de nouvelles connaissances dans la biologie et l'écologie des larves de Diptères Calliphoridés. En démontrant chez ces espèces l'existence de vecteurs chimiques, de bénéfices développementaux et d'une plasticité comportementale de l'agrégation interspécifique, ces travaux offrent un nouvel aperçu des mécanismes et de la valeur adaptative des associations entre espèces animales. Les connaissances apportées par cette thèse pourraient aussi avoir des implications considérables dans d'autres domaines, non-abordés ici. Par exemple, la capacité des larves à réaliser des décisions collectives et à moduler celles-ci en présence d'une autre espèce en font un bon modèle expérimental pour la modélisation des comportements grégaires (Sumpter & Stephen 2009, Jeanson et al. 2012). Par ailleurs, l'inversion des choix entre de la viande fraîche et décomposée suggère que les larves sont capables, d'une certaine manière, de percevoir les variations de qualité nutritionnelle dans la nourriture. Ces capacités offrent de nouvelles perspectives d'études dans le cadre de la géométrie nutritionnelle, une théorie qui explore la capacité des animaux à réguler leur prise alimentaire de sorte à assimiler un ratio de nutriments optimal pour leur fitness (Simpson & Raubenheimer 1993, Lihoreau et al. 2018). Enfin, la multiplicité des interactions entre les asticots nécrophages et les bactéries sur les cadavres, ainsi que le rôle de l'agrégation interspécifique dans la régulation des communautés microbiennes suggéré dans cette thèse, font de l'écosystème cadavérique un cadre idéal pour explorer les relations inter-règnes (Hochberg & Lawton 1990, Biedermann & Rhofhs 2017). D'un point de vue applicatif, les résultats de cette thèse suggèrent qu'associer plusieurs espèces de larves sur des plaies nécrosées permettrait de mieux les traiter, apportant ainsi de nouvelles perspectives thérapeutiques (Sherman 2009).

BIBLIOGRAPHIE

- Ahmad, A., Broce, A., & Zurek, L. (2006). Evaluation of significance of bacteria in larval development of *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, 43(6), 1129–1133.
- Alevizon, W. S. (1976). Mixed schooling and its possible significance in a tropical western atlantic parrotfish and surgeonfish. *Copeia*, 1976(4), 796–798.
- Altshuler, E., Ramos, O., Núñez, Y., Fernández, J., Batista-Leyva, A. J., & Noda, C. (2005). Symmetry breaking in escaping ants. *The American Naturalist*, 166(6), 643–649.
- Amé, J.-M., Halloy, J., Rivault, C., Detrain, C., & Deneubourg, J. L. (2006). Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(15), 5835–5840.
- Amendt, J., Goff, M. L., Campobasso, C. P., & Grassberger, M. (2010). *Current concepts in forensic entomology*. Springer, Dordrecht.
- Ames, C., & Turner, B. (2003). Low temperature episodes in development of blowflies: implications for postmortem interval estimation. *Medical and Veterinary Entomology*, 17(2), 178–186.
- Andersen, A. S., Joergensen, B., Bjarnsholt, T., Johansen, H., Karlsmark, T., Givskov, M., & Krogfelt, K. A. (2010). Quorum-sensing-regulated virulence factors in *Pseudomonas aeruginosa* are toxic to *Lucilia sericata* maggots. *Microbiology*, 156, 400–407.
- Arce, A. N., Smiseth, P. T., & Rozen, D. E. (2013). Antimicrobial secretions and social immunity in larval burying beetles, *Nicrophorus vespilloides*. *Animal Behaviour*, 86(4), 741–745.
- Au, D. W. K., & Pitman, R. L. (1986). Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *The Condor*, 88(3), 304–317.
- Auberon, C. (2019). *Stratégies développementales chez les larves de Calliphoridae : entre régulation thermique et socialité*. Thèse de doctorat, Université de Lille.
- Auberon, C., Boulay, J., Hédouin, V., & Charabidzé, D. (2016). Thermoregulation in

gregarious dipteran larvae: evidence of species-specific temperature selection. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 160(2), 101–108.

- Auberson, C., Hedouin, V., & Charabidze, D. (2018). The maggot, the ethologist and the forensic entomologist: sociality and thermoregulation in necrophagous larvae. *Journal of Advanced Research*, 16, 67-73.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Fiore, A. D., Dunbar, R. I. M., Henzi, S. P., & al. (2008). Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627–654.
- Baird, R. W., & Dill, L. M. (1996). Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behavioral Ecology*, 7(4), 408–416.
- Barnes, K. M., Gennard, D. E., & Dixon, R. A. (2010). An assessment of the antibacterial activity in larval excretion/secretion of four species of insects recorded in association with corpses, using *Lucilia sericata* Meigen as the marker species. *Bulletin of Entomological Research*, 100(6), 635–640.
- Barton, P. S., Cunningham, S. A., Macdonald, B. C. T., McIntyre, S., Lindenmayer, D. B., & Manning, A. D. (2013a). Species traits predict assemblage dynamics at ephemeral resource patches created by carrion. *Plos One*, 8(1), e53961.
- Barton, P. S., Cunningham, S. A., Lindenmayer, D. B., & Manning, A. D. (2013b). The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. *Oecologia*, 171(4), 761–772.
- Barton, P. S., Evans, M. J., Foster, C. N., Pechal, J. L., Bump, J. K., Quaggiotto, M.-M., & Benbow, M. E. (2019). Towards quantifying carrion biomass in ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(10), 950-961.
- Beasley, J. C., Olson, Z. H., & Devault, T. L. (2012). Carrion cycling in food webs: comparisons among terrestrial and marine ecosystems. *Oikos*, 121(7), 1021–1026.
- Bee, S. D. S. A. (2013). Effects of larval crowding on size and fecundity of the blow fly, *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae). *European Journal of Entomology*, 92(4), 615–622.
- Benbow, M. E., Tomberlin, J. K., & Tarone, A. M. (2015). *Carrion ecology, evolution, and their applications*. CRC Press, Boca Raton.
- Benbow, M. E., Barton, P. S., Ulyshen, M. D., Beasley, J. C., DeVault, T. L., Strickland, M. S., Tomberlin, J. K., Jordan, H. R., & Pechal, J. L. (2018). Necrobiome framework for bridging decomposition ecology of autotrophically and heterotrophically derived

organic matter. *Ecological Monographs*, 89(1), e01331.

- Bernhardt, V., Bálint, M., Verhoff, M. A., & Amendt, J. (2018a). Species diversity and tissue specific dispersal of necrophagous Diptera on human bodies. *Forensic Science, Medicine and Pathology*, 14(1), 76-84.
- Bernhardt, V., Finkelmeier, F., Tal, A., Bojunga, J., Derwich, W., Meier, S., Lux, C., Verhoff, M. A., & Amendt, J. (2018b). Multispecies blow fly myiasis combined with hypothermia in a man assumed to be dead. *Parasitology Research*, 117(2), 579–583.
- Berrigan, D., & Pepin, D. J. (1995). How maggots move: allometry and kinematics of crawling in larval Diptera. *Journal of Insect Physiology*, 41(4), 329–337.
- Biedermann, P. H., & Rohlf, M. (2017). Evolutionary feedbacks between insect sociality and microbial management. *Current Opinion in Insect Science*, 22, 92–100.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L., Aron, S., & Camazine, S. (1997). Self-organization in social insects. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(5), 188–193.
- Bonacci, T., Brandmayr, P., Greco, S., Tersaruolo, C., Vercillo, V., & Brandmayr, T. Z. (2010). A preliminary investigation of insect succession on carrion in Calabria (southern Italy). *Terrestrial Arthropod Reviews*, 3(2), 97–110.
- Bonavita-Cougourdan, A., Rivière, G., Provost, E., Bagnères, A.-G., Roux, M., Dusticier, G., & Clément, J.-L. (1996). Selective adaptation of the cuticular hydrocarbon profiles of the slave-making ants *Polyergus rufescens* Latr. and their *Formica rufibarbis* Fab. and *F. cunicularia* Latr. slaves. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 113(2), 313–329.
- Boos, S., Meunier, J., Pichon, S., & Kölliker, M. (2014). Maternal care provides antifungal protection to eggs in the European earwig. *Behavioral Ecology*, 25(4), 754–761.
- Boulay, J. (2015). *Étude du comportement d'agrégation des larves nécrophages de Diptères: de l'individuel au collectif*. Thèse de doctorat, Université de Lille.
- Boulay, J., Devigne, C., Gosset, D., & Charabidze, D. (2013). Evidence of active aggregation behaviour in *Lucilia sericata* larvae and possible implication of a conspecific mark. *Animal Behaviour*, 85(6), 1191–1197.
- Boulay, J., Betremieux, C., Hédouin, V., & Charabidzé, D. (2015). A first insight into the scanning behaviour of the presocial blow fly larvae. *Physiological Entomology*, 40(4), 317–324.
- Boulay, J., Deneubourg, J.-L., Hédouin, V., & Charabidzé, D. (2016). Interspecific shared collective decision-making in two forensically important species. *Proceedings of the*

Royal Society B: Biological Sciences, 283(1824), 20152676.

- Boulay, J., Aubernon, C., Ruxton, G. D., Hédouin, V., Deneubourg, J.-L., & Charabidzé, D. (2019). Mixed-species aggregations in arthropods. *Insect Science*, 26(1), 2–19.
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication*. Sinauer, Sunderland.
- Brodie, B., Gries, R., Martins, A., VanLaerhoven, S., & Gries, G. (2014). Bimodal cue complex signifies suitable oviposition sites to gravid females of the common green bottle fly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 153(2), 114–127.
- Brodie, B. S., Wong, W. H. L., VanLaerhoven, S., & Gries, G. (2015). Is aggregated oviposition by the blow flies *Lucilia sericata* and *Phormia regina* (Diptera: Calliphoridae) really pheromone-mediated? *Insect Science*, 22(5), 651–660.
- Broly, P., Mullier, R., Deneubourg, J.-L., & Devigne, C. (2012). Aggregation in woodlice: social interaction and density effects. *ZooKeys*, 176, 133–144.
- Broly, P., Deneubourg, J.-L., & Devigne, C. (2013). Benefits of aggregation in woodlice: a factor in the terrestrialization process? *Insectes Sociaux*, 60(4), 419–435.
- Broly, P., Devigne, L., Deneubourg, J.-L., & Devigne, C. (2014). Effects of group size on aggregation against desiccation in woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Physiological Entomology*, 39(2), 165–171.
- Broly, P., Ectors, Q., Decuyper, G., Nicolis, S. C., & Deneubourg, J.-L. (2016). Sensitivity of density-dependent threshold to species composition in arthropod aggregates. *Scientific Reports*, 6(1), 32576.
- Bronstein, J. L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(6), 214–217.
- Bronstein, J. L. (2009). The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97(6), 1160–1170.
- Browne, L. B., Bartell, R. J., & Shorey, H. H. (1969). Pheromone-mediated behaviour leading to group oviposition in the blowfly *Lucilia cuprina*. *Journal of Insect Physiology*, 15(6), 1003–1014.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 119–125.
- Bshary, R., Hohner, A., Ait-el-Djoudi, K., & Fricke, H. (2006). Interspecific communicative and coordinated hunting between groupers and giant moray eels in the Red Sea. *Plos*

Biology, 4(12), e431.

- Buhl, J., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hale, J. J., Despland, E., Miller, E. R., & Simpson, S. J. (2006). From disorder to order in marching locusts. *Science*, 312(5778), 1402–1406.
- Bump, J. K., Webster, C. R., Vucetich, J. A., Peterson, R. O., Shields, J. M., & Powers, M. D. (2009). Ungulate carcasses perforate ecological filters and create biogeochemical hotspots in forest herbaceous layers allowing trees a competitive advantage. *Ecosystems*, 12(6), 996–1007.
- Burkepile, D. E., Parker, J. D., Woodson, C. B., Mills, H. J., Kubanek, J., Sobecky, P. A., & Hay, M. E. (2006). Chemically mediated competition between microbes and animals: microbes as consumers in food webs. *Ecology*, 87(11), 2821–2831.
- Butterworth, N. J., Byrne, P. G., & Wallman, J. F. (2019). The blow fly waltz: field and laboratory observations of novel and complex Dipteran courtship behavior. *Journal of Insect Behavior*, 32(2), 109-119.
- Caldwell, G. S. (1981). Attraction to tropical mixed-species heron flocks: proximate mechanism and consequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(2), 99–103.
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Bonabeau, E., & Theraula, G. (2003). *Self-organization in biological systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Campobasso, C. P., Di Vella, G., & Introna, F. (2001). Factors affecting decomposition and Diptera colonization. *Forensic Science International*, 120(1), 18–27.
- Canonge, S., Deneubourg, J.-L., & Sempo, G. (2011). Group living enhances individual resources discrimination: the use of public information by cockroaches to assess shelter quality. *Plos One*, 6(6), e19748.
- Carmo, R. F. R., Vasconcelos, S. D., Brundage, A. L., & Tomberlin, J. K. (2018). How do invasive species affect native species? Experimental evidence from a carrion blowfly (Diptera: Calliphoridae) system. *Ecological Entomology*, 43(4), 483-493.
- Carter, D. O., & Tibbett, M. (2003). Taphonomic mycota: fungi with forensic potential. *Journal of Forensic Science*, 48(1), 1–4.
- Carter, D. O., Yellowlees, D., & Tibbett, M. (2007). Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften*, 94(1), 12–24.
- Carvalho, C. J. B. de, & Mello-Patiu, C. A. de. (2008). Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. *Revista Brasileira de Entomologia*,

52(3), 390–406.

- Čeřovský, V., Žďárek, J., Fučík, V., Monincová, L., Voburka, Z., & Bém, R. (2010). Lucifensin, the long-sought antimicrobial factor of medicinal maggots of the blowfly *Lucilia sericata*. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 67(3), 455–466.
- Charabidze, D., Bourel, B., Leblanc, H., Hedouin, V., & Gosset, D. (2008). Effect of body length and temperature on the crawling speed of *Protophormia terraenovae* larvae (Robineau-Desvoidy) (Diptera Calliphoridae). *Journal of Insect Physiology*, 54(3), 529–533.
- Charabidze, D., Bourel, B., & Gosset, D. (2011). Larval-mass effect: characterisation of heat emission by necrophagous blowflies (Diptera: Calliphoridae) larval aggregates. *Forensic Science International*, 211(1–3), 61–66.
- Charabidze, D., Hedouin, V., & Gosset, D. (2013). Discontinuous foraging behavior of necrophagous *Lucilia sericata* (Meigen 1826) (Diptera Calliphoridae) larvae. *Journal of Insect Physiology*, 59(3), 325–331.
- Charabidze, D., Depeme, A., Devigne, C., & Hedouin, V. (2015). Do necrophagous blowflies (Diptera: Calliphoridae) lay their eggs in wounds?: Experimental data and implications for forensic entomology. *Forensic Science International*, 253, 71–75.
- Christopherson, C., & Gibo, D. L. (1997). Foraging by food deprived larvae of *Neobellieria bullata* (Diptera: Sarcophagidae). *Journal of Forensic Sciences*, 42(1), 14069J.
- Chu-Wang, I.-W., & Axtell, R. C. (1971). Fine structure of the dorsal organ of the house fly larva, *Musca domestica* L. *Cell and Tissue Research*, 117(1), 17–34.
- Chu-Wang, I.-W., & Axtell, R. C. (1972). Fine structure of the terminal organ of the house fly larva, *Musca domestica* L. *Zeitschrift Für Zellforschung Und Mikroskopische Anatomie*, 127, 287–305.
- Cividini, S., & Montesanto, G. (2018). Aggregative behavior and intraspecific communication mediated by substrate-borne vibrations in terrestrial arthropods: An exploratory study in two species of woodlice. *Behavioural Processes*, 157, 422–430.
- Clark, K., Evans, L., & Wall, R. (2006). Growth rates of the blowfly, *Lucilia sericata*, on different body tissues. *Forensic Science International*, 156(2–3), 145–149.
- Cobb, M. (1999). What and how do maggots smell? *Biological Reviews*, 74(4), 425–459.
- Codella, S. G., & Raffa, K. F. (1995). Contributions of female oviposition patterns and larval behavior to group defense in conifer sawflies (hymenoptera: diprionidae). *Oecologia*, 103(1), 24–33.

- Cohen, E., Stanić, V., & Shulov, A. (1974). Olfactory and gustatory responses of *Trogoderma granarium*, *Dermestes maculatus* and *Tribolium castaneum* to various straight-chain fatty acids. *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, 76(1–4), 303–311.
- Conradt, L., & Roper, T. J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(8), 449–456.
- Cornwallis, C. K., Botero, C. A., Rubenstein, D. R., Downing, P. A., West, S. A., & Griffin, A. S. (2017). Cooperation facilitates the colonization of harsh environments. *Nature Ecology & Evolution*, 1(3), 0057.
- Costa, J. T. (2006). *The other insect societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- Costa, J. T., & Fitzgerald, T. D. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(7), 285–289.
- Courchamp, F., Berec, L., & Gascoigne, J. (2008). *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Couzin, I. D. (2009). Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(1), 36–43.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R., & Levin, S. A. (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433(7025), 513–516.
- Cremer, S., Armitage, S. A. O., & Schmid-Hempel, P. (2007). Social Immunity. *Current Biology*, 17(16), R693–R702.
- Crooks, E. R., Bulling, M. T., & Barnes, K. M. (2016). Microbial effects on the development of forensically important blow fly species. *Forensic Science International*, 266, 185–190.
- Cruise, A., Watson, D. W., & Schal, C. (2018). Ecological succession of adult necrophilous insects on neonate *Sus scrofa* domesticus in central North Carolina. *Plos One*, 13(4), e0195785.
- Cusser, S., Pechal, J. L., & Haddad, N. M. (2020). Carrion increases pollination service across an urban gradient. *Urban Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01032-z>.
- Danchin, E., & Wagner, R. H. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(9), 342–347.
- Dekeirsschieter, J., Verheggen, F., Lognay, G., & Haubruge, E. (2011). Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Biotechnology, Agronomy*,

Society and Environment, 15(3), 435-447.

- Deneubourg, J. L., & Goss, S. (1989). Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology & Evolution*, 1(4), 295–311.
- Deneubourg, J.-L., Lioni, A., & Detrain, C. (2002). Dynamics of aggregation and emergence of cooperation. *The Biological Bulletin*, 202(3), 262–267.
- Denno, R. F., & Cothran, W. R. (1976). Competitive interactions and ecological strategies of sarcophagid and calliphorid flies inhabiting rabbit carrion. *Annals of the Entomological Society of America*, 69(1), 109–113.
- Despland, E. (2013). Plasticity of collective behavior in a nomadic early spring folivore. *Frontiers in Physiology*, 4, 54.
- DeVault, T. L., Rhodes, Jr., Olin E., & Shivik, J. A. (2003). Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102(2), 225–234.
- DeVault, T. L., Brisbin, Jr., I. L., & Rhodes, Jr., O. E. (2004). Factors influencing the acquisition of rodent carrion by vertebrate scavengers and decomposers. *Canadian Journal of Zoology*, 82(3), 502–509.
- DeVault, T. L., Olson, Z. H., Beasley, J. C., & Rhodes, O. E. (2011). Mesopredators dominate competition for carrion in an agricultural landscape. *Basic and Applied Ecology*, 12(3), 268–274.
- Díaz-Aranda, L. M., Martín-Vega, D., Gómez-Gómez, A., Cifrián, B., & Baz, A. (2018). Annual variation in decomposition and insect succession at a periurban area of central Iberian Peninsula. *Journal of Forensic and Legal Medicine*, 56, 21–31.
- Dittmann, L., & Schausberger, P. (2017). Adaptive aggregation by spider mites under predation risk. *Scientific Reports*, 7(1), 10609.
- Do, Y., Lee, S. Y., Chung, K. W., & Moon, T.-Y. (2019). Understanding diversity and distribution of the insect assemblages associated with carrions. *Journal of Forensic and Legal Medicine*, 68, 101865.
- Dombrovski, M., Poussard, L., Moalem, K., Kmecova, L., Hogan, N., Schott, E., Vaccari, A., Acton, S., & Condrón, B. (2017). Cooperative behavior emerges among *Drosophila* larvae. *Current Biology*, 27(18), 2821-2826.e2.
- Dombrovski, M., Kuhar, R., Mitchell, A., Shelton, H., & Condrón, B. (2020). Cooperative foraging during larval stage affects fitness in *Drosophila*. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.05.04.076869>.

- Duarte, A., Welch, M., Swannack, C., Wagner, J., & Kilner, R. M. (2018). Strategies for managing rival bacterial communities: Lessons from burying beetles. *Journal of Animal Ecology*, *87*(2), 414–427.
- Dussutour, A., Simpson, S. J., Despland, E., & Colasurdo, N. (2007). When the group denies individual nutritional wisdom. *Animal Behaviour*, *74*(4), 931–939.
- Dussutour, A., Nicolis, S. C., Despland, E., & Simpson, S. J. (2008). Individual differences influence collective behaviour in social caterpillars. *Animal Behaviour*, *76*(1), 5–16.
- Eggert, A.-K., Otte, T., & Müller, J. K. (2008). Starving the competition: a proximate cause of reproductive skew in burying beetles (*Nicrophorus vespilloides*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *275*(1650), 2521–2528.
- Eggleston, D. B., & Lipcius, R. N. (1992). Shelter selection by spiny lobster under variable predation risk, social conditions, and shelter size. *Ecology*, *73*(3), 992–1011.
- Emmens, R. L., & Murray, M. D. (1983). Bacterial odours as oviposition stimulants for *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae), the Australian sheep blowfly. *Bulletin of Entomological Research*, *73*(3), 411–415.
- Esser, J. R. (1990). Factors influencing oviposition, larval growth and mortality in *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae), a pest of salted dried fish in south-east Asia. *Bulletin of Entomological Research*, *80*(4), 369–376.
- Faria, L. D. B., Orsi, L., Trinca, L. A., & Godoy, W. A. C. (1999). Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *90*(2), 149–155.
- Feddern, N., Mitchell, E. A. D., Amendt, J., Szelecz, I., & Seppey, C. V. W. (2019). Decomposition and insect colonization patterns of pig cadavers lying on forest soil and suspended above ground. *Forensic Science, Medicine and Pathology*, *15*(3), 342–351.
- Feder, M. E., & Hofmann, G. E. (1999). Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology*, *61*(1), 243–282.
- Fenton, A., Wall, R., & French, N. P. (1999). Oviposition aggregation by the blowfly *Lucilia cuprina*. *Medical and Veterinary Entomology*, *13*(4), 453–456.
- Ferreira, C. H., & Moita, M. A. (2019). What can a non-eusocial insect tell us about the neural basis of group behaviour? *Current Opinion in Insect Science*, *36*, 118–124.
- Fitzgerald, T. D., & Edgerly, J. S. (1979). Specificity of trail markers of forest and eastern tent

- caterpillars. *Journal of Chemical Ecology*, 5(4), 565–574.
- Flower, T. (2011). Fork-tailed drongos use deceptive mimicked alarm calls to steal food. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1711), 1548–1555.
- Förster, M., Klimpel, S., Mehlhorn, H., Sievert, K., Messler, S., & Pfeffer, K. (2007). Pilot study on synanthropic flies (e.g. *Musca*, *Sarcophaga*, *Calliphora*, *Fannia*, *Lucilia*, *Stomoxys*) as vectors of pathogenic microorganisms. *Parasitology Research*, 101(1), 243–246.
- Frederickx, C., Dekeirsschieter, J., Verheggen, F. J., & Haubruge, E. (2012). Responses of *Lucilia sericata* Meigen (Diptera: Calliphoridae) to cadaveric volatile organic compounds. *Journal of Forensic Sciences*, 57(2), 386–390.
- Frederickx, C., Dekeirsschieter, J., Verheggen, F. J., Haubruge, E., & Strand, M. (2013). The community of Hymenoptera parasitizing necrophagous Diptera in an urban biotope. *Journal of Insect Science*, 13(1), 32.
- Fretwell, S. C., & Lucas, H. I. (1970). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta biotheoretica*, 19, 16–36.
- Fucarino, A., Millar, J. G., McElfresh, J. S., & Colazza, S. (2004). Chemical and physical signals mediating conspecific and heterospecific aggregation behavior of first instar stink bugs. *Journal of Chemical Ecology*, 30(6), 1257–1269.
- Geden, C. J. (2002). Effect of habitat depth on host location by five species of parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Chalcididae) of house flies (Diptera: Muscidae) in three types of substrates. *Environmental Entomology*, 31(2), 411–417.
- Gerald, G. W., & Spezzano, L. C. (2005). The influence of chemical cues and conspecific density on the temperature selection of a freshwater snail (*Melanoides tuberculata*). *Journal of Thermal Biology*, 30(3), 237–245.
- Gilbert, C., Robertson, G., Le Maho, Y., Naito, Y., & Ancel, A. (2006). Huddling behavior in emperor penguins: dynamics of huddling. *Physiology & Behavior*, 88(4), 479–488.
- Giraldeau, L.-A., & Caraco, T. (2000). *Social foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Goddard, J., De Jong, G., & Meyer, F. (2020). Unidirectional en masse larval dispersal of blow flies (Diptera: Calliphoridae). *Food Webs*, 23, e00137.
- Gomes, L., Godoy, W. A. C., & Von Zuben, C. J. (2006). A review of postfeeding larval dispersal in blowflies: implications for forensic entomology. *Naturwissenschaften*, 93(5), 207–215.

- Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2006). Vocal mimicry by a passerine bird attracts other species involved in mixed-species flocks. *Animal Behaviour*, *72*(2), 471–477.
- Goodale, E., Beauchamp, G., & Ruxton, G. D. (2017). *Mixed-Species Groups of Animals: Behavior, Community Structure, and Conservation*. Academic Press, Cambridge.
- Goodale, E., Sridhar, H., Sieving, K. E., Bangal, P., Z, G. J. C., Farine, D. R., Heymann, E. W., Jones, H. H., Krams, I., Martínez, A. E., Montaña-Centellas, F., & al. (2020). Mixed company: a framework for understanding the composition and organization of mixed-species animal groups. *Biological Reviews*, *95*, 889-910.
- Goodbrod, J. R., & Goff, M. L. (1990). Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. *Journal of Medical Entomology*, *27*(3), 338–343.
- Grassberger, M., & Reiter, C. (2001). Effect of temperature on *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) development with special reference to the isomegalen-and isomorphen-diagram. *Forensic Science International*, *120*(1), 32–36.
- Greenberg, B. (1990). Behavior of postfeeding larvae of some Calliphoridae and a muscid (Diptera). *Annals of the Entomological Society of America*, *83*(6), 1210–1214.
- Gregg, T. G., McCrate, A., Reveal, G., Hall, S., & Rypstra, A. L. (1990). Insectivory and social digestion in *Drosophila*. *Biochemical Genetics*, *28*(3–4), 197–207.
- Gunn, A., & Bird, J. (2011). The ability of the blowflies *Calliphora vomitoria* (Linnaeus), *Calliphora vicina* (Rob-Desvoidy) and *Lucilia sericata* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae) and the muscid flies *Muscina stabulans* (Fallén) and *Muscina prolapsa* (Harris) (Diptera: Muscidae) to colonise buried remains. *Forensic Science International*, *207*(1–3), 198–204.
- Hamner, W. M., & Schneider, D. (1986). Regularly spaced rows of medusae in the Bering Sea: role of Langmuir circulation. *Limnology and Oceanography*, *31*(1), 171–176.
- Hanski, I., & Kuusela, S. (1977). An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. *Annales Zoologici Fennici*, *43*(4), 108–115.
- Hanski, I., & Kuusela, S. (1980). The structure of carrion fly communities: differences in breeding seasons. *Annales Zoologici Fennici*, *17*, 185–190.
- Hanski, I., & Cambefort, Y. (1991). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Harrison, N. M., & Whitehouse, M. J. (2011). Mixed-species flocks: an example of niche construction? *Animal Behaviour*, *81*(4), 675–682.

- Heaton, V., Moffatt, C., & Simmons, T. (2014). Quantifying the temperature of maggot masses and its relationship to decomposition. *Journal of Forensic Sciences*, *59*(3), 676–682.
- Heaton, V., Moffatt, C., & Simmons, T. (2018). The movement of fly (Diptera) larvae within a feeding aggregation. *The Canadian Entomologist*, *150*(3), 326–333.
- Henry, Y., Tarapacki, P., & Colinet, H. (2020). Larval density affects phenotype and surrounding bacterial community without altering gut microbiota in *Drosophila melanogaster*. *FEMS Microbiology Ecology*, *96*(4), fiae055.
- Heo, C. C., Teel, P. D., Banfield, M. M., & Tomberlin, J. K. (2019). Soil arthropod community responses to carrion with delayed insect access. *Food Webs*, *20*, e00118.
- Hinnemann, A., Niederegger, S., Hanslik, U., Heinzl, H.-G., & Spieß, R. (2010). See the light: electrophysiological characterization of the Bolwig organ's light response of *Calliphora vicina* 3rd instar larvae. *Journal of Insect Physiology*, *56*(11), 1651–1658.
- Hochberg, M. E., & Lawton, J. H. (1990). Competition between kingdoms. *Trends in Ecology & Evolution*, *5*(11), 367–371.
- Honek, A. (1993). Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, *66*(3), 483–492.
- Horenstein, M. B., & Linhares, A. X. (2011). Seasonal composition and temporal succession of necrophagous and predator beetles on pig carrion in central Argentina. *Medical and Veterinary Entomology*, *25*(4), 395–401.
- Houston, D. C. (1979). The adaptations of scavengers. In A. R. E. Sinclair, & M. Norton-Griffiths (Eds.), *Serengeti: dynamics of an ecosystem* (pp. 263–286). University of Chicago Press, Chicago.
- Houston, D. C., & Cooper, J. E. (1975). The digestive tract of the whiteback griffon vulture and its role in disease transmission among wild ungulates. *Journal of Wildlife Diseases*, *11*(3), 306–313.
- Hughes, W. O. H., Eilenberg, J., & Boomsma, J. J. (2002). Trade-offs in group living: transmission and disease resistance in leaf-cutting ants. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *269*(1502), 1811–1819.
- Hunt, J., & Simmons, L. W. (2002). Behavioural dynamics of biparental care in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Animal Behaviour*, *64*(1), 65–75.
- Hyde, E. R., Haarmann, D. P., Lynne, A. M., Bucheli, S. R., & Petrosino, J. F. (2013). The living dead: bacterial community structure of a cadaver at the onset and end of the

- bloat stage of decomposition. *Plos One*, 8(10), e77733.
- Inger, R., Cox, D. T. C., Per, E., Norton, B. A., & Gaston, K. J. (2016). Ecological role of vertebrate scavengers in urban ecosystems in the UK. *Ecology and Evolution*, 6(19), 7015–7023.
- Ioannou, C. C., & Krause, J. (2008). Searching for prey: the effects of group size and number. *Animal Behaviour*, 75(4), 1383–1388.
- Ioannou, C. C., Bartumeus, F., Krause, J., & Ruxton, G. D. (2011). Unified effects of aggregation reveal larger prey groups take longer to find. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1720), 2985–2990.
- Ireland, S., & Turner, B. (2006). The effects of larval crowding and food type on the size and development of the blowfly, *Calliphora vomitoria*. *Forensic Science International*, 159(2–3), 175–181.
- Isack, H. A., & Reyer, H.-U. (1989). Honeyguides and honey gatherers: interspecific communication in a symbiotic relationship. *Science*, 243(4896), 1343–1346.
- Ives, A. R. (1991). Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs*, 61(1), 75–94.
- Ivorra, T., Martínez-Sánchez, A., & Rojo, S. (2018). Predatory behavior of *Synthesiomyia nudiseta* larvae (Diptera: Muscidae) on several necrophagous blowfly species (Diptera: Calliphoridae). *International Journal of Legal Medicine*, 133(2), 651–660.
- Janzen, D. H. (1977). Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist*, 111(980), 691–713.
- Jeanson, R., Dussutour, A., & Fourcassié, V. (2012). Key factors for the emergence of collective decision in invertebrates. *Frontiers in Neuroscience*, 6, 121.
- Johnson, A. P., Wighton, S. J., & Wallman, J. F. (2014). Tracking movement and temperature selection of larvae of two forensically important blow fly species within a “maggot mass.” *Journal of Forensic Sciences*, 59(6), 1586–1591.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946–1957.
- Jordan, H. R., & Tomberlin, J. K. (2017). Abiotic and biotic factors regulating inter-kingdom engagement between insects and microbe activity on vertebrate remains. *Insects*, 8(2), 54.
- Joy, J. E., Liette, N. L., & Harrah, H. L. (2006). Carrion fly (Diptera: Calliphoridae) larval

- colonization of sunlit and shaded pig carcasses in West Virginia, USA. *Forensic Science International*, 164(2–3), 183–192.
- Junkins, E. N., Speck, M., & Carter, D. O. (2019). The microbiology, pH, and oxidation reduction potential of larval masses in decomposing carcasses on Oahu, Hawaii. *Journal of Forensic and Legal Medicine*, 67, 37–48.
- Kamal, A. S. (1958). Comparative study of thirteen species of sarcosaprophagous Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) I. Bionomics. *Annals of the Entomological Society of America*, 51(3), 261–271.
- Kaneshrajah, G., & Turner, B. (2004). *Calliphora vicina* larvae grow at different rates on different body tissues. *International Journal of Legal Medicine*, 118(4), 242–244.
- Kerridge, A., Lappin-Scott, H., & Stevens, J. R. (2005). Antibacterial properties of larval secretions of the blowfly, *Lucilia sericata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 19(3), 333–337.
- Keshavarzi, D., Zaimy, M. A., Ahmed Yusuf, M., Shahriarinamadi, M., & Parkhideh, S. (2019). Insect succession on carrion in Fars Province, southwestern Iran. *Egyptian Journal of Forensic Sciences*, 9(1), 18.
- Klippel, W. E., & Synstelien, J. A. (2007). Rodents as taphonomic agents: bone gnawing by brown rats and gray squirrels. *Journal of Forensic Sciences*, 52(4), 765–773.
- Komo, L. (2019). *Mechanisms and benefits of heterospecific aggregation in necrophagous larvae*. Thèse de doctorat, Université de Lille.
- Komo, L., Scanvion, Q., Hedouin, V., & Charabidze, D. (2019). Facing death together: heterospecific aggregations of blowfly larvae evince mutual benefits. *Behavioral Ecology*, 30(4), 1113–1122.
- Komo, L., Hedouin, V., & Charabidze, D. (2020). Benefits of heterospecific aggregation on necromass: Influence of temperature, group density and composition on fitness-related traits. *Insect Science*. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12766>.
- Kouki, J., & Hanski, I. (1995). Population aggregation facilitates coexistence of many competing carrion fly species. *Oikos*, 72, 223–227.
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in Groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Kreher, S. A., Kwon, J. Y., & Carlson, J. R. (2005). The molecular basis of odor coding in the *Drosophila* larva. *Neuron*, 46(3), 445–456.
- Kuusela, S., & Hanski, I. (1982). The structure of carrion fly communities: the size and the

- type of carrion. *Ecography*, 5(4), 337–348.
- Laidre, M. E., & Johnstone, R. A. (2013). Animal signals. *Current Biology*, 23(18), R829–R833.
- Lam, K., Babor, D., Duthie, B., Babor, E.-M., Moore, M., & Gries, G. (2007). Proliferating bacterial symbionts on house fly eggs affect oviposition behaviour of adult flies. *Animal Behaviour*, 74(1), 81–92.
- Lam, K., Thu, K., Tsang, M., Moore, M., & Gries, G. (2009). Bacteria on housefly eggs, *Musca domestica*, suppress fungal growth in chicken manure through nutrient depletion or antifungal metabolites. *Naturwissenschaften*, 96(9), 1127–1132.
- Laurent-Salazar, M.-O., Deneubourg, J.-L., & Sempo, G. (2013). Information cascade ruling the fleeing behaviour of a gregarious insect. *Animal Behaviour*, 85(6), 1271–1285.
- Lee, R. E. (1980). Aggregation of lady beetles on the shores of lakes (Coleoptera: Coccinellidae). *The American Midland Naturalist*, 295–304.
- Lewis, A. J., & Benbow, M. E. (2011). When entomological evidence crawls away: *Phormia regina* en masse larval dispersal. *Journal of Medical Entomology*, 48(6), 1112–1119.
- Lihoreau, M., Deneubourg, J.-L., & Rivault, C. (2010). Collective foraging decision in a gregarious insect. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(10), 1577–1587.
- Lihoreau, M., Costa, J. T., & Rivault, C. (2012). The social biology of domiciliary cockroaches: colony structure, kin recognition and collective decisions. *Insectes Sociaux*, 59(4), 445–452.
- Lihoreau, M., Clarke, I. M., Buhl, J., Sumpter, D. J. T., & Simpson, S. J. (2016). Collective selection of food patches in *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology*, 219(5), 668–675.
- Lihoreau, M., Gómez-Moracho, T., Pasquaretta, C., Costa, J. T., & Buhl, J. (2018). Social nutrition: an emerging field in insect science. *Current Opinion in Insect Science*, 28, 73–80.
- Liu, W., Longnecker, M., Tarone, A., & Tomberlin, J. (2016). Responses of *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) to compounds from microbial decomposition of larval resources. *Animal Behaviour*, 115, 217–225.
- Lukoscsek, V., & McCormick, M. I. (2000). A review of multi-species foraging associations in fishes and their ecological significance. In M. K. Moosa, S. Soemodihardjo, K. Romimohtarto, S. Suharsono, & A. Soegiarto (Eds.), *Proceeding 9th International Coral Reef Symposium* (Vol. 1, pp. 467–474). Ministry of Environment, Indonesian

Institute of Sciences and International Society for Reef Studies.

- Lutz, L., & Amendt, J. (2020). Precocious egg development in wild *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) — An issue of relevance in forensic entomology? *Forensic Science International*, *306*, 110075.
- Ma, Q., Fonseca, A., Liu, W., Fields, A. T., Pimsler, M. L., Spindola, A. F., Tarone, A. M., Crippen, T. L., Tomberlin, J. K., & Wood, T. K. (2012). *Proteus mirabilis* interkingdom swarming signals attract blow flies. *The ISME Journal*, *6*(7), 1356–1366.
- Magrath, R. D., Haff, T. M., Fallow, P. M., & Radford, A. N. (2015). Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews*, *90*(2), 560–586.
- Maleki-Ravasan, N., Ahmadi, N., Soroushzadeh, Z., Raz, A. A., Zakeri, S., & Dinparast Djadid, N. (2020). New insights into culturable and unculturable bacteria across the life history of medicinal maggots *Lucilia sericata* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae). *Frontiers in Microbiology*, *11*, 505.
- Marchenko, M. I. (2001). Medicolegal relevance of cadaver entomofauna for the determination of the time of death. *Forensic Science International*, *120*(1), 89–109.
- Martin, C., & Verheggen, F. (2018). Behavioural response of *Lucilia sericata* to a decaying body infested by necrophagous insects. *Physiological Entomology*, *43*(3), 188-195.
- Martín-Vega, D., Baz, A., Cifrián, B., Gómez-Gómez, A., & Díaz-Aranda, L. M. (2019). Long-term insect successional patterns on pig carcasses in central Spain. *International Journal of Legal Medicine*, *133*(5), 1581-1592.
- Mast, J. D., De Moraes, C. M., Alborn, H. T., Lavis, L. D., & Stern, D. L. (2014). Evolved differences in larval social behavior mediated by novel pheromones. *ELife*, *3*, e04205.
- Matuszewski, S., Bajerlein, D., Konwerski, S., & Szpila, K. (2010a). Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 1: Pattern and rate of decomposition. *Forensic Science International*, *194*(1), 85–93.
- Matuszewski, S., Bajerlein, D., Konwerski, S., & Szpila, K. (2010b). Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 2: Composition and residency patterns of carrion fauna. *Forensic Science International*, *195*(1), 42–51.
- Matuszewski, S., Bajerlein, D., Konwerski, S., & Szpila, K. (2011). Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 3: Succession of

- carrion fauna. *Forensic Science International*, 207(1), 150–163.
- McLafferty, F. W., & Tureček, F. (1993). *Interpretation Of Mass Spectra*. University Science Books, Mill Valley.
- Mesterton-Gibbons, M., & Dugatkin, L. A. (1992). Cooperation among unrelated individuals: evolutionary factors. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 267–281.
- Metcalf, J., Parfrey, L., Gonzalez, A., Lauber, C., Knights, D., Ackermann, G., Humphrey, G., Gebert, M., Van Treuren, W., Berg-Lyons, D., & al. (2013). A microbial clock provides an accurate estimate of the postmortem interval in a mouse model system. *ELife*, 2, e01104.
- Metcalf, J. L., Xu, Z. Z., Weiss, S., Lax, S., Treuren, W. V., Hyde, E. R., Song, S. J., Amir, A., Larsen, P., Sangwan, N., & al. (2016). Microbial community assembly and metabolic function during mammalian corpse decomposition. *Science*, 351(6269), 158–162.
- Meunier, J. (2015). Social immunity and the evolution of group living in insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1669), 20140102.
- Michaud, J.-P., & Moreau, G. (2013). Effect of variable rates of daily sampling of fly larvae on decomposition and carrion insect community assembly: implications for forensic entomology field study protocols. *Journal of Medical Entomology*, 50(4), 890–897.
- Michaud, J.-P., & Moreau, G. (2017). Facilitation may not be an adequate mechanism of community succession on carrion. *Oecologia*, 183(4), 1143–1153.
- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J. A., Sebastián-González, E., & Owen-Smith, N. (2015). Carcass size shapes the structure and functioning of an African scavenging assemblage. *Oikos*, 124(10), 1391–1403.
- Muharsini, S., Dalrymple, B., Vuocolo, T., Hamilton, S., Willadsen, P., & Wijffels, G. (2001). Biochemical and molecular characterization of serine proteases from larvae of *Chrysomya bezziana*, the Old World Screwworm fly. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 31(11), 1029–1040.
- Munn, C. A. (1985). Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: species composition and population density. *Ornithological Monographs*, 36, 683–712.
- Nelson, D., & Blomquist, G. (1995). Insect waxes. In R. Hamilton (Ed.), *Waxes: chemistry, molecular biology and functions* (pp. 1–90). The Oily Press, Ayr.
- Niassy, A., Torto, B., Njagi, P. G., Hassanali, A., Obeng-Ofori, D., & Ayertey, J. N. (1999). Intra-and interspecific aggregation responses of *Locusta migratoria migratorioides* and *Schistocerca gregaria* and a comparison of their pheromone emissions. *Journal*

of Chemical Ecology, 25(5), 1029–1042.

- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., & Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Odling-Smee, J., Erwin, D. H., Palkovacs, E. P., Feldman, M. W., & Laland, K. N. (2013). Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, 88(1), 3–28.
- Ohashi, S., Morimoto, T., Suzuki, Y., Miyakawa, H., & Aonishi, T. (2014). A novel behavioral strategy, continuous biased running, during chemotaxis in *Drosophila* larvae. *Neuroscience Letters*, 570, 10–15.
- Olatubi, I. V., & Muse, W. A. (2020). Roles of fresh and decomposed liver on aspects of reproduction of blowfly *Chrysomya chloropyga* (Wied.) (Diptera: Calliphoridae). *Ife Journal of Science*, 22(1), 91–99.
- Orr, M. R., Nelson, J. D., & Watson, J. W. (2019). Heterospecific information supports a foraging mutualism between corvids and raptors. *Animal Behaviour*, 153, 105–113.
- Otto, N., Risse, B., Berh, D., Bittern, J., Jiang, X., & Klämbt, C. (2016). Interactions among *Drosophila* larvae before and during collision. *Scientific Reports*, 6, 31564.
- Owens, A. C. S., & Lewis, S. M. (2018). The impact of artificial light at night on nocturnal insects: a review and synthesis. *Ecology and Evolution*, 8(22), 11337–11358.
- Pacheco, V. A., Hans, K. R., & VanLaerhoven, S. L. (2017). The relationship between surface area and volume of common blow fly (Diptera: Calliphoridae) oviposition sites and carrion body mass. *Journal of Medical Entomology*, 54(5), 1278–1284.
- Paczkowski, S., & Schütz, S. (2011). Post-mortem volatiles of vertebrate tissue. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 91(4), 917–935.
- Park, S.-H., & Moon, T.-Y. (2020). Positive and negative impact to decomposition of pig cadavers by ants (hymenoptera: Formicidae) at the Islet Yeongdo in Busan, South Korea. *Entomological Research*, 50(2), 124–127.
- Parrish, J. K., & Hamner, W. M. (1997). *Animal groups in three dimensions: how species aggregate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Parrish, J. K., & Edelstein-Keshet, L. (1999). Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 284(5411), 99–101.
- Payne, J. A. (1965). A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46(5), 592–602.

- Pechal, J. L., Crippen, T. L., Benbow, M. E., Tarone, A. M., Dowd, S., & Tomberlin, J. K. (2014a). The potential use of bacterial community succession in forensics as described by high throughput metagenomic sequencing. *International Journal of Legal Medicine*, *128*(1), 193–205.
- Pechal, J. L., Benbow, M. E., Crippen, T. L., Tarone, A. M., & Tomberlin, J. K. (2014b). Delayed insect access alters carrion decomposition and necrophagous insect community assembly. *Ecosphere*, *5*(4), 1–21.
- Pelé, M., & Sueur, C. (2013). Decision-making theories: linking the disparate research areas of individual and collective cognition. *Animal Cognition*, *16*(4), 543–556.
- Pendola, S., & Greenberg, B. (1975). Substrate-specific analysis of proteolytic enzymes in the larval midgut of *Calliphora vicina*. *Annals of the Entomological Society of America*, *68*(2), 341–345.
- Pettifor, R. A. (1990). The effects of avian mobbing on a potential predator, the European kestrel, *Falco tinnunculus*. *Animal Behaviour*, *39*(5), 821–827.
- Pinilla, Y. T., Moreno-Pérez, D. A., Patarroyo, M. A., & Bello, F. J. (2013). Proteolytic activity regarding *Sarconesiopsis magellanica* (Diptera: Calliphoridae) larval excretions and secretions. *Acta Tropica*, *128*(3), 686–691.
- Podhorna, J., Aubernon, C., Borkovcova, M., Boulay, J., Hedouin, V., & Charabidze, D. (2017). To eat or get heat: behavioral trade-offs between thermoregulation and feeding in gregarious necrophagous larvae. *Insect Science*, *25*(5), 883–893.
- Pöppel, A.-K., Vogel, H., Wiesner, J., & Vilcinskas, A. (2015). Antimicrobial peptides expressed in medicinal maggots of the blow fly *Lucilia sericata* show combinatorial activity against bacteria. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, *59*(5), 2508–2514.
- Prinkkila, M.-L., & Hanski, I. (1995). Complex competitive interactions in four species of *Lucilia* blowflies. *Ecological Entomology*, *20*(3), 261–272.
- Puri, S. N., Mendki, M. J., Sukumaran, D., Ganesan, K., Prakash, S., & Sekhar, K. (2006). Electroantennogram and behavioral responses of *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) females to chemicals found in human skin emanations. *Journal of Medical Entomology*, *43*(2), 207–213.
- Quaggiotto, M.-M., Evans, M. J., Higgins, A., Strong, C., & Barton, P. S. (2019). Dynamic soil nutrient and moisture changes under decomposing vertebrate carcasses. *Biogeochemistry*, *146*(1), 71–82.

- Ramdaya, P., Lichocki, P., Cruchet, S., Frisch, L., Tse, W., Floreano, D., & Benton, R. (2015). Mechanosensory interactions drive collective behaviour in *Drosophila*. *Nature*, *519*(7542), 233–236.
- Rasa, O. A. E. (1983). Dwarf mongoose and hornbill mutualism in the Taru desert, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *12*(3), 181–190.
- Reiter, C. (1984). On the growing behaviour of the maggots of blue blowfly *Calliphora vicina*. *Zeitschrift Für Rechtsmedizin*, *91*, 295–308.
- Rendall, D., Owren, M. J., & Ryan, M. J. (2009). What do animal signals mean? *Animal Behaviour*, *78*(2), 233–240.
- Richards, C. S., Price, B. W., & Villet, M. H. (2009). Thermal ecophysiology of seven carrion-feeding blowflies in Southern Africa. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *131*(1), 11–19.
- Richards, C. S., Rowlinson, C. C., Cuttiford, L., Grimsley, R., & Hall, M. J. R. (2013). Decomposed liver has a significantly adverse affect on the development rate of the blowfly *Calliphora vicina*. *International Journal of Legal Medicine*, *127*(1), 259–262.
- Rifkin, J. L., Nunn, C. L., & Garamszegi, L. Z. (2012). Do animals living in larger groups experience greater parasitism? A meta-analysis. *The American Naturalist*, *180*(1), 70–82.
- Rivault, C., Cloarec, A., & Sreng, L. (1998). Cuticular extracts inducing aggregation in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *Journal of Insect Physiology*, *44*(10), 909–918.
- Rivers, D. B., Ciarlo, T., Spelman, M., & Brogan, R. (2010). Changes in development and heat shock protein expression in two species of flies (*Sarcophaga bullata* [Diptera: Sarcophagidae] and *Protophormia terraenovae* [Diptera: Calliphoridae]) reared in different sized maggot masses. *Journal of Medical Entomology*, *47*(4), 677–689.
- Rivers, D. B., Thompson, C., & Brogan, R. (2011). Physiological trade-offs of forming maggot masses by necrophagous flies on vertebrate carrion. *Bulletin of Entomological Research*, *101*(05), 599–611.
- Rivers, D. B., Kaikis, A., Bulanowski, D., Wigand, T., & Brogan, R. (2012). Oviposition restraint and developmental alterations in the ectoparasitic wasp, *Nasonia vitripennis*, when utilizing puparia resulting from different size maggot masses of *Lucilia illustris*, *Protophormia terraenovae*, and *Sarcophaga bullata*. *Journal of Medical Entomology*, *49*(5), 1124–1136.

- Rivers, D. B., Acca, G., Fink, M., Brogan, R., & Schoeffield, A. (2014). Spatial characterization of proteolytic enzyme activity in the foregut region of the adult necrophagous fly, *Protophormia terraenovae*. *Journal of Insect Physiology*, 67, 45–55.
- Rogoff, W. M., Gretz, G. H., Jacobson, M., & Beroza, M. (1973). Confirmation of (Z)-9-tricosene as a sex pheromone of the house fly. *Annals of the Entomological Society of America*, 66(4), 739–741.
- Rohlfs, M. (2005). Clash of kingdoms or why *Drosophila* larvae positively respond to fungal competitors. *Frontiers in Zoology*, 2(1), 1-7.
- Rohlfs, M., & Hoffmeister, T. S. (2003). An evolutionary explanation of the aggregation model of species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(Suppl 1), S33–S35.
- Rohlfs, M., Obmann, B., & Petersen, R. (2005). Competition with filamentous fungi and its implication for a gregarious lifestyle in insects living on ephemeral resources. *Ecological Entomology*, 30(5), 556–563.
- Rozen, D. E., Engelmoer, D. J. P., & Smiseth, P. T. (2008). Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(46), 17890–17895.
- Ruxton, G. D., & Houston, D. C. (2004). Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of Theoretical Biology*, 228(3), 431–436.
- Ruxton, G. D., & Schaefer, H. M. (2011). Resolving current disagreements and ambiguities in the terminology of animal communication. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(12), 2574–2585.
- Ruxton, G. D., Wilkinson, D. M., Schaefer, H. M., & Sherratt, T. N. (2014). Why fruit rots: theoretical support for Janzen's theory of microbe-macrobe competition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782), 20133320–20133320.
- Sagara, N., Yamanaka, T., & Tibbett, M. (2008). Soils fungi associated with graves and latrines: toward a forensic mycology. In M. Tibbett, & D. O. Carter (Eds.), *Soil analysis in forensic taphonomy: chemical and biological effects of buried human remains* (pp. 67–107). CRC Press, Boca Raton.
- Saïd, I., Costagliola, G., Leoncini, I., & Rivault, C. (2005). Cuticular hydrocarbon profiles and aggregation in four *Periplaneta* species (Insecta: Dictyoptera). *Journal of Insect*

Physiology, 51(9), 995–1003.

- Sandeman, R. M., Feehan, J. P., Chandler, R. A., & Bowles, V. M. (1990). Tryptic and chymotryptic proteases released by larvae of the blowfly, *Lucilia cuprina*. *International Journal for Parasitology*, 20(8), 1019–1023.
- Scanvion, Q., Hédouin, V., & Charabidzé, D. (2018). Collective exodigestion favours blow fly colonization and development on fresh carcasses. *Animal Behaviour*, 141, 221–232.
- Schmidtman, E. T., & Martin, P. a. W. (1992). Relationship between selected bacteria and the growth of immature house flies, *Musca domestica*, in an axenic test system. *Journal of Medical Entomology*, 29(2), 232–235.
- Schwab, D. B., Casasa, S., & Moczek, A. P. (2017). Evidence of developmental niche construction in dung beetles: effects on growth, scaling and reproductive success. *Ecology Letters*, 20(11), 1353–1363.
- Scott, M. P. (1998). The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 595–618.
- Selva, N., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., & Wajrak, A. (2005). Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology*, 83(12), 1590–1601.
- Sharpe, P. J. H., & DeMichele, D. W. (1977). Reaction kinetics of poikilotherm development. *Journal of Theoretical Biology*, 64(4), 649–670.
- Sherman, R. A., Hall, M. J. R., & Thomas, S. (2000). Medicinal maggots: an ancient remedy for some contemporary afflictions. *Annual Review of Entomology*, 45(1), 55–81.
- Sherman, R. A. (2009). Maggot therapy takes us back to the future of wound care: new and improved maggot therapy for the 21st century. *Journal of Diabetes Science and Technology*, 3(2), 336–344.
- Shivik, J. A., & Clark, L. (1997). Carrion seeking in brown tree snakes: importance of olfactory and visual cues. *Journal of Experimental Zoology*, 279(6), 549–553.
- Simmons, T., Cross, P. A., Adlam, R. E., & Moffatt, C. (2010). The influence of insects on decomposition rate in buried and surface remains. *Journal of Forensic Sciences*, 55(4), 889–892.
- Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (1993). A multi-level analysis of feeding behaviour: the geometry of nutritional decisions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 342(1302), 381–402.

- Slone, D. H., & Gruner, S. V. (2007). Thermoregulation in larval aggregations of carrion-feeding blow flies (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, 44(3), 516–523.
- Smith, K. E., & Wall, R. (1997). Asymmetric competition between larvae of the blowflies *Calliphora vicina* and *Lucilia sericata* in carrion. *Ecological Entomology*, 22(4), 468–474.
- Smith, J. B., Laatsch, L. J., & Beasley, J. C. (2017). Spatial complexity of carcass location influences vertebrate scavenger efficiency and species composition. *Scientific Reports*, 7(1), 1-8.
- Soto-Yéber, L., Soto-Ortiz, J., Godoy, P., & Godoy-Herrera, R. (2018). The behavior of adult *Drosophila* in the wild. *Plos One*, 13(12), e0209917.
- Spencer, E. E., Barton, P. S., Ripple, W. J., & Newsome, T. M. (2020). Invasive European wasps alter scavenging dynamics around carrion. *Food Webs*, e00144. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2020.e00144>.
- Sridhar, H., & Shanker, K. (2014). Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(2), 185–196.
- Sridhar, H., & Guttal, V. (2018). Friendship across species borders: factors that facilitate and constrain heterospecific sociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1746), 20170014.
- Sridhar, H., Beauchamp, G., & Shanker, K. (2009). Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78(2), 337–347.
- Sridhar, H., Srinivasan, U., Askins, R. A., Canales-Delgadillo, J. C., Chen, C.-C., Ewert, D. N., Gale, G. A., Goodale, E., Gram, W. K., Hart, P. J., & al. (2012). Positive relationships between association strength and phenotypic similarity characterize the assembly of mixed-species bird flocks worldwide. *The American Naturalist*, 180(6), 777–790.
- Stensland, E., Angerbjörn, A., & Berggren, P. (2003). Mixed species groups in mammals. *Mammal Review*, 33(3–4), 205–223.
- Strange, P. H. (1961). The spectral sensitivity of *Calliphora* maggots. *Journal of Experimental Biology*, 38(1), 237–248.
- Sugiura, S., Tanaka, R., Taki, H., & Kanzaki, N. (2013). Differential responses of scavenging arthropods and vertebrates to forest loss maintain ecosystem function in a

- heterogeneous landscape. *Biological Conservation*, 159, 206–213.
- Sumpter, D. J. T. (2006). The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1465), 5–22.
- Sumpter, D. J. T. (2010). *Collective animal behavior*. Princeton University Press, Princeton.
- Sumpter, D. J. T., & Stephen, C. P. (2009). Quorum responses and consensus decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1518), 743–753.
- Sun, S. J., Horrocks, N. P., & Kilner, R. M. (2019). Conflict within species determines the value of a mutualism between species. *Evolution letters*, 3(2), 185–197.
- Sun, S.-J., & Kilner, R. M. (2020). Temperature stress induces mites to help their carrion beetle hosts by eliminating rival blowflies. *ELife*, 9, e55649.
- Szopek, M., Schmickl, T., Thenius, R., Radspieler, G., & Crailsheim, K. (2013). Dynamics of collective decision making of honeybees in complex temperature fields. *Plos One*, 8(10), e76250.
- Tan, E. J., Reid, C. A. M., & Elgar, M. A. (2017). Predators, parasites and heterospecific aggregations in Chrysomeline larvae. *Ethology*, 123(4), 293–306.
- Terborgh, J. (1990). Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology*, 21(2), 87–100.
- Thompson, C. R., Brogan, R. S., Scheifele, L. Z., & Rivers, D. B. (2013). Bacterial interactions with necrophagous flies. *Annals of the Entomological Society of America*, 106(6), 799–809.
- Tomberlin, J. K., Crippen, T. L., Tarone, A. M., Chaudhury, M. F. B., Singh, B., Cammack, J. A., & Meisel, R. P. (2017). A review of bacterial interactions with blow flies (Diptera: Calliphoridae) of medical, veterinary, and forensic importance. *Annals of the Entomological Society of America*, 110(1), 19–36.
- Torto, B., Njagi, P. G. N., Hassanali, A., & Amiani, H. (1996). Aggregation pheromone system of nymphal gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (forskål). *Journal of Chemical Ecology*, 22(12), 2273–2281.
- Trumbo, S. (2016). Fate of mouse carcasses in a Northern Woodland. *Ecological Entomology*, 41(6), 737–740.
- Tullis, K., & Goff, M. L. (1987). Arthropod succession in exposed carrion in a tropical rainforest on O'ahu Island, Hawai'i. *Journal of Medical Entomology*, 24(3), 332–339.

- Ullyett, G. C. (1950). Pupation habits of sheep blowflies in relation to parasitism by *Mormoniella vitripennis*, Wlk. (Hym., Pteromalid.). *Bulletin of Entomological Research*, 40(4), 533.
- Valachová, I., Bohová, J., Pálošová, Z., Takáč, P., Kozánek, M., & Majtán, J. (2013). Expression of lucifensin in *Lucilia sericata* medicinal maggots in infected environments. *Cell and Tissue Research*, 353(1), 165–171.
- Vauchot, B., Provost, E., Bagnères, A.-G., Riviere, G., Roux, M., & Clement, J.-L. (1997). Differential adsorption of allospecific hydrocarbons by the cuticles of two termite species, *Reticulitermes santonensis* and *R. lucifugus grassei*, living in a mixed colony. *Journal of Insect Physiology*, 44(1), 59–66.
- Velásquez, Y., Magaña, C., Martínez-Sánchez, A., & Rojo, S. (2010). Diptera of forensic importance in the Iberian Peninsula: larval identification key. *Medical and Veterinary Entomology*, 24(3), 293–308.
- Verheggen, F., Perrault, K. A., Megido, R. C., Dubois, L. M., Francis, F., Haubruge, E., Forbes, S. L., Focant, J.-F., & Stefanuto, P.-H. (2017). The odor of death: an overview of current knowledge on characterization and applications. *BioScience*, 67(7), 600–613.
- Voss, S. C., Spafford, H., & Dadour, I. R. (2009). Hymenopteran parasitoids of forensic importance: Host associations, seasonality, and prevalence of parasitoids of carrion flies in Western Australia. *Journal of Medical Entomology*, 46(5), 1210–1219.
- Wall, R. (1993). The reproductive output of the blowfly *Lucilia sericata*. *Journal of Insect Physiology*, 39(9), 743–750.
- Ward, A. J. W., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hart, P. J. B., & Krause, J. (2008). Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(19), 6948–6953.
- Watson-Horzelski, E. J., & Clark-Aguilard, A. C. (2011). Predatory behaviors of *Creophilus maxillosus* (L.) (Coleoptera: Staphylinidae) towards the invasive blow fly *Chrysomya rufifacies* (Macquart) (Diptera: Calliphoridae). *The Coleopterists Bulletin*, 65(2), 177–181.
- Weihls, D. (1973). Hydromechanics of fish schooling. *Nature*, 241(5387), 290–291.
- Weimerskirch, H., Martin, J., Clerquin, Y., Alexandre, P., & Jiraskova, S. (2001). Energy saving in flight formation. *Nature*, 413(6857), 697–698.

- Wertheim, B. (2005). Evolutionary ecology of communication signals that induce aggregative behaviour. *Oikos*, 109(1), 117–124.
- Wertheim, B., Marchais, J., Vet, L. E. M., & Dicke, M. (2002). Allee effect in larval resource exploitation in *Drosophila*: an interaction among density of adults, larvae, and microorganisms. *Ecological Entomology*, 27(5), 608–617.
- Wertheim, B., van Baalen, E.-J. A., Dicke, M., & Vet, L. E. M. (2005). Pheromone-mediated aggregation in nonsocial arthropods: an evolutionary ecological perspective. *Annual Review of Entomology*, 50(1), 321–346.
- Wheeler, C. A., & Cardé, R. T. (2014). Following in their footprints: cuticular hydrocarbons as overwintering aggregation site markers in *Hippodamia convergens*. *Journal of Chemical Ecology*, 40(5), 418–428.
- Williams, H., & Richardson, A. M. M. (1984). Growth energetics in relation to temperature for larvae of four species of necrophagous flies (Diptera: Calliphoridae). *Australian Journal of Ecology*, 9(2), 141–152.
- Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, M. R., Nigam, Y., Jung, W., Knight, J., & Pritchard, D. I. (2016). The impacts of larval density and protease inhibition on feeding in medicinal larvae of the greenbottle fly *Lucilia sericata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 30(1), 1–7.
- Woodcock, B. A., Watt, A. D., & Leather, S. R. (2002). Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 131–140.
- Xiao, Y.-H., Zhang, J.-X., & Li, S.-Q. (2010). Male-specific (Z)-9-tricosene stimulates female mating behaviour in the spider *Pholcus beijingensis*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1696), 3009–3018.
- Zhang, A., Oliver, J. E., Chauhan, K., Zhao, B., Xia, L., & Xu, Z. (2003). Evidence for contact sex recognition pheromone of the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Naturwissenschaften*, 90(9), 410–413.
- Zurek, L., Schal, C., & Watson, D. W. (2000). Diversity and contribution of the intestinal bacterial community to the development of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) larvae. *Journal of Medical Entomology*, 37(6), 924–928.

ANNEXE 1 : Données supplémentaires du chapitre 1, partie 1.1

Expériences contrôles

Afin de vérifier l'absence de biais spatial dans le dispositif (i.e. absence de préférence pour un côté de l'arène), les larves *L. sericata* et *C. vomitoria* ont été testées dans cinq conditions homogènes (traitements identiques dans les deux zones) : (1) contrôle (i.e. absence de marquage), (2) marquage avec 5 larves *L. sericata*, (3) marquage avec 5 larves *C. vomitoria*, (4) marquage avec 40 larves *L. sericata* et (5) marquage avec 40 larves *C. vomitoria* (n = 30 pour chaque condition). Pour les deux espèces, le temps passé, la distance parcourue et la vitesse moyenne n'ont pas différencié entre les deux zones (Figure S1, Tableau S1).

Tableau S1. Valeurs moyennes (\pm e.s.m.) de temps passé, distance parcourue et vitesse moyenne dans les deux côtés de l'arène pour les larves des deux espèces ("Ls" : *L. sericata* ; "Cvom" : *C. vomitoria*) testées dans des conditions homogènes (traitements identiques entre les deux zones ; n = 30 pour chaque condition). Les valeurs de la zone 1 sont reportées en premier, celles de la zone 2 en second, et les valeurs des tests statistiques en dernier (test t de Student (t) et test de Wilcoxon (W) ; NS : différence non-significative). Les tirets indiquent que la condition n'a pas été testée.

| Marquage | | Temps passé (s) | | Distance parcourue (cm) | | Vitesse moyenne (cm / s) | |
|---|--|--------------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|
| Zone 1 | Zone 2 | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> |
| contrôle | contrôle | 156 \pm 9 | 164 \pm 16 | 48 \pm 3 | 58 \pm 6 | 0,31 \pm 0,01 | 0,36 \pm 0,01 |
| | | 144 \pm 9 | 136 \pm 16 | 44 \pm 3 | 45 \pm 5 | 0,31 \pm 0,01 | 0,33 \pm 0,02 |
| | | t = 0,63 NS | t = 0,86 NS | t = 0,85 NS | t = 1,27 NS | t = 0,33 NS | t = 1,90 NS |
| 5 <i>Ls</i> | 5 <i>Ls</i> | 164 \pm 15 | 146 \pm 15 | 44 \pm 4 | 44 \pm 5 | 0,27 \pm 0,01 | 0,32 \pm 0,02 |
| | | 136 \pm 15 | 154 \pm 15 | 38 \pm 4 | 47 \pm 5 | 0,28 \pm 0,01 | 0,30 \pm 0,02 |
| | | t = 0,95 NS | t = -0,28 NS | t = 0,92 NS | t = -0,32 NS | t = -0,16 NS | t = 1,08 NS |
| 5 <i>Cvom</i> | 5 <i>Cvom</i> | 155 \pm 13 | 133 \pm 15 | 45 \pm 3 | 42 \pm 5 | 0,31 \pm 0,01 | 0,33 \pm 0,03 |
| | | 145 \pm 13 | 167 \pm 15 | 42 \pm 4 | 51 \pm 4 | 0,29 \pm 0,01 | 0,32 \pm 0,01 |
| | | t = 0,42 NS | t = -1,10 NS | t = 0,45 NS | t = -1,09 NS | W = 298 NS | W = 177 NS |
| 40 <i>Ls</i> | 40 <i>Ls</i> | 153 \pm 12 | 159 \pm 19 | 41 \pm 3 | 46 \pm 5 | 0,27 \pm 0,01 | 0,31 \pm 0,01 |
| | | 147 \pm 12 | 141 \pm 19 | 38 \pm 3 | 43 \pm 6 | 0,26 \pm 0,01 | 0,32 \pm 0,02 |
| | | t = 0,22 NS | W = 255 NS | t = 0,36 NS | W = 252 NS | t = 1,03 NS | W = 144 NS |
| 40 <i>Cvom</i> | 40 <i>Cvom</i> | 142 \pm 11 | 148 \pm 12 | 38 \pm 3 | 53 \pm 5 | 0,27 \pm 0,01 | 0,37 \pm 0,01 |
| | | 158 \pm 11 | 152 \pm 12 | 41 \pm 3 | 54 \pm 4 | 0,27 \pm 0,01 | 0,37 \pm 0,01 |
| | | t = -0,70 NS | t = -0,14 NS | t = 0,50 NS | t = 0,03 NS | t = 0,07 NS | t = 0,29 NS |
| 5 <i>Ls</i> à jeun pendant 4 h | 5 <i>Ls</i> à jeun pendant 24 h | - | 147 \pm 12 | - | 42 \pm 4 | - | 0,28 \pm 0,01 |
| | | - | 153 \pm 12 | - | 42 \pm 4 | - | 0,28 \pm 0,01 |
| | | - | t = -0,23 NS | - | t = -0,13 NS | - | t = -1,71 NS |
| 5 <i>Cvom</i> à jeun pendant 4 h | 5 <i>Cvom</i> à jeun pendant 24 h | 151 \pm 11 | - | 48 \pm 3 | - | 0,32 \pm 0,01 | - |
| | | 149 \pm 11 | - | 45 \pm 3 | - | 0,31 \pm 0,01 | - |
| | | t = 0,08 NS | - | t = 0,38 NS | - | t = 0,57 NS | - |

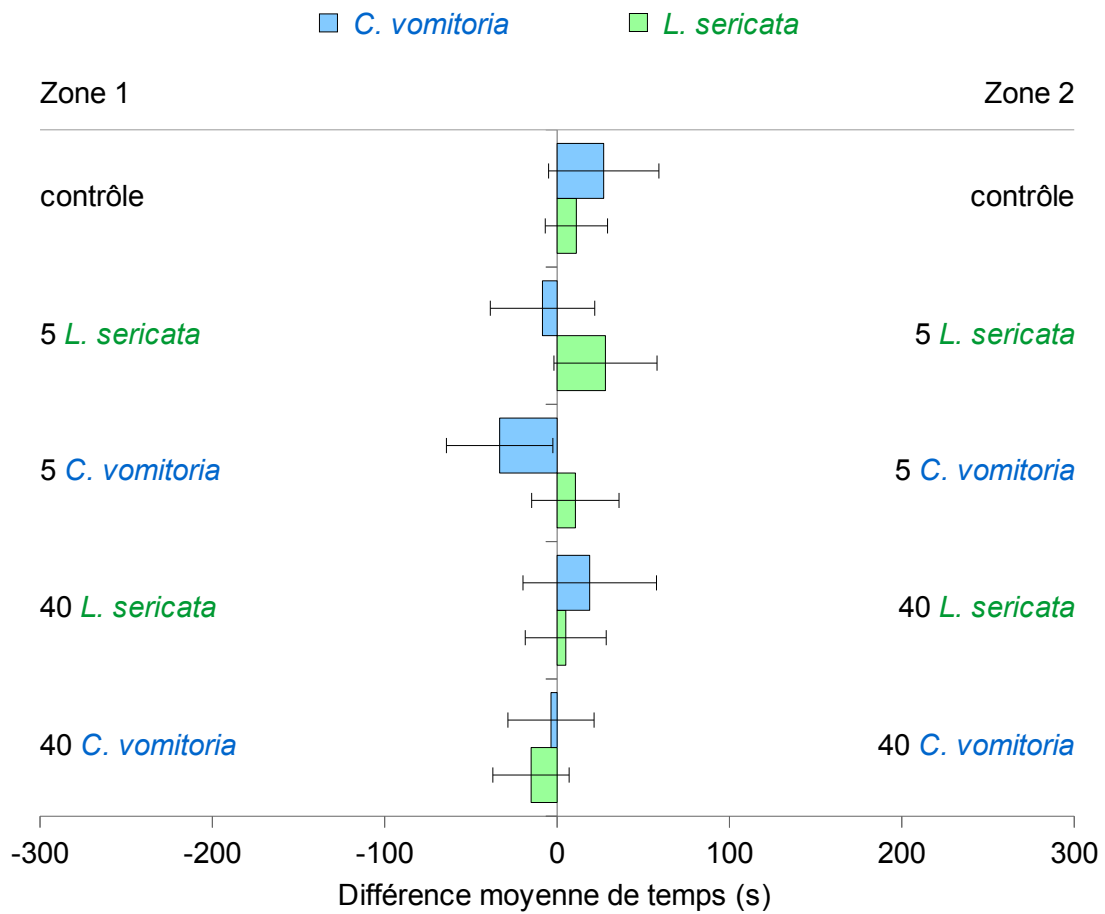


Figure S1. Différences moyennes de temps passé (moyenne \pm e.s.m.) entre les zones 1 et 2 par les larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu) dans des conditions homogènes (traitements identiques dans les deux zones ; n = 30 pour chaque condition).

Vérification de l'efficacité du nettoyage des larves

Plusieurs études ont montré que les larves de Diptères sont capables de percevoir les odeurs de nourriture et de s'orienter vers leur source (Christopherson & Gibo 1997, Cobb 1999, Boulay et al. 2013). Une telle capacité pourrait introduire un biais dans les tests de choix binaire : si des résidus de nourriture sont présents sur les larves utilisées lors du marquage, les larves naïves pourraient être attirées par le côté marqué indépendamment de la présence d'indices propres à l'espèce. Pour éliminer ce biais potentiel, les larves de l'étape de marquage ont été préalablement conservées pendant 4 h dans une boîte contenant de la sciure de bois humide.

Afin de vérifier l'efficacité de ce traitement, des larves ont été conservées pendant plus de 24 h dans la sciure à 25 ± 1 °C (incubateur Pol-Eko-Aparatura, modèle ST BASIC). Elles ont ensuite été placées dans des tubes contenant de l'eau, les tubes ont été mélangés au vortex (IKA MS2 Minishaker) pendant une seconde trois fois de suite, puis les larves ont été laissées pendant 2 h sur un papier humide. Après cela, les larves ont été utilisées pour marquer un côté de l'arène, et comparer ainsi l'effet de ce marquage à celui de larves laissées pendant 4 h dans la sciure. Ce nettoyage de 24 h était supposé éliminer tout résidu hydrophile de nourriture sur la cuticule des larves. Ainsi, en le comparant avec un nettoyage de 4 h, il était attendu que les larves ne montrent pas de préférence pour un côté : cela signifierait que les deux marquages sont autant rétentifs l'un que l'autre, et donc que cet effet rétentif est dû à des stimuli propres à l'espèce. Deux conditions ont été testées : dans la première, les marquages ont été réalisés avec des larves *L. sericata* et la phase de test avec des larves naïves *C. vomitoria*, et inversement pour la seconde condition (marquage avec *C. vomitoria* et test avec *L. sericata* ; n = 30 pour chaque condition).

Dans ces deux conditions, le temps passé, la distance parcourue et la vitesse moyenne des larves n'ont pas différencié entre les deux côtés (Figure S2, Tableau S1). Ainsi, cette absence de préférence entre les deux côtés suggère fortement qu'un confinement des larves dans de la sciure de bois pendant 4 h est suffisant pour retirer toute trace de nourriture sur leur cuticule. Si les traces larvaires n'étaient composées que de résidus alimentaires, les larves naïves auraient passé significativement plus de temps dans la zone marquée par des larves nettoyées pendant 4 h. L'hypothèse d'un biais lié à la nourriture est aussi invalidée par de précédents résultats : lorsque de l'extrait de foie de bœuf était déposé en grande quantité dans l'arène, les larves continuaient de préférer le côté préalablement marqué par des congénères (Boulay et al. 2013).

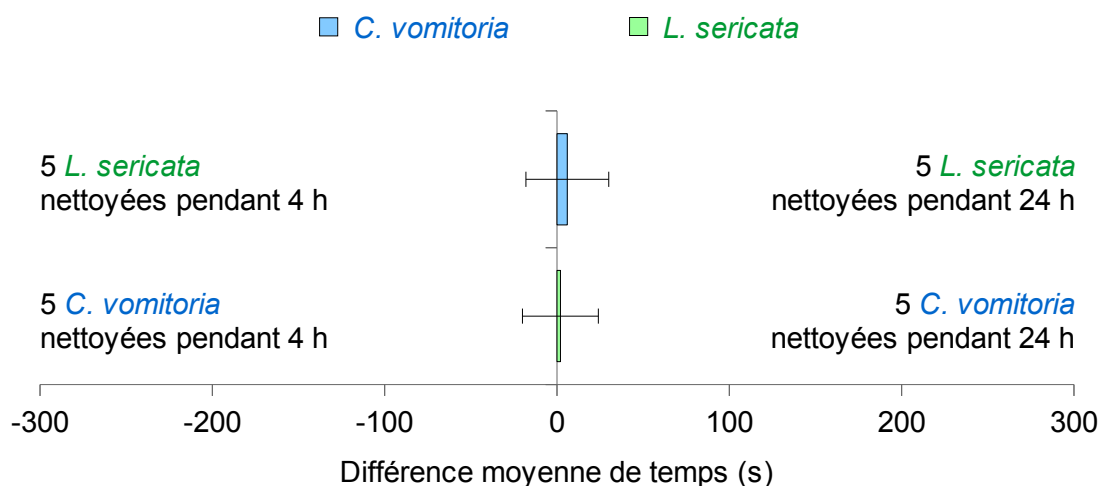


Figure S2. Différences moyennes de temps passé (moyenne \pm e.s.m.) entre les deux côtés de l'arène, par les larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu). Un côté était préalablement marqué par des larves nettoyyées pendant 24 h, et l'autre par des larves nettoyyées pendant 4 h ($n = 30$ pour chaque condition). La différence de temps a été calculée en soustrayant le temps passé dans le côté indiqué à droite à celui passé dans le côté indiqué à gauche.

Analyses additionnelles

Deux paramètres additionnels ont été calculés avec le logiciel Éthovision XT 8.5 dans les deux côtés de l'arène en conditions hétérogènes (i.e. traitements différents entre les deux côtés). Ces deux paramètres sont (1) le nombre de premiers choix pour un côté (i.e. le nombre de réplicats dans lesquels la larve s'est déplacée en premier dans ce côté) et (2) le méandre du parcours effectué par la larve (i.e. l'angle de rotation moyen de la larve par cm de distance parcourue). Pour déterminer dans quel côté la larve a commencé ses déplacements, la distance entre la larve et la limite entre les deux côtés a d'abord été mesurée. Il a été considéré que la larve commençait ses déplacements dans un côté uniquement si cette distance était supérieure à 3 mm. Pour le calcul du méandre, compte tenu de l'imprécision de la mesure lorsque la larve parcourait une distance trop faible, seules les valeurs pour lesquelles la distance totale parcourue dans l'arène était supérieure à 2 cm ont été gardées pour les analyses. Les comparaisons du nombre de premiers choix ont été réalisées avec le test du khi-deux de Pearson. Celles du méandre ont été réalisées avec le

test t de Student ou le test de Mann-Whitney. Les résultats sont représentés dans le tableau S2 et les figures S3 et S4. Dans toutes les conditions, le nombre de premiers choix pour un côté et le méandre moyen du parcours n'ont pas été différents entre les deux côtés. Les valeurs obtenues pour le méandre sont toutefois anormalement élevées, suggérant un biais dans la mesure de ce paramètre par le logiciel Éthovision.

Tableau S2. Valeurs moyennes (\pm e.s.m.) du nombre de premiers choix pour un côté et de méandre moyen (degré / cm) dans les deux côtés de l'arène, pour les larves des deux espèces ("Ls" : *L. sericata* ; "Cvom" : *C. vomitoria*) testées dans des conditions hétérogènes (traitements différents entre les deux zones ; n = 30 pour chaque condition). Les valeurs de la zone 1 sont reportées en premier, celles de la zone 2 en second, et les valeurs des tests statistiques en dernier (test du khi-deux de Pearson (X), test t de Student (t) et test de Mann-Whitney (W) ; NS : différence non-significative).

| Marquage | | Nombre de premiers choix | | Méandre moyen (degré / cm) | |
|---------------|----------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| Zone 1 | Zone 2 | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> | Larve naïve <i>Ls</i> | Larve naïve <i>Cvom</i> |
| contrôle | 5 <i>Ls</i> | 13 | 12 | 1665 \pm 382 | 2177 \pm 447 |
| | | 17 | 18 | 1674 \pm 271 | 2156 \pm 420 |
| | | X = 0,53 NS | X = 1,20 NS | W = 351 NS | W = 298 NS |
| contrôle | 5 <i>Cvom</i> | 12 | 13 | 1212 \pm 213 | 2648 \pm 428 |
| | | 18 | 17 | 1511 \pm 281 | 2762 \pm 517 |
| | | X = 1,20 NS | X = 0,53 NS | W = 480 NS | W = 297 NS |
| 5 <i>Ls</i> | 5 <i>Cvom</i> | 15 | 15 | 2705 \pm 386 | 2626 \pm 308 |
| | | 15 | 15 | 2334 \pm 412 | 2821 \pm 433 |
| | | X = 0 NS | X = 0 NS | W = 317 NS | W = 324 NS |
| 40 <i>Ls</i> | 40 <i>Cvom</i> | 16 | 12 | 919 \pm 131 | 1987 \pm 391 |
| | | 14 | 18 | 982 \pm 292 | 1141 \pm 193 |
| | | X = 0,13 NS | X = 1,20 NS | W = 349 NS | W = 232 NS |
| 5 <i>Ls</i> | 40 <i>Ls</i> | 13 | 15 | 1616 \pm 239 | 2864 \pm 512 |
| | | 17 | 15 | 1892 \pm 279 | 3203 \pm 461 |
| | | X = 0,53 NS | X = 0 NS | W = 484 NS | W = 225 NS |
| 5 <i>Cvom</i> | 40 <i>Cvom</i> | 11 | 13 | 1457 \pm 312 | 3033 \pm 424 |
| | | 19 | 17 | 1726 \pm 346 | 2834 \pm 318 |
| | | X = 2,13 NS | X = 0,53 NS | W = 426 NS | t = -0,38 NS |

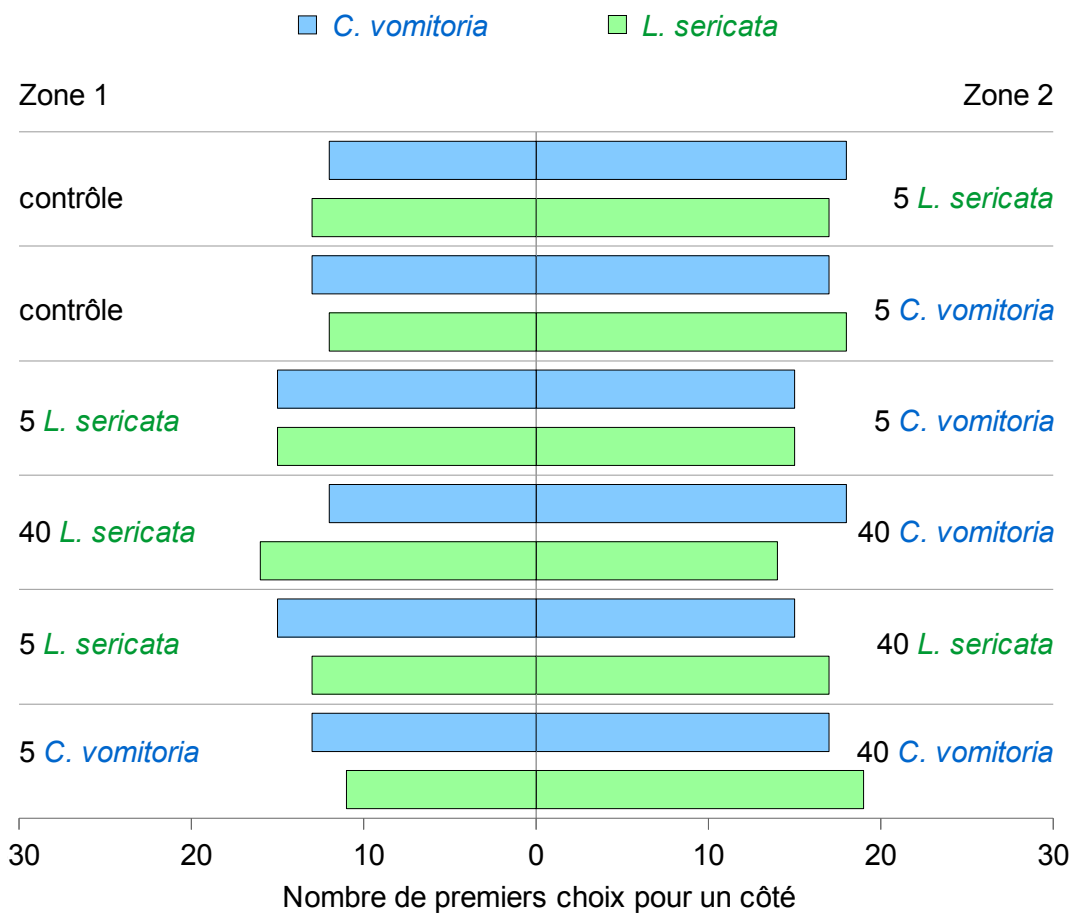


Figure S3. Nombre de premiers choix pour chacun des deux côtés de l'arène, réalisés par des larves *L. sericata* (vert) ou *C. vomitoria* (bleu) en conditions hétérogènes (traitements différents entre les deux côtés ; n = 30 pour chaque condition).

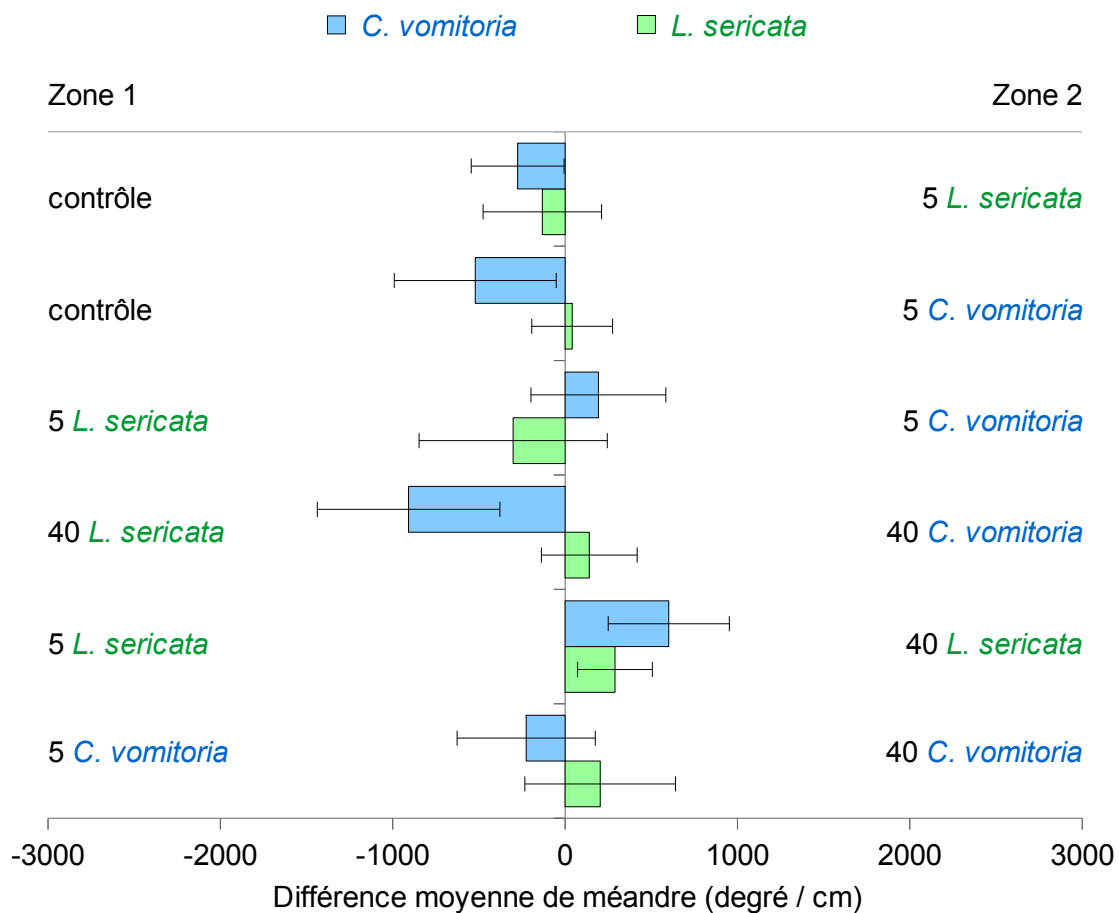


Figure S4. Différences moyennes de méandre (degré / cm ; moyenne \pm e.s.m.) entre les deux côtés de l'arène, pour les larves *L. sericata* (vert) et *C. vomitoria* (bleu), en conditions hétérogènes (traitements différents entre les deux côtés ; n = 30 pour chaque condition). La différence a été calculée en soustrayant le méandre dans le côté indiqué à droite à celui dans le côté indiqué à gauche.

ANNEXES 2 et 3 : Publications

Annexe 2 : Fouché, Q., Hedouin, V., & Charabidzé, D. (2018). Communication in necrophagous Diptera larvae: interspecific effect of cues left behind by maggots and implications in their aggregation. *Scientific reports*, 8(1), 1-8.

Annexe 3 : Fouché, Q., Charabidzé, D., & Lihoreau, M. (2019). Aggregation. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*.