Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 119-122 (1990)

ETHOLOGIE COMPAREE ET OCCUPATION DE L'ESPACE CHEZ LES MAJORS DE *PHEIDOLE PALLIDULA* EN FONCTION DE L'AGE

A. AARAB[1], J.-P. LACHAUD[2] & D. FRESNEAU[1]

[1]Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, 93430 Villetaneuse -France et [2]Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cédex-France.

Résumé: Chez la myrmicine *Pheidole pallidula*, les profils comportementaux des ouvrières major néonates et matures ont été comparés. A la différence des majors matures, les néonates orientent la majorité de leurs activités vers le couvain, ne quittent que très rarement la chambre à couvain où elles sont l'objet de toilettes répétées de la part des minors. Les majors matures, par contre, sont spécialisées dans la garde à l'entrée du nid et dans l'exploration de l'aire de chasse. Pour ce qui est de leur distribution spatiale, on les rencontre réparties dans la chambre à couvain, à l'entrée du nid et, un peu moins fréquemment, à l'extérieur du nid. En prenant de l'âge, les majors nouveau-nées passent progressivement du soin au couvain, à la garde de la chambre à couvain, puis au niveau d'autres chambres environnantes et enfin à l'entrée du nid avant d'aboutir au "patrolling" dans l'aire de chasse. La durée de cette éthogenèse diffère beaucoup selon que les majors immatures vivent en présence ou en l'absence de majors matures, la présence de ces majors matures ralentissant l'éthogenèse des néonates.

Mots-clés: *Ethogenèse, Pheidole pallidula, polyéthisme d'âge, régulation sociale.*

Summary: Comparative ethology and spatial localization of *Pheidole pallidula* major workers according to age.

In the myrmicine ant *Pheidole pallidula*, we compared the behavioural profile between neonate and mature major workers. Neonates are different from matures by: a) performing brood care more frequently, b) spending most of the time in the brood chamber, c) receiving grooming more often from minor workers. Mature majors are specialized in guarding the nest entrance and in exploring the foraging arena. Concerning their spatial distribution, they can be found in the brood chamber, at the nest entrance and, less frequently, outside the nest. During their ethogenesis, neonate majors change gradually their tasks as follows: brood care, guard in the brood chamber, guard in other chambers, guard at the nest entrance and, finally, patrolling in the foraging arena. In the absence of mature major workers, this ethogenesis is greatly accelerated. This phenomenon takes place as a result of social pressure and could be assimilated as a social regulation process.

Key words: *Ethogenesis, Pheidole pallidula, age polyethism, social regulation.*

INTRODUCTION

Le polyéthisme d'âge est l'une des composantes essentielles de la division du travail au sein des sociétés d'insectes (Wilson 1971; Oster & Wilson 1978) et il est possible, par marquage individuel, de suivre l'évolution des tâches dans lesquelles s'impliquent les individus d'un groupe en fonction de leur vieillissement.

Chaque classe d'âge diffère d'une autre par son répertoire comportemental et constitue donc une véritable sous-caste comportementale (Jaisson et coll. 1988). En règle générale, les jeunes ouvrières restent à l'intérieur du nid puis se consacrent aux travaux à l'extérieur du nid lorsqu'elles deviennent plus âgées, et ceci en passant par les diverses formes de spécialisation existant dans la société.

Au cours de ce travail, nous avons étudié plus spécialement le comportement des ouvrières major chez la fourmi *Pheidole pallidula*, en essayant de préciser:

- d'une part, les différences comportementales existant entre les majors matures et néonates;
- d'autre part, comment s'effectue la mise en place des comportements selon que des majors matures sont présents ou absents à l'intérieur de la colonie.

MATERIEL ET METHODES

Pour cela, deux groupes de 4 lots de 50 ouvrières contenant 6 majors chacun ont été constitués:

- un premier groupe de 4 lots où les 6 majors sont néonates
- un second groupe de 4 lots où les 6 majors sont matures

Les ouvrières major sont identifiées individuellement grâce à une pastille numérotée collée sur leur abdomen. Chaque lot est installé dans un nid artificiel de type Janet, qui communique avec le monde extérieur par une passerelle.

Pour chaque groupe, nos observations ont été effectuées par pointage visuel au cours de 20 balayages espacés de 15 minutes et portant sur l'ensemble des chambres du nid ainsi que sur l'aire d'approvisionnement.

Les majors étant identifiées individuellement, nous avons pu repérer, au cours de chaque balayage, le comportement et la localisation de chaque individu ainsi que ses déplacements d'une chambre à l'autre.

RESULTATS

Les résultats obtenus montrent qu'il existe de grandes différences entre les majors néonates et les matures dans la fréquence de réalisation des différents comportements. Si l'on s'intéresse aux activités liées au couvain on constate que, aussi bien pour les soins actifs (léchages, manipulations et transports) que passifs (contacts antennaires et immobilité), ce sont les néonates qui sont impliquées dans cette tâche (2,2% pour les soins actifs et 13,5% pour les soins passifs) alors que chez les matures la fréquence de réalisation de cette tâche est négligeable (0% pour les soins actifs et seulement 1,4% pour les soins passifs).

En ce qui concerne les toilettes, ce sont les néonates qui en reçoivent le plus de la part des ouvrières minor (26,6% contre 16% pour les matures) tandis que les toilettes individuelles sont réalisées avec une fréquence plus importante par les matures que par les néonates (8,9% contre 4,8%). Enfin, la garde à l'entrée du nid (10%) et les activités à l'extérieur du nid (5,6%) sont strictement réservées aux majors matures.

Les résultats relatifs aux déplacements des majors dans les différentes chambres indiquent que la mobilité des néonates est très réduite par rapport à celle des adultes (1,4% de déplacements d'une chambre à une autre contre 26% pour les matures). De plus, pour ce qui est de leur distribution spatiale, on ne les trouve pratiquement que dans la chambre à couvain (96,2% des cas) alors que la distribution des matures est nettement plus large. En effet, même si on rencontre fréquemment les majors matures dans la chambre à couvain (46% des cas), elles se répartissent également dans les autres chambres (25%), à l'entrée du nid (23,3%) et, en proportion moindre, dans l'aire de chasse (5,6%).

Compte tenu de ces différences entre matures et néonates, nous avons voulu étudier la mise en place des divers comportements, chez ces ouvrières major, depuis leur émergence jusqu'à la manifestation du répertoire complet qui inclut le "patrolling" dans l'aire de chasse. Ceci a été réalisé soit en l'absence soit en présence de majors matures afin de vérifier dans quelle mesure ces dernières peuvent moduler l'éthogenèse des majors néonates.

Pour cela, nous avons étudié deux colonies présentant un ratio majors/minors de 12%: la colonie **A** (104 individus) contient 13 majors néonates et la colonie **B** (208 individus) contient 13 majors néonates en présence de 13 majors matures.

Ici aussi, chaque major a été identifiée grâce à une pastille numérotée collée sur son abdomen.

Pour les résultats de cette expérience (Tableau I), nous nous limiterons à la chronologie d'apparition des comportements les plus importants.

Comportement	Matures absents (colonie **A**)	Matures présents (colonie **B**)
Garde des chambres à couvain	Jour 3	Jour 3
Garde à l'entrée du nid	Jour 9	Jour 15
Déplacement le long de la bordure	Jour 9	Jour 17
Activités à l'extérieur du nid	Jour 12	Jour 18

Tableau I. *Chronologie d'apparition des principaux comportements chez les majors néonates en fonction de la présence de majors matures.*

Table I. *Chronology of appearence of the main behavioural items by callow major workers according to the presence of mature major workers.*

Comme l'indique ce tableau, nous pouvons remarquer que si le comportement de garde de la chambre à couvain apparaît dans les deux groupes dès le 3ème jour post-émergence, l'éthogenèse en général se trouve retardée dans la colonie **B** où les majors néonates sont en présence de majors matures. Ainsi, le comportement de garde à l'entrée du nid manifesté par les majors néonates en l'absence des matures apparaît dès le jour 9 alors qu'en présence des matures il est retardé au 15ème jour. Les premiers déplacements le long de la bordure du nid servant de frontière avec le monde extérieur, apparaissent pour la colonie **A** au jour 9 et seulement au 17ème jour pour la colonie **B**. Enfin, le "patrolling" dans l'aire de fourragement est observé pour la colonie **A** dès le 12ème jour alors que les néonates en présence d'ouvrières matures doivent attendre le 18ème jour pour manifester ce comportement.

DISCUSSION

L'existence, chez les *Pheidole*, d'un polyéthisme d'âge au sein de la caste des majors avait déjà été suggérée par Wilson (1976) chez *P. dentata*, et par Calabi, Traniello & Werner (1983) chez *P. hortensis*, en se fondant sur des classes d'âge repérées sur la seule base de la pigmentation. Ce critère de pigmentation est cependant très peu fiable selon ces mêmes auteurs et seul un marquage individuel, comme celui utilisé au cours de notre étude, permet de lever l'ambiguïté et de mettre clairement en évidence l'existence et la chronologie de ce polyéthisme d'âge.

Il apparaît ainsi que chez *P. pallidula*, les majors néonates forment une sous-caste comportementale nettement différente de celle des majors matures. Ces majors néonates, tout comme les ouvrières minor néonates (Wilson 1976), se caractérisent par des activités centrées sur le couvain, tandis que les majors matures sont, elles, plutôt spécialisées dans la garde à l'entrée du nid et dans les activités en relation avec le monde extérieur. En prenant de l'âge, les majors néonates s'impliquent progressivement dans d'autres tâches jusqu'à aboutir au dernier comportement qui est le "patrolling" dans l'aire de chasse.

La durée de cette éthogenèse diffère cependant beaucoup selon que les majors immatures vivent en présence ou en l'absence de majors matures. En l'absence de majors matures et expérimentées, les majors néonates subissent une pression sociale telle que leur éthogenèse se trouve accélérée et réduite à une douzaine de jours. Dans des conditions similaires, une accélération identique a également pu être mise en évidence (Aarab et coll. 1989) en ce qui concerne la mise en place du comportement de défense de la société. Ce phénomène, que l'on peut assimiler à une véritable régulation sociale, correspond vraisemblablement à ce qui se passe dans la nature au moment des fondations lors de l'émergence des premières ouvrières majors.

REFERENCES

AARAB, A., LACHAUD, J.-P., FRESNEAU, D., 1989. - Defense ethogenesis of the major workers in the dimorphic ant *Pheidole pallidula* Nyl. *Proc. 21st Intern. Ethol. Conf.*, pp. 1, Utrecht (The Netherlands).

CALABI, P., TRANIELLO, J. F. A. & WERNER, M., 1983. - Age polyethism: its occurence in the ant *Pheidole hortensis* and some general considerations. *Psyche*, **90**, 395-412.

JAISSON, P., FRESNEAU, D. & LACHAUD, J.-P., 1988. - Individual traits of social behavior in ants. In: R. L. Jeanne (Ed.), *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*, pp. 1-51, Westview Press, Boulder, Colorado.

OSTER, G. F. & WILSON, E. O., 1978. - *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton, 352 pp.

WILSON, E. O., 1971. - *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 548 pp.

WILSON, E. O., 1976. - Behavioral discretization in an ant species, *Pheidole dentata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1**, 141-154.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 147-150 (1990)

COMPORTEMENT DES OUVRIERES CHASSERESSES DE LA FOURMI*PACHYCONDYLA CAFFRARIA* EN PRESENCE DE NIDS DE TERMITES AU LABORATOIRE

Constance AGBOGBA

Département de Biologie Animale, Laboratoire d'Ecologie,
Faculté des Sciences, Université C.A. DIOP de Dakar, Sénégal.

Résumé: Les ouvrières de *Pachycondyla caffraria* attaquent les nids du termite *Microcerotermes*. Les chasseresses perforent les parois du nid, y pénètrent et capturent les termites. Elles ramènent les termites qu'elles ont capturés dans les loges de leur nid d'élevage. Ensuite, au cours de la même journée, la société de fourmis, entière ou seulement une partie, déménage et s'installe dans la termitière. Les ouvrières chasseresses utilisent un recrutement en tandem pour l'attaque du nid, pour la capture des termites et pour le déménagement de la société vers le nid attaqué.

Mots-clés: *Ponérines, comportement de chasse, recrutement.*

Summary: Behaviour of hunter workers of the ant *Pachycondyla caffraria* confronted with termites nests in laboratory.

The workers of *Pachycondyla caffraria* attack the nests of the termite *Microcerotermes*. The hunter workers bore the side of the nest, enter into it and catch the termites. They bring back the termites which they have caught in their nest. After that, during the same day, all ant's society or a part of it move out and settle in the termites nest. The hunter workers use tandem running for the attack of termites nest, the capture of termites and the removal of the society towards the nest which was raided.

Key-words: *Ponerine ants, hunting behaviour, recruitment.*

INTRODUCTION

Si nous possédons des informations sur les relations de prédation de fourmis, ponérines en particuliers, sur les termites le long de leurs pistes ou de leurs galeries (LEVIEUX, 1966; LONGHURST et HOWSE, 1979; LONGHURST *et al.*, 1978, 1979), nous en avons peu sur le comportement des fourmis qui ont été souvent trouvées dans les nids de termites (cf. GRASSE, 1986; LEVIEUX, 1971). Il était donc intéressant de rechercher comment peut se faire l'occupation des nids de termites par des fourmis prédatrices.

Dans la presqu'île du Cap Vert au Sénégal, nous avons trouvé des nids de *Microcerotermes*, nids souterrains en carton stercoral vides de termites mais occupés par les fourmis *Pachycondyla (= Mesoponera) caffraria*. Nous avons donc recherché, au laboratoire, comment se comportent ces sociétés de fourmis lorsqu'elles sont mises en présence de nids de *Microcerotermes* .

MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été menée au laboratoire, sur 10 sociétés de *Pachycondyla caffraria*. Cette fourmi est connue comme essentiellement carnivore et prédatrice d'insectes (AGBOGBA, 1981, 1982a, b, 1985, 1989). Les sociétés, prélevées dans la région de Dakar, dans le parc de Hann et dans les niayes(1), ont été élevées dans des nids en plâtre (nid Janet) ou dans des boîtes en plastique garnies de plâtre. Ces nids d'élevage sont reliés à une enceinte ouverte: récipient (60 x 30 x 8 cm) dont les côtés sont en plexiglas et le fond en verre garni de plâtre; ces enceintes servent d'aires de récolte (ou "arène").

Nous avons placé dans l'aire de récolte des fourmis, ou dans une arène distincte annexée à l'aire de récolte, un nid entier ou un fragment de nid qui contient des termites *Microcerotermes* spp. ou qui est vide, ou bien encore à la fois un nid contenant des termites et un nid vide. Ces nids, plus ou moins globuleux de 10 à 15 cm de circonférence, mesurent 5 à 8 cm de hauteur. Nids ou fragments de nids sont recouverts d'un amas de sable ayant 4 cm d'épaisseur au dessus de la structure en carton.

RESULTATS

Trois séries d'expériences ont été réalisées sur les 10 sociétés étudiées. Pour chacune de ces séries, chaque société a été régulièrement suivie pendant 8 semaines.

Série 1.

Lorsqu'une ouvrière chasseresse trouve l'amas de sable qui recouvre le nid ou le fragment de nid contenant des termites, elle s'arrête et touche le sable avec ses antennes; puis, excitée, elle se déplace rapidement autour et au-dessus de l'amas de sable. Elle peut faire plusieurs fois le tour de la motte, en s'arrêtant plusieurs fois pour toucher le sable avec les antennes.

Deux à trois minutes après la découverte, la fourmi creuse un trou en arrachant avec les mandibules des boulettes de sable qu'elle va déposer à quelques millimètres de distance de l'amas de sable. Dans certains tests, cependant, le creusement ne débute que 1 à 2 heures après la découverte de l'amas de sable recouvrant le nid de termites. Après avoir percé dans le monticule de sable un trou de 5 mm de profondeur environ et de 6 à 7 mm de diamètre, elle rentre au nid et recrute une compagne qu'elle amène en tandem dans l'aire de récolte ou même jusqu'au pied de l'amas de sable.

Qu'elles soient sorties en tandem ou seules, les ouvrières arrivées au pied du monticule de sable se mettent à creuser. Une seule creuse, les autres vont et viennent, inactives, à côté du trou. Lorsque l'ouvrière active disparaît dans le trou, les fourmis qui étaient jusqu'à ce moment inactives y pénètrent à leur tour. Les ouvrières qui sortent à reculons pour déposer une boulette de sable sont immédiatement remplacées par celles qui n'ont pas encore pénétré dans le trou et qui se déplaçaient à côté.

Le trou s'agrandit en profondeur et en largeur, les fourmis y disparaissent toutes peu à peu. Dans un même trou leur nombre varie de 3 à 5. Quand elles réapparaissent à reculons, tenant une boulette de sable ou un petit fragment de carton stercoral, elles s'éloignent du monticule de 2 à 3 cm en marche arrière et déposent leur fardeau. Cinq trous au maximum sont ainsi creusés au cours de chaque expérience et au total 15 à 25 ouvrières peuvent être occupées à ce travail. Les ouvrières qui travaillent au creusement d'un trou disparaissent pendant 5 à 10 min. à l'intérieur; puis elles ressortent tenant entre les mandibules un ou plusieurs termites. Elles déposent le fruit de leur chasse à l'entrée

---

(1) Succession de dépressions allongées plus ou moins humides, incluses dans un système dunaire plus vaste.

de la première loge du nid. Quelques uns de ces termites, examinés à la loupe binoculaire, apparaissent vivants mais paralysés.

Après avoir déposé leurs proies, les ouvrières procèdent à un recrutement: elles parcourent les différentes loges de leur nid, suivies de près par un cortège d'ouvrières. Elles s'arrêtent et échangent des battements antennaires avec leurs compagnes qui les suivent; 4 à 5 secondes après, elles ressortent, suivies en tandem par une ouvrière jusque dans le trou qui mène aux termites.

Après plusieurs transports de proies, les loges du nid de fourmis sont jonchées de termites appartenant aux différentes castes: ouvriers, soldats, sexués ailés ou non, larves et nymphes.

Au cours de la même journée, la société entière de *P. caffraria* ou seulement une partie, déménage et s'installe dans la termitière. Pendant le déménagement, des ouvrières, tenant chacune une larve dans leurs mandibules, suivent en tandem une autre ouvrière qui les conduit à l'intérieur du monticule de sable recouvrant le nid de termites. Tous les déplacements du couvain se déroulent de cette façon.

Le lendemain, des proies non consommées, desséchées, sont petit à petit rejetées hors du nid de termites, dans l'aire de récolte.

Les observations qui précèdent reposent sur 80 tests. Dans tous les cas il y a eu attaque et occupation du nid de *Microcerotermes* ou du fragment de nid.

Le nid d'élevage, initialement occupé par les *Pachycondyla*, peut rester vide de fourmis et de couvain pendant 12 à 24 heures. Ensuite, des déplacements quotidiens se font entre ce nid et le nid de *Microcerotermes*. Ces déplacements peuvent vider partiellement ou totalement l'une ou l'autre des deux structures d'habitation.

Série 2.

Lorsqu'un nid de *Microcerotermes*, trouvé vide dans la nature et dépouillé de son enveloppe en carton de bois, est installé comme précédemment, plusieurs types de comportements sont possibles:

- Dans 2 tests seulement, les fourmis ont creusé un trou unique dans le sable, 24 ou 48 heures après l'installation du nid. Dans un de ces tests, l'occupation du nid vide par les fourmis a eu lieu 72 heures après cette ouverture; dans l'autre test il n'y a pas eu de déplacement de fourmis vers le monticule de sable, nid d'installation dans la termitière.
- Dans 8 autres tests, les ouvrières n'ont pas percé le monticule de sable qui recouvrait le nid, elles ont palpé longuement le sable avant de s'en aller.

Série 3.

Lorsque sont installés en même temps, dans la même aire de récolte, un nid vide de termites et un autre qui en contient, ce dernier est attaqué par les fourmis puis occupé, tandis que le nid vide n'est pas perforé.

CONCLUSIONS

Ces résultats montrent que les ouvrières de *P. caffraria* sont capables de s'attaquer avec succès à un nid de *Microcerotermes* et qu'elles occupent rapidement, avec toute leur société, les termitières qu'elles ont attaquées. La répartition de la société de *Pachycondyla* dans ces nids et les déplacements quotidiens, sur des distances de 40 à 110 cm, que nous avons observés au laboratoire, semblent indiquer que le fractionnement de la société en plusieurs nids ou calies peut être lié, chez cette ponérine, à l'activité de prédation.

Un nid vide est peu ou pas attractif. L'attraction et l'excitation des ouvrières en présence des nids qui renferment des termites et leur activité de creusement sont, très probablement, liées à un stimulant chimique. C'est en particulier sur cet aspect du problème que devront porter les efforts de recherche: nature et concentration des

substances, probablement spécifiques, qui signalent aux *Pachycondyla* la présence de termites à travers la paroi du nid et sous quelques centimètres de sable.

REFERENCES

AGBOGBA C., 1981. - L'approvisionnement en proies chez quelques espèces de Fourmis. *C.R. Congrés sect. fr. U.I.E.I.S.*, pp. 18-22, Toulouse.

AGBOGBA C., 1982a. - Analyse du comportement de prédation chez plusieurs espèces de Fourmis carnivores. *Bull. int. S.F.E.C.A.*, pp. 81-90.

AGBOGBA C., 1982b. - Contribution à l'étude de la prédation et de l'approvisionnement de la société chez des Fourmis carnivores. *Thèse 3e cycle Neurosciences/Sciences du Comportement,* Univ. de Provence (Aix et Marseille I), 132 pp.

AGBOGBA C., 1985. - Quelques observations sur le comportement de chasse de la Ponérine *Mesoponera caffraria* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **2**, 235-238.

AGBOGBA C., 1989. - Contribution à l'étude des interactions sociales et des activités collectives au cours de l'approvisionnement chez des Fourmis prédatrices. *Thèse Doct. Sci.*, Dakar, 238 pp.

GRASSE P.P., 1986. - *Termitologia. III: Comportement-Socialité-Ecologie-Evolution-Systématique*. Ed. Masson, 716 pp., Paris.

LEVIEUX J., 1966. - Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens*. *Insectes Sociaux*, **13**, 117-126.

LEVIEUX J., 1971. - Données écologiques et biologiques sur le peuplement en fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Thèse Doct. Sci.*, Paris, 310 pp.

LONGHURST C., HOWSE P.E., 1979. - Foraging recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera : Formicidae) from the Nigerian Guinea Savanna. *Insectes Sociaux*, **26**, 204-215.

LONGHURST C., JOHNSON R.A., WOOD T.G., 1978. - Predation by *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera : Formicidae) on Termites in the Nigerian southern Guinea Savanna. *Oecologia*, **32**, 101-107.

LONGHURST C., JOHNSON R.A., WOOD T.G., 1979. - Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Santschi) (Formicidae : Myrmicinae) on Termites in southern Guinea Savanna, Nigeria. *Oecologia*, **38**, 83-91.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 295-303 (1990)

WHAT MAKES THE FORMICINI THE FORMICINI?

DONAT AGOSTI

c/o Dept. of Entomology, British Museum (Natural History)
Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K.

Summary:

The methods of modern systematics, especially pattern cladistics are discussed. Special emphases is placed on (1) the separation of pattern and process, (2) homology, and (3) the parsimony concept.

The tribe Formicini is given as an example. The synapomorphies of the tribe and the internal phylogeny are presented. The two major clades show different and opposing patterns of variation. *Cataglyphis* genus group is variable in male genitalia but shows rather uniform social organization; whereas *Formica* genus group shows uniform male genitalia and diverse social organization.

Key words: Systematics, Cladistics, Phylogeny, Formicini.

Résumé: Qu'est-ce qui fait que les Formicini sont les Formicini ?

Les méthodes de la systématique sont discutées, spécialement celle de la 'cladistique transformée'. Il est traité de façon plus approfondie (1) de la séparation des caractères et des processus, (2) de l'homologie, et (3) du critère de parcimonie.

La tribu des Formicini est donnée comme exemple. Les synapomorphies et la phylogénie de la tribu sont présentées. Les deux branches majeures montrent des modèles de variation defférents et même opposés. Le groupe du genre *Cataglyphis* montre une grande variation des genitalia mâles, mais une organisation sociale uniforme; tandis que la groupe du genre *Formica* montre des genitalia mâles uniformes et une organisation sociale diversifiée.

Mots clés: Systématique, Cladistique, Phylogénie, Formicini.

"What makes ...?" has two different meanings. Firstly it can refer to the attributes which define a thing - how it is constituted. Secondly it can refer to the developmental process which leads to the construction of a thing - how it is produced. In systematics this division is represented by the distinction between pattern and process. In biology it is represented by the distinction between form and function or comparative and general biology (Nelson, 1970). In philosophical terms, it is the distinction between being and becoming. Neither 'way of seeing'

(Rieppel, 1988) is supreme, but there can be no function without form: A function is a change of structures i.e. a relation of two or more different structures has to be recognized or assumed before a change can directly be observed or inferred respectively.

Thus, to understand life, the first step is a description of structures or forms, independently of processes such as how they became into existence. This is of special importance in the study of bio-diversity in which the underlying processes (e.g. evolution) cannot be observed directly. Thus phylogeny can only be inferred from a system based on observable facts: i.e. such a system, for example a cladogram, can subsequently be explained by process theories i.e. evolution.

This thinking has led recently to an often misunderstood divorce in phylogenetic systematics between the old, now widely accepted 'Hennigian school' with the presumption of evolution and the 'pattern' or 'transformed Cladists' accepting evolution only as the most parsimonious explanation of the obtained cladogram, based on homologies and parsimony (see Beatty, 1982, Patterson, 1982a; Nelson, 1989a). Nevertheless, the exclusive use of special characters (homologies or synapomorphies) and parsimony led to major advances in systematics (e.g. Königsmann, 1978; Kristensen, 1981; Carpenter, 1982).

'Formicini' is the name of a tribe within the ant subfamily Formicinae ants. A tribe is a monophyletic group ranked below the subfamily level. There are no rules per se, how large a tribe has to be, some might include close to 2000 species as in the Camponotini, other may be monotypic, such as the Santschiellini. In the Code of Zoological Nomenclature, it is recommended that the suffix -ini be added to the name of a tribe and that a nominal taxon has to be fixed, which is also the name bearing type of its nominotypical taxon.

The actual chosen level in the hierarchy is due to the historical treatment of the group, but all the tribes should be monophyletic groups at an equivalent level within a cladogram throughout at least the respective family (in this example the Formicidae). All those requirements are arbitrary but the criterion of monophyly based on a rigorous procedure of discovery.

What is cladistics and what a monophyletic group? Cladistics is one of a number of competing approaches within systematics, including evolutionary systematics, phenetics and numerical taxonomy (Tab.1). All aim to provide the necessary reference system within biology, and to reflect to some extent the assumed phylogeny. The advantage of cladistics, especially pattern cladistics is, that it is not an authoritarian system: it is a procedure of discovery (Nelson, 1989b), which is logically consistent and independent of the case under study. It is based on the most parsimonious arrangements of homologies, resulting in a cladogram, and it is independent of process theories or explanations. Phylogeny

can be inferred by the so obtained cladogram or hierarchy of more or less inclusive monophyletic groups diagnosed by synapomorphies, and finally evolutionary theory can be used to explain the phylogenetic tree (see Janvier, 1984).

Tab.1. The relationships between pattern cladistics, phylogenetic systematics, phenetics and evolutionary systematics.

	Parsimony criterion	Homologies (Synapomorphies)	independence of process theory
Pattern Cladistics	+	+	+
Phylogenetic Systematics	+	+	-
Numerical Taxonomy, Phenetics	+	-	-
Evolutionary Systematics	-	-	-

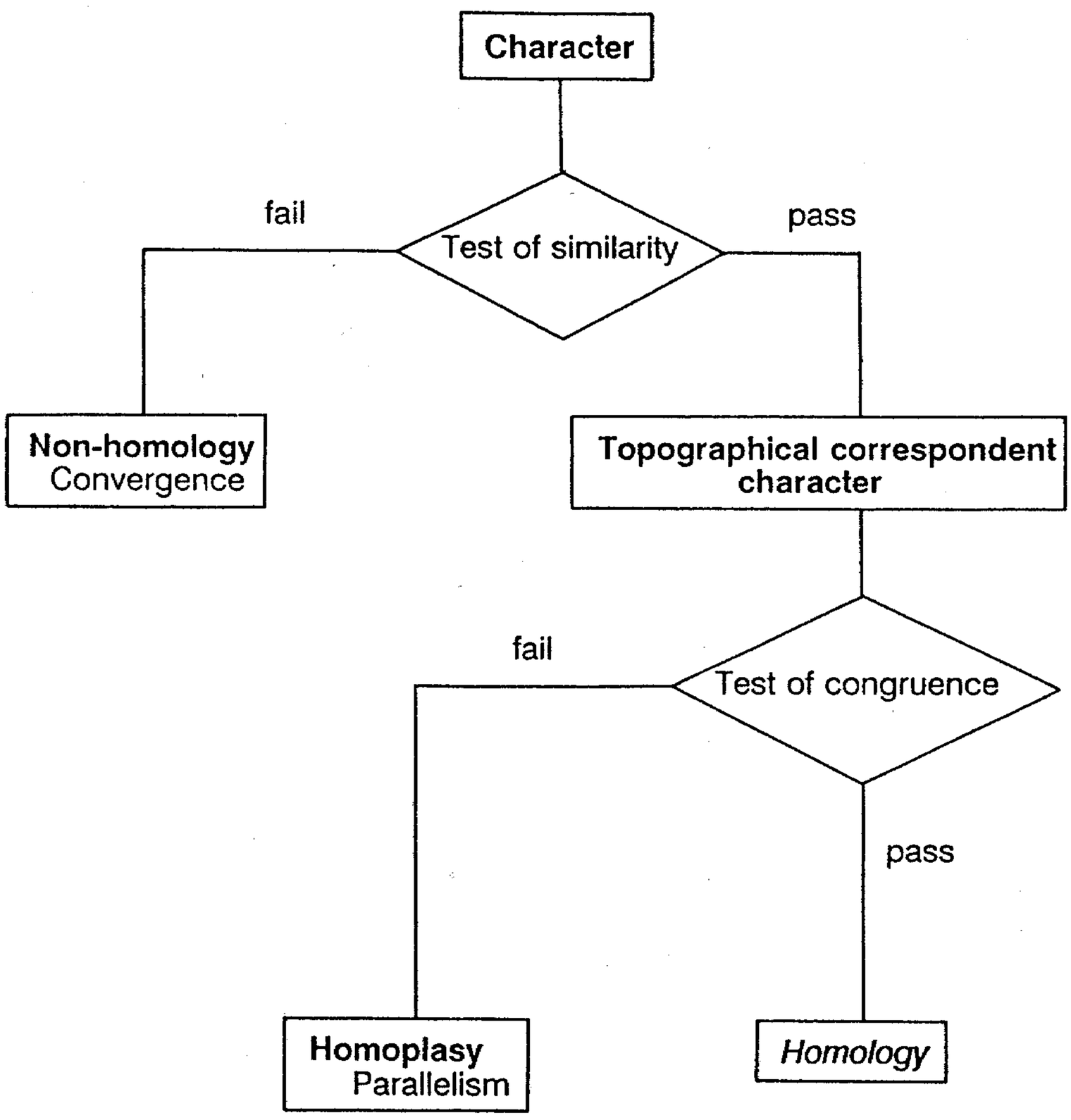


Fig. 1. The test of homology (after Patterson, 1982 and Rieppel, 1988, modified.).

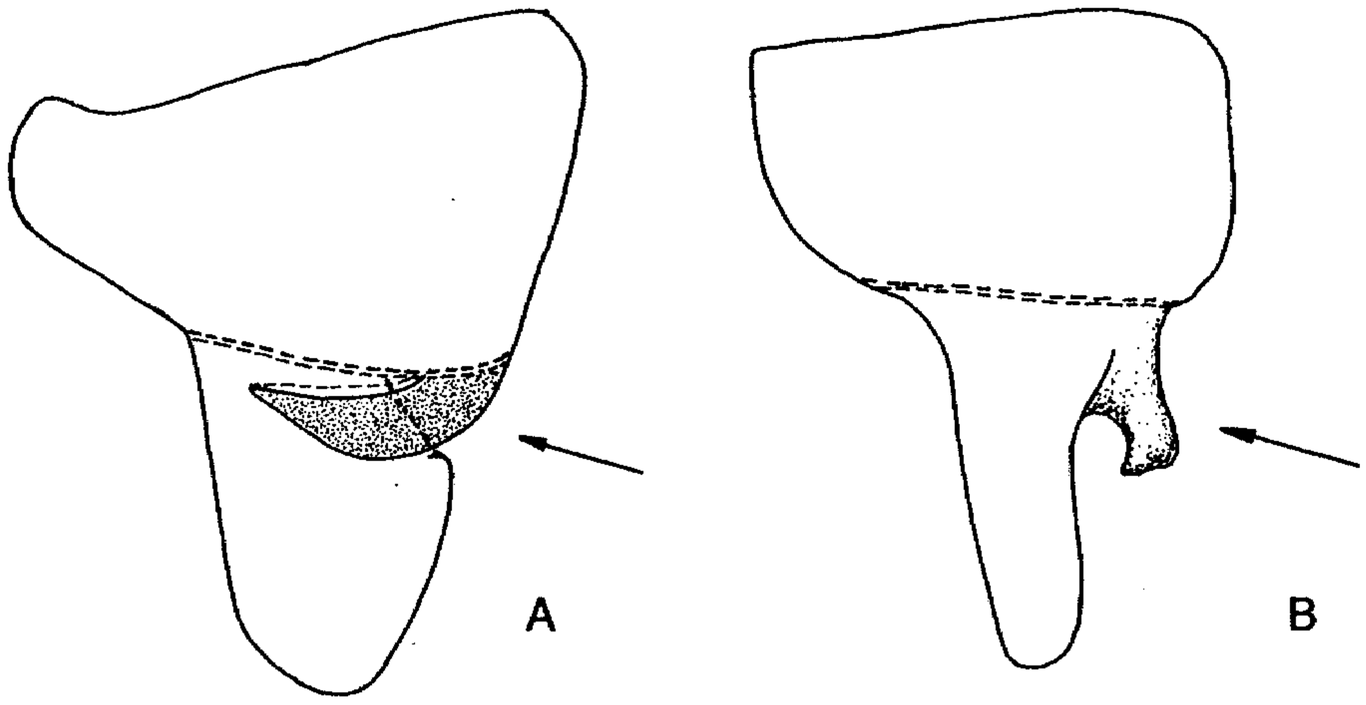


Fig. 2. Test of similarity: Two non-homologies (Convergences). Arrow indicating the median lobe: A: *Proformica*; B: *Cataglyphis* (for further explanation see text).

A synapomorphy or homology is a relation expressed as one character which is as a homologue part of the respective related two organisms. Characters are defined parts of an organism. Their definition has to be done in the context of he whole organism. A character 'double row of bristles' as the character, only makes sense, if its position is known, e.g. on the ventral surface of the hind tibiae of the workers and females.

To decide whether characters are homologous, two tests must be passed, first the test of similarity and second the test of congruence (Fig.1). The test of similarity tests whether two structures have the same relative place and therefore whether they include the same basic structures.

In two genera of Formicini the male genitalia have median appendices between the outer valve (stipes and squamula) and the median valve (volsella) (Fig.2). Whereas in *Cataglyphis* it is an appendix of the stipes in *Proformica* it is an appendix of the area between the squamula and the volsella. Therefore, this character fails the test of similarity and is a non-homology. This test can be applied to any structure independently of any other structures in the respective organisms.

Different characters have to be included in the test of congruence. In the most simple case of one character, which is present in two terminal taxa, the test of congruence favors the solution of A+B, being the same group diagnosed by this special character. The parsimony criterium favors the solution of one special character or synapomorphy rather than that it represents two independent special characters or homoplasies, because it explains the cladogram in one and not in two steps (Fig.3).

A third test, the test of conjunction, may be added. This criterion tests whether two supposed homologues occur in the same organism: if wings and front limbs are considered as homologues then they should never be present in the same organisms, as they are in angels (= Homonomy) (Patterson, 1982b).

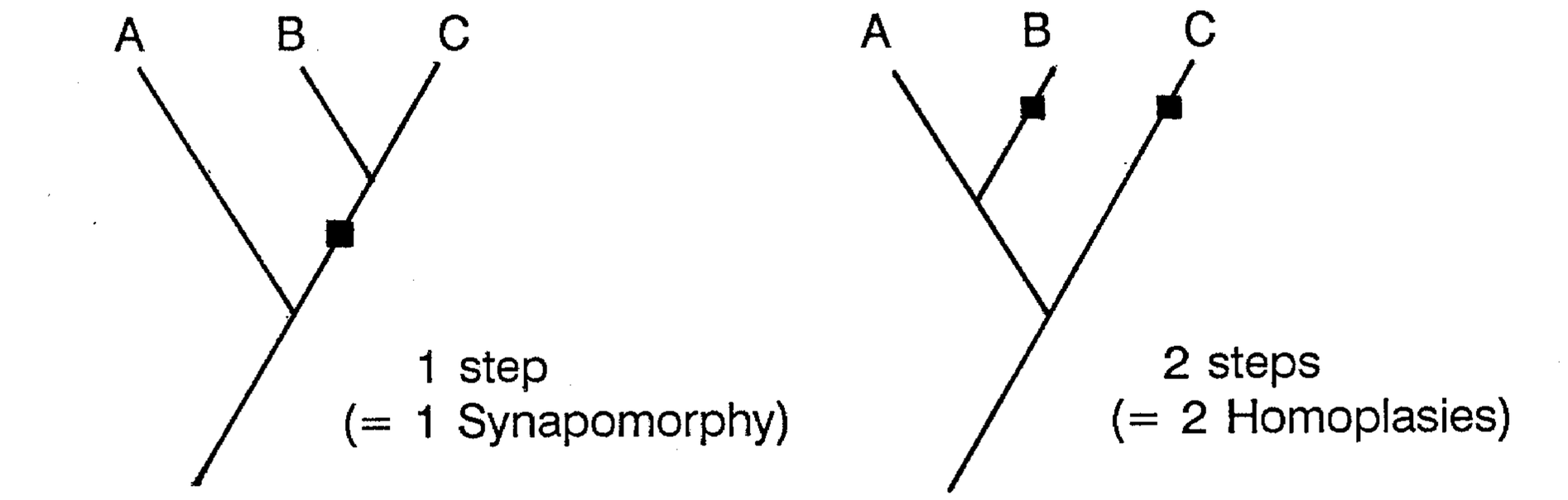


Fig. 3. Congruence. The same Character interpreted as synapomorphy or homoplasy.

Which characters can be included in this procedure? Almost any morphological characters are usable. Morphological characters sometimes show the tendency to be homoplasies, although they look overall similar, if they are not finely enough resolved. This case will be discovered by the test of congruence. For other characters, such as behavioral or molecular, it must be shown that the test of homology is applicable. In the case of molecular characters the test of parsimony is not congruence, as in morphological characters, but similarity (Patterson, 1988). There is no similar test for behavioral characters.

How many groups must be included in the test? As relationship are assumed to be universal and relative, a third group has to be included to work out the degree of relatedness (i.e. 'C is more related to A then to B').

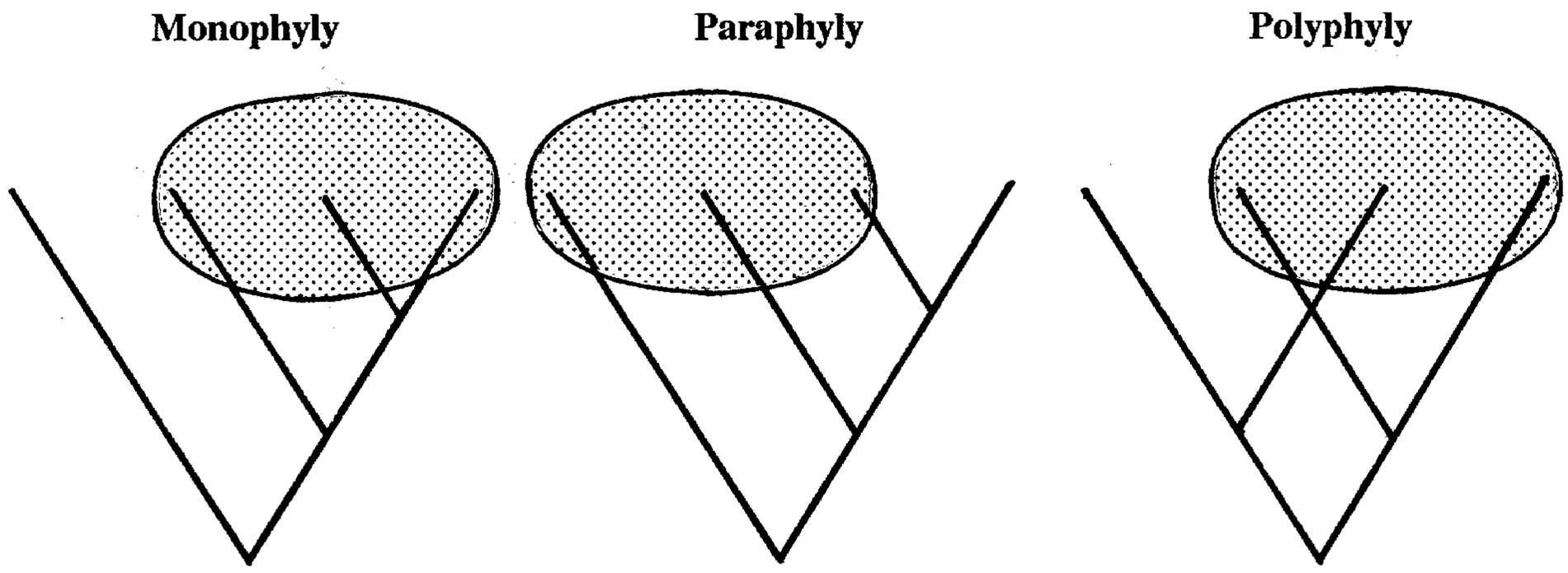


Fig. 4. The concepts of monophyly, paraphyly and polyphyly.

One of the important, even crucial outcomes of cladistics is the discovery of paraphyletic groups (Fig.4), groups (X) which include another group (A X) and therefore a sister group relation between (A) and (X \ A), the later is not diagnosable by synapomorphies and is therefore excluded from the cladogram (Nelson, 1989), but it might be included as a stemgroup in a phylogenetic tree (Janvier, 1984). To recognize homologies demands that we recognize the things being compared as organisms - with the homologues as their parts. Beyond that, the recognition of homologies (and hence of monophyletic groups) is directly comparable to discovering new species (Patterson, 1982b).

The tribe Formicini

The tribe Formicini is a monophyletic group in the subfamily Formicinae, including the seven genera *Formica*, *Polyergus*, *Rossomyrmex*, *Proformica*, *Alloformica*, *Cataglyphis* and an undescribed genus (Fig. 5.; Agosti, 1989; Agosti, in prep.). *Formica* and *Polyergus* have a holarctic distribution, all the remaining are palaearctic. *Formica* includes approximately 150 species and *Cataglyphis* about 60 spp., the remaining genera have only a few species included. *Polyergus* and *Rossomyrmex* are obligate slavemakers on *Formica* spp. and *Proformica* spp. respectively. Wherever they occur they are among the dominant ant species in the particular ant communities.

The tribe Formicini is diagnosed by the following synapomorphies (Fig.4): A double row of bristles on the ventral side of the hind tibiae: a slit shaped propodeal spiraculum; the placement of the spiraculum close to the metanotum; and a double folded sagitta. Although the synapomorphies have been established using different outgroups (Camponotini, Melophorini p.p. and Lasiini) they must remain provisional until the higher classification of the Formicinae and with it the polarity and the

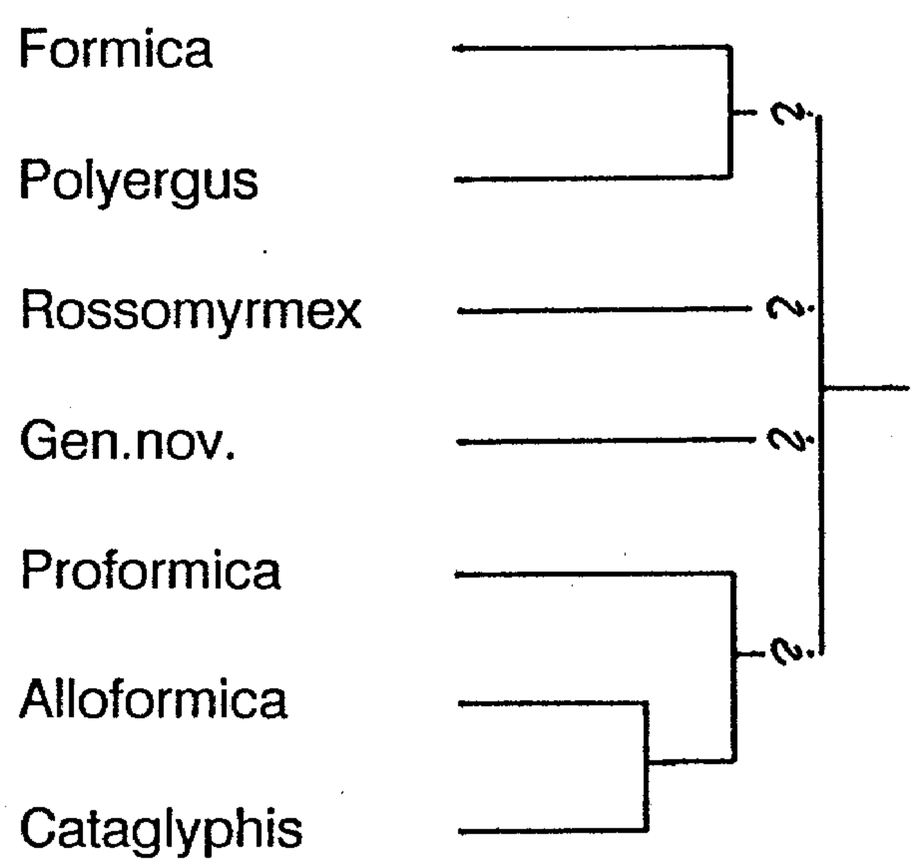


Fig. 5. The phylogeny of Formicinae (Agosti, 1989)

distribution of the characters are resolved.

Within the tribe, two main groups can be diagnosed: *Formica* genus group with *Formica* and *Polyergus* diagnosed by a cranial appendix of the subgenital plate, and the *Cataglyphis* genus group with *Cataglyphis, Proformica* and *Alloformica* with a caudally three lobed subgenital plate and a separation between the ergot and the dorsal end of the serrated face of the sagitta. No homologies of *Rossomyrmex* and the new genus with any other group have yet been established.

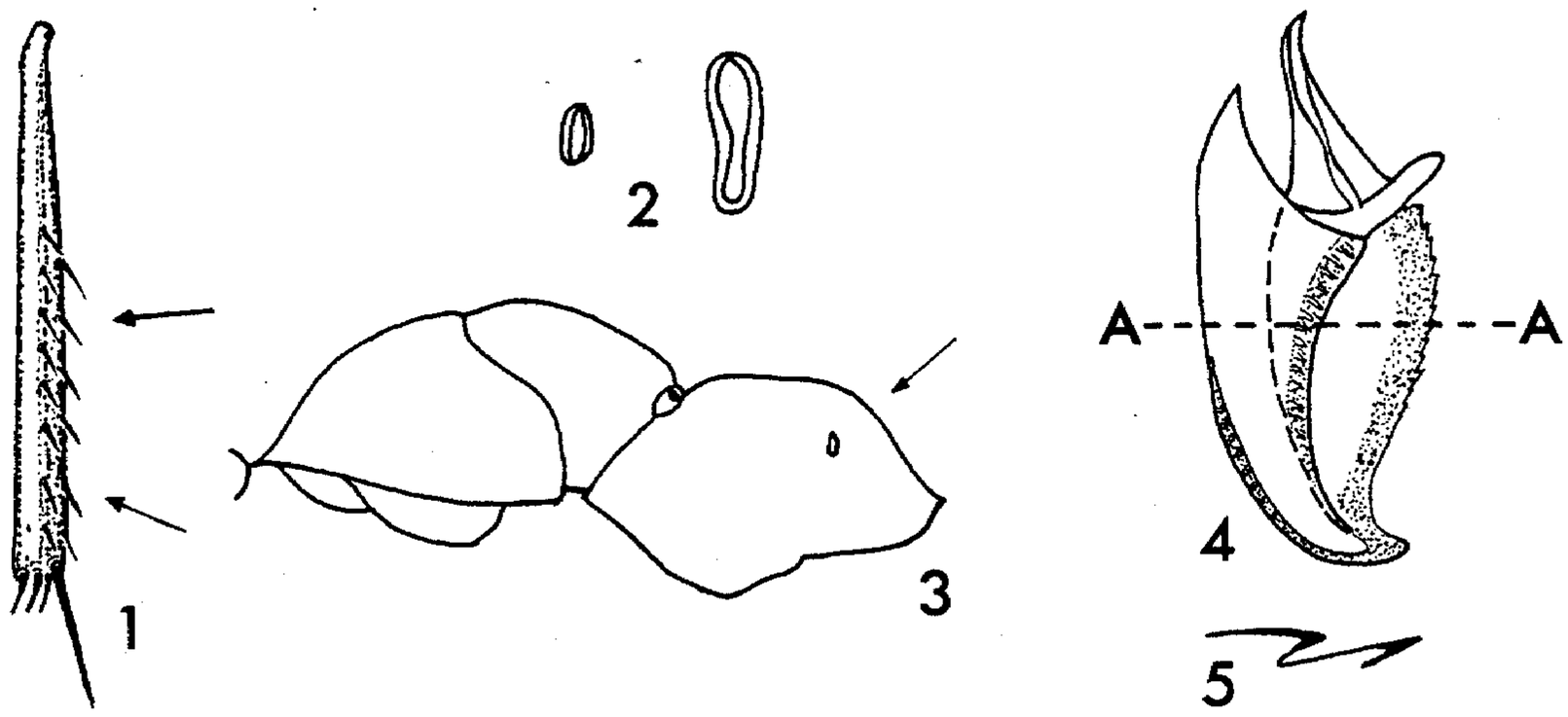


Fig. 6. The synapomorphies of Formicini: 1: double row of bristles on hind tibia; 2: slit shaped propodeal spiraculum; 3: position of the propodeal spiraculum; 4: double folded sagitta, A---A position of cross section; 5: cross section of sagitta.

An interesting phenomenon within the two large genera, *Formica* and *Cataglyphis*, can be observed: Whereas in *Formica* with over 150 spp. only very limited variation in the size of male genitalia occurs, those of *Cataglyphis* vary tremendously (Emery, 1906; Agosti, in prep.). Therefore it is easy to find homologies which allow to infer the phylogeny of this genus and consequently to define species groups. The question arises, why such variation occurs in one genus, whereas in the other large genus, *Formica*, there is hardly any morphological variation, but variation in social behavior, such as slave making or living in supercolonies.

Not all characters vary regularly, providing therefore are homologies at every level. Analysis of the variation of the subgenital plate provides for some groups (such as *Formica* + *Polyergus*, *Proformica* or the *C.bicolor*-group s.str.) synapomorphies or diagnostic characters, whereas for other groups (*Cataglyphis* and the *bicolor*-group s.lat.) they represent the plesiomorphic condition and therefore do not diagnose relationship.

The new genus includes two North African species, formerly placed in *Proformica* (Espadaler & Cagniant, 1987), and does not belong to any of the known genus-groups within Formicini and even Formicinae. Nevertheless it can be diagnosed by three of the four synapomorphies for the tribe. Any supposed relationship with *Proformica* is negated by the fact that of the four species analyzed so far do not have significant variation in their genitalia, although all those species have an allopatric distribution.

The social parasitic genera *Polyergus* is the sister group of their respective host genus *Formica* or for *Rossomyrmex* no synapomorphy could have been established to demonstrate the sister group relation; but none of those genera is a sister group of a species group within the host genus as it is the case for *Strongylognathus*, *Anergates* and *Teleutomyrmex* with their sister group, the *Tetramorium caespitum-group*, making *Tetramorium* paraphyletic.

The discovery of the gaster reflexion system and the construction of the first gastral segment in workers and females (Agosti & Bolton, 1990) suggests that a sister group relationship between Formicini and Lasiini is unlikely.

The claim of systematics to provide a reference system for biology is in this case still far from being fulfilled. Further studies will concentrate on the phylogeny of the whole subfamily Formicinae, which almost certainly represents a monophyletic group. Already preliminary results show that the general trend from an asepalous to a long sepalous proventriculus might have occurred several times (Eisner, 1956; Agosti, research in progress): for example, the anatomy of the proventriculi of *Camponotus* and *Formica* is different (Eisner, 1956).

Another, more urgent problem, is the question of species-groups and species within the particular genera. Whereas species-groups are a problem of systematics the description of species is the task of taxonomy. Unfortunately, the problem is not so clear-cut and their is a lot of confusion at this level, which has led to different solutions (compare the species concepts in e.g. Francoeur, 1973 and Agosti, 1989). This needs revisionary studies of the genera. To get closer to a solution of this question in groups with very few morphological characters as in *Formica*, one might include other techniques and characters, such as hydrocarbons of the cuticula, mandibular or other gland compounds or DNA-fingerprinting.

This might need new tests of homology, as Patterson (1988) has shown for molecular data, and raises the question whether there is a procedure for discovering species based on characters, analogous to cladistics.

References

AGOSTI, D., 1989. Versuch einer phylogenetischen Wertung der Merkmale der Formicini (Hymenoptera, Formicidae), Revision der *Formica exsecta*-gruppe und Liste der Formicidae Europas. *Diss ETH*. No.8774.

AGOSTI, D. & BOLTON, B., 1990. New Characters to separate *Formica* L. and *Lasius* Fabr.. *Entom.Gazette* (in press).

BEATTY, J., 1982. Classes and Cladists. *Syst.Zool.* **31**: 25-34.

CARPENTER. J.M., 1982. The phylogenetic Relationship and natural Classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Syst.Ent.* **7**: 11-38.

EISNER, T., 1957. A comparative morphological Study of the Proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bull.Mus.comp.Zool.Harv.* **116**: 439-490 + 25plts.

EMERY, C., 1906. Rassegna critica delle specie paleartiche del genere *Myrmecocystus*. *Memorie R.Accad.Sic.Ist.Cl.Sci.fis.Bologna (6), V.* **3**: 47-61.

ESPADALER, X. & CAGNIANT, H., 1987. Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Description du mâle de *Proformica theryi* Santschi, 1936 (Hymenoptera, Formicidae) *Nouv.Revue Ent.(N.S.)* **4**: 133-138.

FRANCOEUR, A., 1973. Révision taxonomique des espèces néarctique du group *fusca*, genre *Formica* (Formicidae, Hymenoptera). *Mem.Soc.Ent. Québec* **3**: 316pp.

JANVIER, PH., 1984. Cladistics: Theory, Purpose, and evolutionary Implications. In POLLARD, J.W. (ed.), *Evolutionary Theory: Path into the Future.* pp. 39-75. John Wiley & Sons, Chichester, N.Y.

KÖNIGSMANN, E., 1978. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Dtsch.Ent.Z.N.F.* **25**: 365-435.

KRISTENSEN, N.P., 1981. Phylogeny of Insect Orders. *Ann.Rev.Entomol.* **26**: 135-157.

NELSON, G., 1970. Outline of a Theory of Comparative Biology. *Syst.Zool.* **19**: 373-384.

NELSON, G., 1989a. Species and Taxa: Systematics and Evolution. In OTTE & ENDLER, J.A. (eds.), *Speciation and its Consequences.* Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Mass., pp. 60-81.

NELSON, G., 1989b. Cladistics and evolutionary Models. *Cladistics* **5**: 275-289.

PATTERSON, C., 1982a. Classes and Cladists or Individuals and Evolution. *Syst.Zool.* **31**: 284-286.

PATTERSON, C., 1982b. Morphological Characters and Homology. In Joysey, K.A. & Friday, A.E. (eds.), *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, pp. 21 -74. London and New York: Academic Press.

PATTERSON, C., 1988. Homology in Classical and Molecular Biology. *Mol.Biol.Evol.* **5**: 603-625.

RIEPPEL, O.C., 1988. *Fundamentals of Comparative Biology.* Birkhäuser Verlag, Basel, Boston. 202pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 139-145 (1990)

DIVISION OF LABOUR WITHIN ONE AGE GROUP OF HONEYBEE WORKERS (*APIS MELLIFERA*)

Jan van der Blom

Laboratory of Comparative Physiology, University of Utrecht
P.O. 80086, 3508 TB Utrecht. The Netherlands.

Résumé:
Division du travail chez des ouvrières d'*Apis mellifera* appartenant au même groupe d'âge

200 ouvrières, fraîchement écloses, furent marquées et introduites dans des ruches d'observation. Leur comportement fut étudié pendant les semaines qui suivirent. Une spécialisation s'établit parmi ces ouvrières pour: 1) la construction du rayon; 2) l"allogrooming" (ce comportement n'est pas orienté vers un groupe particulier d'ouvrières); 3) le comportement agressif (ce comportement est nettement orienté vers un groupe spécial d'ouvrières). Il n' y a pas, en revanche, de spécialisation pour: 1)le comportement de cour et 2) l'approvisionnement des cellules royales.
Mots clés: *Apis mellifera*; comportement; division du travail; spécialisation.

Summary

200 individually tagged callow workers were introduced into observation hives after which their behaviour was studied during the following weeks. Within this age group there appeared to be specialists for: 1) construction of the comb; 2) allogrooming (this behaviour was not directed to a certain group of workers in particular); 3) aggressive behaviour (that was clearly directed to a special group of workers). No specialization seemed to take place for: 1) presence in the queen's court and 2) queen cell provisioning.
Key words: *Apis mellifera*; behaviour; division of labour; specialization.

INTRODUCTION

Division of labour in honeybee colonies has been subject of a great number of studies. Until now most of the attention was directed to age dependent factors of the workers under study (e.g. Winston & Punnett, 1982). Significant differences in the frequency with which behaviour is performed on average by workers of different age groups have led to well known schemes of age dependent division of labour (Michener, 1974). Lindauer (1952) stressed that there exists a considerable individual variation in the age at which certain behaviours are started.

However, for most behaviours of honeybees, it is still unknown whether within bees of the same age specialism takes place, or if there is only a difference in involvement based on coincidence. In this study, individual involvement in a number of behaviours in both the queen-right and the queen-less situation was

examined. These behaviours are:
(*queen-right* situation:)
- **queen attending** (i.e. presence in the queens' court);
- **construction of the comb** (i.e. manipulation of wax);
- **to allogroom** a nest mate; - **to be allogroomed** by a nest mate;
(*queen-less* situation:)
- **to provision a larva in a queen cell;**
- **to be aggressive; - to be treated aggressively.**

MATERIAL AND METHODS

Two-frame observation hives were installed with a small colony of about 1500 workers and a queen, but without any brood. After about a week we introduced 200 individually tagged teneral workers. Behaviour of these workers was observed daily during periods of 3 to 4 hours of continuous observation. After 8 to 10 days the queen was taken out of the hive in order to be able to study behaviours in queen-less conditions. At about the time when the first egg-laying workers appeared (about 14 days after the queen was removed), the whole colony was placed into a deep-freezer in order to be able to examine the ovarian development of all marked workers. These results are published elsewhere (Van der Blom, in prep. A). During the experiment we tried to keep count of the mortality of marked workers as accurate as possible.

The different behaviours were scored as follows:
- **Queen attending.** Workers at a position less than 1 cm away from the queen for at least 10 seconds, with their body axis in her direction, were considered to participate in the court. The marked bees performing this behaviour were scored every two minutes separately. The total number of two-minute-scores was considered as a measure of time; the number of different times a worker participated in the court was also taken as a measure for analysis (without regarding the amount of time spent there).
- **Construction of the comb**. All workers seen to manipulate wax for the construction of the comb or for cell capping were scored per 10 minute intervals. The number of these intervals during which the individuals were scored was used for analysis.
- **Allogrooming**. The hives were regularly scanned for the occurrence of allogrooming. All interactions in which marked workers were involved were noted.
- **Provisioning of queen cells**. All marked workers that were observed to enter into queen cells far enough to reach the larva at the bottom were scored if they stayed inside for at least 5 seconds. Workers were only counted again at least five minutes after a previous body insertion.
- **Aggression**. Agonistic interactions, which are frequent in the queen-less situation, were scored as often as possible as far as marked individuals were involved.

Since we collected data for all individuals, we could make frequency distributions for all behaviours that were studied. Each of these was compared with a Poisson distribution, calculated on the basis of the average value for all workers and the number of workers present (Fig. 1). The Kolmogorov-Smirnov test was applied to compare the two distributions. This indicates whether the observed variation in involvement can be explained by ran-

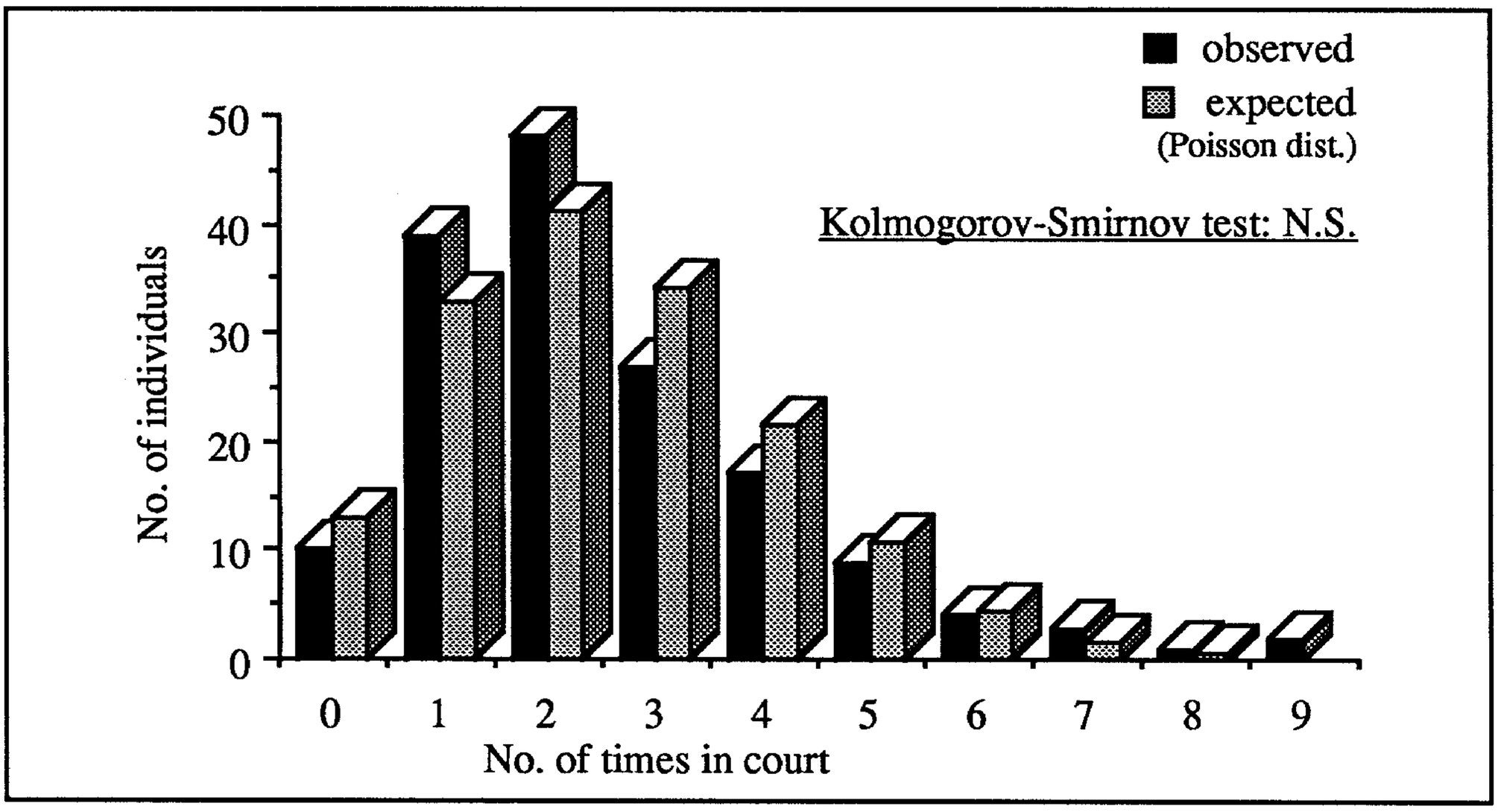


Figure 1. *Example of an observed frequency distribution (Queen attending, Hive 5) and the calculated Poisson distribution*
Figure 1. *Exemple de fréquence de distribution (Soins à la reine, ruche 5) et calcul de la distribution de Poisson.*

dom factors only (no significant deviation from the Poisson distribution), or if specialization takes place (significant difference, i.e. a limited number of individuals perform a certain behaviour more often than can be expected purely by chance. It is known that this test is very conservative for this analysis, so we find less significant differences (specialization) than with other, e.g. Chi-square, tests).

RESULTS AND DISCUSSION

- Queen attending

The observed frequency distributions of the number of times that the individuals participated in the court does not significantly deviate from the calculated Poisson distributions (Fig. 1; Table 1). These results are consistent over all four observation hives in which this behaviour was studied. This means that there seem to be no workers who specialize in this behaviour. We thus agree with Seeley (1979) who had similar results on a more limited scale. A more detailed analysis on this behaviour is in preparation (Van der Blom, in prep. B).

Usually, workers were observed in the court only as long as the queen remained still on one spot. The composition of the court changed as soon as she started to move. Workers hardly followed her (as was also mentioned by Butler et al., 1973). Time spent in the court thus seems to reflect the activity pattern of the queen rather than characters of individual workers. Since workers in the court are supposed to play an important role in the dispersal of the queens' pheromones (Seeley, 1979; Velthuis, 1972), also this seems to depend largely on the queens'

pattern of movement.

- Construction of the comb

Sufficient data on this behaviour could be collected in only one colony. In this case, both distributions differed significantly (Table 1), so it can be stated that individuals may specialize as 'builders'.

-Allogrooming

Allogrooming of nest mates was examined in three colonies (Table 1). In all three it appeared that grooming was performed mainly by a relatively small group of specialized workers. This was described earlier by Frumhoff & Baker (1988) and by Kolmes (1989).

'To be groomed' appeared to occur completely according to the Poisson distribution, so that it is evident that this behaviour is not directed towards a specific group of individuals.

- Provisioning of queen cells.

As Lindauer (1952) pointed out for worker larvae, a very great number of workers is involved in the nourishment of queen larvae. Two out of three queen cells present in colony 5 were kept under constant observation during 8 hours while they contained larvae. During this time more than 50% of the marked workers entered into both of the cells,

Table 1.

Hive	av./worker	|Dmax|	P	Sign.
Queen attending (No. of times in court)				
1	2.30	.0969	> .2	N.S.
2	1.69	.0627	> .2	N.S.
4	1.86	.0431	> .2	N.S.
5	2.50	.0624	> .2	N.S.
Comb construction (No. of 10 min. scores)				
4	1.99	.2660	< .01	**
Grooming nest-mates (No. of interactions)				
1	1.04	.1949	< .01	**
2	1.82	.2523	< .01	**
5	.775	.2080	< .01	**
Being groomed (No. of interactions)				
1	.518	.0231	> .2	N.S.
2	1.13	.0454	> .2	N.S.
5	1.12	.0641	> .2	N.S.

Table 1: Queen-right situation
Results of the Kolmogorov-Smirnov (one sample) test:
Hive = No. of the observation hive;
Av./worker = Average No. of observed behavioural acts per marked worker;
/D max/ = K-S test statistic
Tableau 1: Situation en présence de reine. *Résultats du test de Kolmogorov-Smirnov (un échantillon):*
Hive = numéro de la ruche d'observation; Av./worker = nombre moyen d'actes comportementaux observés par ouvrière marquée; /D max/ = test statistique K-S.
Significances: P >.05 = N.S.;
*.05 > P > .01 = *; P < .01 = ***

whereas the marked workers on the whole represented only about 30% of all workers that entered into the cells. This means that we can estimate that the cells were visited by at least 300 different individuals during the observation hours only.

The frequency distributions of this behaviour do not significantly deviate from the Poisson distribution (Table 2), so we may conclude that there is no specialization for the raising of new queens.

However, we have to be very careful while considering these data. Inside the queen cell, workers may do all kind of different things apart from depositing food. They may just inspect the contents of the cell, work on the construction (Lindauer 1952) or maybe even eat from the food present in the cell. We could not discriminate between these behaviours during our observations.

Aggression.

Aggressive behaviour may cause mutilations, or even the death of the victim. It is performed by a very small percentage of the workers. Within the marked age group usually only very few individuals were responsible for all agonistic interactions observed. As a result, the frequency distribution very significantly differs from the calculated Poisson distribution in all four of the colonies from which data on this behaviour were collected (Table 2).

The outcome of the observations on the workers that receive aggression seems to be less consistent over the four colonies (Table 2). In three of these, we found significant deviations from the Poisson distribution (although in one of these the significance was weak), while in one, colony 2, we did not.

This may be explained by the results of the fourth colony (Hive No. 6). The time during which aggression was scored was divided into three different periods, and the normal procedure was followed for these periods separately (Table 3).

The results from the first week during which aggression was seen do not show a deviation from the Poisson distribution. Thus, in the first week aggression does not seem to be

Table 2.

Provisioning of queen cells (insertions)

Hive	av./worker	|Dmax|	P	Sign.
4	0.90	.0490	> .2	N.S.
5	2.41	.1139	< .1	N.S.

Being aggressive (No. of interactions)

2	.383	.2781	< .01	**
3	.578	.3390	< .01	**
5	4.06	.8441	< .01	**
6	2.19	.2875	< .01	**

'Victim' of aggression (No. of interactions)

2	.584	.1062	< .1	N.S.
3	1.13	.2779	< .01	**
5	5.00	.1275	< .05	*
6	2.63	.2417	< .01	**

Table 2: Queen-less situation
(legend as in Table 1)
Tableau 2: Situation sans reine
(légende comme dans leTableau 1)

Table 3. 'Victim' of aggression

First week

Hive	av./worker	|Dmax|	P	Sign.
6	.216	.0188	> .2	N.S.
Second week				
6	.662	.1604	< .01	**
Last two days				
6	1.331	.3460	< .01	**

Table 3. Victims of aggression, Hive 6 *(legend as in Table 1)*
N.B. Since during this period a number of the marked individuals died, the sum of the averages per worker from this table does not equal the average No. per worker over the whole period as indicated in Table 2.

Tableau 3. Victimes de l'agression, Ruche 6 *(légende comme dans le Tableaux 1). N.B. Comme durant cette période, plusieurs individus marqués sont morts, la somme des moyennes, par ouvrière, dans ce tableau n'égale pas le nombre moyen pendant la période totale (indiquée sur le Tableau 2).*

directed towards a certain group of individuals. However, in the second week this changes and we find an even more significant deviation during the last two days.

This can be understood if we take the development of laying workers into consideration. It is known that aggression is directed mainly towards individuals with a high degree of ovary activation (Velthuis, 1976). In the first queen-less period, there will not yet be a very clear differentiation between the workers, because there are no individuals with ovaries in highly advanced stages of development. In the later stages, closer towards the first moment of egg laying by workers, there will be a small group of workers with nearly mature eggs inside their ovaries. They will receive almost all the aggression in the colony. In our colonies we found that the workers that were actually killed by their nest mates were always workers with a high degree of ovary activation.

In colonies 2 and 5 we finally found that ovaries of the workers were activated to a lesser extent in colonies 3 and 6. This means that the period during which data were collected in the colonies 2 and 5 can probably be compared to the first period in colony 6 (Table 3), where we did not find a significant deviation from the Poisson distribution.

GENERAL REMARKS.

It is obvious that for some behaviours we found a clear kind of specialization and for others we did not. However, if we did not find specialization for a behaviour with this method, this does not necessarily mean that there are no differences between the workers. Although the involvement in a behaviour shows a random fluctuation, it may be that the cause of this is to be found in stochastic intrinsic characters of the workers (=intrinsic differences). This may lead to a certain level of performance of the behaviour, which is relatively independent of external factors. (In fact, we should say that in this case there is a kind of specialisation, based on intrinsic

stochastic characters. An example of this can be found in Abraham et al. 1984).

Furthermore, it may be that workers who find themselves at one of the extremes of a distribution become different from the rest because of that. E.g. it is possible that workers who are in the presence of the queen for a long time receive more pheromones than other workers. This may change the position of such workers in the group, although the process on which this is based is random. A further analysis on this is reported elsewhere (Van der Blom, in prep. B).

Acknowledgements

I like to thank Hayo Velthuis for his friendly cooperation; Arie-Jaak Verkade for providing the data on colony 6; Han de Vries and René te Boekhorst for their help and suggestions during the analysis of the data; Katja Hogendoorn and Dr. C. Plateaux-Quénu for their comments on the manuscript and, finally, all the people in 'Le Brassus' for our fruitful discussions. The investigations were supported by the Foundation for Biological Research (BION), which is subsidized by the Netherlands Organization for Scientific Research (NWO)

REFERENCES

ABRAHAM, M; J.L. DENEUBOURG & J.M. PASTEELS, 1984 - Idiosyncrasie lors du déménagement de *Myrmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae). *Act. Coll. Ins. Soc.* **1**, 19-25.

BLOM, J. van der (in preparation A) - Division of labour and dominance within one age group of honeybees.

BLOM, J. van der (in preparation B) - An analysis of queen attending in honeybees.

BUTLER, C.G.; R.K. CALLOW; C.G. KOSTER & J. SIMPSON, 1973 - Perception of the queen by workers in the honeybee colony. *J. Apic. Res.* **12**, 159-166.

FRUMHOFF, P.C. & J. BAKER, 1988 - A genetic component in the division of labour within honeybee colonies. *Nature* **333**, 358-361.

KOLMES, S.A., 1989 - Grooming specialists among worker honeybees, *Apis mellifera*. *Anim. Behav.* **37**, 1048-1049.

LINDAUER, M., 1952 - Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.* **34**, 299-345.

MICHENER C.D., 1974 - The social behaviour of the bees. *Harvard University Press*, Cambridge MA.

SEELEY, T.D., 1979 - Queen substance dispersal by messenger workers in honeybee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **5**, 391-415.

SOKAL, J.F. & R.R. ROHLF, 1981- Statistical tables. *W.H. Freeman and Company*, New York, USA.

VELTHUIS, H.H.W., 1972 - Observations on the transmission of queen substances in the honeybee colony by attendants of the queen. *Behaviour* **41**, 105-129.

VELTHUIS, H.H.W., 1976 - Egg laying, aggression and dominance in bees. *Proc. XV Int. Congress Entomol.*, 436-449.

WINSTON, M.L. & E.N. PUNNETT, 1982 - Factors determining temporal division of labour in honeybees. *Can. J. Zool.* **60**, 2947-2952.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 273-280 (1990)

Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de reconnaissance chez les Fourmis : le code d'information complexe de *Camponotus vagus*.

* BONAVITA-COUGOURDAN A., * CLEMENT J.L. et * POVEDA A.

* UPR 38, CNRS, 31, chemin Joseph Aiguier, 13009 Marseille et Laboratoire "Communication chimique", Univ. de Provence, Pl. Victor Hugo, 13001, Marseille.

Résumé : Les hydrocarbures cuticulaires constituent un mélange spécifique. Certains d'entre eux, non majoritaires, essentiellement des diméthylalcanes, sont en proportions différentes d'une société à une autre. Ils sont à l'origine de la signature chimique de la société, commune à tous ses membres. Les proportions des hydrocarbures quantitativement les plus importants, n-alcanes et monométhylalcanes, caractérisent le stade de développement - larvaire ou adulte - et chez les adultes, d'une part les ouvrières et les sexués ailés mâles et femelles, d'autre part la reine. D'autres hydrocarbures d'importance quantitative moindre, essentiellement des monométhylalcanes, distinguent les sexués ailés des ouvrières et les sexués selon leur sexe. Chaque catégorie d'individus possède ainsi une signature chimique qui lui est propre ; elle varie en fonction des caractéristiques physiologiques des individus concernés.

Chacune de ces signatures chimiques intervient ou est susceptible d'intervenir dans la reconnaissance des individus qui la portent par les autres membre de la société.

Mots clés : Fourmis - hydrocarbures cuticulaires - reconnaissance des partenaires.

Summary : Cuticular hydrocarbons and recognition processes in Ants : a complex information code in *Camponotus vagus*. Cuticular hydrocarbons constitute a specific mixture. Some of them, especially dimethylalkanes, are present in small quantities, and vary from one society to another. They are responsible of the colonial chemical signature. The most abundant hydrocarbons, n-alkanes, and monomethylalkanes, characterize three groups : larvae, workers and sexual males or females, and queen. Other monomethylalkanes, in small amounts, differentiate three subgroups : workers, sexual males and sexual females. So in this ant species each group possesses a characteristic chemical signature, which varies according to the physiological status of individuals involved.

These various patterns could account for intracolonial recognition.

Keys words : Ants - cuticular hydrocarbons - intracolonial recognition.

Introduction

Les hydrocarbures cuticulaires ont chez les insectes des fonctions fondamentales . Constituants de l'épicuticule, ils préviennent la dessication des parties internes de l'animal et constituent une barrière physico-chimique contre la pénétration des produits toxiques et des micro-organismes (cf. BLOMQUIST et DILLWITH, 1985) ; ils ont également un rôle antifongique (LECUONA, 1988).

Leur fonction de communication a d'abord été mise en évidence chez des insectes non sociaux : les phéromones sexuelles de Diptères sont contituées essentiellement d'alcènes et de méthylalcanes (ROGOFF et al, 1980, ANTONY et JALLON 1981, TRABALON et al., 1988). Leur rôle dans les processus de reconnaissance chez les Insectes sociaux a été suggéré par plusieurs auteurs (cf. BLOMQUIST et DILLWITH, 1985). Nous avons montré que chez la Fourmi *Camponotus vagus* les hydrocarbures cuticulaires sont à l'origine de l'odeur qui caractérise chaque société. Les proportions de certains d'entre eux diffèrent d'une société à l'autre et en forment la signature chimique (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1987). Ces résultats ont été confirmés pour d'autres espèces de Fourmis (MOREL et al., 1988, LENOIR et al., 1988). Nous avons montré également que les larves, les ouvrières et la reine portent la signature chimique de leur société, modulable, au moins chez les larves, par l'environnement social, mais présentent aussi une signature chimique qui leur est propre (BONAVITA-COUGOURDAN et al.,1988, BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1989).

Ce travail présente les résultats d'une analyse comparative des spectres cuticulaires de toutes les catégories d'individus qui composent la société et de leurs variations. Il conduit à proposer des hypothèses concernant les processus de reconnaissance dans la société.

Matériel et méthodes.

Les sociétés de *Camponotus vagus* Scop., monogynes et très populeuses, proviennent de trois localités différentes : Riboux (Bouches-du-Rhone), La Motte (Var), Valbonne (Alpes Maritimes).

Les extraits cuticulaires ont été réalisés, au printemps, à partir de larves d'ouvrières petites (1,7-2mm) et grosses (5,6-5,9 mm) et des différentes catégories d'adultes : ouvrières prélevées dans l'aire de récolte ou à l'intérieur du nid, à proximité du couvain, sexués ailés mâles et femelles, reines. Nous avons également extrait les substances cuticulaires de reines à l'automne. Nous avons réalisé d'autre part des extraits cuticulaires des mêmes catégories d'individus d'une société de *Camponotus lateralis* Ol. recueillie à Marseille (Bouches-du-Rhône).

Tous les extraits ont été préparés et analysés selon les techniques déjà indiquées (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1987). A partir des chromatogrammes obtenus, nous avons comparé les proportions relatives des 45 principaux pics enregistrés chez les différentes catégories d'individus d'une même société ou bien de sociétés appartenant à des populations différentes ; nous avons fait la même comparaison chez des reines de sociétés provenant d'une même population mais présentant une activité de ponte intense (printemps) ou réduite (automne).

Les comparaisons ont été réalisées en utilisant le test non paramétrique U de Mann-

Whitney bilatéral. Nous avons d'autre part effectué à partir des données enregistrées pour une même société (29 individus ou groupes d'individus), une analyse multivariée en composantes principales.

Résultats.

1 - Les hydrocarbures cuticulaires *caractérisent l'espèce*. Les hydrocarbures des ouvrières de *Camponotus vagus* se situent entre 25 et 35 carbones, ceux de *C. lateralis* entre 25 et 31 carbones. Le mélange des hydrocarbures est propre à l'espèce et forme sa signature chimique.

2 - Les hydrocarbures cuticulaires *caractérisent la société*. Entre sociétés réciproquement agressives, les principales différences dans les proportions relatives des produits cuticulaires portent sur des hydrocarbures non majoritaires, principalement des diméthylalcanes en C29, C30, C31 et C33 et sur un petit nombre de monométhylalcanes.

Tous les membres adultes, ainsi que les larves, portent la signature chimique de la société.

3 - Les hydrocarbures cuticulaires *caractérisent les différentes catégories d'individus de la société* (fig. 1).

3 a. - Les proportions de certains d'entre eux, quantitativement importants, différent, quelle que soit la société, selon le stade de développement - larves ou adultes - et permettent de distinguer chez les adultes d'une part la reine (en période d'activité ovarienne), d'autre part les ouvrières et les sexués ailés mâles et femelles.

Ces hydrocarbures sont, pour l'essentiel, des n-alcanes ou des monométhylalcanes. L'un de ces produits (4 MeC30) est d'importance majeure chez toutes les catégories d'individus.

3 b. - Quelques hydrocarbures d'importance quantitative moindre permettent de distinguer les ouvrières des sexués et les sexués selon leur sexe. Ce sont essentiellement, dans tous les cas, des monométhylalcanes .

4. - La signature chimique *varie en fonction des caractéristiques physiologiques des individus concernés*(fig. 2).

4 a. - Chez les larves, les variations sont fonction de la taille, du stade de développement, avec augmentation de l'importance quantitative des produits les plus lourds.

4 b. - Chez les ouvrières, ces variations distinguent les sous-castes fonctionnelles (ouvrières nourrices et ouvrières récolteuses) et sont très probablement en relation avec l'âge. Elles concernent toutes les familles chimiques constituant le spectre cuticulaire.

4 c. - Chez la reine, les variations de la signature chimique, en relation avec la saison et l'activité de ponte, sont importantes : elles portent en effet sur les pics majeurs. A l'automne, à l'entrée de la période d'hivernage, le spectre de la reine est proche de celui des ouvrières et des sexués ailés.

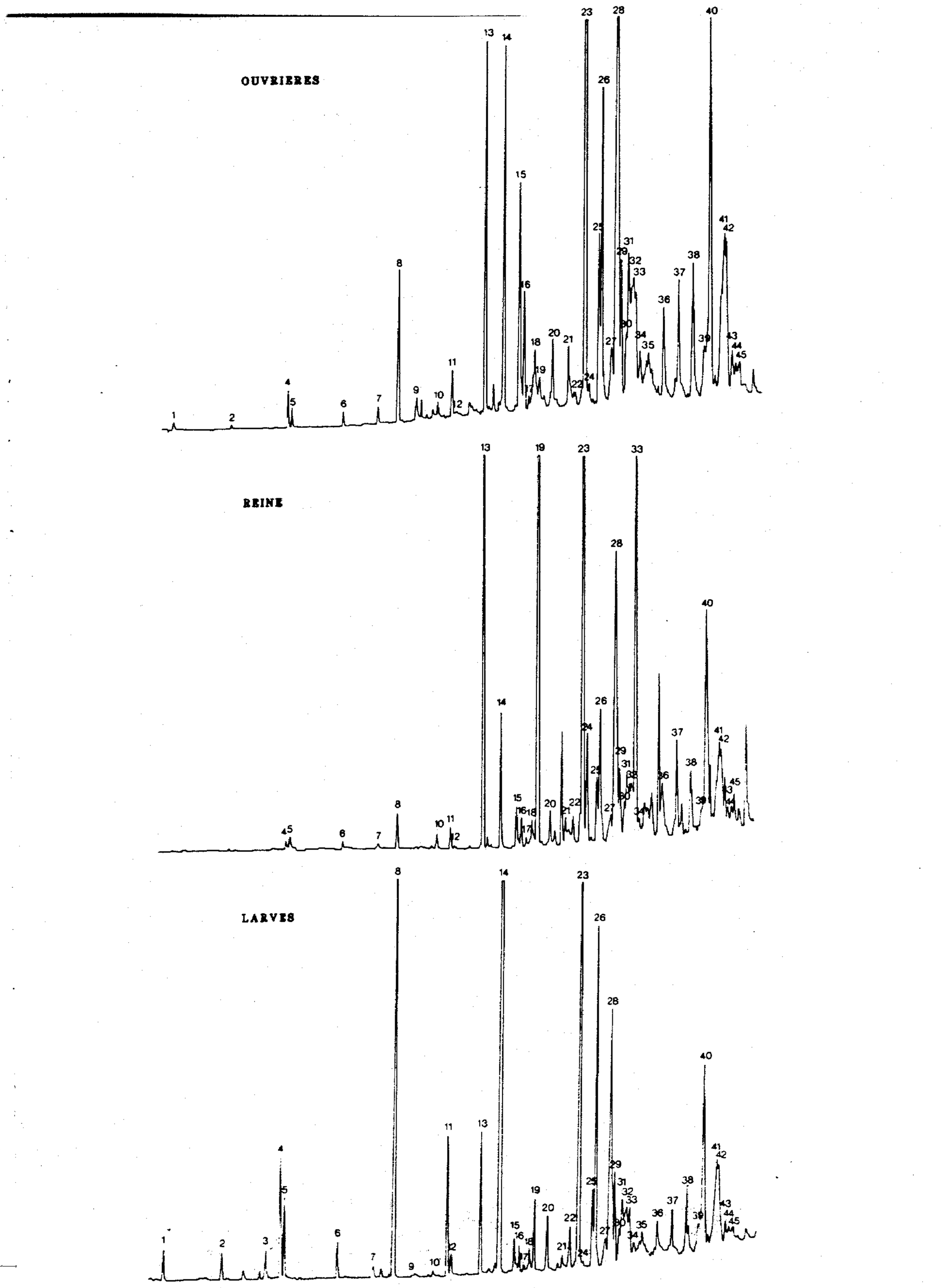


Fig. 1 : Chromatogrammes des hydrocarbures cuticulaires des ouvrières, de la reine et des larves d'une société de ***Camponotus vagus*** *(Riboux ,Bouches-du-Rhône). Pic 8 : nC27, pic 13 : 4MeC28 , pic 14 : nC29, pic 23 : 4 MeC30, pic 28 : 11 MeC31, 13 MeC31, 15 MeC31, pic 33 : diMeC31 , pic 40 : 11 MeC33, 13 MeC33, 15 MeC33.*

Fig. 1 : G.C. traces of cuticular hydrocarbons of ***Camponotus vagus*** *workers, queen and larvae (society from Riboux, Bouches-du Rhône). Peak 8 : nC27, peak 13 : 4MeC28 , peak14 : nC29, peak 23 : 4 MeC30, peak 28 : 11 MeC31, 13 MeC31, 15MeC31, peak 33 : diMeC31, peak 40 : 11 MeC31, 13 MeC33, 15 MeC33.*

Discussion

Dans le mélange complexe d'hydrocarbures cuticulaires qui caractérise l'espèce, un petit nombre de produits majeurs, essentiellement des n alcanes et des monométhylalcanes, permettent de distinguer 3 types de spectres : celui de la reine, celui des ouvrières et des sexués ailés (mâles et femelles) et celui des larves. D'autres hydrocarbures, non majoritaires, permettent de distinguer les ouvrières des sexués et les sexués selon leur sexe. Chaque spectre varie en relation avec les caractéristiques physiologiques des individus concernés : le stade de développement pour les larves, probablement l'âge (et en tous cas la fonction) pour les ouvrières, l'activité ovarienne pour la reine.

Coexistent donc dans la société une série de signatures chimiques caractérisant les différents types d'individus qui la composent ; tous les individus portent une signature chimique commune : celle de leur société. Les hydrocarbures cuticulaires interviennent dans la reconnaissance réciproque des membres de la société et permettent de les distinguer des membres de sociétés étrangères. En outre, ils sont susceptibles de participer à la discrimination par les membres de la société des différentes catégories d'individus, permettant de moduler leur comportement en fonction du type de partenaire.

Chez les Termites, on a déjà montré que les espèces se distinguent par la nature de leurs hydrocarbures cuticulaires et que, dans chaque espèce, leur proportions caractérisent les castes (HOWARD et al., 1978, BLOMQUIST et al., 1979, HOWARD et al., 1982, HAVERTY et al., 1988, BAGNERES et al., 1988).

Les mécanismes de production des hydrocarbures cuticulaires paraissent complexes (BONAVITA-COUGOURDAN, 1988 ; BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1989). L'analyse comparée des spectres cuticulaires de larves élevées normalement par leurs soeurs ouvrières et de larves élevées par des ouvrières de la même espèce mais étrangères (qui ont donc été soumises à un changement de leur environnement social) conduit à reconnaître dans le spectre des hydrocarbures cuticulaires des larves 2 catégories principales d'hydrocarbures : ceux qui, par leurs proportions élevées, sont à l'origine de la signature chimique de cette catégorie d'individus et ceux qui participent à la signature chimique de la société.

Pour ce qui est de l'origine des hydrocarbures de la première catégorie, il est raisonnable de penser que, chez les larves comme chez les adultes, les cellules secrétrices (cellules épidermiques ou cellules du corps gras périphérique, cf. BLOMQUIST et DILLWITH, 1985) ont la potentialité de produire tous les hydrocarbures spécifiques. Le fonctionnement des gènes qui sont à l'origine de ces produits pourrait être modulé directement par des gènes de régulation. Le fonctionnement différentiel de ces gènes de régulation conduirait à l'existence, dans le sexe femelle, de 3 principaux types de spectre : celui des larves, celui des ouvrières et des sexués et celui de la reine.

Quant à l'origine des hydrocarbures qui participent à la signature chimique de la société et dont les proportions changent en fonction de l'environnement social, les hypothèses les plus plausibles sont les suivantes :

1) modulation de la synthèse des hydrocarbures ou de leurs précurseurs par des mécanismes de régulation génétiquement controlés en fonction de stimulations venues de l'environnement social, en l'occurence celles que fournit le spectre des ouvrières,

2) passage des ouvrières aux larves, par l'alimentation, d'hydrocarbures entièrement synthétisés ou de leur précursurs qui s'incorporeraient ensuite à la cuticule.

L'analyse des modifications de la signature spécifique de Fourmis d'espèces

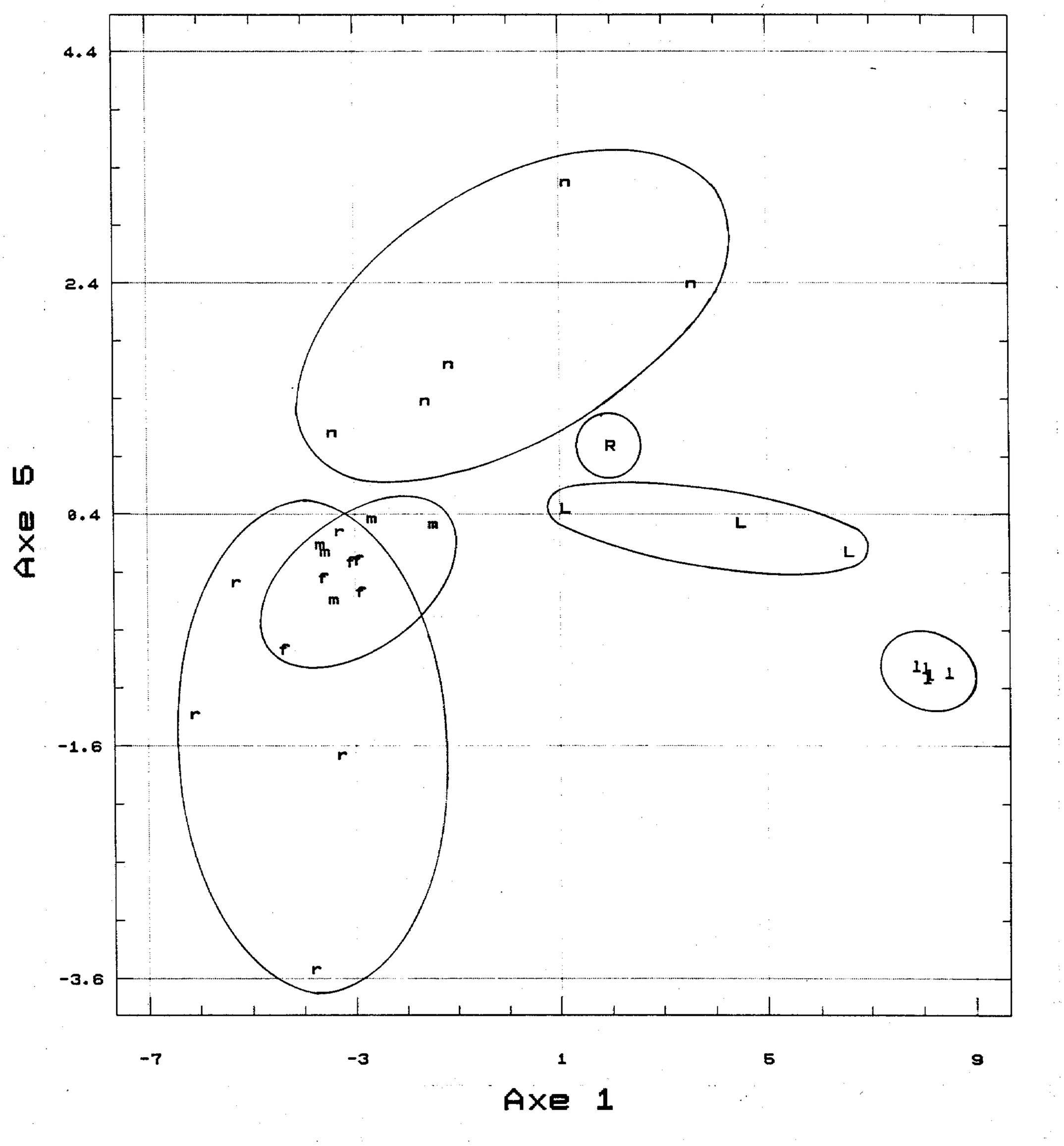


Fig. 2 : Projection des vecteurs "individus" (R : reine, r : ouvrière récolteuse, n : ouvrière nourrice, m : sexué ailé mâle, f : sexué ailé femelle, L : larves agées, l : larves jeunes) sur les axes 1 et 5 de l'Analyse en composantes principales d'après les matrices des proportions relatives des hydrocarbures cuticulaires.

Fig. 2 : Representation of individual vectors (R : queen, r : forager, n : nurse, m : winged male sexual , f : winged female sexual, L : old larvae, l : young larvae), within the framework of the first and fifth axes by principal components Analysis using the maxtrix of the cuticular hydrocarbon relative proportions.

TRABALON M., CAMPAN M., CLEMENT J.L., THON B., LANGE C. LEVEUVRE J., 1989. - Changes in cuticular hydrocarbon composition in the female blowfly *Calliphora vomitoria* (Diptera) during ontogenesis. *Behav. Proc.*, 17, 107-115.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 253-260 (1990)

ETUDE ETHOLOGIQUE DE LA SUBSTANCE DE PISTE DE TETRAMORIUM SEMILAEVE ET T. MERIDIONALE (MYRMICINAE)

M.-C. CAMMAERTS et R. CAMMAERTS

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, 50 av. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles.

Résumé : En zone méditerranéenne française, et plus précisément aux environs de Banyuls-sur-mer, nidifient non seulement des *Tetramorium semilaeve* comme indiqué dans la littérature (Bernard, 1968), mais aussi et surtout des *T. meridionale*. Ces deux espèces élaborent dans leur glande à poison une ou plusieurs substances de piste, semblables, mais les glandes de *T. meridionale* déclenchent un meilleur suivi de piste que celles de *T. semilaeve*, et *T. meridionale* suit mieux les pistes que *T. semilaeve*.

De tests croisés entre quatre espèces de *Tetramorium*, on peut déduire les deux informations suivantes. Aucune des deux espèces ne suit ni ne secrète la ou les substances produites par la glande à poison de *T. impurum*. Mais, elles suivent un peu et produisent en faible quantité du 3-éthyl-2,5-diméthylpyrazine (EDMP) et/ou du 2,5-diméthylpyrazine (DMP), substances constituantes de la phéromone de piste de *T. caespitum*.

Par ailleurs, les ouvrières des deux espèces étudiées présentent, au niveau de leur dernier sternite abdominal, un facteur éthologiquement actif. Chez *T. semilaeve*, il augmente la vitesse linéaire et angulaire des fourmis et les incite à préférer quelque peu des pistes additionnées de ce facteur. Chez *T. meridionale*, il attire les fourmis à courte distance, renforce l'activité de la substance de piste et confert à cette piste un caractère nettement préférentiel.

Une première analyse chimique de glandes à poison et de derniers sternites fut réalisée, mais les résultats ne permettent pas encore de préciser de manière indubitable la composition chimique exacte des substances de piste recherchées.

Mots-clés : *Myrmicinae* - *Tetramorium* - piste - dernier sternite.

Summary : Ethological study of the trail substance of *Tetramorium semilaeve* and *Tetramorium meridionale* (*Myrmicinae*).

In the South of France, and more precisely in the neighbourings of Banyuls sur mer, are living *Tetramorium semilaeve*, as stipulated in litterature (Bernard, 1968), and *T. meridionale* which colonies are more numerous and populous. These species produce in their poison gland one or several similar trail substances. But the glands of *T. meridionale* induce a better trail following behaviour than those of *T. semilaeve*, and *T. meridionale* follows the trails more accurately than *T. semilaeve*.

Tableau 1. Réponses de 4 espèces de *Tetramorium* à des extraits de leur glandes à poison (médianes de nombres d'arcs parcourus; gl/p : glandes/piste).
Table 1. Reponses of four species of *Tetramorium* to their poison glands (median of numbers of arcs followed ; gl/p : glands/trail).

	pistes présentées	gl/p	: médiane	*espèces testées*	gl/p	: médiane
A		*T. semilaeve*			*T. meridionale*	
	T. semilaeve	0,01	: 5,2		0,01	: 16,5
		0,05	: 2,7		0,05	: 7,5
		0,1	: 6,0		0,1	: 16,0
		0,5	: 2,5		0,5	: 10,0
		1	: 2,9		1	: 10,1
	T. meridionale	0,01	: 1,0		0,01	: 4,2
		0,05	: 5,0		0,05	: 13,0
		0,1	: 7,0		0,1	: 17,0
		0,5	: 6,0		0,5	: 16,0
		1	: 7,4		1	: 15,5
B	*T. caespitum*	0,001	: 0,6		0,001	: 0,8
		0,01	: 0,6		0,01	: 0,8
		0,1	: 3,3		0,1	: 10,6
		1	: 8,5		1	: 13,5
	T. impurum	0,001	: 0,6		0,001	: 0,7
		0,01	: 0,6		0,01	: 0,9
		0,1	: 0,7		0,1	: 1,8
		1	: 0,5		1	: 1,2
C		*T. caespitum*			*T. impurum*	
	T. semilaeve	0,001	: 0,6		0,001	: 0,8
		0,01	: 0,7		0,01	: 0,8
		0,1	: 2,4		0,1	: 0,7
		1	: 7,1		1	: 0,7
	T. meridionale	0,001	: 1,8		0,001	: 0,8
		0,01	: 2,9		0,01	: 0,9
		0,1	: 8,7		0,1	: 1,0
		1	: 16,7		1	: 1,1

Fron cross-activity tests between four species of *Tetramorium*, the two following hypothesis can be deduced. None of the two studied species follows or secrete the substance(s) produced by *T. impurum* poison glands. They follow weakly and produce, in small amount, EDMP and/or DMP, the trail pheromone contituents of *T. caespitum*.

On the other hand, in the two studied species, an ethologically active factor can be revealed in the vicinity of the workers last sternite. In *T. semilaeve*, it increases the workers speed and sinuosity; if added to a trail, it incites the ants to prefer somewhat this trail. In *T. meridionale*, it attracts the ants from short distances, enhances the activity of the trail pheromone and gives to the trail an obvious preferential character.

Chemical analysis of poison glands and last sternites have already been done, but until now, results do not allow to precise, without any doubt, the chemical composition of the researched trail substances.

Key-words : *Myrmicinae* - *Tetramorium* - trail - last sternite.

INTRODUCTION

La substance de piste de *T. caespitum* est constituée de 3-éthyl-2,5-diméthylpyrazine (EDMP) et de 2,5-diméthylpyrazine (DMP) (Attygalle et al., 1984). Un mélange aux proportions naturelles de ces deux substances donne un suivi de piste identique à celui qu'entraîne la sécrétion totale. La glande à poison de *T. impurum* contient du méthyl-6-méthyl-salicylate (Morgan et al., 1987). Mais le suivi de piste induit par cette substance est inférieur à celui que déclenche une glande entière. Les ouvrières de *Tetramorium semilaeve* provenant de Corse ne suivent pas les pistes des deux espèces pré-citées, qui elles mêmes, ne répondent pas au contenu de la glande à poison de *T. semilaeve* (Cammaerts et al., 1985). La substance de piste de cette dernière espèce est encore inconnue. C'est en vue d'étudier cette substance de piste que nous avons récolté, dans les environs de Banyuls-sur-mer (Pyrénées Orientales, France)ce qui était stipulé dans la littérature (Bernard, 1968) comme étant des *T. semilaeve*. Il s'avéra cependant que la majorité des nids de *Tetramorium* peuplant les environs de Banyuls-sur-mer sont des *T. meridionale*, l'espèce *T. semilaeve* n'y étant représentée que par quelques sociétés peu populeuses.

Une étude éthologique des substances de piste des deux espèces fut dès lors entreprise. Nous la résumons ici. Elle se doublera, par après, d'une analyse chimique.

MATERIEL ET METHODES

Les sociétés de *T. semilaeve* et *T. meridionale* étudiées proviennent des environs de Banyuls-sur-mer (Pyrénées Orientales, France), notamment des rives de la Ballaurie. Des nids de *T. caespitum* furent récoltés à Virton (Belgique), et des sociétés de *T. impurum* furent prélevées à Perlé (Grand-Duché de Luxembourg). Les sociétés furent maintenues au laboratoire dans des tubes en verre constituant des nids artificiels, posés dans des bacs en polyéthylène (59/38/5 cm) servant d'aire de récolte et de lieu expérimental.

Des extraits de glandes à poison ou de derniers sternites furent réalisés et dilués dans des mélanges d'hexane et d'acétone, 1/1, V/V.

Tableau 2. Agréation de *T. semilaeve* et *T. meridionale* autour d'un dernier ou avant-dernier (av. der.) sternite d'ouvrières.
Table 2. Aggregation of *T. semilaeve* and *T. meridionale* around a last or a penultimate (av. der.) sternite of workers.

espèces testées	stimulus présenté	fourmis présentes		fourmis atteignant	
T. semilaeve	dernier sternite	11,21	P<0.005	33,22	P<0.005
	av. der. sternite	6,9		20,50	
T. meridionale	dernier sternite	5,64	P<0.01	21,19	P<0.005
	av. der. sternite	4,62		15,06	

Tableau 3. Réaction locomotrice de *T. semilaeve* et *T. meridionale* à des derniers ou des avant-derniers sternites isolés.
Table 3. Locomotion reaction *T. semilaeve* and *T. meridionale* to last (der.) ou penultimate (av.der.) isolated sternites.

espèces testées stimuli	Orientation(deg.ang.) médiane de 30 valeurs moyennes de 10 à 40 mesures		Vitesse(mm/sec) médiane de 20 valeurs analysant chaque fois un trajet de 5-20 cm ou 5-20 secondes		Sinuosité(deg./cm médiane de 20 valeurs analysant chaque fois un trajet de 5-20 cm ou 5-20 secondes	
T. semilaeve						
contrôle			9,9	P<0.001	117,0	NS
der.ster.	77,7	NS	13,4	P<0.001	139,0	P<0.001
av.der.ster.	87,5	NS	10,3	P=0.02	110,0	NS
der.ster. *meridionale*	84,0		11,6		103,0	
T. meridionale						
contrôle			10,2	NS	181,5	NS
der.ster.	48,0	P<0.001	9,0	NS	183,0	NS
av.der.ster.	89,0	NS	9,1	NS	186,5	NS
der.ster. *semilaeve*	78,0		9,9		186,0	

Les quantités de structures glandulaires et de solvants utilisées furent choisies afin d'obtenir des nombres désirés de structures à présenter dans des quantités souhaitées de solvants (par exemple 0,5 glandes dans 50 µl de solvants). L'activité en tant que substance de piste d'un extrait fut quantifiée de la manière rapportée par Cammaerts et al., 1990. Les distributions, médianes et quartiles des nombres obtenus furent établis et des distributions furent comparées entre-elles à l'aide de tests X^2 non paramétriques.

Les agrégations occasionnées par des derniers ou des avant-derniers sternites furent quantifiées comme précisé dans d'autres travaux (par exemple Cammaerts et al., 1988). L'orientation des fourmis vers ces stimuli ainsi que leur vitesse linéaire et angulaire furent enregistrées comme précédemment (par exemple op. cit.), puis quantifiées d'une manière similaire, que précisera un travail ultérieur. Les distributions, médianes et quartiles furent à nouveau établis à chaque fois.

Une expérience de choix entre deux pistes, semblable à celle relatée dans d'autres travaux (par exemple Cammaerts, 1984), fut réalisée en utilisant, d'une part, un extrait de glandes à poison, et d'autre part, un extrait de glandes à poison et de derniers sternites spécifiques ou non. Les fourmis hésitant ou choisissant l'un ou l'autre des deux extraits furent dénombrées durant 10 minutes par deux observateurs.

RESULTATS

Activité en tant que substance de piste des glandes à poison de *T. semilaeve* et *T. meridionale* (Tab.1 A)

Chaque espèce produit une ou plusieurs substances de piste dans sa glande à poison, et peut suivre la piste de l'autre espèce. Remarquons que *T. meridionale* présente un meilleur suivi de piste que *T. semilaeve*, et que sa glande à poison est un peu plus active.

Réponses de *T.semilaeve* et *T. meridionale* aux glandes à poison de *T. caespitum* et *T. impurum* et de ces deux dernières espèces aux glandes à poison des deux premières espèces citées (Tab.1 B et C)

Les ouvrières de *T. semilaeve* et *T. meridionale* ne suivent jamais les pistes de *T. impurum*, mais elles répondent légèrement à celles de *T. caespitum* donc, logiquement, à l'EDMP et/ou au DMP.

T. impurum ne suit nullement les pistes de *T. semilaeve* et *T. meridionale*. Ces espèces ne produisent donc pas la ou les substances de piste de *T. impurum*. *T. caespitum* répond à de grandes quantités d'extraits de glandes à poison de *T. semilaeve* et *T. meridionale*. Les glandes de ces espèces pourraient donc contenir un peu d'EDMP et/ou de DMP, ce qui ne suffit cependant pas à expliquer le bon suivi de piste qu'induit, chez *T. semilaeve* et *T. meridionale*, leurs propres glandes à poison.

Tableau 4. Réponses de *T. semilaeve* et *T. meridionale* à des pistes imbibées d'extraits précisés (médianes de nombres d'arcs parcourus; résultats de tests X^2).
Gl.P : glande à poison; D.S. : dernier sternite; sp. : spécifique.
Table 5. Reponses of *T. semilaeve* and *T. meridionale* to trails traced with the extracts described (median of numbers of arcs followed ; results of X^2 tests). Gl.P : poison gland; D.S. : last sternite; sp. : specific.

espèces testées	nature des extraits présentés	concentrations (glandes / piste) 0,05	0,1	0,2	0,5	1	2
T. semilaeve	Gl.P + D.S. sp.	2,50	8,75	5,50	9,50	7,50	2,67
		NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Gl.P + D.S.non sp.	5,67	6,44	4,94	7,50	4,75	2,75
					NS	NS	
	Gl.P seule				10,17		
	D.S. sp. seul				0,80		
T. meridionale	Gl.P + D.S. sp.	6,00	9,50	16,00	27,50	19,00	8,00
		NS	NS	P<0.02	P<0.05	P<0.01	NS
	Gl.P + D.S.non sp.	5,21	11,75	14,50	20,50	9,50	7,67
					P=0.01	NS	
	Gl.P seule				10,67		
	D.S. sp. seul				4,27		

Tableau 5. Choix de *T. semilaeve* et *T. meridionale* pour des pistes imprégnées de glandes à poison ou de glandes à poison et de derniers sternites spécifiques ou non spécifiques.
Gl.P : glande à poison ; d.st. : dernier sternite ; sp. : spécifique
P : seuil de probabilité ; NS : différence non significative ; résultats de tests X^2 appliqués aux nombres d'ouvrières choisissant l'une ou l'autre des deux pistes présentées.
Table 5. Choices of *T. semilaeve* and *T. meridionale* for trails traced with poison glands extracts or with poison glands and last sternites extracts of the same species or the other one.
Gl.P : poison gland ; d.st. : last sternite ; sp. : specific
P : level of probability ; NS : non significant difference ; results of X^2 tests applied to the numbers of ants choosing either trail.

espèces testées	Nombre d' ouvrières indécises	Nombre d'ouvrières choisissant les pistes tracées avec un extrait de Gl.P + d.st.sp.	Gl.P	Gl.P + d.st.non sp.
T. semilaeve	34	47	26	NS
	29		32	21 NS
T. meridionale	2	61	15	P<0.001
	31		44	30 NS

Activité éthologique du dernier sternite abdominal des ouvrières de *T. semilaeve* et *T. meridionale*.

Présentée ponctuellement, le dernier sternite abdominal agrège les fourmis de manière différente selon l'espèce concernée (Tab.2). Les *T. meridionale* sont attirés par un dernier sternite isolé de congénère, tandis que les *T. semilaeve* subissent une augmentation de vitesse linéaire et angulaire au voisinage d'une telle structure (Tab.3).

En Tab.4, il apparaît que, chez *T. meridionale*, des pistes mixtes "poison + dernier sternite spécifique" sont mieux suivies que des pistes mixtes "poison + dernier sternite non spécifique". D'autre part (les expériences n'ont porté ici que sur une dilution), les *T. meridionale* suivent mieux des pistes mixtes "poison + dernier sternite spécifique" que des pistes imprégnées uniquement d'extraits de glandes à poison. Enfin, chez les deux espèces, des extraits de derniers sternites n'induisent jamais de suivi de piste.

Les expériences de choix (Tab.5) montrent que les fourmis préfèrent des pistes mixtes "poison + dernier sternite spécifique" à des pistes établies uniquement à partir de glandes à poison, et ces dernières à des pistes mixtes "poison + dernier sternite non spécifique". Mais seules, des *T. meridionale* face à un extrait de glandes à poison d'une part et à un extrait de glandes à poison et de derniers sternites spécifiques d'autre part, affichent sans hésitation une préférence significative pour le second extrait cité.

Les préférences des fourmis pour des extraits mixtes, d'une part de glandes à poison et de derniers sternites spécifiques, et d'autre part de glandes à poison et de derniers sternites non spécifiques, sont dans les rapports de 3/1 pour *T. semilaeve* et de 6/1 pour *T. meridionale*.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION RELATIVES AUX ETUDES ETHOLOGIQUES

T. semilaeve et *T. meridionale* élaborent dans leur glande à poison une ou plusieurs substances de piste, semblables, mais légèrement plus actives chez *T. meridionale*, et induisant chez cette espèce un meilleur suivi de la piste.

Les deux espèces ne produiraient pas la ou les substances de piste émises par *T. impurum* et n'y répondraient pas, mais sécrèteraient de faibles quantités d'EDMP et/ou de DMP, et répondraient quelque peu à l'un et/ou à l'autre de ces deux substances. Ce dernier résultat diffère de celui obtenu en 1985 par Cammaerts et al., pour des *T. semilaeve* originaires de Corse. Une comparaison des *T. semilaeve* issus de Corse et du sud de la France se justifiera donc.

Un facteur éthologiquement actif peut être mis en évidence au niveau du dernier sternite des ouvrières. Chez *T. semilaeve*, il modifie la locomotion des ouvrières et donne à la piste un caractère préférentiel. Chez *T. meridionale*, il est attractif, augmente l'activité de la substance de piste, et lui confère un caractère significativement spécifique. Il rappelle le facteur mis en évidence au niveau du dernier sternite des ouvrières de *Myrmica rubra* (Cammaerts, 1982, 1984).

ANALYSE CHIMIQUE

Une première analyse chimique de derniers sternites isolés révéla l'existence d'une faible quantité d'un constituant encore non identifié.

Des glandes à poison de *T. meridionale*, analysées chimiquement, se sont avérées contenir de l'indole (environ 1 ng par glande), et de petites quantités d'EDMP et de DMP. Ce dernier résultat est en accord avec les observations éthologiques (second paragraphe des résultats). Mais l'indole, considéré par les chimistes comme étant la substance de piste des espèces étudiées, ne nous a jamais permis d'obtenir de suivi valable de la piste chez l'une ou l'autre des deux espèces étudiées. Les recherches se poursuivent et s'étendront aux autres espèces de *Tetramorium* récoltées et découvertes en France au cours de trois années consécutives d'étude sur le terrain.

REFERENCES

Attygalle, A.B., Morgan, E.D., 1984.- Identification of the trail pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. (Hymenoptera : Myrmicinae). J. of Chemical Ecology, 10, 1543-1468.

Bernard, F., 1968.- Les fourmis (Hymenoptera - Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. 3. Masson, Paris,411 pp.

Cammaerts, M-C., 1982.- Une source inédite de phéromone chez *Myrmica rubra* L. Insectes Sociaux, 29, 524-534.

Cammaerts, M-C., 1984.- Probable function for a previously unrecognized pheromone in ants of the genus Myrmica. Behavioual Processes, 9, 135-145.

Cammaerts, R., Pasteels, J-M., Roisin, Y., 1985.- Identification et distribution de *Tetramorium caespitum* (L.) et *T. impurum* (Foerster) en Belgique (*Hymenoptera Formicidae*). Actes Coll. Insectes Soc., 109-118.

Cammaerts, M-C., Attygalle, A.B., Vostrowsky, O., Bestmann, H.J., 1988.- Ethological studies of the mandibular land secretion of the ant *Manica rubida* (Formicidae - Myrmicinae). J. Insect Physiol., 34, 347-350.

Cammaerts, R., Detrain, C., Cammaerts, M-C., 1990.- Host trail following by the Myrmecophilous Beetle *Edaphopaussus favieri* (Fairmaire) (Carabidae Paussinae). Insectes Sociaux, sous presse.

Morgan, E.D., Ollett, D.G., 1987.- Methyl 6-methylsalicylate, trail pheromone of the ant *Tetramorium impurum*. Naturwissenschaften, 74, 596-597.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 203-210 (1990)

DONNEES PRELIMINAIRES SUR LE POUVOIR ATTRACTIF DES REINES DE LA FOURMI D'ARGENTINE, *IRIDOMYRMEX HUMILIS* (MAYR)

A. Cariou et L. Passera

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse (France).

Résumé :

Ce travail a pour but d'étudier l'attraction exercée par les reines de la fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis* sur leurs ouvrières.

Une reine vivante est toujours plus attractive qu'une reine morte même si la mort est récente. Le pouvoir attractif des cadavres diminue au cours du temps mais il est fonction de la manière dont le cadavre est conservé: dans le nid au contact des ouvrières, dans le nid mais enfermé dans un tube grillagé, hors du nid à température normale et enfin hors du nid dans un congélateur. C'est dans la première situation que l'attraction royale diminue le plus vite et dans la dernière situation qu'elle diminue le moins vite. La perte d'attraction est également très forte lorsque le cadavre est lavé au pentane.

Ces résultats suggèrent l'existence sur la cuticule des reines de substances attractives sensibles à l'oxydation et solubles dans les solvants organiques.

Mots-clés : Fourmi d'Argentine, attraction royale.

Summary : **Preliminary results regarding the attractive power of queens of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr).**

The aim of this work was to study the nature of the attraction of Argentine ant workers to their queens.

A living queen is always more attractive than a dead one even if the death is recent. The attractive power of queen corpses diminishes over time and depends on the manner in which the corpse is maintained: in the nest in contact with workers, in the nest but enclosed in a tube sealed with screen, outside the nest in a freezer. It is in the first situation that the attraction diminishes the most rapidly and in the last situation that it diminishes the least rapidly. The loss of attraction is also very rapid when the corpse is washed in pentane.

The results suggest that there are substances on the cuticle of the queens' body which serve as attractants and are sensitive to oxidation and soluble in organic solvents.

Key Words : Argentine ant, queen attraction.

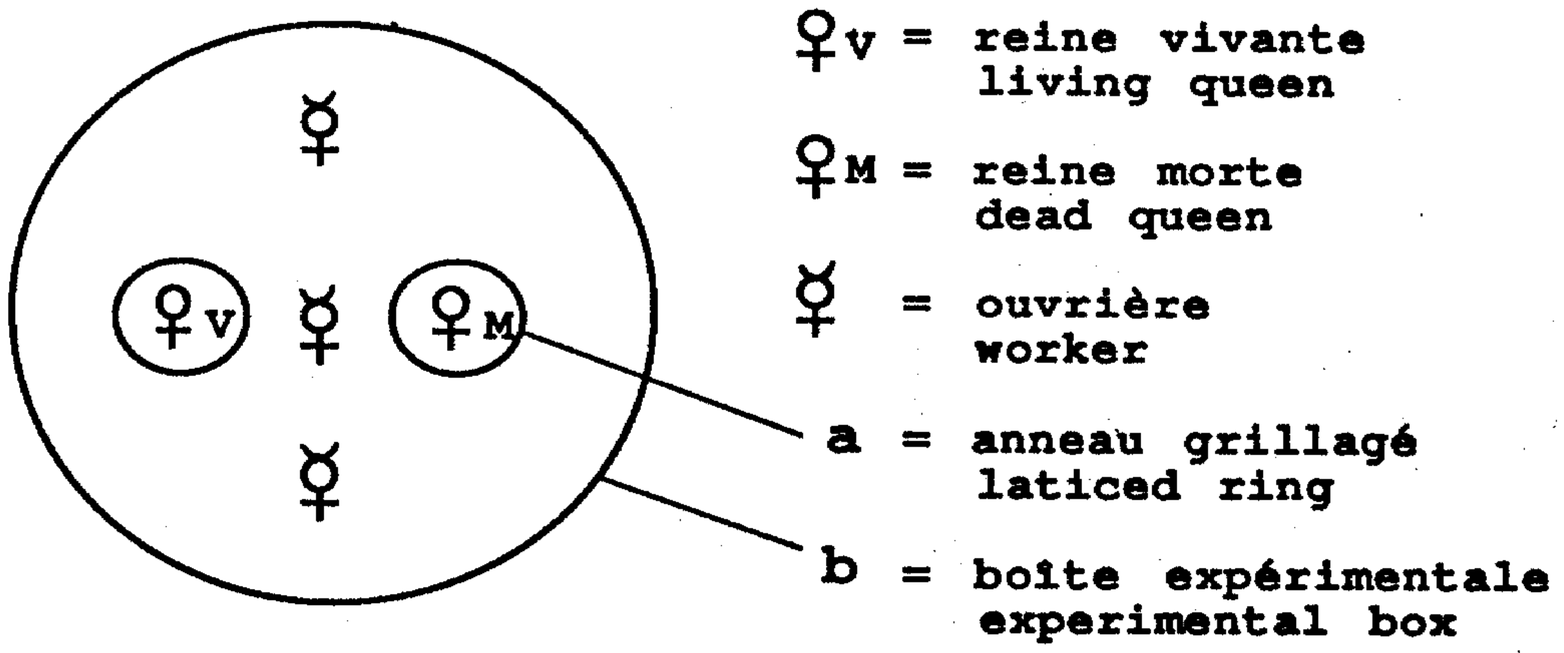
INTRODUCTION

On connaît depuis longtemps le rôle clé qu'exerce la reine dans les sociétés d'insectes en régulant la physiologie et le comportement des ouvrières. Ainsi pour Free (1977), la principale fonction de la reine d'abeille en dehors de la ponte est de déclencher, d'entretenir et de coordonner les activités des ouvrières. On sait aussi depuis longtemps (Pain 1956) que le pouvoir de la reine d'abeille s'exerce par le biais de phéromones que les ouvrières reçoivent habituellement par contact. Ce comportement implique que les ouvrières sont attirées par la reine de leur société formant souvent une "cour royale" autour d'elle. D'après Stumper (1956), l'attraction royale se traduit par la succession de 3 actes: - un attroupement des ouvrières autour de la reine - le léchage du corps de la reine par celles-ci - le transport de la reine dans le nid. Ce comportement se perpétue en général après la mort de la reine d'où une persistance de leur pouvoir attractif post-mortem. C'est ce pouvoir attractif royal dont les mécanismes chez les fourmis ne sont pas très bien connus que nous avons voulu étudier. La fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis*, par son haut degré de polygynie se prête particulièrement bien à l'étude de ce phénomène. Nous avons pour cela utilisé des cadavres de reines auxquels on fait subir différents traitements afin de voir dans quelle mesure ces manipulations peuvent modifier leur pouvoir attractif.

Matériel et méthodes

L'attraction royale est estimée au moyen de tests permettant de comptabiliser le nombre d'ouvrières pénétrant dans des cagettes grillagées contenant la reine. Pour chacun des tests on met en présence dans une arène circulaire (de 12,9 cm de diamètre) à parois fluonnées, 50 ouvrières, une reine vivante désailée (supposée fécondée) et un cadavre royal. Reines et ouvrières proviennent du même nid. Reine vivante et cadavre sont placés séparément et à équidistance du centre de l'arène dans une cagette grillagée de 1,6 cm de diamètre et 0,6 cm de hauteur permettant le seul passage des ouvrières (fig.1). On laisse les ouvrières et les reines s'acclimater pendant 15 minutes à leur nouvel environnement. Passé ce délai, on comptabilise alors toutes les 5 minutes pendant une heure le nombre d'ouvrières se trouvant à l'intérieur de chaque cagette. Le chiffre résultant de la moyenne des 12 relevés concernant le cadavre est comparé à celui établi dans les mêmes conditions pour la reine vivante. Ce dernier étant considéré comme l'expression d'un pouvoir attractif total, on lui attribue la valeur 100%. Le pouvoir attractif du cadavre est exprimé en pourcentage du pouvoir attractif de la reine vivante accompagné de l'écart-type.

Les cadavres sont obtenus en plaçant les reines pendant 15 minutes dans un congélateur. Les 4 premiers tests d'une heure chacun se déroulent en continu. A l'issue de ces 4 heures d'expérimentation, reines témoins et ouvrières sont replacées dans leur nid d'origine d'où on les ressortira pour les autres tests qui se déroulent à t=6 heures, t=12 heures, t=24 heures, t=48 heures et t=96 heures.



$$\%\ \text{pouvoir attractif}\ ♀M = \frac{x☿\ \text{attirées par}\ ♀M}{y☿\ \text{attirées par}\ ♀V} \times 100$$

Fig. 1 : Dispositif expérimental.
Fig. 1 : Experimental device.

Les cadavres subissent 4 types de traitements:

a - cadavre laissé à l'air libre (t° ambiante d'environ 26°C) dans le nid entre chaque test et référencé "cadavre dans le nid".

b - cadavre laissé à l'air libre et hors du nid entre deux tests et référencé "cadavre hors du nid".

c - cadavre laissé à l'air libre, enfermé dans un tube grillagé aux deux extrêmités ne permettant pas le passage des ouvrières et placé dans le nid entre deux tests et référencé "cadavre encagé".

d - cadavre conservé au congélateur après chaque test et référencé "cadavre au congélateur".

Dans une autre série d'expériences, les reines sont tuées non plus par congélation mais par un séjour de 5 minutes dans du pentane. Elles sont traitées ensuite comme les cadavres référencés a.

Analyse statistique: afin d'obtenir une distribution normale permettant l'utilisation du test t, les valeurs en pourcentages sont converties en arcs sinus des racines carrées.

RESULTATS

1 - Cagette vide.

Dans l'arène, on met simultanément en compétition 3 cagettes contenant:

- une reine vivante
- une reine morte par congélation
- rien (cagette vide). (se reporter à la fig. 1 à laquelle on a rajoutée un 3^{è} anneau).

Si l'on compare le nombre d'individus présents dans les trois cagettes (fig. 2), on remarque que seulement 1,0% (± 0,2) d'entre eux se trouvent dans la cagette vide contre 66,7% (± 2,3) dans la cagette "reine vivante" et 32,3% (± 2,3) dans la cagette "reine morte". L'attraction exercée par la cagette vide est donc négligeable. La présence des ouvrières dans les enceintes grillagées sera donc due quasi-exclusivement à la présence d'une forme royale et non à un comportement d'exploration.

	cage vide	cage ♀M	cage ♀V
% attraction	1,0 ± 0,2	32,3 ± 2,3	66,7 ± 2,3

Fig. 2 : Expérience préliminaire : Test de la cage vide (X ± SD).
Fig. 2 : Preliminar experiment : Empty cage-test (X ± SD).

2 - Pouvoir attractif des cadavres obtenus par congélation.

Quel que soit le traitement subi, le pouvoir attractif d'un cadavre diminue avec le temps mais on observe des différences selon les traitements (fig. 3). Au bout de 24 heures, les cadavres dans le nid, hors du nid, encagés et enfin au congélateur, ont perdu respectivement 79,6% (± 17,8), 66,7% (± 25,6), 64,9% (± 28,8) et 59,8% (± 24,7), de leur pouvoir initial. Le premier traitement se différencie statistiquement des 3 autres (P=0,036 t=2,1; P=0,028 t=2,2; P=0,002 t=3,4). Par contre, il n'y a pas encore de différence significative entre les trois derniers traitements.

Au bout de 48 heures, les différences s'accentuent: le cadavre dans le nid continue à perdre du pouvoir attractif (88,8% (± 11,8) du pouvoir initial); il en est de même pour les cadavres hors du nid ou encagés qui perdent respectivement 72,4% (± 20,1) et 75,5% (± 21,5) de leur pouvoir initial). Par contre le cadavre au congélateur cesse de perdre du pouvoir attractif (56,3% (± 24,6) de sa valeur initiale). Le traitement "cadavre dans le nid" reste toujours statistiquement différent des trois autres traitements (P<0,001 t=3,9; P=0,003 t=3,1; P<0,001 t=6,5). Le traitement "cadavre au congélateur" est cette fois statistiquement différent des traitements "cadavre encagé" et "hors du nid" (P=0,005 t=2,9 et P=0,009 t=2,7).

Ce n'est qu'au bout de 96 heures que les 4 traitements sont tous différents les uns des autres. Le pouvoir attractif continue à diminuer perdant respectivement pour les traitements "cadavre dans le nid" et "cadavre hors du nid" 90,7% (± 11,0) et 85% (± 10,6) de sa valeur initiale alors qu'il se stabilise pour le cadavre encagé et le cadavre au congélateur. Ces derniers ne perdent respectivement que 72,2% (± 25,7) et 50,7% (± 29,4) de leur pouvoir initial.

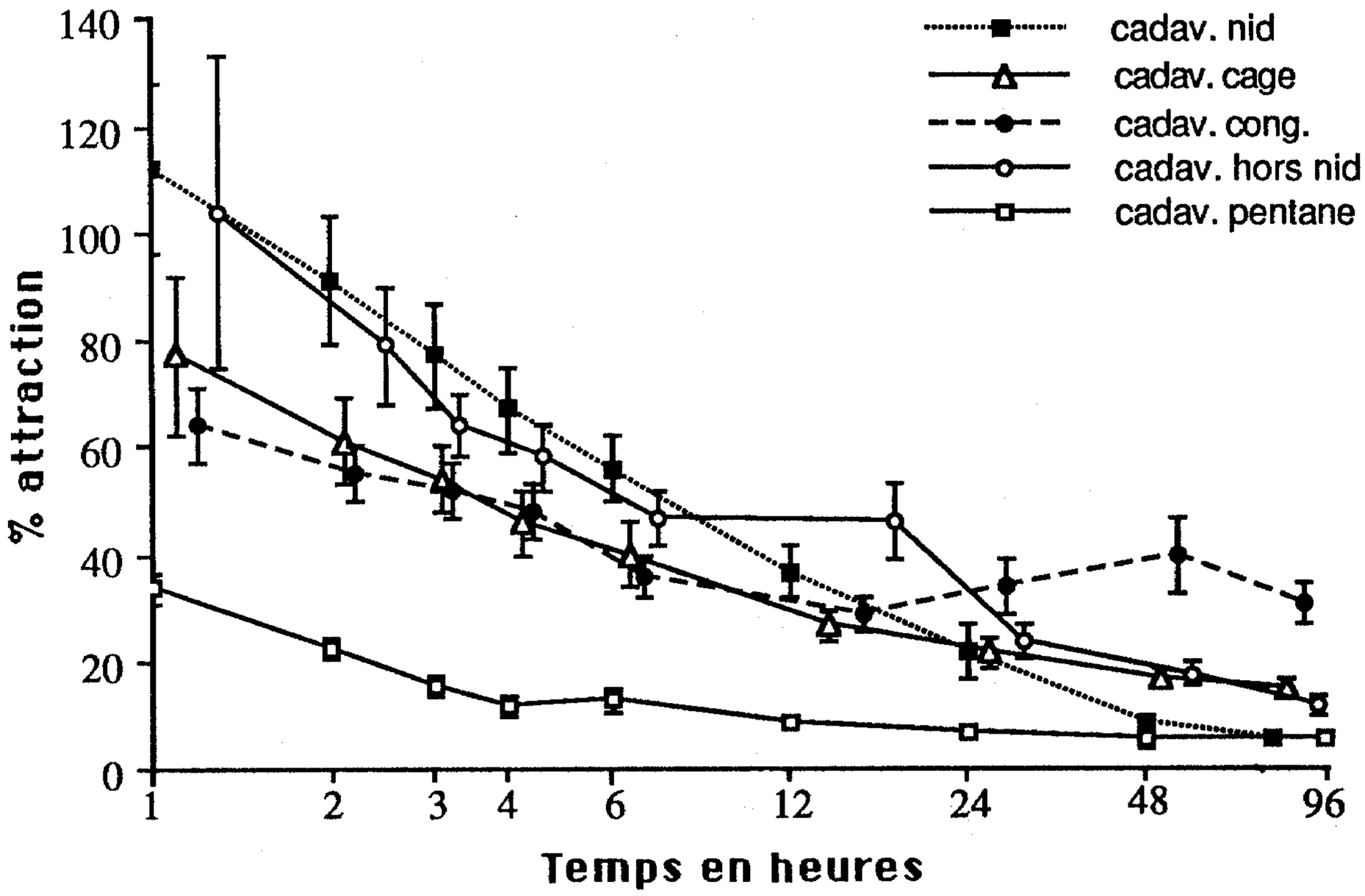


Fig. 3 : Relation entre le pouvoir d'attraction des cadavres traités et le temps (X ± SE) .

Fig. 3 : Relationship between the attractive power of the treated corpses and the time (X ± SE) .

3 - Pouvoir attractif des cadavres lavés au pentane.

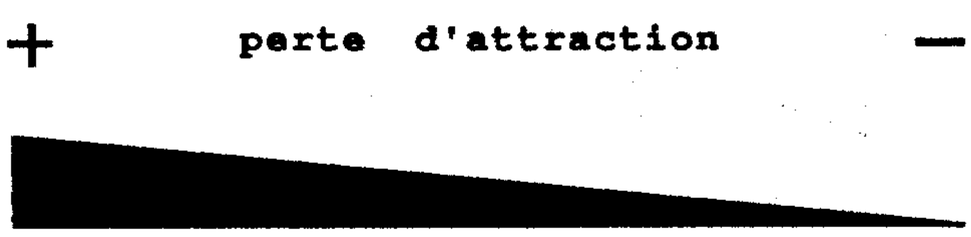
Pour pouvoir comparer une éventuelle différence de perte d'attraction entre les cadavres "pentanisés" ou non, on a pris comme valeur de référence au temps t=0h, la moyenne de la somme des moyennes des pourcentages d'attraction des cadavres obtenus par congélation (X=89,6 ± 22,7). Cette moyenne nous servira à calculer la perte d'attraction des cadavres lavés au pentane.

A l'issue de la deuxième heure de test effectué immédiatement après le lavage de la reine, la perte du pouvoir attractif atteint 74,2% (± 12,5) alors qu'elle varie entre 26,9% (± 19,4) et 31,6% (± 25,2) dans le cas de reines tuées par le froid. (fig. 5). Les différences sont bien sûr significatives pour tous les traitements. En fait dans le cas de reines lavées au pentane, la perte de pouvoir attractif s'établit immédiatement à un niveau atteint seulement au bout de 12 heures par les reines ayant subi le traitement "cadavre dans le nid". Les reines lavées au pentane perdent par la suite relativement peu de pouvoir attractif, ce dernier perdant 74,2% (± 12,5) de son pouvoir initial au début de l'expérience à 93,7% (± 5,2) au bout de 4 jours. A ce moment là, il n'y a plus de différence entre reines lavées au pentane et cadavre laissé dans le nid (P=0,303 t=1,0) .

DISCUSSION

Ces expériences nous permettent de dégager certains points intéressants en ce qui concerne le pouvoir attractif de la reine de fourmi d'Argentine. L'expérience de la cagette vide montre tout d'abord que la présence physique de la reine monopolise l'attention de ses ouvrières: ces dernières ne s'aventurent pratiquement pas dans la cage vide. Cette même expérience montre en outre qu'une reine vivante est beaucoup plus attractive qu'une reine morte même lorsqu'elle vient d'être tuée puisque plus de la moitié des ouvrières sont attirées par la 1ère forme royale contre un peu moins du tiers par la 2è. Il est évidemment difficile de dire si ce résultat est dû à la perception d'une forme reine en mouvement par les ouvrières ou bien si la mort de la reine modifie immédiatement le métabolisme de substances attractives. Le fait qu'une reine morte attire un nombre non négligeable d'ouvrières démontre en effet que la reine possède des substances attractives.

Chez *Oecophylla*, les cadavres de reines sont conservés dans les chambres du nid pendant plus de 6 mois par les ouvrières major qui les transportent, les lèchent fréquemment et pondent occasionnellement des oeufs trophiques près d'eux (Hölldobler et Wilson 1983). La perte d'attraction en fonction du vieillissement du cadavre que l'on observe dans tous les traitements démontre un épuisement progressif du corps de la reine. Coglitore *et al.* (1981) ont confirmé chez *Myrmica rubra* la mise en cause de facteurs essentiellement de nature chimique, peu volatils ou bien absorbés sur la cuticule des reines et qui s'oxydent à l'air. L'oxydation doit jouer un rôle important dans ce processus de la perte progressive du pouvoir attractif. En effet les cadavres conservés au congélateur perdent beaucoup moins de pouvoir attractif que des cadavres laissés à l'air libre: (fig. 4) au bout de 4 jours, les premiers n'ont perdu que 50,7% (± 29,4) de leur pouvoir alors que l'ensemble des derniers en a perdu environ 82,6% (± 9,5).



temps (h)	dans nid	hors nid	encagé	congélateur
24	79,6 ± 17,8	66,7 ± 25,6	64,9 ± 28,8	59,8 ± 24,7
48	88,8 ± 11,8	72,4 ± 20,1	75,5 ± 21,5	56,3 ± 24,6
96	90,7 ± 11	85 ± 10,6	72,2 ± 25,7	50,7 ± 29,4

Fig. 4 : Pourcentage de perte d'attraction des reines tuées par le froid (X ± SD) .

Fig. 4 : Pourcentage of loss of attraction for queens killed by freezing (X ± SD) .

Lenoir *et al.* (1988) ont également montré chez *Cataglyphis cursor* que la congélation du corps conservait toutes les qualités des substances impliquées dans la reconnaissance coloniale: une fourmi étrangère vivante n'était pas plus agressée qu'une fourmi étrangère congelée. Par ailleurs Butler *et al.* (1974) ont démontré chez *Apis mellifera* que la substance royale est rapidement transférée à l'abdomen après application sur le thorax et que le transfert est réduit à 90% chez les reines mortes. Par conséquent le transfert n'est pas un phénomène passif et est très lent en l'absence de métabolisme actif. Quand le métabolisme cesse complètement, le transfert phéromonal est négligeable.

Cependant l'oxydation seule ne peut expliquer la diminution du pouvoir attractif des cadavres avec le temps. En effet les 3 traitements au cours desquels les cadavres restent à l'air libre entraînent des variations dans l'expression du pouvoir attractif.

On remarquera que la perte de ce pouvoir attractif est bien plus rapide pour les cadavres conservés en permanence dans le nid, la différence étant sensible dès le premier jour. On peut penser que le léchage continu du cadavre par les ouvrières épuise la substance phéromonale. Quant aux différences de pouvoir attractif enregistrées pour les traitements "cadavre hors du nid" et "cadavre encagé", elles semblent plus difficiles à expliquer. Le cadavre encagé diffuse peut-être une substance volatile perçue en permanence par les ouvrières qui maintiendrait les liens familiers avec les habitants du nid. A l'inverse, le cadavre stocké hors du nid perdrait plus vite de son identité familière pour les ouvrières.

Le lavage au pentane des reines d'*Iridomyrmex humilis* accentue le désintérêt pour le cadavre par rapport à la reine vivante, lui faisant perdre dès la 2è heure près des trois quarts de son pouvoir attractif initial: les substances attractives impliquées sont donc rapidement éliminées par ce solvant.

temps (h)	reines tuées par le froid	reines lavées au pentane
2	26,9 à 31,6 ± 19,4 ± 25,2	74,2 ± 12,5
96	74,8 ± 17,8	93,7 ± 5,2

Fig. 5: Pourcentage de perte d'attraction des reines tuées par le froid et des reines lavées au pentane (X ± SD) .

Fig. 5 : Pourcentage of loss of attraction for queens killed by freezing and queens washed in pentane (X ± SD) .

Bonavita-Cougourdan *et al.* ont montré chez *Camponotus vagus* qu'une ouvrière résidente pouvait être privée de son odeur par lavage au pentane tandis que les travaux de Lenoir *et al.* (1988) sur *Cataglyphis cursor* ont mis en évidence qu'une fourmi lavée au pentane pouvait déclencher quelques agressions de la part des ouvrières appartenant à la même colonie ou à des

colonies étrangères. Ces ouvrières ne distinguent donc plus leurs congénères des non congénères. En fait un cadavre lavé au pentane possède un pouvoir attractif dès 12 heures tout à fait comparable à celui d'un cadavre laissé dans le nid pendant 4 jours. Le pentane a donc accéléré l'élimination de la substance attractive réalisant en quelques minutes ce que l'oxydation plus le léchage du corps par les ouvrières réalisent en 4 jours. Toutefois le cadavre lavé 5 minutes dans le pentane n'est pas totalement neutre puisqu'il conserve 6,3% de l'attraction initiale sans que l'on puisse dire s'il n'est pas totalement épuisé ou si la forme physique royale est suffisante pour attirer une petite fraction des ouvrières.

REFERENCES

Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1987. - Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, **22**, 1-10.

Butler C.G., Callow R.K., Greenway A.R., Simpson J., 1974. - Movement of the pheromone, 9-oxodec 2-enoic acid, applied to the body surfaces of honeybees (*Apis mellifera*). *Ent. exp. appl.*, **17**, 112-116.

Coglitore C., Cammaerts M.C., 1981. - Etude du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica rubra* L. *Ins. soc.*, **28**, 353-370.

Free J., 1977. - *The social organization of honeybees. The Institute of Biology's Studies in Biology,* **81,** E. Arnold edit., 68 pp.,

Hölldobler B. and Wilson E.O., 1983. - Queen control in colonies of weaver ants (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **76**, 235-238.

Lenoir A., Clément J.L., Nowbahari M., Lange C., 1988. - Les hydrocarbures cuticulaires de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae): variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale. *Actes Coll. Ins. soc.*, **4**, 71-78.

Pain J., 1956. - Sur l'ectohormone des reines d'abeilles. *Ins. soc.*, **3**, 199-202.

Stumper R., 1956. - Etudes myrmécologiques. LXXVII. Les sécrétions attractives des reines de fourmis. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **29**, 373-380.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 35-42 (1990)

DONNEES ECOLOGIQUES SUR LA MYRMECOFAUNE CORSE

Janine Casevitz-Weulersse

Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Laboratoire d'Entomologie, 45 rue Buffon, F-75005 PARIS.

Résumé. Cette étude écologique de la myrmécofaune corse est basée sur le critère présence/absence de 71 espèces dans 234 relevés effectués dans 189 stations. Le calcul de l'indice de fréquence des espèces en fonction des méthodes de récolte utilisées permet de distinguer celles qui sont les plus fréquentes au dessus du sol, dans le sol et la litière et celles dont l'activité se partage entre les 2 zones. Des analyses factorielles des correspondances mettent en évidence des associations entre certaines espèces et des biotopes, caractérisant six milieux particuliers.

Mots clés : fourmis, Corse, méthodes de récolte, fréquences, analyses factorielles.

Summary : **ECOLOGICAL DATA ON CORSICAN MYRMECOFAUNA**. This ecological study about corsican myrmecofauna is based on the qualitative criterion "presence/absence" of 71 species, recognized in 234 samples from 189 localities. The frequency index, calculated according to different sampling methods, indicates what are the most frequent species above and below the soil. Correspondance analyses show up connections between some species and some biotopes, marking six specific associations.

Key words : ants, Corsica, sampling methods, frequency, correspondance analyses.

1. Introduction.

Il est particulièrement intéressant d'utiliser des méthodes de récolte diversifiées pour faire l'inventaire des espèces constituant la myrmécofaune d'une région. Ce principe appliqué à la Corse a révélé que cette faune comportait 83 espèces de fourmis, réparties dans 26 genres et 5 sous-familles (Casevitz-Weulersse, 1990). En 1986, les premiers résultats de ces prospections diversifiées nous avaient permis déjà d'annoncer 74 espèces pour l'île, alors que, dans une première étude n'utilisant que les recherches à vue (Casevitz-Weulersse, 1974), nous n'en dénombrions que 67 et qu'un des plus récents travaux de faunistique publiés sur la Corse (Debouge et Gaspar, 1983)

basé, lui aussi, uniquement sur des récoltes à vue, n'en mentionne que 68.

Une étude écologique de cette myrmécofaune a été entreprise, en tenant compte de la diversification des méthodes de récolte. Dans le travail présenté ici, seul le critère qualitatif a été retenu : la présence ou l'absence des espèces dans les échantillons. La fréquence de leur présence a été mesurée, en fonction de la méthode de récolte utilisée pour effectuer les relevés. On a précisé ainsi la place relative de chaque espèce au sein des peuplements. A l'aide d'analyses factorielles de correspondance, on a mis en évidence quelques milieux, marqués par une ou plusieurs espèces qui leur sont plus particulièrement attachées.

2. Terrain d'étude et méthodes.

La Corse est la plus petite des 3 grandes îles de la Méditerranée occidentale : Sicile, Sardaigne et Corse. C'est aussi la plus montagneuse. Cette dernière propriété ainsi que la structure géologique composite de l'île expliquent la diversité de ses milieux et la richesse relative de sa myrmécofaune.

L'étude concerne 71 espèces recensées dans 234 relevés provenant de 189 stations situées dans diverses régions de la Corse.

Pour effectuer les relevés on a utilisé d'une part des méthodes classiques de recherche à vue des nids et des ouvrières et d'autre part des méthodes adaptées à la recherche de la faune du sol.

A. Relevés à vue (167 relevés dans 140 stations) : dans chaque station considérée, pour chaque relevé d'espèces, nous retenons, au hasard, cinq carrés de 100 m² de surface qui sont fouillés, en consacrant au maximum deux heures à l'opération.

Dans certaines de ces stations, des relevés ont été pratiqués au printemps et à l'automne de la même année, ou bien à la même saison, mais à quelques années d'intervalle, ou bien encore plusieurs années de suite à l'une ou l'autre saison.

B. Relevés Berlèse (31 prélèvements de sol dans 31 stations) : des prélèvements de sol, d'humus, de litière ou de mousses ont été traités par des méthodes propres à la recherche de la faune du sol.

Les prélèvements de sol se composent en général de 20 à 30 litres de terre profonde, mélangée à des fragments végétaux divers, pris au pied d'une plante ou d'un arbre, sous une pierre enfoncée, près d'une source, d'un étang, d'un marais ou d'un cours d'eau. Ils sont, pour la plupart, traités par flottation puis installés dans un extracteur sélectif du type Berlèse-Tullgren pour recueillir la faune. Les prélèvements moins volumineux, de même que les prélèvements de litière ou de mousse, sont

directement soumis à l'extracteur Berlèse-Tullgren.

C. Stations mixtes (36 relevés dans 18 stations) : dans ces stations les deux types de méthodes ont été utilisées.

Les relevés à vue ont livré 66 espèces, les 31 prélèvements traités au Berlèse Tullgren 26 et dans les 18 stations mixtes les 36 relevés effectués ont apporté 38 espèces, c'est à dire plus de la moitié de l'ensemble des 71 espèces concernées par cette étude.

3. Fréquence des espèces.

A. Définitions : nous appelons fréquence d'une espèce le nombre de fois où l'on constate sa présence dans un ensemble de relevés. Ce nombre permet de calculer l'indice de fréquence, IF, obtenu par la relation n x 100/ N

où n = le nombre de relevés où l'espèce existe

N = le nombre total de relevés étudiés.

Les espèces, en fonction de leur indice de fréquence, sont classées dans différentes catégories :

- fondamentales (FON) : IF dépassant 50%,
- fréquentes (FRE) : IF compris entre 20 et 50%,
- occasionnelles (OCC) : IF compris entre 10 et 20%,
- rares (RAR) : IF inférieur à 10%,
- accidentelles (ACD), présentes dans 1 seul relevé.

Par convention, on considère comme espèces les plus fréquentes celles dont l'IF dépasse 25%.

B. Calcul de l'IF en fonction de la méthode de récolte utilisée : cet indice a été calculé 1) pour l'ensemble des relevés, 2) pour le groupe à vue, 3) pour celui des Berlèse et 4) pour les relevés des stations mixtes.

C. Résultats : on a pu ainsi mettre en évidence et comparer les espèces les plus fréquentes (IF > 25%) dans les deux groupes où une seule méthode de récolte a été utilisée et dans les stations mixtes (Fig. 1).

On constate que, dans les relevés à vue, les espèces les plus fréquentes sont Aphaenogaster spinosa (ASP), Lasius emarginatus (LMG), Crematogaster scutellaris (CSC), Camponotus aethiops (CAT) et Plagiolepis pygmaea (PPY) alors que dans les prélèvements de sol ou de litière traités par Berlèse, on observe Aphaenogaster subterranea (ASB), Myrmecina graminicola (MGR) et Ponera coarctata (PCO). Dans les stations mixtes on note un grand nombre d'espèces très fréquentes (cf. tableau I pour les abréviations des espèces).

Au total 17 espèces ont un IF dépassant 25% dans l'un ou l'autre des groupes de relevés à vue, Berlèse ou mixte (Tab. I), ce sont les espèces les plus communes de la myrmécofaune corse.

Parmi ces espèces très fréquentes on remarque :

- certaines qui ont été prises seulement à vue : A. spinosa, Messor minor, C.scutellaris, Camponotus vagus,

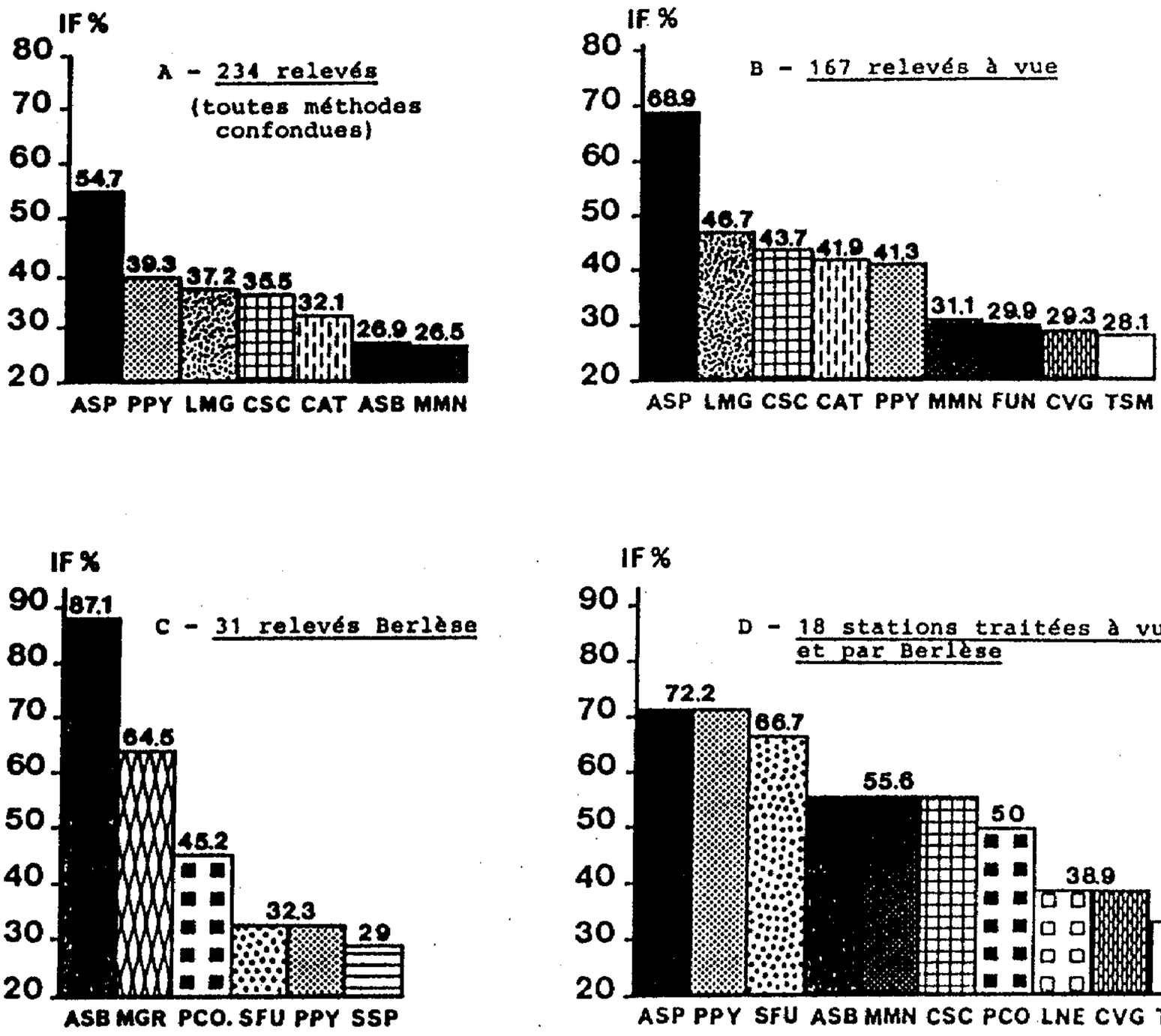


Figure 1 - Espèces les plus fréquentes en Corse, (IF > 25%), selon les méthodes de récolte utilisées (IF : Indice de fréquence).

C.aethiops, Formica cunicularia;

- une espèce prise seulement par Berlèse, Stenamma orousseti;
- des espèces qui sont plus souvent trouvées à vue que par Berlèse comme Tetramorium semilaeve et L.emarginatus;
- des espèces plus fréquentes dans les prélèvements traités par Berlèse, P. coarctata et A. subterranea;
- des espèces dont l'IF est à peu près le même quelque soit la méthode utilisée, comme P. pygmaea.

L'utilisation de la méthode Berlèse a permis de compléter les données faunistiques déjà acquises en récoltant à vue et de découvrir la réelle présence d'espèces passant pour rares. Ainsi, par exemple, P.coarctata est rare à vue, mais fréquente dans les relevés Berlèse et dans des stations étudiées par les deux méthodes de récolte.

4. Analyses factorielles de correspondance.

On a effectué des AFC à partir des 185 relevés à vue, où 66 espèces ont été recensées. On a mis ainsi en évidence les six milieux suivants, caractérisés par un nombre variable d'espèces (Figs 2 - 3) :

1) zones de haute altitude (plus de 1 500 m) caractérisées par Formica cinerea (FCI), Myrmica rolandi (MRO), Leptothorax tubérum (LTM) et Tetramorium forte (TFO);

N°	ESPECES (Abréviation)	A VUE IF	A VUE CATEGORIE	BERLESE IF	BERLESE CATEGORIE	MIXTE IF	MIXTE CATEGORIE
1	Ponera coarctata (PCO)	4,8	RAR	45,2	FRE	50,0	FRE
2	Stenamma orousseti (SSP)	0	-	29,0	FRE	5,6	ACD
3	Aphaenogaster subterranea (ASB)	15,6	OCC	87,1	FON	55,6	FON
4	Aphaenogaster spinosa (ASP)	68,9	FON	0	-	72,2	FON
5	Messor minor (MMN)	31,1	FRE	0	-	55,6	FON
6	Crematogaster scutellaris (CSC)	43,7	FRE	0	-	55,6	FON
7	Solenopsis fugax (SFU)	9,0	RAR	32,3	FRE	66,7	FON
8	Myrmecina graminicola (MGR)	1,2	RAR	64,5	FON	16,7	OCC
9	Leptothorax lichtensteini (LLI)	9,0	RAR	19,4	OCC	27,8	FRE
10	Tetramorium meridionale (TMD)	12,6	OCC	9,7	RAR	33,3	FRE
11	Tetramorium semilaeve (TSM)	28,1	FRE	3,2	ACD	33,3	FRE
12	Plagiolepis pygmaea (PPY)	41,3	FRE	32,3	FRE	72,2	FON
13	Lasius emarginatus (LMG)	46,7	FRE	12,9	OCC	33,3	FRE
14	Lasius niger (LNE)	18,0	OCC	6,5	RAR	38,9	FRE
15	Camponotus vagus (CVG)	29,3	FRE	0	-	38,9	FRE
16	Camponotus aethiops (CAT)	41,9	FRE	0	-	27,8	FRE
17	Formica cunicularia (FUN)	29,9	FRE	0	-	27,8	FRE

Tableau I - Fréquence relative des espèces les plus communes en Corse, selon les méthodes de récolte utilisées (IF : indice de fréquence, en pourcentage).

2) milieux soumis à des conditions climatiques extrêmes (ilots éventés et pelouses découvertes de haute altitude) caractérisés par Tetramorium forte (TFO);

3) milieux forestiers humides, ombragés, à sol riche et litière épaisse, de 600 à 1 200 m d'altitude caractérisés par des espèces ombrophiles : Ponera coarctata (PCO), Aphaenogaster subterranea (ASB), Leptothorax unifasciatus (LUF), Lasius flavus (LFV), Myrmecina graminicola (MGR), Myrmica sabuleti (MSA), Leptothorax lichtensteini (LLI), Lasius brunneus (LBR),

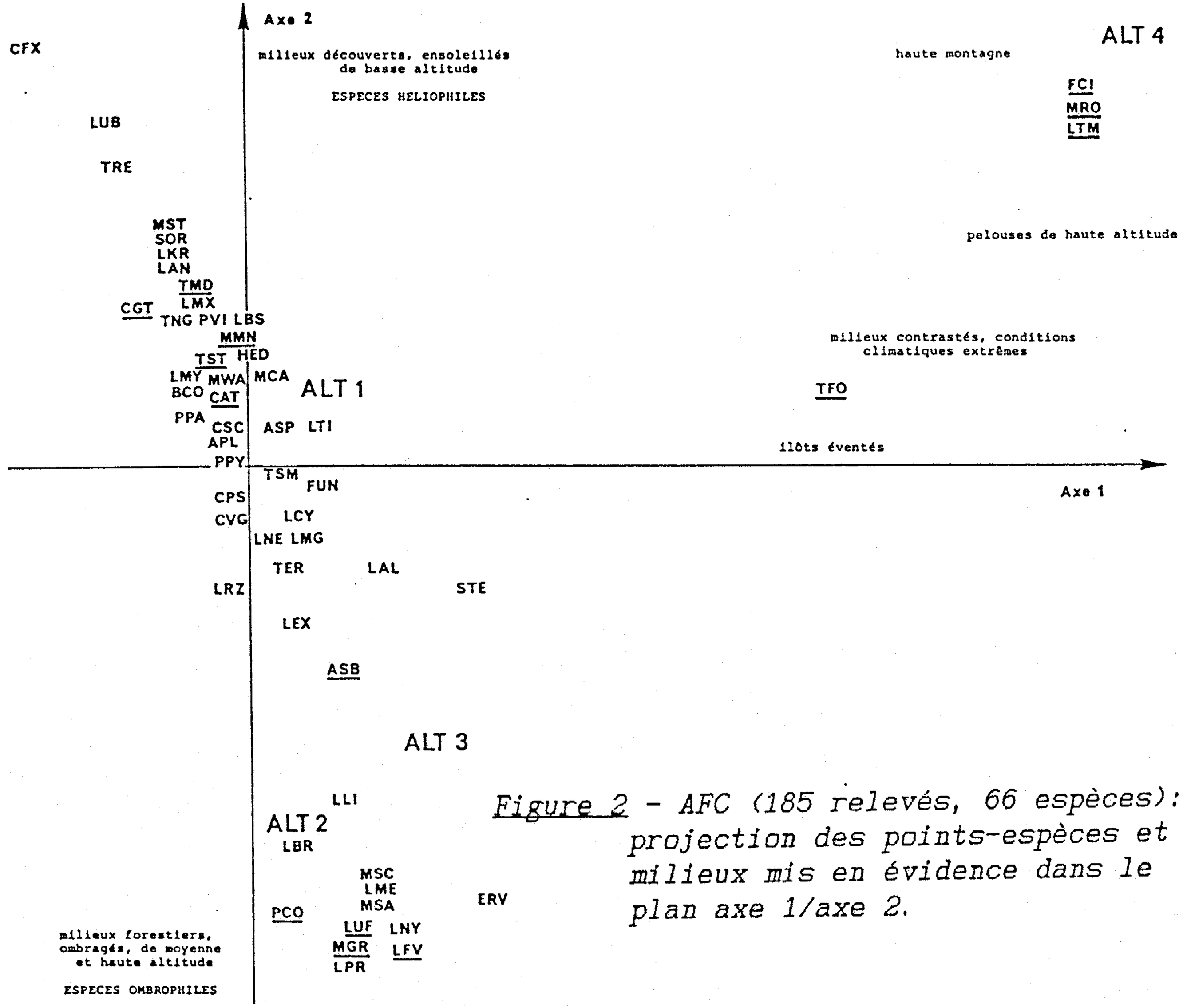


Figure 2 - AFC (185 relevés, 66 espèces): projection des points-espèces et milieux mis en évidence dans le plan axe 1/axe 2.

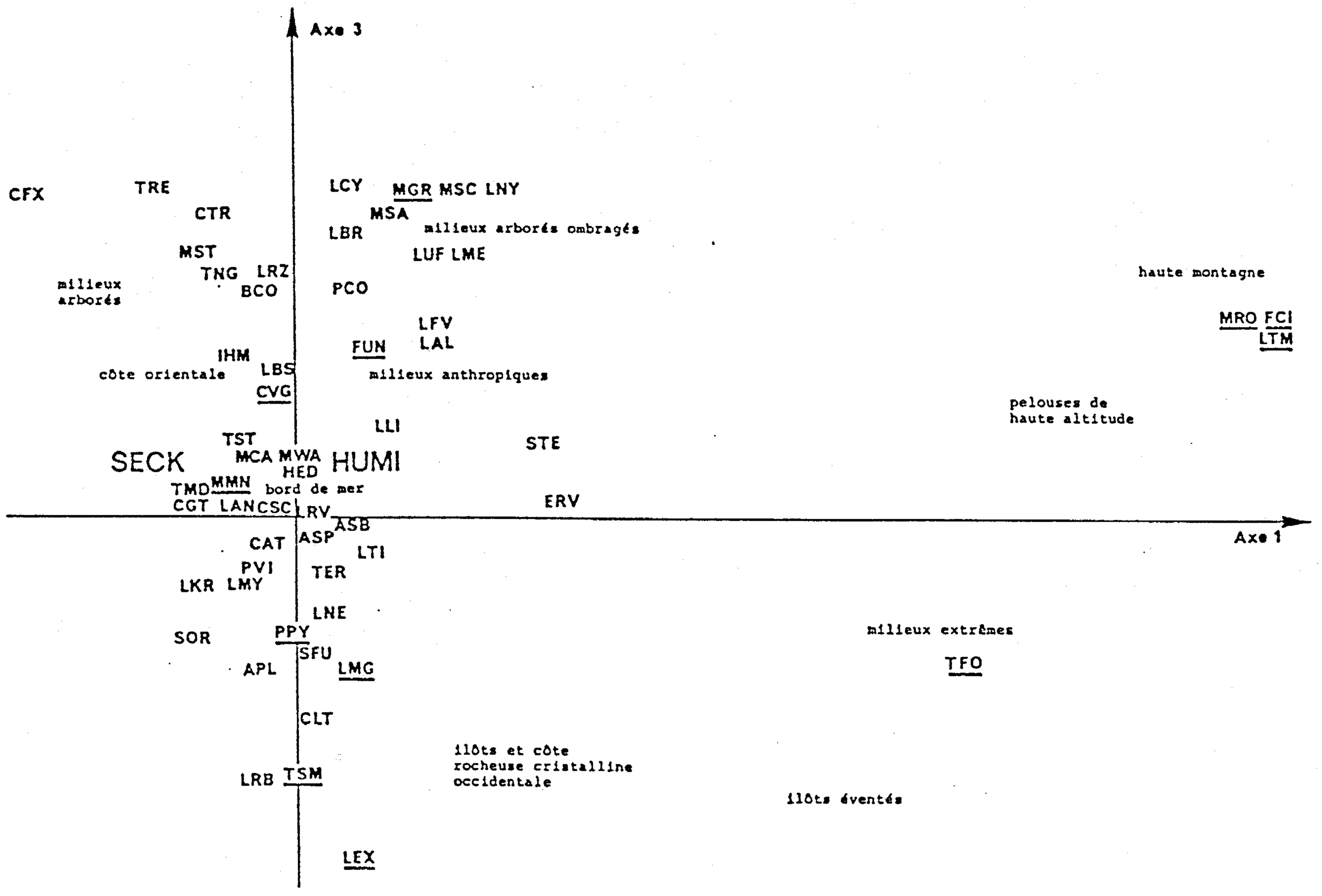


Figure 3 - *AFC (185 relevés, 66 espèces) : projection des points-espèces et milieux mis en évidence dans le plan axe 1/axe 3.*

Myrmica scabrinodis (MSC), Leptothorax melas (LME), Leptothorax parvulus (LPR) et Epimyrma ravouxi (EPR).

4) milieux découverts, à tendances arides, plages, landes, maquis bas, forêts ouvertes, en plaine et sur le littoral, au dessous de 600 m caractérisés par des espèces héliophiles : Messor minor (MMN), Tetramorium meridionale (TMD), Tapinoma simrothi (TST), Camponotus aethiops (CAT) et Camponotus gestroi (CGT).

5) milieux arborés "anthropiques" à diverses altitudes, ouverts ou fermés, et arrières-plages de la côte orientale caractérisés par Formica cunicularia (FUN) et Camponotus vagus (CVG).

6) les îlots et la côte rocheuse occidentale à végétation basse, halophile, caractérisés par Leptothorax exilis (LEX), Tetramorium semilaeve (TSM), Plagiolepis pygmaea (PPY) et Lasius emarginatus (LMG).

5. **Conclusion.**

La comparaison des indices de fréquence des espèces en fonction des méthodes de récolte a montré l'intérêt de la diversification des techniques au cours des prospections faunistiques. On a pu aussi reconnaître les espèces les plus fréquentes de la faune corse, et distinguer celles qui sont plus communes en surface ou dans le sol.

Les analyses factorielles de correspondance ont permis de préciser des associations préférentielles entre des milieux et des espèces. Elles ont révèlé des espèces significatives, sans tenir compte de leur éventuelle rareté, comme, par exemple, Myrmecina graminicola(MGR) ou bien Formica cinerea (FCI) qui sont des espèces très rares dans les relevés à vue. Elles ont également mis en évidence des biotopes particuliers, plus difficiles à caractériser d'emblée comme, par exemple, les milieux extrêmes des ilôts et des pelouses d'altitude ou les milieux anthropiques.

AUTEURS CITES

CASEVITZ-WEULERSSE J., 1974. - Premières données pour une étude écologique des fourmis de la Corse. *Bull.Ecol.*, *6 (1)* : 55-70.

CASEVITZ-WEULERSSE J., 1990. - Fourmis (Hym. Formicidae) de la Corse - Première partie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (sous presse).

CASEVITZ-WEULERSSE J., 1990. - Fourmis (Hym. Formicidae) de la Corse - Deuxième partie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (sous presse).

DEBOUGE M.H. & GASPARD C., 1983. - Contribution à la faunistique des Fourmis de la Corse (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Annls. Soc. r. Ent. belg. 119* : 202-221.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 165-171 (1990)

LA CONSOMMATION DES GRAINES PAR LES FOURMIS MESSOR BARBARUS ET MESSOR SANCTUS DANS LA PLAINE DE CRAU (BOUCHES DU RHONE).

Philippe CERDAN , Gérard DELYE

Laboratoire de Systématique Evolutive, Université de PROVENCE ,
3 place Victor Hugo , 13331 Marseille , France.

Résumé : Des prélèvements effectués régulièrement pendant 4 ans dans les greniers des 2 espèces nous ont permis d'établir leurs spectres alimentaires. Plus de 63% des espèces de phanérogames de la Crau sont récoltées , les plus fréquentes étant les plus consommées : nos espèces sont des moissoneuses opportunistes. La comparaison (par divers tests statistiques) des régimes des 2 espèces ne fait apparaitre que des différences minimes.

Mots clés : fourmis , *Messor barbarus* , *M. sanctus* , graines , récoltes , Crau (Bouches du Rhône).

Summary : **Seed harvesting by *Messor barbarus* and *M. sanctus* (Hymenoptera Formicidae) in the Crau plain (Southern France).** During four years , seeds were sampled from ant nests : more than 63% of the phanerogamic species of the Crau plain were collected. The most abundant were the most harvested. Statistical tests show the existence of minute differences between the diets of these two ants.

Key words : ants , *Messor barbarus* , *M. sanctus* , seed harvesting , Crau (Southern France).

Introduction

Messor barbarus et *Messor sanctus* sont deux espèces granivores. En Crau, la densité de ces espèces peut atteindre 60 nids à l'hectare. Elles consomment de 5 à 20% de la production totale de graines (Cerdan, 1989). Leur impact sur la végétation de la Crau est important , les oiseaux granivores étant rares et les rongeurs granivores absents.

Ces 2 espèces ont des ouvrières de tailles comparables, leurs sociétés se répartissent de façon aléatoire (test du plus proche voisin) : on peut penser qu'elles occupent des niches écologiques très voisines. Nous avons recherché les différences en comparant la composition spécifique des récoltes des 2 espèces entre elles, et avec le spectre floristique de leur milieu.

Méthodes

Des prélèvements de graines sont effectués régulièrement dans les nids des 2 espèces pendant toute la période d'activité , et sur les colonnes de récoltes. Quelques espèces sont en effet récoltées avant maturité et immédiatement consommées : on ne les trouve donc pas dans les greniers.

Au total , sur 4 années d'étude , (1984-1988) nous avons réalisée 164 prélèvements. Pour connaître les différences entre les régimes de nos 2 *Messor* nous avons effectué des tests statistiques sur l'ensemble des espèces récoltées ainsi que sur les 10 espèces les plus consommées soit par *M. barbarus* soit par *M.sanctus*.

Résultats

Espèces récoltées.

L'inventaire des graines consommées par les *Messor* a pu être réalisé grâce à des prélèvements de graines dans les greniers , sous les galets , et grâce à l'observation des colonnes de récolte.

84 espèces de phanérogames sur les 133 présentes en Crau ont été trouvées dans les greniers des *Messor* (tableau 1) (10 d'entre elles n'ont pu être déterminées) : plus de 63 % des espèces sont

consommées.

FAMILLES	A	B
Graminées	29	24
Composées	26	7
Papilionacées	18	9
Labiées	10	4
Cruciferes	6	2
Caryophyllées	5	2
Rubiacées	5	4
Euphorbiacées	4	3
Plantaginées	4	3
Ombelliferes	3	1
Liliacées	3	2
Rosacées	2	2
Rutacées	2	1
Cistinées	2	2
Géraniacées	2	1
Scrofulariacées	2	2
Borraginées	2	0
Linées	2	1
Amarantacées	1	1
Primulacées	1	1
Convolvulacées	1	1
Dipsacées	1	1
Crassulacées	1	0
Renonculacées	1	0
Non déterminées	-	10

Tableau 1. La flore de la Crau : nombre des espèces présentes dans chaque famille (A), et nombre des espèces récoltées par les *Messor* (B)

Pratiquement toutes les familles vegétales présentes en Crau sont consommées par les *Messor*. Seules les Composées restent sous-exploitées (cf. texte).

Table 1. Flora of the Crau plain : number of species belonging to each family (A), and number of species harvested by Messor ants (B).

Messor ants eat most of the plant families present in the Crau plain. Only compositae are little harvested.

Les espèces les plus récoltées sont les espèces les plus fréquentes dans le milieu (tableau 2). Les *Messor* sont donc des moissonneuses opportunistes.

Quelques espèces fréquentes sont peu récoltées.

MESSOR BARBARUS

ESPECES RECOLTEES	FAM.	A	B	C
Vulpia sciuroides	Gram.	1	48,8	3
Dactylis glomerata	Gram.	2	45,2	2
Fumana procumbens	Cist	3	44	70
Andropogon ischaemum	Gram.	4	40,5	21
Thymus vulgaris	Lab.	5	38,1	10
Aegilops ovata	Gram.	6	31,0	6
Brachypodium ramosum	Gram.	6	31,0	1
Sideritis romana	Lab.	8	29,8	9
Linum strictum	Lin.	9	21,4	5
Aria cupaniana	Gram.	10	20,2	30

MESSOR SANCTUS

ESPECES RECOLTEES	FAM.	A	B	C
Vulpia sciuroides	Gram.	1	60,0	3
Dactylis glomerata	Gram.	2	48,8	2
Andropogon ischaemum	Gram.	3	45,0	21
Aria cupaniana	Gram.	4	43,8	30
Brachypodium ramosum	Gram.	5	38,8	1
Euphorbia exigua	Euph.	6	32,5	11
Fumana procumbens	Cist.	7	30,0	70
Sideritis romana	Lab.	8	26,3	9
Anthoxantum odoratum	Gram.	9	23,8	60
Thymus vulgaris	Lab.	10	21,3	10

MESSOR : LES 2 ESPECES

ESPECES RECOTEES	FAM.	A	B	C
Vulpia sciuroides	Gram.	1	54,3	3
Dactylis glomerata	Gram.	2	47,0	2
Andropogon ischaemum	Gram.	3	42,7	21
Fumana procumbens	Cist.	4	37,0	70
Brachypodium ramosum	Gram.	5	34,8	1
Aria cupaniana	Gram.	6	31,7	30
Thymus vulgaris	Lab.	7	29,9	10
Sideritis romana	Lab.	8	28,0	9
Anthoxantum odoratum	Gram.	9	20,7	60
Euphorbia exigua	Euph.	9	20,7	11

Tableau 2

Tableau 2. Les 10 espèces les plus consommées.
A: classement par ordre de fréquence.
B: fréquence d'occurrence de présence dans les greniers.
C: ordre de fréquence des espèces en crau (Bourrelly et al. 1983).

Les espèces les plus fréquentes en Crau sont celles qui sont le plus récoltées. Pour *Fumana procumbens* et *Anthoxantum odoratum* ,l'ordre de fréquences concerne l'ensemble de la plaine. Ces 2 espèces sont particulièrement abondantes dans nos stations.

Table 2. The 10 most frequently harvested species.
A: classification in growing order of frequency.
B: frequency of occurence in the ants'grain stores.
C: order of frequency of species growing in the Crau (Bourrelly et al. 1983).

The most commonly found species in the Crau were also the most frequently harvested. In the case of *Fumana procumbens* and *Anthoxantum odoratum* , the order of frequency applies to the whole Crau plain. These 2 species are particularly abundant in our field research areas.

Comparaison des récoltes des 2 *Messor*

Messor barbarus consomme 64 espèces tandis que *M. sanctus* en consomme 57. Les différences entre les compositions des récoltes ne sont pas significatives (test d'homogénéité χ^2). Au laboratoire *M. barbarus* emmagasine tout ce qui lui est proposé. *M. sanctus* fait un tri parmi les graines et n'en introduit que de petites quantités dans ses greniers.

Pour l'ensemble des graines nous avons calculé l'indice de Shannon (Ish = 5,16 et 5,11), l'équitabilité (E = 0,86 et 0,88) et l'indice de Pianka (Oi = 0,90). Ces tests montrent que les régimes de nos deux fourmis sont très semblables , en Crau.

Parmis les 12 espèces les plus récoltées , 8 sont communes aux deux *Messor* . Les différences concernent *Linum strictum* (pour *M. barbarus* en 9ème position, pour *M. sanctus* en 17ème

position) , *Aegilops ovata* (pour *M. barbarus* en 6ème position, pour *M. sanctus* en 23ème position), *Anthoxantum odoratum* (pour *M. sanctus* en 9ème position , pour *M. barbarus* en 14ème position), et *Euphorbia exigua* (pour *M. sanctus* en 6ème position , pour *M. barbarus* en 24ème position). Les différences entre les fréquences de récoltes ne sont pas significatives (test d'homogénéité χ^2) pour *Linum strictum* et *Anthoxantum odoratum*. Par contre, pour *Aegilops ovata* et *Euphorbia exigua* , ces différences sont hautement significatives : *M. barbarus* récolte plus *Aegylops ovata* et *M. sanctus* plus *Euphorbia exigua* .

Pour l'ensemble des 12 espèces de graines préférentiellement consommées, une analyse en composantes principales ,une analyse factorielle des correspondances et une classification ascendante hiérarchique avec l'indice de distance de Jaccard et le critère d'agrégation de moyenne des distances pondérées (grâce au logiciel STAT.ITCF) n'a fait apparaitre aucune différence entre les récoltes de nos 2 *Messor.*

Discussion

Les *Messor* , en Crau , consomment plus de 63% des espèces. Les espèces les plus fréquentes sont les espèces les plus récoltées :les *Messor* sont donc des moissonneuses opportunistes.

Différents aspects phénologiques ou biologiques expliquent que certaines espèces végétales , bien que fréquentes en Crau , restent peu exploitées :

_ Certaines dissimulent leurs graines , comme la plus commune des Papilionacées , *Trifolium subterraneum* , qui les enterre.

_ D'autres ont des grainées très brèves , quand les fourmis ne sont pas actives. Au printemps , comme la Composée *Evax pygmaea* , ou en automne et en hiver , comme *Hypochaeris radicata*
ou *Bellis silvestris* .

_ Enfin , certaines sont pâturées avant la production de leurs graines comme de nombreuses Composées

Après tous les tests réalisés , seule une différence de consommation de 2 espèces apparaît : *Euphorbia exigua* est plus consommée par *M. sanctus* et *Aegylops ovata* est plus consommée par *M. barbarus* .Les épis d'*Aegylops ovata* sont de

grande taille et ramenés entiers, ce que permet la taille des ouvrières major de *M. barbarus*. *M. sanctus* , de taille inférieure, doit les transporter plus difficilement. *Euphorbia exigua* est la plus fréquente des euphorbes , ses graines sont de petite taille et leur dissémination précoce (au mois de mai). *M. sanctus* récolte plus souvent des graines isolées que *M. barbarus* qui préfère ramener les fruits entiers , ce qui peut expliquer les différences de fréquence de ces espèces dans les greniers.

Les indices de chevauchement utilisés sont des mesures de similarité qui permettent de comparer les spectres d'utilisation des ressources des espèces en présence mais ne traduisent pas nécessairement l'intensité de la compétition interspécifique. Ils donnent une idée de la pression de sélection qui pourrait s'exercer entre les populations si les ressources communes devenaient limitantes. En Crau les *Messor* prélèvent une part importante de la production totale de graines (Cerdan 1989, Cerdan et al. 1986, Delye 1984) , mais cette dernière semble suffisante pour ne jamais être un facteur limitant. Des résultats différents ont été obtenus (Baroni-Urbani , communication personnelle) dans d'autres régions.

Nos 2 espèces ont pratiquement le même régime , malgré les différences concernant *Aegilops* et *Euphorbia* .

Références

Bourrelly M., Borel L., Devaux J.P., Louis-Palluel J., Archiloque A., 1983. _ Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de la Crau. *Biol. Ecol. Méditer.*,*10* , 55 -82.

Cerdan P., 1989. _ Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre Messor (Hym., Form.) en Crau. Thèse, Univ. d'Aix-Marseille I, 257pp.

Cerdan P., Borel L., Louis-Palluel J., Délye G., 1986. _ Les fourmis moissonneuses et la végétation de la Crau (Bouches du Rhône), *Biol.Ecol. Méditer.* ,*12* , 15 - 23

Délye G., 1984. _ Les fourmis et le "desert de la Crau":essai d'évaluation de la biomasse et de la consommation des espèces granivores. , *Act. Coll. Ins. Soc.* , 167 - 170.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 227-234 (1990)

INFLUENCE DU NOMBRE DE REINES DANS LA FERMETURE DE LA SOCIETE CHEZ *MESSOR BARBARUS* (HYM.FORMICIDAE).

Philippe Cerdan[1], Eric Provost[2]

1) Laboratoire de Zoologie Evolutive, Université de Provence, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille, France.
2) Laboratoire d'Ethologie, C.N.R.S., UPR 38, 31 ch. J. Aiguier, 13402 Marseille, France.

Résumé Les sociétés de *Messor barbarus* sont monogynes. Il est toutefois possible de réaliser au laboratoire des sociétés polygynes. Ce modèle expérimental a été utilisé pour étudier l'influence du nombre de reines sur le degré de fermeture des sociétés. Les sociétés polygynes se montrent-elles plus fréquemment ouvertes que les sociétés monogynes? Des expériences de transferts d'individus étrangers entre sociétés monogynes et polygynes ont permis de mettre en évidence un degré d'ouverture plus élevé des sociétés polygynes. La reine pourrait donc intervenir dans les processus de reconnaissance entre individus.

Mots clés : fourmis, *Messor barbarus*, polygynie expérimentale, rôle de la reine, fermeture de la société.

Summary **Influence of the number of queens on *Messor barbarus* colony closure.** Colonies of *Messor barbarus* are monogynous. At the laboratory , it is possible to form polygynous colonies. This experimental model has been used to study the influence of the number of queens on the degree of colony closure. Are polygynous colonies more frequently open than the monogynous ones? Experiments in which alien workers were transferred between monogynous and polygynous colonies showed that the latter had a lower degree of closure . The queen might play a major role in the recognition processes between individuals.

Key words : ant, *Messor barbarus*, experimental polygyny, role of the queen, closure of the colony.

Introduction

Le rôle privilégié de la reine dans les mécanismes de fermeture de la société, et plus généralement dans les mécanismes de reconnaissance a été mis en évidence chez de nombreuses espèces (cf revues de Breed et Bennett, 1987; Lange, 1960; Berton et Lenoir, 1986 ; Provost, 1989 ; Keller et Passera, 1989). En outre, il est généralement admis que les espèces polygynes étaient moins fermées que les espèces monogynes (Hölldobler et Wilson, 1977 ; Hölldobler et Michener, 1980). Cela a été montré, par exemple, à l'intérieur d'un même genre par Janzen (1973) ou au sein d'une même espèce par Brian et Brian (1949).

Les études comparatives de la fermeture des sociétés monogynes et polygynes au sein d'une même espèce ont jusqu'à présent été menées à partir de fragments de colonies polygynes rendus expérimentalement monogynes. Il nous a paru intéressant de réaliser cette étude à partir de colonies complètes, sur une espèce normalement monogyne, que nous savons rendre polygyne*.

Les sociétés monogynes adultes de *Messor barbarus* possèdent plusieurs milliers d'individus et semblent fermées : dans la nature, les colonnes de récolte de sociétés différentes détournent leur trajet pour éviter le contact et de violents combats peuvent apparaître entre sociétés voisines (Cerdan, 1989).

Pour rechercher si les sociétés polygynes se montrent plus fréquemment ouvertes que les sociétés monogynes, nous avons réalisé au laboratoire des tests de transferts d'individus entre sociétés monogynes et polygynes.

Matériel et méthodes

Messor barbarus est une espèce commune en plaine de Crau (Bouches du Rhône), caractérisée par un climat méditerranéen de type semi-aride. Les fondatrices ont été prélevées dans 4 stations éloignées de plusieurs kilomètres les unes des autres, 3 en Crau et une dans le Var.

---

* Les sociétés polygynes ainsi obtenues sont durables : les ouvrières soignent les reines de façon identique. Celles-ci ne possèdent aucun territoire propre. L'examen des ovaires des reines montre qu'elles participent toutes au développement de la société (Cerdan et Delye, 1987,1988).

L'étude a été réalisée à partir de 12 sociétés élevées au laboratoire depuis la fondatrice. Par commodité, nous avons travaillé sur des sociétés subadultes. Elles comportent entre 200 et 1500 ouvrières et ont entre 4 et 5 ans d'âge.

Six de ces sociétés sont rendues au préalable polygynes (2 ou 3 reines) :

- soit à partir de très jeunes sociétés au cours d'une période d'un mois et demi, entre 70 jours et 4 mois après le 1er hivernage des fondatrices (3 sociétés digynes),
- soit à partir de sociétés âgées de plus d'un an ayant un faible effectif après la reprise d'activité (2 sociétés trigynes),
- soit exceptionnellement à partir de 2 fondatrices (une seule société digyne a été obtenue de cette manière, Cerdan, 1989).

Les fourmis sont installées dans des alvéoles creusées dans du plâtre contenu dans des boites de Pétri de 10 centimètres de diamètre. Le nid en comporte 4 reliées les unes aux autres par des tubes de verre. Le tout est disposé dans des arènes (40 x 30cm), à fond garni de plâtre qui constituent le milieu extérieur. Le nid communique avec l'extérieur pendant toute la durée des expériences.

La fermeture des sociétés est testée en réalisant des introductions d'ouvrières récolteuses dans le milieu extérieur de colonies étrangères : une ouvrière est prélevée de son arène, endormie au froid 1 à 2 minutes, marquée au moyen d'une ceinture de métal coloré nouée autour du pétiole, laissée en boite de Pétri au moins une trentaine de minutes, puis introduite dans l'espace extérieur d'une colonie étrangère. Il existe chez cette espèce un polymorphisme important ; nous avons choisi de travailler sur des ouvrières de taille moyenne.

On enregistre en continu, pendant 15 minutes, les différentes interactions, en fréquence et en durée, entre sociétés réceptrices et intruses : léchages, palpations antennaires sans ouvertures de mandibules, avec ouvertures de mandibules, mordillements, morsures accompagnées ou non de transports. On a choisi de qualifier les interactions d'agressives durant les 15 premières minutes du test lorsque l'intruse était l'objet de morsures pendant au moins 30 secondes. Dans tous les cas, l'intruse est enlevée au bout de 24 heures. On considère comme acceptée au bout de ce délai toute intruse située dans l'espace extérieur ou à l'intérieur des nids, ne faisant plus l'objet de morsures et n'ayant pas subi d'autres amputations que celles enregistrées durant les 15 premières minutes. Toute ouvrière rejetée est retrouvée morte dans l'espace extérieur, plus ou moins amputée ou découpée.

Chacune des 12 sociétés reçoit 2 intruses provenant de chacune des 11 autres (soit 22 intruses), sur une période de 2 mois, en été. Elles reçoivent également 2 ouvrières de leur propre société, ayant subi les opérations de marquage. Ce qui fait un total de 288 introductions. Enfin, jamais plus de 2 intruses ne sont introduites le même jour, dans une même société.

Résultats

On ne considèrera dans ce qui suit que le résultat global des expériences d'introductions des intruses : acceptation ou rejet de

celles-ci par les ouvrières hôtes, résultat enregistré après 15 minutes de test et au bout de 24 heures.

Aucune différence significative n'apparaît entre les sociétés digynes et trigynes quant à leur ouverture. Il semble que le mode d'obtention des sociétés polygynes n'a pas d'influence sur nos résultats. Etant donné le faible effectif des différentes procédures, il n'a pas été possible de tester ce point.

Un certain nombre de faits se dégagent de l'examen du tableau 1 et de son analyse statistique :

1. Toutes les ouvrières réintroduites dans leur propre société, après endormissement et marquage ont été acceptées. Toutefois, quelques ouvertures de mandibules à l'encontre des intruses sont parfois notées au cours des premières minutes. Ainsi, les opérations de marquage et la marque en elle-même ne perturbent pas les processus de reconnaissance.

2. Une société subadulte de *Messor barbarus* n'est ni fermée, ni ouverte une fois pour toutes. Elle présente, qu'elle soit monogyne ou polygyne, différents degrés dans sa fermeture en fonction du partenaire.

3. Si on considère le résultat intermédiaire après 15 minutes de test : acceptation (moins de 30" de morsures) ou rejet (plus de 30" de morsures), dans 27.3% des cas (32 sur 132), on obtient des résultats opposés pour les 2 tests réalisés pour une même paire intruse/société réceptrice. Si on considère le résultat final après 24 h, des résultats opposés sont obtenus dans 10.6% des cas (14 sur 132).

4. Les sociétés polygynes sont plus fréquemment ouvertes que les sociétés monogynes vis-à-vis des intruses issues de sociétés monogynes. Cette différence hautement significative apparaît aussi bien si l'on considère les 15 premières minutes du test ($\chi 2$=19.8, df=1, P<.001) que le résultat final au bout de 24h. ($\chi 2$=16.7, df=1, P<.001).

5. Dans les 15 premières minutes, les sociétés monogynes acceptent de façon identique les intruses de sociétés monogynes et polygynes ($\chi 2$ =0.61, df=1, P>.05). Mais après 24h., les sociétés

monogynes acceptent significativement plus les intruses de sociétés polygynes que celles des sociétés monogynes($\chi 2$ =14.0, df=1, P<.001).

6. Si on considère le résultat final après 24h., les sociétés polygynes ne sont pas plus ouvertes que les sociétés monogynes vis-à-vis des intruses issues de sociétés polygynes ($\chi 2$ =0.10, df=1, P>.05). Elles se montrent cependant plus ouvertes si l'on considère les interactions au cours des 15 premières minutes ($\chi 2$ =6.15, df=1, P<.001), car les intruses issues de sociétés polygynes, qui seront finalement acceptées par les sociétés monogynes, sont souvent au début agressées par celles-ci .

7. Enfin, dans tous les cas, les sociétés polygynes acceptent de façon identique les intruses de sociétés monogynes et polygynes ($\chi 2$ =1.61, df=1, P>.05 et $\chi 2$ = 0.001, df=1, P>.05).

	Acceptation		Rejet	
	15mn.	24h.	15mn.	24h.
Monogynes X Monogynes	21	23	39	37
Polygynes X Monogynes	30	51	42	21
Monogynes X Polygynes	53	53	19	19
Polygynes X Polygynes	38	44	22	16

Tableau 1. Nombre d'acceptations et de rejets des intruses issues de colonies :
-monogynes introduites dans des sociétés monogynes(Mono X Monogynes)
-polygynes introduites dans des sociétés monogynes (Poly X Monogynes)
-monogynes introduites dans des sociétés polygynes (Mono X Polygynes)
-polygynes introduites dans des sociétés polygynes (Poly X Polygynes)
après respectivement 15 minutes et 24 heures.

Table 1. Number of acceptance and rejection of alien workers originating from :
- monogynous colonies introduced into monogynous colonies
- polygynous colonies introduced into monogynous colonies
- monogynous colonies introduced into polygynous colonies
- polygynous colonies introduced into polygynous colonies
respectively 15 minutes and 24 hours after their introduction.

Le schéma ci-dessous récapitule les principaux résultats :

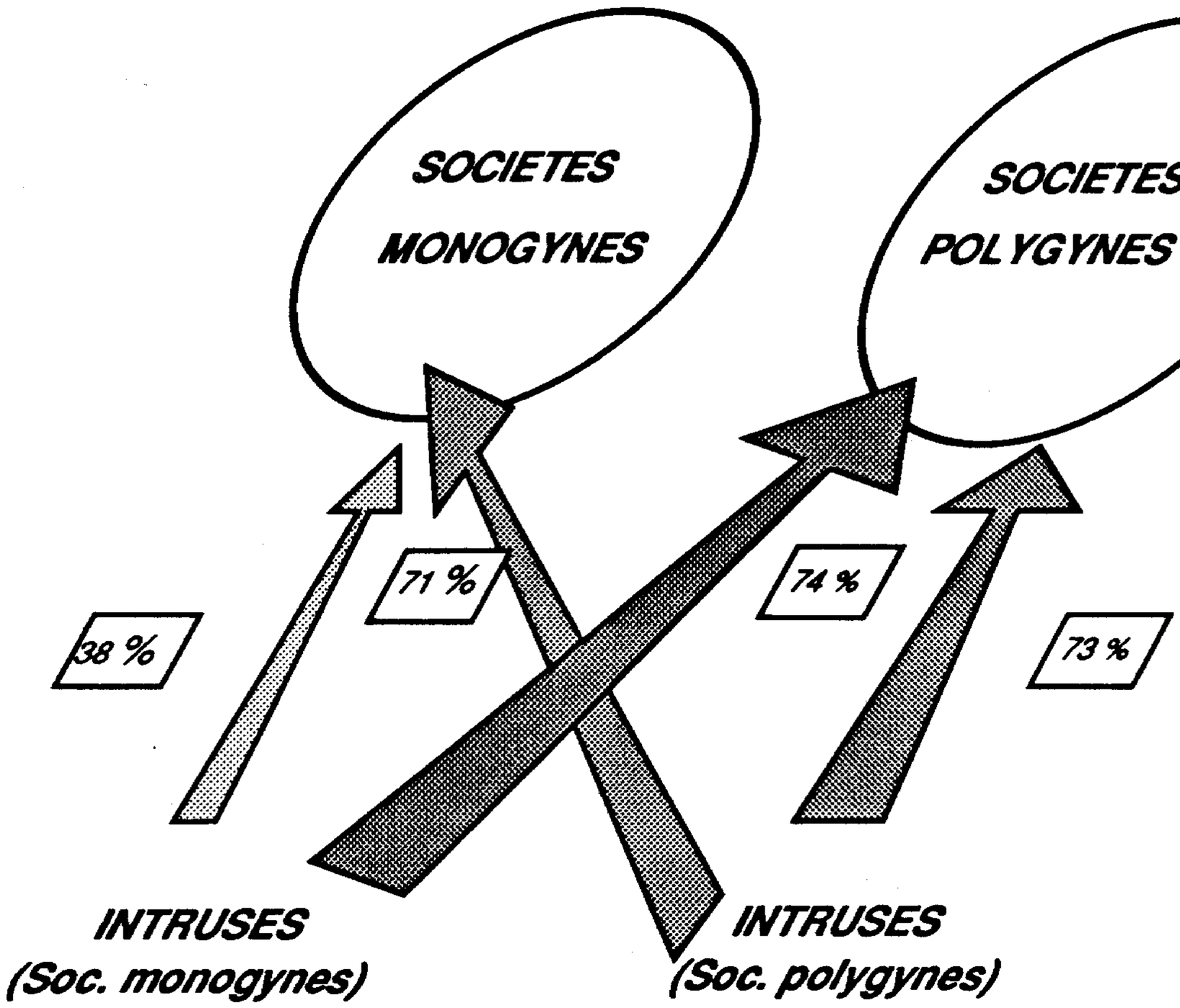


Schéma récapitulatif de la tolérance comparée des sociétés monogynes et polygynes vis-à-vis d'intruses issues de sociétés monogynes et polygynes.
Diagram comparing the acceptance levels of monogynous vs. polygynouscolonies towards intruders originating from monogynous and polygynous colonies.

Discussion

Les sociétés de *Messor barbarus* étudiées, qu'elles soient monogynes ou polygynes, se sont montrées plus ouvertes que les sociétés adultes de la nature. Ceci peut s'expliquer par le fait que nos expériences ont été conduites sur des sociétés subadultes élevées depuis la fondatrice dans des conditions environnementales standardisées.

Les sociétés polygynes sont, de façon significative, plus fréquemment ouvertes que les sociétés monogynes vis-à-vis des intruses issues de sociétés monogynes. Ce résultat est obtenu aussi bien après 15 minutes de test qu'après 24 heures. Mais, face à des intruses de sociétés polygynes, les sociétés monogynes et polygynes se comportent de façon identique, après 24 heures.

Néanmoins, au cours des 15 premières minutes, les ouvrières des sociétés monogynes se sont montrées plus agressives. L'ouverture plus importante des sociétés polygynes a souvent été vérifiée. Par exemple, chez 2 espèces appartenant à un même genre (*Pseudomyrmex*), Janzen (1973) montre que l'une, monogyne, *P. ferruginea,* est très agressive et que l'autre, polygyne, *P. venefica*, n'est pas agressive. Une hypothèse souvent émise (Hölldobler et Wilson, 1977 ; Hölldobler et Michener, 1980 ; Keller et Passera, 1989) pour expliquer l'ouverture plus importante des colonies polygynes repose sur l'idée que l'odeur des colonies polygynes est moins bien définie que celle des colonies monogynes du fait de la présence de plusieurs reines, et éventuellement en raison d'une plus grande variabilité génétique des ouvrières. Cette hypothèse peut être avancée également pour rendre compte du fait que les ouvrières de sociétés polygynes se font, dans nos expériences, relativement bien acceptées au sein des colonies monogynes.

Les ouvrières de sociétés polygynes tolèrent avec la même fréquence les intruses issues de colonies monogynes et polygynes, contrairement aux ouvrières de sociétés monogynes après 24h. Tout se passe comme si les ouvrières de sociétés polygynes avaient une plus faible capacité de discrimination ou, comme le souligne Bonavita (1988), un seuil plus élevé pour la manifestation de l'agressivité. Le fait que les sociétés monogynes distinguent les 2 catégories d'intruses après 24h. suggère que l'ouvrière porte l'information concernant son appartenance à une société monogyne ou polygyne.

L'ensemble de ces résultats s'opposent à ceux obtenus par Stuart (1985) chez *Leptothorax ambiguus*, espèce polygyne et polycalique. Il montre que l'intruse, qu'elle provienne d'une société monogyne ou polygyne, est reçue de façon identique dans une société, que celle-ci soit monogyne ou polygyne. Cependant, pour son étude, Stuart travaille sur des fragments de société qui représentent vraisemblablement différentes calies. Ces groupes sont soit monogynes, soit polygynes, mais en fait les ouvrières restent sous l'influence de plusieurs reines jusqu'au moment du prélèvement, 2 mois avant les tests, ce qui peut expliquer l'obtention de résultats différents.

Depuis les travaux réalisés par Bonavita et al. (1987)chez*Camponotus vagus*, on sait que, chez les fourmis, les hydrocarbures cuticulaires sont susceptibles de véhiculer les informations utilisées dans les processus de reconnaissance des

différentes catégories d'individus de la société. Il faudra vérifier si de telles signatures existent chez *Messor barbarus.* Il sera nécessaire de rechercher la nature du message qui permet aux ouvrières de sociétés monogynes de distinguer les intruses issues de sociétés monogynes de celles qui proviennent de colonies polygynes.

Références

Berton F., Lenoir A., 1986. _ Fermeture des sociétés parthénogénétiques de *Cataglyphis cursor. Actes Coll. Ins. Soc.*, 3, 197-209.

Bonavita-Cougourdan A., 1988. _ Contribution à l'étude des communications et de leur rôle dans l'organisation sociale chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. Thèse, Univ. Aix-Marseille I, 135pp.

Bonavita-Cougourdan A., Clement J.L., Lange C., 1987. _ Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, 22, 1-10.

Brian M.V., Brian A.D., 1949. _ Observations on the taxonomy of the ants *Myrmica rubra* L. and *M. laevinodis* Nyl. *Transactions of the Royal Entomol. Soc. of London*, 100, 393-409.

Cerdan P., 1989. _ Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre *Messor*(Hym., Form.) en Crau. Thèse, Univ. d'Aix-Marseille I, 257pp.

Cerdan P., Delye G., 1987. _ Observation sur la fermeture des sociétés de *Messor barbarus* (Hym. Form.). *Actes Coll. Ins. Soc.*,4, 261-263.

Cerdan P., Delye G., 1988. _ Etude de la fermeture de la société au cours des premières phases de son ontogénèse chez la fourmi *Messor barbarus* L. *Ins. Soc.*, 35, 182-190.

Hölldobler B., Michener C.D., 1980. _ Mechanisms of identification and discrimination in social hymenoptera. In : Evolution of social behavior : hypotheses and empirical tests (H. Markl, ed.). pp. 35-38.

Hölldobler B., Wilson E.O., 1977. _ The number of queens : an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.

Janzen D.H., 1973. _ Evolution of polygynous obligate Acacia-Ants in Western Mexico. *J. Anim. Ecol.*, 42, 727-758.

Keller L., Passera L., 1989. _ Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Anim. Behav.*, 37, 733-740.

Lange V.R., 1960. _ Uber die futterweitergabe zwischen Angehörigen verschiedener waldameisen. *Z. Tierpsychol.*, 17, 389-401.

Provost E., 1989. _ Social environmental factors influencing mutual recognition of individuals in the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondr. (*Hymenoptera : Formicidae*). *Behav. Proc.*, 18, 35-59.

Stuart R.J., 1985. _ Nestmate recognition in Leptothoracine ants : exploring the dynamics of a complex phenomenon. Thesis, Univ. of Toronto. 302pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 69-74 (1990)

ON THE STRATEGIES OF HOST NEST INVASION IN THREE SPECIES OF *SULCOPOLISTES*, SOCIAL PARASITES OF *POLISTES* WASPS

Cervo R.[1], Lorenzi M.C.[2] and Turillazzi S.[1]

1) Dipartimento di Biologia Animale e Genetica, Università di Firenze, Via Romana 17, 50125 Firenze, Italy.
2) Dipartimento di Morfofisiologia Veterinaria, Università di Torino, Viale Mattioli 25, 10125 Torino, Italy.

Summary: *Sulcopolistes* are obligate and permanent social parasites of some European *Polistes*. The host nest invasion strategies employed by the three species of the genus were analysed in the laboratory where parasite females were offered host colonies. Invasion strategies range from a pacific, non-aggressive tactic to a violent one, with a relative plasticity within each species. The strategy employed by each parasite is possibly related to the length of host colonial cycle, to the way nest are founded and to nest characteristics at the moment of invasion.

Key words: wasps, *Sulcopolistes* spp., *Polistes* spp., social parasitism, host nest invasion strategies

Titre: Les stratégies d'invasion du nid de l'hôte utilisées par les trois espèces de Sulcopolistes, parasites sociaux des guêpes Polistes.

Résumé: Les Sulcopolistes sont des parasites sociaux permanents et obligatoires de quelques espèces européennes du genre Polistes. Nous avons analysé au laboratoire le comportement des femelles de trois espèces de ce genre au moment de l'invasion du nid de leurs hôtes. Les stratégies utilisées, qui vont d'une tactique pacifique, non agressive à une tactique violente (avec une certaine flexibilité à l'intérieur de chaque espèce), peuvent être mises en relation avec la durée du cycle colonial de l'espèce hôte, aux modalités de fondation du nid et à certaines caractéristiques de la colonie au moment de l'invasion.

Mots clés: guêpes, *Sulcopolistes* spp., *Polistes* spp., parasitisme social, stratégies d'invasion du nid de l'hôte

Introduction

The genus *Sulcopolistes* comprises the only three species of obligate social parasites: *S. atrimandibularis*, *S. semenowi* and *S. sulcifer*. As they lack a worker caste, they usurp the nest of some *Polistes* species and rely almost entirely on host workers for rearing their own brood of reproductives. All of them are

distributed almost exclusively in countries around the Mediterranean Basin.

S. atrimandibularis parasitizes *P. biglumis bimaculatus* (WEYRAUCH, 1937; BEAUMONT and MATTHEY, 1945; SCHEVEN, 1958), which in Italy lives over 800 m a.s.l., reaching an altitude of more than 200 m. A single fertilized female of this host species (where nest foundation is strictly haplometrotic) builds her nest in meadow lands, on small stones at ground level. Even after the emergence of her worker brood the foundress participates the most in extracolonial activities (i.e. food collection). Due to climatic limitations, the whole colony cycle does not last more than 4 months (LORENZI and TURILLAZZI, 1986). More rarely *S. atrimandibularis* parasitizes *P. gallicus* (SCHEVEN, 1958; pers. obs.), a species where a single female founds the nest on shrubs and bushes or buildings in lowland (COLOMBINI, 1983).

S. sulcifer is the social parasite of *P. dominulus* (WEYRAUCH, 1937; BEAUMONT and MATTHEY, 1945; SCHEVEN, 1958), a species which nidificates in lowlands and on hill sides and which exceptionally is found over 1000 m a.s.l.. It builds its nest in sheltered, hot places, such as fissures under roof slates, corrugated iron, scrap metal etc.. *P. dominulus* often exhibits associative foundation, i.e. several fertilized females build a nest together and form a dominance hierarchy (PARDI, 1942). After the emergence of the workers, the dominant female spends more time on the nest and relies on them for most of the colony activities (PARDI, 1951). The whole colony cycle of this species lasts over 6 months.

Occasionally *P. dominulus* is also parasitized by *S. semenowi*, a species that more often parasitizes *P. nimpha* (WEYRAUCH, 1937; BEAUMONT and MATTHEY, 1945; SCHEVEN, 1958). This host species resembles *P. dominulus* in its nesting habits, but colonies may be found at higher altitudes and foundations are more often solitary (CERVO, 1983; CERVO and TURILLAZZI, 1985).

Latest studies on social parasites of wasps and bees (see for references CERVO *et. al.*, in press) show that invasion tactics of the different parasite species range from non aggressive intrusion, followed by cohabitation with the host queen, to violent combat that can lead to her death. Indeed, the comparison of the strategies employed by each species of parasite in invading the host nest may well help out the comprehension of the evolution of social parasitism.

Invasion experiments were performed by SCHEVEN (1958) with 2 females of *S. atrimandibularis*, 2 of *S. sulcifer* and 3 of *S. semenowi*. The author describes that an aggressive strategy is employed by all species. More recently, DEMOLIN and MARTIN (1980) described a pacific host nest invasion in the field by a female of *S. semenowi*, and DISTEFANO (1969) observed an aggressive usurpation of a *P. dominulus* nest by *S. sulcifer*.

Materials and methods

Female parasites were collected in the field or directly from usurped host nests at the beginning of the invasion period together with non usurped colonies of the host species. The colonies were placed in 15 cm sided glass containers in the laboratory. Within a fortnight, each *Sulcopolistes* female was introduced into a cage containing a colony of the host species and the invasion of the host nest was monitored and documented with the help of a video recorder. Observations were led on the usurpation by 4 females of *S. atrimandibularis*, 22 of *S. sulcifer*, and 3 of *S. semenowi*.

The stage of each host nest presented to the parasites is given in table 1.

In addition, data on the period of nest invasion and on the stage of usurped colonies were collected in the field with periodic checks.

Parasite	Host	Pre-emergence	Post-emergence
S.atrimand.	*P.bigl.bim.*	4 nests	
S.semenovi	*P.dominulus*	1 nest	1 nest
	P.nimpha	1 nest	
S.sulcifer	*P.dominulus*	13 nests	7 nests *

* For other two nests the stage of development was not definable.

Table 1. Stage of development of nests presented to parasites.

Results

An interval of 3-4 weeks occurs between the beginning of nest foundation and the arrival of the parasite in both *S. atrimandibularis* and in *S. sulcifer*. The former always invades nests in the pre-emergence stage, while the latter may parasitize colonies where workers have already emerged (12 colonies out of 26).

Invasion strategy of *Sulcopolistes atrimandibularis*

In all 4 cases observed, the parasite was absolutely non aggressive during the nest invasion, avoiding any contact with the foundress. Once the parasite landed on the nest in a moment when the foundress was absent, she rarely left it, whilst the host female performed short visits to her comb, occasionally attacking the invader. In this first phase the parasite was active only when she was alone on the nest. If her host was present she retreated to the back of the comb and remained inactive, and never attacked her. As the time passed the *Sulcopolistes* became more and more active even in the presence of the foundress until she finally dominated her.

Invasion strategy of *Sulcopolistes sulcifer*

In all the 22 cases observed the parasite proved to be extremely decisive and

aggressive in her invasion. The tactic employed in fighting her hosts, once the parasite had managed to rid them from the nest, was essentially to tackle them one at a time on the ground. Unsuccessful usurpation was observed when the colony experimentally presented to a parasite for invasion was composed of 17 adult host females (a post-emergence colony). Colonies of up to 11 females were conquered.

When the parasite headed for the nest she approached the host but never attacked first, always waiting for the host to make the first move. The final result of the attack was the removal of the foundresses and some of the workers. Once on the nest, the *Sulcopolistes* female rarely abandoned it, regardless of the number of host living there. The time a host stayed away from the nest depended on her position in the dominance hierarchy: whilst alpha sometimes never retrained to the nest, lower ranking females were more likely to come back. When they did, they submitted to acts of domination by the parasite and, in akinesis, were meticulously licked all over their legs and body.

Invasion strategy of *Sulcopolistes semenowi*

In 3 usurpations by *S. semenowi* on nests of *P. dominulus* and in one of *P. nimpha* the parasite displayed a strongly aggressive behaviour and entered into battles with the dominant females.

All the three species probably employ both behavioural and chemical devices to submit and control hosts (TURILLAZZI *et al.*, in press; CERVO *et al.*, in press).

	P.dominulus	*P.bigl.bim.*	*P.gallicus*	*P.nimpha*
habitat*	L/H	M	L/H	L/H
nest site	sheltered places	stones in meadows	bushes	bushes
foundation ^	AP/PL	AP	AP	AP/PL
length of col. cycle	6 months	4 months	6 months	6 months
social parasite	*S.sulcifer* *S.semenowi*	*S.atrimand.*	*S.atrimand.*	*S.semenowi*

Table 2 : Characteristics of the colonies of the host species.
* H= hill sides, L= lowland, M= mountain.
^ AP= haplometrotic, PL= pleometrotic.

Discussion

Our observations on the invasion strategies employed by *Sulcopolistes* females when invading the nest of their hosts agree with those of SCHEVEN (1958), with the exception of *S. atrimandibularis*, but contrast with those of DEMOLIN and MARTIN (1980) on *S. semenowi*.

SCHEVEN observed 2 females of *S. atrimandibularis* aggressively usurping *P. b. bimaculatus* nests in an advanced stage of the post-emergence period. The phenomenon observed by SCHEVEN may have been a different situation from the proper invasion the parasite performs at the beginning of the season (when she strictly invades pre-emergence colonies) and may possibly be related to the conquest of "secondary" nests (CERVO *et al.*, 1988) during the season.

Owing to such a brief season suitable for colony life in the mountain environment (Tab. 2), the *P. b. bimaculatus* foundress carries out great part of the colonial activities even after the workers have emerged. It is therefore imperative that a *S. atrimandibularis* female keeps the foundress on the nest after usurpation without killing or wounding her, so that she will do all the colony work in the remaining month before brood emergence and most of it during the post-emergence period. However, it would not benefit the parasite to usurp the colony later on in the season (when the colony work force is larger) since any delay in the short colonial cycle imposed by the alpine climate would seriously jeopardize offspring production. Parasite behaviour may differ when she invades nests of *P. gallicus* a monogynic lowland species. We did not find the foundress in the only colony of this host species parasitized by *S. atrimandibularis*, nor did SCHEVEN (1958) in another two.

In *P. dominulus*, a species living on flat land, the workers (and before them auxiliary females) carry out almost all of the external and internal colony work. Thus *S. sulcifer* can afford to immediately physically dispose of the alpha female and just keep the individuals which will contribute to the nest work force.

As far as *S. semenowi* is concerned our observations differ from those of DEMOLIN and MARTIN (1980) who report a case of non violent invasion of a bigynic nest of *P. nimpha* by this parasite. Invasion strategy may differ in relation to the stage of development of the colony.

Data available to date suggest that the *Sulcopolistes* exhibit a relatively plastic behaviour when usurping host colonies. Invasion strategy seems correlated to the length of the colonial cycle of the host species in each particular environment and specifically to the nest characteristics and the number and caste of the adult population present at the time of invasion, as well as to the life history of the parasite herself.

References

BEAUMONT J. DE, MATTHEY R., 1945. - Observations sur le *Polistes* parasites de la Suisse. *Bull. Soc. vaudoise Sci. nat.*, 62, 441-454.

CERVO R., 1983. - Biologia e comportamento sociale di *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). *Tesi della Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali*, Università di Firenze.

CERVO R., LORENZI M.C., TURILLAZZI S., 1988. - *Sulcopolistes*: Usurpazione e controllo contemporaneo di più colonie di *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). *Atti del XV Congr. Naz. Ital. di Entom.*, L'Aquila, 1079-1080.

CERVO R., LORENZI M.C., TURILLAZZI S., 1989 - Non aggressive usurpation of the nest of *Polistes biglumis bimaculatus* by the social parasite *Sulcopolistes atrimandibularis* (Hymenoptera, Vespidae). *Insect. Soc.*, (in press).

CERVO R., TURILLAZZI S., 1985. - Associative foundation and nesting sites in *Polistes nimpha* (Hymenoptera, Vespidae). *Naturwissenschaften*, 72: 48-49.

COLOMBINI I., 1983. - Biologia e comportamento sociale di *Polistes foederatus* (Kohl) (Hymenoptera, Vespidae). *Tesi della Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali*, Università di Firenze.

DEMOLIN G., MARTIN J.C., 1980. - Biologie de *Sulcopolistes semenowi* (Morawitz) parasite de *Polistes nimpha* (Christ), Hymenoptera Vespidae. *Biologie Ecol. méditerranéenne.* VII, 181-182.

DISTEFANO L.S., 1969. - Osservazioni su *Sulcopolistes sulcifer* (Zimmermann) parassita sociale di *Polistes gallicus* (L.) (Hym. Vesp.). *Boll. sed. accad. Gioenia sci. nat.* (4) 9 (10), 662-678.

LORENZI M.C., TURILLAZZI S., 1986. - Behavioural and ecological adaptations to the high mountain environment of *Polistes biglumis bimaculatus*. *Ecol. Entomol.*, 11, 199-204.

PARDI L., 1942. - Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale in *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entom. Univ. Bologna*, 14: 1-106.

PARDI L., 1951. - Studio dell'attività e della divisione di lavoro in una società di *Polistes gallicus* (L.) dopo la comparsa delle operaie. (Ricerche sui Polistini, XII). *Arch. Zool. Ital.*, 36: 363-431.

SCHEVEN J., 1958. - Beitrag zur Biologie der Schmarotzefeldenwespen. *Insect. Soc.*, 5, 409-438.

TURILLAZZI S., CERVO R., CAVALLARI I., 1989. - Invasion of the nest of *Polistes dominulus* by social parasite *Sulcopolistes sulcifer* (Hymenoptera, Vespidae). *Ethology* (in press).

WEYRAUCH W., 1937. - Zur Systematik und Biologie der Kuckuckswespen *Pseudovespa*, *Pseudovespula* and *Pseudopolistes*. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 70, 243-290.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 235-236 (1990)

SUR UNE TECHNIQUE NOUVELLE PERMETTANT L'OBSERVATION D'UNE COLONIE NOMBREUSE DE *FORMICA POLYCTENA*

Rémy CHAUVIN
le Château, 18380 Ivoy-le-Pré, France

Résumé: On décrit un nid d'observation permettant l'étude de sociétés de F. polyctena de grandes tailles (200'000 ouvrières). La disposition du nid est verticale et non horizontale: ce qui est essentiel pour la reproduction et le maintien des fourmis en bonnes conditions pour de longues périodes. Il est important de prévoir une zone chaude et une zone froide; la première durant la période d'acitivité d'avril à septembre; la seconde pendant l'été de juillet à la fin septembre.

Mots clés: Formica polyctena, élevage, nid artificiel

Summary: On an experimental ant nest allowing observation of big colonies of Formica polyctena.

An observation nest is described which allows study of F. polyctena colonies about their natural size (200'000 workers). The nest has to be vertical and not horizontal: this is esential for the maintenance of ants in good conditions for a long time and normal reproduction. One must provide a warm point and a cool point; the first one to be used during activity period from april to september; the second one during summer time from july to the end of september.

Key words: Formica polyctena, rearing, artificial nest

J'ai déjà publié dans le passé une note concernant la construction de nids d'observation de colonies nombreuses de *F. polyctena* (1972). Ils se composaient tous d'un fond en bois ou en matière poreuse surmonté d'une vitre à 4 mm environ du fond. Les fourmis pouvaient sortir dans un monde extérieur où elles recevaient de la nourriture et de la boisson.

Toutefois cette technique, qui permet d'élever de très nombreuses espèces de fourmis, n'est pas entièrement satisfaisante en ce qui concerne les fourmis rousses. Quand arrive le mois d'août, et bien que la pièce où l'on conserve les élevages ne dépase pas 20°, une agitation considérable gagne la colonie et peu après toutes les reines disparaissent : je retrouve leurs cadavres dans les détritus véhiculés par les fourmis dans le tas d'ordures du monde extérieur.

Il m'a fallu de nombreuses années (mes essais d'élevage remontent à 1961 !) pour en découvrir la cause. Il est bien connu que les reines de *polyctena* descendent à plus d'un mètre sous terre au cours du début de l'été. Elles ne le peuvent pas dans une fourmilière horizontale et ce doit être la raison de leur agitation et du meurtre des reines ; une zone froide obtenue en refroidissant une partie de la fourmilière horizontale ne suffit pas à calmer cette agitation et les reines n'y viennent pas.

Il faut que la fourmilière soit verticale, je le sais depuis trois ans que dure l'expérimentation avec ce nouveau dispositif ; il s'agit toujours de grandes plaques cloisonnées de 1 m x 1 m, les cloisonnements délimitant des cases de 10 cm x 10 cm, le tout en bois. Le fond des compartiments est constitué de plâtre. La partie antérieure de la fourmilière est fermée par une vitre à 4 mm environ du fond des compartiments : ceux-ci communiquent entre eux par des gouttières creusées dans leur paroi. Le monde extérieur est à la surface supérieure de la fourmilière et ne comporte rien de particulier par rapport à ce que j'ai déjà décrit. La vitre est recouverte d'une plaque de bois pour éviter l'accès direct des rayons lumineux ; au centre de cette plaque est enlevée une joue de 10 x 10 cm remplacée par une plaque métallique mince, au contact d'une ampoule de 25 watts, qui fournit un moyen de chauffage pendant les jours les plus froids et pendant la nuit. A la base et au milieu de la plaque est découpé un autre panneau permettant de maintenir au contact de la vitre une caissette de mélange réfrigérant tel qu'on introduit dans les glacières de camping : on le recouvre d'une plaque isolante et il suffit parfaitement à maintenir une zone froide où les reines d'abord, l'ensemble des fourmis ensuite, s'assemblent en groupe d'une densité invraisemblable, dès le mois d'octobre-novembre.

Les nids artificiels ont été peuplés dès le mois d'avril-mai 1986 d'environ 200'000 ouvrières (nombre évalué par pesée) et d'une cinquantaine de reines.

Les colonies ainsi logées sont très prospères : par exemple on observe couramment du couvain abondant en septembre, alors que toutes les colonies de l'extérieur ont depuis longtemps cessé l'élevage. Comme je l'ai dit les observations, qui durent depuis trois ans, avec ce dispositif permettent de penser qu'un nid d'observation satisfaisant en vraie grandeur est enfin réalisé.

Références

CHAUVIN R., 1972. Méthodes d'élevage de *Formica polyctena*. Ins. Soc. 19 : 7-15.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 1-7 (1990)

DE VOLTAIRE AUX FOURMIS EN PASSANT PAR LES ABEILLES OU PETITE CHRONIQUE DE LA FAMILLE HUBER DE GENEVE

Daniel Cherix

Musée de zoologie, Palais de Rumine, C.P. 448, 1000 LAUSANNE 17 (Suisse)

Le monde scientifique a parfois tendance à appliquer certaines règles de la taxinomie à ses propres membres afin de les distinguer. C'est le cas de la famille Huber puisque nous pouvons y reconnaître trois "espèces", à savoir Huber-Voltaire (1721-1786), son fils Huber-des-abeilles (1750-1831) et son petit-fils Huber-des-fourmis (1777-1840).

Commençons par Huber-Voltaire ou plutôt Jean Huber, descendant d'une famille possédant la bourgeoisie de Schaffhouse. Son arrière-grand-père Jacob Huber s'installa à Genève en 1654 en recevant la bourgeoisie de cette ville et siégea comme membre du Conseil des Cents. Jean Huber était officier auprès du Langrave de Hesse avant de revenir à Genève. Patricien, lecteur passionné des philosophes, il fut un familier du patriarche de Ferney (Voltaire) qui toutefois le craignait un peu car il excellait dans l'art de la découpure. En effet ses représentations comiques de Voltaire étaient parfois assez irrévérencieuses. On raconte (voir Rodari 1989), qu'il avait "*une si grande habitude de faire des Voltaires qu'il les découpait avec les mains derrière le dos ; ou bien il se passait de ciseaux et, en déchirant une carte en différents sens, il vous présentait l'image du patriarche de Ferney. Une autre fois il prenait de la mie de pain et, la présentant à son chien en différents sens, il se servait de sa gueule pour vous faire un portrait du patriarche*". Nous citerons encore Friedrich Matthisson, ami d'Huber-des-abeilles qui racontait (voir Rodari 1989) que l'on « *sait aussi par quel moyen original* » Huber traçait le profil de Voltaire dans la neige « *et ceux qui ne le savent pas peuvent aisément le conjecturer* ». A ce côté artiste, Jean Huber allia aussi l'aspect naturaliste puisqu'il publia en 1774 une

monographie sur le vol des oiseaux de proie (Observations sur le vol des oiseaux de proie , Genève).

C'est peut-être ce dernier aspect qui influença la vie de son fils François Huber qui publia la majeure partie de son travail, en tous points remarquable, réuni dans deux volumes : Nouvelles observations sur les Abeilles (1792 et 1814). Il faut l'admettre, cette œuvre tient du prodige quand on sait que F. Huber va progressivement perdre la vue et devenir aveugle à l'âge de vingt ans.

Malgré une santé délicate, le jeune François put suivre les cours du collège. Il appréciait la littérature et surtout l'histoire naturelle. Il suivit les cours d'Horace Benedict de Saussure avec lequel il restera en étroit contact. Connaissant bientôt l'inévitable échéance, François utilisa son intelligence et sa maturité précoce à faire comme par instinct des provisions de souvenirs et de sentiments pour le reste de ses jours. F. Huber avait été orienté sur l'observation scientifique des abeilles par son concitoyen, Charles Bonnet, de Genève, lui-même disciple de Réaumur. Bonnet fut un personnage fort connu à l'époque dans les milieux cultivés en raison de ses différents travaux, notamment sur les fourmis, les pucerons (découverte de la parthénogenèse), les chenilles processionnaires, mais surtout à cause de sa modestie scientifique et de son courage dans ses attaques contre le célèbre Buffon.

Mais revenons à François Huber qui s'attacha les services d'un paysan vaudois François Burnens qui devint son lecteur et son expérimentateur. Il écrira à ce propos : « *Nous commençâmes à suivre les abeilles dans les ruches vitrées, nous répétâmes toutes les expériences de M. de Réaumur et nous obtînmes exactement les mêmes résultats lorsque nous employâmes les mêmes procédés. Cet accord de nos observations avec les siennes me fit un extrême plaisir, parce qu'il me donnait la preuve que je pouvais m'en rapporter absolument aux yeux de mon élève* ». Huber dirigeait les expériences et les imaginait, Burnens les exécutait. Rien n'est plus intéressant que cette association qui dura trop peu au gré de Huber car Burnens le quitta vers 1795 pour s'établir dans le canton de Vaud où ses compatriotes, frappés de son intelligence, en firent un magistrat !

La première édition des observations sur les abeilles parut en 1792 à Genève. Elle contenait une série d'articles sous forme de lettres à M. Bonnet. Une seconde édition parut en 1814 en deux volumes. Pour cette deuxième édition, Huber, à défaut de Burnens, prit d'abord sa femme, puis son fils Pierre comme collaborateurs.

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LES ABEILLES,

PAR

FRANÇOIS HUBER,

Seconde édition, revue, corrigée et considérablement augmentée.

TOME PREMIER.



A PARIS,
Chez J. J. PASCHOUD, Libraire, rue Mazarine, n.° 22;
ET A GENÈVE,
Chez le Même, Imprimeur-Libraire.

1814.

Parmi les découvertes capitales faites par F. Huber, il y a tout d'abord les conditions de la fécondation de la reine. Réaumur avait essayé en vain d'obersver, dans la ruche, l'accouplement de la reine, qui a lieu en réalité en dehors. Huber s'est servi d'une ruche expérimentale nouvelle imaginée par lui et constituée par une série de panneaux rectangulaires minces où ne se forme qu'un seul rayon. Les divers panneaux sont assemblés comme les feuilllets d'un livre. En 1788, sur la demande de Bonnet, il montre l'existence d'ouvrières fécondes produisant des mâles, mettant ainsi en évidence que les ouvrières sont en réalité des femelles ce qui avait échappé à Swammerdam au moins en partie.

Enfin c'est encore lui qui a fait connaître la nature et l'origine exacte de la cire. Réaumur pensait qu'elle devait être élaborée par les ouvrières dans leur tube digestif !

Tout ceci ne représente qu'une partie des résultats obtenus par F. Huber. Nous pourrions encore parler de ses travaux sur l'importance des antennes dans la communication, de la respiration des abeilles et d'autres sujets (voir Caullery, 1942) mais terminons ce rapide survol sur une note plaisante tirée d'une lettre qu'il écrivait à Mlle Elisa Portas (1er mai 1828)

...« *Sophie vous a-t-elle parlé d'une galanterie que m'a fait notre de Candolle, en donnant un nom à une plante du Brésil nouvellement découverte de la famille des Mélastomacées et dont il s'occupe actuellement. Il a bien voulu se rappeler que j'avais donné bien du temps à l'étude de la physiologie végétale et trouvé qu'il était juste que cela ne fût pas tout à fait perdu. Il donna dans le temps où je m'en occupais un bon extrait de mes observations dans sa Flore française et à présent il veut qu'elle porte celui de Huberia. Le croiriez-vous, le grand philosophe que vous savez en a été flatté, voilà comme sont ces grands personnages, de grands enfants et rien de plus...* ». F. Huber mourut en 1831 à Lausanne.

« *On a déjà beaucoup écrit sur les fourmis ; leur police et leurs travaux ont excité l'admiration des anciens comme des modernes ; mais ce n'est que de nos jours qu'on a substitué de bonnes observations aux récits fabuleux de Pline et d'Aristote* ». C'est par ces lignes que débute l'ouvrage de Pierre Huber intitulé Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes paru en 1810. Pierre Huber naquit à Genève le 19 janvier 1777. Une "hérédité chargée" lui valut de cumuler de nombreux talents tant artistiques que scientifiques. Il fit de la peinture, de la physique mais montra rapidement un intérêt pour les insectes sociaux. Son premier travail publié en 1801 porte en effet le doux titre de : "Sur les bourdons velus" paru dans les Transactions de la Société linnéenne de

RECHERCHES

SUR

LES MŒURS

DES

FOURMIS INDIGÈNES,

PAR P. HUBER,

MEMBRE DES SOCIÉTÉS D'HISTOIRE NATURELLE ET DE PHYSIQUE DE GENÈVE, ET ASSOCIÉ DE CELLE DE TARN-ET-GARONNE.

Cherchez, et vous trouverez.

A PARIS,

Chez J. J. PASCHOUD, Libraire, Rue des Petits-Augustins, n.° 3.

A GENÈVE, chez le même.

1810.

Londres. A ce propos il écrit « *Je fis de bonne heure quelques essais de l'art d'observer, sur les bourdons velus, insectes qui vivent en république. Ces premières tentatives ayant été accueillies par les naturalistes plus favorablement que je ne l'aurais espérer, je me flattais de parvenir à leur réveler quelques-uns des secrets des fourmis...* ».

Ainsi, il faut relever qu'il fut l'un des premiers à décrire d'une manière aussi précise les relations qui existent entre fourmis et pucerons et surtout le comportement esclavagiste des fourmis amazones *(Polyergus rufescens)*. Ce remarquable ouvrage sur les fourmis est complété par une description d'une vingtaine d'espèces par le prof. Jurine (auteur de "Méthode nouvelle de classer les insectes") dont il est question dans son travail.

En fait, nous ne possédons guère de données sur la vie de Pierre Huber. En fonction de divers recoupements on peut penser qu'il passa bon nombre d'années dans la maison familiale à Pregny près de Genève et qu'il seconda son père dans certains travaux, notamment après le départ de François Burnens. Il était vraisemblablement d'une grande modestie et peu intéressé par les honneurs. Par exemple, lorsqu'il publia en 1812 son mémoire sur la chenille du hamac, l'Académie des Sciences l'aurait bien nommé membre correspondant de l'Institut, mais, sur sa demande, on substitua le nom de son père au sien.

Outre ses recherches sur les fourmis, P. Huber a publié une quinzaine de mémoires dont bon nombre sur les insectes ainsi que sur différents aspects de la physique et de la météorologie. Il était membre de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève, de la Société helvétique des sciences naturelles et de la Société des sciences naturelles de Tarn et Garonne. En 1805, il se marie avec Louise Burnand et se retirera plus tard à Yverdon où il mourut le 22 décembre 1840 après avoir passé une grande partie de la matinée à peindre. Mais laissons-lui la parole lorsqu'il parle de la polygynie chez les fourmis:

... « *Une constitution bien différente est établie chez les fourmis : là, plusieurs mères se partagent les fonctions importantes de la propagation ; elles ne connaissent point cette haine, cette jalousie dont on voit l'exemple chez les abeilles, et reçoivent en commun les hommages des autres castes...* ».

Il est parfois fort instructif de relire d'anciens travaux, car en dépit d'interprétations erronnées, nos ancêtres avaient un don certain pour l'observation et il n'est pas rare de voir certains chercheurs s'octroyer la paternité d'une découverte alors qu'elle peut avoir été faite il y a plus de deux siècles !

Remerciements

L'auteur tient à remercier chaleureusement les descendants de la famille Huber pour les nombreuses informations et documents remis qui lui ont facilité la réalisation de ce modeste travail. Ses remerciements s'adressent aussi à Mme J. Casevitz-Weulersse (Paris) qui a bien voulu relire le texte .

Ouvrages consultés

BERTRAND, E. 1897. Lettres inédites de François Huber. *Revue Internationale d'Apiculture* , Nyon, 159 p.

CANDOLLE (De), A. P. 1832. Notice sur la vie et les écrits de François Huber. *Bibliothèque Universelle* , février 1832: 187-207.

CARRE, P. 1981-82-83. 150 ans après Huber des abeilles (1831 - décembre 1981). *L'Abeille de France et l'Apiculteur* 12(656): 451-452; 2(658): 65-66; 3(659): 112-113; 4(660): 160-161; 6(662): 241-242; 9(664): 335-336; 1(668): 38-39; 2(669): 88-89.

CAULLERY, M. 1942. Biologie des abeilles. *Presses Universitaires de France,* Paris, 240 p.

HUBER, P. 1810. Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. *J. J. Paschoud (éd.)* , Paris & Genève, 328 p.

HUBER, F. 1814. Nouvelles observations sur les abeilles (2e édition). *J. J. Paschoud (éd.)* , Paris & Genève, tome I, 362 p., tome II, 483 p.

MARINELLI, O. 1932. Per il centenario di Francesco Huber, il cieco veggente dell'apicoltura moderna (Ginevra, 2 luglio 1750 - Losanna, 22 dicembre 1831). *L'Apicoltura italiana di Ancona* , Anno XXVII no 12 (dicembre 1931) - Anno XXVIII no 2 (febbraio, 1932), 24 p.

RODARI, F. 1989. Jean Huber (1721-1786). Tableaux en découpures. *Fondation William Cuendet & Ateliers de St-Prex (éd.)* , Vevey, 16 p.

SARTORI, M. & CHERIX, D. 1983. Histoire de l'étude des Insectes Sociaux en Suisse à travers l'oeuvre d'Auguste Forel. *Bull. Soc. ent. Fr.,* 88: 66-74.

STAEGER, R. 1944, Schilderungen aus dem Leben der Ameisen. *Verlag Josef Stocker* , Luzern, 255 p.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 281-286 (1990)

DONNEES BIOLOGIQUES SUR LA FONDATION DES COLONIES DE *DINOPONERA QUADRICEPS* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

C. Z. DANTAS de ARAUJO[1,2], D. FRESNEAU[1] & J.-P. LACHAUD[3]

[1]Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse -France, [2]Université Fédérale de Sergipe, CAPES/MEC -Brésil et [3]Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cédex -France.

Résumé: La dissection de 12 colonies de *Dinoponera quadriceps*, préalablement étudiées dans la nature (forêt Atlantique, Nord-Est du Brésil), a révélé que chaque ouvrière possède des ovaires avec 6 ovarioles par ovaire ainsi qu'une spermathèque. Il existe de plus une remarquable continuité d'états physiologiques parmi les ouvrières. Qu'elles soient fécondées (= gamergates) ou non, ces ouvrières peuvent présenter des ovaires non développés, immatures, totalement développés (leur permettant d'assurer la reproduction) ou bien encore partiellement ou même totalement régressés. Tous ces stades peuvent se rencontrer dans les colonies adultes où peuvent cohabiter jusqu'à 10 gamergates et une centaine d'ouvrières. La dissémination des colonies est assurée principalement par bouturage ou fission de colonies adultes, une jeune gamergate se séparant de la société avec quelques ouvrières. La fondation de type haplométrotique semble toutefois possible, deux cas de fondation par une gamergate isolée ayant été observés.

Mots-clés: *Ponerinae, biologie de la reproduction, gamergates, fondation des sociétés.*

Summary: Biological data on colony foundation in *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae).

Twelve colonies of *Dinoponera quadriceps* were studied in the field (Atlantic forest, North-East Brazil). Dissection of workers revealed that they have six ovarioles in each ovary and a spermatheca together with a remarkable continuity of the physiological states among the workers. No morphological differences were detected between unmated and mated workers. Whatever their reproductive status, workers were found with undeveloped, immature, totally developed or else still totally or partly regressed ovaries. Ants of all these stages may meet in mature colonies, which are composed of up to 10 gamergates and 100 workers. New colonies are normally founded by fission or budding, when a young gamergate, together with several workers, leaves the mother-colony. Haplometric colony foundation is also possible: two cases of colony founding by a single gamergate were observed.

Key words: *Ponerinae, reproductive biology, gamergates, colony foundation.*

INTRODUCTION

Quoique les *Dinoponera* constituent, avec le genre *Paraponera*, les plus grands représentants de la faune myrmécologique néotropicale (Kempf 1971), la biologie de ce genre a été très peu étudiée (Haskins & Zahl 1971; Dantas de Araujo 1987).

Chez les fourmis sans reine, la reproduction est généralement assurée par des ouvrières fécondées (= gamergates, Peeters & Crewe 1984). Si l'existence de telles ouvrières a bien été postulée chez *D. gigantea* (= *D. grandis*, Haskins & Zahl 1971), aucune étude n'a cependant permis jusqu'ici de préciser le nombre de ces gamergates ni si ce rôle est accessible a priori à n'importe quel individu comme cela est le cas dans le genre *Ophthalmopone* (Peeters 1982; Peeters & Crewe 1984, 1985).

Les recherches poursuivies au Brésil sur *D. quadriceps* ont visé à apporter des précisions sur la démographie, la biologie de la reproduction et le mode de dissémination des sociétés dans la nature.

MATERIEL ET METHODES

Douze colonies ont été étudiées durant un an dans la région nord-est du Brésil (Sao Cristovao, état de Sergipe), puis récoltées et disséquées.

Les adultes et le couvain rencontrés dans chaque chambre ayant été séparés dans différents flacons numérotés, la biométrie de tous les individus récoltés a été effectuée au laboratoire et l'âge relatif des adultes a pu être estimé en comparant le degré d'usure des mandibules et le stade de développement ovarien. La confrontation de ces indices permet de classer les ouvrières en trois classes: jeunes, mûres et âgées. Après anesthésie à l'éther sulfurique, les fourmis ont été disséquées afin de déterminer le niveau de développement ovarien ainsi que l'état et le contenu de la spermathèque.

RESULTATS

Toutes les ouvrières possèdent une spermathèque et des ovaires à 6 ovarioles chacun, mais seul un petit nombre d'individus est fécondé (gamergates). La dissection des 12 colonies a, de plus, révélé l'existence d'une grande variété de stades dans le développement des ovaires.

Les 6 ovarioles sont de même taille au début de la vie imaginale mais leur développement devient asynchrone à maturité. L'examen minutieux des ovaires permet d'apprécier non seulement leur structure générale mais aussi leur état tissulaire, et la prise en compte supplémentaire de l'état de la spermathèque permet de distinguer 5 stades (Fig. 1): **1) Ovaires non développés:** les ovarioles sont filiformes et peu différenciés, la spermathèque est dilatée mais vide de spermatozoïdes; **2) ovaires en début de développement:** les ovarioles sont différenciés, le tissu ovarien est blanc et brillant, les ovocytes en cours de développement sont distincts, l'ovaire est court et les oviductes sont allongés et peu dilatés; **3) ovaires pleinement développés:** l'ovaire atteint sa taille maximale et son tissu est comparable au stade précédent, de nombreux ovocytes se développent en même temps (les ovocytes basaux apparaissant chorionnés), les oviductes sont dilatés; **4) ovaires en début de dégénérescence:** la taille de l'ovaire régresse légèrement mais des ovocytes chorionnés sont toujours présents à la base des ovarioles, des plaques brunes correspondant à une accumulation de corps jaunes apparaissent à la base du tissu ovarien, la spermathèque présente un état de déplétion prononcé; **5) ovaires dégénérés:** la taille de l'ovaire se réduit et des cellules blanches opaques envahissent le tissu ovarien, la spermathèque est vide et aplatie.

Si le stade 5 ne se rencontre que pour de vieilles ouvrières, les gamergates, elles, peuvent présenter les stades 2 ou 3. Même s'il est impossible de déterminer si les ouvrières des stades 4 et 5 ont pu être fécondées ou non avant la dissection (l'état aplati de la spermathèque rendant l'examen de son contenu aléatoire), ceci implique que toutes les gamergates n'ont pas, à un moment donné de la vie de la colonie, la même aptitude à la reproduction.

Parallèlement, toutes les ouvrières non fécondées ne sont pas pour autant totalement écartées de la fonction reproductrice puisque certaines présentent un état ovarien compatible avec la production d'oeufs trophiques, voire même reproducteurs (présence d'ovocytes chorionnés).

Nous avons classé les 12 colonies récoltées (Tableau I) en tenant compte de leurs effectifs en adultes, de la présence ou non de couvain, du nombre de chambres dans les nids et de l'âge

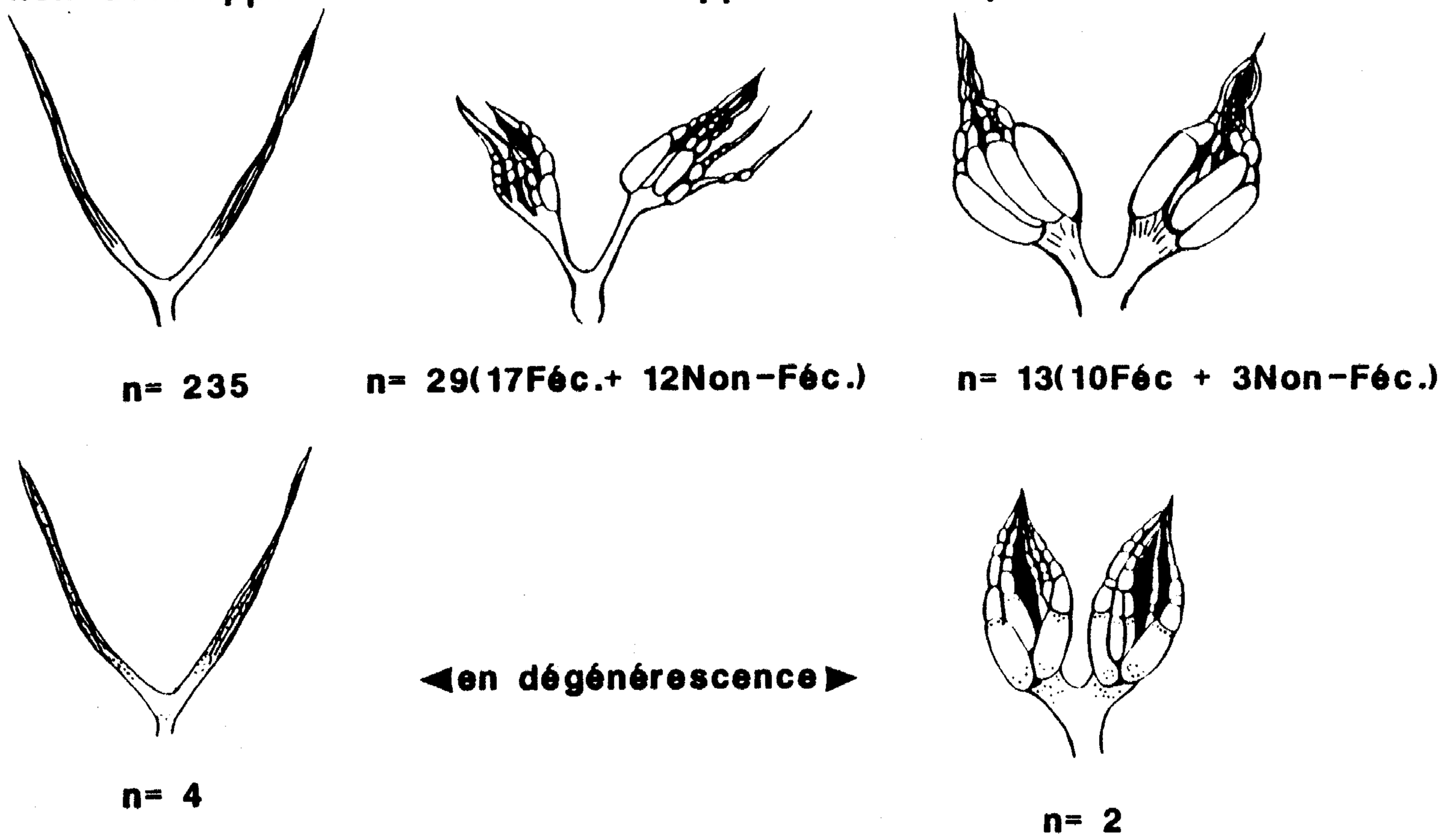


FIG. 1. L'ACTIVITE OVARIENNE CHEZ LES OUVRIÈRES DE DINOPONERA QUADRICEPS.

FIG. 1. OVARIAN ACTIVITY OF DINOPONERA QUADRICEPS WORKERS.

Nid	STADE OVARIEN							TOTAL			
	Non dév.	En cours de dvpt.		Développés		Dégénérés		Adultes	Couvain		
		féc.	n. féc.	féc.	n. féc.	dév.	non dév.		oeufs	larves	cocons
01	2 (1j, 1m)	1j	-	-	-	-	-	3	6	-	-
10	-	1j	-	-	-	-	-	1	-	-	-
13	-	1j	2j	-	-	-	-	3	-	-	-
14	-	1j	-	-	-	-	-	1	-	-	-
16	2j	1j	-	-	-	-	-	3	-	-	-
18	6 (4m, 2j)	1j	1m	-	-	-	-	8	-	-	-
04	8	-	-	1	-	1	-	10	-	2	8
07	15	-	1	1	1	-	-	18	22	2	-
15	17	1	-	-	-	-	-	18	-	1	5
17	13	-	-	-	1	-	-	14	18	1	9
23	87	5	4	2	1	1	2	102	63	20	7
26	84	4	6	6	-	1	1	102	40	33	48

Table I. Composition de 12 colonies de Dinoponera quadriceps et statut reproducteur des ouvrières. féc.: ouvrières fécondées; n. féc.: ouvrières non fécondées; j: jeune; m: mûre; dév.: ovaires développés; non dév.: ovaires non développés.
Composition of 12 colonies of Dinoponera quadriceps and reproductive status of workers. féc.: mated workers; n. féc.: unmated workers; j: young; m: mature; dév.: developed ovaries; non dév.: undeveloped ovaries.

relatif des individus recensés. L'ensemble de ces indices, en effet, nous aide à déterminer la chronologie du développement des colonies.

Les nids 01, 10, 13, 14, 16 et 18 sont de jeunes fondations. A l'exception du premier qui contient des oeufs, ils ne possèdent aucun couvain et ne contiennent qu'une seule gamergate. Toutes ces gamergates présentent des ovaires en début de développement: à ce stade de la fondation, elles ne sont donc pas encore pleinement reproductrices. De plus, l'absence d'usure de leurs mandibules confirme qu'il s'agit d'individus jeunes.

Sur les 6 cas de fondation recensés, 4 possèdent des ouvrières jeunes et des ouvrières mûres (au total de 2 à 7): il s'agit de fondations opérées par bouturage ou fission, où une gamergate s'isole avec quelques ouvrières pour fonder une nouvelle colonie. Deux cas seulement (nids 10 et 14), correspondent à des fondations ne renfermant qu'une gamergate isolée sans l'aide d'ouvrières; ces deux cas pourraient être considérés comme des fondations haplométrotiques. Les 6 fondations occupaient aussi bien des nids récemment creusés ne comprenant qu'une à deux chambres (nids 13, 14, 16 et 18) que des nids anciens comptant jusqu'à huit chambres (nids 01 et 10) et abandonnés par la société d'origine.

Les nids 04, 07, 15 et 17 sont des jeunes sociétés renfermant également une gamergate unique. Un seul de ces nids possède encore une jeune gamergate à ovaires en début de développement, alors que les gamergates des autres nids présentent des ovaires complètement développés. L'effectif des ouvrières varie entre 9 et 17 et le couvain est relativement abondant.

Enfin, les nids 23 et 26 sont des colonies typiquement adultes. Ils contiennent un couvain très abondant, respectivement 95 et 92 ouvrières de tout âge et, respectivement 7 et 10 gamergates. C'est dans ces colonies adultes que l'on rencontre les mâles. Bien que l'échantillon des récoltes ne couvre pas l'ensemble du cycle annuel, il semble que la production de ceux-ci soit limitée aux mois de septembre à mai, mais nous n'en avons observé dans la nature que jusqu'au mois de janvier. Etant donné que la longévité des mâles au laboratoire n'excède guère 10 jours, nous pouvons supposer que la période d'accouplement se situe à la fin de la saison des pluies.

Les fondations peuvent néanmoins s'étager sur une période plus longue allant de décembre à avril. Nous n'avons pas pu observer in extenso le bouturage des colonies mais nous avons des preuves fiables de leur existence puisque les nids 01 et 04 résultent de la fission de 2 nids adultes que nous observions depuis plusieurs mois. Ce phénomène a pu être suivi assez facilement au laboratoire: des ouvrières explorent seules les nids inoccupés mis à leur disposition et, à leur retour au nid d'origine, elles procèdent au recrutement de quelques congénères par tandem running. Lors de la fission, gamergates et ouvrières se répartissent avec du couvain entre le nid nouvellement colonisé et le nid de départ. Ce scénario concorde assez bien avec les données enregistrées dans la nature et rapportées par Overal (1980) pour une autre espèce, *D. gigantea*.

DISCUSSION

L'ensemble de nos résultats montre une étonnante plasticité dans la structure des colonies de *D. quadriceps*, tant en ce qui concerne le statut reproducteur des ouvrières que le mode de dissémination des colonies. Les gamergates sont fécondées avant que leurs ovaires ne soient complètement développés, et les ouvrières non fécondées peuvent avoir, durant une période de leur vie, des ovaires apparemment fonctionnels rendant possible une descendance mâle en présence des gamergates. Ces faits demandent à être confirmés sur de plus amples échantillons mais ils suggèrent néanmoins que l'inhibition des ovaires des ouvrières en présence des gamergates est relativement faible, ce qui expliquerait l'apparition sporadique des rituels d'agression que les gamergates dirigent parfois à l'encontre des jeunes ouvrières (Dantas de Araujo et coll. 1988).

Le contrôle de la reproduction chez les espèces sans reine semble obéir à des facteurs très variés. Chez *Ophthalmopone berthoudi*, les mâles ne peuvent être produits que par les gamergates dont le nombre varie de façon importante et peut atteindre une centaine d'individus par colonie (Peeters 1982; Peeters & Crewe 1984), cette particularité étant liée à la faible fertilité de chacune d'entre elles. Chez *Rhytidoponera* sp. 12 (Peeters 1987), le nombre de gamergates est

plus faible mais elles sont plus fertiles; quant aux ouvrières non fécondées elles ne pondent jamais, leurs ovocytes s'accumulant simplement à la base de leurs ovaires. Dans ces deux cas, la séparation des rôles reproducteurs entre les ouvrières est exclusivement contrôlée par la fécondation. Le nombre de gamergates est encore plus réduit chez *Pachycondyla krugeri* (Wildman & Crewe 1988), puisqu'il passe à un seul individu, et la présence de cette gamergate suffit à inhiber le développement des ovaires des ouvrières non fécondées. Enfin, chez *Diacamma australe* (Peeters & Higashi 1989), chaque société ne comprend qu'une seule gamergate qui assure le monopole de la fonction reproductrice en mutilant les jeunes ouvrières dès leur éclosion. Les résultats obtenus chez *D. quadridens* permettent d'ajouter un nouveau cas de figure à cette liste.

En ce qui concerne le mode de fondation, *D. quadriceps* se singularise encore par la variété de ses stratégies: soit une gamergate s'isole sans l'aide d'ouvrières (mais nous ignorons si elle est effectivement capable de mener à bien la fondation), soit elle se sépare du reste de la colonie avec un petit groupe d'ouvrières (fission). Seule la fondation par association de plusieurs reproductrices semble absente de son répertoire. Ces différentes stratégies sont largement répandues chez les autres Ponerinae, mais l'originalité de *D. quadriceps* réside dans le fait qu'au cours de la fission les fondations peuvent aussi bien coloniser de nouveaux nids que réutiliser le nid d'origine abandonné par la colonie-mère. Dans ce dernier cas, la jeune fondation fait alors l'économie de la construction d'un nouveau nid, renforçant ainsi ses chances de survie.

REFERENCES

DANTAS DE ARAUJO, C.Z., 1987. - Résultats préliminaires sur la biologie et l'éthologie de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae). *Mémoire de DEA*, Université Paris XIII, 31 pp.

DANTAS DE ARAUJO, C.Z., FRESNEAU, D. & LACHAUD, J.-P., 1988. - Premiers résultats sur l'éthologie d'une fourmi sans reine: *Dinoponera quadriceps*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **4**, 149-155.

HASKINS, C.P. & ZAHL, P.A., 1971. - The reproductive pattern of *Dinoponera grandis* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) with notes on the ethology of the species. *Psyche*, **78**, 1-11.

KEMPF, W.W., 1971. - A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hym., Formicidae). *Studia Ent.*, **14**, 369-392.

OVERAL, W.L., 1980. - Observations on colony founding and migration of *Dinoponera gigantea*. *J. Georgia Entomol. Soc.*, **15**, 467-469.

PEETERS, C.P., 1982. - The reproductive strategy of the ponerine *Ophthalmopone berthoudi*: an insight into the evolution of ant eusociality. In: M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans (Eds), *The Biology of the Social Insects*, pp. 220-221, Westview Press, Boulder.

PEETERS, C.P., 1987. - The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes Sociaux*, **34**, 75-86.

PEETERS, C.P. & CREWE, R.M., 1984. - Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. *Naturwissenschaften*, **71**, 50-51.

PEETERS, C.P. & CREWE, R.M., 1985. - Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi* - an alternative form of eusocial organization. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**, 29-37.

PEETERS, C.P. & HIGASHI, S., 1989. - Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwissenschaften*, **76**, 177-180.

WILDMAN, M.H. & CREWE, R.M., 1988. - Gamergate number and control over reproduction in *Pachycondyla krugeri* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, **35**, 217-225.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 157-164 (1990)

LA CAPTURE DES TERMITES PAR *Megaponera foetens* (FORMICIDAE, PONERINAE)

Alain DEJEAN et Bruno CORBARA

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA CNRS 667
Université Paris XIII, Av. J.-B. Clément
F-93430 Villetaneuse

Résumé :

La capture d'ouvriers, de sexués et de soldats de *Macrotermes bellicosus* par des ouvrières minor et major de *Megaponera foetens* permet de montrer que les ouvrières de ces deux castes ont des comportements très voisins. Toutefois, les minor évitent plus souvent les grands soldats que ne le font les major. Il y a un important contact entre les pattes et les antennes de la fourmi et les ouvriers de termites saisis; la piqûre n'est pas obligatoire. Les taux de contact face aux sexués, de plus grande taille, sont légèrement inférieurs. Le contact avec les soldats est évité au maximum, la fourmi présente l'apex de son gastre au soldat qui attaque. Les mandibules de ce dernier ne peuvent saisir cette pièce fusiforme lors de leur fermeture (effet "noyau d'olive"). Après fermeture, les mandibules restent croisées du fait de la tétanie des muscles adducteurs; la fourmi peut alors piquer sans risque, l'aiguillon étant souvent porté au niveau de la bouche où l'effet est foudroyant.

Mots-clés : fourmis, Ponerinae, *Megaponera*, prédation de termites

Summary : Termite capture by *Megaponera foetens* (Formicidae, Ponerinae)

The capture of workers, sexuals and soldiers of *Macrotermes bellicosus* by minor and major workers of *Megaponera foetens* is studied. Both have similar behaviour; however, the minor tend to avoid the great soldiers more often than the major. During capture, there is an important contact between the ants' antennae and legs, and the termite workers; stinging is facultative. The rate of contact with the soldiers is inferior to the precedent. The contact with the soldiers is avoided. The ant presents the apex of its gaster to the attacking soldier. The mandibles of the last are unable to size this spindel-shaped object during their shutting ("pit of olive" effect). After they are shut, the mandibles remain crossed due to tetany in the adductor muscles. Stinging occurs therefore without risk, the sting being carried at the level of the mouth where the effect is devastating.

Key-words : ants, Ponerinae, *Megaponera*, predation on termites.

INTRODUCTION

Megaponera foetens est une Ponerinae monogyne polymorphe (Crewe et al. 1984) caractérisée sur le plan de la prédation, par ses raids de chasse orientés exclusivement vers des Macrotermitinae. Sa stratégie globale de chasse, liée à l'action d'ouvrières éclaireuses recrutant des congénères qui, en colonne, vont attaquer les termites, est bien connue (Lévieux 1966, Fletcher 1973, Longhurst et Howse 1978, 1979, Longhurst et al. 1978). Par contre, l'observation détaillée de la capture des proies restait à faire de même que l'étude de la façon dont les soldats, bloquant les galleries de la termitière, sont éliminés.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons élevé six sociétés comprenant la femelle reproductrice, des mâles, plus de 600 ouvrières et un couvain abondant, dans des nids artificiels (boîtes de 17 x 12 x 8 cm) pourvus d'un abreuvoir. Ces nids débouchent sur des aires de chasse carrées, de 75 cm de côté, dont les parois lisses sont infranchissables pour ces fourmis. L'approvisionnement en proies, quotidien, permet une observation directe des captures. On a comparé le comportement d'ouvrières minor (taille inférieure à 11mm) et major (taille supérieure à 15mm) face aux petits et aux grand ouvriers, aux sexués dépourvus d'ailes et aux grands soldats de *Macrotermes bellicosus*.

Les comparaisons de pourcentages (liaison entre deux caractères de type qualitatif) sont effectués par le test du X^2 à partir de tableaux de contingence 2 X 2. Pour les grandes valeurs de X^2 on calcule sa racine carrée (Schwartz 1984), notée ici e .

RESULTATS

L'ensemble des résultats obtenus est résumé dans les 7 tableaux et la figure des pages suivantes. Sont abordés successivement : le taux d'évitement des proies par les ouvrières de fourmi, l'orientation des attaques, le taux de contact entre les proies et les antennes des fourmis, le taux de contact entre les proies et les pattes des fourmis, les localisations des piqûres, le taux de proies piquées et le taux de morsures reçues par les fourmis.

Taux de proies attaquées (Tableau I) :

Les ouvrières n'attaquent pas toutes les proies qu'elles rencontrent, les minor évitent les soldats, particulièrement les grands soldats, alors que les major ne se distinguent pas par leur taux d'évitements des deux types de soldats. La réaction des deux sortes d'ouvrières n'est différente que face aux grands soldats qui sont plutôt éliminés par les major.

Orientation des attaques (Tableau II) :

Les grands soldats sont plutôt attaqués de front alors que l'attaque des ouvriers n'est pas orientée.

Taux de contacts entre fourmi et proie :

Les minor palpent de leurs antennes 100% des ouvriers et des sexués, alors que seulement 76,2% des petits soldats reçoivent un bref contact antennaire et que les grands soldats sont franchement évités (8,6% de contacts). Chez les major, les résultats sont semblables (Tableau III).

Les pattes sont très souvent impliquées dans la saisie des ouvriers et des sexués alors qu'il y a évitement des soldats (Tableau IV). On observe une

FOURMI \ TERMITE	PETIT OUVRIER	GRAND OUVRIER	SEXUE	PETIT SOLDAT	GRAND SOLDAT
MINOR	100%	98,7%	98,3%	69,5%	52%
	(1156)	(150)	(60)	(115)	(200)
MAJOR	100%	100%	100%	78,9%	84%
	(1065)	(115)	(60)	(90)	(150)
COMPAR.	id.	X2=0,88	X2 = 0,5	X2 = 2,2	X2 = 6,2
		N.S.	N.S.	N.S.	P<10 -9

Tableau I: *Taux d'attaques des proies par les ouvrières de* <u>*Megaponera foetens*</u> *(chiffres entre parenthèses : nb de cas observés). Comparaisons entre grands ouvriers et petits soldats : minor* $e = 7,2 : P < 10^{-9}$ *; major* $e = 5,1 : P < 10^{-6}$. *Entre petits et grands soldats : minor* $X2 = 9,2; P<0,01$ *et major* $X2 = 0,99$; *N.S.*

Table I : *Attacks rate by workers of* <u>*Megaponera foetens*</u> *(n° between parenthesis = n° of cases). Comparisons between large workers and small soldiers : minor* $e = 7,2 : P < 10^{-9}$; *major* $e = 5,1 : P < 10^{-6}$. *Between small and large soldiers : minor* $X^2 = 9,2; P<0,01$ *and major* $X^2 = 0,99$; *N.S.*

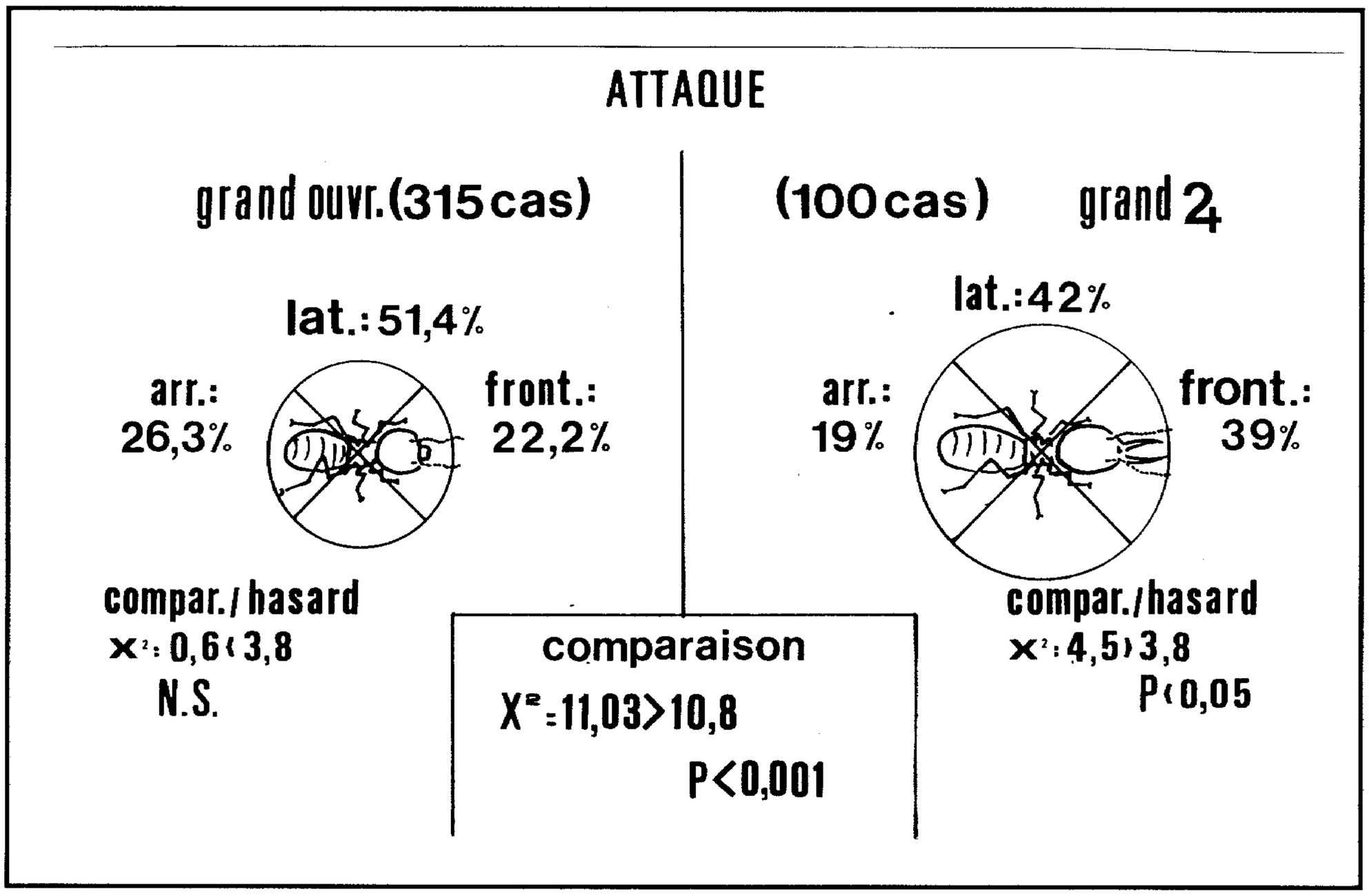


Tableau II : *Orientation des attaques*

Table II : *Orientation of the attacks*

TERMITE / FOURMI	PETIT OUVRIER	GRAND OUVRIER	SEXUE	PETIT SOLDAT	GRAND SOLDAT
MINOR	100%	100%	100%	76,2%	8,6%
	(1156)	(148)	(59)	(80)	(104)
MAJOR	100%	100%	100%	76%	8,7%
	(1165)	(115)	(60)	(71)	(126)
COMPAR.	id.	id.	id.	X2=0,0007	X2=0,0003

Tableau III : *Taux de contacts entre proies et antennes des fourmis (chiffres entre parenthèses : nb de cas observés). Comparaisons entre grands ouvriers et petits soldats : minor e = 6,2 : P< 10^{-9} ; major e = 5,5 : P< 10^{-7} . Entre soldats : minor e = 9,3; P< 10^{-9} et major e = 9,6; P< 10^{-9}*

Table III : *Rate of contacts between prey and the ants antennae (n° between parenthesis = n° of cases). Comparisons : between large workers and small soldiers : minor : e = 6.2 : P< 10^{-9}; major e = 5.5 : P< 10^{-7} . Between small and large soldiers : minor e = 9.3; P< 10^{-9} and major e = 9.6 ; P< 10^{-9}*

TERMITE / FOURMI	PETIT OUVRIER	GRAND OUVRIER	SEXUE	PETIT SOLDAT	GRAND SOLDAT
MINOR	100%	92%	61,7%	3,7%	0,96%
MAJOR	100%	95,6%	86,7%	7,4%	1,6%
COMPAR.	id.	X2=1,3	X2=9,8	X2=0,8	X2=0,19
		N.S.	P<0,01	N.S.	N.S.

Tableau IV : *Taux de contacts entre proies et pattes de fourmis. Comparaisons entre petits et grands ouvriers : minor e = 9,6; P< 10^{-9} ; major e = 4,7; P< 10^{-5}. Grands ouvriers et sexués : minor e = 5,3; P< 10^{-6}; major X2 = 4,6; P<0,05. Sexués et petits soldats : minor e = 7,5; P< 10^{-9}; major e = 9,1; P< 10^{-9}. Petits et grands soldats : minor X^2 = 1,6<3,8; N.S. ; major X^2 = 3,9: P< 0,05. Pour le nombre de cas étudiés voir Tableau III.*

Table IV : *Rate of contact between prey and the ants' legs. Comparisons between small and large workers : minor e = 9.6; P< 10^{-9} ; major e = 4.7; P< 10^{-5}. Large workers and sexuals : minor e = 5.3; P< 10^{-6}; major X^2 = 4.6; P<0.05. Sexuals and small soldiers : minor e = 7.5; P< 10^{-9}; major e = 9.1; P< 10^{-9}. Small and large soldiers : minor X^2 = 1.6<3.8; N.S. ; major X^2 = 3.9: P< 0.05. Number of cases : see Table III.*

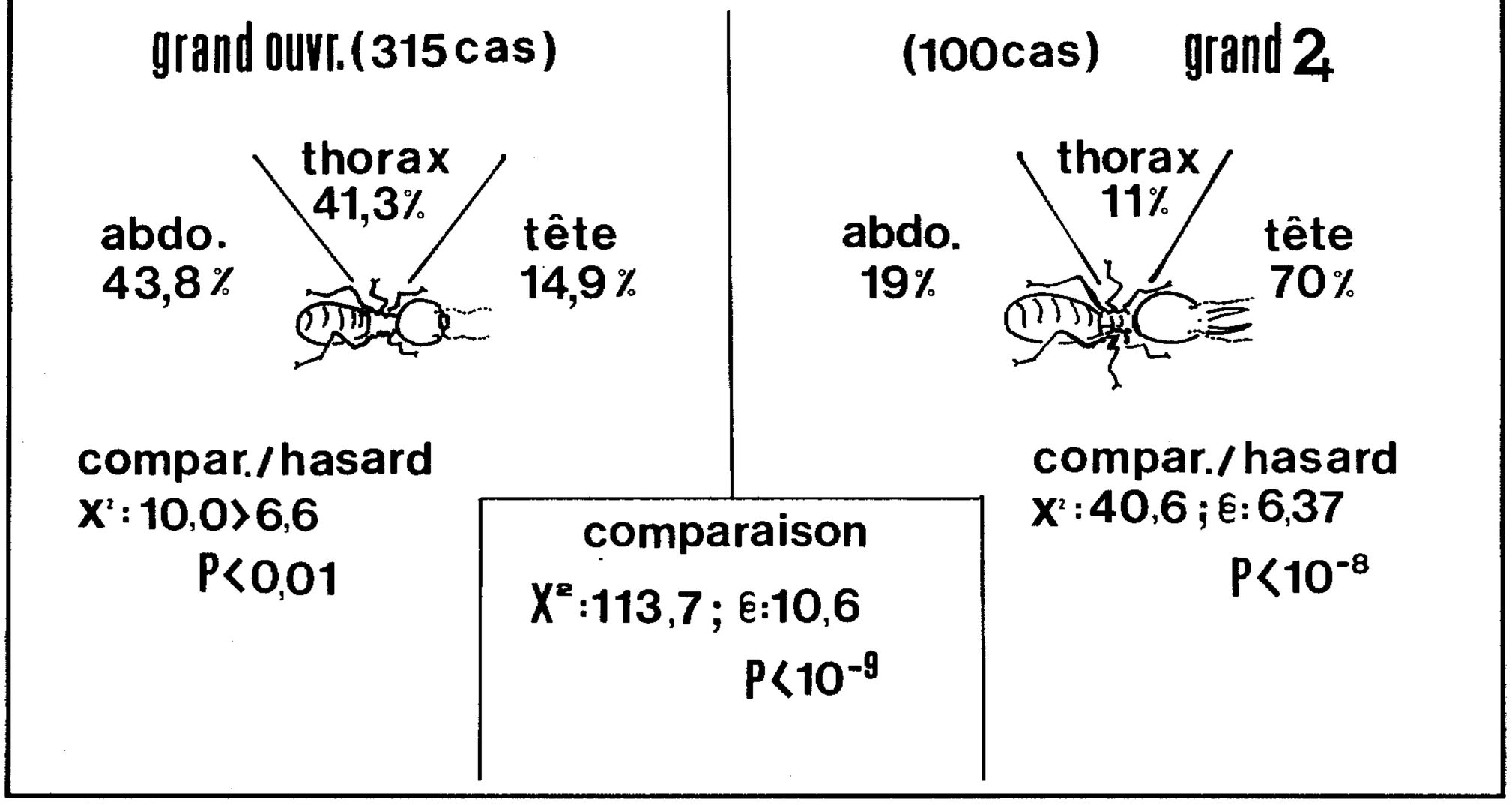


Tableau V : *Zones d'impact des piqûres sur les grands ouvriers et les grands soldats*

Table V : *Zones of impact of the sting on large workers and large soldiers.*

FOURMI \ TERMITE	PETIT OUVRIER	GRAND OUVRIER	SEXUE	PETIT SOLDAT	GRAND SOLDAT
MINOR	96,9%	100%	100%	100%	100%
MAJOR	92,8%	97,4%	100%	100%	100%
COMPAR.	e = 4,4 P<10 -4	X2 = 3,9 P< 0,05	id.	id.	id.

Tableau VI : *Taux de proies piquées. Comparaisons entre petits et grands ouvriers : minor* $X^2 = 3,9; P < 0,05$; *major* $X^2 = 5,42; P < 0,02$.

Table VI : *Rate of stinged preys. Comparisons between small and large workers: minor* $X^2 = 3.9; P < 0.05$; *major* $X^2 = 5.42; P < 0.02$.

différence significative entre minor et major face aux sexués : celle-ci est probablement due au rapport taille de la proie taille du prédateur, les sexués étant de taille relativement grande par rapport aux minor.

Comportement de piqûre :

La cible varie selon que la proie est un ouvrier, plutôt piqué sur le thorax ou l'abdomen, ou un soldat, piqué de face, entre les mandibules (Tableau V). La phase de piqûre est quasi obligatoire; les ouvriers dans quelques cas seulement ne sont pas piqués (Tableau VI). Ils sont alors étourdis ou tués par la pression des mandibules.

Réaction des proies (Tableau VII):

Les termites essaient de mordre leur agresseur, mais les taux de réussite sont bas. Notons que les ouvrières présentent l'apex de leur gastre face aux mandibules des soldats. Ces derniers ne peuvent saisir cette pièce fusiforme lors de leur fermeture car il se produit un effet "noyau d'olive" qui projette la fourmi. Une fois fermées, les mandibules du termite restent bloquées du fait de la tétanie des muscles adducteurs, la piqûre se fait alors sans problème, l'aiguillon étant dévaginé au niveau des pièces buccales de la proie.

Paralysie des soldats :

Quand la piqûre est effectuée au niveau des pièces buccales, l'effet est souvent immédiat. Le soldat est paralysé en moins de quatre secondes dans 90% des cas (sur 50 cas étudiés) alors qu'il faut généralement plus de sept secondes pour paralyser un soldat piqué en un autre endroit (3O cas étudiés; Test de la médiane : $e = 6,3$; $P < 10^{-9}$).

DISCUSSION

Le comportement des ouvrières minor et major se distingue par le taux d'évitements des grands soldats, par le taux de contacts entre sexués de *Macrotermes* et les pattes de la fourmi et, dans une moindre mesure, par le taux de piqûres infligées aux ouvriers. Ces résultats montrent que l'élimination des grands soldats protégeant la termitière incomberait plutôt aux ouvrières major. Cependant, les ouvrières minor qui s'attaquent aux grands soldats de termites présentent un comportement identique à celui des major. Nos résultats, obtenus au laboratoire dans une aire de chasse à ciel ouvert recréée artificiellement, impliquent l'action des major. Longhurst et Howse (1979), observant des raids dans la nature, ont constaté que seules les ouvrières minor rentraient dans les colonies de termites.

Il est possible de différencier deux patterns généraux de comportement correspondant soit à la capture des ouvriers, soit à celle des soldats de termites (Figure 1). La capture des ouvriers de *Macrotermes* implique l'utilisation des antennes et des pattes ; la piqûre, fréquente, n'est pas obligatoire. Le contact avec les soldats est, quant à lui, évité au maximum. Les antennes et les pattes antérieures de la fourmi sont souvent relevées. La piqûre est obligatoire. Les ouvrières distinguent donc les soldats des ouvriers, vraisemblablement par le biais de kairomones. Cette observation rejoint ce qui a déjà été mis en évidence chez d'autres Ponerinae prédatrices de termites comme *Odontomachus troglodytes* (Dejean et Bashingwa 1985), *Paltothyreus tarsatus* (Dejean 1988), *Pachycondyla villosa* (Dejean et al, soumis) et *P. soror* (Dejean 1989). Toutes ces fourmis attaquent les soldats par l'arrière et les saisissent avant de les piquer. Par contre, les ouvrières de *Megaponera foetens* parviennent à éviter le contact. Ce comportement

	PETIT OUVRIER A	GRAND OUVRIER B	SEXUE C	PETIT SOLDAT D	GRAND SOLDAT E
MINOR	0,7%	1,3%	3,3%	0%	0,96%

$X^2 = 0,7 < 3,8$ (N.S.) $X^2 = 0,9$ (N.S.) $X^2 = 2,7$ (N.S.) $X^2 = 0,7$ (N.S.)

A et C : $X^2 = 4,8$; $P < 0,05$ A et D : $X^2 = 2,7$ (N.S.) B et D : $X^2 = 1,8$ (N.S.)

	PETIT OUVRIER A	GRAND OUVRIER B	SEXUE C	PETIT SOLDAT D	GRAND SOLDAT E
MAJOR	0,56%	0,87%	1,7%	1,4%	0%

$X^2 = 0,16 < 3,8$ (N.S.) $X^2 = 0,2$ (N.S.) $X^2 = 2,7$ (N.S.) $X^2 = 1,7$ (N.S.)

A et C : $X^2 = 1,1$ (N.S.) A et D : $X^2 = 0,8$ (N.S.) B et D : $X^2 = 0,1$ (N.S.)

Tableau VII : *Taux de morsure des fourmis par les différentes castes de Macrotermes. Une seule différence est significative : minor, petits ouvriers vs. sexués.*

Tableau VII : *Rate of ants bite by different castes of Macrotermes. Only one difference is significant : minor , small workers vs. sexuals.*

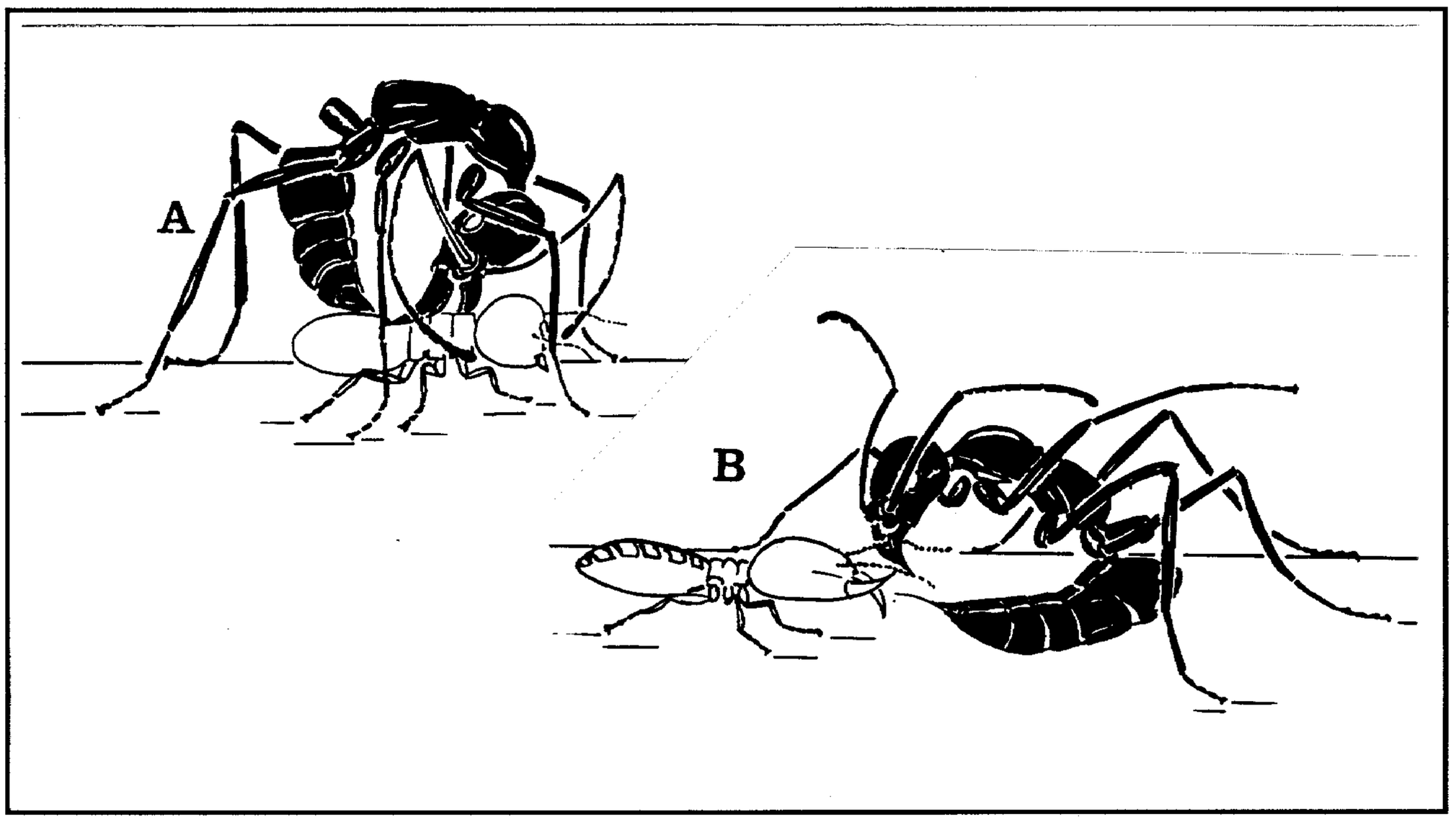


Figure 1 :*Capture d'un ouvrier de Macrotermes (contact entre proie et antennes plus pattes de la fourmi : A) et d'un soldat (évitement du contact, antennes et pattes antérieures relevées : B).*

Figure 1: *Capture of a worker of Macrotermes (contact between the prey and antennae plus legs of the ant : A) and a soldier (avoiding antennae contact and anterior leg lifted : B).*

semble bien adapté à l'élimination des soldats rencontrés dans les galeries des termitières. L'effet foudroyant des piqûres portées au niveau des pièces buccales rend cette technique d'autant plus efficace. Nous ne savons pas si le venin agit alors comme un poison alimentaire ou si, dans la zone buccale, la présence d'un grand nombre de surfaces intersegmentaires favorise sa pénétration.

REFERENCES

CREWE R. M., PEETERS C. P. et VILLET M. 1984. - Frequency distribution of worker sizes in *Megaponera foetens* (Fabricius). *S. Afr. J. Zool.*, **19**, 247-249.

DEJEAN A. 1988. - La prédation chez *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae-Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, **4**, 156-164.

DEJEAN A. 1989. - Les écomones impliquées dans la prédation chez les fourmis (Hymenoptera). *Ann. Soc. Entomol. France*, **24**, 456.

DEJEAN A. et BASHINGWA E. P. 1985. - La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae-Ponerinae). *Ins. Soc.*, **32**, 23-42.

DEJEAN A., CORBARA B. et OLIVA-RIBERA J. - Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla (= Neoponera) villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, *soumis*.

FLETCHER D. J. C. 1973. - Army ant behaviour in the Ponerinae : a re-assessment. *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 116-120.

LEVIEUX 1966. - Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hymenoptera : Formicidae). *Ins. Soc.*, **13**, 117-126.

LONGHURST C. et HOWSE P. E. 1978. - The use of kairomone by *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera, Formicidae) in the detection of its termite preys. *Anim. Behav.*, **26**, 1213-1218.

LONGHURST C. et HOWSE P. E. 1979. - Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae) from the Nigerian guinea savanna. *Ins. Soc.*, **26**, 204-215.

LONGHURST C., JOHNSON R. A. et WOOD T. G. 1978. - Predation by *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae) on termites in the Nigerian southern guinea savanna. *Oecologia*, **32**, 101-107.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 131-138 (1990)

REGULATION DU POLYETHISME DE CASTES LORS DE L'EXPLOITATION DE RESSOURCES ALIMENTAIRES CHEZ LA FOURMI, *PHEIDOLE PALLIDULA*.

Claire Detrain

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire (C.P.160), U.L.B.,
50 av. F.Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique.
Chargé de recherches au Fonds National de la Recherche Scientifique.

Résumé. Nous avons étudié les mécanismes de régulation du polyéthisme de castes chez *Ph.pallidula* lors de recrutements vers un agrégat de drosophiles transportables individuellement et vers des blattes uniquement exploitables sur place. Les majors montrent toujours un seuil plus élevé de réponse aux stimulations chimiques et tactiles des recruteuses. Ainsi, elles n'interviennent qu'en cas de haut renforcement de la piste et d'intenses invitations tactiles, lors de l'exploitation de blattes. Cette observation est intégrée dans une discussion générale sur la régulation du polyéthisme de castes chez les fourmis.

Mots-clés: fourmis, polyéthisme, affouragement, piste, invitations tactiles, seuils comportementaux, *Pheidole pallidula*

Summary: Regulatory mechanisms of caste polyethism during food exploitation by the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl.).

Caste polyethism is compared for *Ph.pallidula* foraging to patched individually retrievable flies and unretrievable cockroaches. The higher treshold of behavioural response of majors to recruiters' tactile and chemical invitations is related to their selective recruitment during exploitation of unretrievable cockroaches characterized by highly concentrated food trails and intense tactile invitations inside the nest. These observations are used for a general discussion about regulation of polyethism in ants.

Key words : ants, caste polyethism, foraging, trail, tactile invitations, behavioural tresholds, *Pheidole pallidula*.

Introduction

La fourmi à caste neutre dimorphique, *Ph.pallidula* fait preuve d'une grande souplesse dans ses techniques de récolte. Les proies sont ramenées au nid, soit individuellement, soit collectivement. Elles peuvent être également exploitées sur place par le biais de pistes alimentaires. Au large éventail de proies récoltées par *Ph.pallidula* correspond donc une grande diversité dans ses modes d'affouragement, ainsi que dans la participation relative des deux castes d'ouvrières minors et majors. En effet, contrairement à plusieurs espèces de *Pheidole* du Nouveau Monde (p.ex. *Ph.oxyops* (Fowler, 1984) où la

récolte est exclusivement dévolue à la caste minor, chez *Ph.pallidula*, minors et majors peuvent s'impliquer toutes deux activement dans l'exploitation de ressources alimentaires. La mobilisation des majors est cependant étroitement liée au type de nourriture exploitée. Chez *Ph.dentata* (Itzkowitz & Haley, 1983), une source compacte (oeuf entier cuit dur) est exploitée, via une piste plus dense, par un plus grand nombre de majors qu'une source morcelée aux particules transportables individuellement (fins morceaux d'oeuf cuit dur). De la même manière, chez *Ph.pallidula*, pour des nombres totaux de minors mobilisées vers l'aire comparables, les majors recrutées sont significativement (test t Student , $p<0,05$) plus nombreuses lors de l'exploitation de blattes (*Periplaneta americana*) que lors de la récolte de drosophiles (*Drosophila melanogaster*), les majors ne participant pas ou du moins en nombre négligeable à l'exploitation de ces petites proies transportables individuellement (Detrain, en préparation). La mobilisation de la caste major semble donc liée à l'existence d'un recrutement massif, rapide et intense de la société vers l'aire observé lors de l'exploitation sur place d'une nourriture intransportable de grande taille. Cette participation sélective de la caste major pourrait reposer sur de simples différences entre castes dans leurs seuils de perception/ réponse aux stimuli des recruteuses. C'est pourquoi, dans cet article, l'effet recruteur de la piste chimique et des invitations tactiles a-t'-il été comparé pour les deux castes minor et major de *Ph.pallidula*.

Matériel et méthodes

Invitation chimique: effet recruteur de la sécrétion de la glande à poison.

La piste chimique étant un facteur du recrutement, nous avons observé l'évolution de la réponse des minors et des majors à des quantités croissantes de sécrétion de la glande à poison de minors, source de la phéromone de piste chez *Ph.pallidula* (Ali *et al*, 1989). Les réponses des deux castes sont étudiées pour 6 quantités de sécrétions glandulaires s'échelonnant de 10^{-3} glande à 1 glande à poison. Ces quantités (déposées sur un carré de papier de 0,25 cm^2 sous la forme de 25 µl d'extraits hexaniques de glandes à poison de minors) sont obtenues par dilution d'un extrait de base de 12 glandes à poison de minors /300 µl d'hexane tridistillé. Afin de limiter les perturbations comportementales liées à une saturation des sensilles chemoréceptrices des antennes, les tests sont toujours effectués par ordre croissant de concentrations. A chaque expérience, pour les individus restant dans le nid, on estime leur "mise en éveil" en mesurant le nombre de minors et de majors en mouvement se déplaçant sur plus d'un cm. Ces mesures sont réalisées grâce à l'enregistrement vidéo (grossissement de 4,5 fois) du comportement des fourmis dans le nid sur un secteur de 3 X 4 cm^2 autour de l'entrée. Pendant 5 min, ces valeurs sont mesurées toutes les minutes ainsi que juste avant la présentation du papier test.

Invitation tactile : effet recruteur des antennations dans le nid

Lors de recrutements vers des blattes (préalablement tuées par congélation), nous avons suivi le plus grand nombre possible de minors recruteuses, à savoir toute fourmi rentrant au nid après avoir trouvé la source de nourriture, qu'elle s'y soit alimentée ou non.

L'analyse fine de leurs comportements dans le nid est possible grâce au dépouillement d'un enregistrement video, image par image, à intervalle de 4/100ème sec. Comme l'efficacité des invitations tactiles tend à diminuer avec le temps (Szlep-Fessel, 1970), nous avons porté uniquement notre attention sur les recruteuses rentrant au nid pendant la phase de croissance du recrutement. Notre étude de l'impact des invitations tactiles sur le recrutement des minors et des majors consiste alors à quantifier l'influence de chaque invitation sur la mobilité de la fourmi stimulée. Afin d'éviter toute perturbation de nos mesures due à une invitation de la fourmi recrutée en dehors du champ filmé par notre caméra, nous observons les réponses aux stimulations d'une recruteuse uniquement chez les individus à l'arrêt, présents dans le champ de la caméra depuis plus d'une minute. On calcule ensuite les pourcentages d'individus stimulés mis en mouvement (déplacement à vitesse normale ou accélérée sur une distance de plus de 1 cm) et les pourcentages de sorties induites par chaque type de contact antennaire.

Résultats

Invitation chimique

L'introduction d'extraits de glandes à poison augmente la mobilité des minors dans le nid qui croît sensiblement jusqu'à des valeurs de 70 à 80 % de minors en mouvement pour des quantités supérieures ou égales à 10^{-1} glande (Fig. 1). A ces quantités, les pourcentages restent toujours significativement différents du témoin sur l'ensemble des 5 minutes d'observation. Bien qu'il existe une décroissance au cours du temps du pourcentage de minors en mouvement, celle-ci est lente car, dès qu'elles ont été mobilisées par la sécrétion de la glande à poison, les minors ont tendance à rester dans cet état d'"agitation". La situation est nettement différente pour les majors (Fig. 2). Au moment de l'introduction du papier, pour des quantités élevées de sécrétions supérieures ou égales à 10^{-1} gl., on note un pourcentage de majors en mouvement comparable à celui des minors (soit environ 80 %). Cependant, cette mobilité des majors décroît très rapidement dès la première minute, les majors retombant dans l'état d'immobilité qu'elles présentent habituellement au sein de la société. Systématiquement, la mobilité des majors en présence de sécrétion de glandes à poison est donc toujours moins intense et de plus courte durée que celle des minors.

Invitation tactile

Dans notre étude, nous avons tenu compte non seulement des comportements d'invitation intenses (battements antennaires accélérés et prolongés) mais aussi de simples antennations effectuées par les recruteuses. Notre classification des invitations tactiles est fondée sur deux critères:
- la durée du contact antennaire. Arbitrairement, nous avons distingué les contacts antennaires de moins ou de plus d'une seconde.
- le degré d'excitation de la recruteuse estimé par sa vitesse de déplacement.

Nous reconnaissons ainsi 4 catégories:
1°) et 2°) les contacts antennaires durant moins ou plus de 1 seconde, distribués par des recruteuses se déplaçant à vitesse normale. Ces antennations lentes varient d'un bref contact antennaire jusqu'à une

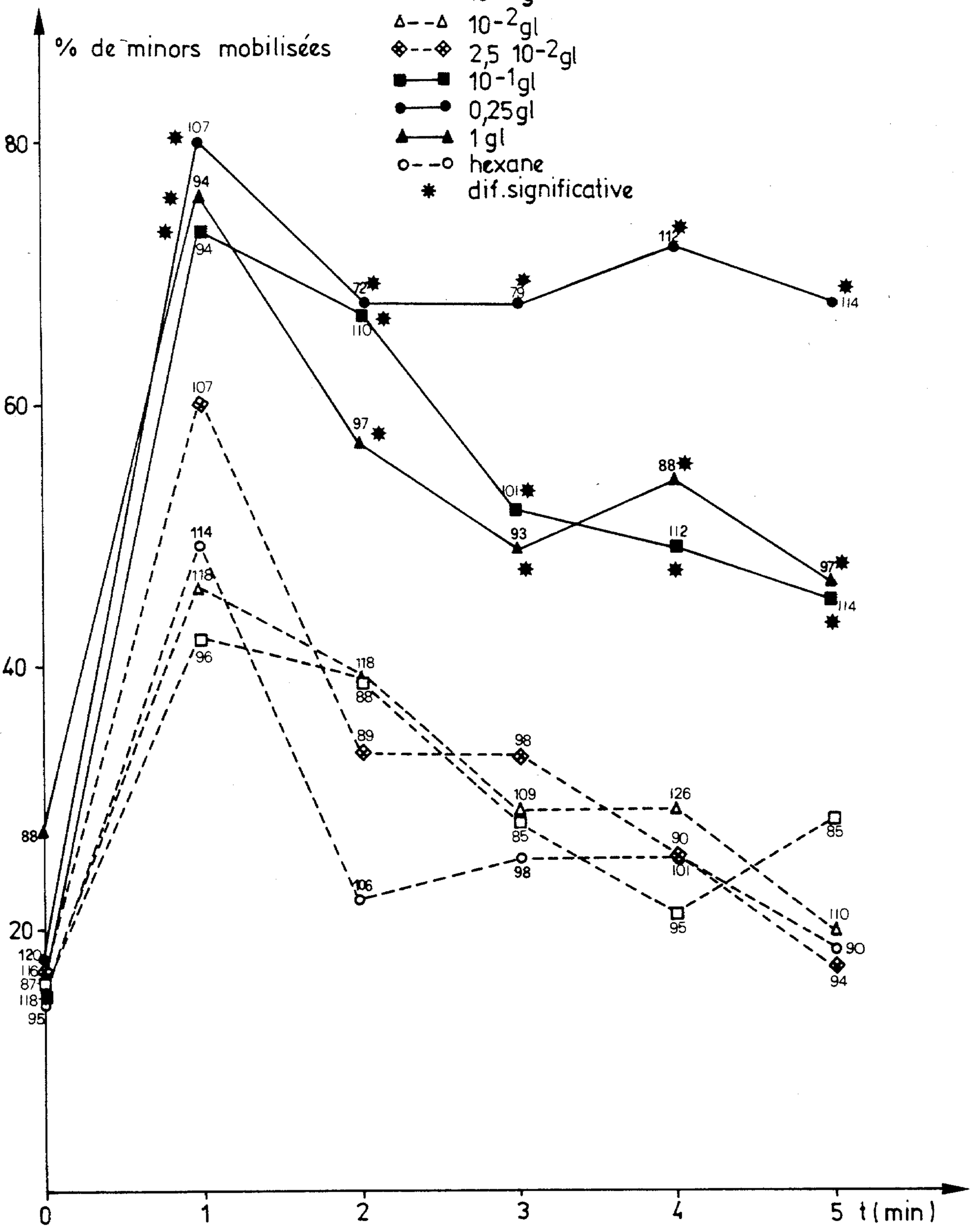


Figure 1 - Mobilisation des minors de Ph.pallidula induite par des quantités croissantes en sécrétion de glande à poison de minors. Chaque pourcentage est calculé sur base du nombre total (valeur en regard de chaque point) de fourmis observées pendant les 5 expériences. Chaque pourcentage de fourmis mobilisées est comparé à celui du témoin par un test de X^2 avec un niveau de signification de 0,05 (* différence significative).

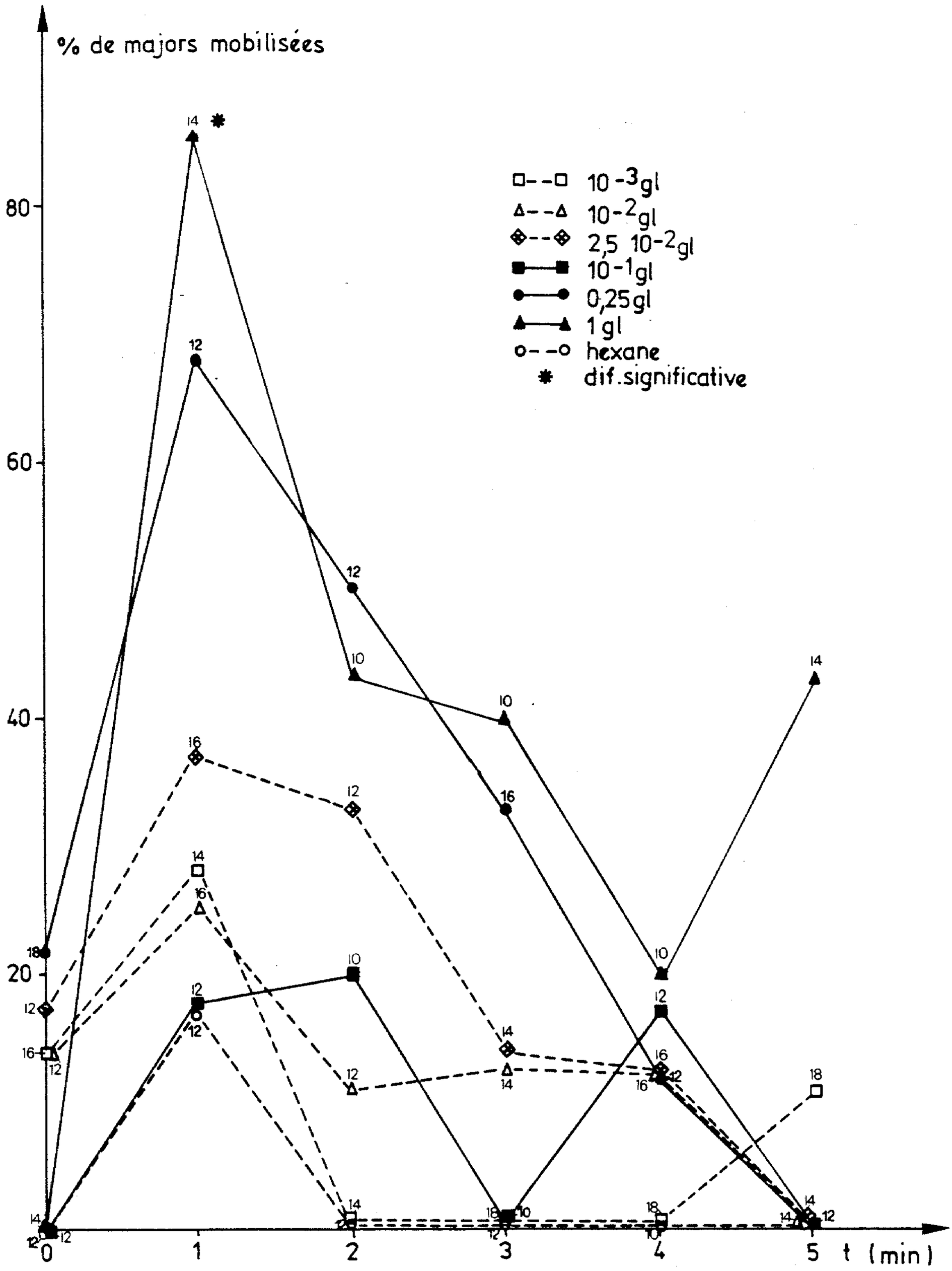


Figure 2 - Mobilisation des majors de Ph.pallidula induite par des quantités croissantes en sécrétion de glande à poison de minors. Mêmes remarques que pour la figure 1.

"exploration" antennaire réciproque en face à face pouvant durer plus d'une seconde, apparentée aux contacts antennaires de reconnaissance interindividuelle souvent observés en dehors de tout contexte de recrutement. Certains contacts antennaires lents de plus de 1 seconde

Type d'invitation tactile	Caste invitée	n	% mouvement	% c.accél.	% sorties
C.ant.(<1 sec) Vitesse normale de la recruteuse	Minor	44	36%	0%	7%
	Major	11	27%	0%	9,1%
			N.S. p=0,80	N.S p=1	N.S. p=0,90
C.ant.(>1 sec) Vitesse normale de la recruteuse	Minor	6	67%	17%	0%
	Major	2	0%	0%	0%
			N.S. p=0,21	N.S p=0,75	N.S. p=1
Flag.ant (<1 sec) Course accélérée de la recruteuse	Minor	162	65%	33%	18%
	Major	31	23%	6,4%	9,7%
			S.*** p<0,001	S.* p<0,05	N.S. p=0,70
Flag.ant.(>1 sec) Course accélérée de la recruteuse	Minor	10	100%	80%	80%
	Major	18	89%	22%	61%
			N.S. p=0,40	S.* p<0,005	N.S. p=0,21

Tableau 1 - Impact des invitations tactiles des recruteuses sur la mobilisation ou la sortie des minors et des majors invitées. Pour un même type de contact antennaire les réponses des minors et des majors sont comparées statistiquement par un test de X^2 ou Fischer (niveau de signification de 0,05).

(2 cas sur les 6 observés) en diffèrent néanmoins par leur association à des comportements de régurgitation.
3°) et 4°) les flagellations antennaires de moins ou plus de 1 seconde, précédées d'une course accélérée de la recruteuse. La recruteuse fort excitée, souvent mandibules ouvertes (émission de phéromone d'alarme ?), parcourt le nid à grande vitesse. Ses antennations sont de forte amplitude et souvent accompagnées d'oscillations longitudinales du corps.

Du tableau 1, il apparaît clairement que plus les battements antennaires sont intenses et prolongés, plus la tendance des minors et des majors à se mettre en mouvement, voire à entamer une course accélérée, est grande. Néanmoins, cette augmentation d'activité diffère selon la caste invitée. Systématiquement, le pourcentage de majors en mouvement ou entamant des courses accélérées est toujours inférieur ou égal à celui obtenu chez les minors pour un même type de contact antennaire. Cette différence de réponse est statistiquement significative (test de X^2 ; $p < 0,05$) pour des flagellations antennaires de courte durée (moins de une seconde). L'observation des flagellations antennaires de plus longue durée (plus d'une seconde) mène à des

constatations analogues. En effet, si on observe toujours un taux élevé de mobilisation, l'intensité de cette mise en mouvement varie selon la caste contactée. Ainsi, le pourcentage de courses accélérées des majors invitées est significativement (test de Fischer: $p < 0,005$) inférieur à celui des minors. Cette "inertie" des majors à se mettre en mouvement est confirmée par la comparaison des pourcentages de sortie de chaque caste. Sans être significativement différents, ils sont toujours, soit du même ordre de grandeur (pour les simples contacts antennaires), soit inférieurs (pour les flagellations antennaires) lorsque la fourmi invitée est une major.
L'ensemble de ces observations indique donc clairement que les seuils de réponse aux stimulations tactiles et chimiques d'une recruteuse sont nettement plus élevés pour les majors que pour les minors.

Discussion

Chez *Ph.pallidula*, le degré de participation de la caste major varie selon la nourriture exploitée. Ainsi, en présence de blattes, un recrutement immédiat et intense des minors associé à une participation active de la caste major répond aux conditions requises pour l'exploitation d'une large source intransportable, à savoir sa monopolisation rapide et sa défense efficace face aux espèces compétitrices. Le recrutement de majors requiert donc l'existence d'une piste chimique hautement renforcée où la concentration élevée en sécrétion de glande à poison stimule leur sortie vers l'aire. D'intenses invitations tactiles de la recruteuse sont également nécessaires. La participation sélective des majors repose partiellement sur un mécanisme de réponse différentielle des minors et des majors aux stimulations chimiques et tactiles des recruteuses. Un système comparable de régulation du polyéthisme chez *Nasutitermes costalis* a déjà été proposé par Traniello & Buscher (1985). Chez ce termite, les soldats sortent les premiers du nid, suivis par les ouvriers lorsque la piste est bien renforcée. Ce recrutement différentiel est donc un phénomène dépendant de la quantité de phéromone de piste où les ouvriers montrent un seuil de réponse à la phéromone plus élevé que les soldats.

La découverte chez *Ph.pallidula* de différences quantitatives dans les seuils de réponse des minors et des majors dépasse le cadre d'une simple analyse de la division du travail lors de la récolte de proies et donne les bases expérimentales pour une meilleure compréhension du polyéthisme de castes chez *Pheidole spp.* Ainsi, habituellement, la caste major apparaît comme limitée à quelques comportements bien définis comme la défense ou le broyage de graines. Dans cette optique de caste enfermée dans un répertoire comportemental strict, seule une modification de la proportion d'ouvrières minor/major permet à la société de s'adapter aux contraintes du milieu (augmentation du couvain, abondance d'espèces compétitrices, ...) de façon à la maintenir dans un état d'efficacité et de protection optimales (Oster & Wilson, 1978). Cependant, des études sur *Ph.dentata*(Calabi & Traniello, 1988, 1989; Johnston & Wilson, 1985) et *Ph.fervida* (Ono, 1984) n'établissent aucune relation nette entre la proportion des castes au sein de la société et les caractéristiques de son biotope. Cette difficulté à confirmer expérimentalement les modèles ergonomiques est due à l'absence de prise en compte de la "flexibilité" comportementale de la caste major. Or, la découverte d'un seuil de réponse aux stimuli

plus élevé chez la caste major aide à la compréhension de leur répertoire comportemental et de sa "flexibilité". Ainsi, la participation des majors à des tâches "inhabituelles" (par ex. le soin au couvain) lorsque leur pourcentage dans la société augmente (Wilson, 1985) serait due à leur perception de stimuli (par ex. la demande de nourriture par une larve) plus intenses et persistants qu'en situation normale, où la caste minor au plus faible seuil de réponse comportementale supprime rapidement ces stimuli par l'accomplissement des tâches. Dans un environnement aux fluctuations fréquentes, cette "flexibilité" comportementale est à la fois plus souple et plus économique pour la société que la production de nouvelles majors qui pourraient rapidement s'avérer inutiles.

En conclusion, si la découverte d'un seuil de réponse plus élevé des majors aux stimulations chimiques et tactiles des recruteuses permet de comprendre la mobilisation sélective des majors aux points stratégiques vers des proies de grande taille intransportables individuellement, elle donne aussi les bases expérimentales d'une recherche plus vaste sur les mécanismes de régulation adaptative à court terme du polyéthisme au sein de la fourmilière.

Références

ALI M.F., MORGAN D., DETRAIN C., ATTYGALLE A.B., 1988. - Identification of a component of the trail pheromone of the ant *Pheidole pallidula* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiol. Entomol.*, 13, 257-265.

CALABI P., TRANIELLO J.F., 1988. - On the adaptive nature of social organization: caste ratios in the ant *Pheidole dentata* lack ecological correlates. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24, 69-78.

CALABI P., TRANIELLO J.F., 1989. - Behavorial flexibility in age castes of the ant *Pheidole dentata*. *J. Insect Behavior*, 2, 663-678.

FOWLER H.G., 1984. - Recruitment, group retrieval and major worker behavior in *Pheidole oxyops* Forel. *Rev.Brasil.Biol.*, 44, 21-24.

ITZKOWITZ M., HALEY M., 1983. - The food retrieval tactics of the ant *Pheidole fallax* Mayr. *Ins. Soc.*, 30, 317-322.

JOHNSTON A.B., WILSON E.O., 1985. - Correlates of variation in the major/minor ratio of the ant *Pheidole dentata* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78, 8-11.

ONO S., 1984. - A preliminary study of the effect of the existence of competitor on the soldier production in the ant *Pheidole fervida* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Kontyû*, 52, 332-334.

OSTER G.F., WILSON E.O., 1978. - *Caste and ecology in social insects.* Princeton University Press, Princeton, 352 pp.

SZLEP-FESSEL R., 1970. - The regulatory mechanism in mass foraging and the recruitment of soldiers in *Pheidole*. *Ins. Soc.*, 17, 233-244.

TRANIELLO J.F., BUSHER C., 1985. - Chemical regulation of polyethism during foraging in the Neotropical termite *Nasutitermes costalis*. *J. Chem. Ecol.*, 11, 319-322.

WILSON E.O., 1985. - Between caste aversion as a basis for division of labor in the ant, *Pheidole pubiventris*. *Behav.Ecol.Sociobiol.*, 17, 35-37.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 107-113 (1990)

ONTOGENESE DES INTERACTIONS ENTRE *FORMICOXENUS PROVANCHERI* ET SON HOTE *MYRMICA INCOMPLETA* (Hymenoptera, Formicidae).

Christine Errard*, Alain Lenoir* et André Francoeur**

*Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, U.R.A.667, Université Paris XIII, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France.
**Laboratoire de Biosystématique, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Bd. de l'Université, G7H ŻB1 Chicoutimi, Québec, Canada.

Résumé : L'étude de l'influence de l'expérience précoce sur la reconnaissance interspécifique de *Formicoxenus provancheri* et *Myrmica incompleta* a été réalisée en relevant les interactions entre les adultes des deux espèces. Les individus testés proviennent de différents modes d'élevage : hétérospécifiques (hôte avec parasite), et homospécifiques. Les résultats font apparaître des différences quant aux comportements agressifs et non-agonistiques présentés par les individus en fonction de la qualité de l'élevage et de l'espèce testée. Ce travail est complété par l'étude des relations entre les adultes et le couvain homo- , et hétérospécifique. Il semble que l'expérience précoce ait un rôle plus important chez *Myrmica* que chez *Formicoxenus*. Les *Myrmica* provenant d'élevages homospécifiques sont plus agressives envers leur "parasite". Les *Formicoxenus* sont toujours attirées par les *Myrmica* que ce soit les adultes, ou le couvain. Ce phénomène pourrait être considéré comme une forme d'adaptation au parasitisme.

Mots clés : Fourmis parasites, reconnaissance interspécifique, expérience sociale précoce, éthogenèse.

Summary : Ontogeny of the interactions between *Formicoxenus provancheri* and its host *Myrmica incompleta* (Hymenoptera, Formicidae).

Our present study investigates the influence of the early social experience on the interspecific recognition between *Formicoxenus provancheri* and *Myrmica incompleta*. We have recorded the interactions between the mature adults of the two species. These tested ants were removed from particular experimental rearing conditions : heterospecific colonies (host with its parasite) and homospecific colonies. The workers from these colonies displayed and induced different aggressive and non-aggressive acts that varied 1) with the ant species and 2) according to their early social experience during 15 days after emergence. We also examined the interactions between these workers and

the conspecific or allospecific brood. Our results demonstrated that the early social experience has a more important role in *Myrmica* than in *Formicoxenus*. Homospecifically reared ants of *Myrmica* species displayed more numerous and intense aggressive acts than did their parasite. *Formicoxenus* were always attracted by the host workers or brood. This could be interpreted as a form of parasitism adaptation.

Key Words : Parasite ants, interspecific recognition, early social experience, ethogenesis.

INTRODUCTION

Les fourmis *Formicoxenus provancheri* vivent en parasites d'une autre espèce de fourmis *Myrmica incompleta*. Dans la nature, les *Formicoxenus* ont des nids à la périphérie ou à l'intérieur du nid de leur hôte, mais leurs chambres à couvain demeurent toujours isolées.

Les *Formicoxenus* sont strictement dépendantes des *Myrmica* qu'elles lèchent très souvent (Francoeur *et al.* 1985). Cette forme de parasitisme social a été appelée xénobiose (voir Buschinger, 1986).

Au laboratoire et dans nos conditions expérimentales, les interactions agressives entre les deux espèces sont rares et de courte durée sauf après une période de séparation. Dans ce cas les *Formicoxenus* présentent des postures d'apaisement, comparables à l'appel sexuel (Lenoir *et al.* 1989). Par contre, dans les colonies en élevage qui ne sont pas manipulées, nous avons observé fréquemment des attaques de *Formicoxenus* en particulier au niveau des antennes de *Myrmica*.

Nous avons réalisé des expériences dans le domaine de l'éthogenèse de la reconnaissance interspécifique, afin d'apprécier l'influence de l'expérience précoce sur ce phénomène. La question est de savoir si les *Myrmica*, élevées en absence de parasite, vont accepter le parasite, et inversement.

Nous avons étudié les relations entre les adultes des deux espèces, en fonction de leur mode d'élevage, afin de mettre en évidence l'éthogenèse du comportement agressif. Ce travail est complété par l'étude des relations entre ces adultes et le couvain homo et hétérospécifique. Nous utilisons dans ce texte la terminologie de Loiselle *et al.* (1988) : **ergates** pour qualifier **ouvrières** et **gynes** pour **reines**.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis sont élevées au laboratoire à 20°C, dans des boîtes de Pétri selon le modèle utilisé par Alloway (1979).

Dans les élevages témoins, ces boîtes contiennent un abreuvoir et 2 nids circulaires, l'un pour les *Myrmica*, l'autre pour les *Formicoxenus* avec un orifice de plus petit diamètre pour empêcher le passage des *Myrmica*.

Nous avons également réalisé des élevages homospécifiques comportant chacun un seul nid circulaire.

A partir de ces deux types de nids, homospécifiques, et en utilisant les jeunes dès leur émergence, nous avons constitué 4 groupes d'élevages expérimentaux homo ou hétérospécifiques. Dans chacun des groupes (1, 2, 3 et 4) nous introduisons soit 40 jeunes ergates *Myrmica*, soit 10 jeunes ergates *Formicoxenus* (Tableau I).

	GROUPE 1		GROUPE 2		GROUPE 3		GROUPE 4	
	MY	FO	MY	FO	MY	FO	MY	FO
Jeunes ergates *Formicoxenus* ou *Myrmica*.	+	+	-	+	+	-	-	-

MY : 1 gyne + 40 ergates + couvain.
FO : 1 gyne + 10 ergates + couvain.

Tableau I : Constitution des groupes expérimentaux.
Table I : Experimental rearing conditions.

Tous les tests ont été effectués dans de petites boîtes de Petri (diamètre = 5 cm) avec des groupes expérimentaux provenant de plusieurs dizaines de colonies. Les fourmis sont testées à l'âge de 15 jours.

1- Interactions entre adultes :

Une ergate de *Formicoxenus* (provenant des différents groupes 1, 2, 3 ou 4) a été mise en présence de 5 *Myrmica* (ergates provenant d'un élevage homospécifique). Le protocole utilisé est comparable pour les tests 1 *Myrmica* / 5 *Formicoxenus*.

Nous avons noté pendant 15 minutes le comportement de la *Formicoxenus* (ou de la *Myrmica*), ainsi que les interactions de celle-ci avec les *Myrmica* (ou les *Formicoxenus*). Les comportements relevés, décrits précédemment (Lenoir *et al.* 1989), ont été regroupés en 4 catégories :

- agression des *Myrmica* : les *Formicoxenus* peuvent saisir les appendices de leur hôte, ce comportement étant relativement rare.
-agression par les *Myrmica* qui peuvent être beaucoup plus fréquentes et parfois de longue durée.
- Comportement d'apaisement présentés par *Formicoxenus*. Ce comportement a été décrit par Staeger (1925) chez *F. nitidulus*. L'abdomen est relevé, l'aiguillon est sorti et une gouttelette de liquide volatile est libérée à son extrémité. Cette substance n'a pas d'effet répulsif, mais un effet apaisant sur les *Myrmica* qui se calment (Lenoir *et al*.1989).

- Comportements non-agonistiques : tous les comportements de relations amicales. Les plus fréquents sont les léchages très intenses et très longs de la *Myrmica* par la *Formicoxenus*. Ces léchages peuvent représenter jusqu'à 40% du temps de la *Formicoxenus* mature. On observe aussi quelques sollicitations, trophallaxies et rares léchages de la *Formicoxenus* par l'hôte.

2- Relations avec le couvain :

Cinq ergates de *Formicoxenus* ou de *Myrmica* (provenant des différents groupes d'élevages 1, 2, 3 ou 4) ont été mises en présence de 5 larves de *Formicoxenus* et de 5 larves de *Myrmica*. Ces larves proviennent d'élevages hétérospécifiques, sont toutes de la même taille et déposées alternativement selon un cercle au centre de la boîte. Les deux espèces de larves n'ont pas été marquées, une différence de pilosité permettant leur distinction à la loupe binoculaire.

Pendant 15 minutes d'observation, nous avons noté tous les comportements de soins : inspections antennaires, déplacement ou simple prise des larves dans les mandibules, léchages et immobilité sur les larves.

Les résultats sont traités par ANOVA, et par le test de Wilcoxon.

RESULTATS

1- Interactions entre adultes :

L'étude de la fréquence moyenne des interactions entre *Formicoxenus* (provenant des différentes modalités d'élevages) et les *Myrmica* (élevées en groupes homospécifiques) montre que les *Formicoxenus* agressent peu les *Myrmica*, quelle que soit leur expérience précoce (pas de différence significative entre les groupes). Par contre, lorsque les *Formicoxenus* ont été élevées avec des *Formicoxenus* (pendant les 15 jours d'élevage), celles-ci sont agressées significativement plus que dans le cas contraire, et indépendemment de la présence des *Myrmica* ($F=2.47$, $P<0.05$). D'autre part, les *Formicoxenus* présentent significativement plus de comportements d'apaisements et effectuent plus de léchages lorsqu'elles ont été élevées en absence d'âgées ($F=7.56$, $P<0.01$; $F=43.00$, $P<0.005$ respectivement).

L'étude des interactions entre *Myrmica* (provenant des différentes modalités d'élevage) et les *Formicoxenus* (élevées en groupes homospécifiques) montre que les *Myrmica* agressent un peu plus les *Formicoxenus* lorsqu'elles ont été élevées en absence du parasite ($F=.72$, N.S.). La fréquence moyenne des léchages effectués par *Formicoxenus* est significativement supérieure lorsque les *Myrmica* ont eu une expérience sociale précoce avec le parasite ($F=9.21$,

P<O.OO5). Les *Myrmica*, élevées en absence de *Myrmica* âgées, font l'objet de moins de comportements d'apaisement (F=3.26, P<.10).

2- Relations avec le couvain :

Les résultats des tests de choix de larves, selon les groupes d'élevages des individus testés, sont présentés figures 1 et 2.

a) *Formicoxenus* (Figure 1)

Les individus témoins orientent préférentiellement leurs soins vers leurs larves (T=4, P<O.01). Par contre, quand *les Formicoxenus* sont élevées en absence de leur hôte, les comportements de soins aux larves *Myrmica* sont significativement supérieurs à ceux adressés aux larves homospécifiques (T=0, P<O.OO5).

b) *Myrmica* (Figure 2)

Les comportements de soins aux larves homospécifiques sont significativement supérieurs à ceux portés aux larves étrangères quand les *Myrmica* sont élevées en isolement (T=O, P<O.OO5). Dans les autres situations, on n'observe pas de préférence pour l'un ou l'autre lot de larves (T=19, T=28, T=22, N.S.).

CONCLUSIONS

L'expérience précoce est donc beaucoup moins importante chez *Formicoxenus* que chez *Myrmica*. Nous pouvons alors nous poser la question de savoir si ce phénomène peut être considéré comme une forme d'adaptation au parasitisme.

On sait que chez de nombreuses espèces, l'expérience sociale dans les heures ou les jours qui suivent l'émergence est très importante, par exemple chez les genres *Formica, Camponotus, Myrmica* (Jaisson, 1985). Les *Myrmica* d'espèces polygynes ont une grande plasticité et apprennent donc facilement à tolérer des intruses d'une espèce étrangère (Vienne *et al.*, ce volume). Les *Formicoxenus*, par contre, sont fondamentalement attirées par leur hôte. Ces résultats se rapprochent des travaux de Jaisson (1985) montrant que les jeunes ouvrières de *Formica sanguinea* n'apprennent pas à soigner préférentiellement d'autres cocons que ceux de leur espèce.

On sait cependant que l'on peut faire vivre les *Formicoxenus* avec des *Leptothorax acervorum*, qui appartiennent au sous-genre le plus proche, si on les introduit à l'état de nymphes dans la colonie de *Formicoxenus*. Les nouveau-nées sont tolérées car elles ont probablement une odeur voisine de celle des *Formicoxenus*.

Ce système peu plastique semble bien adapté au parasitisme. Il serait intéressant de le comparer avec celui de *F. nitidulus* qui vit avec des hôtes du genre *Formica*.

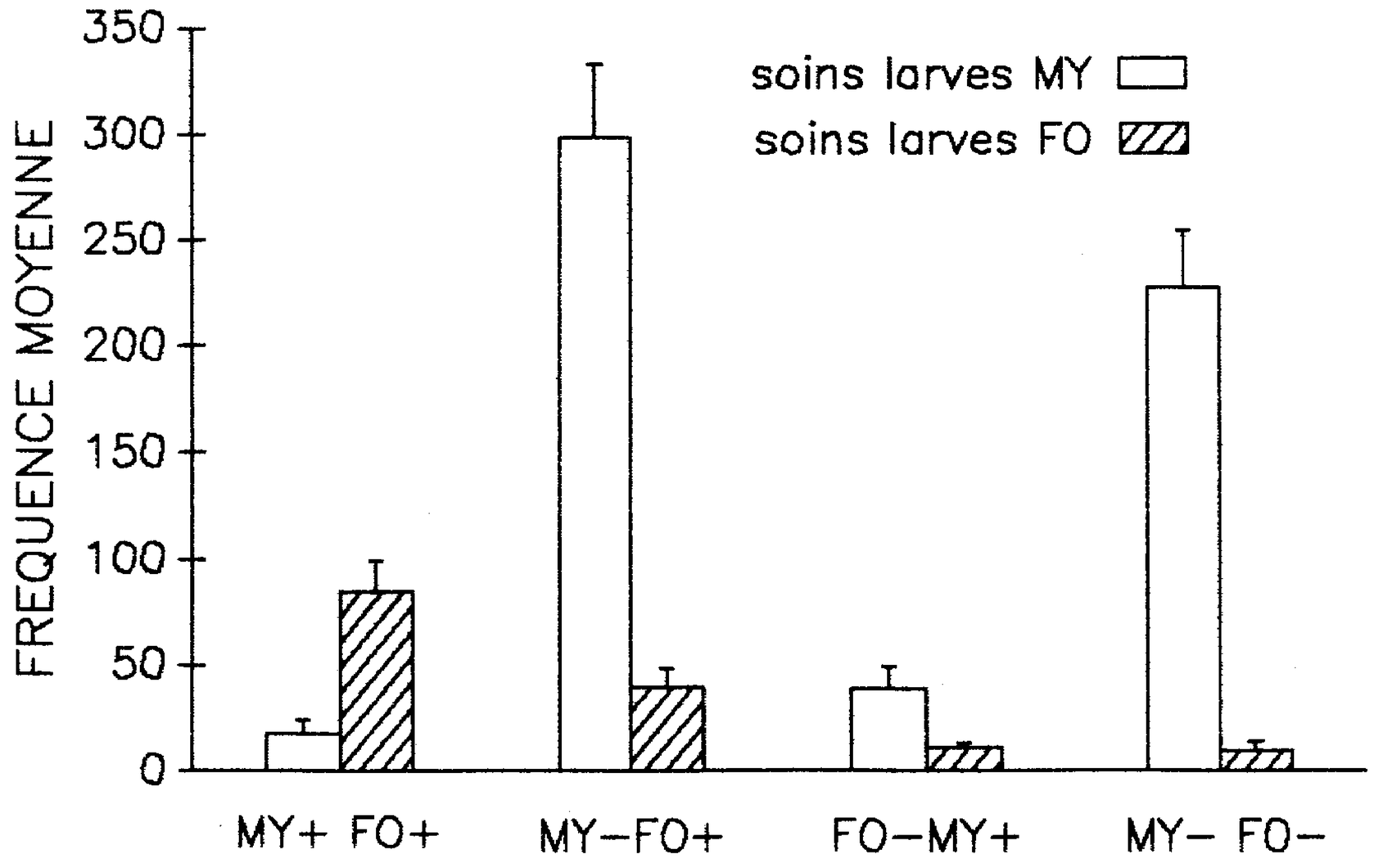


Figure 1 : Fréquence moyenne des comportements de soins aux larves homospécifiques (FO) et hétérospécifiques (MY) présentés par les ergates F. provancheri (provenant des différents groupes expérimentaux, Tableau I).

Figure 1 : Interaction mean frequencies between F. provancheri ergates and conspecific (FO) or allospecific (MY) brood (The ergates were removed from the four experimental groups, Table I).

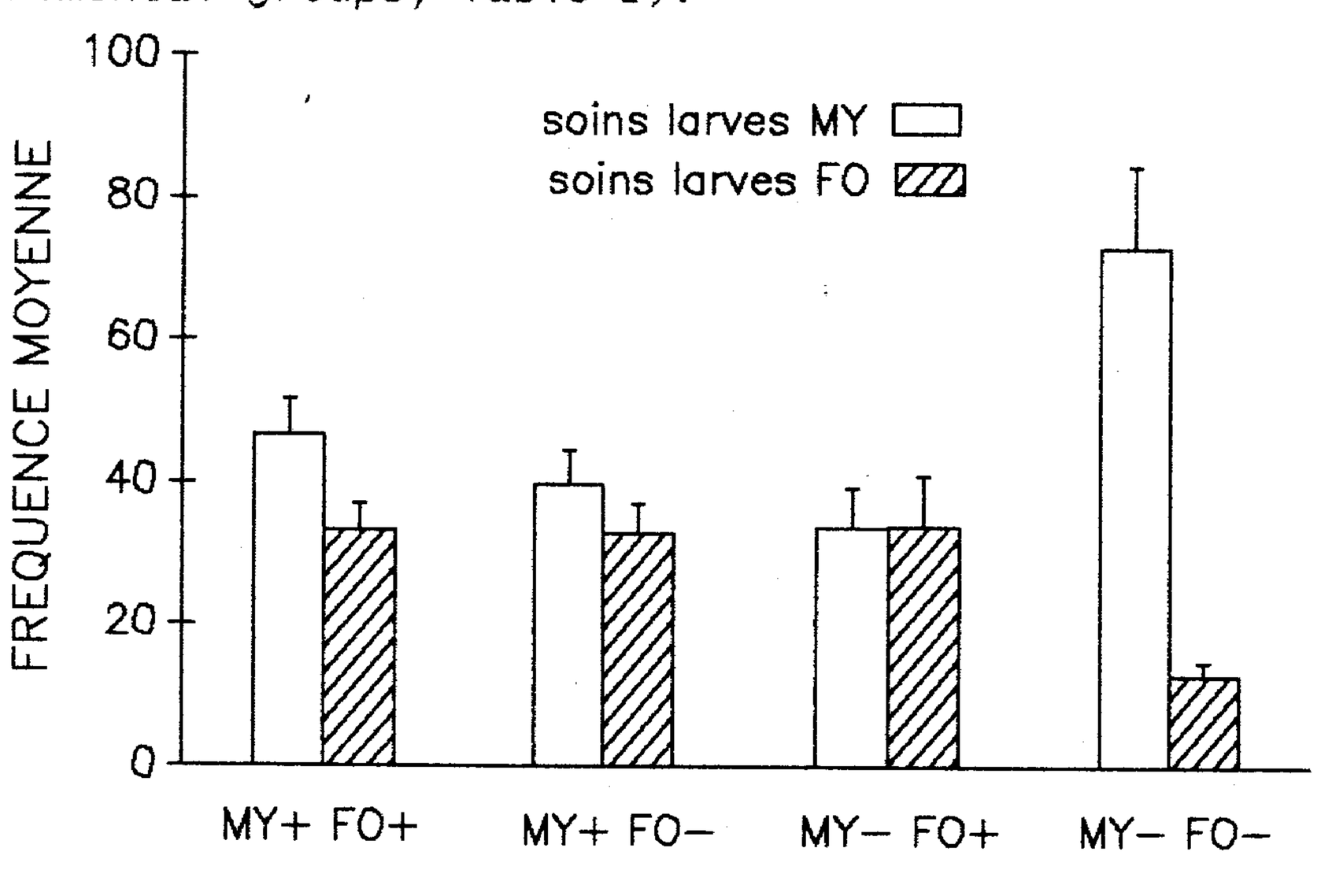


Figure 2 : Fréquence moyenne des comportements de soins aux larves homospécifiques (MY) et hétérospécifiques (FO) présentés par les ergates de M. incompleta (provenant des différents groupes expérimentaux, Tableau I).

Figure 2 : Interaction mean frequencies between M. incompleta ergates and conspecific (MY) or allospecific (FO) brood (Ergates from the four experimental groups).

REFERENCES

ALLOWAY T.M. 1979 - Raiding behaviour of two species of slave- making ants, *Harpagoxenus americanus* (Emery) and *Leptothorax duloticus* Wesson (Hymenoptera, Formicidae). Anim. Behav., 27, 202-210.

BUSCHINGER A. 1976 - Eine methode zur zucht der gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) mit *Leptothorax acervorum* (Fabr.) als "wirtameise" (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Soc., 23, 205-214.

BUSCHINGER A. 1986 - Evolution of social parasitism in ants. TREE, 1, 155-160.

FRANCOEUR A., LOISELLE R. and BUSCHINGER A. 1985 - Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1- Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. Naturaliste Can., 112, 343-403.

JAISSON P. 1985 - Social behaviour. In : "Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology". Vol 15, G.A. Kerkut and L.I. Gilbert eds., pp. 673-694. Oxford : Pergamon Press.

LENOIR A., FRANÇOEUR A., ERRARD C. et JAISSON P. 1989 - Résultats préliminaires sur le comportement de *Formicoxenus provancheri* en relation avec son hôte *Myrmica incompleta* (Hymenoptera, Formicidae). Actes coll. Insectes Sociaux, 5, 225-232.

LOISELLE R. et FRANCOEUR A. 1988 - Régression du dimorphisme sexuel dans le genre *Formicoxenus* et polymorphie comparée au niveau de la famille (Formicidae, Hymenoptera). Naturaliste Can., 115 (sous presse).

STAEGER R. 1925 - Das leben der gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. Z. Morph. Oek. (A), 3, 452-476.

VIENNE C., BAGNERES A.G., LANGE C. et ERRARD C. 1990 - Etude chimique de la reconnaissance interindividuelle chez *Myrmica rubra* et *Manica rubida* (Formicinae, Myrmicinae) élevées en colonies mixtes artificielles. Actes coll. Insectes Sociaux, 6, (sous presse).

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 267-272 (1990)

ETUDE DE LA RECONNAISSANCE COLONIALE DES COCONS SELON L'ACTIVITE DE L'OUVRIERE CHEZ LA FOURMI *ECTATOMMA TUBERCULATUM* (FORMICIDAE, PONERINAE).

RENEE FENERON ET PIERRE JAISSON

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (U.R.A. 667),
Univ. Paris XIII, 93430 Villetaneuse, France.

Résumé : La reconnaissance coloniale des cocons a été étudiée chez une espèce de fourmi *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae), et ce en prenant en considération le statut polyéthique des ouvrières testées. Nous avons ainsi distingué d'une part les nourrices occupées à soigner le couvain, d'autre part les fourrageuses ramenant la nourriture au nid.

Placées dans une situation de choix, les nourrices dispensent plus de soins aux cocons homocoloniaux qu'aux cocons étrangers (mais de même espèce). Au contraire, les fourrageuses ne manifestent pas de préférence marquée pour les cocons de leur société.

Ce travail confirme nos résultats précédents concernant la reconnaissance coloniale des larves. Il semble donc que les individus en contact étroit avec le couvain sont aptes à reconnaître d'emblée l'origine coloniale des cocons et des larves, mais que les individus spécialisés dans des activités hors du nid ou bien ne sont plus capables d'effectuer cette reconnaissance ou bien ne l'expriment pas comportementalement de la même manière. Il faudrait alors envisager l'hypothèse que les capacités des ouvrières à discriminer le couvain homocolonial évoluent en fonction du polyéthisme d'âge.

Mots-clés : Reconnaissance coloniale des cocons, statut polyéthique de l'ouvrière, Ponérine.

Summary : Study of colony-pupae recognition according to the function of the worker in the ant : *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae).

We investigated the colony-pupae recognition of a Ponerinae ant *Ectatomma tuberculatum* according to the functional status of the worker. Thus, we have distinguished on the one hand the nurses which care for brood and on the other hand the foragers which bring the food to the nest.

In the experimental situation, the nurses tend homocolonial pupae more than heterocolonial (and homospecific) pupae. On the contrary, the foragers don't show the same preference for the pupae belonging to their own society. This study confirms our previous results concerning the colony-larvae recognition. It seems that workers which stay in contact with brood stimulations are directly able to recognize the colonial origin of larvae and pupae, but workers specialized in outside activities either are unable to make this recognition or don't behaviourally express this recognition. We can suggest that the workers ability to discriminate homocolonial brood

evolve according to the functional age-related status.

Key-words : colony-pupae recognition, functional status of the worker, Ponerine ants.

INTRODUCTION

Chez de nombreuses espèces de fourmis, l'intégrité sociale est maintenue, en partie tout au moins, par l'existence d'une reconnaissance coloniale des individus. Ainsi, les membres d'une même société sont capables de discerner leurs congénères d'individus étrangers. Ces capacités de reconnaissance qu'ont les ouvrières s'exercent à l'égard d'autres adultes mais aussi à l'encontre du couvain. D'ailleurs cette faculté à discriminer le couvain homocolonial, si elle est peu marquée (*Atta cephalotes* : Robinson et Cherret, 1974) et même absente chez certaines espèces (*Rhytidoponera confusa* : Crosland, 1988) semble largement répandue parmi les Formicidae (voir revues Wilson, 1975 ; Jaisson, 1985 ; Isingrini & Lenoir, 1986).

Ainsi, dans un travail précédent, nous avons démontré que la Fourmi Ponérine *Ectatomma tuberculatum* peut discriminer entre des larves issues de sa propre colonie et des larves étrangères mais de même espèce. Mais nous avons mis également en évidence que selon leur statut polyéthique, toutes les ouvrières ne sont pas capables d'une telle discrimination.

Il nous a donc paru intéressant de chercher si les ouvrières *Ectatomma tuberculatum* étaient également capables de distinguer les cocons homocoloniaux de cocons hétérocoloniaux et si la fonction de l'individu dans le nid influençait aussi ses capacités de reconnaissance vis-à-vis des cocons.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons constitué deux lots de 60 ouvrières chacun, appartenant à 3 colonies différentes : le groupe des nourrices occupées à soigner le couvain et celui des fourrageuses ramenant la nourriture au nid. -Rappelons que chronologiquement d'après son éthogenèse, l'ouvrière d'abord peu active se spécialise dans les activités de soigneuse puis devient domestique, puis gardienne avant d'effectuer des tâches extérieures au nid en viellissant (Champalbert, 1986a et b)-.

Les animaux sont marqués individuellement à l'aide d'une pastille numérotée selon la technique de Fresneau & Charpin (1977) et ils sont placés par groupe de 10 dans une enceinte expérimentale. Là, les ouvrières sont exposées à deux populations de cocons : 4 cocons homocoloniaux et 4 cocons hétérocoloniaux, distingables par une marque de peinture. Trois tests de choix, d'une durée de 40 minutes chacun, sont effectués sur trois jours consécutifs ; les cocons sont laissés au contact des ouvrières pendant le laps de temps entre les expériences.

Pour chaque test, nous avons noté le numéro de la fourmi soigneuse, la catégorie de cocons concernée et le type de soins réalisés c'est-à-dire les léchages, les transports et les inspections antennaires.

RESULTATS

Pour le groupe des nourrices et celui des fourrageuses, nous avons calculé les fréquences moyennes des soins totaux effectués par ouvrière en fonction du jour et ceci selon le type de cocons impliqué (fig. 1).

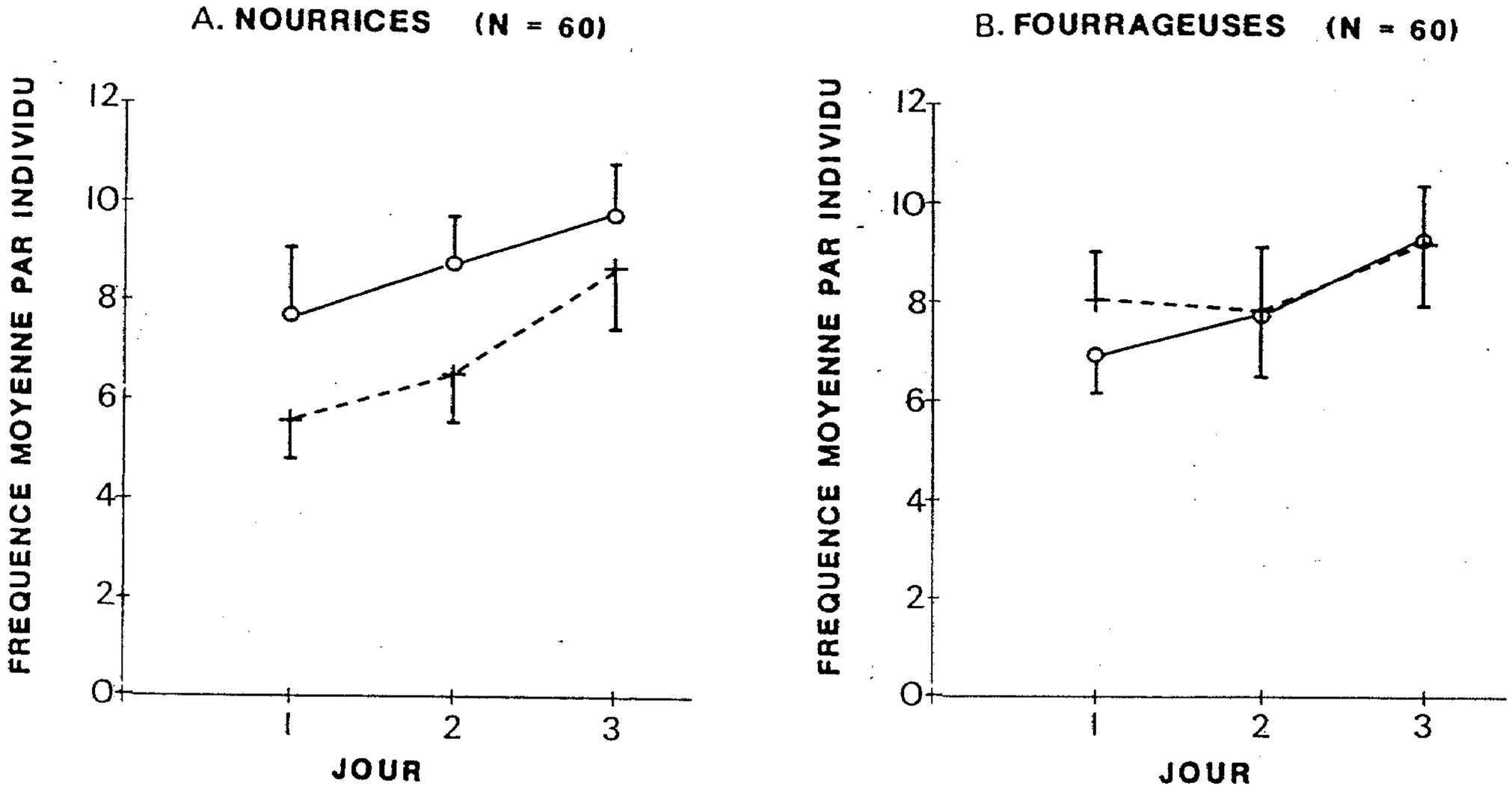


Figure 1 : Evolution de la fréquence moyenne de soins totaux dirigés vers les 2 catégories de cocons, en fonction du jour.
o *= cocons homocoloniaux,* **+** *= cocons hétérocoloniaux.*
Figure 1 : Evolution of mean frequencies of total care directed to the 2 categories of pupae, according to the day.
o *= homocolonial pupae,* **+** *= heterocolonial pupae.*

Globalement, les nourrices dispensent plus de soins aux cocons homocoloniaux qu'aux cocons étrangers, surtout pour les jours 1 et 2. L'analyse de variance portant sur ces données montre que seul le facteur "origine des cocons" est significatif ($F_{1,59} = 4.55$, $P<0.03$). Il n'y a pas d'effet du facteur "jour" ($F_{2,118} = 2.70$, NS) ni de l'intéraction "cocon x jour" ($F_{2,118} = 0.18$, NS). Donc sur l'ensemble des 3 jours, les nourrices répartissent leurs soins différemment sur les 2 populations de cocons, en marquant une préférence pour les cocons homocoloniaux.

Par contre, les fourrageuses soignent autant les 2 types de cocons et ce indépendamment du jour. L'analyse de variance ne met en évidence aucun effet significatif des facteurs "cocon", "jour" et de leur intéraction. Donc les pourvoyeuses ne montrent pas de préférence pour une catégorie donnée de cocons.

La comparaison de la somme des soins distribués sur les 2 populations de cocons entre les nourrices et les fourrageuses révèle que les différences sont significatives pour le jour 1 ($X^2 = 23.57$, ddl = 1, $P<0.001$) et le jour 2 ($X^2 = 11.03$, ddl = 1, $P<0.001$).

Par conséquent, la répartition globale des soins sur les 2 populations de cocons est différente selon la fonction de l'ouvrière testée et donc en théorie selon son âge ; c'est-à-dire qu' en fonction de son activité du moment, l'ouvrière répond différemment face au même stimulus.

Le marquage des individus observés a permis d'aborder une étude plus individuelle du phénomène de reconnaissance. Ainsi, d'après les résultats obtenus aux tests, nous avons calculé pour chaque ouvrière un taux de spécialisation sur les cocons homocoloniaux qui correspond à la quantité de soins dirigée vers les cocons homocoloniaux rapporté à la quantité totale de soins réalisés. Arbitrairement, nous avons défini 5 classes de soigneuses selon un gradient de spécialisation aux cocons homocoloniaux (fig. 2).

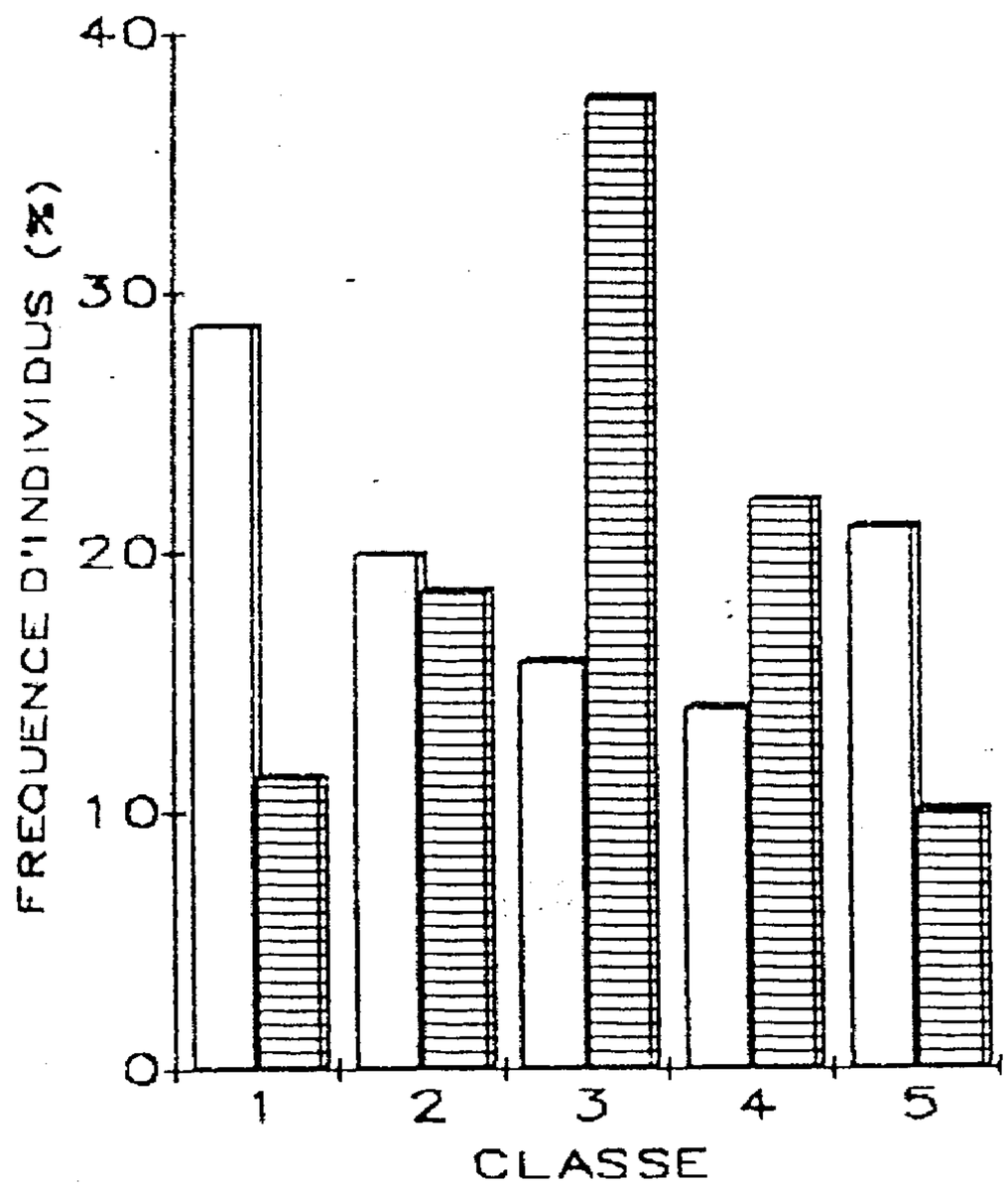


Figure 2 : Répartition des individus dans les différentes classes selon leur taux de spécialisation aux cocons homocoloniaux : (soins homocoloniaux/soins totaux) x 100.
classe 1 = 100%-80%, classe 2 = 80%-60%, classe 3 = 60%-40%, classe 4 = 40%-20%, classe 5 = 20%-0%.
□ = *nourrices*, ⊟ = *fourrageuses.*
Figure 2 : distribution of individuals in the different classes according to their specialization rate to the homocolonial pupae : (homocolonial care/total care) x 100.
class 1 = 100%-80%, class 2 = 80%-60%, class 3 = 60%-40%, class 4 = 40%-20%, class 5 = 20%-0%.
□ = *nurses*, ⊟ = *foragers.*

Sur l'ensemble des 3 jours, la répartition des nourrices dans les 5 classes diffère de celle des fourrageuses (X^2 = 37.40, ddl = 4, P<0.001). Les nourrices avec un maximum d'individus dans les classes 1, 2 et 5 montrent une tendance à focaliser leurs soins sur une catégorie de cocons soit vers les cocons homocoloniaux pour la majorité d'entre elles, soit vers les cocons hétérocoloniaux. Par contre, les fourrageuses se répartissent en majorité dans les classes

2, 3 et 4 ; elles ont donc tendance à soigner les cocons homocoloniaux et les cocons étrangers, en distribuant à peu près équitablement leurs soins vers les 2 catégories de cocons. Remarquons tout de même qu'à l'intérieur d'un groupe fonctionnel donné, toutes les ouvrières ne réagissent pas de façon identique face aux même stimuli : 16% des nourrices appartiennent à la classe 3 c'est-à-dire qu'elles ne montrent pas de préférence pour un type de cocons de même plus de 20% des fourrageuses réalisent entre 100% et 80% de leurs soins sur une seule catégorie de cocons.

DISCUSSION

De manière générale, chez *Ectatomma tuberculatum*, le statut polyéthique influence la capacité à reconnaître les signaux coloniaux émis par le couvain et/ou affecte l'expression comportementale de cette reconnaissance.

Les ouvrières qui sont de façon permanente en contact avec le couvain -les nourrices- perçoivent le couvain et spécialement le couvain familier comme un signal particulièrement stimulant. Par contre, les fourrageuses:

* ou bien ne sont plus capables de différencier l'origine du couvain ; elles auraient en quelque sorte "oublié" les stimuli propres au couvain colonial.

* ou bien reconnaissent la différence de provenance des cocons mais elles l'expriment peu ou pas ; elles seraient donc plus "tolérantes" et considéreraient le stimulus "cocon" dans sa globalité en négligeant les stimulations plus spécifiques à la colonie.

Malgré ces tendances générales, nous avons vu que tous les individus appartenant à un même groupe fonctionnel ne montrent pas les mêmes préférences lors du test de choix. Une telle variabilité interindividuelle avait d'ailleurs déjà été mise en évidence chez cette espèce au niveau de l'éthogenèse des ouvrières (Champalbert, 1986a et b).

Il faudrait donc envisager que les capacités des ouvrières à reconnaître le couvain homocolonial (ou la façon d'exprimer cette reconnaissance) évoluent en fonction du polyéthisme d'âge mais aussi que les cocons homocoloniaux (et plus vraisemblablement les nymphes) présentent des caractéristiques favorisant l'apparition des comportements de soins. Notons toutefois que le couvain étranger est dans une certaine mesure soigné et ce, par des ouvrières qui n'ont jamais eu de contact au préalable avec lui.

REFERENCES

Champalbert A., 1986a. - Ethogenèse du comportement social et variabilité intercoloniale chez une fourmi primitive : *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 3, 163-171.

Champalbert, 1986b. - Individual ontogenesis of social behaviour in *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) ants. In : *The Individual and Society*. L. Passera, J.-P. Lachaud (eds), 127-137, Privat, Toulouse.

Crosland M.W.J., 1988. - Inability to discriminate between related and unrelated larvae in the ant *Rhytidoponera confusa* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 81 (5), 844-850.

Fresneau D., Charpin A., 1977. - Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 13, 423-426.

Isingrini M. et Lenoir A., 1986. - La reconnaissance coloniale chez les Hyménoptères sociaux. *Ann. Biol.*, 25, 219-254.

Jaisson P., 1985. - Social behaviour. In : *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, G.A. Kerkut and L.I. Gilbert, eds, Pergamon Press, 15, 673-694.

Robinson S.W. and Cherret J.M., 1974. - Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood pheromones of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae, Attini) as a component in an attractive bait. *Bull. ent. Res.*, **63**, 519-529.

Wilson E.O., 1975. - *Sociobiology : the new synthesis*. Harvard University Press, 697p.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 115-118 (1990)

UN COMPORTEMENT ETRANGE CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS BICOLOR* : "VAGABONDAGE"

Margaret HARKNESS et Robert HARKNESS

Physiology Department, University College London,
Gower Street, London WC1E 6BT, England.

Résumé: Certains individus d'un nid peuvent en visiter un autre et patrouiller autour de l'entrée pendant une demi-heure et plus. Ces individus appartiennent à la classe de taille la plus grande. Ils s'enfuient rapidement devant toute fourmi appartenant au nid qu'ils sont en train de visiter. Ce comportement, que nous avons appelé "vagabondage", ou peut-être plutôt "espionnage", est tout à fait différent du comportement d'une fourmi fourrageant et cherchant sa nourriture normalement.

Mots-clés: *fourmis, Cataglyphis bicolor, visites entre nids.*

Summary: A strange behaviour of the ant *Cataglyphis bicolor* : "swanning".

Individuals from one nest visit another and wander round the entrance for up to half an hour, or more. These individuals come from the upper part of the range of size. They back away quickly from any ant of the nest they are visiting. This behaviour, which we have called "swanning" or "spying", is quite distinct from that of an ant foraging in the normal manner.

Key-words: *ants, Cataglyphis bicolor, visits between nests.*

INTRODUCTION

Cataglyphis bicolor est une fourmi des régions arides dont le poids varie entre 3 et 30 mg. Sur le site d'étude, la densité est de l'ordre de 30 nids à l'hectare et les territoires où les colonies fourragent se chevauchent, bien qu'il y ait une nette agression entre les différents nids.

Un de ces nids contenait 2000 individus environs dont 200 à 300 qui fourragent à l'extérieur. Ces fourrageuses se répartissent en deux types (Harkness, 1977): celles qui cherchent des arthropodes morts et les ramènent au nid ("laden" sur la Fig. 1), et celles qui lèchent la surface des végétaux ("unladen" sur la Fig. 1), vraisemblablement pour en obtenir des substances sucrées telles, par exemple, que des sécrétions sèches d'aphides. Ces fourmis fourragent uniquement de jour: les pourvoyeuses de proies sont actives surtout pendant la première partie de la journée (Fig. 1), tandis que celles qui récoltent les substances sucrées sont actives plus tard.

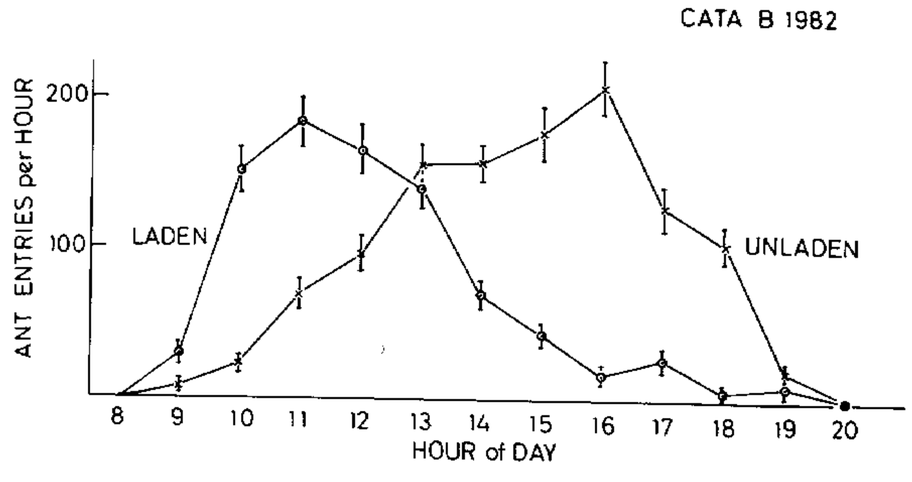


Figure 1. Nombre de fourmis reve-nant au nid pour chaque heure de la journée. "laden" : pourvoyeuses de proies; "unladen" : récolteuses de substances sucrées.
Figure 1. Number of ants returning to the nest in each hour of the day; "laden" : searchers carrying dead insects etc...; "unladen" : lickers without burdens.

A l'entrée du nid, constituée par un trou d'à peu près deux centimètres de diamètre creusé dans le sol, on voit souvent une fourmi seule que l'on peut décrire comme fourmi gardienne du fait de son comportement. Elle fait face généralement avec ses mandibules écartées et souvent s'avance un peu. Si on la touche doucement avec un brin d'herbe, elle attaque et son comportement est toujours agressif.

Au début de nos observations sur *Cataglyphis bicolor*, nous avons observé une autre forme de comportement que nous avons confondue avec le comportement de garde. Nous avons appelé ce comportement le "swanning", un terme anglais utilisé durant la dernière guerre et indiquant une promenade sans but en véhicule. En français ce terme pourrait se traduire par "vagabondage", ou peut-être encore mieux (comme le suggère A. Lenoir, comm. pers.) par "espionnage". Cette fourmi, toujours seule, se promène au ralenti autour de l'entrée du nid, allant quelques fois jusqu'à s'en approcher et même jusqu'à y entrer légèrement. Nous avons crû tout d'abord que ces fourmis étaient des gardiennes en patrouille, mais par la suite nous avons trouvé que ce n'était pas vrai.

RESULTATS et DISCUSSION

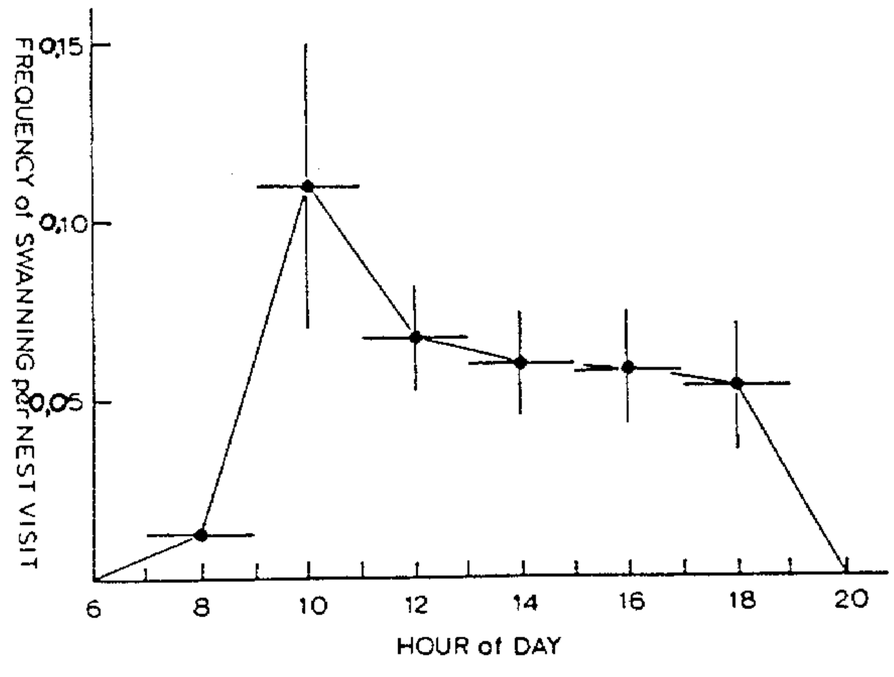


Figure 2. Nombre de "vagabondes" enregistré pour chaque heure de la journée.
Figure 2. Number of "spying" ants seen per visit at different times of the day.

Des fourmis marquées avec de la peinture et provenant d'un autre nid, ont permis de mettre en évidence ce comportement.

Quand on observe attentivement, on peut voir que les fourmis de cette sorte se comportent différemment d'une fourmi gardienne. Elles sont timides et s'enfuient si une fourmi sort du nid. Quand on s'approche de ces fourmis avec un brin d'herbe, elles n'attaquent pas mais s'enfuient. Si on continue à les ennuyer, elles reviennent à leur propre nid, préalablement identifié par le biais d'appâts alimentaires (fromage) dont elles se saisissent rapidement et qu'elles y ramènent. Ce comportement se rencontre à toute heure de la journée (Fig. 2) mais avec un pic entre 9:00h et 12:00h correspondant à celui rencontré pour les pourvoyeuses de proies.

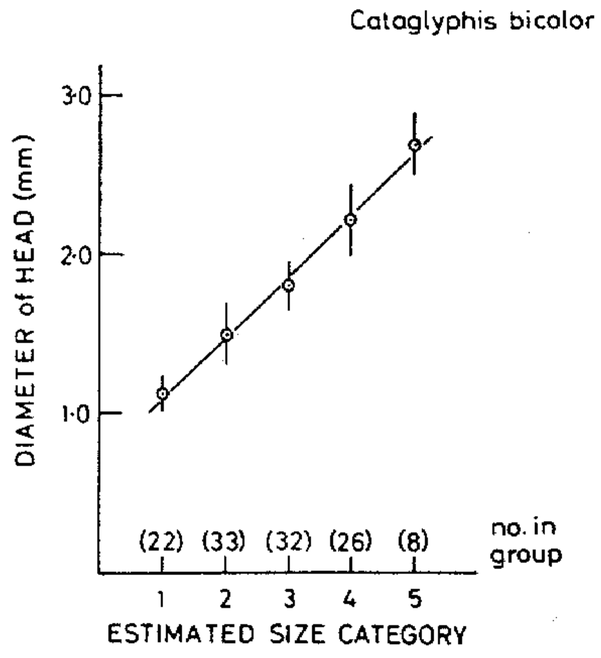


Figure 3. Rapport entre la taille d'une fourmi, estimée par observation directe en 5 catégories, et le diamètre de la tête mesuré a posteriori. Les lignes verticales donnent la déviation standard.
Figure 3. Relation between the size category of an ant, estimated by direct vision, and the diameter of the head measured afterwards. The vertical lines show the standard deviation.

Ces ouvrières appartiendraient donc, pour la plupart, à ce groupe des pourvoyeuses, ce qui explique la rapidité avec laquelle elles se saisissent des appâts alimentaires alors qu'une récolteuse de substances sucrées ne prête généralement pas attention à ce type de nourriture.

Les fourmis présentant ce comportement appartiennent à la classe de taille la plus grande dans la société (Fig. 3) même si ce ne sont pas en fait toujours les mêmes individus qui réalisent ce comportement comme l'ont démontré les expériences de marquage individuel. On distingue 5 catégories dont la taille, estimée par vision directe, varie en proportion linéaire avec le diamètre de la tête (Fig. 3).

Sur l'ensemble des fourmis fourrageuses appartenant à un nid (total: 1055 ouvrières), la répartition dans les différentes catégories de taille (1, 2, 3, 4 + 5) a été respectivement de: 15, 24, 29 et 35%, tandis qu'en ce qui concerne les fourmis "vagabondes" (total: 88 ouvrières) cette répartition a été de: 0, 5, 31 et 64% respectivement.

Les nids visités ne sont pas forcément les plus proches; ainsi, le nid visité le plus éloigné se situait à 20 m (Fig. 4).

Ces fourmis peuvent rester jusqu'à 1/2 h près d'un nid mais leur activité ne représente qu'une part extrêmement faible de l'activité générale: à peine 0.5 à 1% du total des sorties.

La finalité de ce comportement est inconnue. L'hypothèse la plus probable est peut-être qu'il s'agit d'une forme "d'espionnage". Il ressemble également au comportement décrit

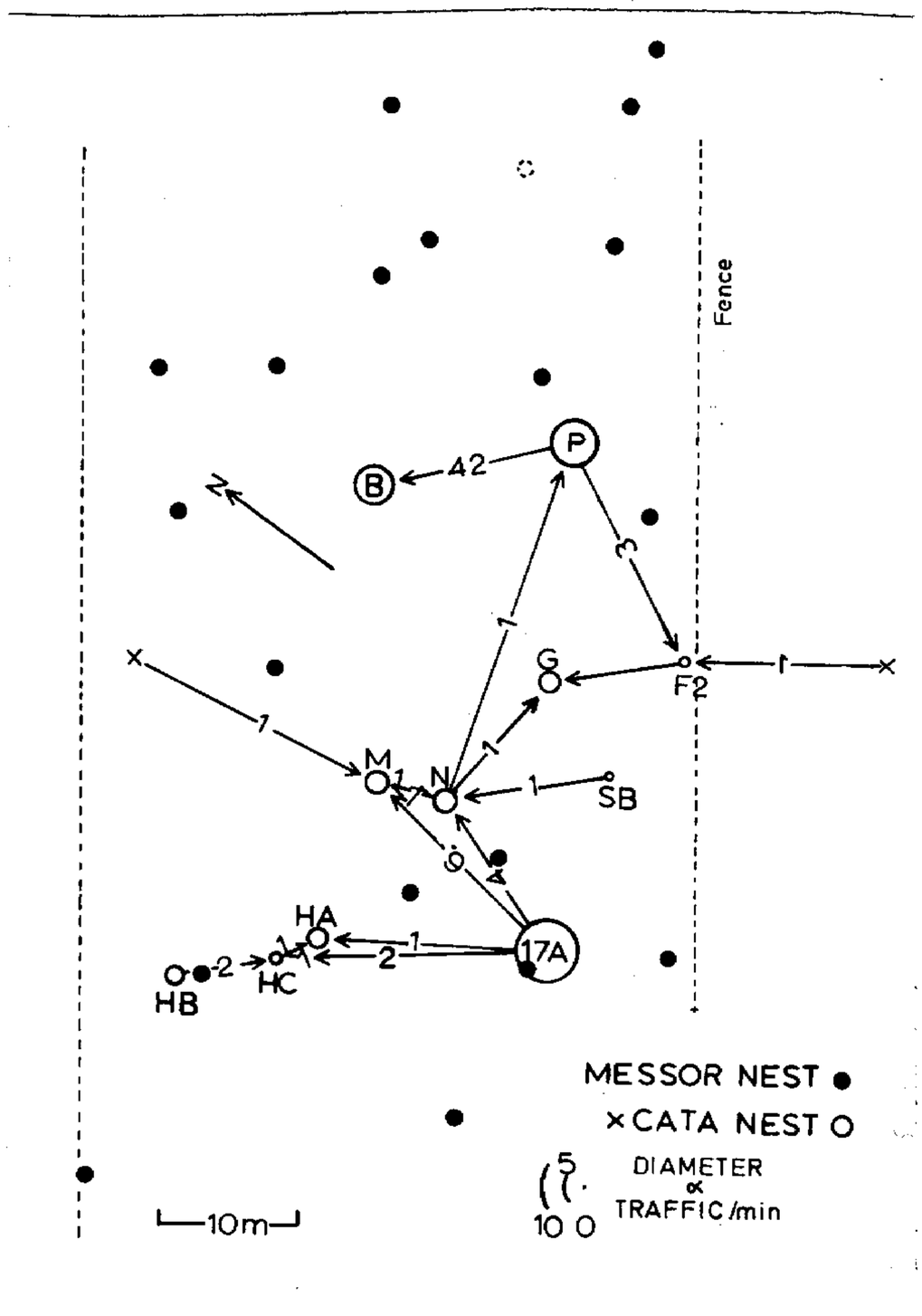


Figure 4. Carte des nids. Les flêches montrent la direction de la marche des fourmis visitant un autre nid et leur nombre. Le diamètre des cercles indique l'activité des nids à midi environ.
Figure 4. Map of nests. The arrows show the direction of movement of ants visiting another nest and their number. The diameter of each circle indicates the activity of the nest at midday approximately.

sous le terme de "patrolling" (cf. Gordon, 1983, 1984), mais la finalité de ce comportement n'est pas évidente non plus.

REFERENCES

GORDON D.M., 1983. - The relation of recruitment rate to activity rythms in the harvester ant, *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Ent. Soc.*, **56**, 277-285.

GORDON D.M., 1984. - The persistence of role in exterior workers of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Psyche*, **91**, 251-265.

HARKNESS R.D., 1977. - Quantitative observations on the foraging of nests of an ant (*Cataglyphis bicolor* F.) in Greece. *Acta entomol. Jugoslavica*, **13**, 21-33.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 287-293 (1990)

REGULATION DU NOMBRE DE REINES CHEZ LA FOURMI D'ARGENTINE, IRIDOMYRMEX HUMILIS (HYMENOPTERA; FORMICIDAE)

Laurent Keller[1] et Luc Passera [2]

1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse.
2) Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier, 118 rte de nNrbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

Résumé. Chez la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr), les ouvrières exécutent environ 90% des reines durant la période précédant la production de nouveaux sexués. Un tel comportement n'avait jamais été décrit chez d'autres espèces de fourmis. Ces exécutions ne dépendent ni du poids, ni vraisemblablement de la fécondité des reines. De plus, comme presque toutes les reines sont âgées de moins d'un an au moment des exécutions, il est aussi peu probable que les exécutions soient liées à l'âge des reines. Ces exécutions de reines représentent une perte estimée à environ 8% de la biomasse des sociétés.

Mots-clés: *Iridomyrmex humilis*, exécution de reines, régulation des reines, kin selection

Summary. REGULATION OF QUEEN NUMBER IN THE ARGENTINE ANT, IRIDOMYRMEX HUMILIS (HYMENOPTERA; FORMICIDAE)

Field censuses and laboratory experiments show that in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr), ca. 90 % of the queens are executed by workers in May, at the beginning of the reproductive season. In the laboratory, there was no correlation between the percentage of queens executed and their weight. Queens with high fecondity were executed at a slightly higher rate, but there was not clear relationship between queen fecundity and rate of execution. At the time of execution of queens, nearly all queens were less than one year. Therefore, it is not likely that the age of queens plays any role in the choice that workers make in the queens they executed. Execution of these queens results in a heavy energetic cost for the colony which amounts c. 8% of the total biomass. This behaviour of workers executing nestmate queens is discussed with regard to possible evolutionary significance at the queen and worker levels.

Key-words: *Iridomyrmex humilis*, queen execution, regulation of queen number, kin selection

Introduction

Une colonie d'insectes sociaux peut contenir une (monogynie) ou plusieurs reines fécondées et pondeuses (polygynie). Dans les sociétés polygynes, plusieurs travaux ont montré que la fécondité des reines était inversement proportionnelle à leur nombre dans la société (Passera, 1969; Roisin et Pasteels, 1985; Keller, 1988 a et b; Vargo et Fletcher, 1989).

Sur la base de ces résultats, on peut se demander s'il existe une compétition reproductive entre reines et quels sont les mécanismes responsables de la diminution de la fécondité des reines lorsque leur nombre augmente. L'agressivité intercoloniale est généralement forte chez les espèces monogynes, alors que chez les espèces polygynes, elle est parfois plus faible, voire absente chez certaines espèces comme la fourmi d'Argentine (Hölldobler et Wilson, 1977; Keller et Passera, 1989 a). Toutefois, cette espèce présente un comportement étonnant, qui a attiré l'attention de plusieurs auteurs comme Hamilton (1972) et Fletcher et Ross (1985); dans le sud de la Californie, Markin (1970) a observé que les reines étaient attaquées par les ouvrières et que ces attaques entraînaient parfois la mort des reines. Le but de ce travail est d'étudier si de telles exécutions ont aussi lieu dans la population que nous avons étudiée dans le sud de la France, et, si tel est le cas, d'essayer d'identifier quelles reines sont préférentiellement exécutées par les ouvrières.

Matériel et Méthode

Les sociétés (N=49) ont été récoltées durant les onze relevés effectués entre novembre 1985 et octobre 1987 à Port-Leucate (France) Chaque échantillon consistait en un minimum de 5 nids proches l'un de l'autre. Afin d'obtenir des données fiables sur le nombre relatif de reines par rapport au nombre d'ouvrières, nous avons toujours creusé suffisamment profondément pour ne pas oublier de loges où se trouveraient un nombre élevé de reines.

Une fois ramenées au laboratoire, les sociétés ont été mises en élevage. Nous avons dénombré les reines et mesuré le volume d'ouvrières afin de déterminer leur nombre (1 cm^3 d'ouvrières = environ 650 ouvrières). La composition de ces sociétés a ensuite été suivie durant un mois. Afin de tester si des exécutions de reines pouvaient être observées en laboratoire, nous avons étudié les sociétés récoltées durant les 28 jours qui ont suivi leur mise en élevage dans des conditions identiques à celles décrites dans le chapitre précédent. Le nombre de reines par société a été déterminé 2, 7, 14, 21 et 28 jours après la date de récolte. Afin de tenter de mettre en évidence une éventuelle relation entre le poids ou la fécondité des reines et le choix effectué par les ouvrières des reines qu'elles exécutent, chaque reine a été, avant la mise en élevage, marquée, pesée et soumise a un test d'oviposition similaire à celui décrit par Keller (1988 a).

Toutes les moyennes ont été comparées à l'aide de tests paramétriques lorsqu'elles suivaient une distribution normale (test de Kolmogorov). Les pourcentages ont été transformés en la racine de leur arc-sinus afin d'obtenir une distribution normale. Toutes les moyennes et écarts-types ont été calculés à partir de ces valeurs transformées. Lorsque les valeurs ne suivaient pas une distribution normale, nous avons utilisé un test de Mann-Whitney U.

Résultats

Variations saisonnières du nombre relatif de reines

Dans la Fig. 1 est donnée la proportion de reines pour 1000 ouvrières selon les relevés effectués entre novembre 1985 et octobre 1987. Le nombre relatif de reines

a diminué dans une faible proportion entre novembre 1985 et avril 1986, cette diminution étant probablement due à l'émergence constante de nouvelles ouvrières durant cette période. Durant le mois de mai 1986, nous avons observé une très forte baisse du nombre relatif de reines. La valeur trouvée le 22 mai 1986 (1,0 reine/1000 ouvrières) est significativement inférieure à la valeur du 5 mai 1986 (10,3 reines/1000 ouvrières; Mann-Whitney U; $P<0,01$). Comme le nombre d'ouvrières n'a pu augmenter que dans une faible proportion durant cette période, nous pouvons conclure qu'il y a eu une forte diminution du nombre de reines. Si l'on estime que le nombre d'ouvrières est resté constant pendant ces 17 jours, cela signifie qu'environ 90% des reines ont disparu durant cette période.

Le relevé effectué 15 jours plus tard (8 juin 1986) montre que le nombre relatif de reines a de nouveau augmenté. Sur les 23 reines récoltées lors du relevé du 8 juin, nous avons dénombré 12 reines désailées, 9 reines ailées et 2 reines n'ayant plus qu'une seule paire d'ailes. Ces reines ailées sont de jeunes reines qui ne se sont pas encore accouplées avec des mâles puisque les reines perdent généralement les ailes rapidement après l'accouplement. Ces résultats nous permettent de conclure que l'augmentation du nombre relatif de reines est due à l'émergence des nouvelles reines. Le relevé du 8 juin 1986 a aussi permis de mettre en évidence la présence d'un nombre important de nymphes de sexués mâles et femelles. L'émergence de ces sexués femelles est responsable du fort accroissement du nombre relatif de reines observé lors du relevé suivant (20 juin 1986), où le nombre de reines/1000 ouvrières a atteint la valeur de 16,3. Les relevés effectués en 1987 ont donné des résultats semblables à ceux de 1986. Le nombre relatif de reines a, dans un premier temps, diminué de 14,4 à 3,0 reines/1000 ouvrières entre le 15 octobre 1986 et le 7 avril 1987 pour finalement atteindre une valeur de 1,0 reine/1000 ouvrières le 27 avril 1987. Cette dernière valeur est similaire à celle obtenue en 1986, mais la réduction du nombre de reines a eu lieu un mois plus tôt en 1987 qu'en 1986. En 1986, les premières larves de mâles étaient présentes lors du relevé effectué le 5 mai, alors que les premières larves de reines n'étaient visibles que le 23 mai. En 1985, les premières larves de sexués ont été récoltées lors du relevé du 23 mai, alors qu'aucune larve de sexué n'était présente lors du relevé précédent (8 avril).

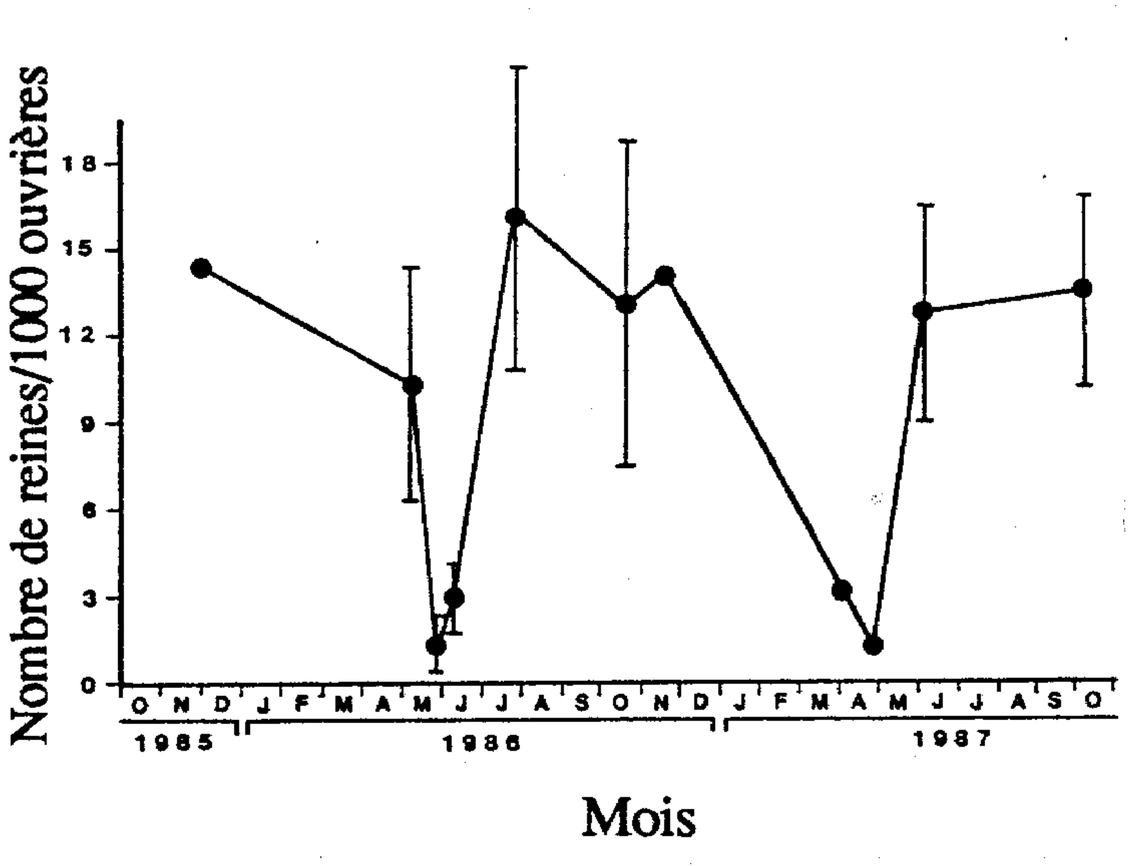


Fig. 1. Evolution du nombre relatif de reines entre novembre 1985 et novembre 1987. L'écart-type est donné lorsqu'il y a plus de trois sociétés par échantillon.

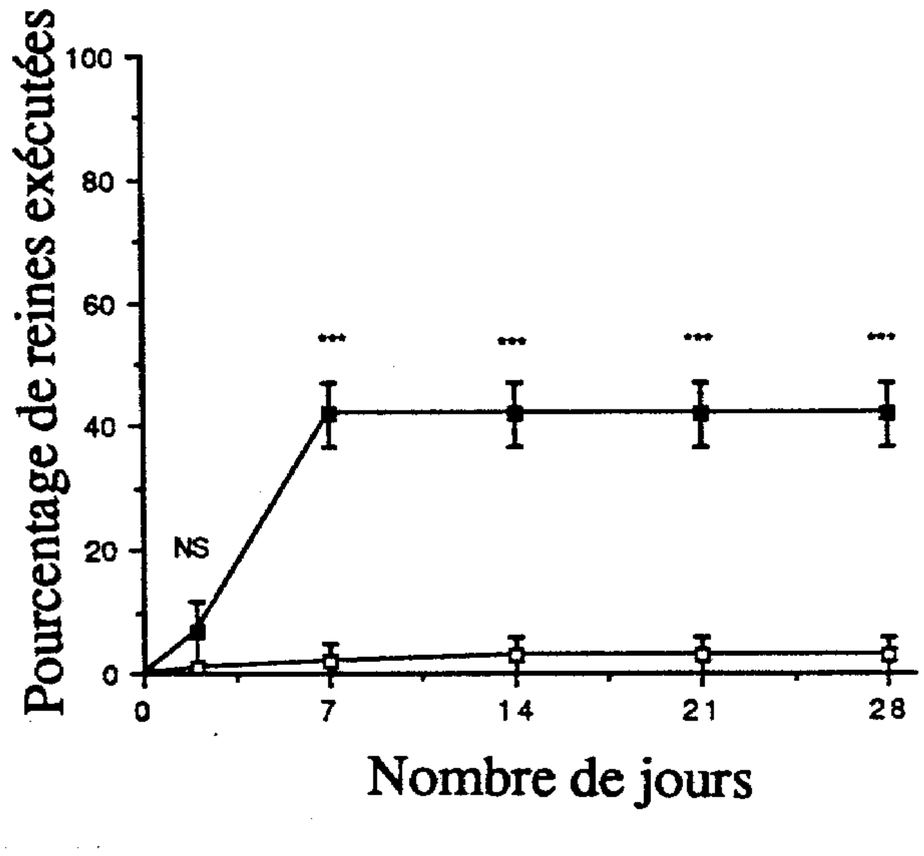


*Fig. 2. Mortalité dans les sociétés récoltées entre les 5 et 22 mai (N=9) (carrés noirs) et les autres sociétés (carrés blanc) (N=17). ***=P<0.001; NS=P>0.05.*

Exécution de reines par les ouvrières en laboratoire

Afin d'étudier les mécanismes responsables de la diminution du nombre de reines, nous avons mis en élevage l'ensemble des sociétés récoltées en 1985 et 1986 (49 sociétés récoltées les 30 mars 1985, 8 avril 1985, 23 mai 1985, 15 octobre 1985, 1er décembre 1985, 5 avril 1986, 5 mai 1986, 8 juin 1986, 8 juillet 1986, 22 août 1986 et 15 octobre 1986; nombre total de reines : 1300). Ces sociétés ont été régulièrement contrôlées afin de tenter d'observer des exécutions de reines par des ouvrières.

En 1986, la réduction du nombre de reines observée sur le terrain s'est déroulée entre les 5 et 22 mai. Une semaine après leur mise en élevage, nous avons observé une forte mortalité (37±4%; N=9; moyenne ± écart-type; calculé à partir des valeurs transformées (voir analyses statistiques) dans les sociétés récoltées le 5 mai (Fig. 2). La mortalité dans ces sociétés était significativement supérieure à celle observée dans les sociétés récoltées aux autres dates (3±2%; N=17; test de t; P<0,001; calculé à partir des valeurs transformées). La forte mortalité observée le 5 mai est due à l'exécution de reines par les ouvrières. Nous avons en effet observé un nombre élevé de reines attaquées et tuées par des ouvrières dans les sociétés récoltées le 5 mai.

Les résultats obtenus en 1985 sont similaires à ceux obtenus en 1986. Après 4 semaines d'élevage en laboratoire, la mortalité des reines était très faible (3±2%; N=19), excepté dans les sociétés récoltées les 30 mai et 8 avril (N=4) où nous avons observé une mortalité de 66±2% (test de t; P<0,001). Dans ces quatre sociétés, les ouvrières ont aussi attaqué des reines qui n'étaient apparemment pas blessées. Les colonies dans lesquelles des exécutions de reines ont été observées avaient été récoltées un mois plus tôt en 1985 qu'en 1986. Il est probable que dans la nature, les exécutions ont aussi eu lieu plus tôt en 1985 qu'en 1986. D'autre part, les relevés effectués en 1987 montrent que la diminution du nombre relatif de reines dans les sociétés naturelles a eu lieu environ un mois plus tard qu'en 1986. Ces différences sont vraisemblablement dues à des variations climatiques annuelles, celles-ci étant aussi responsables des différences annuelles dans l' calandrier de développement du couvain (Keller et Passera, observations personnelles).

Ces résultats soulèvent une question importante : le statut physiologique des reines joue-t-il un rôle dans le choix que les ouvrières effectuent par rapport aux reines qu'elles exécutent? Afin d'aborder cette question, nous avons tenté de mettre en évidence une différence de poids ou de fécondité entre les reines exécutées et les reines non-exécutées. Pour ce faire, nous avons pesé les 52 reines d'une des sociétés récoltées le 5 mai 1986 et les avons séparées en fonction de leur poids (4 catégories de poids), les reines de chaque catégorie étant marquées d'une couleur différente. Après le marquage, toutes les reines ont été remises ensemble dans leur société d'origine. La même démarche a été effectuée avec les 77 reines de l'autre société récoltée à la même date, mais cette fois, les reines ont été classées d'après leur fécondité (5 classes de fécondité).

Dans les deux sociétés, les ouvrières ont exécuté 37% des reines. Une analyse statistique indique que la proportion des reines exécutées n'était pas dépendante du poids (Fig. 3; $X^2_{(3)}$=3,810; P=0,283), mais dépendante de la fécondité (Fig. 4) $X^2_{(4)}$=9,776; P=0,044)). Il apparaît sur la Fig. 4 que les reines ayant une forte fécondité (plus de 10 oeufs pondus durant le test d'oviposition) sont exécutées dans une proportion plus élevée. Toutefois, il convient de considérer avec une certaine précaution les résultats concernant l'influence de la fécondité. Chez *I. humilis*, la fécondité des reines est variable dans le temps (Keller, observations personnelles) et dans ce travail la fécondité des reines a été estimée sur un unique test d'oviposition.

De plus, comme la probabilité d'une corrélation entre la fécondité et la proportion de reines exécutées est à la limite du seuil de 5%, il ne nous paraît pas possible d'affirmer que les reines ayant une forte fécondité sont préférentiellement éliminées. Toutefois, ces donées permettent de conclure que l'exécution des reines n'est pas seulement la conséquence de l'élimination de reines ayant une faible fécondité.

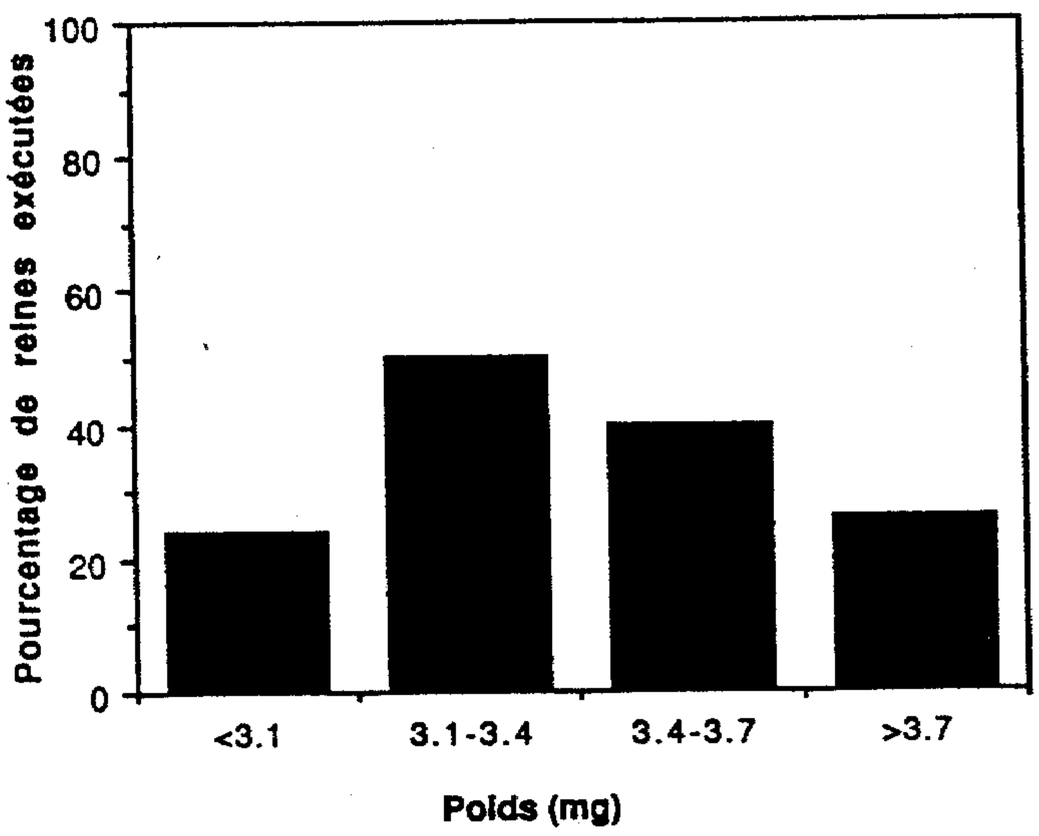


Fig. 3. Pourcentage d'exécutions en fonction du poids des reines

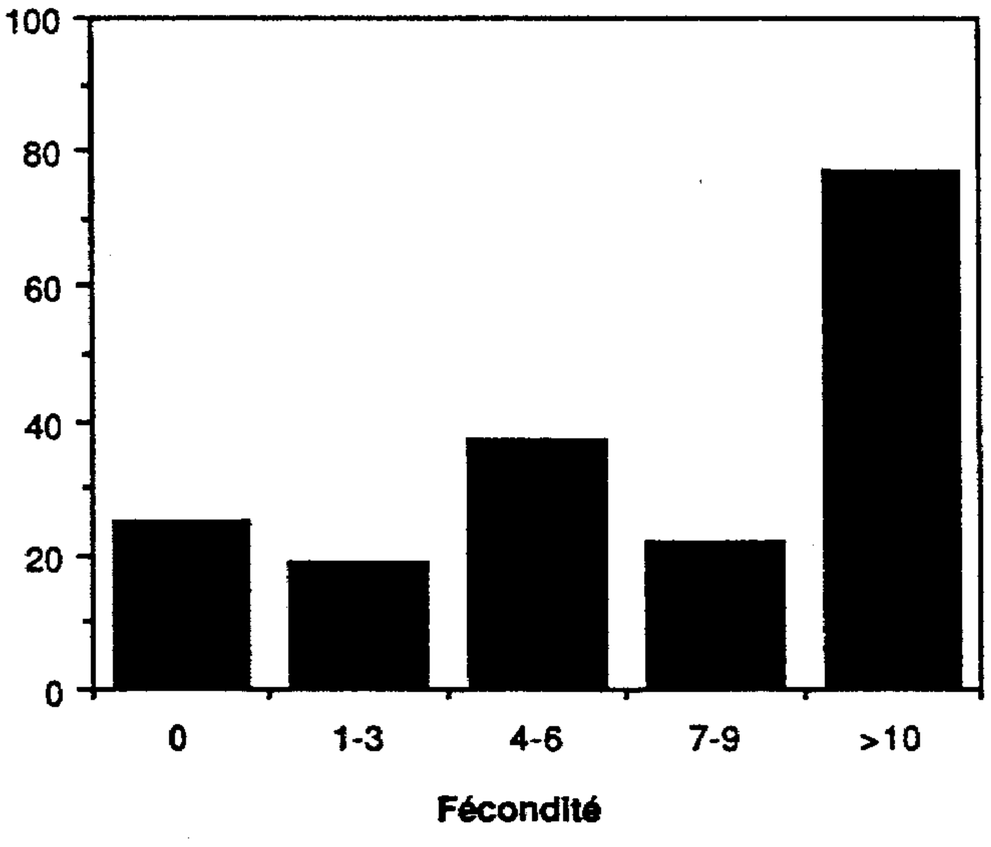


Fig. 4. Pourcentage d'exécutions en fonction de la fécondité des reines.

Discussion

Cette étude, menée parallèlement sur le terrain et en laboratoire, a permis de montrer que chez *I. humilis*, les ouvrières exécutaient environ 90% des reines juste avant la période de production des sexués. Le poids des reines ne joue pas de rôle dans la sélection des reines que les ouvrières exécutent. Dans notre expérience les reines ayant une fécondité élevée ont été exécutées dans une proportion plus élevées, mais comme il a été mentionné dans les résultats, la probabilité grande d'erreur (4,4%) ainsi que les problèmes méthodologiques inhérents à la mesure de la fécondité des reines ne permettent pas de conclure de manière certaine à un lien entre la fécondité des reines et la proportion d'exécutions. Un autre paramètre pourrait éventuellement influencer le choix des ouvrières : l'âge des reines. Toutefois, cette hypothèse semble improbable dans notre cas. En effet, comme environ 90% des reines sont exécutées, et remplacées par de nouvelles reines, cela signifie que l'année suivante, au moment de l'exécution des reines, environ 90% des reines auront le même âge, c'est-à-dire un peu moins d'une année. De sorte que les ouvrières n'exécutent pas uniquement des vieilles reines, mais en majeure partie des reines ayant moins d'un an.

Chez *I. humilis*, les reines sortent fréquemment du nid et il arrive souvent qu'elles en changent (Newell et Barber, 1913). Il est donc probable que les coefficients de parenté entre reines et ouvrières du même nid sont maximaux au moment de la production des sexués. Après cette période, les mouvements d' individus entraîne un brassage génétique important dans la population. En vertu de la théorie de sélection de parentèle (Hamilton, 1964 a et b) on pourrait supposer que lorsque le coefficient de parenté entre individus du même nid devient très faible, les ouvrières peuvent augmenter leur "inclusive fitness" en exécutant les reines auxquelles elles sont le moins apparentées. De cette manière, elles favoriseraient la production d'individus qui leur seraient plus apparentés. Il est possible aussi que le

comportement des ouvrières soit induit (d'une façon non déterminée) par les reines. L'exécution de reines par les ouvrières serait ainsi le reflet d'une compétition reproductive entre reines. Ces deux hypothèses présupposent que les ouvrières sont capables de reconnaître les reines en fonction de leur coefficient de parenté. Longtemps, on a considéré que chez les espèces unicoloniales, les individus avaient perdu la capacité de reconnaître les individus homocoloniaux des individus hétérocoloniaux (Hölldobler et Michener, 1980). Toutefois, chez *I. humilis*, la comparaison du niveau d'attirance des ouvrières envers des reines homocoloniales et hétérocoloniales a permis de démontrer que les ouvrières étaient capables de reconnaître les reines homocoloniales des reines hétérocoloniales (Keller et Passera, 1989 a). Seule l'acquisition de nouvelles données génétiques et écologiques permettra de tester les deux hypothèses mentionnées ci-dessus et de comprendre comment l'exécution de reines a pu évoluer chez *I. humilis*.

Remerciements

Nous tenons à remercier D. Cherix, P. Pamilo, R. Rosengren et E. L. Vargo pour de nombreuses suggestions et J.P. Suzzoni pour avoir relu le texte avec beaucoup d'attention. Cette étude a été rendue possible grâce à l'aide financière d'une bourse de l'Université de Lausanne allouée à LK.

Références

Hamilton, W. D., 1964 a.- The genetical evolution of social behavior, I. *J. Theor. Biol.*, 7, 1-16.

Hamilton, W. D., 1964 b.- The genetical evolution of social behavior, II. *J. Theor. Biol.*, 7, 17-52.

Hamilton, W. D., 1972.- Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3, 193-232.

Hölldobler, B. et Michener, C. D., 1980.- Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: *Evolution of Social Behaviour: Hypotheses and Empirical Tests*, (ed. H. Markl), Dahlem Konferenzen 1980, Verlag Chemie GmBH, Weinheim, pp: 35-58.

Hölldobler, B. et Wilson, E. O., 1977.- The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.

Keller, L., 1988.- Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): an experimental study. *Anim. Behav.*, 36, 159-165.

Keller, L., 1988.- Pouvoir attractif des reines de la fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). Rôle de la polygynie et du statut physiologique des reines. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 79, 93-102.

Keller, L. et Passera, L., 1989 a.- Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Anim. Behav.*, 37, 733-740.

Keller, L. et Passera, L., 1989 b. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera; Formicidae). *Oecologia*, 80, 236-240.

Markin, G. P., 1970.- The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae), in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63, 1238-1242.

Newell, W. et Barber, T. C., 1913.- The Argentine ant. U.S.D.A. *Bureau Entomol. Bull.* 122, 98 pp.

Passera, L., 1969.- Interaction et fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. et de ses parasites sociaux *P. grassei* Le Masne et Passera et *P. xene* St. (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.*, 16, 179-194.

Roisin, Y. et Pasteels, J. M., 1985.- Imaginal polymorphism and polygyny in the Neo-Guinean termite *Nasutitermes princeps* (Desneux). *Insectes Soc.*, 32, 140-157.

Vargo, E. L. et Fletcher, D. J. C., 1989.- On the relationship between queen number and fecundity in polygynous colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, 14, 223-232.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 151-155 (1990)

LA PREDATION CHEZ *ECTATOMMA RUIDUM*: ETUDE DE QUELQUES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX

J.-P. LACHAUD[1], J. VALENZUELA[2], B. CORBARA[3] & A. DEJEAN[3]

[1]Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cédex-France, [2]Laboratorio de Etologia, C.I.E.S., Tapachula -Mexique et [3]Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, 93430 Villetaneuse -France.

Résumé: La grande flexibilité de son comportement d'approvisionnement offre à *Ectatomma ruidum* une large gamme de stratégies possibles, lui permettant d'exploiter très efficacement la surface d'un territoire de chasse qui ne va pas au-delà de 2 mètres de l'entrée du nid. La prédation est efficace tant que la densité en proies disponibles ne dépasse pas une certaine limite. Au-delà, le rendement diminue sous l'effet d'un engorgement des nids dû à l'afflux de proies. Pour des sources de densité égale, situées à la même distance de l'entrée du nid, l'effet attractif semble identique et la différence ne dépend que du niveau de l'activité initiale sur les secteurs considérés. Pour des sources de densités différentes, situées à la même distance de l'entrée du nid, les cinétiques d'approvisionnement sont différentes du fait de la mise en œuvre d'un recrutement de masse sur le secteur présentant les sources les plus riches en proies. L'impact de chaque colonie est très important mais sur une surface restreinte dont le rayon moyen correspond à la gamme de distances pour lesquelles le mode de recrutement de masse employé par cette espèce peut présenter le maximum d'efficacité.

Mots-clés: *Ponerinae, prédation, compétition alimentaire, recrutement.*

Summary: The predation in *Ectatomma ruidum*: study of some environmental parameters.

Various experiments performed in Mexico with the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger allowed us to measure the greatest topographic range of effects resulting from a given colony's predation. Within this range, the number of available prey plays an important part on the activity level of forager workers. Nevertheless, there is a limit to the efficiency of provisionning related to the saturation of supplies in the nests. The action of the archaïc mass recruitment exhibited by *E. ruidum* is evident when we consider the predation cinetics, but this occurs only over very small distances (< 1m from nest entrance). The great flexibility of the predatory strategy performed by *E. ruidum* and its efficiency near the nest entrance, combined with the high density of this species in coffee plantations, are responsible for *E. ruidum*'s role as one of the most important biological controls in this biotope.

Key words: *Ponerinae, predation, food competition, recruitment.*

INTRODUCTION

Les ponérines, d'une façon générale, sont des fourmis dont le régime alimentaire est essentiellement carnivore. A ce titre, le rôle qu'elles peuvent jouer dans leur milieu en tant que facteur de contrôle biologique paraît non négligeable.

Nos recherches se sont centrées sur *Ectatomma ruidum*, une espèce terricole qui chasse essentiellement au sol. Au Mexique, dans le Soconusco, cette espèce est très commune dans les plantations de café et de cacao et constitue l'espèce terrestre dominante dans la zone d'étude (Lachaud 1990) avec une densité de l'ordre de 2700 nids à l'hectare.

Diverses expériences ont été réalisées près de Tuxtla Chico (Etat du Chiapas), en vue d'étudier l'impact de prédation de cette espèce et de mieux apprécier l'efficacité avec laquelle elle exploite son milieu.

MATERIEL ET METHODES

Des sources alimentaires, constituées d'une proie morte (*Ceratitis capitata*), déposées à intervalles réguliers sur des cercles de rayon variable (1 m, 1,5 m et 2 m), nous ont permis de déterminer, sur trois nids, jusqu'à quelle distance l'action prédatrice d'un nid donné pouvait se faire sentir.

Pour cela, nous avons respecté une certaine proportionnalité entre le nombre de sources alimentaires proposées et la surface à explorer (en prenant en compte le carré de la distance des cercles par rapport à l'entrée des nids). Le territoire étant divisé en quatre secteurs égaux sur la base des axes cardinaux, nous avons ainsi utilisé 8 sources par secteur à 1 m du nid, 18 sources par secteur à 1,5 m, et 32 sources par secteur à 2 m. Les enregistrements ont été réalisés sur une période maximale de 3 heures.

Une seconde série d'expériences, visant à tester l'effet de la concentration en proies au niveau des sources, a été réalisée en présentant des sources alimentaires de concentration variable (1, 5, et 10 proies/source) à une distance fixe de 1 m de l'entrée principale du nid et à intervalles réguliers suivant la même méthode que précédemment.

Enfin, une troisième série de tests a été réalisée en jouant sur la différence de concentration en proies des sources déposées sur les secteurs étudiés. Pour cette dernière série de tests, les sources alimentaires n'ont été placées (à raison de 4 ou 8 sources/secteur) que dans les deux secteurs présentant le maximum d'activité. Ces secteurs ont été déterminés au cours d'enregistrements préliminaires ayant servi à définir, pour chaque nid étudié, le niveau d'activité de base par secteur aux heures où devaient être réalisés les tests.

RESULTATS

Des études antérieures (Lachaud et coll. 1984) avaient déjà montré que, généralement, seulement deux des quatre secteurs sont exploités de façon intensive par une colonie donnée, totalisant près de 2/3 de l'activité générale. Cette hétérogénéité dans l'exploitation du territoire a été confirmée au cours des expériences présentées ici, et semble devoir s'expliquer par la très forte compétition intraspécifique rencontrée dans la zone d'étude.

Cette compétition se manifeste de façon très nette lorsqu'on étudie la vitesse de disparition des proies qui est, dans tous les cas, extrêmement élevée. Quelle que soit la distance des proies par rapport au nid, la 1/2 vie des proies est toujours très courte avec une valeur médiane d'à peine 10 minutes.

Cette compétition se traduit également par le fait que, pour un nid donné, l'impact de prédation devient presque nul au-delà de 2 m de l'entrée principale, et ceci bien que la vitesse

générale de disparition des proies ne varie que très peu en fonction de la distance des sources par rapport au nid.

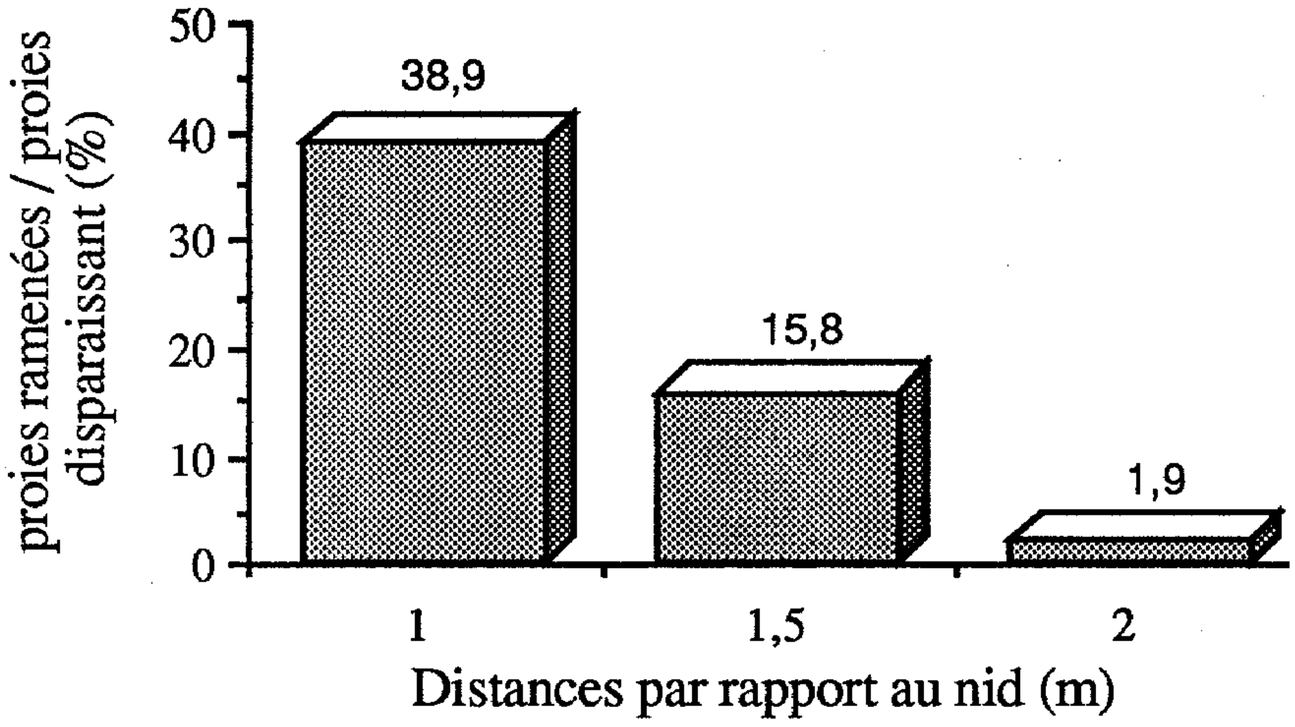


Figure 1. *Impact de prédation d'un nid d'Ectatomma ruidum en fonction de la distance et par rapport aux autres compétiteurs.*
Evaluation of the predaceous role of an Ectatomma ruidum nest according to the distance and confronted to other competitors.

Lorsqu'on s'intéresse à la part de prédation qui revient aux fourrageuses des nids considérés par rapport à celle due à la compétition des autres prédateurs (homo- et hétérospécifiques), on note en effet (Fig. 1) que leur impact décroît progressivement au fur et à mesure que la distance des sources au nid augmente. Il passe de 38,9% à 1 m des nids, à 15,8% à 1,5 m, et tombe à seulement 1,9% à 2 m des nids.

Pour des sources de concentration variable situées à distance fixe du nid (Fig. 2), les résultats mettent en évidence que le rendement de prédation (c'est-à-dire la quantité de proies capturées par chaque nid étudié par rapport au total de proies initialement présent) est efficace tant que la concentration en proies ne dépasse pas une certaine limite.

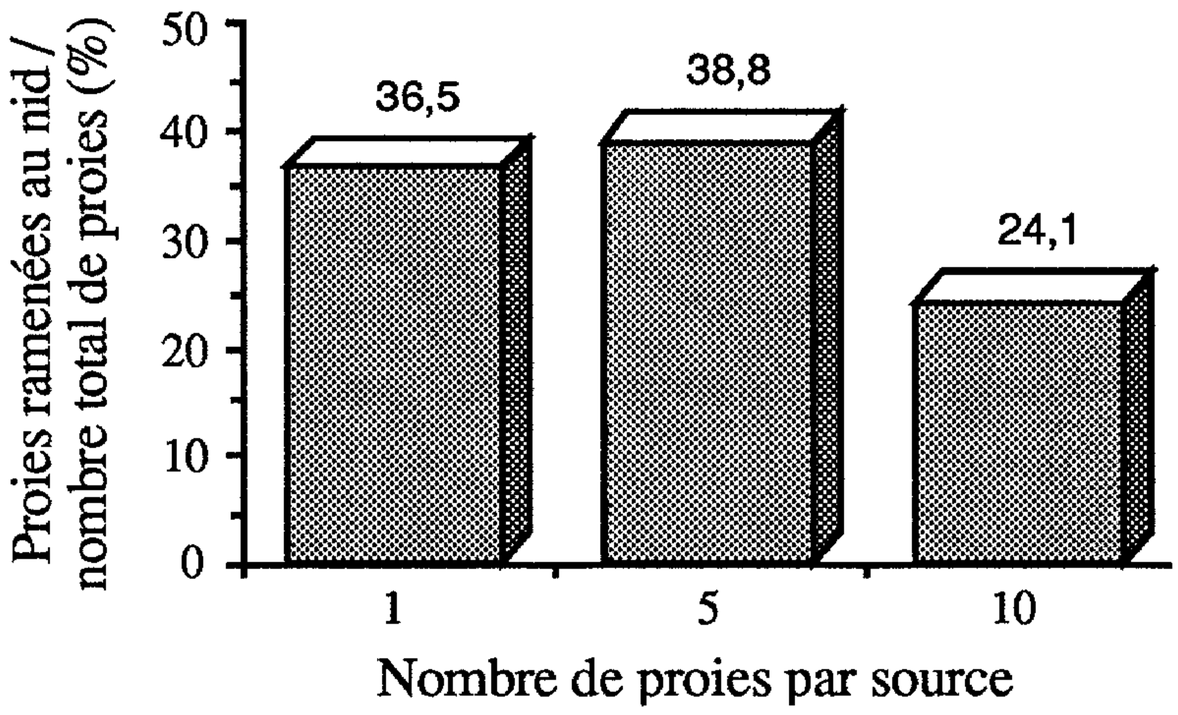


Figure 2. *Taux d'approvisionnement en fonction de la densité des sources de proies.*
Efficiency of provisionning according to the density of prey sources.

Au-delà de cette limite, le rendement diminue: alors qu'il est de 36,5% pour une concentration de 1 proie/source et de 38,8% pour une concentration de 5 proies/source, ce rendement n'est plus que de 24,1% lorsque cette concentration passe à une valeur de 10 proies/source.

Cette baisse importante de rendement semble pouvoir s'interpréter, au moins en partie, par une certaine saturation des nids qui se trouvent engorgés par l'afflux de proies. En effet, on a pu relever jusqu'à 110 proies ramenées au nid en 60 minutes, ce qui dépasse largement la capacité d'absorption normale des nids d'*E. ruidum* qui n'est de l'ordre que de 50 à 60 proies par nid et par jour (Lachaud 1990).

Pour des sources de concentration égale mais relativement faible (8 sources/secteur et 5 proies/source, Fig. 3A) situées à la même distance de l'entrée du nid (1 m dans nos expérien-

ces), l'effet attractif semble identique. Par contre, avec de fortes concentrations en proies (4 sources/secteur et 25 proies/source, Fig. 3B), une différence nette apparaît, toujours au bénéfice du secteur présentant initialement le maximum d'activité.

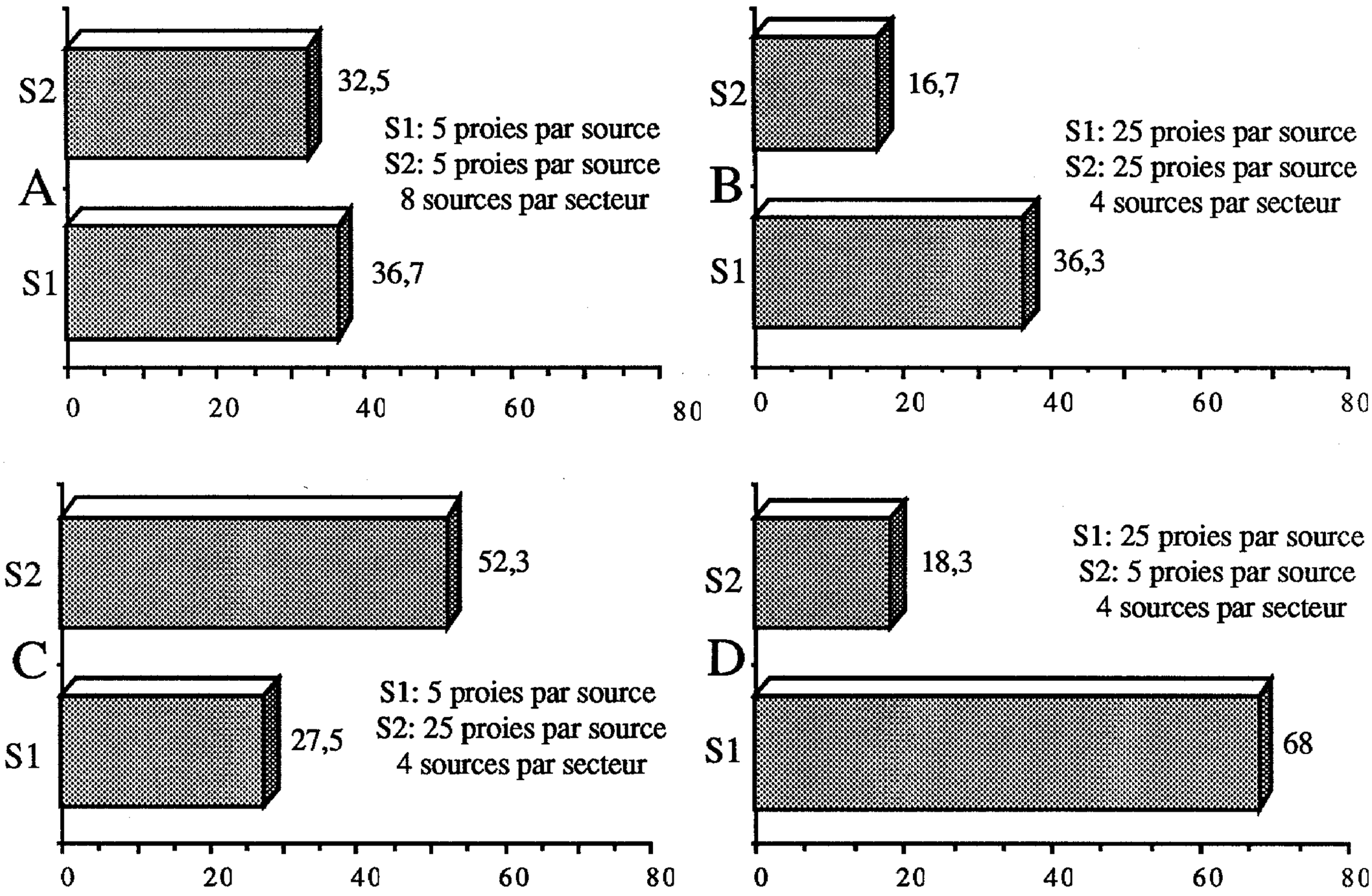


Figure 3. *Taux d'approvisionnement sur les secteurs les plus exploités en fonction de la densité en proies des sources.*
Efficiency of provisionning for the two most exploited sectors according to the density of prey sources.

La quantité de proies capturées et ramenées au nid ne dépend en fait, dans ce cas, que de l'amplification d'une différence d'activité qui, à l'origine, est tout à fait minime (en moyenne à peine 5% de différence d'activité entre les deux secteurs). Cette amplification est due à la mise en action d'un recrutement de masse (Lachaud 1985; Pratt 1989) et ressemble, par ses caractéristiques, à ce que l'on observe, chez *Tetramorium caespitum* (Deneubourg et coll. 1982; Pasteels et coll. 1987) par exemple, lors du recrutement alimentaire vers des sources de même concentration.

Bien que l'efficacité de l'approvisionnement soit toujours supérieure, à concentrations en proies égales, dans le secteur présentant initialement l'activité la plus importante ("S1" de la Fig. 3C comparé à "S2" de la Fig. 3D pour une concentration de 5 proies/source, et "S1" de la Fig. 3D comparé à "S2" de la Fig. 3C pour une concentration de 25 proies/source), ce phénomène est beaucoup plus net pour des sources présentant une concentration différente. On note dans ce cas une différence dans l'efficacité de l'approvisionnement due, ici aussi, à la mise en œuvre d'un recrutement de masse qui se traduit par la sortie de nombreuses ouvrières sur le secteur présentant les sources à forte concentration en proies. Comme cela avait déjà été

noté dans des travaux antérieurs (Lachaud 1985), cette mise en œuvre du recrutement de masse n'est cependant pas automatique et n'apparaît pas pour tous les nids.

DISCUSSION

Dans les plantations de café de la zone étudiée, le rôle d'*E. ruidum* dans la prédation réalisée au sol apparaît, de très loin, comme le facteur principal même si l'action d'autres prédateurs (notamment des lézards, très nombreux dans cette zone) doit être considérée comme non négligeable. Au total, ce sont jusqu'à 150.000 insectes par hectare qui peuvent être ramenés chaque jour par les sociétés de cette espèce.

Les différents résultats obtenus au cours de cette étude mettent en évidence le fort degré de flexibilité du comportement d'approvisionnement rencontré chez *E. ruidum*, en réponse aux variations de certains paramètres écologiques (quantité de proies disponibles, distance par rapport au nid ... etc.). Cette flexibilité offre une large gamme de stratégies possibles à cette espèce, lui permettant d'exploiter très efficacement la surface du territoire de chasse "intensive" (Lachaud et coll. 1984) correspondant à chaque nid. L'impact de chacun de ces nids est très important mais sur une surface restreinte que l'on peut estimer à environ 3,5 m^2 à 5,2 m^2, même si l'action de certaines fourrageuses peut en fait s'étendre jusqu'à 30 mètres.

Les chiffres obtenus ici sont très bien corrélés avec la densité en nids qui, de l'ordre de 2700 nids/ha, donne en moyenne une aire de chasse de 3,7 m^2 par nid. Le rayon moyen de ce territoire exploité de manière intensive par la société, de l'ordre de 1 m à 1,5 m, correspond en fait à la gamme de distances pour lesquelles le mode de recrutement de masse employé par cette espèce peut présenter le maximum d'efficacité.

REFERENCES

DENEUBOURG, J.-L., PARRO, M., PASTEELS J. M., VERHAEGHE J.-C. & CHAMPAGNE P., 1982. - L'exploitation des ressources chez les fourmis: un jeu de hasard ou d'amplification ? In: A. de Haro & X. Espadaler (Eds.), *La Communication chez les Sociétés d'Insectes*, pp. 97-106, Publ. Univ. Autonom. de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.

LACHAUD, J.-P., 1985. - Recruitment by selective activation: an archaïc type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum* Roger). *Sociobiology*, **11**, 133-142.

LACHAUD, J.-P., 1990. - Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, sous presse.

LACHAUD, J.-P., FRESNEAU, D. & GARCIA-PEREZ, J., 1984. - Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines. *Folia Entomol. Mex.*, **61**, 159-177.

PASTEELS, J. M., DENEUBOURG, J.-L. & GOSS, S., 1987. - Self-organization mechanisms in ant societies (I): trail recruitment to newly discovered food sources. In: J. M. Pasteels & J.-L. Deneubourg (Eds.), *From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Experientia Suppl.*, **54**, pp. 155-175, Birkhäuser Verlag, Basel.

PRATT, S. C., 1989. - Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 99-106 (1990)

RECHERCHES SUR LES PASSALIDES AFRICAINS IV - NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LA NUTRITION DU PREMIER STADE LARVAIRE DE *PENTALOBUS BARBATUS* F. (Coléoptères, Passalidae).

Daniel LARROCHE

Centre de Biologie des Ecosystèmes d'Altitude, C.U.R.S., Université de Pau, Avenue de l'Université, 64000 PAU-FRANCE

Résumé. Le comportement social des Passalides, admis par de nombreux auteurs, repose pour une part importante sur le mode d'alimentation des larves dépendant des adultes. Des trois stades larvaires de l'espèce africaine *Pentalobus barbatus* seul le premier ne pouvait pas être maintenu en vie dans les élevages au laboratoire. Cet échec, le mode d'émergence de la larve néonate, la structure simple du tube digestif semblaient confirmer la dépendance larvaire. Une étude expérimentale sur le nourrissage de larves néonates avec un aliment variable selon les lots et hors de la présence des adultes a permis d'obtenir des larves de stade supérieur. Le développement larvaire de *Pentalobus barbatus* n'est pas subordonné à une action directe des adultes parentaux mais à celle de leur environnement trophique obligatoirement pulvérulent pour le premier stade larvaire et support de micro-organismes de la biocénose du cortège des décomposeurs du bois.

Mots clés : Passalidae, *Pentalobus barbatus*, larve, nutrition, comportement social, Afrique.

Summary : Research on African Passalid beetles. IV - New comments on the nutrition of the first instar larvae of *Pentalobus barbatus* (Coleoptera, Passalidae).

The literature on the Passalid's social behaviour with various points is voluminous. Many of authors believe that the larvae require food which has been triturated and perhaps mixed with secretions produced by the parents. In african species *Pentalobus barbatus*, newly-hatched larvae couldn't survive in laboratory. This lack of success, the larvae opening the eggs without eating parts of the shell and the elementary structure of the larval gut seem to substantiate the author's belief. But an experimental study on newly-hatched larvae keeping in boxes without adult and feeding with types of food well known, gets favorable results. This appears to indicate that diet necessary for the development of first instar larvae of *Pentalobus barbatus* doesn't need a obligatory preparation by adults. However it is sticktly connected with the crumbling of the wood into sawdust (by Passalid's adults or another xylophagous insect living under bark) and the presence of micro-organisms who decaye the wood.

Key words : Passalidae, *Pentalobus barbatus*, larvae, nutrition, social behaviour, Africa.

INTRODUCTION

Depuis les observations de OHAUS (1899, 1909) sur des Passalides du Brésil, cette famille de coléoptères, inféodée aux forêts tropicales humides, est considérée comme un exemple de société primitive. Si dans des articles consacrés à la biologie de ces insectes ou des travaux de synthèse sur le fait social, ARROW (1904), SCHULZE (1912), WHEELER (1925, 1928), HANDLIRSCH (1929), BURGEON (1936), PEARSE et al. (1936),

GRAY (1946), ALEXANDER et al. (1963), MULLEN et HUNTER (1973), HALFFTER (1982), REYES-CASTILLO et HALFFTER (1983 et 1984), VALENZUELA-GONZALEZ et CASTILLO (1983), SCHUSTER (1985), VALENZUELA-GONZALEZ (1986), ont soit repris soit confirmé cette interprétation, toutefois d'autres auteurs (GRAVELY 1915, HEYMONS 1929, PAULIAN 1943 et 1964, WILSON 1971, BAKER 1971a) la mettent en doute.

Parmi les partisans de la structure subsociale nombreux sont ceux qui ne retiennent comme critère de vie sociale que la dépendance des stades de développement vis-à-vis des adultes parentaux et tout particulièrement les larves pour leur alimentation. Après les travaux de PEARSE et al. (1936) et de VALENZUELA-GONZALEZ (1983), la question de savoir si l'aide des adultes se limite à une fragmentation mécanique du substrat nutritionnel ou bien se traduit par une relation plus étroite avec les larves, comme par exemple la prédigestion de leur aliment, demeure posée. Toute étude biologique d'un Passalide ne peut que conduire à se situer par rapport à la controverse citée ; c'est ce que nous nous proposons de faire avec celle que nous avons réalisée sur *Pentalobus barbatus*, espèce africaine de la sous famille des Passalinae, observée au Cameroun.

I.REMARQUES LIMINAIRES

Les larves de *Pentalobus barbatus* sont rencontrées se déplaçant par petits groupes dans le réseau de galeries subcortical façonné par les adultes sans dégradation de l'aubier des arbres gisants hôtes. Issues d'œufs rassemblés dans les débris ligneux pulvérulents constituant les parois latérales des galeries, elles passent par trois stades larvaires avant de se nymphoser (BAKER, 1971b).

Nous avons constaté que si le maintien en vie et la poursuite du développement des deux derniers stades larvaires n'étaient pas affectés par leur élevage au laboratoire sans les adultes dans des boîtes contenant de la sciure délimitant les galeries de l'espace subcortical des troncs d'arbres, il n'en était pas de même pour les larves néonates. Cet échec permettait de supposer que l'hypothèse de la dépendance nutritionnelle des larves, bien que limitée dans notre cas au premier stade, était vraisemblable. Le fait que nous ayons trouvé ces larves toujours groupées pouvait faire penser à un rassemblement de type "couvée" mais cette dénomination n'a pas été confortée par l'observation, aucun adulte n'ayant été trouvé dans les galeries au contact des stades juvéniles ou à proximité immédiate de ceux-ci.

Nous avons toujours trouvé la ponte de *Pentalobus barbatus* inclue dans l'amas des débris résultant du creusement et de l'aménagement de l'espace subcortical. Or les œufs, bien que situés à proximité d'une galerie, étaient bloqués par des particules de bois et ne pouvaient être manipulés par les adultes pour un nettoyage éventuel comme cela est observé chez les Forficules.

Si l'on s'intéresse aux possibilités de relations liées à la nutrition elle-même, on peut écarter la possibilité d'un ensemencement du tube digestif larvaire par l'intermédiaire du chorion contaminé par la femelle lors de la ponte comme cela est signalé chez *Stegobium paniceum* (BUCHNER 1930). La rupture du chorion se présente sous forme d'une fissure longitudinale résultant de la pression exercée par les soies larvaires regroupées en bandes transversales et l'émergence des larves néonates se réalise sans trituration ni ingestion de débris membranaires. Par contre l'argument anatomique, mettant en évidence la différence très marquée entre les appareils digestifs des larves et des adultes (BAKER 1968), rend plausible l'hypothèse de la nécessité pour les larves d'un aliment préparé par les adultes. Ceci est renforcé par le fait que la brièveté de l'intestin postérieur des larves de Passalide tranche avec la chambre de fermentation rectale des larves d'autres insectes sapro-xylophages comme les Coléoptères Scarabéides ou les Diptères Tipulides (DAJOZ 1980 ; HALFFTER et MATTHEWS 1966 et 1971).

Malgré la réussite des élevages des deux derniers stades larvaires aux causes mal définies (nous ne pouvons pas faire abstraction de l'intervention possible des adultes sur la sciure du biotope utilisée comme aliment larvaire et qu'ils ont très bien pu ingérer de manière itérative pour leur propre nutrition comme MASON et ODUN 1969 en ont démontré la nécessité vitale pour les imagos), nous n'aborderons expérimentalement que la

recherche de la raison de l'échec connu avec l'élevage des larves du premier stade larvaire.

II. METHODE D'ETUDE

Notre objectif était de supprimer toute intervention directe des adultes parentaux sur les stades de développement et de rechercher quelle pouvait être leur intervention indirecte par le biais d'une éventuelle préparation de la nourriture larvaire.

Un certain nombre de pontes, trouvées en avril-mai soit sur le même tronc soit sur des troncs et des lieux différents mais peu éloignés de la région de Yaoundé (Nsimalen et Zamakoé), sont ramenées au laboratoire où les œufs sont isolés des débris de leur environnement naturel et déposés sur de l'agar constituant le fond des boîtes en plastique utilisées comme éclosoirs.

Sitôt après l'éclosion les larves néonates sont réparties en lots, en général de 5 individus, dans des boîtes en plastique (60x90x50 mm) où règne une hygrométrie proche de la saturation. Nous mettons à la disposition de chaque groupe larvaire un aliment différent mais ayant cependant un rapport avec leur environnement abiotique ou biotique naturel. Tous les cas de figure sont cités en légende de la figure 1. Les boîtes, rangées à l'obscurité et à température ambiante, sont contrôlées chaque jour. L'évolution larvaire, suivie ainsi quotidiennement, nous a conduit à considérer comme résultat positif la mue du passage au deuxième stade larvaire et comme résultat négatif la mort de la larve.

III. RESULTATS

Les résultats obtenus correspondent donc à des durées d'élevage qui se sont soldées par l'obtention du stade larvaire deux ou la mort de la larve. Avec les sept types d'aliments différents, proposés pour certains à deux voire trois lots de larves, nous avons expérimenté 64 larves néonates. Nous avons réparti les données recueillies en deux groupes qui correspondent, l'un à la présence d'au moins un résultat positif dans l'élevage et l'autre à l'échec total au sein du lot considéré. La figure 1 représente graphiquement le résultat détaillé de notre étude avec en abscisse le nombre de jours d'élevage, en ordonnée positive l'effectif des réussites et ordonnée inverse l'effectif des échecs (donnée présente dans les deux groupes).

IV. DISCUSSION

Nous remarquons que l'origine de la ponte dont sont issues les larves ne joue pas de rôle puisque les larves provenant des pontes 1 et 2, seules larves utilisées dans les lots expérimentaux en situation d'échec, ont des consœurs présentes dans les élevages à résultats positifs.

Si nous examinons les résultats concernant les échecs de manière globale dans les deux groupes d'élevages sans tenir compte de la différence alimentaire, nous constatons qu'ils peuvent être scindés en 3 parties :

- Entre 1 et 4 jours nous notons une forte mortalité (60 % des larves mortes au cours de l'expérience). PEARSE et al. (1936) ont déjà démontré pour les larves néonates d'une espèce nord-américaine de Passalides que cette période de temps correspondait à la répartition de la mortalité suite à une non alimentation. Dans notre cas deux explications peuvent être proposées à la justification de cette mortalité : la non appétence de la nourriture offerte ou un problème de malformation ou inadaptation anatomique. Ce dernier point semble non négligeable car si nous regardons l'effectif des échecs pour cette période dans les élevages à résultats positifs, c'est-à-dire des élevages ayant une source alimentaire favorable, le taux de mortalité atteint 35 % de la population larvaire expérimentée.

- Entre 5 et 7 jours nous pouvons délimiter une deuxième période d'échec correspondant à 25 % des larves mortes. La cause de cette mortalité pourrait être expliquée par une alimentation ne couvrant pas le minimum métabolique vital mais la

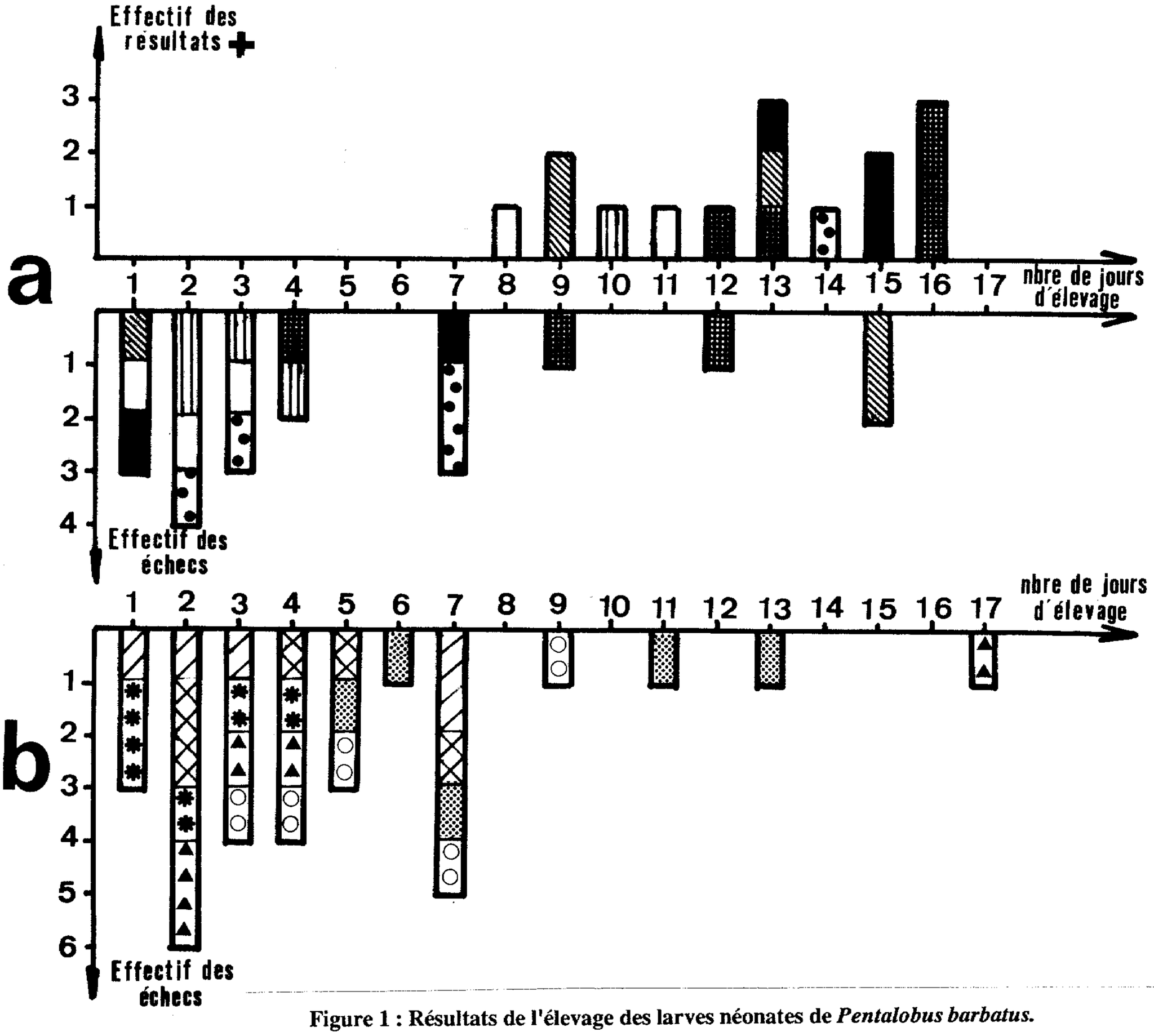


Figure 1 : Résultats de l'élevage des larves néonates de *Pentalobus barbatus*.

a) Nourriture ayant permis la réussite de l'élevage

Débris localisés autour d'une ponte de *P. Barbatus*	Larves de Ponte 1	Expérience 1a
Débris localisés autour d'une ponte de *P. Barbatus*	Larves de Ponte 2 + 3	" 1b
Débris localisés autour d'une ponte de *P. Barbatus*	Larves de Ponte 2 + 4	" 1c
Débris localisés autour d'une ponte de *P. palinii*	Larves de Ponte 2	" 2
Fèces de larve de longicorne (origine ancienne : brunes)	Larves de Ponte 2 + 3 + 4	" 7a
Fèces de larve de longicorne (origine ancienne : brunes)	Larves de Ponte 1 + 2	" 7b

b) Nourriture ayant entraîné l'échec de l'élevage

Morceau d'écorce constituant le toit de l'habitat nature	Larves de Ponte 2	Expérience 3a
Morceau d'écorce constituant le toit de l'habitat naturel	Larves de Ponte 2 +1	" 3b
Fèces récentes d'adultes *P. barbatus*	Larves de Ponte 2	" 4a
Fèces récentes d'adultes *P. barbatus*	Larves de Ponte 2	" 4b
Fèces de larves stades 2 et 3 de *P. barbatus*	Larves de Ponte 2	" 5
Fèces de larve de longicorne (origine récente : blanches)	Larves de Ponte 1 + 2	" 6

raison la plus vraisemblable doit être recherchée dans une survie momentanée due à un apport énergétique par cannibalisme. En effet 16 des 29 larves mortes entre O et 4 jours ont été dévorées.

- Après le septième jour qui semble être un cap décisif dans la conduite de l'élevage des larves néonates nous avons les 15 % restants de la mortalité totale. Cet échec, relativement faible, pourrait indiquer une alimentation incomplète avec des éléments nutritifs absents ou en quantité insuffisante. Cela pourrait être le cas de l'élevage 5 avec utilisation d'excreta de larves comme nourriture. Ces excreta larvaires sont le résultat du transit digestif d'une sciure alimentaire favorable à l'alimentation des stades larvaires ultérieurs et donc on peut supposer sans risque d'erreur qu'à cette nourriture convenable manque la partie antérieurement assimilée. Comme dans l'échelle des temps d'élevage nous sommes situés dans la période de mue pour le passage au deuxième stade larvaire, l'incertitude demeure de savoir si la mort est causée par une insuffisance en apports de substances assimilables ou à des difficultés de muer qui existent normalement en conditions naturelles.

Le fait d'avoir obtenu des résultats positifs dans la conduite des élevages larvaires, sans la présence des adultes parentaux et sans soins de l'expérimentateur à chaque larve, exclue l'existence d'un rôle direct de leur part sur les stades juvéniles. Cependant la réussite de l'élevage de certaines larves néonates des lots expérimentés, nourris avec de la sciure dans laquelle la ponte était incrustée (expérience 1a, 1b, 1c), peut confirmer un rôle indirect par l'intermédiaire de la préparation d'un aliment particulier compacté ensuite autour de la ponte. La localisation des œufs implique qu'après la rupture du chorion les larves néonates doivent manipuler ces débris pulvérulents pour accéder à l'espace libre offert par la galerie. Cette opération peut favoriser ou provoquer l'ingestion de petites particules.

Mais des résultats favorables observés dans d'autres lots larvaires alimentés différemment permettent de contester l'existence de ce rôle indirect des adultes. L'expérience 2, où le substrat alimentaire est constitué de débris trouvés autour d'une ponte de *Pentalobus palinii*, prouve la non spécificité des adultes dont les larves néonates seraient alimentairement dépendantes. D'autre part, dans les expériences 7a et 7b, l'utilisation bénéfique d'un substrat alimentaire constitué par la sciure compactée, de couleur brune, prélevée dans un cheminement cortical ancien d'une larve de longicorne localisé dans un tronc inoccupé par les Passalides, apporte la preuve que chez notre espèce les adultes parentaux n'assurent pas de soins indirects comme par exemple la production de sécrétions mélangées au bois nutritionnel des larves ou une prédigestion de ce bois. Les enseignements apportés par les expériences 4a et 4b vont dans le même sens. Ces expériences ont permis de tester une alimentation larvaire correspondant à des fèces récentes provenant d'adultes de *Pentalobus barbatus* maintenus au laboratoire en élevages séparés selon le sexe et avec un support nutritif prélevé dans leur micro-habitat d'origine. Sur les 8 larves soumises à ce régime alimentaire, 7 sont mortes en moins de quatre jours et une seule a survécu 17 jours, sans pour autant muer, ce que normalement elle aurait dû faire compte tenu de la durée maximale du stade 1 qui dans nos élevages n'a pas dépassé 16 jours. PEARSE et ses collaborateurs (1936) ont montré que pour leur espèce une alimentation extraite de l'intestin moyen des adultes, bien que appétente et mangée par les larves, avait un effet rapidement néfaste. Dans le cas de notre expérience la matière alimentaire a effectué un transit digestif complet et son utilisation a eu lieu 2 ou 3 jours après la défécation. Exception faite d'une larve, nous notons une survie brève quelle que soit l'origine des fèces au point de vue sexe des adultes producteurs. L'hypothèse d'un enrichissement nutritif de ces fèces après une fermentation dans les cæca, suscitée par la structure de l'intestin postérieur des adultes, n'est donc pas confirmée ici. Toutefois certains auteurs (ODUM 1971, LESEL et al. 1988) ont signalé le rôle dans la digestion des matériaux cellulosiques d'un "rumen externe" créé par les adultes qui associent leurs excréments à des fragments de bois, l'ensemble servant de milieu de développement à des micro-organismes. Donc, par l'utilisation presque immédiate des fèces, nous avons obvié ou réduit l'activité de ces micro-organismes et peut-être qu'une conservation dans des conditions de température et d'hygrométrie semblables à celles du biotope pendant 2 ou 3

semaines avant de les donner en nourriture aurait diminué la mortalité précoce et conduit certaines larves au deuxième stade larvaire. Les résultats de l'expérience 6 utilisant une sciure de longicorne de même provenance que celle de l'expérience 7, mais de couleur différente (cette dernière blanche indique une origine récente), apportent des précisions complémentaires sur la provenance probable des micro-organismes. Dans cet élevage la mortalité est répartie du troisième au neuvième jour et semble assez comparable à celle qui a été observée pour la nutrition avec les fèces de larves mais avec un léger décalage vers une moindre durée de survie. Les mêmes commentaires sur le rôle insuffisamment nutritif de cet aliment peut être repris. La différence de réussite selon la couleur de la "sciure excreta" de larve de longicorne doit être recherchée dans la différence du temps d'exposition aux paramètres biotiques du biotope. Nous savons que l'action d'organismes, pionniers de la décomposition du bois (surtout des champignons) conduisant à la formation de composés humiques ou préhumiques (MANGENOT, 1975), entraîne une modification de la coloration et dans le cas des larves de Cerambycidae leur association avec des Basidiomycètes a déjà été signalée (SOPER et OLSON 1963). On peut supposer que le complexe enzymatique de ces champignons transforme une partie du substrat qui deviendrait soit assimilable par les larves soit le support de champignons saprophytes glucophiles comme les Mucorales. C'est ainsi que nous avons isolé après ensemencement d'un milieu O.G.A. avec des excréments d'adultes de *Didimus* sp., autre genre de la faune africaine provenant de Côte d'Ivoire, un représentant très commun de ce groupe : *Rhizopus stolonifer*. Une culture en boîte de Pétri de ce champignon a été donnée comme aliment à une larve âgée d'*Erionomus platypleura* (autre représentant des Passalides africains). Cette nourriture s'est montrée très appétente, a été consommée avec avidité mais n'a pas permis la survie de la larve.

L'aliment sous forme de lambeaux compacts d'écorce subérophellodermique constituant le toit du microhabitat naturel d'un groupe de Passalides s'est avéré inapte à favoriser le développement du premier stade larvaire alors que c'est une nourriture bien tolérée par les adultes. La survie du quart des larves jusqu'au septième jour semble due au cannibalisme très marqué dans les élevages expérimentaux 3a et 3b. L'échec de ce type d'alimentation correspond à la difficulté que rencontrent les larves de Passalides, surtout celle du premier stade, vu la faiblesse de leur force mandibulaire à extraire des particules alimentaires d'un morceau de bois compact (REYES-CASTILLO et JARMAN 1981, JARMAN et REYES-CASTILLO 1985).

CONCLUSION

Les résultats de notre expérimentation nous permettent de dire que pour l'espèce *Pentalobus barbatus* :

- l'intervention directe des adultes sous la forme de soins aux œufs ou aux larves n'est pas nécessaire et n'a vraisemblablement pas lieu,
- la prise de nourriture des larves néonates est dépendante d'une forme particulaire de l'aliment. *In situ* cette structure de la nourriture résulte d'une action mécanique des adultes, mais les débris de creusement disposés autour de la ponte et futur aliment larvaire, ne sont pas le résultat d'un comportement parental. Nous avons toujours remarqué la propreté constante de la partie superficielle de l'aubier constituant le plancher des galeries et nous pensons que les imagos assurent un déblayage permanent de cette zone repoussant sur les parois fèces, fragments de bois, œufs, avec la partie antérieure de la capsule céphalique et les tibias de la première paire de pattes (zones morphologiques toujours usées chez les insectes âgés),
- les débris résultant d'une activité des adultes parentaux ne sont pas indispensables à la réussite de l'élevage du premier stade larvaire mais l'action ou la présence de micro-organismes liés à la dégradation naturelle du bois semblent l'être.

Pour terminer nous dirons que si les relations parentales sont assimilées à un comportement social, *Pentalobus barbatus*, d'après ce que nous venons de mettre en évidence, ne serait pas une espèce subsociale. Cependant nous éviterons de conclure dans

ce sens car, comme GRASSET (1952) et LE MASNE (1985) l'ont précisé, la famille et la société sont deux groupes distincts non obligatoirement liés l'un à l'autre.

Remerciements

Nous tenons à remercier Mme ROQUEBERT, sous-directeur du laboratoire de cryptogamie du Museum d'Histoire Naturelle de Paris qui a eu l'aimable obligeance de déterminer la souche fongique expérimentée.

RÉFÉRENCES

ALEXANDER R.D., MOORE T.E., WOODRUFF R.E., 1963.- The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles (Insecta : Coleoptera). *Animal behaviour*, **11**, 1, 111-115.

BAKER W.V., 1968.- The gross structure and histology of the adult and larval gut of *Pentalobus barbatus* (Coleoptera : Passalidae). *Canadian Entomol.*, **100**, 10, 1080-1090.

BAKER W.V., 1971a.- Stridulation and behaviour in three species of *Pentalobus* (Coleoptera, Passalidae). *Entomologist's Mon. Mag.*, **107**, 53-55.

BAKER W.V., 1971b.- The larvae and pupae of three species of *Pentalobus*. *American Midland Naturalist*, **85**, 1, 253-260.

BUCHNER P., 1930.- Tier und Pflanze in Symbiose. Verlag Gebrüder Bornträger, Berlin. 900 p.

BURGEON L., 1936.- Les mœurs des Passalides. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **29**, 26-29.

DAJOZ R., 1980.- Ecologie des insectes forestiers. Ed. Gauthier-Villars, Paris, 489 p.

GRASSE P.P., 1952.- Le fait social : ses critères biologiques, ses limites. [*in*] *Coll. CNRS, XXXIV Structure et Physiologie des sociétés animales*. 7-17.

GRAVELY F.H., 1915.- Notes on the habits of Indian insects, myriapods and arachnids. *Rec. Indian Mus.*, **11**, 494-497.

GRAY I.E., 1946.- Observations on the life history of the horned *Passalus*. *Amer. Midl. Nat.*, **35**, 3, 728-746.

HALFFTER G. et MATTHEWS E.G., 1966.- The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Ent. Mex.*, **12-14**, 1-31.

HALFFTER G. et MATTHEWS E.G., 1971.- The natural history of dung beetles. *A supplement on associated Biot. Rev. lat. amer. Microbiol.*, **13**, 147-164.

HALFFTER G., 1982.- Evolved relations between reproductive and subsocial behaviors in Coleoptera : 164-170 [*in*] BREED M.D., MICHENER C.D. et EVANS H.E. éd., *The Biology of Social Insects*. Westview Press, Boulder, Colorado.

HANDLIRSCH A., 1929.- Biologie (Ökologie, Ethologie) der Insekten. [*in*] SCHRÖDER in *Handbuch der Entomologie*, III, Jena, 696-697.

HEYMONS R., 1929.- Über die Biologie der Passaluskäfer. *Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere.*, **16**, 74-100.

JARMAN M. et REYES-CASTILLO P., 1985.- Mandibular force of adult and larval Passalidae in Family groups. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, **12**, 13-22.

LE MASNE G., 1985.- Sociétés animales. *Encyclopaedia universalis*, **XVI**, 1058-1071.

LESEL M., LESEL R., CHARARAS C. et LARROCHE D., 1987.- Quelques caractéristiques du métabolisme de la flore bactérienne digestive de divers Passalidae xylophages. *Bull. Sci. Techn., Inst. Nat. Rech. Agr.*, **22**, 7, 102-106.

MANGENOT F., 1975.- Propos liminaires sur l'humification. *Rapport 1er Colloque Intern. Biodégradation et Humification*, Nancy, 1-14.

MASON W.H. et ODUM E.P., 1969.- The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides by detritus-feeding animals. Radioecology. *Proc. Second National Symposium on Radioecology*. 721-724.

MULLEN V.T. et HUNTER P.E., 1973.- Social behavior in confined populations of the horned *passalus* beetle (Coleoptera : Passalidae). *J. Georgia Ent. Soc.*, **8**, 2: 115-123.

ODUM E.P., 1971.- Fundamentals of Ecology. 3trd Edition, W.B. Saunders and Co., XIV, 574 p.

OHAUS F., 1899.- Bericht über eine entomologische Reise nach Centralbrazilien. *Entomol. Ztschr. Stettin.* **60**, 204-245, **61**, 149-161, 193-274.

OHAUS F., 1909.- Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Entomol. Ztschr. Stettin*, **70**, 1-139.

PAULIAN R., 1943.- Les Coléoptères : Formes, mœurs, rôle. Payot Ed., Paris.

PAULIAN R., 1965.- Ordre des Coléoptères. Partie systématique, [*in*] GRASSE P.P., *Traité de Zoologie*, vol. 9, Masson et Cie Ed., Paris, 1010-1011.

PEARSE A.S., PATTERSON M.T., RANKIN J.S. et WHARTON G.H., 1936.- The ecology of *Passalus cornutus* Fabricius, a beetle which lives in rotting logs. *Ecol. Monogr.*, **6**, 4, 455-490.

REYES-CASTILLO P. et JARMAN M., 1981.- Estudio comparativo de la fuerza ejercida por las mandibulas de larva y adulto de Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia). *Fol. Ent. Mex.*, **48**, 97-99.

REYES-CASTILLO P. et HALFFTER G., 1983.- La structure sociale chez les Passalidae (Col.). *Bull. Soc. ent. France*, **88**, 7-8, 619-635.

REYES-CASTILLO P. et HALFFTER G., 1984.- La estructura social de Los Passlidae (Coleoptera : Lamellicornia). *Fol. Ent. Mex.*, **61**, 49-72.

SCHUSTER J.C. et SCHUSTER L.B., 1985.- Social behavior in Passalid beetles (Coleoptera : Passalidae) : Cooperative brood Care. *Florida Entomologist*, **68**, 2, 266-272.

SOPER R.S. et OLSON R.E., 1963.- Survey of biota associated with *Monochamus* in Maine. *Canadian Entomologist*, **95**, 83-95.

VALENZUELA-GONZALEZ J. et CASTILLO M.L., 1983.- Contribution à l'étude du comportement chez les Pasalidae (Col.). *Bull. Soc. ent. France*, **88**, 7-8, 607-618.

VALENZUELA-GONZALEZ J., 1986.- Life cycle of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in southern Mexico. *Fol. Ent. Mex.*, **68**, 41-51.

WILSON E.O., 1971.- The insect societies. Harvard University Press Ed., 548 p.

WHEELER W.M., 1925.- A study of some social beetles in British Guiana and of their relations to the ant-plant *Tachigalia*. *Zoologica*, **3**, 3, 35-126.

WHEELER W.M., 1928.- The social insects, their origin and evolution. New-York, XVIII, 378 p.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 9-20 (1990)

L'ORGANISATION SOCIALE CHEZ DES TERMITES CHAMPIGNONNISTES DU GENRE MACROTERMES

Reinhard Leuthold

Institut de Zoologie, Division de Physiologie Animale, Université de Berne, Erlachstrasse 9a, 3012 Berne, Suisse

Résumé: Nous avons observé le polyéthisme en fonction des castes et de l'âge dans l'organisation sociale de M.subhyalinus et de M.bellicosus. Le polyéthisme temporel est similaire chez les deux espèces. Les jeunes ouvriers (<30 j) mangent la nourriture récoltée, construisent et soignent la meule à champignons, mangent les mycotêtes et soignent le couvain. Les ouvriers âgés (>30 j) récoltent, maçonnent, mangent la vieille meule et nourrissent les soldats. Il y a une différence dans la répartition des tâches entre les deux castes morphologiques d'ouvriers. Chez M.subhyalinus ce sont pour la plupart (env. 90%) les grands ouvriers qui récoltent et construisent le nid. Chez M.bellicosus ce sont les deux castes qui récoltent selon un schéma défini, où l'exploration, la construction des galeries et les placages de récolte sont faits par les petits ouvriers et la nourriture est prélevée seulement par les grands ouvriers mais transportée par les deux. Le nid est construit seulement par les petits ouvriers. Le polyéthisme chez M.bellicosus est donc mieux défini.
Mots clés: Termite, Isoptera, Macrotermes, polyéthisme, consommation de nourriture

Summary: Caste and age polyethism was observed in social organisation and food processing in two species of the fungus-growing Macrotermes, M.subhyalinus and M.bellicosus. A similar principle of age polyethism was found in both species: the young workers (<30 d) eat the food which is collected, construct and tend the fungus comb, eat the fungal nodules and nurse the offspring; the old workers (>30 d) are the foragers and earth constructors, eat the old fungus comb and feed the soldiers. The two species differ in the allocation of various tasks to the two polymorphic worker castes. In M.subhyalinus foraging and nest construction is mainly (approx. 90%) done by the major workers. In M.bellicosus foraging is strictly divided between the two castes, exploration, gallery building and coating the food being assigned to the minor workers; food is broken up only by major workers and is carried by both. The nest is constructed exclusively by the minor workers. Polyethism in M.bellicosus is more distinct.

Key words: Termite, Isoptera, Macrotermes, polyethism, food processing

INTRODUCTION

Les Macrotermes sont parmi les termites les plus évolués et font partie du groupe des termites champignonnistes. Leurs nids sont parfois des chef-d'oeuvres d'architecture animale, des témoins d'une organisation sociale éclatante. Pourtant même parmi ces champignonnistes (sous-famille Macrotermitinae) il existe une hierarchie quant au niveau d'organisation des structures du nid.

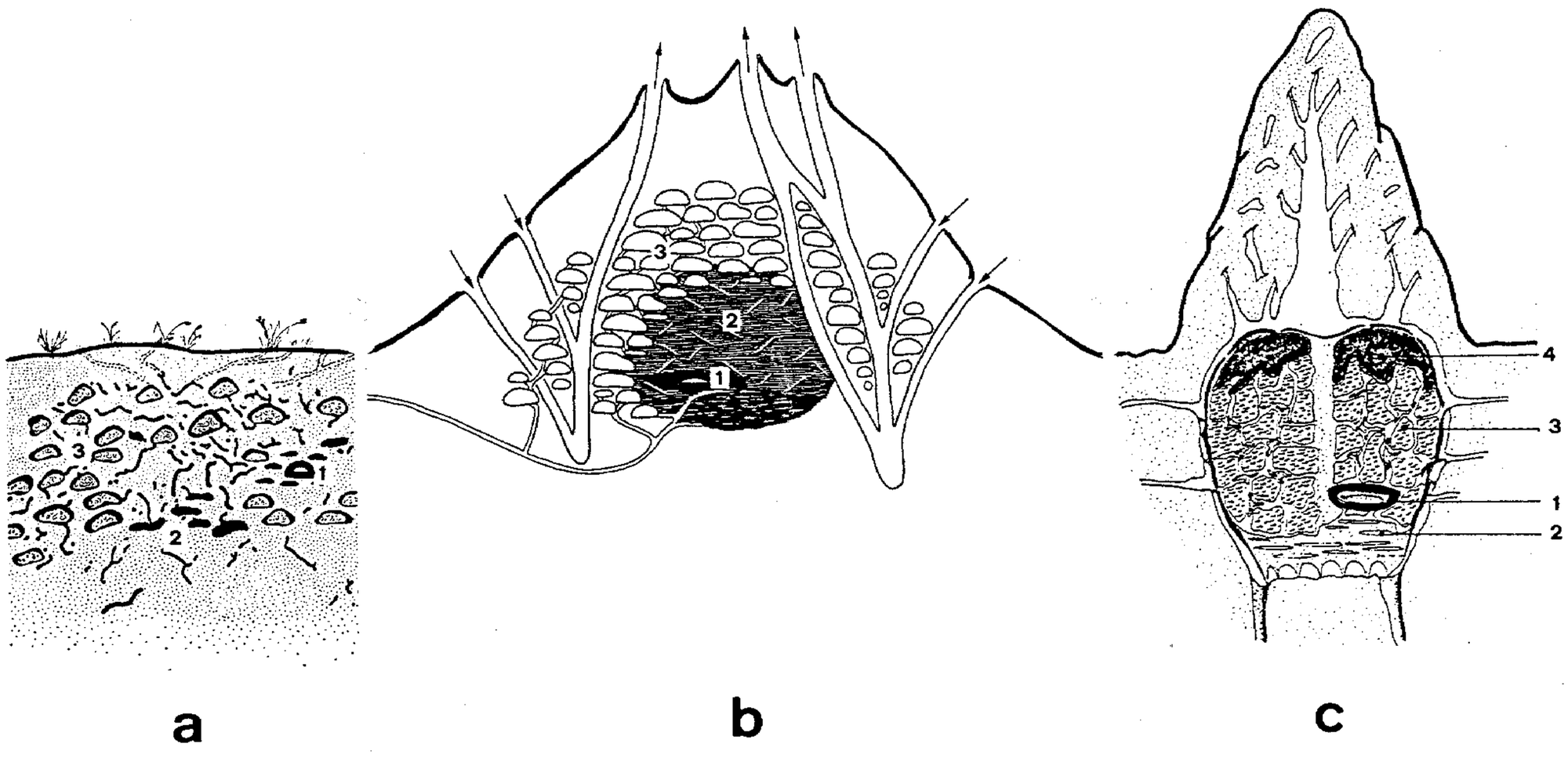


Figure 1: Trois niveaux d'organisation d'architecture dans trois espèces de Macrotermitinae

a: Nid dispersé hypogé (type Ancistrotermes)
b: Nid épigé déterminé, peu concentré (Macrotermes subhyalinus, Kenya, d'après Darlington, 1984)
c: Nid épigé concentré (Macrotermes bellicosus, d'après Collins, 1979)

1: cellule royale
2: habitacle
3: meules à champignons
4: amas de sciure

Ceci est représenté par les trois exemples suivants dans la figure 1: **des nids dispersés** comme nous les trouvons chez les Microtermes et Ancistrotermes, des nids **à architecture définie mais peu concentrés**, comme construisent les M.subhyalinus et les nids de forme strictement définie, **concentrés**, comme ils se présentent chez M.bellicosus

Nous avons choisi les deux dernières espèces comme modèles pour faire une comparaison de l'organisation sociale. D'abord quelques remarques sur la biologie de Macrotermes. La colonie de Macrotermes est caractérisée par un système de caste élaboré et strictement défini qui comprend le couple royale, des petits et des grands ouvriers et des petits et des grands soldats. Des reproducteurs ailés ne se développent que pendant une certaine saison dans les colonies adultes. Le développement des castes est rigide, nullement flexible et correspond à l'organisation rigide au niveau du comportement et de l'architecture qui présente un vif contraste avec la flexibilité de la détermination des castes et des structures dans un nid peu défini chez les termites primitifs. Chez Macrotermes les grands ouvriers sont des males, les petits ouvriers ainsi que tous les soldats sont des femelles (détermination sexuelle). La détermination vers la lignée reproductive ou la lignée neutre se décide dès le premier stade larvaire (L1) et celle entre les petits ouvriers et les soldats parmi les neutres femelles se décide strictement au stade larvaire L3.

Les deux espèces de Macrotermes comparées ici occupent des biotopes légèrement différents. M.subhyalinus (nous incluons sous ce nom l'espèce très près M.michaelseni qui fait parti du meme type quant aux aspects discutés dans cet exposé. L'identifaction de ces deux espèces n'a pas encore été résolue d'une facon satifaisante) habite les savannes arides de l'Afrique orientale. Il est fourrageur de litière herbacée. Les colonies de cette espèce occupent des territoires dans un rayon d'environ 50 m, parcourru par un réseau de galeries souterraines (Darlington, 1982). La nuit, ce réseau s'ouvre en surface par des trous par où les termites sortent pour récolter à l'air libre.

Les M.bellicosus observés en Côte d'Ivoire ont des territoires dans des savannes arbustives, des forets de savanne et des plantations (Lepage, 1984). La stratégie de récolte consiste en un réseau de tunnels souterrains avec des trous d'inspection à la surface. La nourriture constituée de bois mort, feuilles mortes et litière est localisée par contact direct avec les galeries (Lys et Leuthold [a] en préparation). Avant d'etre fractionnée et emportée par les termites la nourriture est complètement couverte par une enveloppe de terre. Toute activité se passe en dessous de la surface.

Ces deux types de Macrotermes sont les plus importants décomposeurs de la matière organique dans les territoires qu'ils occupent. La nourriture est apportée à l'intérieur du nid par un immense réseau de transport, 6'000 m de galeries dans le cas de M.subhyalinus (Darlington, 1982) et 7'000 m dans le cas de M.bellicosus (Lys et Leuthold [a] en préparation). Chez M.subhyalinus on a mesuré une densité de termitières de 4 par hectare (à Bissel au Kenya) (Collins, 1982; Lepage, 1981); chez M.bellicosus on a trouvé 33 termitières par hectare dans des

plantations de cocotiers en Côte d'Ivoire (Gerber, 1986). La consommation annuelle d'herbe sèche par hectare chez M.subhyalinus est de 1'500 kg (Lepage, 1979) et chez M.bellicosus de 4'800 kg de matériel mort (poids sec) produit par les cocotiers (Gerber, 1986).

Ce résumé de notre expérience sur le polyéthisme chez les deux espèces intègre aussi quelques nouveautés préliminaires non encore publiées.

DONNÉES FONDAMENTALES DU POLYÉTHISME CHEZ MACROTERMES SUBHYALINUS

Pour étudier le polyéthisme nous avons d'abord suivi le trajet de la nourriture à travers la colonie tout en nous posant la question "qui fait quoi?" (récolte des particles de foin, distribution de la nourriture parmi les castes indépendantes, culture de la meule à champignons, élimination des déchets). Nous avons obtenu nos premières informations par l'observation directe de jeunes nids d'élevage en laboratoire. Les données ont été vérifiées plus tard dans de grandes colonies sur le terrain par des analyses spécifiques à l'intérieur ainsi qu'à l'extérieur de la termitière. Des nids artificiels transparents (en verre acrylique, 17 x 27 cm) ont été utilisés pour les observations directes. De jeunes ouvriers récemment mués ont été marqués avec des taches de peinture tous les 5 jours afin d'obtenir des populations d'individus d'âge connu. Dans cette espèce nous n'avons examiné que les grands ouvriers parce qu'ils effectuent qualitativement tous les éléments de comportement déterminés par nos observations.

Nous avons pu déterminer que la **durée de vie** moyenne du stade ouvrier est de 56 jours, la durée maximale étant d'environ 90 jours (Badertscher et al., 1983). Les jeunes ouvriers ne sortent pas du nid avant le 20ème jour et c'est la population âgée de plus de 30 jours qui remplit à 97% les tâches extérieures. Il paraît donc justifié de classer les ouvriers en **deux groupes polyéthiques principaux** que nous appelons les jeunes et les âgés, le point de séparation étant 30 jours d'âge. Les **fourrageurs** sont donc les ouvriers âgés. Ils ramassent les particules de nourriture et les apportent au nid, n'en mangeant rien ou très peu. La nourriture brute est mangée à l'intérieur du nid par les jeunes et passe rapidement par l'intestin sans être détectablement digérée. **Ces ouvriers sont les constructeurs de la meule à champignons** au moyen de leurs fèces que nous appelons "fèces primaires", des boulettes aussi connues sous le nom de "mylosphères" (Grassé, 1978). Deux jours après la construction de la meule des nodules blancs, aussi nommés "mycotêtes", commencent à pousser sur ce substrat (Badertscher, 1983). Ces nodules, qui mesurent jusqu'à 1,5 mm de diamètre, représentent une source de protéine contenant de l'azote d'une concentration de 10 à

15 fois plus forte que celle de la nourriture brute.

Les **jeunes ouvriers mangent ces nodules.** Les mêmes individus sont aussi les **nourrices** du couvain. La nourriture donnée aux larves est liquide, probablement de la salive (Noirot, 1952) mélangée à l'amas régurgité qui consiste surtout en éléments des nodules. Nous avons donc trouvé que les **glandes labiales** (salivaires) ont une morphologie et une physiologie qui varient en fonction de l'âge des ouvriers. Les mensurations du volume des glandes (intégration de tous les acini) et de l'activité physiologique représentée par la phosphatase acide montrent un maximum chez les ouvriers jeunes, c'est-à-dire pendant leur fonction de nourrice (Steiner, 1984) (Fig. 2).

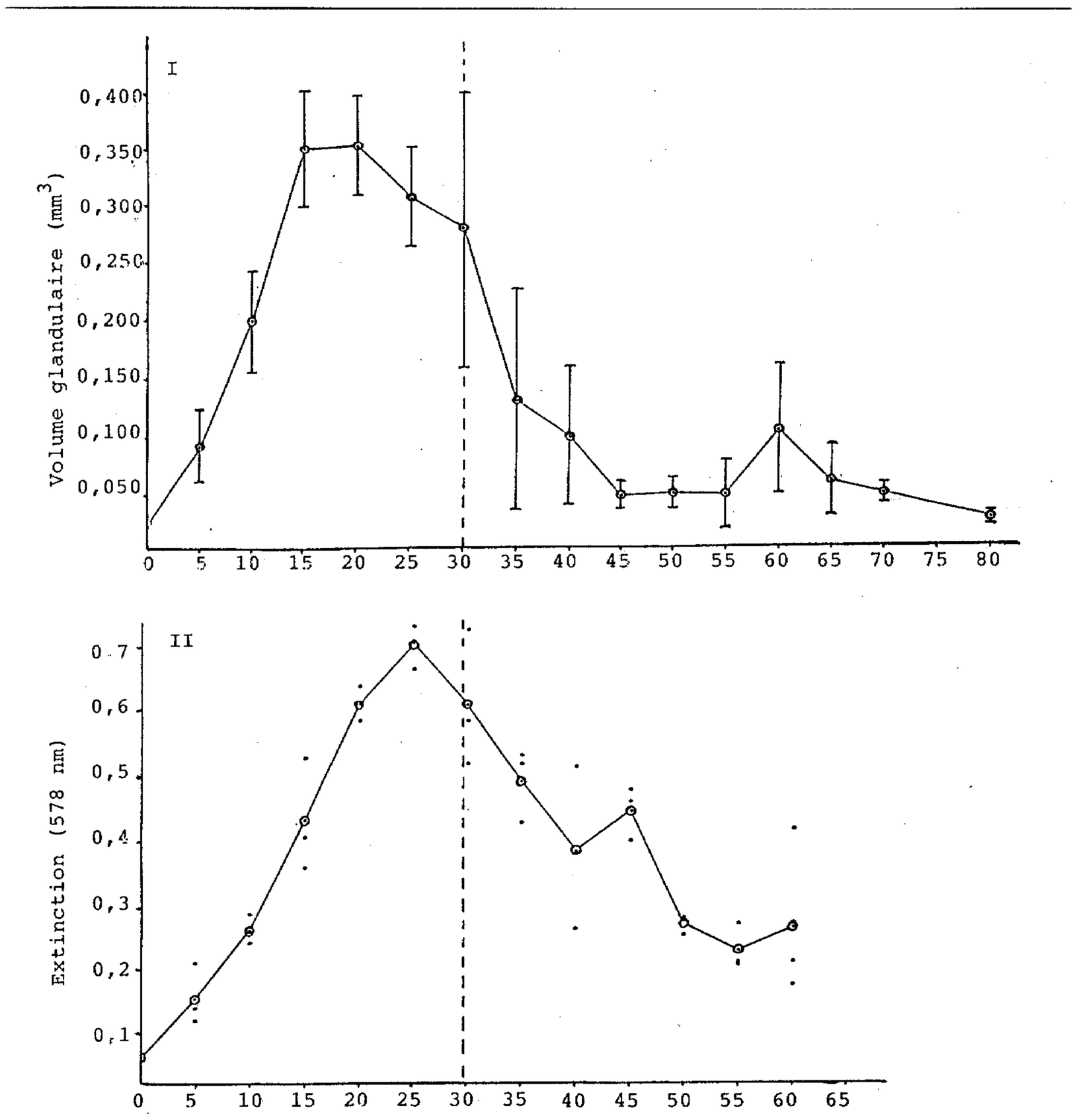


Figure 2: I: Volume de la glande labiale de grands ouvriers (M. subhyalinus) de différents âges

II: Phosphatase acide de glandes labiales de grands ouvriers (M. subhyalinus) de différents âges (mensurations relatives)

(après H. Steiner, 1984, modifié)

Ceci indique que la glande labiale joue un rôle dans la nutrition larvaire, bien qu'une preuve directe ne soit pas encore donnée (Billen et al., 1989). La **nourriture des ouvriers âgés est la vielle meule à champignon** qui est mangée environ 35 jours après sa construction. Après ce temps le champignon a enlevé de l'azote, a changé le complexe cellulose-lignine de brun en jaune et l'a rendu plus soluble dans des solutions acidifères (résultats non publiés). Les mêmes ouvriers **nourrissent les soldats** avec des morceaux de la vielle meule. Les fèces des ouvriers âgés sont les vraies **fèces définitives**, sales et de mauvaise odeur, déposées loin du nid. Ce même groupe d'âge a aussi été observé en train de **manger des cadavres**, ce qui pourrait représenter un complément d'azote par recyclage (voir Fig. 3).

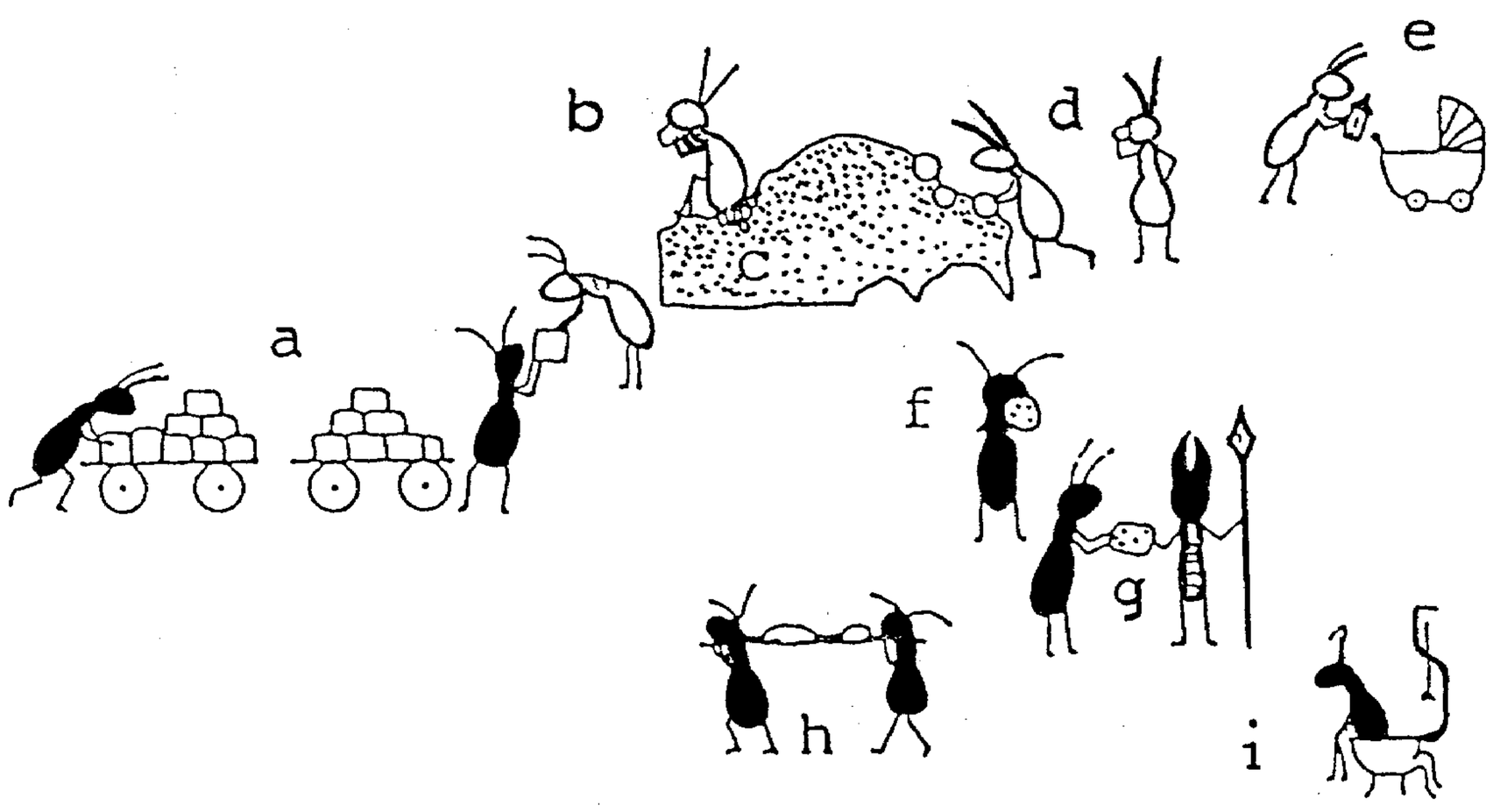


Figure 3: Résumé du polyéthisme lié à l'âge

En blanc: ouvriers jeunes de moins de 30 jours. En noir: ouvriers âgés de plus de 30 jours.

a: Récolte de nourriture
b: Consommation de nourriture brute
c: Rejet de fèces primaires après un court séjour dans le tube digestif et construction des meules à champignons
d: Consommation des nodules de champignons riches en protéines
e: Alimentation des larves
f: Consommation des meules à champignons usées
g: Alimentation des soldats avec des fragments de meule à champignon
h: Consommation de cadavres
i: Production de fèces définitives

On peut donc distinguer deux lignées principales, l'une qui s'occupe de la production de biomasse (jeunes ouvriers), et l'autre qui utilise les ressources énergétiques pour des activités diverses (ouvriers âgés). Les observations et analyses faites au laboratoire ont été confirmées par l'examen de termites collectés dans la nature mais en des endroits bien définis: lieux de récolte, chambres à meules, région du couvain, cellule royale, chantiers de construction spontanée. Les captures à l'intérieur du nid sont réalisées par des boîtes-pièges, mises en place après ouverture du nid mais dont la fermeture est déclanchée de l'extérieur après que les termites ont réparé le nid (Gerber et al., 1988). On peut alors analyser le contenu intestinal et le volume des glandes labiales des ouvriers travaillant dans ces différents endroits. On retrouve les deux groupes observés dans les élevages: dans l'un, les glandes sont bien développées et le tube digestif contient l'aliment brut et des conidies (ouvriers jeunes); dans l'autre, les glandes sont plus petites et le tube digestif contient des débris de meule, de la terre, des grains de quartz (ouvriers âgés). Les ouvriers récoltés à l'extérieur correspondaient à ce dernier type, tandis que les ouvriers caractérisés comme jeunes provenaient surtout de l'intérieur du nid. Cette répartition est en tout point conforme à notre schéma général (Fig. 3). Dans le traitement collectif de la nourriture, la fonction du champignon symbiotique est d'une part de facilitier l'action des enzymes cellulotiques (enzymes trouvées surtout dans le tube digestif des ouvriers âgés d'après nos résultats non publiés), d'autre part d'accumuler de l'azote dans les mycotêtes. L'analyse de l'évolution des mycotêtes par une fenêtre d'observation dans une colonie adulte a mis en évidence une production considérable de celles-ci dont le contenu en azote, d'après des calculs, paraît être suffisant pour assurer au moins la moitié de la production de biomasse de termites (Leuthold et al., en préparation).

Une autre fonction des nodules a récemment été clarifiée, à savoir la réinfection de la meule avec le champignon. Bien que la plupart du tissu nodulaire soit digérée par les jeunes ouvriers, des cellules spécialisées pour la reproduction asexuelle, les conidies, résistent à la digestion, se mélangent à l'amas de la nourriture primaire pendant son passage par l'intestin, et sont finalement emballées dans les fèces primaires déposées sur la meule (Leuthold et al., en presse). Elles commencent à germer dès leur séjour dans le rectum. D'autres conidies sont détruites par la digestion dans le milieu intestinal des larves et de la reine, qui eux aussi reçoivent des fragments de nodules comme nourriture (résultats non publiés). Le tout témoigne d'une adaptation symbiotique impressionnante.

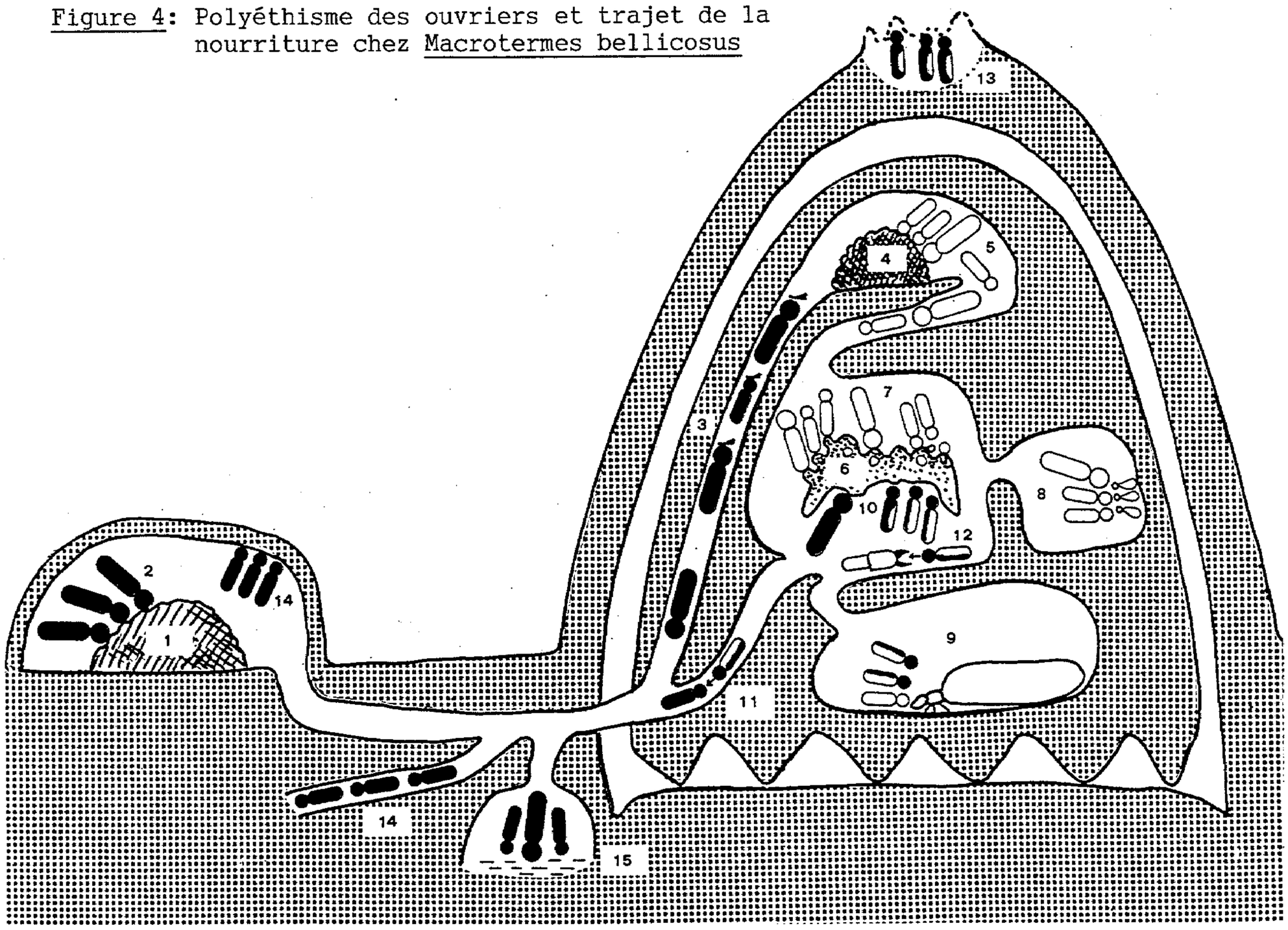
LE POLYÉTHISME PLUS ÉLABORÉ CHEZ MACROTERMES BELLICOSUS

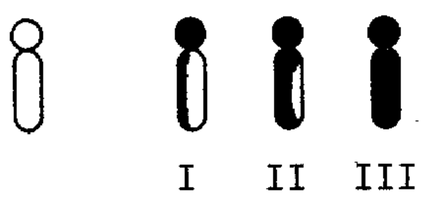
Pour finir passons à quelques nouveaux aperçus du polyéthisme dans l'espèce en Côte d'Ivoire. Avec les mêmes méthodes décrites nous avons caractérisé les ouvriers dans de différents rapports sociaux. Nous avons trouvé que la répartition du travail entre les jeunes et les vieux ouvriers est en principe la même que chez M.subhyalinus. D'après les glandes labiales il paraît qu'il existe une organisation encore plus graduée puisque nous avons trouvé la tendence de formations de sous-groupes d'âge (Ensaf, communication personnelle). D'autre part la répartition du travail entre les deux castes d'ouvriers est plus complexe et plus spécifique que chez M.subhyalinus. Tandis que dans la dernière les excursions à l'extérieur du nid sont menées à 90% par les grands ouvriers et 10% par les petits, et que les deux groupes exécutent pratiquement les mêmes travaux (Badertscher et al., 1983), nous trouvons chez M.bellicosus que pendant la phase d'exploration les sorties sont faites à 93% par les petits ouvriers. Ce sont eux qui creusent et qui construisent. Les grands ouvriers sont spécialisés pour ronger la nourriture, après qu'elle a été découverte (Lys et Leuthold [b], en préparation). Leur participation monte souvent jusqu'à 70%. Ils détachent des morceaux de nourriture solides et les portent au nid. Les petits ouvriers continuent les travaux de construction et aident à apporter des particules transférés par les grands ouvriers. Chez cette espèce ce sont uniquement les petits ouvriers qui travaillent à l'agrandissement de la termitière, tandis que chez M.subhyalinus ce sont pour la plupart des grands ouvriers qui remplissent cette tâche.

Un résumé de notre modèle actuel de polyéthisme entre les ouvriers est donné dans la figure 4. Quelques détails sont préliminaires et sont indiqués dans le texte par des points d'interrogation.

La nourriture, riche en cellulose (1), est attaquée et fragmentée par les grands ouvriers âgés (2). Elle est ensuite apportée au nid par les grands et les petits ouvriers âgés (3) et déposée (boules de "sciure") (4). Ici elle est mangée par les jeunes ouvriers grands et petits (5). La nourriture passe par l'intestin, sans être digérée, et est déposée comme fèces primaires sur la meule à champignon (6). Les mêmes ouvriers cultivent le champignon et mangent les nodules (7). Ils remplissent aussi le rôle de nourrices du couvain (8; nous pensons qu'il s'agit ici des deux castes?). L'alimentation de la reine (9) est assurée par les petits ouvriers jeunes et ceux plus âgés de classe I (?). En tout cas la nourriture royale est partiellement constituée d'éléments des nodules. La partie ancienne de la meule est la nourriture principale des ouvriers âgés (classes I-III) des deux castes (10), sauf pour les petits ouvriers les plus âgés (classe III) qui pourraient être nourris par des

Figure 4: Polyéthisme des ouvriers et trajet de la nourriture chez Macrotermes bellicosus





I II III grands ou petits ouvriers

jeunes < 30j âgés > 30j

(Pour détails supplémentaires voir texte)

congenères un peu moins âgés (11, ?). Les soldats sont nourris avec des morceaux de la vieille meule par des ouvriers âgés. Il y a quelques raisons de penser qu'il s'agit ici de petits ouvriers de la classe I ou II (12, ?). Les constructeurs de la termitière sont des petits ouvriers âgés (13) (selon quelques indications il s'agit de la classe II, ?).

Les constructeurs des galeries et des placages autour de la nourriture sont sans aucun doute les petits ouvriers les plus âgés, donc de la classe III (14). Enfin, d'après les identifications faites parmi des colonies de laboratoire, les porteurs d'eau paraissent être les ouvriers âgés des deux castes (15, ?).

Malgré le grand nombre de points d'interrogation nous avons montré que M.bellicosus a atteint une structure sociale très élevée. Les grands ouvriers sont très spécialisés pour ronger le bois. D'après les prévisions de Oster

et Wilson (1978) le pourcentage d'une caste est diminué si elle est très spécialisée. Cette hypothèse est ici vérifiée car les grands ouvriers ne représentent que 20% du total des ouvriers (Gerber et al., 1988; Lys et Leuthold, en préparation). Une telle sex-ratio anormale (observée aussi dans des colonies de laboratoire) est étonnante du point de vue de la détermination du sexe.

Malgré le degré élevé de spécialisation, M.bellicosus tolère la plus grande variation de biotope et de nourriture parmi les deux espèces discutées. Un comportement adaptif des deux castes ouvrières en fonction des différents types de nourriture sera démontré par les résultats des études en cours.

RÉFÉRENCES

BADERTSCHER S., 1983 - Zur Nahrungsverwertung in der Kolonie der pilzzüchtenden Termite, Macrotermes subhyalinus. Thèse de doctorat, Université de Berne, Suisse.

BADERTSCHER S., GERBER C. and LEUTHOLD R.H., 1983 - Polyethism in food supply and processing in the termite colonies of Macrotermes subhyalinus. Behav. Ecol. Sociobiol., 12, 115-119.

BILLEN J., JOYE J. and LEUTHOLD R.H., 1989 - Fine structure of the labial gland in Macrotermes bellicosus (Isoptera, Termitidae). Acta Zool., 70, 37-45.

COLLINS N.M., 1979 - The nest of Macrotermes bellicosus (Smeathman) from Mokwa, Nigeria. Insectes Soc., 26, 240-246.

COLLINS N.M., 1982 - The influence of termites and domestic stock on grass and litter dynamics in a Kenyan semi-arid rangeland. Final Research Report ICIPE, pp. 1-82.

DARLINGTON J.P.E.C., 1982 - The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite Macrotermes michaelseni in Kadjiado, Kenya. J. Zool. London, 198, 237-247.

DARLINGTON J.P.E.C., 1984 - Two types of mounds built by the termite Macrotermes subhyalinus in Kenya. Insect. Sci. Appl., 5, 481-492.

GERBER C., 1986 - Bedeutung der Termite Macrotermes bellicosus beim Abbau von totem pflanzlichem Material in Kokosplantagen. Thèse de doctorat, Université de Berne, Suisse.

GERBER C., BADERTSCHER S. and LEUTHOLD R.H., 1988 - Polyethism in Macrotermes bellicosus. Insectes Soc. 35, 226-240.

GRASSÉ P.P., 1978 - Sur la véritable nature et le rôle des meules à champignons construites par les termites Macrotermitinae (Isoptera, Termitidae). C. R. Acad. Sci., 287(D), 1223-1226.

LEPAGE M.G., 1979 - La récolte en strate herbacée de Macrotermes aff. subhyalinus (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride à Kajiado, Kenya. C.R. U.I.E.I.S., 145-151.

LEPAGE M.G., 1981 - L'impact des populations récoltantes de Macrotermes michaelseni dans un écosystème demi-aride (Kadjiado, Kenya). Insectes Soc., 28, 297-308.

LEPAGE M.G., 1984 - Distribution, density and evolution of Macrotermes bellicosus nests (Isoptera, Macrotermitinae) in the north-east of Ivory Coast. J. Animal Ecol., 63, 107-117.

LEUTHOLD R.H., BADERTSCHER S. and IMBODEN H. - The inoculation of newly formed fungus comb with Termitomyces in Macrotermes colonies (Isoptera, Macrotermitidae). Insectes Soc. En presse.

LEUTHOLD R.H., BADERTSCHER S. and GERBER C. - The nutritional role of the fungus grown by Macrotermes colonies. En préparation.

LYS J.-A. and LEUTHOLD R.H. [a] - Morphology of the gallery system around the nest and development of such a system in an experimental situation in the termite Macrotermes bellicosus (Smeathman). En préparation.

LYS J.-A. and LEUTHOLD R.H. [b] - Task-specific distribution of the two worker castes in extranidal activities in Macrotermes bellicosus: Observation of behaviour during food acquisition. En préparation.

NOIROT C., 1952 - Les soins et l'alimentation des jeunes chez les termites. Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale, 14, 405-414.

OSTER G.F. and WILSON E.O., 1978 - Caste and Ecology in the Social Insects, p. 352, Princeton University Press, Princeton, USA.

STEINER H., 1984 - Untersuchungen zur altersabhängigen Veränderung der Speicheldrüsen bei Macrotermes. Thèse de licence, Université de Berne, Suisse.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 219-226 (1990)

RESPIRATION D'UNE SOCIETE DE *LEPTOTHORAX UNIFASCIATUS* (LATR.) ELEVEE EN LABORATOIRE.

Patrick MARTIN

(Aspirant au Fonds National belge de la Recherche Scientifique)
Université Libre de Bruxelles, Laboratoire de Zoologie Systématique et d'Ecologie animale, c.p. 160, 50, avenure F. D. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique.

Résumé : La respiration de *Leptothorax unifasciatus* a été étudiée sur des sociétés maintenues en élevage depuis plusieurs années. Les mesures ont été réalisées, pour une gamme de températures, sur une société entière, tous les mois pendant plus d'un an et au cours de cycles de 24 heures. Les résultats ne permettent pas de mettre en évidence un cycle respiratoire nycthéméral mais ils révèlent, par contre, l'existence d'un cycle respiratoire annuel de la société. Ce cycle, associé à des Q_{10} élevés dans les températures les plus basses, reflète l'acclimatation de *Leptothorax unifasciatus* aux saisons froides de la Belgique.

Mots-clés : *Respiration, Leptothorax unifasciatus, cycle nycthéméral, acclimatation.*

Summary : **Respiration of societies of *Leptothorax unifasciatus* (Latr.) reared in laboratory.**

Laboratory societies of *Leptothorax unifasciatus* reared for some years were used for respirometry studies. Respiratory rates were determined at six different temperatures on a whole society, each month during a period of more than a year. Some 24 hours cycles were also carried out. It was not possible to observe a circadian rhythm of respiration in a whole society at constant temperature. Although, respiratory rates exhibit a dramatic annual cycle. This cycle, associated with high Q_{10} in lowest temperature intervals, is regarded as an acclimatory response of *Leptothorax unifasciatus* to the cold seasons of Belgium.

Key-words : *Respiration, Leptothorax unifasciatus, circadian rhythm, annual cycle, acclimatization.*

INTRODUCTION

L'étude du bilan énergétique de sociétés de Fourmis, entamée depuis une vingtaine d'années seulement, a montré le rôle prépondérant de ces animaux dans le flux énergétique d'un écosystème (GOLLEY & GENTRY, 1964; PETAL, 1967, 1972; JENSEN, 1978; MACKAY, 1985). Cette particularité semble résulter d'une grande dépense énergétique dans le métabolisme de la société (PETAL, 1978). L'étude

de la respiration prend donc une grande importance dans un bilan énergétique. Dans le cas présent, ce travail fait partie d'une étude plus générale qui consiste à établir le bilan énergétique de *Leptothorax unifasciatus.*

De tous les postes d'un bilan énergétique, la respiration en constitue le plus délicat et le plus difficile à établir (WIGHTMAN, 1981). Ceci est dû au fait qu'un grand nombre de facteurs affectent la respiration dont certains agissent souvent d'une manière imprévisible et sont très difficile à évaluer (NIELSEN *et al.*, 1985a). En ce qui concerne les Fourmis, la difficulté est encore accrue par leur nature sociale. Or, si on commence aujourd'hui à posséder bon nombre d'informations sur la respiration individuelle ou de groupes d'ouvrières (NIELSEN, 1986; PEAKIN & JOSENS, 1978), de sexués (NIELSEN *et al.*, 1985a, 1985b; BOOMSMA & ISAAKS, 1985), et même de larves (PEAKIN *et al.*, 1985), nous ne savons toujours rien sur la respiration d'une société entière. De plus, il n'a jamais été tenu compte de l'existence éventuelle d'un cycle respiratoire nycthéméral ou annuel. Or, ceci s'avère primordial si on veut étendre les résultats respirométriques obtenus à la respiration annuelle d'une société.

MATERIEL ET METHODES

Etant donné que les sociétés naturelles gardent longtemps les séquelles de leur prélèvement sur le terrain (MARTIN, 1988), la respiration a été étudiée sur des sociétés élevées en laboratoire depuis plus d'un an *(ibid.)*. Les mesures ont été réalisées avec un respiromètre différentiel GILSON à pression constante (GILSON, 1963) qui atteint une précision de 1 µl/h.

Afin de tenir compte d'un éventuel cycle respiratoire nycthéméral et annuel, la respiration d'une société entière de *Leptothorax unifasciatus* a été étudiée, d'une part, par des mesures respirométriques à 20° C au cours de cycles de 24 heures (4 mesures réparties dans la saison d'activité), et d'autre part, par des mesures chaque mois, de 5 à 30° C, par palliers de 5° C, pendant la période d'activité et seulement de 5 à 15° C pendant la période d'hibernation afin d'éviter une trop grande perturbation en exposant la société hivernale à des températures trop élevées.

Entre chaque changement de température, une période d'acclimatation de 30 à 60 minutes est respectée. Le CO_2 est fixé par une solution de KOH à 5 %, ce qui maintient une humidité relative d'environ 90 % (PETRUSEWICZ & MACFADYEN, 1970). Après mesure, les individus sont dénombrés, pesés et replacés dans leur nid d'origine. Les résultats sont exprimés aux conditions S.T.P. (UMBREIT, 1957) et par mg de poids *frais.*

La respiration d'un nid entier a nécessité l'adaptation d'un nid en verre de PLATEAUX (1970) au respiromètre. La figure 1 représente ce nid (16 ml de volume) prêt à être monté sur l'appareil. Le verre frité empêche les fourmis de se noyer dans le KOH ou de s'échapper dans le tubulure de l'appareil, tout en autorisant les échanges gazeux. En dehors des périodes de mesures, le tube contenant la solution de KOH est remplacé par un tube rempli d'eau servant d'humidificateur, le bouchon est retiré et le nid est placé dans une enceinte d'élevage (MARTIN, 1988).

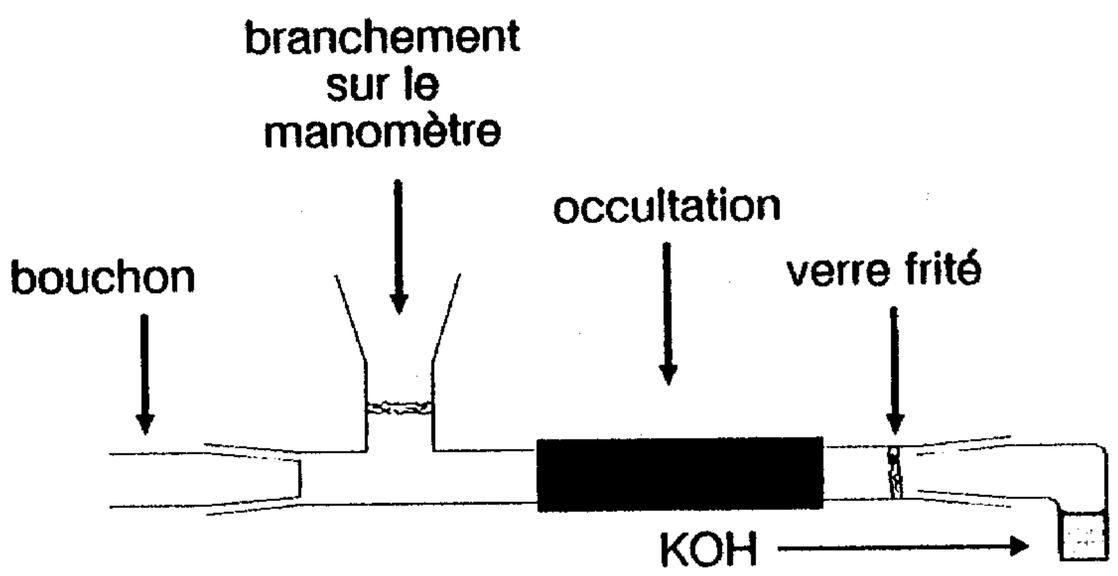


***Fig. 1**: Nid en verre adapté de PLATEAUX (1970) pour les mesures respirométriques.*

***Fig. 1**: Glass nest adapted from PLATEAUX (1970) for respirometry measures.*

RESULTATS

Cycles de 24 heures

Les résultats obtenus pour les cycles de 24 h. ne permettent pas de mettre en évidence un cycle respiratoire nycthéméral (fig. 2). Ceci va dans le sens des observations de CHAUVIN (1944) sur *Leptothorax tuberum* var. *corticalis* et de DE BRUYN et KRUK-DE BRUIN (1972) sur *Formica polyctena*, qui montrent l'absence d'un rythme nycthéméral d'activité chez ces espèces. Néanmoins, l'évolution des taux respirométriques indique que, dans certains cas (en l'occurence en septembre et octobre), les résultats en début de mesure peuvent être biaisés. Les raisons ne sont malheureusement pas toujours claires mais dans le cas d'octobre, le biais résulte vraisemblablement du stress causé lors de l'installation du nid sur le respiromètre à la société quasiment en état d'hibernation.

Respiration d'une société au cours d'un cycle annuel

La respiration d'une société tout au long de l'année montre une évolution saisonnière des taux respirométriques pour les six températures étudiées (fig. 3). Par-delà des variations locales, un schéma général est observable : pour une même température, la respiration est maximale à la reprise vernale de l'activité biologique, diminue régulièrement au cours du temps, atteint un minimum peu après l'entrée en hibernation et augmente à nouveau dès novembre pour redevenir

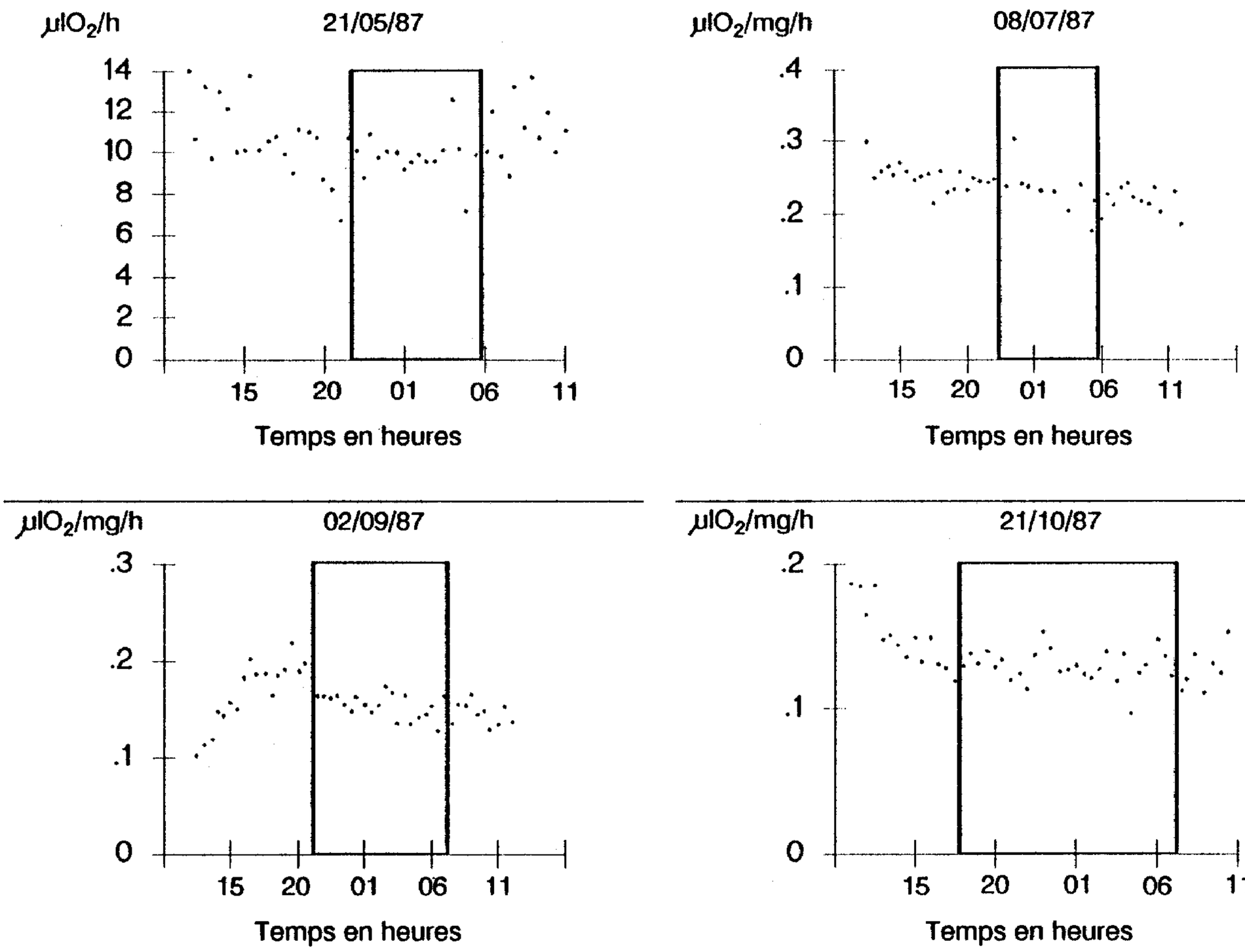


Fig. 2 : Respiration à 20° C d'une société de Leptothorax unifasciatus ***au cours de cycles de 24 h., répartis tout au long d'un cycle annuel. Toutes les observations portent sur la même société excepté en mai. La respiration est exprimée en µl O_2/mg poids frais/h. sauf en mai où les valeurs sont données en µl O_2/h pour la société entière. Les zones encadrées correspondent à la nuit.***

Fig. 2 : Respiration at 20° C of a Leptothorax unifasciatus ***society for 24 h. cycles spread over an annual cycle. The observations are carried out on the same society except in May. Values are given in µl O_2/mg dw/h. except in May where they are given in µl O_2/h for the whole society. The framed areas correspond to the night.***

maximale au début du printemps.

Les coefficients Q_{10} ont été établis pour la gamme de températures étudiées. Ceux-ci expriment le rapport entre deux réactions se passant à des températures qui diffèrent de 10° C (MALDAGUE *et al.*, 1967). Pour la plupart des réactions chimiques, le Q10 se situe généralement entre 2 et 3 (HARDY, 1979) et il reflète l'adaptation des poikilothermes à différentes conditions climatiques (NIELSEN, 1986).

Les Q_{10} que nous avons obtenus sont les plus élevés pour les températures les plus basses (5 - 15° C), soit 4,7, et les plus faibles pour les températures les plus élevées (20 - 30° C), soit 2,0 (3,3 pour l'intervalle 10 - 20° C et 2,7 pour 15 - 25° C). Ceci indique que la société est capable de manifester une grande sensibilité à toute élévation de température dans les gammes les plus basses, qui va en diminuant au

Fig. 3 : *Evolution des taux respiratoires d'une société de* Leptothorax unifasciatus *au cours de cycles annuels. Les zones obscurcies représentent les périodes d'hibernation.*

Fig. 3 : *Evolution of respiratory rates of a* Leptothorax unifasciatus *society in the course of annual cycles. The darked areas correspond to periodes of hibernation.*

fur et à mesure que les températures augmentent.

CONCLUSION

Leptothorax unifasciatus est une espèce typiquement médioeuropéenne xérophile et semble être en Belgique à la limite nord de son extension géographique (GASPAR, 1971a, 1971b). Plusieurs éléments indiquent que les populations belges de cette espèce sont adaptées au climat plus froid de ces régions :

- les sociétés ne développent pratiquement pas de couvain rapide (MARTIN, 1988), contrairement aux populations vivant dans le sud de la France (PLATEAUX, comm. pers.);

- les Q_{10} indiquent une grande sensibilité des sociétés à toute modification thermique dans les températures comprises entre 5 et 15° C;

- l'existence d'un cycle annuel respiratoire permet aux sociétés de développer des taux respiratoires maxima dès la sortie de l'hibernation. L'association de ces taux maxima avec la grande sensibilité aux basses températures montrent que le réchauffement printanier provoque une réponse physiologique immédiate et considérable de la part des sociétés.

Cette adaptation est donc une réelle acclimatation de *Leptothorax unifasciatus* aux saisons. Chez *Pogonomyrmex* spp., MACKAY et SASSAMAN (1984) ont montré qu'elle se traduit par un métabolisme maximum en été et minimum en hiver mais chez *L. unifasciatus*, le cycle est décalé de telle sorte que le maximum se produit au début du printemps et le minimum peu après l'entrée en hibernation.
Le développement printanier d'une société de *Leptothorax unifasciatus* se traduit par des besoins énergétiques importants pour faire face à la demande des larves en fin de croissance et proches de la prénymphose. Par la capacité des sociétés à reprendre très tôt leur activité, alors que les températures sont encore basses, et à atteindre une efficacité élevée dès le début, *Leptothorax unifasciatus* exploite au maximum la période où les températures sont suffisamment favorables dans nos régions pour permettre aux sociétés de croître. Malgré cette adaptation au froid, il est néanmoins incapable de permettre le développement de couvain rapide, ce qui semble confirmer que cette espèce a atteint la limite nord de son extension géographique, au-delà de laquelle elle ne serait tout simplement plus capable d'assurer son développement normal.

Remerciements

Je tiens à remercier vivement le Dr B. GODDEERIS de l'Institut Royal de Zoologie de Belgique pour le prêt du respiromètre GILSON m'ayant permis de mener à bien cette étude.

REFERENCES

BOOMSMA J. J. & ISAAKS J. A., 1985. Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**, 19-27.

CHAUVIN R., 1944. L'effet de groupe et la régulation sociale chez les fourmis du genre *Leptothorax* étudiés au moyen du microactographe optique. I.- La fourmilière en hibernation. *Bull. Biol. France Belgique*, **LXXVIII**, 1-9.

DE BRUYN G. J. & KRUK-DE BRUIN M., 1972. The diurnal rhythm in a population of *Formica polyctena* Först. *Ekol. Pol.*, **20**, 117-127.

GASPAR C., 1971a. Les Fourmis de la Famenne. I.- Une étude zoogéographique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **47**, 1-116.

GASPAR C., 1971b. Les Fourmis de la Famenne. II.- Une étude zoosociologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **8**, 553-607.

GILSON W. E., 1963. Differential respirometer of simplified and improved design. *Science*, **141**, 531-532.

GOLLEY F. B. & GENTRY J. B., 1964. Bioenergetics of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius. Ecology*, **45**, 217-225.

HARDY R. N., 1979. *Temperature and Animal Life.* 2nd ed., Institute of Biology, Studies in biology, **35**, 84 pp.

JENSEN T. F., 1978. An energy budget for a field population of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera : Formicidae). *Natura Jutlandica*, **20**, 203-226.

MACKAY W. P., 1985. A comparison of the energy budgets of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). *Oecologia*, **66**, 484-496.

MACKAY W. P. & SASSAMAN C. A., 1984. Paradoxical acclimation and seasonal comparisons of oxygen consumption rates in three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). *J. Comp. Physiol. B.*, **154**, 399-407.

MALDAGUE M. E., HARDY Y. & DEMERS J., 1967. Influence de la température sur la consommation d'oxygène chez différentes espèces de Fourmis. *Pedobiologia*, **7**, 247-258.

MARTIN P., 1988. Cycle annuel de *Leptothorax unifasciatus* (Latr.) élevé en laboratoire. Résultats préliminaires. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **4**, 169-175.

NIELSEN M. G., 1986. Respiratory rates of ants from different climatic areas. *J. Insect Physiol.*, **32**, 125-131.

NIELSEN M. G., SKYBERG N. & PEAKIN G., 1985a. Respiration of ant queens (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, **2**, 133-139.

NIELSEN M. G., SKYBERG N. & PEAKIN G., 1985b. Respiration in the sexuals of the ant *Lasius flavus. Physiol. Entomol.*, **10**, 199-204.

PEAKIN G. & JOSENS G., 1978. Respiration and energy flow. In : *Production ecology of ants and termites.* IBP 13, M. V. BRIAN (ed.), Cambridge University Press, chap. 6, 111-163.

PEAKIN G. & NIELSEN M. G., 1985. Respiration in the larvae of the ants *Myrmica scabrinodis* and *Lasius flavus. Physiol. Entomol.*, **10**, 205-214.

PETAL J., 1967. Productivity and consumption of food in the *Myrmica laevinodis* Nyl. population. In : *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, II, PETRUSEWICZ K. (ed.), Warszawa - Krakow, 841-857.

PETAL J., 1972. Methods of investigating of the productivity of ants. *Ekol. Pol.*, **20**, 9-22.

PETAL J., 1978. The role of ants in ecosystems. In : *Production ecology of ants and termites*. IBP 13, M. V. BRIAN (ed.), Cambridge University Press, chap. 10, 293-325.

PETRUSEWICZ K. & MACFADYEN A., 1970. *Productivity of Terrestrial Animals. Principles and Methods*. IBP Handbook, 13, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 190 + xii pp.

PLATEAUX L., 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (FÖRSTER). 1.- Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool. Bio. An.*, 12e sér., XII, 4, 373-478.

UMBREIT W. W., 1957. The Warburg constant volume respirometer. In : UMBREIT W. W., BURRIS R. H. & STAUFFER J. F., 1957, *Manometric techniques*, 227 pp., chap. 1, 1-16.

WIGHTMAN J. A., 1981. Why insect energy budgets do not balance. *Oecologia*, **50**, 166-169.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 123-130 (1990)

LE POLYETHISME CHEZ CATAGLYPHIS CURSOR

MAYADE Sophie & SUZZONI Jean-Pierre

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse-Cedex, France.

Résumé: *Cataglyphis cursor* est une Formicine à affinités méditerranéennes. La caste ouvrière montre un polymorphisme continu mais chez cette espèce, le polyéthisme est lié à l'âge. Lorsqu'on compare les ouvrières prises à l'intérieur du nid et celles de l'extérieur, les premières sont caractérisées par des ovaires développés, des mandibules intactes ou peu usées et des réserves énergétiques abondantes. A l'inverse, les fourmis prélevées hors du nid présentent des ovaires atrophiés, des mandibules usées et une très faible quantité de réserves énergétiques. L'étude des glandes abdominales (glande de Dufour, glande à poison) montre aussi des différences qui pour l'instant, n'ont pas été interprétées.

Mots clés: Fourmi, *Cataglyphis cursor*, polyéthisme d'âge, morphologie, anatomie, réserves énergétiques.

Title: Polyethism in *Cataglyphis cursor*

Summary: *Cataglyphis cursor* is a mediterraneen Formicine. The worker caste presents a continuous polymorphism but in this species the polyethism is based on age. When we compare workers captured in the nest to those sampled outside, the first ones are characterized by developped ovaries, intact or a little worn mandibules, and abundant energetic reserves. On the contrary, ants gathered out of the nest present atrophied ovaries, worn mandibules and a very little quantity of energetic reserves. Furthermore abdominal glands study (Dufour and poison glands) shows also differences that have not been explained yet.

Key words: Ant, *Cataglyphis cursor*, age polyethism, morphology, anatomy, energetic reserves.

INTRODUCTION

Chez les ouvrières de Fourmis, la division du travail est basée, soit sur la morphologie (polyéthisme de caste ou de sous-caste), soit sur l'âge (polyéthisme d'âge) mais ces deux types peuvent coexister. Pour une espèce donnée, il est intéressant d'établir les bases du polyéthisme et de préciser les modifications qui les accompagnent. Dans le cas d'un polyéthisme de caste, celles-ci concernent en premier lieu la morphologie et l'anatomie, ce qui en entraîne d'autres sur les plans de la physiologie et du comportement, par exemple. Dans le cas d'un polyéthisme d'âge, seules les dernières citées peuvent être révélées.

Le but de ce travail est de préciser la nature du polyéthisme chez *Cataglyphis cursor* et de mettre en évidence quelques-unes des modifications morpho-anatomo-physiologiques qui le caractérisent.

METHODES

Des prélèvements ont été effectués, de mai à octobre avec un échelonnement de deux à trois semaines, dans la région de Saint-Hippolyte (Pyrénées-orientales). Parmi les ouvrières récoltées, on distingue celles dont les activités s'exercent: (i) à l'intérieur du nid, ce sont les ouvrières que nous appellerons "int" et (ii) à l'extérieur du nid, que nous appellerons "ext". Pour chacune de ces catégories, nous avons mesuré plusieurs paramètres que nous avons comparés à l'aide du test t de Student.

A. Paramètre morphologique

Pour estimer l'amplitude du polymorphisme des ouvrières et par la suite, corriger la variation due à ce paramètre, nous avons mesuré largeur et longueur de la tête (en mm). La corrélation entre ces deux paramètres étant hautement significative ($r=0,96$ pour $n=742$, $P>0.01\%$) nous avons choisi de n'utiliser par la suite que la largeur de la tête.

B. Paramètres anatomiques

La dissection permet de mettre en évidence dans l'abdomen des ouvrières plusieurs glandes ou organes intéressants: glande de Dufour, glande à poison, ovaires et intestin postérieur.

Le volume des glandes et celui de l'intestin postérieur sont calculés en mm^3 mais pour corriger la variation éventuellement liée à la taille de l'individu, la valeur obtenue est rapportée à la largeur de la tête.

Les ouvrières possédent un appareil reproducteur avec deux ovarioles polytrophiques par ovaire. Le volume du plus gros ovocyte présent dans les ovaires est mesuré en mm^3.

C. Paramètre physique

L'usure des mandibules a été estimée à l'aide d'un coefficient, appelé*u*, représentant la longueur de la plus grande dent mandibulaire rapportée à la largeur de la mandibule pour corriger la variation liée à la taille de l'individu. Plus le coefficient *u* est élevé, moins l'usure est importante et inversement.

D. Paramètres physiologiques

L'état des réserves énergétiques est donné par le dosage des lipides et des glucides *in toto*.

a/ Lipides (d'après Peakin, 1972 et Passera & Keller, 1987). Après passage à l'étuve (70°C pendant 24 h), on obtient le poids sec en mg. L'extraction par l'éther de pétrole a lieu dans un appareil micro-Soxhlet (à 50°C pendant 24 h). Après un second passage à l'étuve (70°C pendant 24 h), les fourmis sont pesées (poids sec sans lipides).

Les résultats sont exprimés en mg de lipides/mg de poids sec.

b/Glucides (d'après Van Handel, 1985)

Il s'agit essentiellement du glycogène.

Après dénaturation des enzymes au bain-marie à 92° C pendant 45 mn et passage à l'étuve à 70°C pendant 24 h (poids sec), les fourmis sont broyées dans une solution de sodium (200µl) et de méthanol (500 µl). Après centrifugation (15000t/mn), nous récupérons le culot renfermant le glycogène. Après adjonction du réactif d'anthrone, ce précipité est porté à 92° C pendant 17 mn. Le taux de glycogène de chaque ouvrière est déterminé par spectrophotométrie (625 nm).

Les résultats sont exprimés en µg de glycogène/mg de poids sec.

RESULTATS

Les résultats sont des moyennes ± l'erreur-standard, *xi* correspond aux ouvrières "int" et *xe* aux ouvrières "ext".

A.Paramétre morphologique

La largeur de la tête s'établit ainsi: xi =1,271 ± 0,007 mm et xe = 1,266 ± 0,008 mm (t=0,43 pour n=795).

Que les ouvrières soient récoltées à l'intérieur ou à l'extérieur du nid, leur taille n'est pas significativement différente.

B. Paramétres anatomiques (corrigés)

1. Glandes abdominales

a/ Glande de Dufour

xi=0,023 ± 0,002 mm^3 et xe=0,031 ± 0,002 mm^3 avec t=2,66 pour n=403. Cette glande a un volume significativement (ddl=401, P<0,01%) plus grand chez les ouvrières du service extérieur.

b/ Glande à poison

xi=0,170 ± 0,005 mm^3 et xe=0,149 ± 0,005 mm^3 (t=2,91 pour n=830). Le volume de la glande à poison est significativement (ddl=828, P<0,01%) plus grand chez les ouvrières récoltées à l'intérieur du nid.

2. Intestin postérieur

Le volume de l'intestin postérieur s'établit ainsi: xi= 0,053 ± 0,002 mm^3 et xe=0,042 ± 0,002 mm^3 avec t=3,86 pour n=833.

Le test t est hautement significatif (ddl=831, p<0,001%): les ouvrières "int" possèdent un intestin postérieur plus distendu que les ouvrières "ext".

3. Ovaires

Dans 98% des cas, l'ovaire est constitué de deux ovarioles et dans les 2% restants de 3 ou 4 ovarioles. Le volume du plus gros ovocyte est xi= (50,378 ± 2,199)x10^{-3} mm^3 et xe= (10,726 ± 1,262)x10^{-3} mm^3 avec t=10,83 pour n=881.

Le test t est hautement significatif (ddl=879, P<0,001%): les ovocytes les plus volumineux sont observés chez les ouvrières du service intérieur.

C. Paramétre physique

Le coefficient *u* (longueur dent mandibulaire/largeur mandibule) s'établit ainsi: xi= 0,533 ± 0,003 et xe= 0,471 ± 0,005.

Le test (t=11,13 pour n=866) est hautement significatif (ddl=864, P<0,1%): les ouvrières du service intérieur présentent des mandibules moins usées que celles récoltées à l'extérieur du nid.

D. Paramétres physiologiques: les réserves énergétiques

a/ Lipides

Les réserves lipidiques sont pour xi= 0,255 ± 0,011 mg/mg poids sec et pour xe=0,011 ± 0,005 mg/mg poids sec.

Le test t (t=12,47 pour n=297) est hautement significatif (ddl=295, P<0,001%), il indique un taux de lipides beaucoup plus élevé chez les ouvrières "int".

b/ Glycogène

Les réserves glycogéniques sont pour xi= 68,050±3,281µg/mg poids sec et pour xe = 28,039 ± 1,170 µg/mg poids sec.

Le test t (t =11,29 pour n=280) est hautement significatif (ddl=278, P<0,001%), les ouvrières "int" contiennent plus de glycogène, forme essentielle de mise en réserve des glucides, que leurs congénères "ext".

DISCUSSION

Lors des prélèvements, l'ensemble des ouvrières prélevées à l'intérieur du nid ne représente pas seulement les ouvrières "int", mais aussi une petite part d'ouvrières "ext" en transit. De ce fait, les différences entre ces deux groupes d'individus sont minorées. D'un autre côté, il faut aussi considérer les effectifs prélevés, leur importance numérique donne au test t de Student une bonne valeur de fiabilité.

L'analyse du paramètre *taille des ouvrières* de *C. cursor* fait ressortir un polymorphisme de cette caste mais on ne constate aucune différence significative entre les ouvrières "int" et "ext". Les ouvrières du service intérieur sont les mêmes de ce point de vue que celles du service extérieur. Il n'y a donc pas de polyéthisme de caste chez *C. cursor* .

L'étude de plusieurs organes: *intestin postérieur, glande de Dufour et glande à poison* dans les deux catégories d'ouvrières fait apparaître un certain nombre de différences qui peuvent être reliées de manière plus ou moins évidente au polyéthisme. D'après la bibliographie, ces organes peuvent intervenir dans le comportement d'orientation, de marquage du territoire, d'alarme ou encore de défense.

Chez les *Cataglyphis*, le fourragement est individuel et ainsi que l'ont montré Wehner & al. (1983) chez *bicolor,* il se fait grâce à une orientation spatiale plutôt qu'à l'aide d'un marquage olfactif; par conséquent les glandes abdominales n'interviendraient pas dans l'orientation. Par contre, il pourrait y avoir un marquage du territoire de fourragement. Ce phénomène serait comparable à celui connu chez *Œcophylla longinoda* (Hölldobler & Wilson, 1978 &1979). Les individus majors, le plus souvent fourrageurs, explorent le terrain et effectuent un marquage territorial en déposant des gouttelettes de leur vésicule rectale avec une densité de plus en plus faible au fur et à mesure

que l'on s'éloigne du nid. Chez *C. cursor,* il pourrait en être de même, les ouvrières du service intérieur utilisant le contenu de leur intestin lorsqu'elles sont hors du nid, soit pour marquer les abords de l'entrée, soit pour baliser leur territoire: ceci expliquerait que l'intestin postérieur soit moins distendu chez les ouvrières "ext" que chez les ouvrières "int". Toutefois, on a pu remarquer sur le terrain que la rencontre de deux ouvrières fourrageuses se traduit par une réaction d'évitement plutôt qu'un comportement d'agression, l'existence d'un territoire et de son balisage éventuel reste à démontrer chez cette espèce. Les phéromones d'alarme et de défense sont sécrétées par la glande à poison et les glandes mandibulaires chez plusieurs espèces de *Cataglyphis* (Hefetz & Orion, 1982) et on peut penser qu'il en est de même chez *C. cursor.* Dans ce cas, on peut se demander quelle est la signification fonctionnelle d'une glande à poison plus volumineuse chez les ouvrières du service intérieur que chez leurs congénères du service extérieur.

En résumé, la mesure des volumes de l'intestin postérieur et des glandes de Dufour et à poison révèle des différences significatives qui sont probablement en relation avec le polyéthisme mais une étude expérimentale complémentaire doit être entreprise pour vérifier les hypothèses proposées.

Au niveau des *ovaires*, les résultats sont plus probants. A quelques exceptions près, on observe le même nombre d'ovarioles chez toutes les ouvrières. Il n'y a donc pas de sous-castes anatomiques en ce qui concerne les ovarioles.

Par ailleurs, bien que les ouvrières ne pondent pas en présence de la reine (Cagniant, 1973), les ovaires fonctionnent et renferment des ovocytes bien individualisés chez les individus du service intérieur alors qu'ils sont complètement atrophiés chez les ouvrières fourrageuses. Chez les ouvrières "int", on observe un début d'ovogénèse mais il est suivi d'un phénomène de résorption ovocytaire conduisant à une remise en circulation hémolymphatique des composés réutilisables par l'individu sous forme de nutriments, par exemple pour nourrir le couvain. Ce phénomène est connu chez *Myrmica rubra* (Minkenberg & Petit, 1985) où les ouvrières "int" sont de jeunes ouvrières ayant un rôle de nourrices; à l'inverse, les ouvrières "ext" sont plus âgées et possèdent des ovaires de petite taille ayant achevé de fonctionner.

Ainsi l'hypothèse d'un polyéthisme temporel se précise, mais le problème reste l'estimation de l'âge des fourmis. Nous

avons cependant une échelle de chronologie relative en utilisant l'usure des mandibules. *L'usure des mandibules* augmente avec l'âge et avec certaines activités, comme le broyage des graines chez les fourmis moissonneuses, par exemple chez *Messor* (Rosengren, 1977) ou le forage de galeries dans le bois, par exemple chez *Melissotarsus titubans* (Delage-Darchen, 1972). Dans le biotope étudié, les nids de *Cataglyphis cursor* sont construits dans un sol constitué de débris coquilliers, de sable et de graviers. Ce site est soumis à des conditions météorologiques assez extrêmes (vents, pluies, embruns) et les nids sont souvent submergés ou ensablés, ce qui impose aux ouvrières "ext" de fréquents déblaiements qui contribuent à l'usure de leurs mandibules. Le problème est de savoir si cette activité est équitablement répartie entre les ouvrières du service extérieur.

Enfin, la physiologie des individus évolue avec l'âge, en particulier pour les réserves énergétiques. Chez les Insectes, le corps gras sert d'organe de stockage des réserves (lipides, glucides, protides) permettant ensuite à l'imago de subvenir à ses besoins énergétiques. Par exemple, chez les jeunes ouvrières de *Messor sanctus* (Passera, com. pers.), les lipides constituent 14% de leur poids sec tandis que chez les ouvrières âgées, à rôle de fourrageuses, ils ne représentent plus que 7%. De même, chez *Iridomyrmex humilis* (Passera & Keller, 1987), les lipides sont plus abondants à l'émergence, ce qui permet à ces jeunes ouvrières d'assurer immédiatement des tâches telles que le nourrissage du couvain. Ainsi l'ensemble des ouvrières "int" peut être assimilé au réservoir énergétique de la colonie (Rosengren, 1977). D'une manière générale, les réserves énergétiques sont maximum chez le jeune imago et s'amenuisent tout au long de la vie imaginale.

Nos résultats sont tout à fait conformes à ceux connus chez *Cataglyphis bicolor* (Wehner & al., 1983). Les ovarioles et le corps gras des ouvrières régressent en taille au fur et à mesure que ces individus assurent les différentes tâches dans le nid, et passent des chambres superficielles au déblaiement et enfin au fourragement à l'extérieur.

CONCLUSION

Au sein de la caste ouvrière de *Cataglyphis cursor* nous avons individualisé deux sous-castes temporelles:

- Les jeunes ouvrières présentent des ovaires bien développés, des mandibules peu usées et possèdent d'importantes réserves énergétiques. Elles constituent le service intérieur et participent

à l'activité de nourrissage du couvain.

- A l'inverse, les ouvrières plus âgées assurent les tâches à l'extérieur du nid (fourragement, déblaiement), elles sont caractérisées par des ovaires au repos, des mandibules très usées et une faible quantité de réserves.

Cette répartition offre une bonne optimalisation en terme d'énergie car les ouvrières du service extérieur, exposées en particulier à la prédation, représentent une perte minimum pour la colonie en cas de mort accidentelle.

BIBLIOGRAPHIE

CAGNIANT H., 1973. - Apparition d'ouvrières à partir d'oeufs pondus par des ouvrières chez la Fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hyménoptères, Formicoidæ). *C.R. Acad. Sci.*, D, *277*, 2197-2198.

DELAGE-DARCHEN B., 1972. - Une fourmi de Côte-d'Ivoire: *Melissotarsus titubans* DEL., n.sp. *Ins. Soc., 19*, 213-226.

HEFETZ A., ORION T., 1982. - Pheromones of ants of Israël: I. The alarm defense system of some larger Formicinae. *Israël J. Ent., 16* , 87-97.

HOLLDOBLER B., WILSON E.O., 1977. - Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Œcophylla longinoda* (Latreille). *Proc. natl. Acad. Sci., 74* , 2072-2075.

MINKENBERG O.P., PETIT M., 1985. - Ovariole development in workers of *Myrmica rubra linnaeus* (Hymenoptera, Formicoidæ) and its relation to age-polyethism. *Annls Soc. roy. zool. Belg., 115* , 29-43.

PASSERA L., KELLER L., 1987. - Energy investment during the differentiation of sexuals and workers in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Bull. Soc. ent. Suisse, 60*, 249-260.

PEAKIN G.S., 1972. - Aspects of productivity in *Tetramorium cæspitum* L. *Ekol. Pol., 20*, 55-63.

ROSENGREN R., 1977. - The significance of age polyethism in social foraging of wood ants (*Formica rufa* group). *Proc. 8th int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 99-100.

VAN HANDEL E., 1985. - Rapid determination of glycogen and sugars in mosquitoes. *J. Am. Mosq. Control Assoc., 1*, 299-301.

WEHNER R., HARKNESS R.D., SCHMID-HEMPEL P., 1983. - *Foraging strategies in individually searching ants Cataglyphis bicolor (Hymenoptera: Formicidæ). In* Information Processing in Animals, Lindauer M. Ed., G. Fischer Verlag, Stuttgart, *1*, 79 p.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 173-177 (1990)

EVOLUTION ONTOGENETIQUE CHIMIQUE DE LA GLANDE MANDIBULAIRE DE *FORMICA SANGUINEA* (LATR.). (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

N. Moens (1) , J. Billen (1), B.D. Jackson (2) et E.D. Morgan (2)

1) Institut de Zoologie, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven (Belgique)
2) Department of Chemistry, Keele University, Staffordshire
ST5 5BG (England)

Résumé. La glande mandibulaire des ouvrières fraîchement écloses de *Formica sanguinea* se remplit lentement pendant les premiers mois de la vie adulte. La composition et la quantité de la sécrétion varient d' un individu à l'autre, bien que les valeurs moyennes varient en fonction de l' âge. Le méthyl 3-isopropylpentanoate est la substance la plus importante parmi les jeunes individus. La quantité du 3-isopropylpentanol augmente exponentiellement en fonction de l ' âge. Cette évolution dans la composition chimique pourrait refléter un changement comportemental.

Mots clés : Formica sanguinea, *glande mandibulaire, 3-isopropylpentanol, méthyl 3-isopropylpentanoate.*

Summary: Chemical ontogenesis of the mandibular gland of *Formica sanguinea* (Latr.).

The contents of the mandibular glands of *Formica sanguinea* workers at different ages were chemically analysed.The glands of callow workers are nearly empty but they steadily fill over the first six months. A considerable individual variation in quantity and composition of the secretion is observed. Pooling the individuals into age groups reveals a distinct evolution. Methyl 3-isopropylpentanoate is the major component in younger individuals. The amount of 3-isopropylpentanol increases exponentially with age. They appear to reach their final composition one year after emergence. This chemical evolution may reflect changes in worker function.

Key-words : Formica sanguinea, *mandibular gland, 3-isopropylpentanol, methyl 3-isopropylpentanoate.*

INTRODUCTION

La glande mandibulaire se retrouve sans distinction chez toutes les castes des Hyménoptères. Le rôle éthologique de sa sécrétion peut néanmoins varier d'une espèce à l' autre. Cette glande exocrine est la source principale des phéromones d' alarme chez la majorité des fourmis (Wilson, 1971). Chez les Formicinae, les substances terpénoides dominent les sécrétions (Blum & Hermann, 1978).

Les *Formica sanguinea* pillent les nids, surtout des *F. fusca* et *F. rufibarbis*, en enlevant les nymphes d' ouvrières. Ces dernières éclosent dans les nids de leurs ravisseurs, dont elles deviennent les esclaves (Dobrzanski, 1961). Pendant les pillages , les *F. sanguinea* repoussent les ouvrières défensives, probablement à l' aide d' une sécrétion chimique (Wilson & Regnier, 1971).

Dans le contexte d' une étude globale de la glande mandibulaire chez *F. sanguinea*, la contribution actuelle reprend l' étude chimique, qui pourrait éclaircir le polyéthisme des ouvrières et le rôle éthologique de la sécrétion glandulaire.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis étudiées proviennent de deux nids artificiels. Il s' agit de populations orphelines. Après l' éclosion, les ouvrières ont été marquées d' une tache de peinture. A des époques déterminées, elles étaient préparées pour une analyse chimique, étant tuées par immersion dans l' azote liquide. Des demi-têtes ou des glandes préparées ont été enfermées individuellement dans des tubes de verre (2mm x 30mm).

La technique du "solid sampling" (Morgan & Wadhams, 1972) a été utilisée pour l' analyse du contenu des glandes mandibulaires. Ces analyses ont été réalisées par chromatographie en phase gazeuse (programmée de 60 à 230°C; 6°/min), à l' aide d'une colonne capillaire OV-1 (25mxO.32mm) et d' un détecteur à ionisation de flamme. Un intégrateur Shimadzu Chromatopac C-R3A permet d' obtenir les quantités relatives des pics. Les substances découvertes ont été identifiées sur base de leur spectre de masse, ainsi que par la comparaison de leur temps de rétention avec des substances standards. La recherche quantitative a été faite au moyen d' une comparaison avec des injections de quantités connues de carvone dans de l' hexane (100ng/µl).

Les spectres de masse des deux produits ont été obtenus par un système GC-MS (Hewlett-Packard 5970B MSD).

RESULTATS

La sécrétion de la glande mandibulaire des ouvrières est dominée par le 3-isopropylpentanol et le méthyl 3-isopropylpentanoate (Fig. 1). Cependant, une variation considérable de la quantité et de la proportion des deux substances est constatée: des substances quantifiables de 3-isopropylpentanol sont observées chez des individus de 3 jours, tandis que d' autres de 10 jours ne contiennent que des traces.

En regroupant les individus par catégorie d' âge, on observe une évolution exponentielle du 3-isopropylpentanol, sa présence initiale étant minime (Tabl. I). Le méthyl 3-isopropylpentanoate, par contre, apparaît très tôt: des valeurs maximales sont déjà notées après trois mois (Fig. 2).

Les moyennes obtenues pourraient suggérer que la composition finale n' est atteinte que chez des ouvrières agées (+1 an). Il n' existe pas de différence significative entre les quantités moyennes des 2 substances chez des individus âgés de plus d' un an (Z=-0,98; P=0,33, Test U de Mann-Whitney).

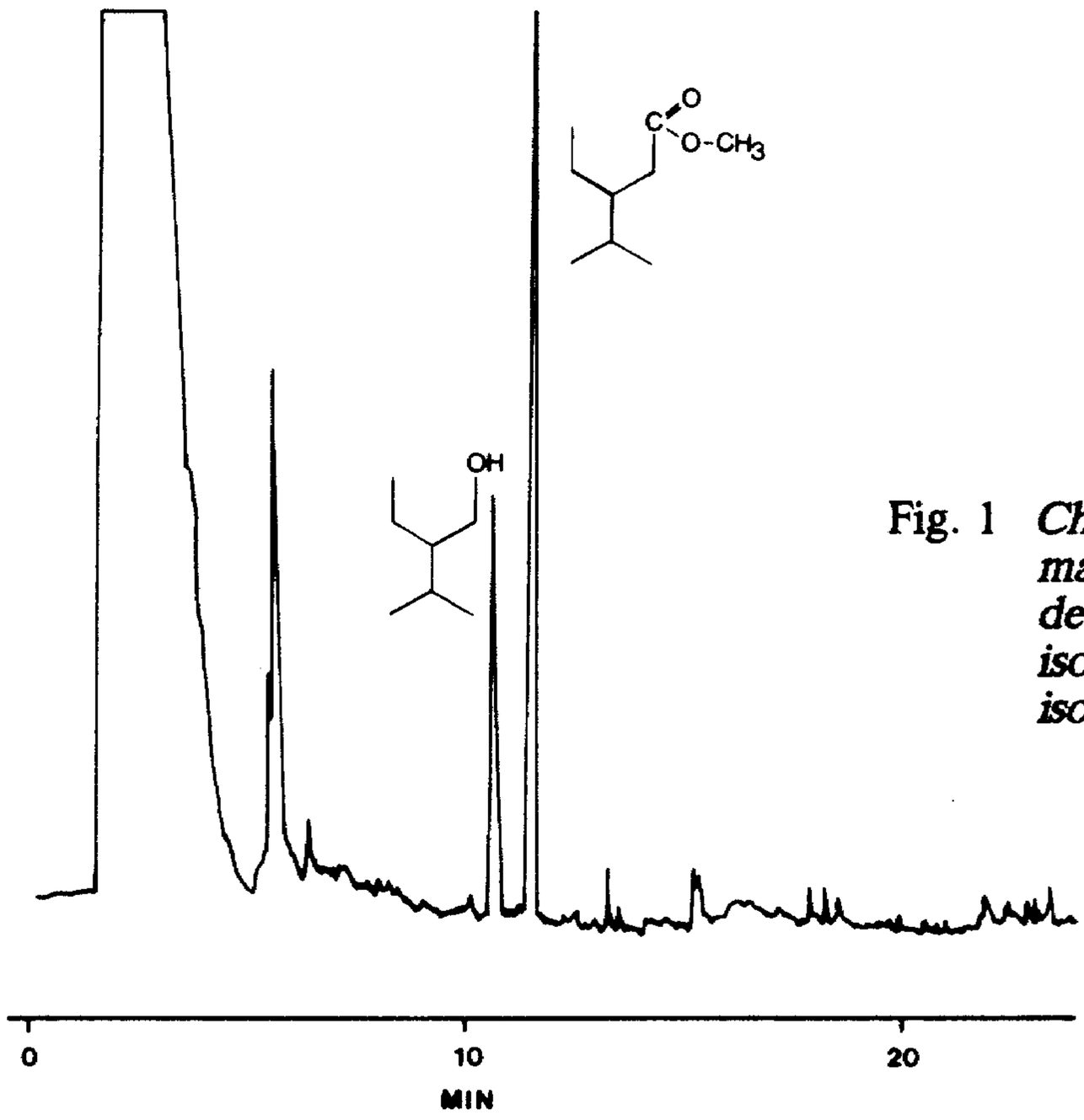


Fig. 1 *Chromatogramme d' une glande mandibulaire d' un individu âgé de plus d' un an, montrant le 3-isopropylpentanol et le méthyl 3-isopropylpentanoate.*

Tabl. I *Quantité moyenne de 3-isopropylpentanol et de méthyl 3-isopropylpentanoate par catégorie d' âge et leur totaux. N = nombre d' individus; m = moyenne; D.S. = déviation standard; % = pourcentage par rapport au contenu globale.*
Remarque: Si N = nombre de demi-têtes, m, par contre, est calculé sur 2N, présence de 2 glandes par individu.

Age	3-isopropylpentanol					méthyl 3-isopropylpentanoate					total		
(jours)	N	m	D.S.	%	D.S.	N	m	D.S.	%	D.S.	N	m	D.S.
0-2	8	0	-	-	-	8	0	-	-	-	8	0	-
3-9	3	0,4	0,2	6,6	3,8	5	5,9	1,4	93,4	3,8	3	6,5	1,5
10-20	7	0,9	0,3	5,2	2,2	9	17,3	7,3	94,8	2,2	6	18,0	6,8
21-40	11	1,2	0,7	6,4	4,9	12	23,3	12,9	93,6	4,9	11	23,8	13,6
41-70	7	1,9	1,5	9,7	4,4	7	15,9	4,5	90,3	4,4	7	17,7	5,8
71-110	12	6,0	5,7	15,8	9,8	12	33,0	15,1	84,2	9,8	12	39,0	16,5
111-150	5	5,0	2,0	20,9	14,4	5	24,6	12,5	79,1	14,4	5	29,6	11,6
151-200	8	19,3	13,6	34,4	14,3	8	32,9	11,0	65,6	14,3	8	52,1	21,3
+365	10	32,7	23,9	59,0	23,9	10	21,4	15,4	41,0	23,9	10	54,1	30,3

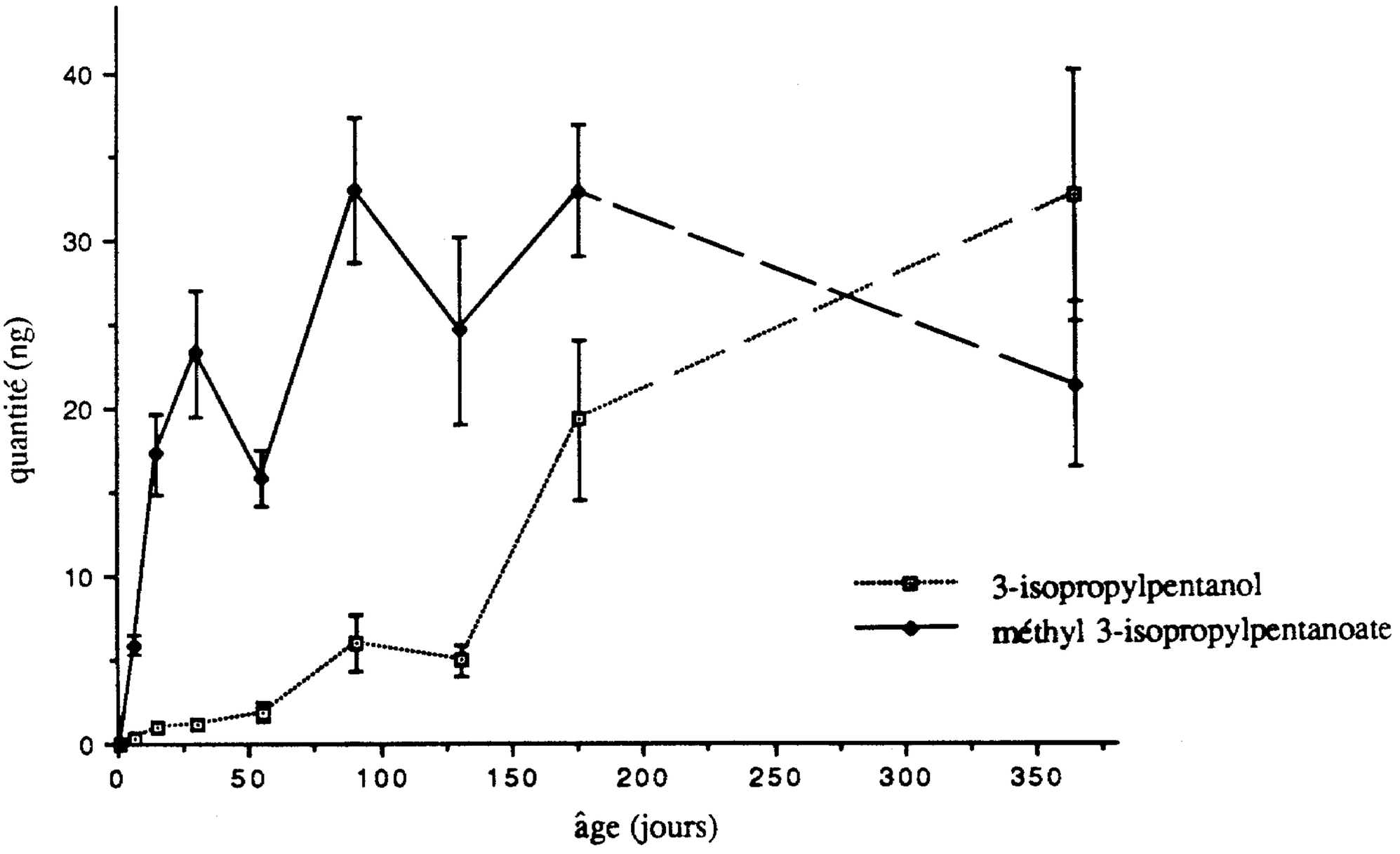


Fig. 2 *Evolution de la composition des glandes mandibulaires en fonction de l' âge des individus. La présentation des moyennes a été complétée par les erreurs standards. Chaque catégorie d' âge est représentée par sa moyenne arithmétique.*

DISCUSSION

L' examen des jeunes ouvrières démontre que la glande mandibulaire se remplit lentement . Les compositions initiales et finales ne se ressemblent pas du tout. Alors que le méthyl 3-isopropylpentanoate apparaît rapidement, et reste prédominant pendant plus ou moins 200 jours après l' éclosion, l' accumulation de 3-isopropylpentanol semble beaucoup plus lente. Après 6 mois la quantité totale des sécrétions des glandes mandibulaires ne varie plus. Chez les adultes âgés de plus d' un an, les deux substances apparaissent en proportion identique.

Ces deux substances sont en même temps les deux éléments les plus importants trouvés dans les têtes de *Formica rufa* (Francke & Borchert, 1985). Le méthyl 3-isopropylpentanoate a été également identifié dans les têtes des ouvrières de *Formica polyctena*, et en concentration nettement plus importante chez les reines (Francke *et al.*,1980). Selon ces auteurs l' ester semble tempérer l' agressivité.

L' activité de ces deux substances chez *F. sanguinea* reste spéculative jusqu' à présent. Vu les particularités de polyéthisme d' âge chez cette espèce, l' évolution ontogénétique chimique indiquée dans nos résultats suggère une fonction éthologique. Selon Dobrzanski (1961), ce ne sont que les fourrageuses qui sont actives dans le pillage des nids esclaves, ces fourrageuses à la fois représentant une catégorie d' ouvrières âgées (Billen, 1984).

Les pillages par *sanguinea* sont apparemment réglés par des substances émises par la glande de Dufour (Regnier & Wilson, 1971), dont nous avons en effet constaté une évolution chimique liée à l' âge des ouvrières (Ali *et al.*, 1988).
Les différences chimiques révélées dans les glandes mandibulaires d' ouvrières d' âge différent pourraient également correspondre avec leur fonction dans le nid.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous envisageons d' entreprendre une étude comportementale examinant l' activité éthologique des substances pures de la glande mandibulaire et de la glande de Dufour, lesquelles interviennent dans les comportements d' alarme et de défense chez les Formicinae (Wilson & Regnier, 1971).

REMERCIEMENTS

Nous remercions le British Council, le I.W.O.N.L. belge et le S.E.R.C. pour leur support financier à la réalisation de cette recherche.

REFERENCES

ALI M.F., ATTYGALLE A.B., BILLEN J., JACKSON B.D., MORGAN E.D., 1988.- Change of Dufour gland contents with age of workers of *Formica sanguinea* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiol. Ent., 13* , 249-255.

BILLEN J.P., 1984.- Stratification in the nest of the slave-making ant *Formica sanguinea* Latreille, 1798 (Hymenoptera, Formicidae). *Annls. Soc. r. zool. Belg., 114*, 215-225.

BLUM M.S., HERMANN H.R., 1978.- Venoms and Venom Apparatuses of the Formicidae : Myrmeciinae, Ponerinae, Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae and Formicinae. *In* : Arthropod Venoms (S. Bettini, Ed.), Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, p. 849 - 853.

DOBRZANSKI J., 1961.- Sur l' Ethologie Guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptère, Formicidae). *Acta Biol. Exper., 21*, 53-73.

FRANCKE W., BORCHERT J., 1985.- Volatile Constituents of the Red Wood Ant *Formica rufa* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Z. Naturforsch., 40c*, 661-664.

FRANCKE W., BÜHRING M., HORSTMANN K., 1980.- Untersuchungen über Pheromone bei *Formica polyctena* (Förster). *Z.Naturforsch., 35c*, 829-831.

MORGAN E.D., WADHAMS L.J., 1972.- Gas Chromatography of Volatile Compounds in Small Samples of Biological Materials, *J. Chromatogr. Sci., 10* , 528-529.

REGNIER F.E., WILSON E.O., 1971.- Chemical Communication and 'Propaganda' in Slave-Maker Ants. *Science, 172*, 267-269.

WILSON E.O., 1971.- The Insect Societies. Belknap Press , Cambridge, Massachusetts, pp 548.

WILSON E.O., REGNIER F.E. 1971.- The Evolution of the Alarm-Defense System in the Formicine Ants., *Amer. Nat., 105*, 279-289.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 21-26 (1990)

LA CASTE DES SOLDATS CHEZ LES TERMITES : ORIGINALITE, EVOLUTION.

Charles Noirot

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 6 boulevard Gabriel
21100 DIJON, France

Résumé. Les soldats de termites, caste monophylétique, sont beaucoup plus diversifiés que les ouvriers, pourtant polyphylétiques. Leur originalité est marquée par un développement post-embryonnaire de type holométabole qui permet des morphogenèses très variées, voire de véritables métamorphoses. En outre, la simplification de leur comportement les libère des contraintes liées à l'alimentation et à la construction. Le terme extrême de cette évolution aboutit chez certains soldats à la perte des symbiotes intestinaux, ce qui réduit beaucoup le volume du tube digestif. Cette réduction peut à son tour permettre une hypertrophie des défenses chimiques.

Mots clés : termites, soldats, polymorphisme, évolution.

Summary : The soldier caste in termites : uniqueness and evolution.

The soldier of termites, a monophyletic caste, are much more diversified than the workers, though the latter are polyphyletic. Their uniqueness comes from their development and their behaviour. The post-embryonic development is of an holometabolous type which allows very diverse morphogenesis, even true metamorphoses. The simplification of their behaviour makes them free of the constraints linked with alimentation and building. The utmost of this evolution ends in the loss of the intestinal symbionts in some soldiers : consequently, the gut volume is strongly reduced, which in turn sometimes allows an hypertophy of the chemical defenses.

Key words : termites, soldiers, polymorphism, evolution.

Introduction. Poursuivant ma réflexion sur le polymorphisme des termites et son évolution (Noirot, 1989), j'aborderai ici le cas des soldats, pour tenter de comprendre leur diversité, qui contraste avec l'uniformité des imagos et des ouvriers. N'est-il pas paradoxal que la définition de nombreuses espèces soit basée sur la description des soldats (caste définitivement stérile) faute de pouvoir trouver chez les imagos les caractères différentiels qu'ils sont pourtant les seuls à pouvoir transmettre ?

Les soldats de termites constituent une caste tout à fait originale et il est fâcheux que le terme "soldat" soit appliqué aussi à des ouvrières major de fournis. Chez les termites, cette caste est phylogénétiquement très ancienne et très probablement monophylétique : son absence chez un certain nombre de termites supérieurs est un caractère dérivé, et tous les soldats de termites présentent le même type de développement et la même spécialisation comportementale. Au contraire, les ouvriers, absents chez la plupart des termites primitifs, sont polyphylétiques (Noirot et Pasteels, 1987).

La diversité de ces soldats est liée au comportement défensif et touche à la fois les caractères morphologiques (tête, mandibules), biochimiques (sécrétions défensives) et comportementaux (extraordinaire variété des tactiques de combat, souvent intégrées dans une véritable stratégie sociale : Deligne, 1971 ; Deligne et al., 1981). D'un point de vue évolutif, cette diversification peut être mise en rapport avec les particularités de leur développement post-embryonnaire et la simplification de leur comportement.

Développement des soldats

On peut le caractériser simplement en disant qu'il montre le passage d'un développement hémimétabole à un développement holométabole. Chez les termites primitifs sans ouvriers, les soldats se différencient à partir de larves âgées ou de nymphes ayant subi jusque là un développement post-embryonnaire "normal". Mais leur transformation en soldat implique toujours deux mues successives que Deligne (1970) a très justement comparées aux deux mues (nymphale et imaginale) qui caractérisent la métamorphose des Holométaboles. Il s'agit évidemment d'une convergence évolutive car la métamorphose du soldat a des caractères bien spécifiques. Morphologiquement et anatomiquement, les organes liés à la reproduction et à la dispersion (appareil génital, ptérothorax) sont frappés d'un arrêt de développement (une régression, parfois évoquée, reste à prouver). Au contraire, les structures liées à la défense se différencient. Il est à noter que le stade intermédiaire (présoldat ou soldat-blanc), comparable à la pupe des holométaboles, est d'aspect larvaire, très peu mobile et sans aucune activité défensive ou

autre. Il reçoit pourtant, de la part des congénères, une alimentation liquide.

Chez les termites plus évolués où une caste ouvrière est présente, le développement post-embryonnaire sépare précocement deux lignées d'individus : la lignée des nymphes aboutissant aux imagos ailés et celle des larves produisant les ouvriers et les soldats. Cette deuxième lignée est marquée par l'arrêt précoce du développement des gonades, du ptérothorax, des yeux composés. Le point de départ des soldats est soit un ouvrier (cas général) soit une larve, c'est à dire dans les deux cas un individu déjà "simplifié". En revanche la métamorphose en deux étapes se déroule exactement de la même façon que chez les espèces primitives.

Le soldat est donc morphologiquement bien différent d'une imago et le déterminisme endocrinologique de cette métamorphose est lui aussi original puisque la transformation est liée à un taux très élevé d'hormone juvénile. Ajoutons enfin que les glandes de mue (glandes prothoraciques ou ventrales) ne dégénèrent pas chez le soldat, bien que leur activité sécrétoire y soit probablement très faible.

Nous n'avons malheureusement pas d'information sur les étapes de l'apparition des soldats et de leur développement au début de l'histoire évolutive des termites, car les espèces actuelles ne nous montrent aucun état intermédiaire, contrairement aux ouvriers (Noirot et Pasteels, 1987). Mais une fois ce "saut évolutif" réalisé, le développement de type holométabole a évidemment permis des morphogenèses très variées pouvant impliquer une réorganisation profonde de la capsule céphalique et de sa musculature, le développement de glandes défensives... On trouvera dans la thèse de Deligne (1970) une description très précise de cette métamorphose.

Comportement des soldats

Comme l'a bien montré Grassé (1939), les soldats de tous les termites sont strictement spécialisés dans la défense de la société. En fait, ils peuvent dans certaines espèces avoir en outre un rôle dans le recrutement (Traniello, 1981 ; Schedel et Kaib, 1986) mais il s'agit sans doute d'une acquisition récente. A vrai dire, le comportement des soldats est marqué par une extrême simplification si on le compare à celui des autres individus, et ce dans toutes les espèces étudiées. Non seulement ces soldats n'ont aucune activité de creusement, de construction ni de soin au couvain ou au couple royal, mais le comportement alimentaire lui-même a disparu : ils doivent être nourris par leurs congénères. Le comportement défensif est au contraire prépondérant, mais il faut noter que ce comportement n'est pas absent dans les autres castes.

Cette simplification a libéré le soldat de contraintes évolutives extrêmement fortes, et ceci est bien illustré par l'exemple des mandibules. Ces appendices constituent les "outils à tout faire" des

ouvriers et des pseudergates, utilisés aussi bien pour la récolte des aliments que pour le creusement ou la construction. Leur morphologie a été très "conservée" au cours de l'évolution, peu influencée par les adaptations, si ce n'est au régime humivore (Sands, 1965 ; Deligne, 1966). Les contraintes fonctionnelles très fortes (nécessité d'un outil non spécialisé) me paraissent au moins en partie responsables de cette stabilité. Au contraire, les soldats n'ont besoin de leurs mandibules que pour le combat ; celles-ci sont donc libres d'évoluer de façon parfois extravagante, comme chez les soldats dont les mandibules asymétriques ne peuvent plus s'ouvrir mais frappent l'ennemi en se croisant brusquement (soldats "frappeurs" de Deligne, 1971). Ces mandibules sont même devenues vestigiales chez les soldats de type "nasuti".

L'évolution peut aller encore plus loin : du fait de leur alimentation à base de parois végétales, les termites font appel pour leur digestion à l'assistance de micro-organismes symbiotiques hébergés dans une dilatation de l'intestin postérieur. Ces symbiotes sont des Flagellés et des Bactéries chez les termites inférieurs, des Bactéries seules chez les termites supérieurs. Quoi qu'il en soit, la "chambre à fermentation" avec ses symbiotes occupe un volume considérable dans l'abdomen (représentant jusqu'au tiers du volume total) et constitue donc un fardeau important pour le termite. Dans la plupart des espèces, les soldats reçoivent de leurs congénères surtout des aliments bruts et ont donc besoin des symbiotes spécifiques. Corrélativement, leur volume intestinal est voisin de celui des ouvriers quoique parfois un peu plus faible (Deligne, 1970). Dans quelques espèces, on constate au contraire que les soldats ont un intestin postérieur très réduit, dépourvu de symbiotes. Le contenu intestinal, optiquement vide ou presque, indique que ces soldats reçoivent surtout une alimentation liquide, sans doute la salive des ouvriers (Noirot, 1955 ; Deligne, 1970). Cette évolution s'est produite indépendamment (convergence ou évolution parallèle) dans une vingtaine de genres dispersés dans 2 familles et 6 sous-familles. Ainsi est réalisé un allègement important de l'abdomen du soldat, ce qui accroit d'autant son efficacité ergonomique. Mais les choses ne sont pas toujours aussi simples : dans bien des cas, l'espace libéré par la réduction du volume intestinal est utilisé par les réservoirs hypertrophiés de glandes défensives. Il s'agit soit du réservoir unique de la glande frontale, soit des deux réservoirs des glandes salivaires. Dans l'un et l'autre cas, la libération de la contrainte née de la symbiose intestinale a permis un développement extrême de l'une ou l'autre forme de l'arme chimique.

Conclusion. Les ancêtres Blattoides des termites ne devaient posséder aucune adaptation particulière pour leur défense, contrairement aux Hyménoptères Aculéates où l'aiguillon de la femelle a dû favoriser l'apparition de la vie sociale. Les premières sociétés de "prototermites" étaient donc particulièrement vulnérables, et une forte pression de

sélection s'est exercée en faveur de la différenciation d'une caste défensive qui a dû apparaître très tôt dans l'histoire évolutive des Isoptères.

La spécialisation comportementale des soldats a sans doute été phylogénétiquement très précoce (on l'observe chez toutes les espèces actuelles). Elle en fait une caste dépendante, dont la nourriture constitue une charge pour la société ; mais le bénéfice (la défense) justifie l'investissement. En revanche l'apparition d'un type de développement convergeant avec l'holométabolie reste une énigme. Le présoldat est nourri par la société mais ne lui apporte rien en échange, puisqu'il est totalement inapte au combat. Intuitivement, il aurait dû être contre-sélectionné. Son existence est d'autant plus paradoxale que chez les termites primitifs la transformation en soldat n'a pas une telle ampleur que deux mues paraissent nécessaires. L'intéressante hypothèse de Myles (1989), qui voit dans le soldat un sous-produit de la néoténie, reste très spéculative et ne résout en rien le problème du présoldat. Mais une fois acquis, le développement holométabole rend possible des transformations plus importantes, de véritables métamorphoses, dont l'amplitude peut être comparable à celle de bien des holométaboles primitifs. L'holométabolie des soldats apparaît donc comme une préadaptation à leur diversification, simple constatation qui ne résout rien car on ne saurait expliquer le passé par le futur.

Les soldats de termites me semblent un bon exemple de l'importance des contraintes dans l'évolution. Une fois la caste réalisée, le développement holométabole ouvre un champ presqu'illimité à la diversification. La simplification du comportement autorise des innovations qui seraient létales chez un insecte normal, même social (si elles empêchent par exemple la prise de nourriture). Ces soldats nous montrent en outre comment un changement, même tardif (post-embryonnaire), dans le programme de développement peut créer une nouveauté évolutive. Les soldats de termites ne feraient-ils pas partie des "hopeful monsters" de Goldschmidt ?

Références

DELIGNE J., 1966.- Caractères adaptatifs au régime alimentaire dans la mandibule des Termites (Insectes Isoptères). C.R. Acad. Sc., 263 (D), 1323-1325.

DELIGNE J., 1970.- Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de Termites (Insectes Isoptères). Thèse, Univ. Bruxelles.

DELIGNE J., 1971.- Mécanique du comportement de combat chez les soldats de termites (Insectes Isoptères). Forma et Functio, 4, 176-187.

DELIGNE J., QUENNEDEY A., BLUM M.S., 1981.- The enemies and defence mechanisms of termites. In : Hermann H.R. (ed.). Social Insects, vol. II, 1-76, Academic Press, London and New York.

GRASSE P.-P., 1939.- Comportement et particularités physiologiques des soldats de Termites. Bull. Soc. Zool. France, 64, 251-262.

MYLES T.G., 1989.- Resource inheritance in social evolution from termite to man. In : Slobotchikoff C. (edit.). The Ecology of Social Behavior, Academic Press, London and New York.

NOIROT Ch., 1955.- Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae). Ann. Sci. Nat., Zool., (11) 17, 399-595.

NOIROT Ch., 1989.- Social structure in termite societies. Ethol. Ecol. Evol., 1, 1-17.

NOIROT Ch., PASTEELS J.M., 1987.- Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. Experientia, 43, 851-860.

SANDS W.A., 1965.- A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian region. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol., Suppl. 4, 1-172.

SCHEDEL A., KAIB M., 1986.- Polyethism during foraging in Schedorhinotermes lamanianus (Rhinotermitidae) in unprotected areas : the role of exocrine glands. In : Eder J., Rembold H. (edit.) Abstracts 10th Int. Congress IUSSI, J. Peperny, München, p. 149.

TRANIELLO J.F.A., 1981.- Enemy deterrence in the recruitement strategy of a termite : soldier-organized foraging in Nasutitermes costalis. Proc. Nat. Acad. Sci., 78, 1976-1979.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 211-218 (1990)

RELATION ENTRE LA FECONDITE DES REINES DE FOURMIS RECEMMENT ACCOUPLEES ET LEUR MODE DE FONDATION

Luc Passera[1] et Laurent Keller[2]

1) Laboratoire d'Entomologie (LA n°333), Université Paul-Sabatier, 118 rte de Narbonne, 31062, Toulouse, France
2) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, Lausanne 17, Suisse

Résumé: Schématiquement on distingue chez les fourmis deux modes principaux de fondation des nouvelles sociétés: la fondation indépendante et la fondation dépendante. Ces deux stratégies entraînent des particularités biologiques importantes. On a étudié dans le présent travail les conséquences du type de fondation sur la fécondité des jeunes reines.

Chez les reines monogynes des espèces à fondation indépendante (*Camponotus ligniperda, Camponotus herculeanus, Lasius niger*), on observe une fécondité d'abord très faible puis qui augmente ensuite régulièrement avec le temps. Chez les reines polygynes des espèces à fondation dépendante (*Plagiolepis pygmaea, Iridomyrmex humilis*), la fécondité atteint pratiquement son niveau maximal dans les semaines qui suivent l'accouplement.

Ces différences dans le niveau de l'activité ovarienne sont confrontées à l'espérance de vie des femelles. Il apparaît que les espèces monogynes à fondation indépendante ont une durée de vie de plusieurs années; leur fécondité ne s'exprimera pleinement qu'au bout de plusieurs saisons d'activité. A l'inverse, les reines polygynes à fondation dépendante ont une vie bien plus courte; elles compensent ce handicap par une ponte qui atteint son niveau maximal dès la fondation.

Mots clés: *Camponotus ligniperda, Camponotus herculeanus, Lasius niger* , *Plagiolepis pygmaea, Iridomyrmex humilis*, fondation des sociétés, accouplement, fécondité des jeunes reines, durée de vie.

Summary: **Relationship between the fecundity of newly mated queens and their mode of colony founding.**

It is generally assumed that two major mode of colony founding occur in ants: independent and dependent founding. These two strategies involve some important biological features. The objective of this investigation was to document the fecundity of newly mated queens in relation to the mode of colony founding.

Fecundity of monogynous queens exhibiting independent founding (*Camponotus ligniperda, Camponotus herculeanus, Lasius niger*) is first very weak then increases slowly with time. In contrast, fecundity of polygynous queens founding dependently (*Plagiolepis pygmaea, Iridomyrmex humilis*) reaches the maximum level only a few weeks after mating.

These differences in ovarian activity are discussed in relation to the life-span of the queens. Monogynous queens employing independent colony founding live to be several years old; their fecundity reaches its maximum level after only several years of ovarian activity. The life-span of polygynous queens founding dependently seems to be shorter; these females compensate for this handicap by a fecundity rate which is relatively high shortly after mating.

Key words: *Camponotus ligniperda, Camponotus herculeanus, Lasius niger* , *Plagiolepis pygmaea, Iridomyrmex humilis*, mode of colony founding, mating, fecundity of young queens, life-span.

INTRODUCTION

La polygynie rencontrée chez certaines espèces de fourmis est habituellement considérée comme apparue postérieurement à la monogynie (Hölldobler et Wilson, 1977). L'option polygynie confrontée à l'option monogynie soulève un certain nombre de questions qui tournent autour de la valeur adaptative des deux systèmes. C'est pourquoi plusieurs études ont eu pour objet la mesure soit de l'investissement énergétique nécessaire à la production des sexués (Boomsma et Izaaks, 1985) soit de la production ovarienne et par conséquent de la descendance dans les deux systèmes (Mercier *et al.*, 1985). Pour ce dernier aspect, seules les reines des sociétés adultes ont été prises en compte. Plusieurs études ont montré que la fécondité royale ramenée à une reine est plus faible chez les espèces polygynes que chez les espèces monogynes. Dans le présent travail nous avons voulu nous intéresser à la ponte des reines non plus dans les sociétés matures mais au cours de la période de fondation. On sait que les reines des espèces monogynes fondent habituellement dans l'isolement complet (fondation dite indépendante). Les reines des espèces polygynes en sont incapables, aussi se font-elles adopter par des sociétés voisines ou restent-elles dans leur société d'origine; dans tous les cas elles sont assistées par des ouvrières qui soignent le couvain (fondation dite dépendante). Ces modalités très différentes entraînent-elles des variations dans le fonctionnement ovarien?

MATERIEL ET METHODES

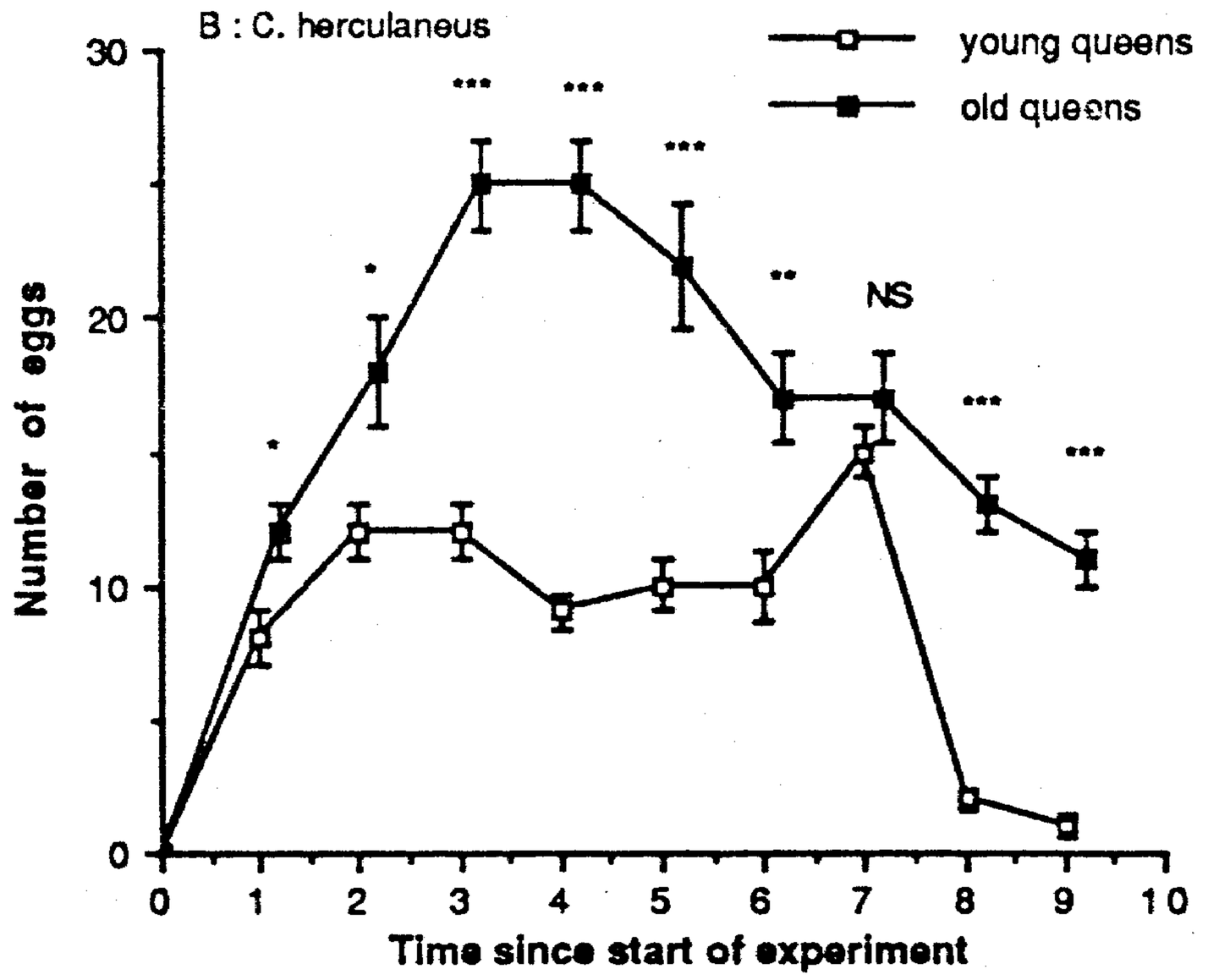
Notre choix s'est porté sur trois espèces monogynes à fondation indépendante (*Lasius niger, Camponotus herculeanus, Camponotus ligniperda*) et sur deux espèces polygynes à fondation dépendante (*Plagiolepis pygmaea, Iridomyrmex humilis*). Les femelles des formes monogynes ont été recueillies juste après le vol nuptial en juin et juillet. Les jeunes reines ont été élevées dans des petites cellules approvisionnées en miel et insectes dès que les premières ouvrières émergent. Les oeufs, larves, nymphes et ouvrières sont dénombrées chaque semaine et ceci pendant deux ans. Toutes les sociétés ont hiverné à 12 ± 3°C pendant trois mois de décembre à février.

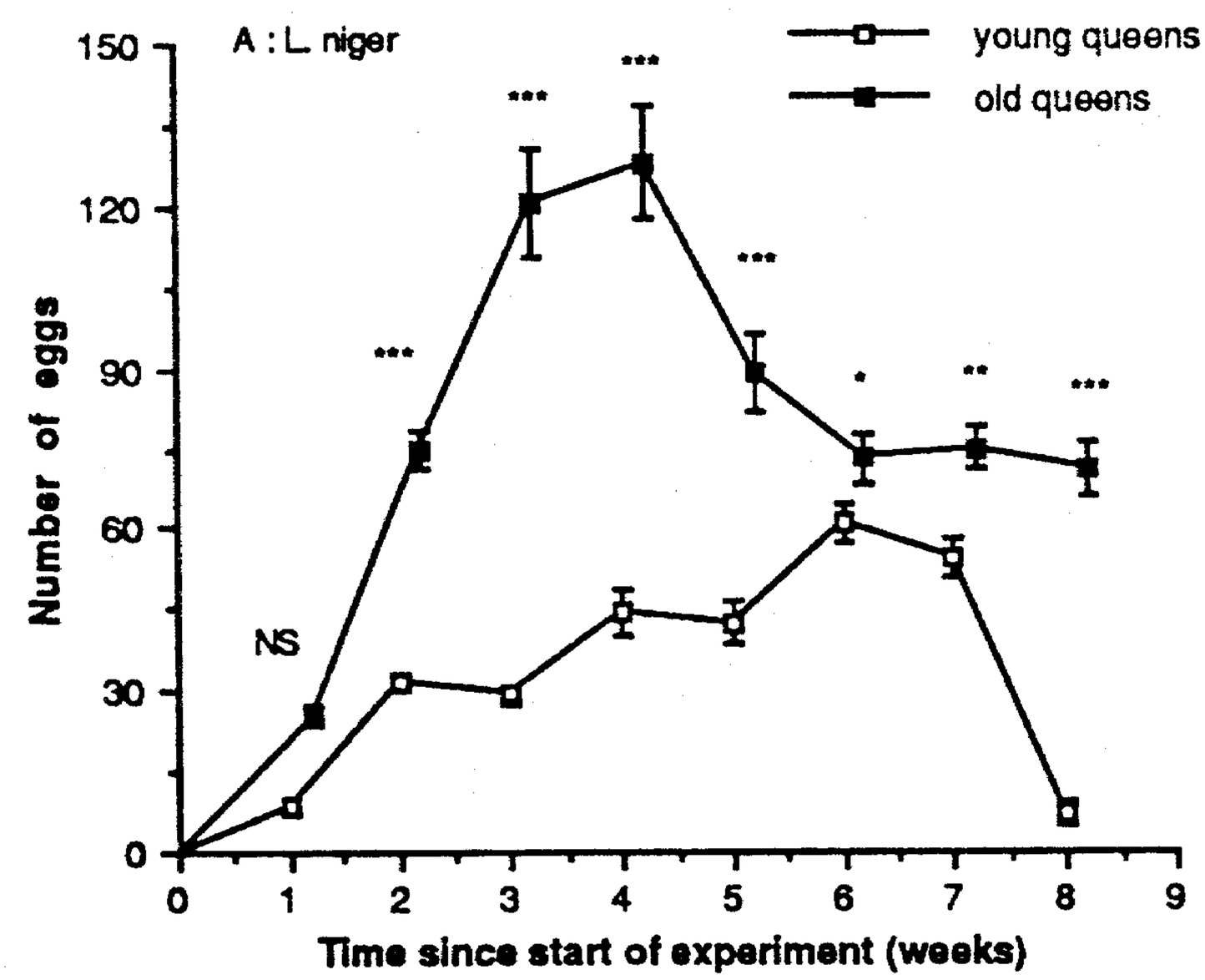
Les sociétés de *Plagiolepis pygmaea* ont été récoltées avec leurs reines pondeuses début juillet avant le vol nuptial. De jeunes sexués nés au laboratoire à la mi-juillet ont essaimé dans de grandes cages expérimentales. Les jeunes reines ainsi fécondées sont marquées à la peinture avant qu'elles ne regagnent leur nid d'origine. A l'automne les colonies contiennent donc à la fois des jeunes reines âgées de moins de 4 mois et des vieilles reines âgées d'au moins 16 mois. Après une hibernation artificielle de 5 mois on réalise de petites unités formées en moyenne de 23 ouvrières plus une reine dite "vieille" âgée alors d'au moins 21 mois ou d'une reine dite "jeune" âgée alors de 9 mois. La fécondité des deux sortes de reines est mesurée pendant cinq semaines.

Concernant la fourmi d'Argentine, les sexués sont élevés au laboratoire à partir de larves orphelines. L'accouplement qui n'exige pas de vol nuptial se déroule dans les nids mêmes quelques jours après l'émergence des femelles. Dès la chute des ailes on réalise des élevages formés d'ouvrières accompagnées d'une jeune reine ou d'une vieille reine récoltée dans la nature. Ces dernières reines sont âgées de 10 à 12 mois puisqu'elles ont été produites la saison précédente et que d'autre part elles sont exécutées au bout d'un an. Comme précédemment la fécondité des deux types de reines est mesurée pendant 45 jours.

RESULTATS

Espèces monogynes: Les reines des trois espèces prises en considération montrent une évolution comparable en ce qui concerne leur fécondité. Les premiers oeufs sont pondus entre le premier et le cinquième jour qui suivent le vol nuptial. Les premières ouvrières émergent 5 à 8 semaines plus tard. Chez les trois espèces, le nombre d'oeufs par colonie augmente régulièrement après le début de la fondation (fig 1). Après avoir





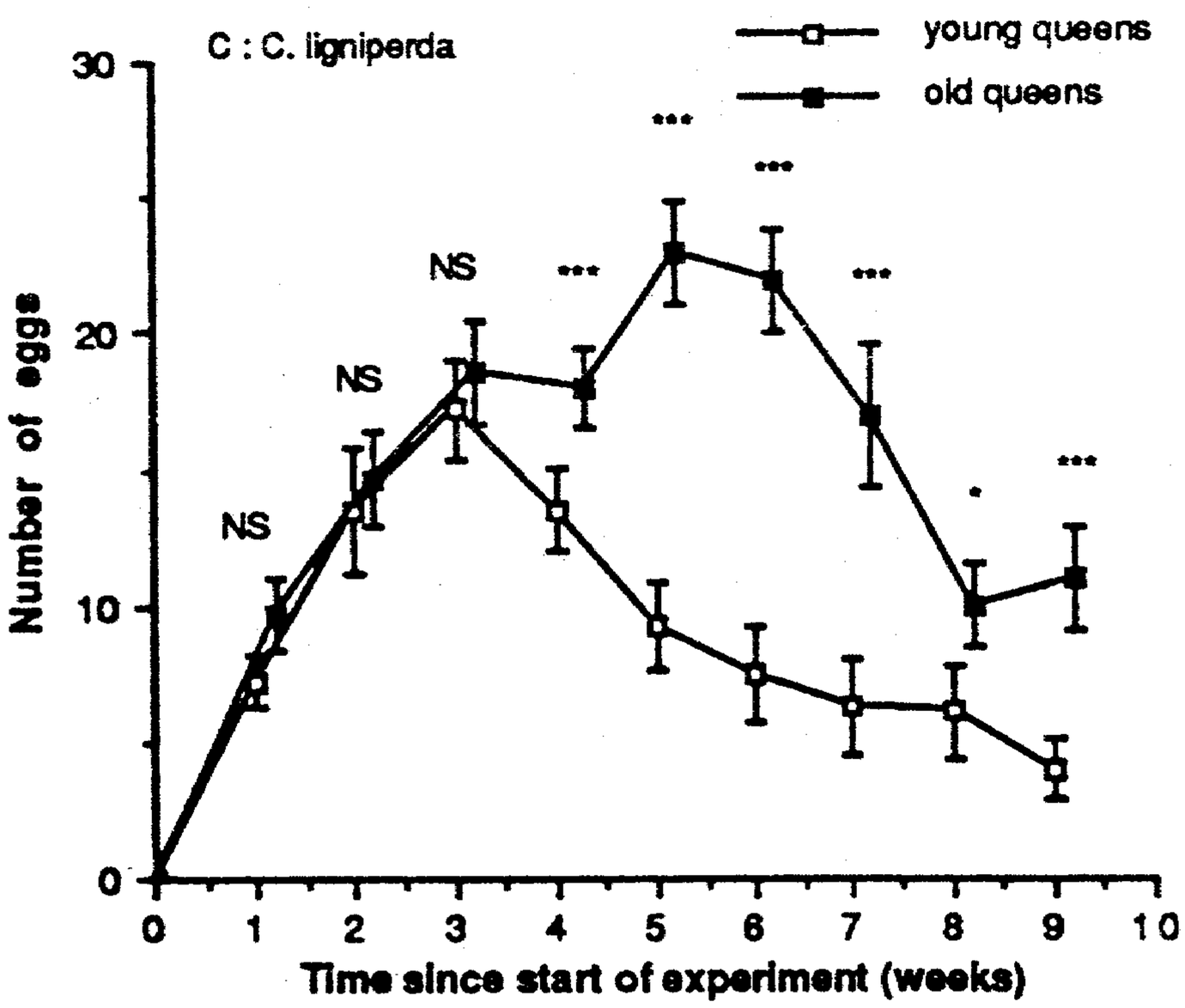


Fig. 1. Means±SE number of eggs per colony of (A) Lasius niger *(N=9), (B)* Camponotus herculeanus *(N=7) and (C)* Camponotus ligniperda *(N=7) during the 60 days following mating flight (young queens) and 60 days following overwintering (old queens). Probabilities are given for t-tests; * = P<0.05; ** = P<0.01; *** = P<0.001.*

Fig.1. Nombre d'oeufs moyen (± erreur standard) comptés dans des sociétés de (A) Lasius niger *(N=9), (B)* Camponotus herculeanus *(N=7) et (C)* Camponotus ligniperda *(N=7) pendant les 60 jours qui suivent le vol nuptial (jeunes reines) et pendant les 60 jours qui suivent l'hibernation (vieilles reines). Les probabilités sont données après application du test t ; * = P<0,05; ** = P<0,01; *** = P<0,001.*

atteint un maximum qui, selon l'espèce, se situe entre la 3ème et la 6ème semaine, le nombre d'oeufs décroît et s'annule 2,5 à 3,5 mois plus tard si bien qu'il n'y a plus d'oeufs à l'entrée en hibernation. Lors de la reprise d'activité au printemps suivant, les reines qui ont franchi le cap de la fondation sont accompagnées de 2 à 8 ouvrières chez les *Camponotus* et de 19 à 28 ouvrières chez le *Lasius* . Il est alors intéressant de remarquer que la ponte de la reine est toujours plus élevée que ce qu'elle était la saison précédente lors de la fondation. La différence est toujours significative sauf à une reprise chez *L. niger* et *C. herculeanus* . Les résultats mettent plus de temps à devenir significatifs chez *C. ligniperda* .

Espèces polygynes : chez *P. pygmaea* , lors de la reprise d'activité, les jeunes reines pondent leur premier oeuf 2 jours avant les reines âgées. Sauf au cours de la 4ème semaine, la fécondité des jeunes reines a toujours été plus élevée que celle des reines âgées mais la différence est assez faible si bien qu'elle n'est significative qu'au cours de la première semaine et de la dernière semaine (fig 2). Au total le nombre moyen d'oeufs émis par les jeunes reines est deux fois plus élevé que celui émis par les vieilles reines (31,4 ± 29,0 contre 17,8 ± 16,7) bien que la différence ne soit pas significative en raison de la grande dispersion des résultats.

Chez *I. humilis* , la fécondité des jeunes reines a été comparable à celle des vieilles femelles (11,9 ± 5,9 contre 10,4 ± 8,1)(fig 2).

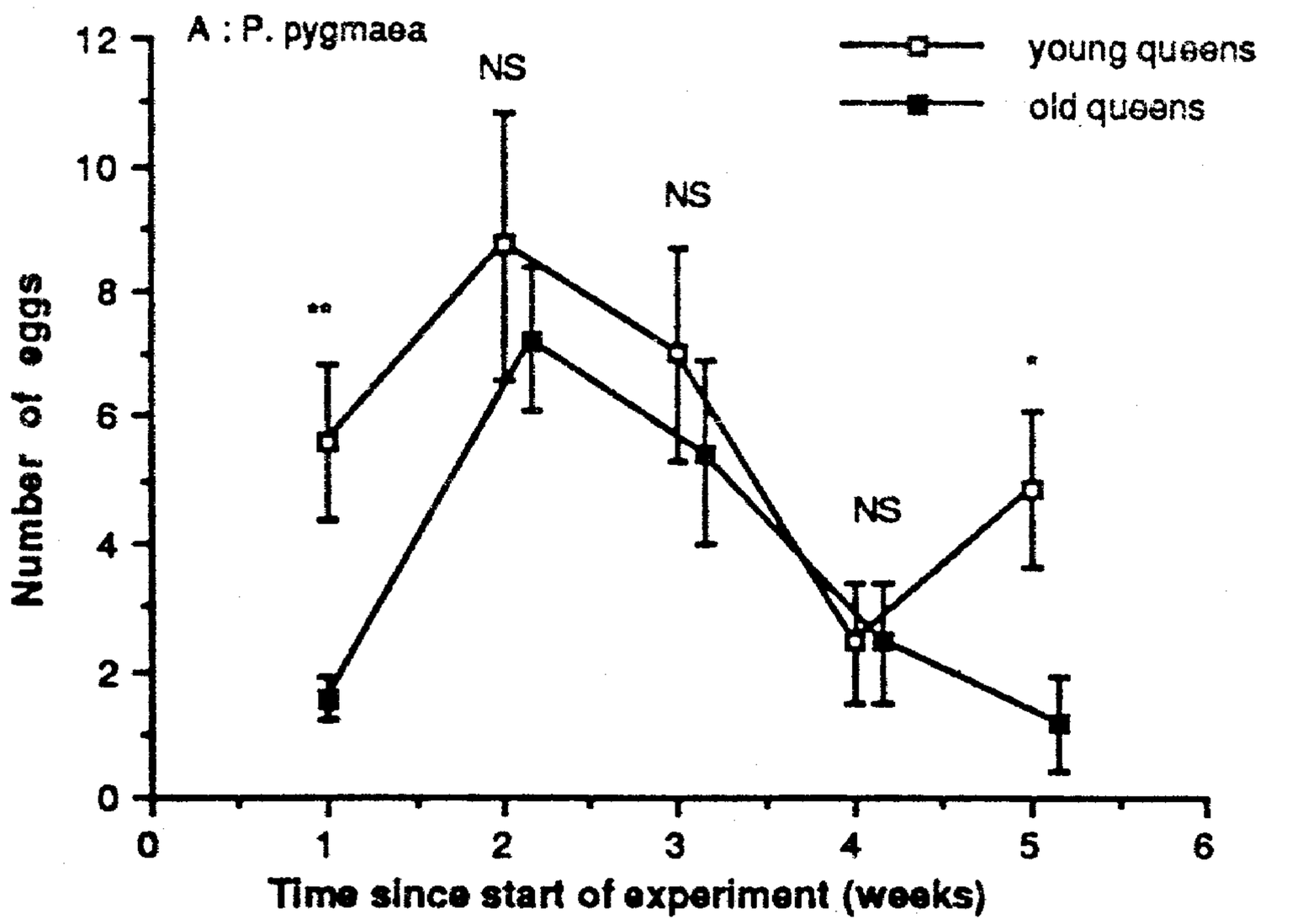


Fig. 2. (A) Means±SE number of eggs per colony of Plagiolepis pygmaea *containing young queens less than 9 months old (White squares, N=21) and old queens being one year older (black squares, N=18). (B) Means±SE fecundity of* Iridomyrmex humilis *newly mated queens (white squares, N=10) and old queens about one year old (black squares, N=12). Probabilities are given as in Fig.1.*

Fig. 2. (A) Nombre d'oeufs moyen (± erreur standard) comptés dans des sociétés de Plagiolepis pygmaea *contenant une jeune reine âgée de moins de 9 mois (carrés blancs, N=21) et une vieille reine âgée d'au moins un an (carrés noirs, N=18). (B) Fécondité moyenne (± erreur standard) de reines nouvellement fécondées d'*Iridomyrmex humilis *(carrés blancs, N=10) et de reines vieilles âgées d'environ un an (carrés noirs, N=12). Les probabilités sont calculées comme dans la fig.1.*

DISCUSSION

Ainsi, chez les espèces monogynes à fondation indépendante, le nombre d'oeufs émis par les reines est très inférieur pendant la période claustrale à ce qu'il sera la deuxième saison, lorsque les premières ouvrières seront venues relayer la reine dans les soins prodigués au couvain. Ces résultats sont d'ailleurs comparables à ceux trouvés chez plusieurs fourmis à fondation indépendante comme *Myrmica rubra* (Brian, 1957), *Solenopsis invicta* (Markin *et al.*, 1973), *Messor ebeninus* (Tohmé, 1975) ou encore *M. barbarus* (Cerdan et Delye, 1987). Chez toutes ces espèces, la fécondité des reines augmente en fonction de leur âge, de celui de leur société et donc du nombre des ouvrières. Toutes ces données sont en accord avec les observations histologiques et anatomiques réalisées chez *Camponotus lateralis* (Palma-Valli et Delye, 1981): le nombre de follicules par ovariole augmente avec l'âge de la reine; on en trouve 2 à 8 chez de jeunes reines âgées de 1 à 3 ans et plus de 20 chez de vieilles reines âgées de 5 à 6 ans. La fécondité des reines est probablement dépendante du nombre des ouvrières qui les nourrissent et qui soignent le couvain.

Les résultats trouvés chez les espèces polygynes à fondation dépendante contrastent fortement avec ceux que l'on vient d'évoquer. Les reines de la fourmi d'Argentine atteignent très vite, c'est-à-dire moins de 2 semaines après leur émergence, leur fécondité maximale. De même, la fécondité des jeunes reines de *P. pygmaea* âgées de quelques mois est au moins aussi importante et peut-être même plus, que celle de reines âgées de plus d'un an. Ces données suggèrent que, contrairement aux reines pratiquant la fondation en solitaire, celles qui se font aider par des ouvrières atteignent dès le début de leur activité ovarienne des taux élevés de fécondité.

Les potentialités reproductrices des reines impliquent évidemment de prendre en compte leur longévité (tableau I). Les espèces monogynes ont une survie souvent très importante, le record appartenant à *Lasius niger* avec 28 ans,mais même les plus fragiles comme les *Myrmecia* vivent au moins 5 ans.

A l'inverse, les reines des espèces polygynes ne dépassent pas 5 ans. Par exemple chez *I. humilis* 90 % des reines nées en mai-juin sont exécutées en avril-mai de l'année suivante. Chez *P. pygmaea* , nous n'avons pas de données précises mais 25 % des "vieilles reines" meurent au cours de la sortie d'hibernation.

Au total, les reines des espèces polygynes dont la fécondité individuelle est plutôt faible et la longévité réduite compensent ces handicaps par une montée en puissance de leur capacité ovarienne extrêmement rapide et même immédiate après la fécondation. Les reines des espèces monogynes adoptent une stratégie différente basée sur une longévité bien plus importante : ce n'est qu'au bout de plusieurs années qu'elles atteignent leur fécondité maximale. Il faut toutefois remarquer que les avantages sélectifs des deux systèmes ne doivent pas se réduire à une étude numérique de la descendance ouvrière mais prendre également en compte la quantité de sexués produits.

LONGEVITE DES REINES

ESPECES	ANNEES	AUTEURS
espèces monogynes		
Myrmecia	5-6	Haskins & Haskins, 1980
Camponotus lateralis	5-6	Palma-Valli & Delye, 1981
Solenopsis invicta	6-7	Tschinkel, 1987
Camponotus ligniperda	> 7	Keller (non publié)
Ectatomma ruidum	8	Haskins & Haskins, 1980
Messor semirufus	8	Tohmé & Tohmé, 1978
Lasius alienus	8	Janet, 1904
Harpagoxenus sublaevis	10	Buschinger, 1974
Aphaenogaster picea	10	Haskins, 1960
Camponotus perthensis	11	Haskins & Haskins, 1980
Leptothorax	11-20	Plateaux, 1986
Stenamma westwoodi	17-18	Donisthorpe, 1936
Lasius flavus	>22,5	Prescott, 1973
Lasius niger	28	Kutter & Stumper, 1969
espèces polygynes		
Monomorium pharaonis	<1	Peacok & Baxter, 1950
Iridomyrmex humilis	<1	Keller & Passera, 1988
Wasmannia auropunctata	<2	Ulloa-Chacon & Cherix, 1988
Myrmica	1-5	Elmes, 1987
Odontomachus haematoda	4-5	Haskins & Haskins, 1980

Tableau I Table I
Données de la littérature concernant la longévité des reines
Data in myrmecological references regarding queens survivorship

REFERENCES

Boomsma J.J., Izaaks J.A., 1985. Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, ***18***, 19-27.

Brian M.V., 1957. The growth and development of colonies of the ant *Myrmica*.. *Insectes soc.*, **4**, 177-190.

Buschinger A., 1974. Experimente und Beobachtungen zur Gründung und Entwicklung neuer Sozietäten der Sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.). *Insectes soc.*, **21**, 381-406.

Cerdan P., Delye G., 1987. La fondation et les premières années du développement de la société de *Messor barbarus* (L.)(Hymenoptera, Formicidae).*C. R. Acad. Sc. Paris*, **305**, s.III, 31-34.

Donisthorpe H., 1936. The oldest insect on record. *Entomol. Rec. & J. Var.*, **48**, 1-2.

Elmes G.W., 1987. Temporal variation in colony populations of the ant *Myrmica sulcinodis*. I. Changes in queen number, worker number and spring production. *J. Anim. Ecol.*, **56**, 559-571.

Haskins C.P., 1960. Note on the natural longevity of fertile females of *Aphaenogaster picea.. J. N.Y. Entomol. Soc.*, **68**, 66-67.

Haskins C.P., Haskins E.F., 1980. Notes on female and worker survivorship in the archaic ant genus *Myrmecia . Insectes soc.*, **27**, 345-350.

Hölldobler B., Wilson E.O., 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution (Hym.Formicidae). *Naturwissenschaften*, **64**, 8-15.

Janet C., 1904. *Observations sur les Fourmis*. Ducourtieux & Gout, publ., Limoges, France, 144 p.

Keller L., Passera L., 1988. Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Int. J. Invert. Repr. and dev.*, **13**, 31-38.

Kutter H., Stumper R., 1969. Hermann Appel, ein leidgeadelter Entomologe (1892-1966). *Proc. 6th Int. Cong. IUSSI* , Bern, 275-279.

Markin G.P., Dillier J.H., Collins H.L., 1973. Growth and development of colonies of the red imported fire ant *Solenopsis invicta . Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **66**, 803-808.

Mercier B., Passera L., Suzzoni J.P., 1985. Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae) II. La fécondité des reines en conditions expérimentales polygynes. *Insectes soc.*, **32**, 349-362.

Palma-Valli G., Delye G., 1981. Contrôle neuro-endocrine de la ponte chez les reines de *Camponotus lateralis* Olivier (Hymenoptera Formicidae). *Insectes soc.*, **28**, 167-181.

Peacock A.D., Baxter A.T., 1950. Studies in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). 3. Life history. *Entomol. Mon. Mag.*, **86**, 171-178.

Plateaux L., 1986. Comparaison des cycles saisonniers, des durées des sociétés et des productions des trois espèces de fourmis *Leptothorax (Myrafant)* du groupe *nylanderi . Actes Coll. Insectes soc.*, **3**, 221-234.

Prescott H.W., 1973. Longevity of *Lasius flavus* (F.) (Hym.Formicidae): a sequel. *Entomol. Mon. Mag.*, **109**, 124.

Tohmé G., 1975. Ecologie, biologie de la reproduction et éthologie de *Messor ebeninus* Forel. (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicidae). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **59**, 171-251.

Tohmé G., Tohmé H., 1978. Accroissement de la société et longévité de la reine et des ouvrières chez *Messor semirufus* (André) (Hym. Formicoïdea). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **286**, D, 961-963.

Tschinkel W.R., 1987. Fire ant queen longevity and age estimation by sperm depletion. *Ann. Entomol., Soc. Am.*, **80**, 263-266.

Ulloa-Chacon P., Cherix D., 1988. Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* R. (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes soc.*, **5**, 121-129.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 195-202 (1990)

LA REPRODUCTION CHEZ LES FOURMIS PONÉRINES

Christian Peeters

School of Biological Science, University of New South Wales, PO Box 1, Kensington NSW 2033, AUSTRALIA

Résumé. L'étude des fourmis appartenant à la sous-famille primitive des Ponerinae permet de reconstituer quelques étapes de l'évolution des comportements sociaux, en particulier la répartition des rôles reproducteurs et stériles. Les castes reine et ouvrière sont morphologiquement nettes, bien que la divergence entre celles-ci soit peu prononcée dans de nombreuses espèces. De plus, la trophallaxie n'existe pas entre les adultes et les larves d'une société. En conséquence, les reines fécondées et désailées ne sont pas capables de fonder une nouvelle société sans chasser hors du nid, et elles ont une faible fécondité. Il y a deux importantes modifications de la structure sociale chez les Ponérines: (1) évolution de reines qui n'ont jamais d'ailes (=ergatoïdes); (2) disparition de la caste reine dans un petit nombre d'espèces où la reproduction est effectuée par des ouvrières fécondées (=gamergates). Chez certaines espèces sans reine il y a toujours une seule gamergate dans chaque société, mais chez d'autres espèces il y en a plusieurs et il semble qu'il n'y ait pas de régulation sociale.
Mots clés : fourmis, Ponerinae, reproduction, morphologie, structure sociale.

Summary. **Reproduction in ponerine ants**

The study of ants belonging to the primitive subfamily Ponerinae provides a unique insight into the evolution of social behaviour, and in particular reproductive division of labour. Queen and worker castes are morphologically distinct, although in several species there is only a limited divergence between them. Trophallaxis does not exist between inhabitants (adults and brood) of a colony. As a result, mated dealate queens are unable to start a new colony without hunting outside the nest, and they have a low fecundity. There are two important modifications of the social structure in ponerine ants: (1) evolution of queens which never have wings (=ergatoid); (2) disappearance of the queen caste in a small number of species - reproduction is carried out by mated workers (=gamergates). In some queenless species there is always only one gamergate per colony, while in others there are several gamergates in each colony, and apparently no social regulation.
Key words : ants, Ponerinae, reproduction, morphology, social structure.

Introduction

L'étude des fourmis primitives présente un intérêt primordial pour la compréhension de l'évolution sociale. La sous-famille des Ponerinae est un groupe paraphylétique qui est à la souche de plusieurs groupes de fourmis évoluées. Certaines espèces ont des caractères archaïques et d'autres des caractères beaucoup plus avancés, tant sur le plan social que morphologique. Donc une étude comparative peut permettre d'obtenir une perspective utile sur la phylogenèse de la répartition des rôles joués par les individus reproducteurs et par les individus stériles.

Chez les fourmis (ainsi que chez les guêpes vespines et quelques abeilles), il existe deux catégories d'adultes femelles - les reines et les ouvrières. Ces castes physiques résultent d'une divergence du développement pendant la croissance larvaire, et représentent une spécialisation de la morphologie adulte pour des rôles différents. Chez la sous-famille des Ponerinae, le dimorphisme entre les castes reine et ouvrière est généralement peu marqué, bien que la différence en apparence externe soit nette (ocelles, ailes et structure du thorax).Reines et ouvrières ont souvent des ovaires similaires, voire identiques, et les ouvrières ont très rarement perdu leur spermathèque. Cette faible différenciation morphologique, qui représente un état primitif, a restreint les possibilités d'élaboration de la structure sociale. Je pense que cette contrainte a aussi entraîné deux modifications évolutives importantes: beaucoup d'espèces de Ponérines ont des reines qui n'ont jamais d'ailes (=reines ergatoïdes), et quelques autres ont remplacé les reines par des ouvrières reproductrices (=gamergates).

Je présente ici un tour d'horizon des caractéristiques des différentes catégories d'individus reproducteurs, et des modalités de reproduction des sociétés. Il est nécessaire de rappeler que toutes les Ponérines chassent leurs proies, avec une gamme étendue de stratégies d'approvisionnement. Certaines espèces ne coopèrent pas et n'emploient pas de pistes, tandis que d'autres chassent en groupe, avec différents niveaux de complexité (PEETERS et CREWE 1987).

Espèces avec reines ailées

L'existence de reines ailées est l'état ancestral chez les Ponerinae. Chez *Amblyopone*, le genre le plus primitif de la sous-famille, les reines ne sont presque pas plus grandes que les ouvrières, bien que leur thorax ait une structure très différente (BROWN 1960). La divergence de taille est plus marquée chez d'autres espèces (par exemple BROWN 1958), et atteint son maximum chez *Brachyponera lutea*, où les reines sont deux fois plus grandes que les ouvrières.

La différenciation morphologique limitée des reines est reflétée dans les modalités de fondation des colonies. Les muscles associés aux ailes ne sont pas très volumineux, et l'autolyse des masses musculaires et des réserves de lipides ne suffit pas à nourrir la première génération d'ouvrières. En plus, la trophallaxie n'existe pas chez les Ponérines, et la reine ne peut pas régurgiter de la nourriture aux larves, qui doivent donc être nourries avec des bouts de proies. En conséquence, une fois fécondées et désailées, les fondatrices

sont forcées de chasser en dehors de la logette souterraine. Ceci entraîne des risques de prédation et peut être associé à une forte mortalité dans certains habitats. La fondation avec claustration partielle est donc une caractéristique importante des Ponérines. La seule exception est *Brachyponera lutea,* où les reines ont une importante musculature alaire et sont capables de fondation avec claustration complète (HASKINS et HASKINS 1950).

Un autre aspect de cette spécialisation morphologique peu prononcée est le dimorphisme ovarien entre les castes (FRESNEAU 1984). Chez plusieurs espèces (par exemple *Amblyopone australis, Pachycondyla obscuricornis, Mesoponera australis*), les reines n'ont que 3+3 ou 4+4 ovarioles, ce qui est identique aux ouvrières. Néanmoins, dans d'autres espèces, le nombre d'ovarioles chez les reines a augmenté; chez *Rhytidoponera confusa,* les reines ont 6-8 ovarioles par ovaire, et les ouvrières 2-4; chez *Paltothyreus tarsatus*, les reines ont 13-14 ovarioles par ovaire et les ouvrières 6-7 (PEETERS 1987a). En conséquence, les reines ont une faible fécondité (relativement à celle des sous-familles plus évoluées): chez *Rhytidoponera confusa*, 9 oeufs/jour (PEETERS non publié); chez *Pachycondyla apicalis*, 3 oeufs/jour (FRESNEAU comm. pers.). Cette faible fécondité est aussi le résultat de l'absence de trophallaxie dans les sociétés de Ponérines. Donc les reines doivent se nourrir elles-mêmes des proies rapportées au nid.

La faible fécondité des reines semble être une des raisons principales pour la petite taille des sociétés de fourmis Ponérines - seulement quelques dizaines ou quelques centaines d'ouvrières (chez *Amblyopone silvestrii*- 18 $\pm$ 15 (N=30), MASUKO 1987; *Rhytidoponera confusa* (colonies avec reine)- 264 $\pm$ 144 (N=65), WARD 1983; *Pachycondyla apicalis* - 87 $\pm$ 75 (N=85), FRESNEAU comm. pers.; voir aussi PEETERS 1987a; HÖLLDOBLER et WILSON 1990). Très peu d'espèces ont plusieurs milliers d'ouvrières, ainsi par exemple *Brachyponera senaarensis*- 1082 $\pm$ 55 (N=14), DEJEAN et al. (MS).

Comme chez les sous-familles plus évoluées, les reines de Ponérines sont capables d'inhiber la reproduction des ouvrières. Chez *Rhytidoponera purpurea* et *Odontomachus affinis,* des ouvrières pondent des oeufs en l'absence de la reine (HASKINS et WHELDEN 1965, BRANDÃO 1983). De plus, les reines fécondées ont un profil comportemental distinct de celui des ouvrières (par exemple *Ectatomma ruidum*; CORBARA et al. 1989).

Espèces avec reines ergatoïdes

Dans un grand nombre d'espèces appartenant à 15 genres de Ponérines, les reines ailées ont été remplacées par des reines qui n'ont jamais d'ailes (PEETERS 1990). La perte des ailes est une modification secondaire qui a entraîné un changement dans la structure du thorax de la caste reine - les sclérites de vol deviennent réduits, et en conséquence le thorax peut ressembler grossièrement à celui des ouvrières. Ces reines ergatoïdes existent dans d'autres sous-familles de fourmis, mais elles sont alors souvent très distinctes des ouvrières à cause de leur plus grande taille (par exemple chez les Myrmicines). Cette distinction est spectaculaire chez les Dorylines et les *Eciton*, où les reines sont appelées "dichthadiiformes." Par

contre, chez les Ponérines, les reines ergatoïdes peuvent être superficiellement semblables aux ouvrières, à cause du dimorphisme limité entre les castes (par exemple chez *Leptogenys*).

La perte des ailes et la simplification du thorax n'ont jamais été associées à une réduction du potentiel reproductif (PEETERS 1990). Comme nous l'avons vu pour les reines ailées, les ovaires ne sont pas toujours plus grands que chez les ouvrières . Néanmoins, chez quelques espèces, les reines ergatoïdes ont beaucoup d'ovarioles et sont devenues très fécondes. Chez *Megaponera foetens,* les reines ont 32 ovarioles par ovaire, et les ouvrières *major* 12-15; les reines peuvent pondre 33 oeufs par jour; la taille des sociétés peut dépasser 1000 ouvrières (PEETERS 1987a). Chez *Leptogenys* cf. *mutabilis*, il y a plus de 30000 ouvrières par colonie (MASCHWITZ et al. 1989).

L'existence de reines ergatoïdes est associée à trois caractéristiques sociales: (i) la monogynie des sociétés: (ii) la reproduction des sociétés par fission; (iii) la production annuelle d'un très petit nombre de sexuées ergatoïdes. Malheureusement l'étude du comportement de fondation par fission est difficile, et très peu de données sont disponibles chez les Ponérines. Néanmoins, l'ébauche du phénomène qu'on retrouve chez les Dorylines et les *Eciton* est probable: pendant la période d'activité sexuelle, les nouvelles reines s'accouplent dans le nid ou dans sa proximité immédiate - la polygynie qui en résulte est de courte durée, car la colonie se fragmente et redevient monogyne.

Les reines ergatoïdes appartiennent donc, ainsi que les reines ailées, à une caste reproductrice qui est morphologiquement spécialisée. Bien que leur apparence externe peut être intermédiaire entre celle des reines ailées et celle des ouvrières, les ergatoïdes ne sont pas analogues aux intercastes qu'on retrouve chez d'autres fourmis, en particulier les Leptothoracines (PEETERS 1990). Les intercastes sont issus d'une croissance larvaire irrégulière, passant d'un programme de développement de reine à celui d'ouvrière. En conséquence, les intercastes d'une espèce représentent des étapes graduelles dans un continuum qui relie les ouvrières aux reines ailées, et elles existent en même temps que les reines ailées. Ceci n'est pas le cas avec les reines ergatoïdes, avec la seule exception de *Hypoponera eduardi* (LE MASNE 1956).

La valeur adaptive de la perte des ailes n'est pas bien comprise (mais voir BOLTON 1986); cette altération morphologique est associée à une modification du comportement de dispersion, mais représente peut être aussi une réponse aux problèmes de la fondation avec claustration partielle.

Espèces sans reine

Dans un petit nombre d'espèces appartenant à plusieurs genres et tribus, la caste reine a disparu, et certaines ouvrières sont fécondées et se reproduisent. Celles-ci sont appelées "gamergates", afin d'éliminer la confusion entre ouvrières reproductrices et reines ergatoïdes (qui peuvent être très semblables *par l'aspect externe* aux ouvrières), et pour souligner l'existence d'individus qui se reproduisent sexuellement sans appartenir à la caste reine. Dix espèces sans reine ont maintenant été étudiées en détail (Tableau 1), et il devient possible de faire quelques généralisations sur

l'organisation sociale des Ponérines avec gamergates. Les mâles sont toujours ailés et se dispersent parmi les colonies. L'accouplement prend place à l'intérieur ou en dehors des nids. La fécondité des gamergates (en moyenne de 1 oeuf/jour) est encore moindre que celle des reines Ponérines, bien que celle-ci varie selon les espèces. Ceci est reflété par la variation de taille des différentes sociétés, en particulier de celles ayant une seule gamergate (Tableau 1). Les gamergates ne travaillent pas à l'extérieur des nids. Les colonies se multiplient exclusivement par bouturage, car une gamergate est incapable (comportementalement et morphologiquement) de fonder une nouvelle société sans l'aide d'ouvrières non-fécondées.

Les espèces sans reine se retrouvent dans deux groupes:
(i) type polygyne: plusieurs gamergates coexistent dans chaque colonie; la proportion varie selon les colonies, ainsi que pendant l'année. Il semble qu'il n'y ait aucune régulation sociale, et n'importe quelle jeune ouvrière présente dans le nid pendant la période d'activité des mâles peut s'accoupler. Seules les ouvrières fécondées pondent des oeufs.

Espèces	Taille moyenne des sociétés	Nombre de gamergates	Références
Rhytidoponera confusa	164 ± 208	4 ± 3,5	(1)
R. sp. 12 (proche de *mayri*)	415 ± 165	23; 21	(2)
Platythyrea lamellosa	115 ± 83	1	(3)
Streblognathus aethiopicus	27 ± 13	1	(4)
Dinoponera quadriceps	66 ± 26	1-6	(5)
Diacamma australe	139 ± 61	1	(6)
Ophthalmopone berthoudi	186 ± 151 **	19 ± 29	(7)
Pachycondyla krugeri	52 ± 20	1	(8)
P. (Bothroponera) sublaevis	9 ± 2,5	1	(9)
Leptogenys schwabi	68 ± 29	6 ± 4	(10)

** les colonies sont polycaliques: taille moyenne des nids individuels.

Tableau 1. Relevé de quelques caractères biologiques chez plusieurs espèces de Ponérines sans reine.

Références: (1) WARD 1983; (2) PEETERS 1987b, PAMILO et al. 1985; (3) VILLET et al. 1990; (4) WARE et al. 1990; (5) ARAUJO et al. 1990; (6) PEETERS et HIGASHI 1989; (7) PEETERS et CREWE 1985; (8) WILDMAN et CREWE 1988; (9) PEETERS et al. MS; (10) ZINI comm. pers.

(ii) type monogyne: une seule ouvrière fécondée est présente dans chaque nid. Le mécanisme de régulation de l'accouplement et de la ponte des ouvrières dans ces sociétés monogynes n'est connu que chez *Diacamma australe,* où un comportement d'agression (sous forme de mutilation des moignons d'ailes) exerce un contrôle social. En effet, toutes les ouvrières éclosent avec ces moignons, mais ceux-ci sont vite arrachés par la gamergate, qui est la seule ouvrière adulte qui les garde (PEETERS et HIGASHI 1989). En plus, la gamergate est capable d'inhiber la ponte des ouvrières non-fécondées.

L'absence de la caste royale est une modification secondaire qui s'est réalisée indépendamment dans plusieurs espèces de cette sous-famille. Dans quelques genres on trouve des espèces avec reine et d'autres espèces sans reine, et même, chez *Rhytidoponera confusa*, certaines colonies ont une reine et d'autres ont des gamergates (WARD 1983). Chez *R. metallica,* les colonies ont toutes des gamergates, bien que des reines soient produites irrégulièrement et semblent n'avoir plus aucune fonction (HASKINS et WHELDEN 1965, WARD 1986). L'élimination des reines est un événement évolutif inattendu, puisque l'élaboration de la complexité sociale chez les fourmis a été rendu possible par une divergence morphologique de plus en plus marquée entre les castes reines et ouvrières. Le remplacement des reines par des ouvrières reproductrices semble en fait être un phénomène d'évolution régressive. Ainsi chez les Ponérines sans reine, la différenciation des rôles reproducteurs et stériles prend place exclusivement au stade adulte, ce qui est analogue au cas de certaines guêpes et abeilles primitives. Donc la répartition du travail n'est pas associée à une spécialisation morphologique - il y a seulement une différenciation physiologique et comportementale, dans laquelle la fécondation est impliquée.

La caste reine n'est disparue que dans un petit nombre d'espèces appartenant toutes à la sous-famille des Ponerinae. La seule exception est *Pristomyrmex pungens*, une Myrmicine japonaise où les ouvrières ne sont jamais fécondées mais sont capables de produire d'autres ouvrières par une parthénogenèse thélytoque (TSUJI 1988). Chez la plupart des fourmis Ponérines, la divergence entre les castes est peu prononcée - donc les ouvrières sont capables de s'accoupler, et comme les reines ont une faible fécondité, une ou plusieurs ouvrières peuvent les remplacer (ce qui est sans doute impossible quand les reines pondent de grandes quantités d'oeufs). Mais il est aussi nécessaire de connaître les circonstances écologiques dans lesquelles les ouvrières sont de meilleures reproductrices que les reines.

Conclusion

La divergence morphologique qui existe entre les castes reine et ouvrière est à la base de l'organisation sociale chez les fourmis. Les différences entre reines et ouvrières ont été accentuées progressivement pendant la radiation adaptive des fourmis. La répartition des rôles reproducteurs et stériles correspond à l'existence de ces deux catégories d'adultes femelles, bien que des modifications secondaires invalident la généralité de cette correspondance. Il est donc nécessaire de distinguer

entre structure et fonction afin d'établir correctement les étapes de l'évolution sociale. Parfois les gamergates sont appelées des "reines", ce qui cache le fait que la caste reproductrice a été éliminée dans quelques espèces.

PEETERS et CROZIER (1988) ont plaidé pour l'usage consistant des termes "reine", "ouvrière" et "caste". A l'heure actuelle ces termes sont employés, ou dans un sens morphologique, ou dans un sens fonctionnel, selon les auteurs.

Références

ARAUJO, C.Z., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P. 1990. - Données biologiques sur la fondation de colonies de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll.Insectes Sociaux, 6*.

BOLTON B. 1986. - Apterous females and shift of dispersal strategy in the *Monomorium salomonis*- group (Hymenoptera: Formicidae). *J. Natural History, 20,* 267-272.

BRANDÃO C.R. 1983. - Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* Guérin (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc., 30,* 193-203.

BROWN W.L. 1958. - Contributions towards a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bul. Mus. Comp. Zool. Harv., 118,* 173-362.

BROWN W.L. 1960. - Contributions towards a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bul. Mus. Comp. Zool. Harv., 122,* 143-230.

CORBARA B., LACHAUD J.-P., FRESNEAU D. 1989. - Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology, 82,* 89-100.

DEJEAN A., LACHAUD J.-P., NKOSI N. (MS) - Ecology and behavior of *Brachyponera senaarensis* (Mayr) (Formicidae: Ponerinae) I. Biology and social organization. Submitted.

FRESNEAU D. 1984. - Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym. Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc., 31,* 387-402.

HASKINS C.P., HASKINS E.F. 1950. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Brachyponera (Euponera) lutea* Mayr. *Psyche, 57,* 1-9.

HASKINS C.P., WHELDEN R.M. 1965. - "Queenlessness", worker sibship, and colony versus population structure in the formicid genus *Rhytidoponera. Psyche, 72,* 87-112.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O. 1990. - *The Ants.* Harvard University Press, Cambridge.

LE MASNE G. 1956. - La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Insectes Soc., 3,* 239-259.

MASCHWITZ U., STEGHAUS-KOVAC S., GAUBE R., HÄNEL H. 1989. - A South East Asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hym., Form.) with army ant life habits. *Behav. Ecol. Sociobiol., 24,* 305-316.

MASUKO K. 1987. - Ecology and Sociobiology of the primitive ant *Amblyopone silvestrii* (Wheeler) (Hymenoptera: Formicidae). Unpublished Ph.D. thesis, Tokyo Metropolitan University.

PAMILO P., CROZIER R.H., FRASER J. 1985. - Inter-nest interactions, nest autonomy, and reproductive specialization in an Australian arid-zone ant, *Rhytidoponera* sp. 12. *Psyche, 92,* 217-236.

PEETERS C. 1987a. - The diversity of reproductive systems in ponerine ants. In: Eder J., Rembold H. (eds) *Chemistry and biology of social insects.* Verlag J. Peperny, Munich, pp. 253-254.

PEETERS C. 1987b. - The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes Soc., 34,* 75-86.

PEETERS C. 1990. - Ergatoid queens and intercastes in ants: two distinct adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Insectes Soc.*, in press.

PEETERS C., CREWE R.M. 1985. - Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi:* an alternative form of eusocial organization. *Behav. Ecol. Sociobiol., 18,* 29-37.

PEETERS C., CREWE R.M. 1987. - Foraging and recruitment in ponerine ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche, 94,* 201-214.

PEETERS C., CROZIER R.H. 1988. - Caste and reproduction in ants: not all mated egg-layers are "queens". *Psyche, 95,* 283-288.

PEETERS C., HIGASHI S. 1989. - Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe. Naturwissenschaften, 76,* 177-180.

PEETERS C., HIGASHI S., ITO F. (MS) Reproduction in ponerine ants without queens: monogyny and exceptionally small colonies in the Australian *Pachycondyla sublaevis.* In preparation.

TSUJI K. 1988. - Obligate parthenogenesis and reproductive division of labor in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens.* Comparison of intranidal and extranidal workers. *Behav. Ecol. Sociobiol., 23,* 247-255.

VILLET M., HART A.P., CREWE R.M. 1990. - Social organization and division of labour in the Ponerine ant *Platythyrea lamellosa* (Roger). *J. Insect Behav.,* in press.

WARD P.S.1983. - Genetic relatedness and colony organization in a species complex of ponerine ants I. Phenotypic and genotypic composition of colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol., 12,* 285-299.

WARD P.S.1986. - Functional queens in the Australian greenhead ant, *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche, 93,* 1-12.

WARE A., COMPTON S., ROBERTSON H. 1990. - The monogynous gamergate social structure of *Streblognathus aethiopicus* Smith (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Insectes Soc.,* in press.

WILDMAN M.H., CREWE R.M. 1988. - Gamergate number and control over reproduction in *Pachycondyla krugeri* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc., 35,* 217-225.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 237-242 (1990)

MODALITES DE COLONISATION DES FOURMIS DU GROUPE FORMICA RUFA AU PARC NATIONAL DE GORCE (POLOGNE)

Bodhan Pisarski et Wojciech Czechowski

Académie polonaise des Sciences, Institut de zoologie, Wilcza 64, 00-679 Varsovie, Pologne.

Résumé. Une pullulation de Cephalcia falleni (Symphyta) s'est produite au Parc National de Gorce (Carpathes) au début des années 80. Elle a affecté 2800 hectares de forêts d'épicéas comprises entre 900 et 1300 m d'altitude; 400 hectares furent complétement anéantis. Afin de renforcer la résistance naturelle des forêts fortement affaiblies, des études ont été entreprises dés 1985 afin de transplanter des populations de F. polyctena. On trouve 5 espèces du groupe Formica rufa à Gorce ne dépassant pas 900 m. Parmi ces espèces F. polyctena s'est avérée adéquate pour entreprendre une colonisation artificielle (espèce polygyne, polycalique et à grande amplitude écologique). Environ 80 colonies ont été transplantées entre 1985 et 1989. La plupart d'entre elles fusionnèrent durant la première saison, mais les colonies transplantées les années suivantes ne le firent pas bien qu'ayant la même origine.

Mots clés: fourmis, groupe Formica rufa, colonisation artificielle, ravageur forestier, Cephalcia falleni.

Summary: Colonization of ants of the Formica rufa group at Gorce National Park (Poland)

An outbreak of Cephalcia falleni (Symphyta) occured in the Gorce National Park (Carpathians) in the beginning of the 80's. It affected 2'800 ha of spruce forests at 900-1300 m altitude ; on 400 ha the trees decayed completely. To increase natural resistance of strongly weakened forests, studies on the possibilities of artificial colonization of Formica polyctena on those areas were started in 1985. There are 5 ant species of Formica rufa group in the Gorce Mts., they however reach up to 900 m only. Among these species, only F. polyctena is suitable for colonization because of its biotic character (polygyny, polycalism, wide ecological amplitude). About 80 artificial colonies were established during 1985-1989. Many of them fused together during the first season of

their existence, whereas colonies established in different years did not tend to connect to each other, even if they were of the same origin.

Key words: ant, Formica rufa group, artificial colonization, pest control, Cephalacia falleni.

1. BUT DES RECHERCHES

En 1979, le service forestier du parc national de Gorce découvre trois foyers de pullulation de Cephalcia falleni. Jusqu'à cette date, jamais ce symphyte n'avait été considéré comme un ravageur en Europe septentrionale et dans les montagnes de l'Europe centrale. Vers la fin des années soixante-dix, cette espèce est apparue en masse en plusieurs points des Carpathes et des Sudètes polonaises au-dessus de 900 mètres d'altitude, provoquant la mort de pessières de montagne. La pullulation de C. falleni au parc national de Gorce, a touché 2'800 hectares de pessières entraînant la disparition de 400 hectares de forêts.

C'est pour cette raison que le directeur du parc national proposa à des institutions scientifiques d'effectuer des recherches sur les ennemis naturels de C. falleni. L'Institut de Zoologie à Varsovie entreprit donc des recherches sur les possibilités d'une colonisation artificielle de fourmis du groupe Formica rufa dans des zones infestées par C. falleni.

2. TERRAIN D'ÉTUDE

Gorce est une chaîne de montagnes située dans la partie centrale des Carpathes occidentales (altitude jusqu'à 1'300 m). Dans ces montagnes se trouvent trois étages de végétations distinctes. Ce sont :

- l'étage des forêts de feuillus des collines (association du Querco-carpinetum) s'élevant jusqu'à 600 m. Actuellement il présente un caractère de mosaïque. La majorité des forêts ont été coupées et les terrains sont utilisés pour des cultures ou transformés en prairies et pâturages. Sur les versants trop abruptes ou pierreux et le long des torrents et des pistes, sont conservés des bandes boisées et des groupes d'arbres ;
- l'étage des hêtraies (association du Fagetum carpaticum) allant de 600 à 1'150 m d'altitude. Les forêts naturelles de hêtres et de hêtres-sapins-épicéas, sont actuellement remplacées sur une surface importante par des plantations de sapins ;

- l'étage des forêts d'épicéas se situant au-dessus de 1'150 m. Les sommets des monts ont été déboisés et transformés en pâturages.

3. RÉPARTITION DES FOURMIS

La myrmécofaune de Gorce, de même que celle des autres chaînes des Beskides, est relativement pauvre. On rencontre principalement des espèces d'une grande tolérance écologique et à large répartition géographique. La répartition des fourmis est très inégale. Sur les prairies, pâturages et lisières de forêts, dans l'étage des collines, nous avons trouvé 20 espèces. La densité des fourmilières est ici relativement élevée en moyenne 1 fourmilière pour 2 m^2.

Les forêts de Gorce, aussi bien les hêtraies que les sapinières, sont denses, très ombragées et humides. Ce sont des milieux défavorables aux fourmis et l'on ne rencontre que F. polyctena, F. lugubris et C. herculeanus.

Les fourmis du sous-genre Serviformica sont d'une grande importance pour la répartition des fourmis du groupe F. rufa. A Gorce nous avons trouvé cinq espèces : F. fusca, F. lemani, F. cunicularia, F. rufibarbis et F. cinerea fuscocinerea. Cette dernière espèce se rencontre uniquement sur les terrasses pierreuses des torrents. F. fusca, F. cunicularia et F. rufibarbis sont des espèces largement répandues en prairies et pâturages jusqu'à une altitude de 800-850 m. F. lemani est une espèce apparaissant dans les prairies au-dessus de 800 m.

A Gorce, nous avons trouvé cinq espèces du sous-genre Formica s.str. Ce sont : F. truncorum, F. pratensis, F. lugubris, F. rufa et F. polyctena. Trois d'entre elles (F. truncorum, F. pratensis et F. rufa) construisent leurs nids uniquement en terrain ouvert : prairies et pâturages mais à proximité de la lisière d'une forêt ou d'un bosquet. F. pratensis apparaît jusqu'à 800 m mais c'est une espèce très rare. F. truncorum et F. rufa sont assez communes et on les rencontre jusqu'à 900 m d'altitude.

Dans le parc de Gorce, F. rufa apparaît seulement sous sa forme monocalique. Ses ouvrières sont très agressives à l'égard des ouvrières étrangères de la même espèce - ce qui permet de supposer qu'elle est monogyne. Cette espèce construit des nids d'un diamètre de 50 à 100 cm et d'une hauteur pouvant atteindre 50 cm. Les fourmilières sont réparties assez régulièrement. A Gorce, F. rufa a été rencontrée dans un seul type de milieu, c'est donc une espèce sténotope.

F. lugubris et F. polyctena sont des espèces forestières, vivant jusqu'à 900 m d'altitude. F. lugubris est très rarement rencontrée et sa position systématique n'est pas claire.

A Gorce, F. polyctena crée généralement des colonies polycaliques allant de dix à quelques dizaines de fourmilières, très peuplées, d'un diamètre de 2 à 3 m et d'une hauteur de plus d'un mètre. On rencontre toutefois, bien que rarement, des sociétés monocaliques. F. polyctena apparaît dans les différents types de forêts, feuillus et conifères, aussi bien sombres et humides que fortement ensoleillées. C'est une espèce à grande plasticité écologique.

Les sociétés de fourmis du sous-genre Formica s.str. sont fondées par voie de parasitisme social temporaire. En revanche les sociétés de fourmis du sous-genre Serviformica sont fondées indépendamment et parfois aussi par bouturage. Par conséquent, l'extension des fourmilières de fourmis du genre Formica s.str. dépend de la répartition des fourmis du sous-genre Serviformica. A Gorce, ces dernières se trouvent uniquement en terrain ouvert. Cette répartition des fourmilières du sous-genre Serviformica permet à F. rufa d'atteindre une densité assez élevée et régulière. En revanche, F. polyctena ne trouve pas, dans le milieu qui lui est propre (forêts), les fourmilières de Serviformica nécessaires à la fondation de nouvelles sociétés. Ces fondations sont uniquement possibles à la lisière des forêts et en règle générale les fourmilières maternelles des colonies polycaliques de F. polyctena sont situées à l'orée des forêts. Grâce au polycalisme, les fourmis de cette espèce peuvent coloniser des superficies importantes de forêts, en formant, par voie de bouturage, de nouvelles calies situées plus à l'intérieur de la forêt. Comme on peut le voir par les caractéristiques données ci-dessus, parmi les espèces du groupe F. rufa, seule F. polyctena remplit les conditions indispensables pour la colonisation artificielle.

La colonisation de F. polyctena à Gorce a été précédée de nombreuses expériences en laboratoire aussi bien que sur le terrain.

4. COLONISATION

4.1. Méthodologie

A Gorce, la colonisation de F. polyctena a lieu de la mi-juin à la fin juillet. Le matériel des colonies polygynes et polycaliques est prélevé dans les fourmilières

dont le diamètre est d'environ 2 m. Le matériel est prélevé à la main en quantité d'environ 50 dm^3, déposé dans des sacs spéciaux et immédiatement transporté sur le lieu de colonisation partiellement en voiture et partiellement à dos d'homme. Cette quantité de fourmis est suffisante pour la construction, à court terme, d'un nid d'un diamètre de 50 cm et d'une hauteur de 35 cm comptant environ 250'000 ouvrières. Ces fourmilières sont renforcées en août par des nymphes d'ouvrières.

4.2. Résultats de la colonisation

Durant les années 1985-1987, nous avons fondé trois colonies polycaliques de F. polyctena dans le massif de Jaworzyna à l'altitude d'environ 1'200 m, dans les forêts d'épicéas, où 80 % des arbres étaient morts. La première année, nous avons fondé les colonies polycaliques de 5 à 6 calies chacune. Les fourmilières étaient distantes d'environ 20 à 30 m. A la fin de la saison, par suite de migrations, les fourmis se sont réunies dans une ou deux foumilières pour hiverner. La deuxième année, nous avons fondé sur les territoires des colonies, trois à quatre nouvelles calies. Les calies de la deuxième génération ont fusionné à la fin de la saison et ont formé une à deux fourmilières. Les calies de la deuxième génération ne se sont jamais réunies avec les calies de la génération précédente.

La troisième année, nous avons répété l'expérience avec le même résultat. Toutes les calies, aussi bien celles de la même génération que celles des différentes générations entretiennent des contacts permanents.

Dans les années 1987-1988, le service forestier du parc national a procédé à la colonisation de F. polyctena dans deux autres massifs de Gorce à une altitude de 1'200 m. Ils ont fondé plus de 70 fourmilières, sur le terrain où les pessières ont été entièrement détruites par C. falleni, ce qui a nécessité l'abattage des arbres. Après deux années, nous avons observé sur ces terrains environ 50 fourmilières.

5. CONCLUSION

Nous pouvons dire que :

1. Les fourmilières fondées dans la seconde moitié de la saison (juillet-septembre) ont toujours du couvain l'année suivante, ce qui prouve que, malgré une époque aussi tardive de colonisation, des reines se trouvaient

dans le matériel recueilli ou qu'elles ont été adoptées au printemps de l'année suivante. Par conséquent, la deuxième moitié de l'été est une bonne période pour la colonisation de F. polyctena.

2. Durant la première saison, les fourmilières artificiellement fondées font preuve d'une très forte tendance à s'unir même si le matériel de chacune des fourmilières a été prélevé dans différentes colonies-mères.
3. Les années suivantes, les fourmilières nouvellement fondées ne s'unissent pas à la calie installée les années précédentes, même si le matériel provient de la même fourmilière-mère.
4. Si nous désirons, sur un terrain concret, obtenir une forte densité de fourmilières de F. polyctena, l'action de colonisation doit être menée durant plusieurs années successives, en augmentant chaque année la densité du réseau des fourmilières.

Remerciements

Les auteurs remercient les Dr. D. Cherix et L. Keller pour leurs commentaires et remarques ainsi que Mlle S. Contesse (Lausanne) qui a bien voulu mettre en page et taper ce texte sur ordinateur.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 43-50 (1990)

OBSERVATION DE LA DESCENDANCE DE REINES DE FOURMIS LEPTOTHORAX NYLANDERI PARASITEES PAR UN CESTODE.

Luc PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution, 105 boulevard Raspail, 75006 PARIS, FRANCE.

RESUME: Les Fourmis *Leptothorax nylanderi* parasitées par des larves cysticercoïdes du Cestode *Anomotaenia brevis* sont réputées stériles ou presque stériles. Cela est vrai pour les ouvrières, mais les reines se montrent capables de pondre, bien qu'incapables d'élever leur descendance elles-mêmes. Afin de bien identifier cette descendance, on a fait accompagner deux reines parasitées de *nylanderi* par des ouvrières de *L. parvulus*. Des larves ainsi obtenues se sont développées après hivernage en devenant des adultes normaux de *nylanderi*: huit mâles et une ouvrière. Les reines parasitées ont donc pondu et leur descendance a accaparé l'activité d'élevage des *parvulus* (aucune larve n'a donné de mâle *parvulus*). L'une des deux reines parasitées de *nylanderi* était probablement fécondée (au moins partiellement), mais n'avait pas montré de comportement de fondatrice solitaire.

MOTS CLES: Adoption de couvain, fertilité, Fourmis, inhibition, parasitisme.

SUMMARY: Observation of the progeny of queens of ants Leptothorax nylanderi parasitized by a Cestoda. The ants *Leptothorax nylanderi* parasitized by cysticercoïd larvae of the Cestoda *Anomotaenia brevis* are known to be sterile or nearly sterile. This is sure for workers, but queens appear to be able to lay eggs, even if they are unable to rear their offspring by themselves. In order to identify surely their offspring, two parasitized queens of *nylanderi* have been grouped with workers of *L. parvulus*. Some of the larvae thus obtained developed after overwintering into normal adults of *nylanderi*: eight males and one worker. The parasitized queens have consequently laid eggs and their offspring has taken up the rearing activity of *parvulus* (no larva developed into a male of *parvulus*). One of the two parasitized queens of *nylanderi* was probably fecundated (at least in part), but did not show any behaviour of solitary foundress.

KEY WORDS: Adoption of brood, ants, fertility, inhibition, parasitism.

INTRODUCTION

Les Fourmis *Leptothorax nylanderi* peuvent être parasitées par des larves cysticercoïdes du Cestode *Anomotaenia brevis* et montrer alors une couleur jaune d'or (PLATEAUX, 1972). Ces Fourmis adultes parasitées manifestent un comportement fortement modifié: elles sollicitent fréquemment de la nourriture régurgitée; elles ne nourrissent pas les larves, mais peuvent les transporter; elles sont très sédentaires et se maintiennent habituellement sur le couvain, ne sortant que rarement du nid.

Les ouvrières parasitées semblent inaptes à la reproduction: leurs ovaires ne contiennent en général que des ovocytes de taille relativement petite. Lorsque ces Fourmis parasitées sont privées de la compagnie de Fourmis normales, on n'observe aucun oeuf an nid. Cependant, on a observé une fois la ponte, par une ouvrière parasitée, d'un oeuf très petit (GABRION et Coll., 1976) de dimensions à peine moitié des dimensions normales (soit au plus 1/8 du volume normal), oeuf non viable très probablement. Cette ouvrière était accompagnée d'ouvrières normales.

Les reines ont un poids triple de celui des ouvrières (1,4 à 1,5 mg. pour 0,4 à 0,5 mg.) et peuvent ainsi être moins affectées que celles-ci par la présence d'un ou deux parasites. Cependant, les reines parasitées sont peu fréquentes, car la présence du parasite tend à réduire la croissance larvaire (PERU, 1982); ainsi, la fréquence des intercastes parmi les Fourmis parasitées augmente aux dépens de celle des jeunes reines. Il s'agit donc de savoir si ces reines peuvent se reproduire et de quelle nature peut être leur descendance.

MATERIEL ET METHODES

La récolte d'une société de *L. nylanderi* en forêt de Fontainebleau le 13 février 1986 rend possible cette étude. Avec une centaine d'ouvrières normales et plus de 200 larves, cette société contient 10 individus parasités, soit 5 ouvrières, 3 grands intercastes et 2 reines (une désailée et une ailée qui est ensuite débarrassée de ses ailes).

Un groupe est séparé de la société et contient les 10 Fourmis parasitées avec quelques ouvrières normales et quelques larves. En six jours, ce groupe produit 8 oeufs. Les parasitées sont alors isolées de toute Fourmi normale et de tout couvain durant dix jours: aucun oeuf n'apparaît dans leur nid. Leur inaptitude à la reproduction semble totale, du moins dans cette situation.

Ensuite, ces parasitées sont remises en compagnie de 5 ouvrières normales et de 27 nymphes ouvrières destinées au renouvellement des ouvrières normales. Trois semaines plus tard, j'observe une reine parasitée en posture de ponte: elle émet un oeuf d'aspect et de taille normaux. La production d'oeufs par une reine parasitée est donc possible. Lorsque le groupe atteint l'état préhivernal (activité réduite, ni oeuf, ni nymphe), il contient les 10 Fourmis parasitées, 23 ouvrières normales et une centaine de jeunes larves.

Après un premier hivernage de six mois (189 jours achevés le 3 décembre 1986), il reste 9 Fourmis parasitées (un intercaste est mort) et 21 ouvrières normales. Le développement des larves aboutit à l'é-

closion de 40 mâles *nylanderi* normaux, tandis que 20 vieilles larves ne se métamorphosent pas, auxquelles s'ajoutent de nouvelles larves jeunes. Il est impossible de savoir si ces mâles sont descendants d'ouvrières normales ou de reines parasitées. Cependant, on ne peut se passer d'ouvrières normales, dont la présence est nécessaire à l'élevage des larves, et apparemment aussi à la ponte des reines parasitées.

Il est possible de distinguer les descendants de Fourmis parasitées de ceux des ouvrières, en associant aux Fourmis parasitées des ouvrières d'une autre espèce; on peut réaliser cette association sans combat, en introduisant des nymphes ouvrières de l'autre espèce. Je remanie donc le groupe de Fourmis, mettant à part - pour un autre usage - les ouvrières parasitées et normales. Je ne conserve dans le groupe étudié que les 2 reines et les 2 intercastes parasités avec les 20 vieilles larves, à quoi j'ajoute 25 nymphes ouvrières de *L. parvulus*. Après quelques pertes, le groupe des parasitées atteint l'état préhivernal avec les 4 Fourmis parasitées, 19 ouvrières de *parvulus* et 18 larves.

Un second hivernage de cinq mois (153 jours achevés le 22 juillet 1987) se termine avec 17 *parvulus*, 18 vieilles larves et les 4 Fourmis parasitées. Les vieilles larves sont laissées au nid durant quelques semaines, afin de stimuler la ponte des Fourmis; l'une de ces larves se développe en mâle de *nylanderi* normal, puis les autres sont détruites, car seules les nouvelles larves sont intéressantes: celles-ci sont en effet filles soit de *parvulus*, soit de *nylanderi* parasitées. L'état préhivernal est ainsi atteint avec 17 ouvrières *parvulus*, 2 reines et 2 intercastes *nylanderi* parasités et 32 nouvelles larves à identifier par l'élevage. Ces larves sont présumées mâles et censées exiger un nouvel hivernage pour achever leur développement.

RESULTATS

Les résultats sont résumés par le tableau 1. Après un troisième hivernage de cinq mois (146 jours achevés le 23 février 1988), il reste dans le nid 15 ouvrières *parvulus*, 2 reines et 2 intercastes *nylanderi* parasités et 23 larves à identifier. Le groupe produit des oeufs et de nouvelles jeunes larves, mais les vieilles larves ne progressent guère durant cinq semaines. Afin d'accélérer leur développement, elles sont confiées à un groupe *auxiliaire* de 20 ouvrières *nylanderi* normales sortant d'hivernage, tandis que le groupe des parasitées (+ *parvulus*) continue à produire un nouveau couvain à identifier.

L'élevage par les *auxiliaires* des vieilles larves à identifier est lent, la première nymphe mâle ne se formant qu'après 70 jours. Le mâle issu de cette nymphe est un *nylanderi* normal. Les ouvrières *auxiliaires* produisent un jeune couvain que l'on détruit à deux reprises (8 semaines et 13 semaines après la sortie d'hivernage). Le groupe *auxiliaire* atteint l'état préhivernal avec 20 ouvrières et 18 larves à identifier. Le groupe des parasitées (+ *parvulus*) atteint le même état avec 15 ouvrières *parvulus*, 2 reines et 2 intercastes parasités, et 14 nouvelles larves à identifier.

Le quatrième hivernage dure quatre mois, jusqu'au 24 octobre 1988 (119 jours pour les *auxiliaires*, 125 jours pour les parasitées).

TABLEAU 1: Evolution sur plusieurs années des effectifs de Fourmi pa-
TABLE 1: Evolution extended to several years of effectives of parasi-

2 ♀♀ parasitées nylanderi + 2 intercastes parasités nylanderi avec

23 février 1988 — 3ème H I V E R

nylanderi parasitées = 2 ♀♀ + 2 intercastes, avec 15 ♂♂ parvulus

30 mars.....

P A R A S I T E E S

2 ♀♀ + 2 inter. nyl. parasités avec 15 ♂♂ parvulus

jeune couvain à identifier (?)

14 jeunes larves à identifier (?)

2 ♀♀ + 2 inter. nyl. paras. 15 ♂♂ parvulus 14 larves (?)

125 jours (parasitées) 4ème

24 octobre 1988

1 ♀ + 1 inter. nyl. paras. 13 larves (?) 0 ♂ parvulus

0 ♀ 1 int. nyl. paras. 13 larv. (?) AJOUTÉ 18 ♂♂ nyl. étrangères

1 ♂ nyl. 4 ♂♂ nyl. | ~~3 nymph.♂♂~~, 5 lar. (?) | jeune couvain

0 (détruit)

AJOUTÉ 9 nymphes ♂♂ unifasciatus

(ENLEVÉ 18 ♂♂ nyland. étrangères)

1 inter. nyl. paras. 7 ♂♂ unifasciatus 5 v. larv. (?) 1 j.lar.nyl.

153 jours (parasitées) 5ème

8 juin 1989

1 inter. nyl. paras. 7 ♂♂ unifasciatus, 5 v. larv. (?) 1 j. lar.nyl.

~~1 prénymphe~~

26 juillet 1989.....5 v. larves (?)

Fin: 1 inter. nyl. paras. 7 ♂♂ unifasciatus 5 oeufs

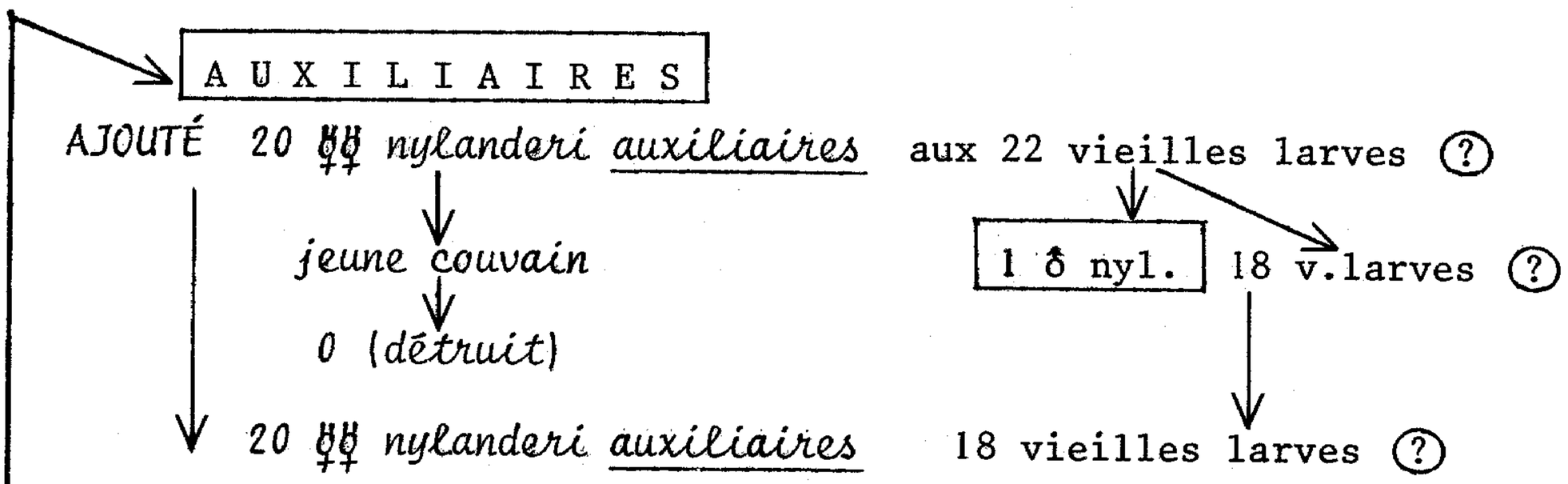
6ème

rasitées, de larves à identifier (?) et d'*ouvrières éleveuses* ♀♀ .
tized ants, larvae to identify (?) and *rearing workers* ♀♀ .

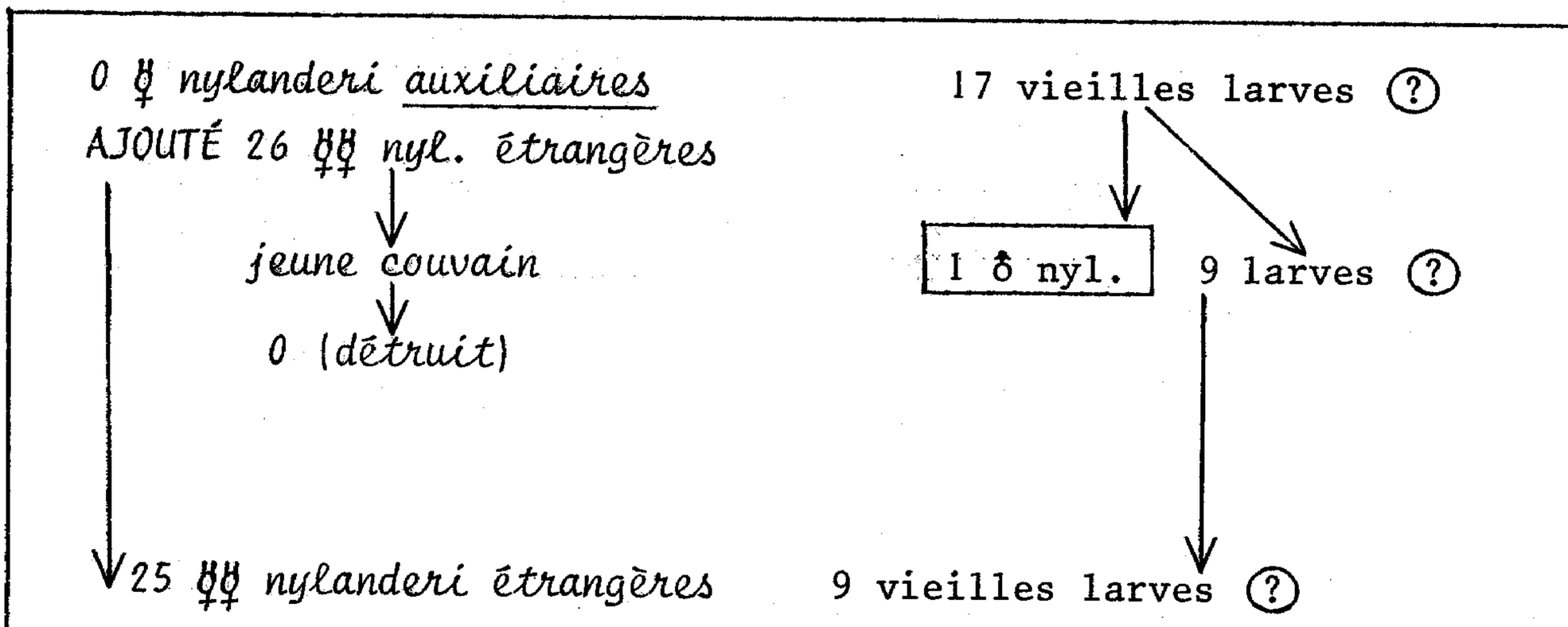
17 ♀♀ parvulus et 32 larves à identifier (?)

146 j o u r s

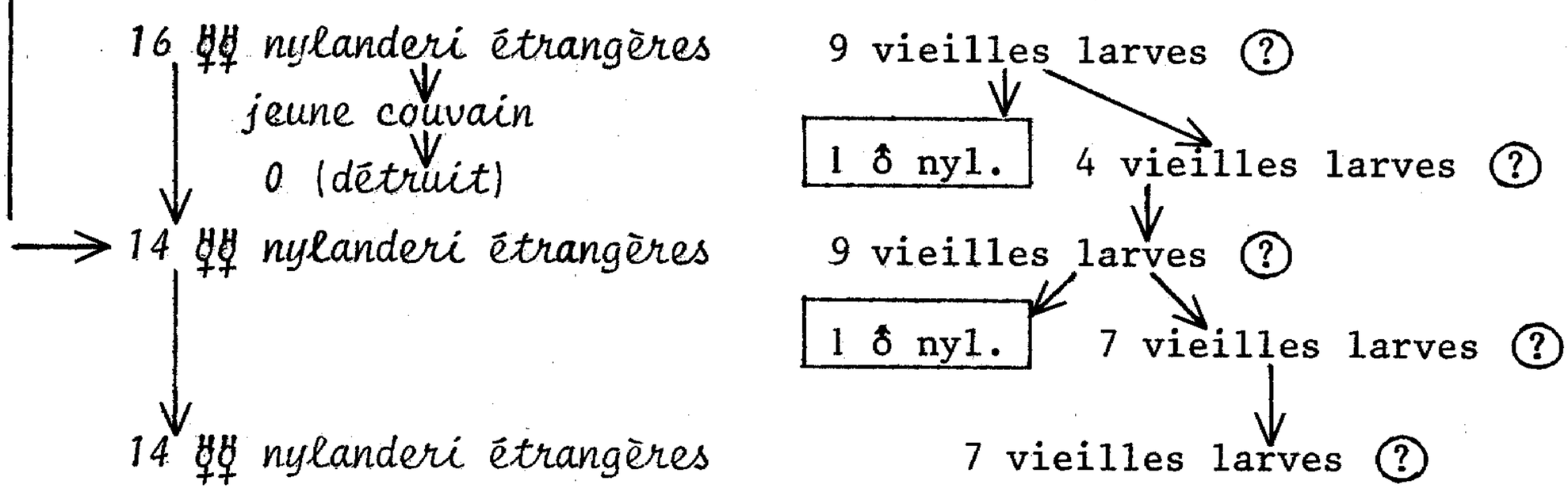
et 23 larves à identifier (?)



H I V E R 119 jours (auxiliaires)



H I V E R 135 jours (auxiliaires)



H I V E R

Un mauvais fonctionnement du réfrigérateur rend cet hivernage éprouvant pour les Fourmis, mais non pour les larves. A l'issue de cette épreuve, le groupe *auxiliaire* contient 17 larves et les cadavres des ouvrières; le groupe des parasitées contient 13 larves, aucune *parvulus* vivante, une reine et un intercaste parasités survivants. Le groupe *auxiliaire* est alors renfloué avec 26 ouvrières *nylanderi* étrangères sortant d'hivernage. Le groupe des parasitées reçoit 18 ouvrières *nylanderi* également étrangères sortant d'hivernage, mais ici il existe un risque de mauvaise adoption des Fourmis parasitées par ces ouvrières étrangères.

Effectivement, la reine parasitée est bientôt mutilée de trois pattes (et, mourante, fixée dans l'alcool), tandis que l'intercaste survit intact. Les 13 larves de ce groupe donnent ensuite quelques adultes: une ouvrière de *nylanderi* normale, quatre mâles de *nylanderi* normaux, trois nymphes mâles détruites en métamorphose et un reliquat de 5 vieilles larves. Les ouvrières *nylanderi* étrangères produisent un jeune couvain que l'on détruit. Pour remplacer ces ouvrières, on introduit 9 nymphes ouvrières de *Leptothorax unifasciatus*, dont 2 sont détruites, tandis que 7 deviennent des ouvrières. On élimine alors les ouvrières *nylanderi* étrangères. Le groupe parasité atteint l'état préhivernal avec 1 intercaste parasité, 7 ouvrières *unifasciatus*, 5 vieilles larves à identifier et une jeune larve épargnée.

Le groupe *auxiliaire* élève moins bien: ses 17 larves se réduisent à 10, dont une seule devient nymphe mâle au bout de onze semaines pour devenir un mâle de *nylanderi* normal. Le groupe atteint l'état préhivernal avec 25 ouvrières *nylanderi* étrangères (dont le jeune couvain a été détruit) et 9 vieilles larves à identifier.

Le cinquième hivernage dure près de cinq mois, jusqu'au 8 juin 1989 (135 jours pour les *auxiliaires*, 153 jours pour le groupe de la parasitée). Ce dernier groupe n'a rien perdu de son effectif (intercaste parasité, 7 *unifasciatus*, 6 larves). Il évolue mal, donnant une prénymphe dévorée et 5 vieilles larves à identifier, avec seulement 5 oeufs pondus au bout de 7 semaines. Il est alors éliminé, excepté ses 5 larves qui sont replacées dans le groupe *auxiliaire*.

Ce groupe *auxiliaire* achève l'hivernage avec 16 ouvrières *nylanderi* étrangères et 9 vieilles larves à identifier. Celles-ci donnent encore un mâle *nylanderi* normal et un reliquat de 4 vieilles larves, auxquelles on ajoute les 5 vieilles larves restant dans l'autre groupe. Cela constitue un dernier ensemble de 9 vieilles larves à identifier, dont une meurt, tandis qu'une autre devient un 8ème mâle *nylanderi* normal. Il reste 7 vieilles larves à identifier qui sont remises en hivernage (15 septembre 1989) avec 14 ouvrières *nylanderi* étrangères.

DISCUSSION

1) Il est donc possible d'obtenir une descendance de reine parasitée. Cependant, ces reines ne semblent pas pondre en l'absence d'ouvrière et seules des ouvrières normales sont capables d'élever la descendance des individus parasités. Cette situation a rendu nécessaires des artifices d'élevage destinés à prouver la réalité d'une descendance de reine parasitée. Cette descendance apparaît extérieurement semblable à celle de *nylanderi* normales. Il ne semble pas exister d'effet maternel qui transmette à court terme une quelconque modification.

Cependant, les observations ne concernent que l'aspect morphologique externe.

2) Sur les 9 descendants adultes obtenus, il y a 8 mâles et une ouvrière. Les mâles étaient attendus, car les reines parasitées étaient manifestement écloses juste avant l'hiver de la récolte, puis demeurées au nid faute d'essaimage normal: l'une d'elles était encore ailée, l'autre étant très probablement sa contemporaine. De nombreuses reines non fécondées de *L. nylanderi* m'ont donné - durant des années - des centaines ou des milliers de mâles, mais point d'ouvrière. On est donc fondé à admettre que l'une des reines parasitées était, au moins partiellement, fécondée. La reine qui fut mutilée, puis fixée, a été disséquée: elle contenait un cysticercoïde de Cestode et deux ovaires de quatre ovarioles chacun, comme la majorité des reines de *nylanderi*; sa spermathèque, en mauvais état, n'était pas pleine, mais peut-être partiellement occupée par une fécondation très incomplète; on observe parfois des fécondations partielles chez des reines normales (PLATEAUX , 1978, p. 170). La première reine parasitée, morte en fin d'hivernage, n'a pu être examinée.

3) Il est remarquable que la reine parasitée et en partie fécondée n'ait pas montré un comportement de fondatrice et soit restée au sein d'une société, au lieu de s'isoler. Ceci est à rapprocher du comportement sédentaire engendré par la présence du parasite. Cependant, cette reine a dû effectuer au moins une sortie d'essaimage, indispensable à toute fécondation, même partielle. Il serait intéressant d'observer le comportement d'essaimage de sexués parasités. J'ai remarqué une fois la présence hors du nid d'un mâle parasité de l'espèce *parvulus* au moment de l'essaimage.

4) L'introduction d'ouvrières *parvulus* à l'état nymphal n'a fait aucune difficulté, comme me l'ont déjà montré d'autres expériences; de même, l'introduction de nymphes d'ouvrières *unifasciatus* s'est bien passée. Il est remarquable que le couvain produit dans le groupe des "parasitées + *parvulus*" n'ait jusqu'à présent produit que des adultes *nylanderi*. Il semble ainsi que seule une (ou deux ?) Fourmi parasitée ait pondu, les *parvulus* jouant le rôle d'ouvrières inhibées. Ces *parvulus* sont donc capables d'élever un couvain avec lequel elles n'ont aucune parenté, tout en paraissant inhibées par la reine productrice de ce couvain. Cela pourrait être rapproché de l'affaiblissement de la ponte des ouvrières de *nylanderi* normales mises en présence d'ouvrières parasitées (SALZEMANN et PLATEAUX, 1987) et relèverait d'une particularité des Fourmis parasitées. Toutefois, la preuve n'est pas absolument faite que toutes les larves soient *nylanderi*: il en reste 7 à "identifier" et beaucoup ont été détruites par les éleveuses (3 nymphes mâles et 27 larves sur un total de 46). Certes, tous les adultes descendants de parasitées ont été obtenus grâce aux soins finals d'éleveuses *nylanderi*, qui auraient pu détruire des larves *parvulus*; mais une telle destruction de larves *parvulus* par des ouvrières *nylanderi* est peu vraisemblable; en effet, les ouvrières *parvulus* ont élevé les larves *nylanderi* sans exclusion, alors que d'autres expériences ont montré que l'élevage de larves de l'autre espèce était plus difficile aux petites *parvulus* qu'aux grandes *nylanderi*.

5) Remarquons enfin que les premières larves "à identifier" sont nées en été et automne 1987. Certaines d'entre elles n'ont pas encore achevé leur développement, après avoir hiverné trois fois, puis effec-

tué trois saisons chaudes: elles entament leur quatrième hivernage. Une telle durée de développement n'est pas nouvelle en élevage de *Leptothorax*: je l'ai déjà signalée au sujet d'une larve hybride des espèces *lichtensteini* et *affinis* (PLATEAUX, 1984).

REFERENCES

GABRION C., PLATEAUX L. et QUENTIN J.C., 1976. - *Anomotaenia brevis* (Clerc, 1902) Fuhrmann, 1908, Cestode Cyclophyllide, parasite de *Leptothorax nylanderi* (Foerster), Hyménoptère Formicidé. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 51 (4) 407-420.

PLATEAUX L., 1972. - Sur les modifications produites chez une Fourmi par la présence d'un parasite Cestode. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 14 (3) 203-220.

PLATEAUX L., 1978. - L'essaimage de quelques Fourmis *Leptothorax*: rôles de l'éclairement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 20 (2-3) 129-192.

PLATEAUX L.,1984. - L'isolement reproductif chez les Fourmis *Leptothorax* (Hyménoptères, *Myrmicidae*). *Rev. Fac. Sc. Tunis*, 3, 215-234.

SALZEMANN A. et PLATEAUX L., 1987. - Reduced egg laying by workers of the ant *Leptothorax nylanderi* in presence of workers parasitized by a Cestoda. *Chemistry and Biology of Social Insects*. Jörg EDER and Heinz REMBOLD Edit., Peperny, München, p. 45.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 83-90 (1990)

SUR LE MARQUAGE DES SOURCES DE NOURRITURE CHEZ LES BOURDONS.

André POUVREAU

Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés
INRA.CNRS (URA 1190)
F - 91440 BURES SUR YVETTE

Résumé. Le marquage odorant des sources de nourriture est un phénomène répandu chez un certain nombre d'Insectes sociaux. Une expérimentation au moyen de "fleurs" artificielles met en évidence des phénomènes de marquage par des butineuses de différentes espèces de Bombus, dont les colonies sont maintenues en conditions d'élevage en serre. Le comportement des ouvrières, autrement dit leur distribution sur les différentes "fleurs", est observé en fonction de la récompense (solution sucrée) que celles-ci leur offrent.

Mots clés : Bourdons. Marquage odorant. Source de nourriture.

Summary : On the scent marking of food sources by Bumble-bees.

The scent marking of food sources is a widespread phenomenon in a number of social insects. An experimentation by means of artificial "flowers" shows up marking phenomena by the foragers of different species of Bumble-bees. The foragers come from colonies reared in a glasshouse. The behaviour of workers, i.e. their distribution on the different "flowers", is observed according to the reward (sugar solution) offered to them.

Key words : Bumble-bees. Scent marking. Food sources.

Introduction :

Dans le domaine de la recherche de la nourriture, deux phéromones jouent un rôle important d'indicateurs, l'une servant à recruter des ouvrières et l'autre à marquer le chemin. Chez les abeilles domestiques, l'ouvrière qui s'approvisionne à une source de nourriture abondante découvre sa glande de Nassanoff, dont la sécrétion attirera d'autresouvrières. Cette sécrétion contient du géraniol et du citral, et l'antenne de l'abeille porte des terminaisons olfactives qui réagissent à ces substances. Les fourmis, quittant une bonne source de nourriture pour rentrer au nid, déposent sur leur chemin des traces odorantes, grâce auxquelles leurs compagnes de la même colonie peuvent facilement remonter la piste. Les termites aussi déposent des traces odorantes. Ils utilisent à cet effet une sécrétion de leur glande sternale, glande épidermique située sous le 5ème sternite. Les Apides du genre Melipona marquent à brefs intervalles le chemin menant de la

source de nourriture à la colonie par une sécrétion de leur glande mandibulaire qu'elles déposent sur le sol, les pierres et les plantes.

Nous nous sommes intéressé au rôle des traces odorantes, déposées par une ouvrière butineuse de Bourdon, comme moyen de guider les membres de la colonie vers l'emplacement d'une source de nourriture.

Conditions expérimentales.

Les expériences ont été faites au moyen de fleurs artificielles avec des colonies de Pyrobombus (Melanobombus) lapidarius L., de Bombus lucorum L. et de Megabombus (Thoracobombus) pascuorum Scop., élevées en serre. Une seule colonie par expérience est utilisée.

Chaque ouvrière est marquée d'une pastille de couleur portant un numéro.

Le dispositif expérimental comprend :

- un plateau circulaire de 40 cm. de diamètre ;
- des boîtes de Pétri (diamètre : 5 cm.) recouvertes chacune d'une plaque perforée (diamètre des trous : 3 mm.), constituant des fleurs artificielles.

Les aliments utilisés consistent en :

- une solution d'eau et de miel à 40 % ou à 50 % ;
- une solution d'eau et de saccharose à 50 %.

Les méthodes d'étude sont exposées en fonction du type d'expérimentation.

Expérience 1 : Mise en évidence du marquage des sources de nourriture au moyen de 2 "fleurs artificielles".

Méthode d'étude :

Une "fleur artificielle" A, contenant une solution d'eau et de miel à 40 %, est mise en place sur le plateau. Les ouvrières de Bourdons viennent s'y alimenter régulièrement. Après un laps de temps de 15 à 16 heures, la "fleur" A est déplacée, en position diamètralement opposée, et une "fleur" neuve B est disposée à sa place (fig. 1)

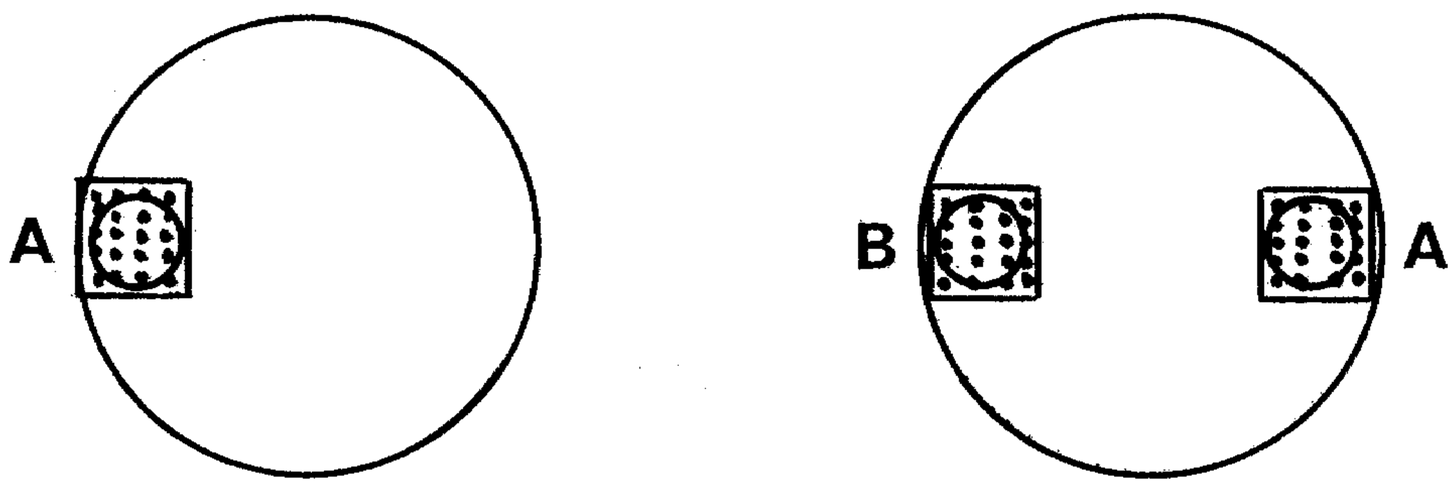


Fig. 1

On effectue un comptage du nombre de visites des ouvrières sur chaque "fleur" du plateau.

La durée de chaque observation est d'une heure, et les observations s'étalent sur 30 jours, à raison d'une le matin et une l'après-midi.

Résultats :

Les résultats (fig. 2) montrent, chez les 3 espèces de Bombus étudiées, et quel que soit le moment de la journée, des pourcentages de visites supérieurs sur la "fleur" A (marquée) par rapport à la "fleur" B (neuve). La nature de la solution sucrée n'a pas d'incidence sur les pourcentages de visites des butineuses.

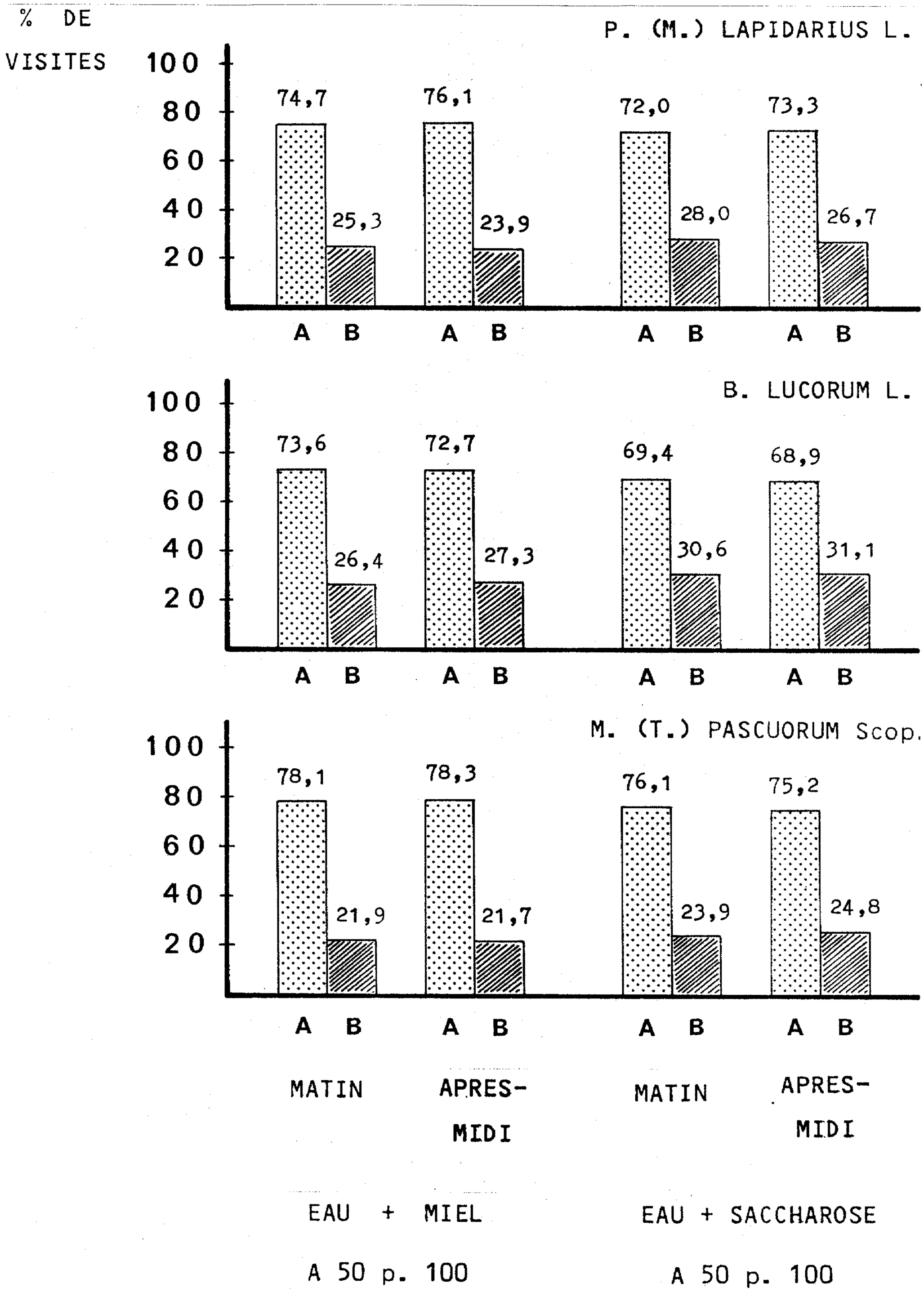


Fig. 2 : Pourcentages de visites des ouvrières de 3 espèces de Bourdons à 2 "fleurs artificielles".

Expérience 2 : Marquage des sources de nourriture au moyen de 6 "fleurs artificielles".

Trois "fleurs" (1, 3, 5) sont mises à la disposition des insectes pendant 16 heures. On constate que chaque "fleur" reçoit un certain nombre de visites.

Au terme de cette période, on dispose sur le plateau 3 autres "fleurs" neuves (2, 4, 6), intercalées entre les "fleurs" précédentes, déjà visitées par les butineuses (fig. 3).

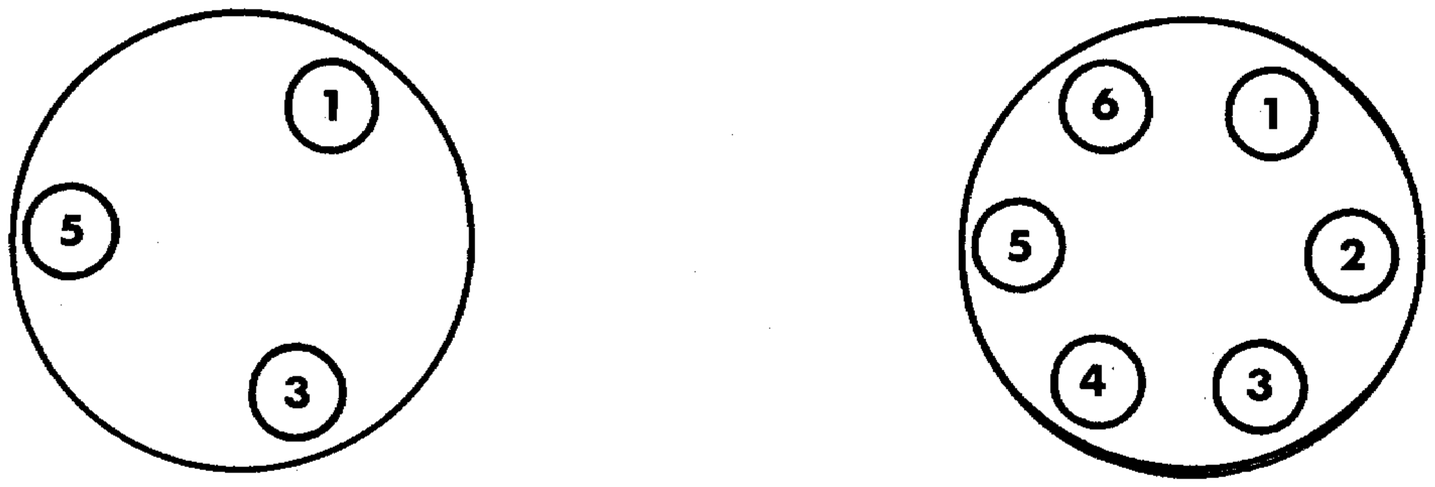


Fig.3

On note alors la répartition des ouvrières sur chacune des 6 "fleurs".

Résultats :

Les résultats (tabl. I) de cette expérience, offrant aux insectes un dispositif plus complexe, confirment ceux de l'expérience précédente, à savoir le pourcentage de visites supérieur sur les "fleurs" déjà marquées par rapport aux "fleurs" neuves.

TABLEAU I

Moment de la journée	Nombre et % de visites sur l'une des "fleurs" marquées (n° 1, 3, 5).			Nombre et % de visites sur l'une des "fleurs" neuves (n° 2, 4, 6).		
	lapidarius	lucorum	pascuorum	lapidarius	lucorum	pascuorum
Matin	338 (79,5%)	298 (77,2%)	296 (81,5%)	87 (20,5%)	88 (22,8%)	67 (18,5%)
Après-midi	293 (78,1%)	238 (76,3%)	242 (79,6%)	82 (21,9%)	74 (23,7%)	62 (20,4%)

Nombre et % de visites sur chaque groupe de "fleurs" en fonction de sa nature ("fleurs" marquées, "fleurs" neuves), chez 3 espèces de Bourdons

Expérience 3 : Comportement des ouvrières en présence de "fleurs artificielles" offrant - ou non - une récompense.

Méthode d'étude :

Sur le plateau, 3 "fleurs" (1, 3, 5) offrent une solution d'eau et de miel à 50 %. Trois autres "fleurs" (2, 4, 6) contiennent la même solution, mais celle-ci est inaccessible aux butineuses.

On note le nombre de visites des ouvrières sur chaque "fleur".

Résultats (tabl. II) :

Chez les trois espèces de Bourdons, les ouvrières visitent les "fleurs" offrant une récompense dans des proportions beaucoup plus importantes que les "fleurs" n'offrant rien.

TABLEAU II

Moment de la journée	Nombre et % de visites sur les "fleurs" offrant une récompense			Nombre et % de visites sur les "fleurs" n'offrant aucune récompense		
	lapidarius	lucorum	pascuorum	lapidarius	lucorum	pascuorum
Matin	482 (94,5%)	443 (93,5%)	381 (96,2%)	28 (5,5%)	31 (6,5%)	15 (3,8%)
Après-midi	421 (94,0%)	373 (92,8%)	335 (95,7%)	27 (6,0%)	29 (7,2%)	15 (4,3%)

Nombre et % de visites effectuées sur des "fleurs" artificielles en fonction de la nourriture offerte - ou non - aux ouvrières de 3 espèces de Bourdons.

Expérience 4 : Comportement des ouvrières en présence de "fleurs" offrant - ou non - une récompense, ou en ayant offert récemment.

Méthode d'étude :

4 "fleurs" (1, 2, 4, 5) contenant une solution d'eau et de miel à 40 % sont disposées sur le plateau.

Après un laps de temps de 16 heures, les "fleurs" sont maintenues sur le plateau, mais les "fleurs" 2 et 5 n'offrent plus de récompense. On dispose alors sur le plateau 2 autres "fleurs" neuves (3, 6) sans récompense (fig. 4) et l'expérience commence.

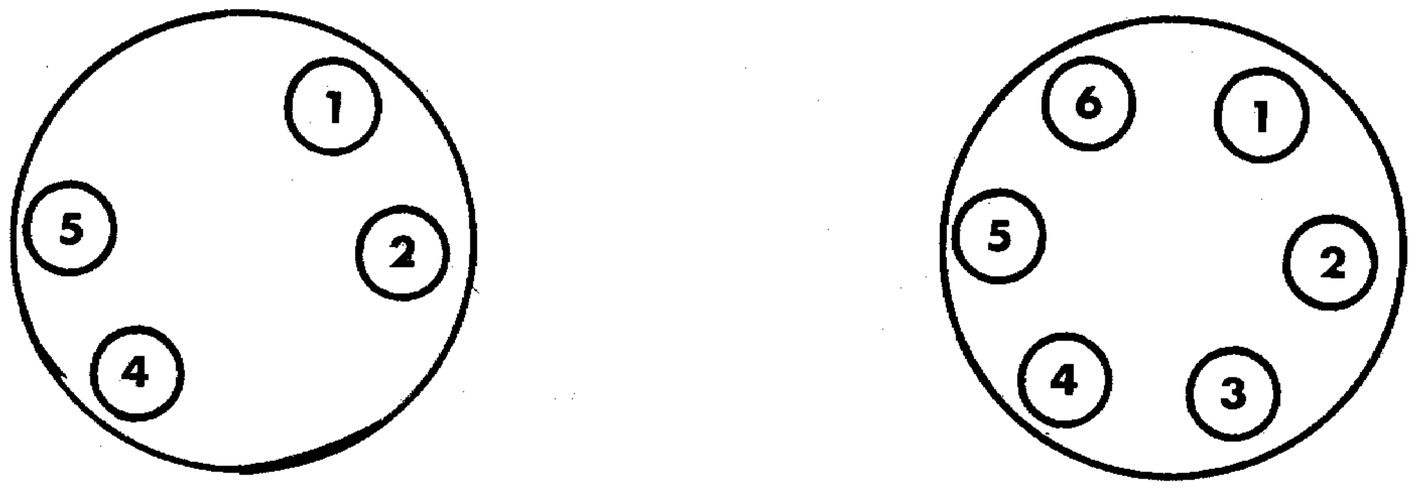


Fig. 4

On note le nombre et le pourcentage de visites des ouvrières sur chaque groupe de "fleurs".

Résultats (tabl. III).

La comparaison des pourcentages de visites aux 3 groupes de "fleurs" montre que :

- les "fleurs" n'offrant pas de récompense reçoivent très peu de visites ;

- les "fleurs" qui continuent d'offrir une récompense reçoivent un nombre de visites supérieur à celles qui en ont offert, mais les différences ne sont pas significatives.

TABLEAU III

Moment de la journée	Nombre et % de visites sur les "fleurs" offrant une récompense (1, 4)		Nombre et % de visites sur les "fleurs" ayant offert une récompense (2, 5)		Nombre et % de visites sur les "fleurs" neuves n'offrant pas de récompense (3, 6)	
	lapidarius	pascuorum	lapidarius	pascuorum	lapidarius	pascuorum
Matin	227 (50,8%)	189 (52,2%)	201 (45,0%)	160 (44,1%)	19 (4,2%)	14 (3,8%)
Après-midi	199 (51,7%)	151 (49,7%)	176 (45,7%)	139 (46,0%)	10 (2,6%)	13 (4,3%)

Nombre et % de visites effectuées par les ouvrières de 2 espèces de Bourdons en présence de "fleurs" offrant - ou non - une récompense, ou en ayant offert récemment.

Expérience 5 : Comportement des ouvrières de Bourdons sur les "fleurs" ayant offert une récompense, au cours de visites successives.

Méthode d'étude :

Sur le plateau, 4 "fleurs" (1, 2, 4, 5) offrent une récompense. Ce dispositif est maintenu pendant 16 heures, puis 2 "fleurs" (1, 4) seulement offrent une récompense, les 2 autres contiennent une solution sucrée inaccessible aux butineuses. On note alors la répartition des ouvrières sur les 2 groupes de "fleurs".

Résultats :

Les résultats (fig. 5) montrent une diminution progressive du nombre d'ouvrières au cours de leurs visites successives sur les "fleurs" ayant offert préalablement une récompense.

Discussion.

Il ressort, de l'ensemble de ces expériences sur les Bourdons en conditions d'élevage en serre, les points suivants :

- les butineuses de Bourdons déposent un signal odorant sur la "fleur" qu'elles visitent pour y prélever leur nourriture.
- Ce dépôt est effectué par les butineuses des 3 espèces étudiées. Les faibles différences interspécifiques observées dans les pourcentages de visites sont imputables à l'état de développement de chaque colonie.
- les ouvrières visitent les "fleurs" indépendamment de la nature de l'aliment, et par conséquent de son odeur (ou du manque d'odeur).

Toutefois, selon CAMERON (1978), les ouvrières de Bombus vosnesenskii font une distinction plus nette entre les fleurs "marquées" et les fleurs "non marquées" par les butineuses lorsque la source alimentaire est odorisée. FONTA (1984) constate que les butineuses de P. (P.) hyp-

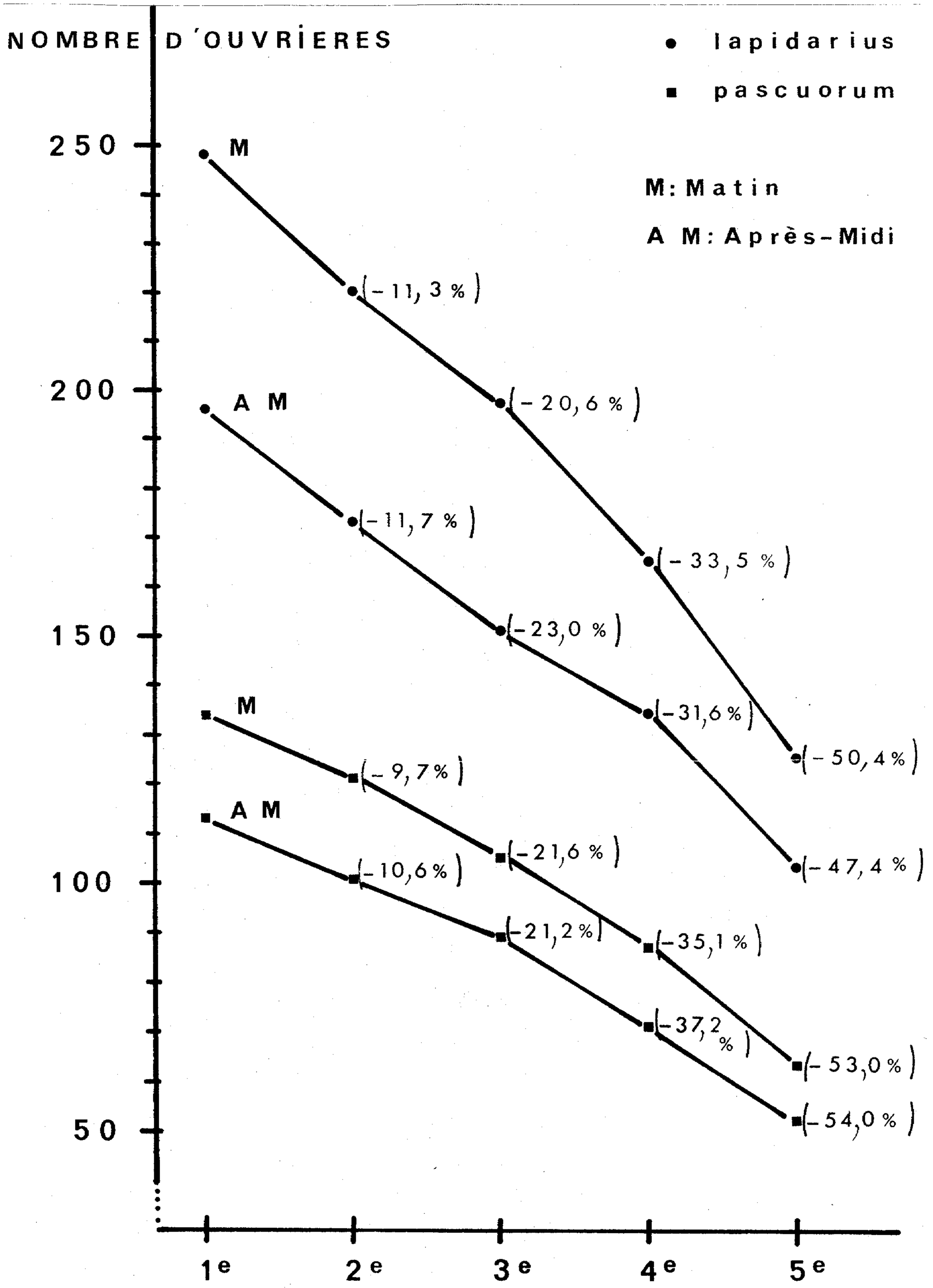


Fig. 5 : Nombre d'ouvrières sur les "fleurs" ayant offert une récompense, au cours de visites successives.
( ) : diminutions en %.

norum et de Bombus terrestris manifestent un comportement de grégarisation lorsque la source n'est pas odoriférante.
- les ouvrières de Bourdons déposent une substance seulement sur la "fleur" qui leur a délivré de la solution sucrée.

Ce marquage olfactif induirait d'autres butineuses à se poser sur la "fleur" marquée. Nous ignorons si un tel marquage est effectué par les Bourdons dans la nature, et dans quelle mesure il serait utilisé par d'autres butineuses provenant de la même colonie.

Les stratégies de butinage dépendent de la relation entre les demandes en énergie de l'insecte et la quantité de nourriture offerte par les fleurs. Les activités de butinage de l'insecte sont liées, en partie, au rythme de la sécrétion nectarifère. Le marquage odorant des sources de nourriture constituerait alors un critère important valorisant le profit de la récolte ; en d'autres termes, selon CAMERON, le temps et l'énergie dépensés seraient utilisés à l'avantage maximal des butineuses.
- La diminution du nombre des ouvrières au cours de leurs visites successives sur des "fleurs" ayant préalablement offert une récompense semble indiquer qu'il existe une réduction de l'attractivité du signal odorant.

Conclusion.

La substance de marquage serait déposée, selon certains auteurs, au cours du nettoyage de son corps que la butineuse effectue sur la "fleur" même après la prise de nourriture. Cette substance comprendrait des composés de la cire et des sécrétions de glandes tarsales et tégumentaires, mais sa nature ainsi que sa durée d'action restent à définir.

Il serait intéressant d'étudier l'utilisation de ce message odorant et si, comme chez l'abeille domestique, la durée du marquage olfactif à la source de nourriture est règlée uniquement d'après la concentration et le débit d'alimentation de la solution sucrée et l'état d'approvisionnement général de la colonie en nourriture.

Si le signal chimique déposé sur les sources de nourriture constitue une indication du passage d'autres butineuses, cette modalité sensorielle n'est peut-être pas la seule impliquée dans le déclenchement de la visite à la fleur ; des facteurs optiques pourraient intervenir dans la reconnaissance de la présence d'autres butineuses. Cependant, comme le signale FONTA, ces signaux visuels ne peuvent être utilisés que s'il se produit une simultanéité de visites entre les butineuses.

Références bibliographiques

CAMERON S.A. - 1981 - Chemical signals in Bumble bee foraging - Behav. Ecol. Sociobiol. 9 ; 257-260.

FONTA C. - 1984 - La communication chimique chez les Bourdons (Bombus sp.) une approche neurobiologique pluridisciplinaire. - Thèse 3ème cycle. Univ. Paris VI.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 91-98 (1990)

EXPLOITATION DES RESSOURCES ALIMENTAIRES PAR *BLATTELLA GERMANICA* DANS UNE PISCINE

Colette RIVAULT & Ann CLOAREC

CNRS URA 373, Laboratoire d'Ethologie, Université de Rennes I,
Campus de Beaulieu, 35042 RENNES Cedex, FRANCE.

Résumé. Les blattes observées dans les habitats urbains sont des espèces omnivores. Les observations présentées ici tentent de mettre en évidence leurs capacités à localiser et à exploiter des sources de nourriture dispersées au hasard dans l'environnement.

Une population isolée de *Blattella germanica* L. a été étudiée dans l'enceinte d'une piscine. Quatorze sources alimentaires de taille standard ont été placées à différentes distances des zones d'abris à 75 cm, 200 cm et 325 cm. Treize observations de trois heures ont été effectuées, avec un relevé toutes les 5 minutes. Le nombre d'individus présents sur la source de nourriture, dans un rayon de 10 cm et enfin dans un rayon de 30 cm autour de la source, a été noté.

Les résultats indiquent que *Blattella germanica* L. est une espèce opportuniste. Les sources les plus proches des abris ont été exploitées en premier. Le nombre d'individus présents sur la rangée la plus proche a augmenté régulièrement jusqu'à ce que toutes les sources aient été complètement épuisées. Le nombre d'individus présents sur la rangée suivante n'a augmenté que lorsque les sources les plus proches ont été complètement épuisées.

Mots clés : Blatte, *Blattella germanica*, exploitation des ressources alimentaires, distance abri-nourriture.

Summary : Food exploitation in *Blattella germanica* L. in a swimming-bath.

Cockroaches are generally considered to be subsocial insects, in urban habitats, which can become pests. The aim of the observations presented here was to investigate their ability to locate isolated food sources and the influence of their subsocial organisation on their foraging mode.

An isolated urban population of *Blattella germanica* was studied in a public swimming-bath. Fourteen standardized food sources were placed at 3 different distances from the resting places. Scan observations were made at 5 min intervals. The number of subjects on each food source, in close proximity (within a 10 cm diametre circle round the source) or within a 30 cm diametre circle round this source was recorded as well as the developmental stage of each subject.

The results indicate that *Blattella germanica* are opportunist foragers. The number of subjects on the nearest food sources increased gradually until they was

completely eaten. Only when food items had been completely consumed the nearest sources did the number of subjects start to increase on the next series of food sources. When a food source was depleted adults moved away very quickly but young larvae remained in its proximity for some time.

Key words : Cockroach, *Blattella germanica*, foraging, food exploitation, food-shelter distance.

Introduction

Blattella germanica est une espèce très souvent observée dans l'habitat urbain et elle est particulièrement fréquente dans les restaurants, cuisines, etc. où les sources de nourriture peuvent être considérées comme abondantes. Cependant, l'abondance de ces ressources ne nous renseigne pas sur leur mode d'exploitation par les blattes.

Les théories de l'"optimal foraging" tentent d'expliquer et de prédire certains aspects de l'exploitation des ressources dans l'environnement naturel (PYKE et al. 1977). Ainsi quand un animal part à la recherche de nourriture, sa progression dans le milieu va le mettre en contact avec différentes sources de qualités différentes. S'il se nourrit de manière optimale, il va sélectionner la source la plus rentable ou celle qui va lui permettre de maximiser sa vitesse de prise alimentaire (SUTHERLAND & PARKER 1985).

L'étude de la dynamique d'une population de *Blattella germanica* (RIVAULT 1989) dans une piscine nous a montré que cette population exploite des restes de gâteaux, bonbons, fruits, etc. déposés par les usagers de manière aléatoire sur les bancs et les plages qui entourent les bassins.

Pour comprendre comment s'effectue l'exploitation des ressources alimentaires dans cet environnement particulier, nous avons effectué des observations après la tombée de la nuit, au moment de la sortie des abris en proposant des sources de nourriture déposées à différentes distances des abris. Les abris sont situés dans les grilles d'aération du chauffage placées sous les bancs qui bordent les bassins (RIVAULT 1989).

Matériel et Méthodes

Quatorze sources alimentaires de taille standard sont disposées sur la plage, en trois rangées éloignées respectivement de 75 cm, 200 cm et 325 cm, des bancs situés en bordure des bassins (Fig. 1). La distance entre les sources comme entre les rangs, est d'environ 125 cm et le nombre de sources augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne des bancs.

La source est constituée de 0,05 g de pain sec arrosé de 3 gouttes de bière au moment de l'expérience, et placée dans une petite boîte en plastic transparent de 3 cm de diamètre.

Une pile électrique de 4,5 volts est placée à environ 80 cm au-dessus de chaque source pour permettre de faire les comptages. Cette lumière très faible ne modifie pas le comportement des blattes.

Les observations sont effectuées pendant trois heures après la tombée de la nuit. Les relevés sont faits toutes les 5 minutes. On note alors :

1) le nombre d'animaux présents sur la source, leur classe d'âge: mâle, femelle, petite larve (stades 1 et 2), larve moyenne (stades 3 et 4) et enfin grosse larve (stades 5 et 6) ;

2) le nombre et la classe d'âge des animaux présents dans un cercle de 10 cm de diamètre ;

3) le nombre et l'âge des animaux présents dans un cercle de 30 cm de diamètre autour de la source de nourriture.

Treize observations de 3 heures ont été réalisées.

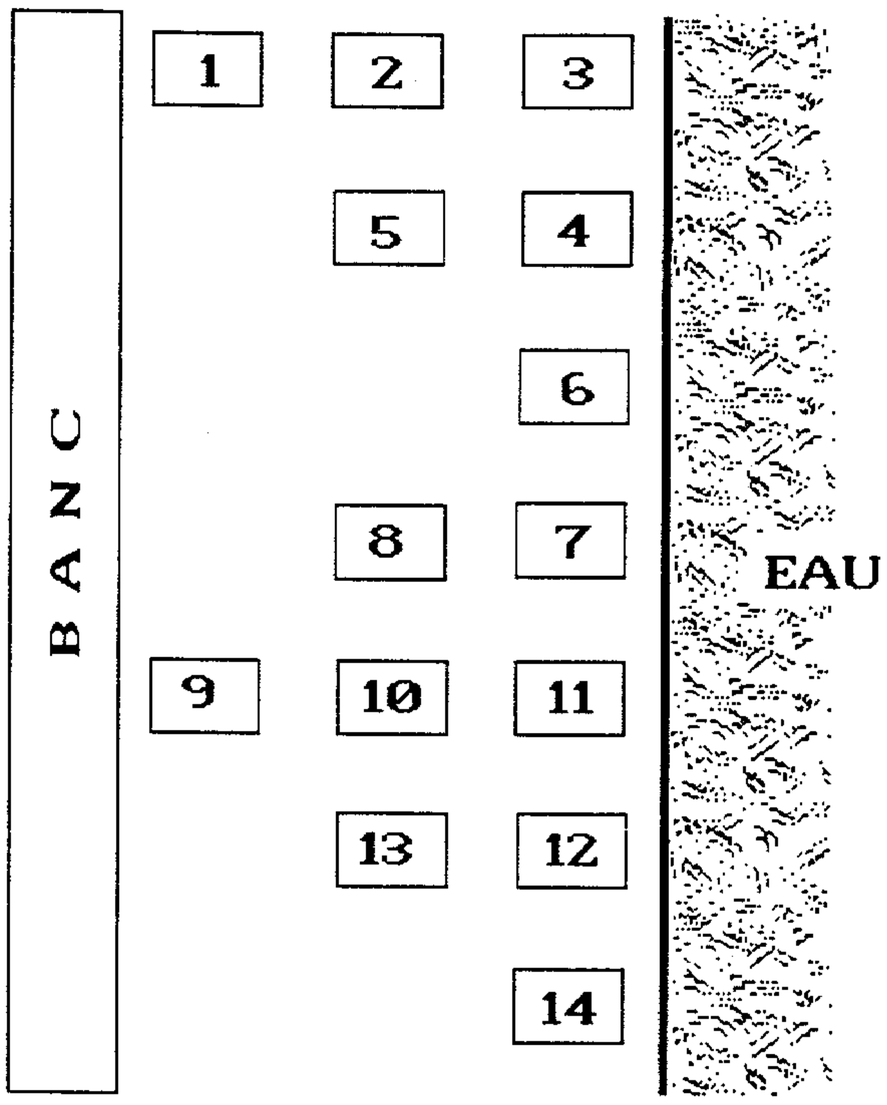


Fig.1 : *Distribution des sources de nourriture sur la plage.*

Résultats

Un certain nombre de variables permettent de caractériser chaque boîte au cours des différentes observations:

1) l'heure d'arrivée du 1er individu sur la source ;
2) l'heure où l'on observe le maximum d'individus sur la source ;
3) l'heure où la nourriture est entièrement consommée ;
4) le nombre total d'animaux qui ont été répertoriés sur la boîte au cours de l'observation ;
5) le nombre maximum d'animaux présents en même temps sur la boîte au cours de l'observation ;
6) le poids de nourriture consommée ;
7) le nombre total d'animaux répertoriés dans un rayon de 30 cm autour de la source, au cours de l'observation.

Ces résultats ont été analysés par analyse en composante principale (ACP) (BENZECRI et al. 1973). Le tableau de cette analyse comprend en colonnes : les 7 variables citées plus haut, et en lignes, le contenu des 14 boîtes au cours de 13 observations successives (soit 1274 données). Le premier axe extrait 69,38 % de la variabilité totale, le deuxième axe extrait 11,76 % et le troisième 7,78 %. Dans le plan formé par les axes 1 et 2, l'axe 1 permet de distinguer la répartition spatiale des différentes boîtes. L'axe 2 oppose le nombre total d'animaux comptés sur la source et le nombre total d'animaux dans le cercle de 30 cm. L'axe 3 oppose les boîtes B1 et B9 les plus proches des abris aux autres boîtes (Fig. 2).

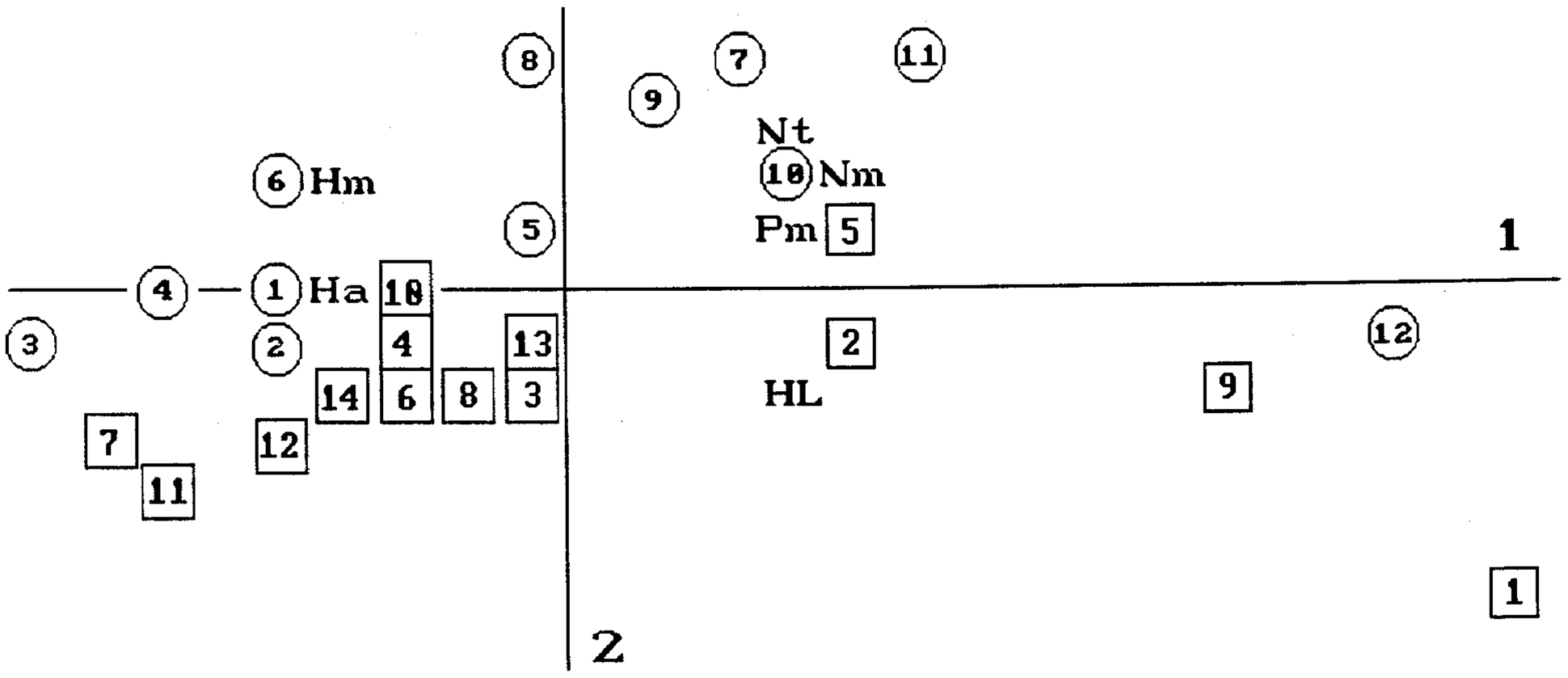


Fig. 2 : *Analyse en Composante Principale. Plan factoriel des axes 1 et 2.*

Les chiffres entourés d'un cercle représentent les numéros des observations, les chiffres entourés d'un carré représentent les sources de nourriture, centres de gravité : Ha = variable 1, Hm = variables 2 et 3 (points superposés), Nt = variable 4, Nm = variable 5, Pm = variable 6, HL = variable 7.

Ces résultats montrent que la façon dont une source de nourriture est exploitée, dépend de la position de cette source dans l'environnement. Les boîtes situées près des abris, sur la première rangée, sont exploitées beaucoup plus rapidement que les autres. Les boîtes plus éloignées sont exploitées plus tardivement et moins complètement.

On décèle aussi un effet date : l'observation 12 qui se détache des autres observations, est proche des boîtes 1 et 9 sur le plan factoriel formé par les axes 1 et 2. Elle correspond à une observation où toutes les boîtes ont été consommées très rapidement et complètement. Notons que les points qui représentent les observations 1 et 13 sont superposés. Il n'y a donc pas eu de déplacement de la population par rapport aux boîtes, ni d'habituation permettant d'expliquer par exemple une exploitation plus systématique des boîtes.

Nous observons donc une corrélation nette entre la position des boîtes dans l'environnement et la façon dont les boîtes sont exploitées par les blattes. Les résultats de l'ACP révèlent une relation de proximité entre les boîtes.

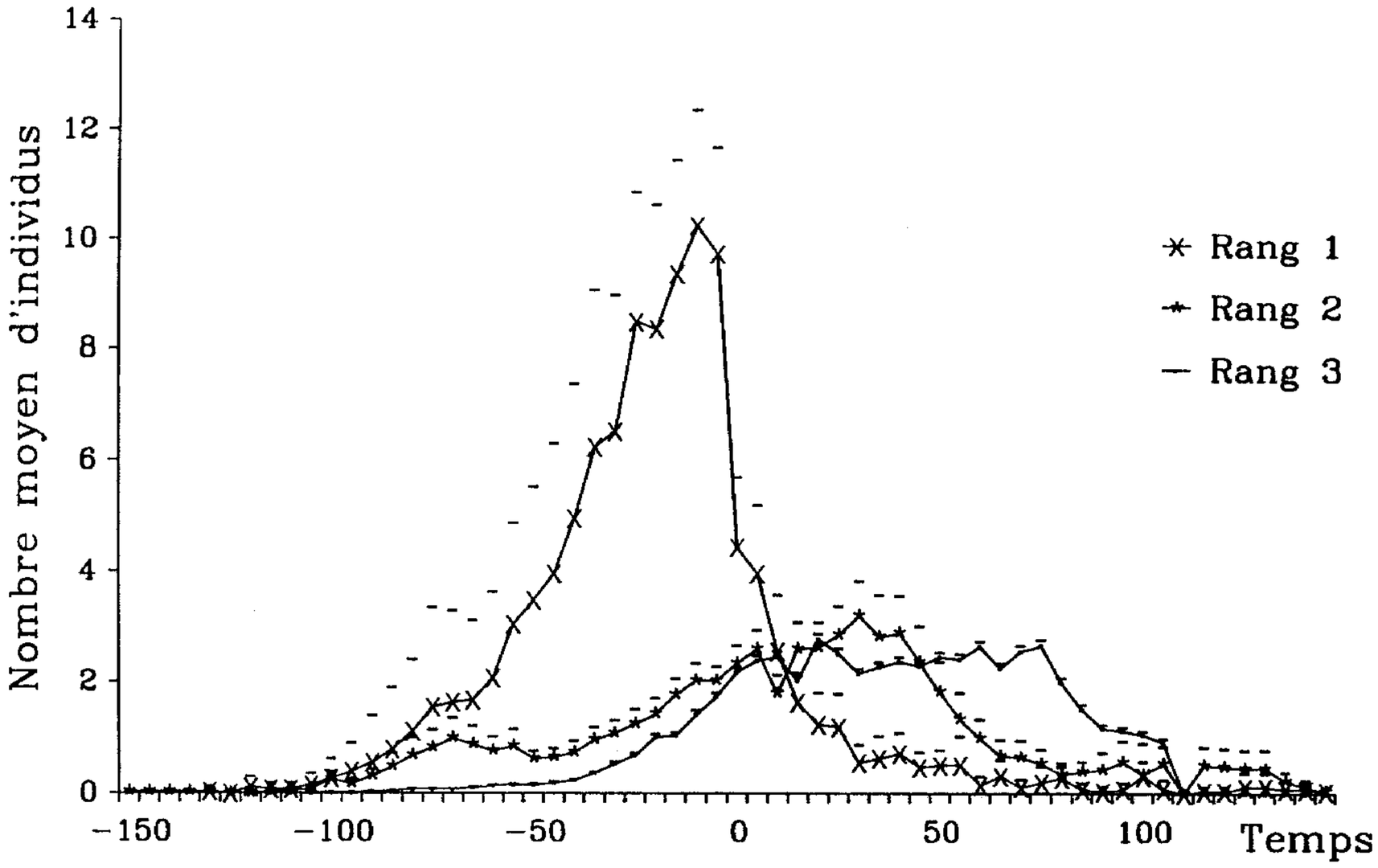


Fig. 3 : *Nombre moyen d'individus présents sur les boîtes des rangs 1, 2 et 3 en fonction du temps.*

Les tirets représentent les écarts à la moyenne. Les données sont recentrées sur l'heure d'épuisement des boîtes du rang 1.

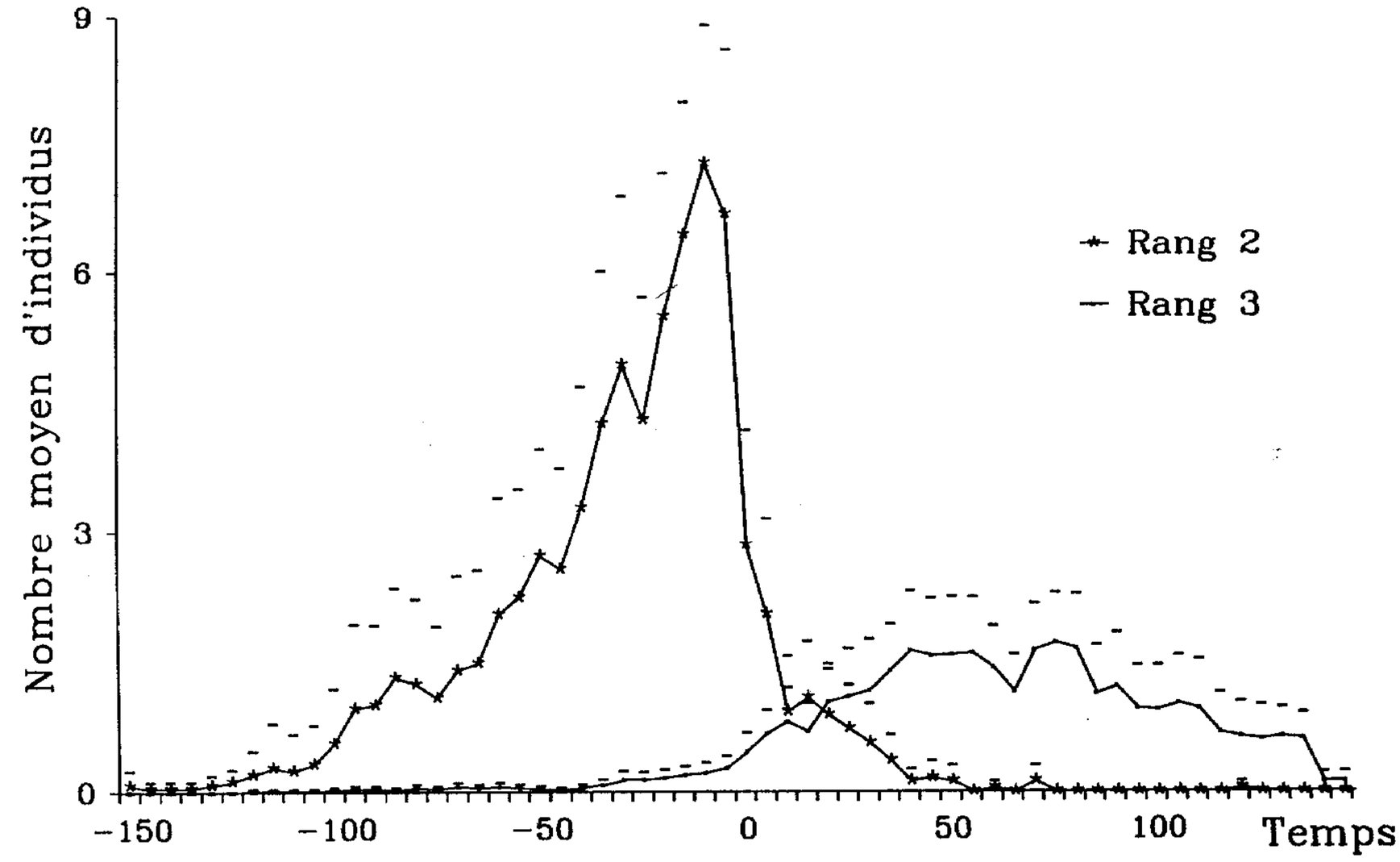


Fig. 4 : *Nombre moyen d'individus présents sur les boîtes des rangs 2 et 3 en fonction du temps.*

Les données sont recentrées sur l'heure d'épuisement des boîtes du rang 2.

Nous avons par ailleurs analysé l'exploitation des boîtes en fonction des différents rangs. Pour homogénéiser les 13 observations réalisées, nous avons procédé à un recentrage des données sur l'heure d'épuisement des sources du premier rang qui est considéré alors comme point de référence. L'activité sur les boîtes des rangs 2 et 3 est alors représentée en fonction de l'heure d'épuisement des boîtes du rang 1. Ce recentrage des données nous permet d'établir les courbes d'exploitation moyenne des boîtes en fonction des rangs.

On constate alors que peu d'animaux sont présents sur les boîtes des rangs 2 et 3 avant la fin de l'exploitation des boîtes du rang 1 (Fig. 3). On observe le même phénomène pour les boîtes du rang 3 après l'épuisement des boîtes du rang 2 (Fig. 4) : la troisième rangée de boîtes n'est exploitée qu'après épuisement de la deuxième rangée.

Ces résultats sont en accord avec ceux de l'ACP. L'exploitation des sources s'éffectue d'abord sur la première rangée, près des abris. Ensuite lorsque celles-ci sont épuisées, les animaux se dirigent vers des sources plus éloignées.

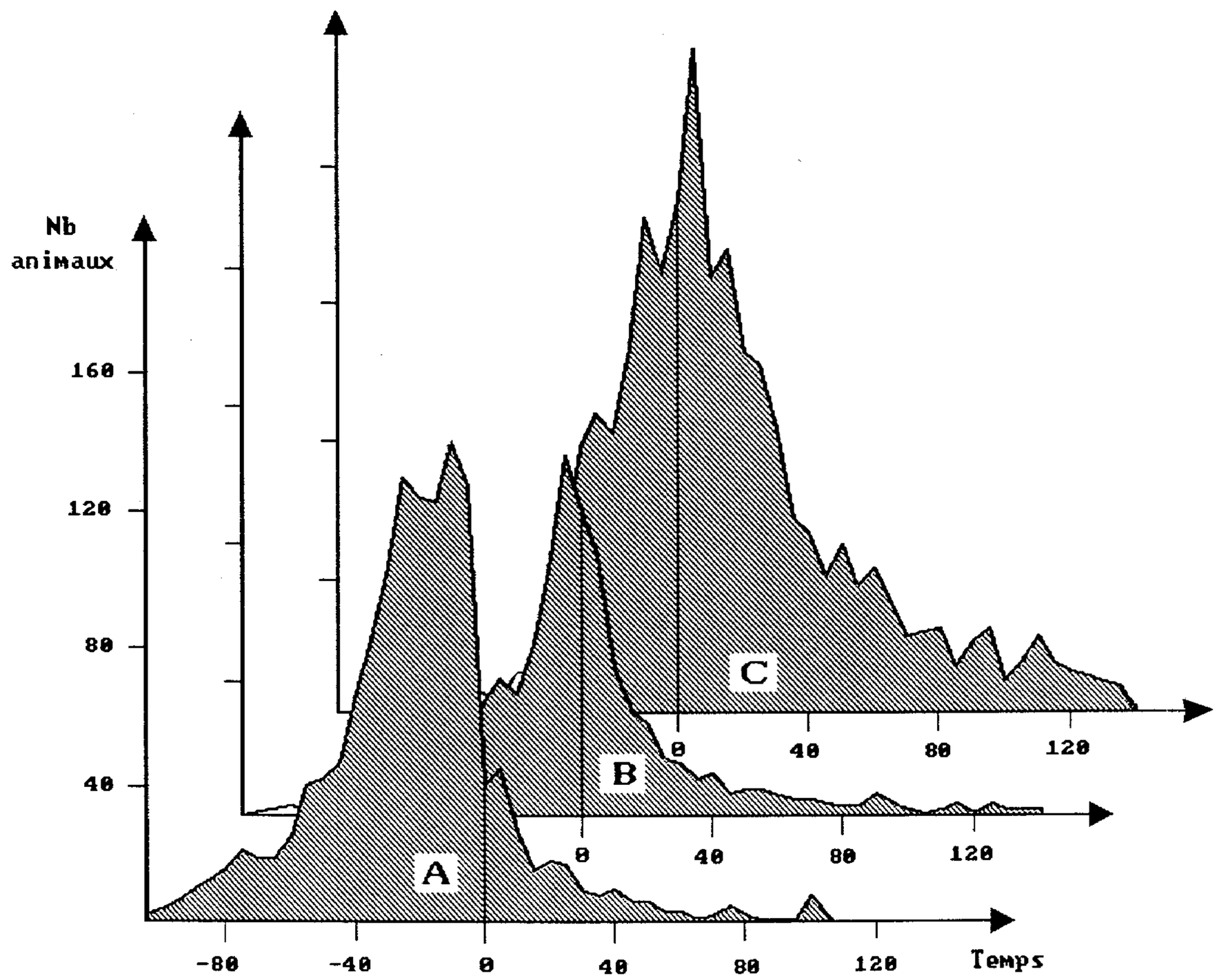


Fig. 5 : *Nombre moyen d'individus présents en fonction du temps.*

A : sur la boîte B1 ; B : dans le cercle de 10 cm autour de B1 ; C : dans le cercle de 30 cm autour de B1. Les données sont recentrées sur l'heure d'épuisement de la source lors de chaque observation.

Si nous analysons l'exploitation d'une source en particulier, par exemple la source B1 (Fig. 5), grâce à la courbe moyenne d'exploitation établie en recentrant les données sur l'heure d'épuisement de la source au cours des différentes observations, on observe d'abord une arrivée progressive des animaux sur la source. Puis le nombre d'animaux sur la source augmente plus rapidement, passe par un court plateau et chute brusquement après l'épuisement de la source. Le nombre d'animaux présents autour de la source (c'est-à-dire dans le cercle de 30 cm entourant la source), est faible au début de son exploitation ; tous les animaux vont directement à la nourriture. Ensuite, le nombre d'animaux présents autour de la source, augmente au cours de l'exploitation. Après l'épuisement de la source, ce nombre chute très rapidement.

L'âge n'influence pas l'heure d'arrivée sur la source mais les petites larves restent davantage autour de la source que les individus plus âgés. Au début de l'exploitation de la source tout le monde a accès à la source. Ensuite, lorsque l'exploitation est à son maximum, c'est-à-dire lorsqu'un grand nombre d'animaux est présent sur la source, les petites larves sont les plus nombreuses à rester autour de la source alors que les individus des autres classes d'âge sont sur la nourriture. Ce sont aussi les petites larves qui restent le plus longtemps autour de la source lorsque celle-ci est épuisée.

Conclusion.

Dans cette expérience, l'épuisement des sources de la première rangée est non seulement rapide mais systématique. Celui des sources de la deuxième rangée est plus systématique et celui de la troisième rangée est rare. L'absence de marquage des animaux ne nous permet pas de dire si les animaux présents sur la première rangée de boîtes se dirigent effectivement vers les sources de la deuxième rangée ou, si repus, ils reviennent vers les abris. Il est vraisemblable qu'une partie d'entre eux se dirigent vers les sources proches.

Plus la distance abris-nourriture est courte, plus la source est exploitée rapidement. L'exploitation semble se faire de proche en proche, après épuisement des premières sources.

Selon l'hypothèse générale de l'optimal foraging, on considère que les animaux adoptent une stratégie de recherche de nourriture qui minimise l'énergie dépensée. Jusqu'à présent nos résultats ne nous apportent pas encore suffisamment d'information pour étayer une réelle discussion sur les modèles d'optimal foraging, mais nous pouvons cependant tenter une ébauche. Selon PYKE (1984), un animal exploite exclusivement la zone la plus proche tant que les ressources les plus proches restent abondantes. C'est effectivement ce que nous avons observé, les sources les plus proches sont exploitées en premier. Les animaux ne semblent se diriger vers une source plus éloignée qu'après épuisement de la première. Tant que la source n'est pas épuisée, il est profitable d'y rester : en effet, *Blattella germanica* est une espèce omnivore qui consomme sur place sans transporter de nourriture vers une zone centrale de réserve de nourriture. L'exploitation du milieu se fait de manière opportuniste : la première source alimentaire rencontrée est exploitée avant de chercher la suivante. L'odeur de la source alimentaire a un fort pouvoir attractif sur tous les animaux provoquant ainsi la formation d'importants agrégats temporaires.

Références.

BENZECRI J.P. & COLL., 1973. – L'analyse des données. II : L'analyse des correspondances. Paris : Dunod, 619 pp.

PYKE G.H., 1984. – Optimal foraging theory : a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15** : 523-575.

PYKE G.H., PULLIAM H.R. & CHARNOV E.L., 1977. – Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Quarterly review of Biology*, **52** : 137-154.

RIVAULT C., 1989. – Spatial distribution of the cockraoch, *Blattella germanica*, in a swimming-bath facility. *Entomol. exp. appl.*, sous presse.

RIVAULT C., 1989. – Etude d'une population de *Blattella germanica* dans une piscine (Insecte, Dictyoptère). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5** : 17-24.

SUTHERLAND W.J. & PARKER G.A., 1985. – Distribution of unequal competitors. *In* : "Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptative behaviour", Sibly R.M. & Smith R.H. (Eds), Oxford : Blackwell Scientific Publications.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 243-248 (1990)

COMMUNICATION CHEZ LES ARAIGNEES : LA RENCONTRE DES SEXES CHEZ *TEGENARIA DOMESTICA* (*AGELENIDAE*).

Chantal ROLAND et Bertrand KRAFFT.

Laboratoire de Biologie du Comportement, U.R.A. 1293, B.P. 239,
54506 Vandoeuvre-les-Nancy CEDEX, France

Résumé : Chez *Tegenaria domestica*, la rencontre des partenaires sexuels fait intervenir un ensemble complexe de signaux chimiques et vibratoires. La conjonction de deux types de signaux chimiques permet au mâle de localiser la femelle et sa toile : phéromones volatiles et phéromones liées aux fils de soie de la femelle. Quand le mâle est au contact de la toile, ces phéromones sont à l'origine de comportements donnant naissance à des signaux vibratoires qui permettent l'identification du mâle par la femelle. Enfin, une phéromone tégumentaire assure l'identification précise de la femelle lorsque le mâle entre en contact avec elle.

Mots clés : Araignées, communication sexuelle, phéromones, orientation, soie.

Summary : **Spider communication : Sexual encounter in *Tegenaria domestica* (*Agelenidae*).**
In *Tegenaria domestica*, the sexual encounter depends on a whole set of chemical and vibratory signals. The conjunction of two categories of chemical signals (volatile pheromones and pheromones bound to the silken threads) enables the male to localize a female and its web. Furthermore, these pheromones induce the male to display behavioural acts on the web, thus producing vibratory signals which make it possible for the female to identify the male. Finally, a tegumentary pheromone, detected during corporal contacts, ensures the precise identification of the female by the male.

Key words : Spiders, sexual communication, pheromones, orientation, silk.

INTRODUCTION

Les systèmes de communication des Arthropodes ont surtout été étudiés chez les Insectes sociaux. Ces études ont conduit au concept de complémentarité et à la notion de communication multimodale (Montagner, 1980). Aussi quand on pense "communication", on pense souvent "social". Pourtant, la communication est également indispensable aux espèces solitaires par exemple lors du comportement sexuel, dans les relations parentales et dans l'exploitation des ressources du milieu.

Nous nous limiterons ici à l'étude de quelques aspects de la communication sexuelle chez *Tegenaria domestica* Il s'agit d'une Araignée solitaire dont les femelles sont sédentaires. Au moment de la période de reproduction, le mâle doit donc se déplacer pour aller à la recherche de la femelle.

MATERIEL ET METHODES

Les mâles et les femelles de *Tegenaria domestica* utilisés au cours des différents types d'expériences, ont été élevés au laboratoire.

Les déplacements des mâles en open-field sont suivis à l'aide d'un système vidéo en présence ou en l'absence de différents stimuli femelles. Ceux-ci correspondent soit à la présence d'un support dans lequel est installée ou non une femelle, soit à une piste soyeuse laissée par celle-ci.

Les déplacements des femelles sont observés dans un terrarium de grande dimension contenant plusieurs supports d'installation.

RESULTATS

Deux mécanismes au moins interviennent dans la découverte du partenaire sexuel.

Mise en évidence de phéromones volatiles femelles

Des mâles sont testés dans un open-field renfermant au centre soit un dièdre de carton dans lequel est installée une femelle (Figure 1 : S_1), soit un dièdre de carton vide (Figure 1 : S_2).

Les résultats montrent que, dans la situation avec femelle, 50 % des mâles atteignent la femelle alors que 14 % atteignent le support vide pendant les quinze minutes du test.

Dans la nature, des rassemblements de mâles autour de toiles de femelles de différentes espèces d'Araignées ont permis de mettre en évidence l'existence de phéromones volatiles (Blanke, 1975 ; Tietjen, 1979 ; Mertens et Coessens, 1980 ; Olive, 1982). L'influence de phéromones volatiles est un phénomène courant chez les Invertébrés. L'originalité des

Araignées réside dans l'utilisation de la soie comme vecteur et support de signaux de communication.

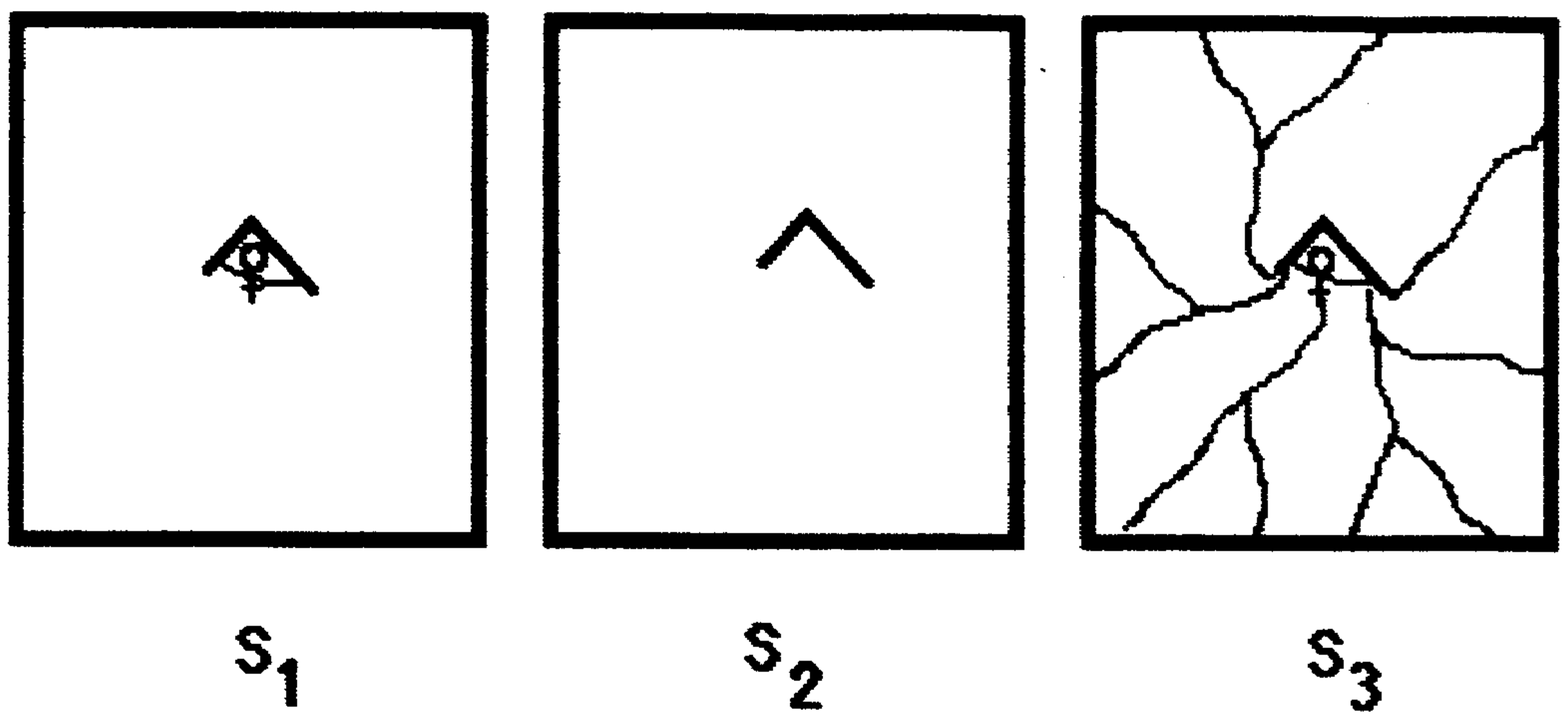


Figure 1 : *Schématisation des dispositifs expérimentaux constitués par un dièdre de carton (support) placé au centre d'un open-field.*
Situation 1 (S_1) : Support contenant une femelle dans sa toile
Situation 2 (S_2) : Support vide
Situation 3 (S_3) : Support contenant une femelle dans sa toile et présence de fils de balisage (femelle déposée dans l'open-field la veille du test)

Mise en évidence d'un balisage femelle

Les femelles de *T. domestica* étant considérées comme sédentaires, il faut vérifier si elles sont susceptibles de quitter leur retraite dans certaines circonstances. Pour cela, nous avons introduit dix femelles marquées dans un terrarium de 2 m^2 de surface dans lequel ont été déposés des dièdres de carton destinés à servir de support d'installation pour les Araignées. Les observations ont été poursuivies pendant 90 jours.

Nous avons constaté que les femelles se déplacent fréquemment au cours des quinze premiers jours, passent d'un site à l'autre ou utilisent plusieurs fois le même site. Puis les femelles se stabilisent et restent fidèles à leur site d'installation (Figure 2). Le fond du terrarium est recouvert d'un tapis soyeux. A divers endroits, choisis au hasard, nous avons volontairement détruit le tapis de soie. Deux ou trois jours plus tard, nous avons pu observer la réapparition de fils.

Les femelles sont donc capables de quitter leur toile, de se déplacer dans les environs immédiats et de revenir à leur retraite. Quelle que soit la fonction de ces déplacements (exploration, défense du site, recherche de

nourriture, mise en place de signaux sexuels sous forme de fils de cheminement), ce comportement aboutit à un balisage du milieu (Krafft et al., 1988).

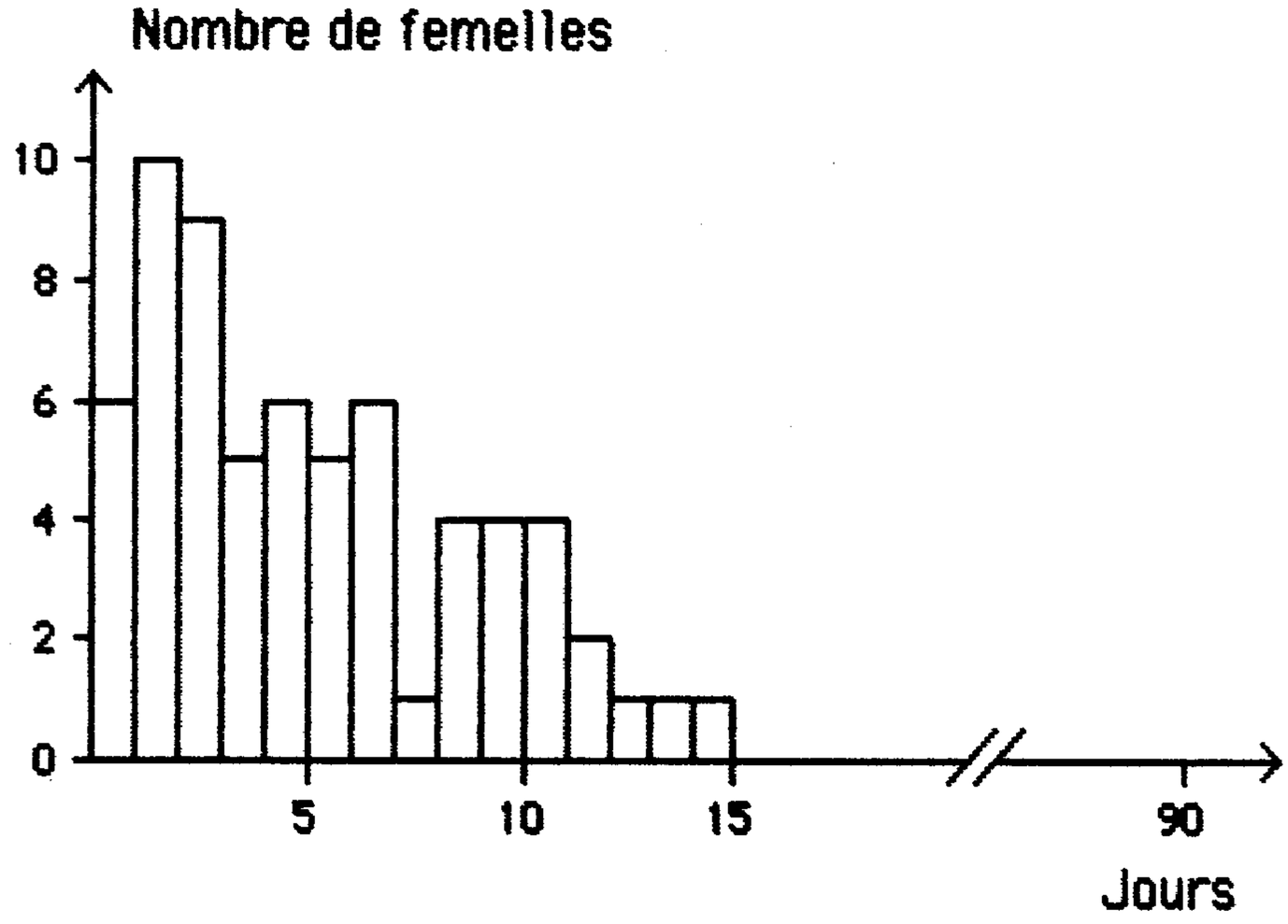


Figure 2 : Déplacement des femelles pendant les 90 jours d'observation. Le déplacement est défini par un changement de site d'une femelle.

Le mâle utilise-t-il la soie pour découvrir la femelle ?

Plusieurs auteurs ont montré qu'un mâle est capable de suivre une piste de femelle (Dijkstra, 1976; Tietjen, 1977; Roland, 1984). Si on introduit une femelle dans un open-field, elle se déplace et dépose un fil de cheminement. Un mâle, introduit ensuite dans l'open-field, suit la piste de la femelle en se déplaçant à califourchon sur le fil qu'il maintient entre ses pédipalpes. Il y a donc une information tacto-chimique liée au fil.

Lorsque les deux types de signaux (phéromones volatiles et phéromones liées au fil) sont présents, il y a action conjuguée et complémentaire de ces deux types de signaux.L'expérience montre que le mâle utilise ces deux types d'informations pour s'orienter et localiser la femelle.Si on teste des mâles dans un open-field dans lequel on a déposé, la veille du test, un support en carton contenant une femelle et sa toile, on constate que 100 % des mâles parviennent à découvrir la femelle. En effet, pendant les 24 heures passées dans l'open-field, la femelle s'est déplacée et a déposé des fils autour de sa toile et sur le fond de l'open-field (Figure 1 : S3). La situation la plus efficace pour le mâle est donc celle où il y a, à la

fois, balisage et présence de la femelle. Le mâle utilise donc les fils pour découvrir la femelle.

L'intervention de ces deux types de signaux se traduit également par des modifications comportementales du mâle. En présence de fils, le mâle manifeste des mouvements de pédipalpes et des mouvements de balancement du corps (situation 3). Il manifeste des mouvements de la première paire de pattes en présence de phéromones volatiles (situation 1) et aucun comportement particulier dans la situation 2.

Mise en évidence de la reconnaissance mutuelle des partenaires

Quand le mâle arrive sur la toile, il manifeste un comportement de cour. Ce comportement engendre sur la toile des phénomènes vibratoires qui correspondent à des éléments d'informations qui vont permettre l'identification des partenaires. Chez *T. domestica*, ce comportement consiste en une succession de motifs composés de trois éléments : tambourinage des pédipalpes, déplacement et immobilité. Quand la femelle perçoit les vibrations de la toile, elle sort de sa retraite et émet des vibrations de sa première paire de pattes. Il s'établit alors un dialogue entre les deux partenaires qui généralement mène à l'accouplement (Leborgne et Krafft, 1979; Boulanger et al., 1986).

Une identification plus précise des signaux tacto-chimiques est ensuite assurée par contact direct du mâle avec la femelle elle-même. Quand le mâle touche la femelle, il manifeste des comportements identiques à ceux observés lorsqu'il est au contact de la toile (mouvement des pédipalpes en particulier). Le mâle perçoit une information tacto-chimique sexuelle d'origine tégumentaire. Les substances chimiques, dont le rôle dans la communication sexuelle a été mis en évidence chez des Insectes (Lépidoptères et Diptères), sont encore inconnues chez les Araignées qu'il s'agisse des substances portées par les individus (femelles) ou des substances liées à la soie.

CONCLUSION

Les phéromones liées à la soie, les phéromones tégumentaires, les signaux vibratoires interviennent dans le comportement sexuel des Araignées. Il s'agit donc d'un système de communication multimodal qui permet la rencontre des partenaires sexuels, leur identification, sans doute la synchronisation de leur état physiologique et peut-être la sélection du partenaire. En effet, nous ne savons pas si les femelles ont la possibilité de moduler l'émission de phéromones mais elles pourraient peut-être moduler

le balisage autour de leur toile en fonction de leur réceptivité sexuelle. Le balisage pourrait également avoir pour fonction la défense du territoire ce qui permettrait aux mâles de choisir les femelles les plus efficaces dans la défense de leur site de prédation.

REFERENCES

BLANKE R., 1975.- Untersuchungen zum Sexualverhalten von *Cyrtophora cicatrosa* (Stolicka) (*Araneae, Araneidae*). *Z. Tierpsychol.*, 37, 62-74.

BOULANGER P., LEBORGNE R. et KRAFFT., 1986.- Barrière éthologique et complémentarité des signaux chez deux espèces sympatriques de Tégénaires (*Araneae, Agelenidae*). *Biol. Behav.*, 11, 145-156.

DIJKSTRA H., 1976.- Searching behaviour and tactochemical orientation in males of the wolfspider *Pardosa amentata* (Cl.) (*Araneae, Lycosidae*). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Amst.*, C, 79 (3), 235-244.

KRAFFT B., MACEL M. et ROLAND C., 1988.- Complémentarité des signaux intervenant dans le rapprochement des sexes chez *Tegenaria domestica* (*Agelenidae*). *XI. Europ. Arachnol. Coll. Berlin, Tub. - Dokumentation Kongr. und Tagungen*, 38, 35-39.

LEBORGNE R. et KRAFFT B., 1979. -Technique d'enregistrement et d'analyse des signaux vibratoires intervenant dans les comportements des Araignées sédentaires. *Rev. Arachnol.*, 2, 173-182.

MERTENS J. et COESSENS R., 1980.- Sex pheromone in *Zygiella x-notata* (*Araneidae*). *VIII. Int. Arach. Kongr. Wien*, 221-233.

MONTAGNER H., 1980.- Point de vue à propos des recherches actuelles sur les systèmes de communication des Hyménoptères sociaux. *Biologie - Ecologie méditerranéenne*, VII, 3, 143-148.

OLIVE C.W., 1982.- Sex pheromones in two orb-weaving spiders (*Araneae, Araneidae*) : an experimental field study. *J. Arachnol.*, 10, 241-245.

ROLAND C., 1984.- Chemical signals bound to the silk in spider communication (*Arachnida, Araneae*). *J. Arachnol.*, 11, 309-314.

TIETJEN W.J., 1977.- Dragline following by male Lycosid spiders. *Psyche*, 84 (2), 165-178.

TIETJEN W.J., 1979.- Test olfactory communication in four species of wolfspiders (*Araneae, Lycosidae*). *J. Arachnol.*, 6,207-212.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 51-56 (1990)

LE DEGRE DE FERMETURE DES SOCIETES D'ABEILLES (*Apis mellifica mellifica L.*) FACE A L'INVASION DU PARASITE *Varroa jacobsoni (Gamaside)*

SALEH-MGHIR Essam et DARCHEN Roger.

Université de Paris VI, P.et M.Curie, Station Biologique et Ecole d'apiculture Tropicale, Les Eyzies, 24620, France.

Résumé:

La fermeture incomplète des populations d'abeilles explique au moins en partie la rapidité de diffusion de la varroatose, une parasitose provoquée, à travers le monde, par un arachnide (Gamaside).

L'acceptation d'abeilles étrangères déposées à l'entrée de la ruchette est importante (80 % pour les butineuses). Elle est fonction de l'âge des abeilles et liée aux comportements exhibés par l'intruse devant la ruche.

Mots-clés: *Apis mellifica, fermeture des sociétés, épizootie, Varroa, fermeture différencielle.*

Summary: The degree of closure of bees'societies (*Apis mellifica mellifica L.*) and the invasion of the parasite *Varroa jacobsoni* (Gamasid).

The relative closure of societies of *Apis mellifica* explains at least partially the quick propagation of *Varroa*, a Gamasid, around the world.

In our experiments, the acceptation of foreign workers is very high (80 % for the foragers). It is correlated to the ages and the behaviour of the workers at the entrance of the hive.

Key-words: *Apis mellifica, closure of societies, epizooty, varroa, differential closure.*

INTRODUCTION:

La conquête des sociétés d'abeilles par le gamaside *Varroa jacobsoni* a été foudroyante.

Quand et comment s'établira l'équilibre biologigue indispensable entre notre abeille et *Varroa* ? Nous n'en savons rien. De toute façon, l'apiculture ne peut rester inactive et attendre que l'affaire se règle sur la seule base des affrontements naturels. Il faut donc poursuivre les recherches sur la biologie de *Varroa* et sur la nature intime de ses rapports avec l'abeille.

Cette invasion rapide des sociétés d'abeilles par *Varroa jacobsoni* nous amène à nous poser des questions nombreuses, en particulier sur la stratégie adoptée par le Gamaside pour s'introduire dans des populations d'Insectes sociaux dont nous connaissons pourtant l'agressivité vis-à-vis des étrangers. Quelles failles du comportement de l'abeille les parasites savent-ils utiliser pour arriver à leur fin, à savoir la colonisation des sociétés d'abeilles?

MATERIEL ET METHODES:

Les jeunes abeilles proviennent de cadres de couvain operculé, proche de l'éclosion et couvé en étuve à 30°c. Les abeilles éclosent ainsi dans une obscurité totale. Chaque soir, les cadres sont débarrassés des abeilles nées dans la journée. Nous pouvons ainsi prélever chaque matin les ouvrières nées pendant la nuit, qui sont âgées de 1 à 12 heures, puis les marquer au moyen d'un disque de papier coloré portant un numéro, fixé sur le thorax à l'aide d'une colle spéciale.

La cagette contenant les abeilles est déposée ouverte à proximité du tunnel d'entrée d'une ruchette vitrée à un seul cadre du type Dadant abritant une petite colonie complète. Les abeilles sont ensuite livrées à elles-mêmes.

RESULTATS:

Voir tableaux I et II ci-joints.

L'acceptation d'abeilles étrangères déposées à l'entrée de la ruchette est importante; elle va de 29 à 88% : elle est fonction de l'âge de l'abeille et liée à son comportement au moment d'entrer dans la ruche.

La lecture du tableau I nous montre que l'acceptation va décroissant du 1er jour de la vie de l'ouvrière au 8ème jour (88% à 29%). En revanche, elle augmente notablement lorsque les intruses ont l'âge des butineuses en passant le cap des 80 % !

Le tableau I mentionne aussi les résultats d'une expérience durant laquelle l'expérimentateur a introduit des abeilles de tous âges recueillies au sein d'une forte population située à l'extrémité de notre rucher. L'acceptation est alors de 48%.

Ce dernier résultat nous a incité à affiner la même expérience avec des lots d'abeilles de tous âges obtenus en mélangeant des groupes connus d'abeilles marquées issues de nos élevages en étuve.

Le tableau II confirme assez parfaitement les résultats présentés dans le tableau I concernant l'introduction d'abeilles de tous âges.

La mortalité des abeilles étrangères s'élève à 31% et leur disparition, c'est à dire leur départ vers d'autres ruches, à 19 %.

Le comportement des abeilles acceptées:

Les ouvrières qui franchissent la porte d'entrée d'une ruche étrangère doivent toutes exhiber un comportement pacifique devant les gardiennes. Il faut qu'elles refusent de se battre, qu'elles s'immobilisent et même s'inclinent devant les inspections des gardiennes. Elles vont jusqu'à offrir des régurgitations.

Quelquefois les gardiennes se font plus incisives en mordillant les ailes et les pattes de l'intruse, en se promenant sur son dos. Cette dernière se recroqueville davantage et rentre sa tête au-dessous d'elle-même.

Enfin il n'est pas rare que l'intruse projette en arrière sa glande de Nassanov, qui, on le sait, sécrète des phéromones de rassemblement. Mais ces inspections sont généralement très rapides: ou bien l'abeille étrangère est acceptée ou bien elle est rejetée.

Le comportement des abeilles rejetées:

Ces abeilles sont repérées par les gardiennes du fait de leur comportement hésitant. Dans ce cas, l'abeille résiste lorsqu'elle est attaquée ou bien s'enfuit. Il y a donc une possibilité de combat qui peut se terminer par la mort de l'intruse.

DISCUSSION ET CONCLUSION:

La fermeture d'une société est sa capacité de reconnaître et de rejeter tout individu conspécifique qui lui est étranger.

Les sociétés supérieures d'insectes possèdent ce privilège à un degré plus ou moins élevé. Les abeilles, *Apis mellifica*, ont développé un corps de gardiennes dont le rôle est justement de contrôler la carte d'identité phéromonale des abeilles arrivant à la ruche.

Nos expériences viennent de nous démontrer que les populations d'*Apis mellifica* sont très perméables aux abeilles étrangères. N'y a-t-il pas plus de 80 % des butineuses qui arrivent à forcer les barrages formés par les gardiennes?

La fermeture très relative des populations d'*Apis mellifica* était déjà signalée dans les travaux de divers auteurs: WOHLGEMUTH (1929), RIBBANDS et al. (1952), BORCHERT (1970) et récemment par NELSON et al. (1989). Mais on ne pouvait imaginer un degré de perméabilité tel que celui que nous venons de mettre en évidence !

D'autres chercheurs comme HUITTINGER (1981) et GOETZ (1984), à la suite de quelques expériences malheureusement trop peu nombreuses, pressentirent même que " cette dérive des ouvrières était un facteur plus important qu'on ne le supposait dans la multiplication du Gamaside dans toutes les colonies".

Oui, les sociétés d'*Apis mellifica* admettent aisément en leur sein des abeilles étrangères et ce phénomène peut en grande partie sinon en totalité expliquer la rapidité de la propagation du parasite incriminé.

Malgré tout, nous n'excluons pas la possibilité de transmission du parasite sur les lieux de butinage, lors des rassemblements de mâles.,...encore faudrait-il l'observer!

A la suite de ces expériences, il serait bon, semble-t-il, d'introduire une nouvelle notion qui rendrait mieux compte de l'idée généralement admise de "fermeture" des sociétés d'arthropodes. C'est la notion de "<u>fermeture différencielle</u>".

En effet, suite à des acquis anciens et largement connus de tous les apiculteurs, les mâles et les ouvrières butineuses dérivent spontanément d'une ruche à l'autre sans que dommage ne soit causé aux ouvrières si la miellée est forte. En revanche, lors d'un pillage, les ouvrières sont refoulées.

Nos expériences ajoutent des précisions sur les conditions d'adoption des ouvrières par des populations étrangères. Dorénavant, on ne peut plus dire qu'une société d'abeilles soit, malgré son haut degré de complexité, une société fermée. Des mélanges de populations sont possibles sous certaines conditions dont quelques unes se rencontrent dans la nature. Elles ont donc une valeur biologique. Nos expériences montrent que les mécanismes de la "reconnaissance" interindividuelle (ou de l'acceptation) sont modulés. Ce ne sont pas des réponses de tout ou rien, loin de là, comme l'idée seule de "fermeture" semblerait le suggérer.

Mais, bien sûr, pour évaluer l'importance des différents facteurs éthologiques et physiologiques qui rendent compte de ces comportements, il faut dépasser la simple observation de ce qui se déroule dans les conditions naturelles.

<u>REFERENCES</u>:

BORCHERT A., 1970 - Les maladies et parasites des abeilles, *Ed. Vigot frères*, 486.

GOETZ C., 1984 - Une année avec la varroase dans le Bas-Rhin, *Fruits et abeilles*, **2**, 43-46.

HUITTINGER E., PECHMAKER H., SULIMANOVIC D., TOMAC I., 1981 - La diffusion de *Varroa jacobsoni* d'une colonie à l'autre., *Apiacta*, **16** (2), 71-76.

NELSON D.L., JAY S.C., 1989- The effect of colony relocation on loss and disorientation of honeybees., *Apidologie*, **20**,245-250.

RIBBANDS C.R., KALMUS H., NIXON H.L., 1952 - New existence of communication in the honey-bee colony. *Nature*, **170**, 438-440.

WOHLGEMUTH O.E., 1929 - Die Atemmale (Stigmen) der Honigbienen. - *Erlanger Jb. Bienenkde.* **VII**, 1-47.

Age des ☿	Nbre d'☿ déposées	Nbre d' ☿ acceptées	Nbre d' ☿ tuées	Nbre d' ☿ disparues	% d'acceptation en fonction de l'âge
1 jour	50	44	2,8	3,2	88
2 jours	50	43,1	2,2	4,7	86,2
3jours	50	41,6	3,2	5,2	83,2
4 jours	50	37,1	7,4	5,5	74,2
5 jours	50	29	13,2	7,8	58
6 jours	50	21,7	15,2	13,1	43,4
7 jours	50	18,8	17,7	13,5	37,6
8 jours	50	14,5	18,1	17,4	29
Tous âges	50	24	11,2	14,8	48
Butineuses	50	40,2	2,7	7,1	80,4

Tab. I. Acceptation d'abeilles étrangères en fonction de leur âge. Les chiffres indiqués dans les colonnes sont les moyennes de 5 expériences.

Groupe	Age des ♀	Nbre d'♀ déposées 1	Nbre d'♀ acceptées 2	Nbre d'♀ tuées 3	Nbre d'♀ disparues 4	%d'acceptation par rapport au groupe utilisé	% d'acceptation par rapport à l'ensemble des ♀ utilisées
I	5 jours	10	4,2	3,2	2,6	42%	8,4
II	7 jours	10	3,6	3,6	2,8	36%	7,2
III	10jours	10	4,2	3,8	2	42%	8,4
IV	16jours	10	6	2,8	1,2	60%	12
V	20jours	10	6,8	2,2	1	68%	13,6
		50	24,8	15,6	9,6		
			49,6%	31,2%	19,2%		

Tab. II. Acceptation d'abeilles étrangères formées de mélanges d' abeilles de même âge issues de plusieurs groupes élevés en étuve. Les chiffres indiqués dans les colonnes 1, 2, 3, et 4 sont les moyennes de 5 expériences.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 249-252 (1990)

MORPHOLOGY OF THE VENOM GLAND IN RELATION TO WORKER SIZE IN LEAF-CUTTING ANTS (FORMICIDAE, ATTINI)

E. Schoeters and J. Billen

Zoological Institute, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven (Belgium)

Summary - The secretory filaments of the venom gland in workers of the leaf-cutting ants *Atta sexdens sexdens* and *A. sexdens rubropilosa* show morphological differences related to the worker's size. The smallest individuals are characterized by a relatively long unpaired filament with a bifurcation in its distal region. This bifurcation occurs more proximally in bigger workers, with no unpaired portion left in the major workers and soldiers. This is the first report of an intraspecific variation of the venom gland morphology in ant workers.

Key words : *Atta sexdens sexdens*, *Atta sexdens rubropilosa*, Attini, morphology, venom gland, allometric growth.

Résumé : Morphologie de la glande à venin par rapport à la taille des ouvrières chez les fourmis champignonnistes (Formicidae, Attini)

Selon leur taille, les ouvrières des fourmis champignonnistes *Atta sexdens sexdens* et *A. sexdens rubropilosa* montrent des différences morphologiques des filaments sécréteurs de leur glande à venin. Chez les individus les plus petits, la glande est caractérisée par un filament impair qui se ramifie en deux filaments pairs dans sa région distale. Cette bifurcation se trouve plus proximalement chez les individus de taille plus grande, tandis que chez les ouvrières majeures et les soldats, la partie impaire n'existe plus, et ce sont les deux filaments (exceptionnellement avec une ramification distale secondaire) qui prennent leur origine dans le réservoir. Cette contribution forme le premier rapport d'une variation intraspécifique dans la morphologie de la glande à venin chez les ouvrières des fourmis.

Mots-clés : *Atta sexdens sexdens*, *Atta sexdens rubropilosa*, Attini, morphologie, glande à venin, croissance allométrique.

Introduction

The venom gland in social insects is the source of the often toxic defensive secretions, and to this purpose displays a peculiar compartmentalized composition (Blum & Hermann, 1969) : the main biosynthetic activity is situated in two secretory filaments, that carry the preliminary secretion into the morphologically complex convoluted gland, where the substances acquire their final toxicity. The

venom from there enters the reservoir sac, where it will be stored until the moment of discharge through the sting. The conspicuous cuticular lining of the reservoir probably prevents self-toxication against the venom (Hefetz & Blum, 1978).

In the Formicidae, the secretory filaments may extend from the reservoir as a single filament that branches some distance from it (Ponerinae, Ecitoninae, Pseudomyrmecinae, Myrmeciinae and Nothomyrmeciinae), or are paired over their entire length, as in the more evolved Myrmicinae, Formicinae and Dolichoderinae (Hermann, 1969, 1984 ; own observations). The present contribution reports on the intraspecific occurrence of both types in the venom gland of workers of leaf-cutting ants (Myrmicinae, Attini).

Material and methods

Leaf-cutting ant workers were available from laboratory colonies of *Atta sexdens sexdens* (L.) (collected after the queen's nuptial flight in December 1973, in Cayenne, French Guyana) and *Atta sexdens rubropilosa* Forel (nuptial flight November 1987, Viçosa, MG - Brasil). After measuring their maximal head width, workers belonging to all size groups were dissected and their venom glands accurately drawn with the help of a projector microscope.

Results and discussion

In the smallest workers of both *A. sexdens sexdens* and *A. sexdens rubropilosa* (head width less than 1 mm), the venom gland without exception occurs with a relatively long unpaired filament that branches into two at a reasonable distance from the reservoir (Fig. 1A). Increasing worker size goes along with a reduction of the unpaired portion, the secretory part of the gland thus gradually changing from a Y- to a V-shape (Figs. 1B,1C). Major workers (Fig. 1D) and soldiers as a result only have paired filamentous glands, that exceptionally may even undergo a secondary bifurcation in some soldiers (Fig. 1E). The diameter of the reservoir sac and the overall length of the secretory filaments increase with the size of the ant, the diameter of the filaments, however, retains a constant thickness of approximately 50 µm in all individuals.

The allometric growth of the venom gland with a very clear and gradual proximally shifting of the bifurcation region of the unpaired secretory filament and the eventual disappearance of the latter so far has never been observed in workers of the same species. According to Hermann *et al.* (1970), the venom gland of *Atta texana* workers is characterized by two distinct free filaments without bifurcation. Considering the scale bar in their illustrations, however, only major workers (which in fact are much easier to be dissected) appear to have been used in their study, and then are consistent with our actual findings. Only for the honey bee *Apis mellifera*, the position of the bifurcation has been found in the very proximal region in the queen, and almost at the far distal end in the workers (Snodgrass, 1956 ; de Lello, 1976). The evolution of the Hymenopterous venom gland has been reported to show a gradual reduction from a large number of dichotomously branching secretory filaments in the primitive forms to two basal filaments in the higher groups (Robertson, 1968).

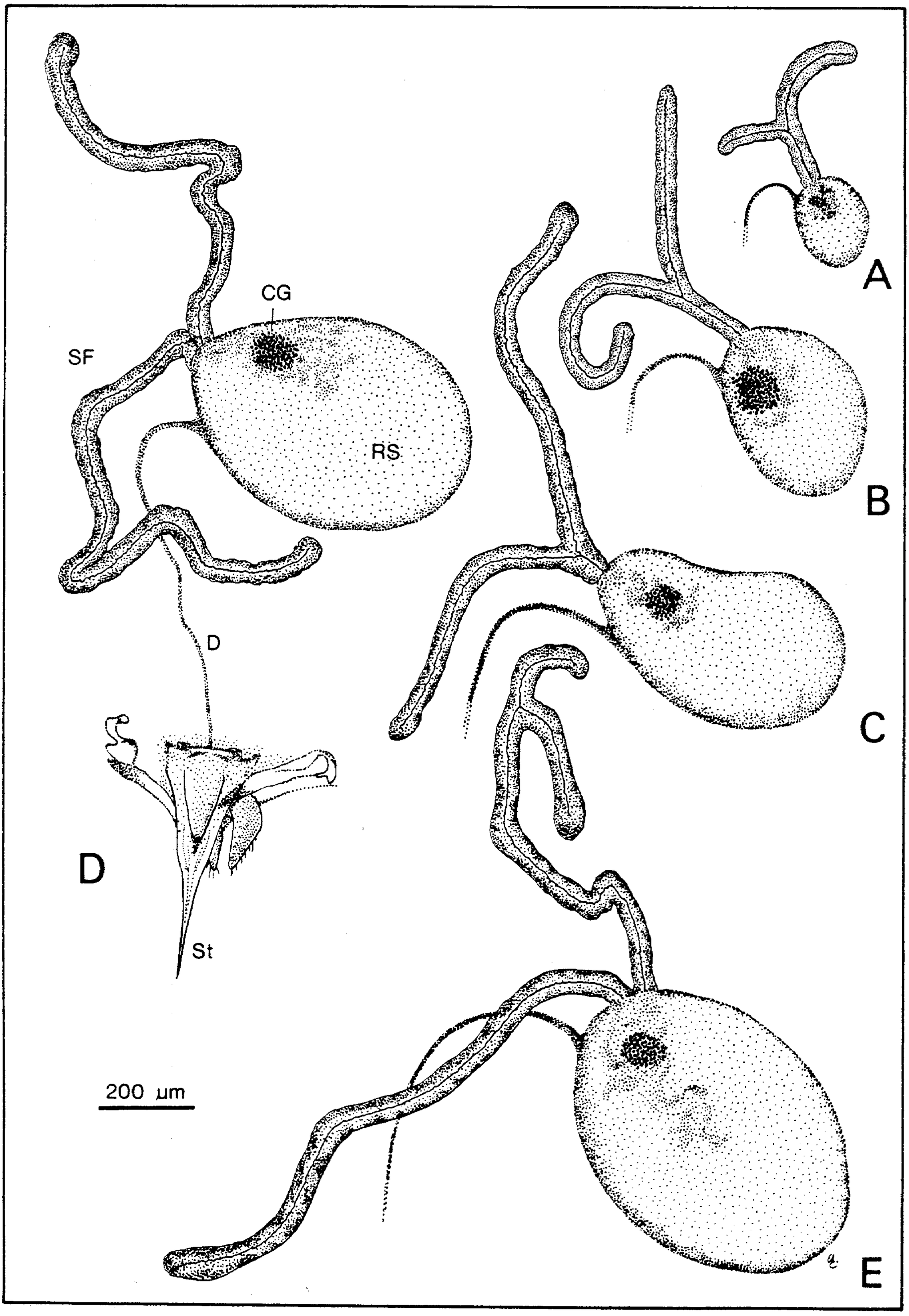


Fig. 1. - Appearance of the venom gland in workers of the different size groups of Atta sexdens sexdens. *Corresponding head widths are 0.7 mm (A), 1.3 mm (B), 2.5 mm (C), 4.0 mm (D) and 4.7 mm (E).* CG = *convoluted gland,* D = *duct,* RS = *reservoir sac,* SF = *secretory filaments,* St = *sting.*

Also within the Formicidae, there seems to be a tendency to evolve from a bifurcated appearance in the more primitive subfamilies towards a situation with two single filaments (Hermann, 1969, 1984). The present and first report of a similar intraspecific variation therefore may recommend a more cautious interpretation of the venom gland morphology as a phylogenetic character. The aberrant morphology of the secretory filaments in some Australian myrmicine and dolichoderine species yet gave another indication for caution in this regard (Billen & Taylor, in prep.).

Acknowledgements

We are grateful to Dr. M. Bazire and Dr. T. Della Lucia for their generosity and help in providing the ant colonies.

References

BLUM M.S., HERMANN H.R., 1969. - The hymenopterous poison gland : probable functions of the main glandular elements. *J. Georgia Entomol. Soc., 4*, 23-28.

DE LELLO E., 1976. - Adnexal glands of the sting apparatus in bees : anatomy and histology, V (Hymenoptera : Apidae). *J. Kansas Entomol. Soc., 49*, 85-99.

HEFETZ A., BLUM M.S., 1978. - Biosynthesis of formic acid by the poison glands of formicine ants. *Biochim. Biophys. Acta, 543*, 484-496.

HERMANN H.R., 1969. - The hymenopterous poison apparatus : evolutionary trends in three closely related subfamilies of ants (Hymenoptera : Formicidae). *J. Georgia Entomol. Soc., 4*, 123-141.

HERMANN H.R., 1984. - Elaboration and reduction of the venom apparatus in aculeate Hymenoptera. *In* : Defensive mechanisms in social insects (H.R. Hermann, Ed.), Praeger, New York, p. 201-243.

HERMANN H.R., MOSER J.C., HUNT A.N., 1970. - The hymenopterous poison apparatus. X. Morphological and behavioral changes in *Atta texana* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am., 63*, 1552-1558.

ROBERTSON P.L., 1968. - A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Aust. J. Zool., 16*, 133-166.

SNODGRASS R.E., 1956. - Anatomy of the honey bee. Comstock Publ. Assoc. Cornell Univ. Press, Ithaca N.Y., pp. 334.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 63-67 (1990)

THE INTRANIDAL ACTIVITY OF MALES OF MELIPONA WITH SOME REMARKS ABOUT MALE PRODUCTION IN STINGLESS BEES

Marinus J. Sommeijer, Johan W. van Veen and Ramdat Sewmar
Dept. of Social Insects, Utrecht University, P.O. Box 80.086, 3508 TB Utrecht, Netherlands.

SUMMARY

The intranidal behaviour of males of stingless bees was studied in Melipona favosa and M. rufiventris. Males were produced both by laying workers and by unmated queens. Various observational methods were used to study the behaviour of the males in the nest. The males clearly demonstrated a very restricted behavioural pattern. We investigated experimentally the uptake of food by males. Males in absence of workers are able to take up food directly from the storage pots. In the presence of workers however, males feed themselves mainly through trophallaxis with workers.

Key words: stingless bees, Melipona, reproduction, male production, male behaviour.

RESUME

Comportement des mâles dans des colonies de Melipona avec quelques remarques sur la production de mâles chez les abeilles sans dard.

Il est très important de savoir comment sont produits les mâles du fait de leurs relations de parenté en haplo-diploïdie. Les mâles sont nés d'ovules non fécondés; ceux-ci peuvent en principe être pondus par la reine et par les ouvrières. Nous avons trouvé que les ouvrières du genre Melipona pouvaient pondre deux types d'ovules qui devenaient soit des oeufs trophiques, soit des oeufs reproducteurs. Chez les ouvrières qui pondent des oeufs trophiques en présence de la reine, il apparaît une recrudescence de cellulles folliculaires. Les différences survenant dans ces aberrations des ovules d'ouvrières sont graduelles. En outre, les ouvrières peuvent aussi produire des oeufs reproducteurs en présence de reine. Ceci indique la possibilité d'une production saisonnière de mâles par les ouvrières pondeuses.
Il est possible d'amener aussi bien les ouvrières pondeuses que les jeunes reines non fécondées à produire des mâles. Nous pouvons admettre pour le moment que la reine, comme les ouvrières, peuvent y participer. Mais nous ne pouvons, jusqu' à présent, évaluer l'importance de la part prise par les ouvrières à la production des mâles dans les colonies naturelles.
L'étude directe du répertoire comportemental des mâles dans les colonies de M. favosa et de M. rufiventris nous montre qu' il est fort limité. Les mâles de rufiventris et de favosa ne présentent pas de différences quant à leur comportement. Le comportement des mâles a été étudié de deux autres manières en utilisant le SCAN SAMPLING et le LOCATION SAMPLING. On n'a pas observé une seule fois la participation d'un mâle à l'un des comportements d'ouvrière.

Pour répondre à la question concernant la capacité des mâles á prendre de la nourriture par eux-mêmes dans des pots, on a placé des petits groupes de mâles de rufiventris dans des petites ruches en les faisant jeûner pendant 24 heures en l'absence et en présence d'ouvrières. Les mâles savent se nourrir par eux-mêmes. Cependant, dans la plupart des cas, ils sont nourris par les ouvrières comme c'est le cas chez les abeilles domestiques.

Mots clés: abeilles sans dard, Melipona, production de mâles, comportement des mâles .

INTRODUCTION

The importance of laying workers for the production of males in stingless bees (Apidae, Meliponinae) has been indicated, especially for Scaptotrigona postica, in various Brasilean publications (e.g. Bego, 1982; Beig, 1972, reviewed by Sakagami in 1982). In our study of egg production by laying workers in Melipona (Sommeijer et al. 1984-b), we found that laying workers are able to produce two types of eggs: 1. In colonies with a laying queen, workers were found to be laying trophic eggs. 2. Workers in colonies without a queen, released reproductive eggs. Studying the differentiation of oocytes in Melipona workers, Koedam (Koedam et al. 1987) found that laying workers in queenright condition demonstrate two major differences in ovariole activation in comparison with workers in queenless condition: 1. lower number of follicle cells forming the micropyle, resulting in a very small or absent micropyle. 2. No deposit of exochorion-2 material, resulting in a complete or partial absence of polygonal network pattern on the egg surface.
For the hypothesized seasonal production of males by workers (cf. Sommeijer et al., 1984-a) it is first very important that these morphological aberrations in worker eggs are gradual and second that reproductive worker eggs also can be laid by workers in queenright condition (Van Buren et al., 1987).
Little is known about the behaviour of males of stingless bees within the nest. In some papers is mentioned that these males are able to carry out duties that are, in social bees, normally performed by workers (Kerr at al. 1962; Sakagami, 1982). This appears in sharp contrast to the restricted intranidal behavioural reportoire of males of Apis mellifera. The behaviour of males the Brasilean species S. postica outside of the nest, especially in relation to mating, has been studied by Engels and Engels (1984 and 1988). The major objective of our present study was to investigate some aspects of the intranidal behaviour of males of Melipona.

MATERIAL AND METHODS

For this study we used colonies of M. favosa and M. rufiventris. The colonies were kept at 28 degrees Celsius and fed with syrup and pollen according to Camargo 1976 and Sommeijer et al. 1984. The recordings of the behaviour of the males and the workers were made through direct observation under red light. In addition to "focal animal" methods we used "scan sampling" and "location sampling" (Lehner, 1979). Males of a M. rufiventris colony were

used to investigate experimentally the differential uptake of food by males from a feeder and trophallactically from workers.
Queenright colonies of M. favosa were used to establish colonies without queens and colonies with unmated queens, in order to investigate the production of males by workers and queens. The intranidal behaviour of the various groups of males was analyzed ethologically.

RESULTS

It was confirmed that both laying workers as well as young uninseminated queens are able to produce males. The development of males of M. favosa, both for sons of workers and sons of queens is 44 days. The detailed description of the behaviour of males within the nest resulted in an ethogram with behavioural elements grouped under the following terms: locomotion, resting, grooming, antennal contact, trophallaxis, dehydrating, waste-dump acts, "hiding".
The intranidal behavioural reportoire is obviously very limited in comparison with that of workers. Typical "worker activities" were not performed by males. The reportoire was similar for males of M. favosa and M. rufiventris as well as for sons of queens and sons of workers. However, certain individual differences were found between a number of individually marked males. Evidently these differences were based on the age differences of the individuals: there was especially a significant negative correlation between the rate of "resting" and the age of the male (Spearman Rank, rho= -0.831; $p<0.05$).

The behaviour of males was recorded in two other ways in a colony of M. rufiventris to investigate further the possible participation of males in "worker activities". SCAN SAMPLING: ten individually marked males were studied in one nest and all males were scanned every five minutes for the behaviour they performed. LOCATION SAMPLING: 50 males (25 "young" males from the comb, 25 "old" males from the exterior part of the nest) were marked individually. Subsequently, the behaviour executed at specific locations, where workers perform typical worker activities, was recorded. The following locations were taken: - the young comb where broodcells are under construction, - the area where workers deposit wax secreted in their dorsal wax glads on the substrate, - the storage compartment where workers dehydrate the food that is brought into the nest and where food storage pots are constructed, - the waste dumps where workers intensively manipulate waste material transforming this into pellets that are being brought to the exterior.
Each of these locations was twice without interruption observed for a period of 30 minutes, searching especially for males participating in the observed behaviors at this location. The result of these studies was that not a single time the participation of a male could be recorded in one of the frequently recorded worker acts.

FOOD UPTAKE BY MALES

The question if and how males are able to take up food directly from the storage pots, was investigated in an experiment with males of M. rufiventris. Six groups, of five males each, were placed in small cages and treated as follows. During the first period of 48 hours, five workers were introduced

together with the five males in all cages. In this period there was plenty of food in the feeders of all six cages. The next step was that the workers were removed from three of the six cages. At the same time the feeders were removed from two cages with workers and from two cages without workers. This phase of the experiment had a duration of 24 hours. After this period, the feeders were re-introduced and immediately, during the first period of 30 minutes, the behaviour of the males was recorded precisely concerning: a. the uptake of food from the feeder, b. the uptake of food through trophallaxis. This experiment was repeated once.
The results are illustrated in fig. 1. From the total number of 60 food uptakes in cages with workers, 39 were taken from a worker, two from a male, and 19 directly from the feeder. In the cages without workers there were in total 57 food uptakes; 14 from a male, and 43 directly from the feeder.

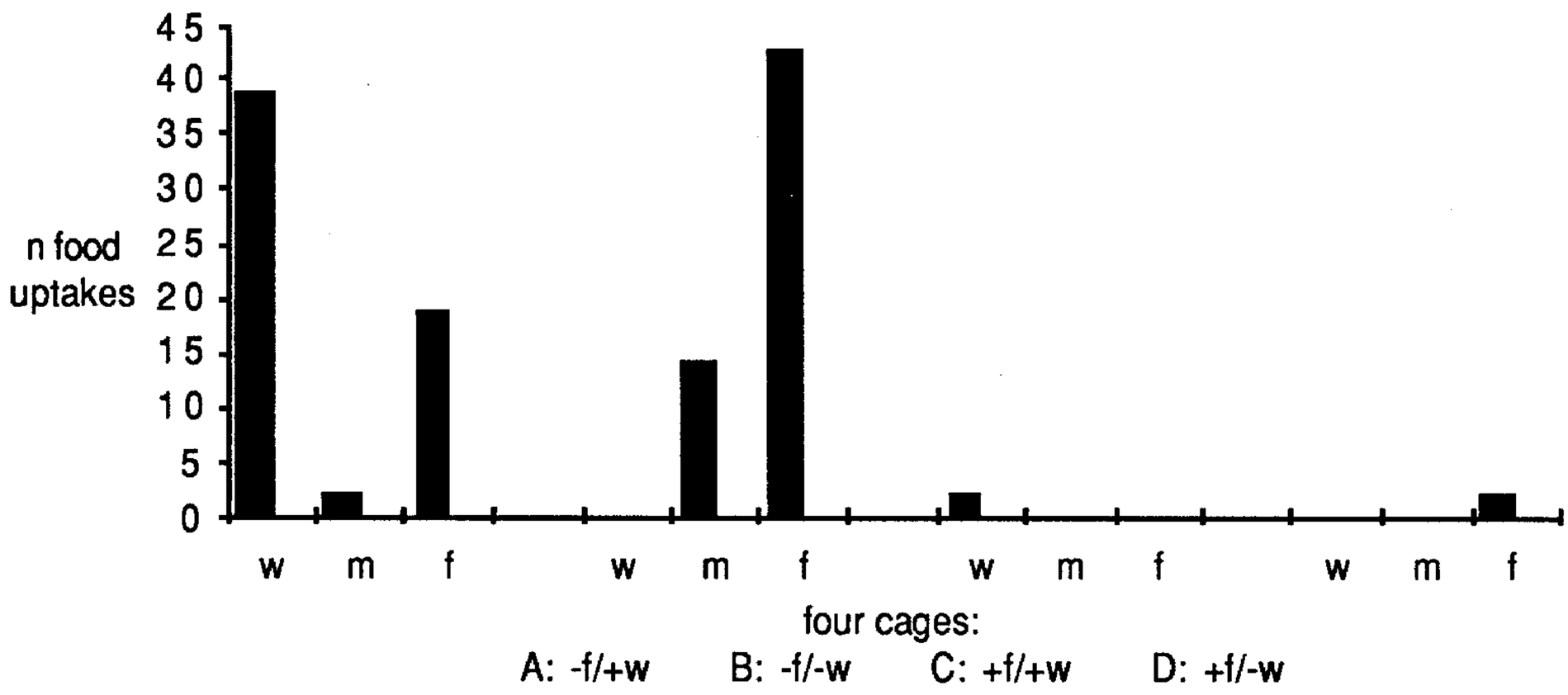


Fig. 1. Food uptakes by males from: workers (w), males (m) and directly from feeder (f) in the four cages.
Fig. 1. Prises de nourriture par des mâles à partir: d'ouvrières (w), de mâles (m) et directement à partir d'un nourrisseur (f) dans les quatre cages (A: -f/+w, B: -f/-w, C: +f/+w, D: +f/-w).

DISCUSSION

It is clear from the last results that Melipona males in absence from workers are capable to feed themselves in the nest directly with stored food. However also in presence of workers males did take up food from the feeder. The production of males by workers could be confirmed for a condition where the queen is not present. It is clear from these results that males hardly participate in the many diverse activities in the nest.
In undisturbed colonies of Melipona it is difficult to discrimate well between males and workers because of minor morphological differences. It is necessary to study this aspect of stingless bee behaviour in more detail, and it is strictly necessary that males are properly marked for this.

ACKNOWLEDGEMENT. - We are very grateful to Dr. C. Plateaux - Quénu, for correcting the text of the French Summary.

REFERENCES

BEGO L.R. 1982. - On social regulation in Nannotrigona (Scaptotrigona) postica L. with special reference to male production cycles. Bolm. Zool., Univ. S. Paulo 7 : 181 - 196.

BEIG D. 1972. - The production of males in queenright colonies of Trigona (Scaptotrigona) postica. J. Apicult. Res. 11: 33-39.

CAMARGO, C.A. DE 1976. - Dieta semi-artificial para abelhas da subfamilia Meliponinae (Hym. Apidae). Ciencia e Cultura 28 (4), 430 - 431.

ENGELS E., ENGELS, W.1984. - Drohnen-ansammlungen bei Nestern der stachellozen Biene Scaptotrigona postica. Apidologie 15 (3) 315 - 328.

ENGELS E., ENGELS, W. 1988. - Age-dependent queen attractiveness for drones and mating in the stingless bee, Scaptotrigona postica. J. Apic. Res. 27 (1): 3-8.

KERR W.E., ZUCCHI R., BUTULO J.E. 1962. - Reproduction in the social bees (Hymenoptera: Apidae). J.N. York entomol. Soc., 70, 265 - 276.

KOEDAM D., DOHMEN M.R., SOMMEIJER M.J. 1987. - Chorion formation in queen eggs and worker eggs of Melipona rufiventris . in: J. Eder/H. Rembold, Chemistry and Biology of Social Insects, Peperny Verlag, Muenchen: 720.

LEHNER PH. N. 1979. - Handbook of ethological methods. Garland STPM Press. 403 pp.

SAKAGAMI S. F. 1982. - Stingless bees, pp. 361-423. In Hermann, H. R. (ed.). Social Insects , vol. III, Academic Press, New York.

SOMMEIJER M.J., HOUTEKAMER J.L. AND BOS W. 1984-a. - Cell construction and egglaying in Trigona nigra var. paupera PROV. with notes on the adaptive significance of the typical oviposition behavior of stingless bees. Insectes Sociaux 31(2): 199-217.

SOMMEIJER M.J., DOHMEN M.R., Zeijl M.J.A.H. van 1984-b. - Morphological differences between worker-laid egss from a queenright colony and a queenless colony of Melipona rufiventris paraensis (Hymen. Apidae). Entomol. Berichten 44 : 91 - 95.

VAN BUREN N.W.M., SOMMEIJER M.J. 1987. - Competition and aggression among laying workers of Melipona favosa . Proc. Europ. Entomol. Congr. 1986, Amsterdam: 326.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 179-186 (1990)

MODALITES DE L'ORIENTATION SPATIALE CHEZ *CAMPONOTUS ÆTHIOPS* : UTILISATION DE REPERES OLFACTIFS ET VISUELS AU SOL.

SUZZONI Jean-Pierre, GHAEMI Farideh & DEPAMBOUR Isabelle

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier,
118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

Résumé: Les ouvrières de *C. æthiops* sont capables de retrouver l'entrée de leur nid grâce aux repères olfactifs qu'elles déposent lors du fourragement. Elles peuvent aussi utiliser comme repère visuel une bande noire placée au sol. Les meilleures performances sont obtenues en présence de ces deux types de repères disposés de manière concordante. Lorsqu'il y a contradiction entre les deux repères, les ouvrières sont pertubées et leurs performances sont comparables à celles obtenues en l'absence de repères.

Dans tous les cas, les trajets retour offrent de meilleures caractéristiques que les trajets aller.

Mots clés : Fourmi, *Camponotus æthiops,* orientation, retour au nid, repères visuels, repères olfactifs.

Title: Spatial orienting modalities in *Camponotus æthiops*: utilization of olfactive and visual cues set on the ground.

Summary: Workers of *C. æthiops* can find again the entrance of their nest using olfactive cues they lay down during foraging. They are also able to use a black band set on the ground of the arena as a visual cue. The best performances are observed when the two kinds of cues are set in a concordant direction. When there is a contradiction between them, the workers are disturbed and their performances are similar to those observed without the use of cues.

In all experiments, the worker performances are better when homing than on the outward journey.

Key words: Ant, *Camponotus æthiops,* orientation, homing, visual cues, olfactive cues.

Introduction

Chez les Fourmis, l'activité de fourragement, qu'elle soit individuelle ou collective, pose le problème du retour au nid. Celui-ci se fait grâce à un repérage spatial adapté au milieu dans lequel les ouvrières se déplacent. Il est basé, soit sur des repères visuels qui peuvent baliser le trajet retour, soit sur des repères olfactifs déposés par les ouvrières elles-mêmes (Carthy, 1950). Les deux types de repères sont le plus souvent associés de manière complémentaire. D'autres systèmes de repérage ont été mis en évidence, utilisant le soleil (Brun, 1914), la lumière polarisée (Vowles, 1950), la gravité (Markl, 1964; Klotz & al., 1985), etc.

Des études récentes (Laffort, 1987; Laffort & al., 1989) montrent que les ouvrières de *Camponotus æthiops* utilisent des repères visuels et olfactifs lorsqu'elles retournent au nid. Ces travaux, menés en conditions de laboratoire, précisent plus spécialement les modalités du repérage visuel chez cette espèce qui n'utilise pas les repères placés en position haute, correspondant donc à la canopée, mais ceux placés dans l'environnement horizontal de l'ouvrière.

Le but du présent travail est de préciser les conditions d'utilisation de ces deux types de repères, visuel et olfactif. Le dispositif expérimental permet de proposer, simultanément ou séparément, les repères qui sont disposés au sol de manière à être présentés de façon équivalente.

Matériel & Méthodes

Les ouvrières sont maintenues au laboratoire dans un nid artificiel constitué par une boîte cylindrique en matière plastique à fond de plâtre. L'obscurité y est obtenue par un cache noir. Elles sont approvisionnées toutes les semaines en nourriture (vers de farine et miel). La colonie est constituée de 300 ouvrières et d'un certain nombre de larves.

1. Dispositif expérimental

Il est constitué d'une arène circulaire de 0,80 m de diamètre, percée en son centre par un tube la raccordant au nid situé au dessous. Une tente de tissu est placée autour de l'arène pour masquer d'éventuels repères parasites et diffuser la lumière dispensée par un éclairage unique placé à l'aplomb du centre de l'arène. Un repérage discrètement tracé, constitué de sept cercles concentriques et de rayons régulièrement disposés de 10° en 10°, permet de transcrire à échelle réduite les déplacements de fourmis. Le fond proprement dit de l'arène est une feuille de plastique rigide, transparent et amovible, que l'on peut faire pivoter sur lui-même.

2. Repères

Le repère visuel est constitué par une bande de carton noir de 1 cm de large disposée au sol radialement sous la feuille de plastique transparent. Les repères olfactifs sont ceux éventuellement déposés par les ouvrières elles-mêmes lors de leurs déplacements dans le dispositif. Pour les supprimer, le fond de l'arène peut être nettoyé à l'aide d'un solvant (alcool 96°). A l'inverse, lorsqu'on veut les conserver, le fond de l'arène n'est pas nettoyé pendant toute la durée de l'expérience.

3. Trajets

Les trajets sont induits en plaçant sur l'avant-dernier cercle (et non sur le dernier pour éviter un effet de bordure) selon l'axe 0°, un groupe aussi homogène que possible d'une douzaine de larves de leur propre nid, accompagnées de 4 ouvrières. Larves et ouvrières sont enfermées dans un cylindre opaque de 3 cm de diamètre, percé de quelques trous de passage à sa base, ceci pour éviter ou limiter une éventuelle attraction olfactive ou même visuelle des larves. Trois autres cylindres vides sont placés dans le dispositif de manière à former une croix avec le premier.

Les ouvrières retournent au nid chargées d'une larve et recrutent des congénères pour venir récupérer les autres larves. Seuls les déplacements correspondant aux trajets aller et retour d'une ouvrière ramenant une larve au nid sont retenus.

4. Analyse et présentation des données

Chaque trajet est chronométré (en secondes) et fait l'objet d'un relevé qui fournit la distance (mesurée au curvimètre et donnée en cm). Cette dernière permet de calculer la rectitude (distance en ligne droite/distance effectivement parcourue). Pour chacune des expériences, les résultats sont résumés sous forme d'un tableau.

L'ensemble des trajets des ouvrières dans une situation donnée fournit un trajet moyen. Celui-ci est décomposé en segments tracés entre les points d'intersection avec les cercles successifs (au nombre de 7). Chaque segment est défini par son vecteur moyen, caractérisé par sa valeur angulaire indiquant la direction et sa longueur (comprise entre 0 et 1) proportionnelle à la concentration des trajets. Pour chacune des expériences, les résultats sont présentés sous forme d'une figure. L'intervalle de confiance du vecteur moyen est représenté en grisé.

Les données angulaires sont traitées à l'aide des statistiques circulaires, selon Batschelet (1981). Les autres valeurs (temps, distance et rectitude) sont comparées à l'aide du test t pour un coefficient de sécurité de 95 %.

5. Situations expérimentales

Dans toutes les situations expérimentales testées, les larves sont placées sur l'axe 0°.

5.1. Apprentissage. Les ouvrières peuvent explorer et se déplacer librement dans le dispositif pendant une semaine sans autres repères que ceux qu'elles peuvent déposer (olfactifs).

5.2. Expérience témoin. Aucun repère ne se trouve dans le dispositif expérimental et en particulier le fond de l'arène est nettoyé tous les 2 trajets.

5.3. Expériences avec un seul repère (visuel ou olfactif). Dans la première série, seul le repère visuel peut être utilisé. Il est placé selon l'axe 0° et le fond de l'arène est nettoyé tous les deux trajets.

Dans la seconde série, seul le repère olfactif peut être utilisé en l'absence de la bande noire.

5.4. Expériences avec les deux repères (visuel et olfactif). Dans la première série, les deux repères visuel et olfactif sont présents et placés selon l'axe 0°.

Dans la seconde série, ils sont placés respectivement suivant les axes120 et 240°. Les larves sont toujours déposées sur l'axe 0°.

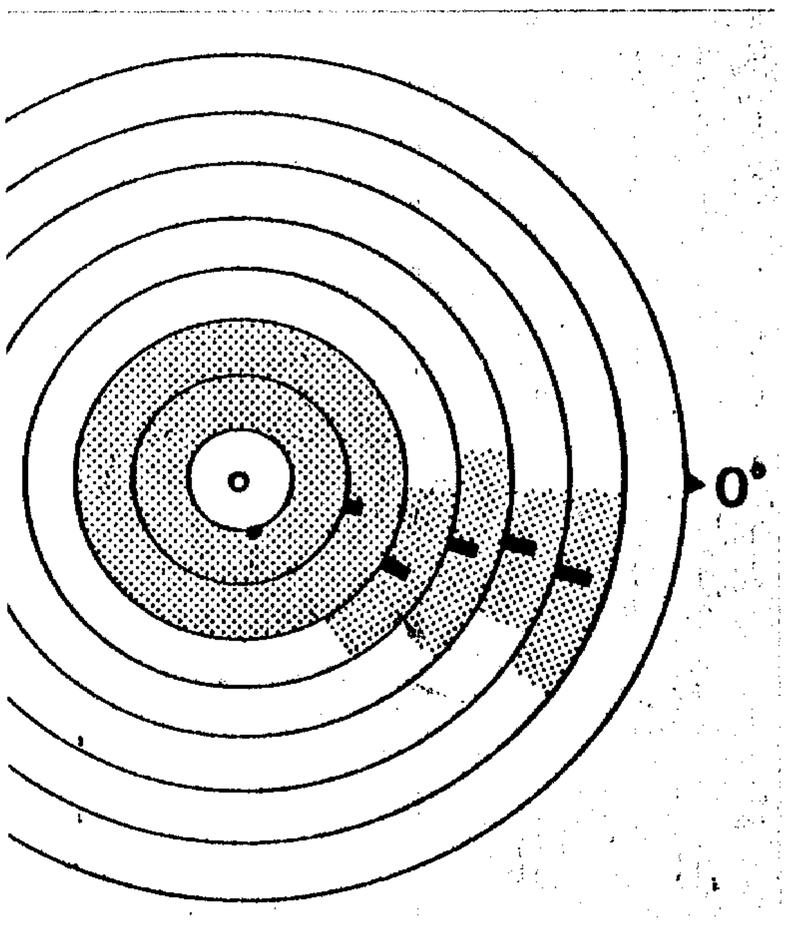
Résultats

1. Expérience témoin

Les résultats sont résumés dans le tableau et la figure n°1.

Malgré l'absence de repères (au départ de l'expérience, puisque le nettoyage de l'aire n'intervient que tous les 2 trajets) le trajet

aller permet aux ouvrières d'améliorer les caractéristiques de leur retour mais la différence relevée n'est pas pour autant statistiquement significative du fait de l'importante dispersion des valeurs obtenues.



n = 30	temps	distance	rectitude
aller	82 ± 98	184 ± 147	0,33
retour	54 ± 323	107 ± 448	0,51
test t	NS	NS	* *

Tableau n° 1: Caractéristiques des trajets dans le dispositif en l'absence de repères.

Fig. 1: Représentation des trajets aller (cf matériel & méthodes). Légende: Les barres noires représentent les vecteurs moyens (r=1 quand la barre atteint le cercle suivant); en grisé, l'intervalle de confiance du vecteur moyen.

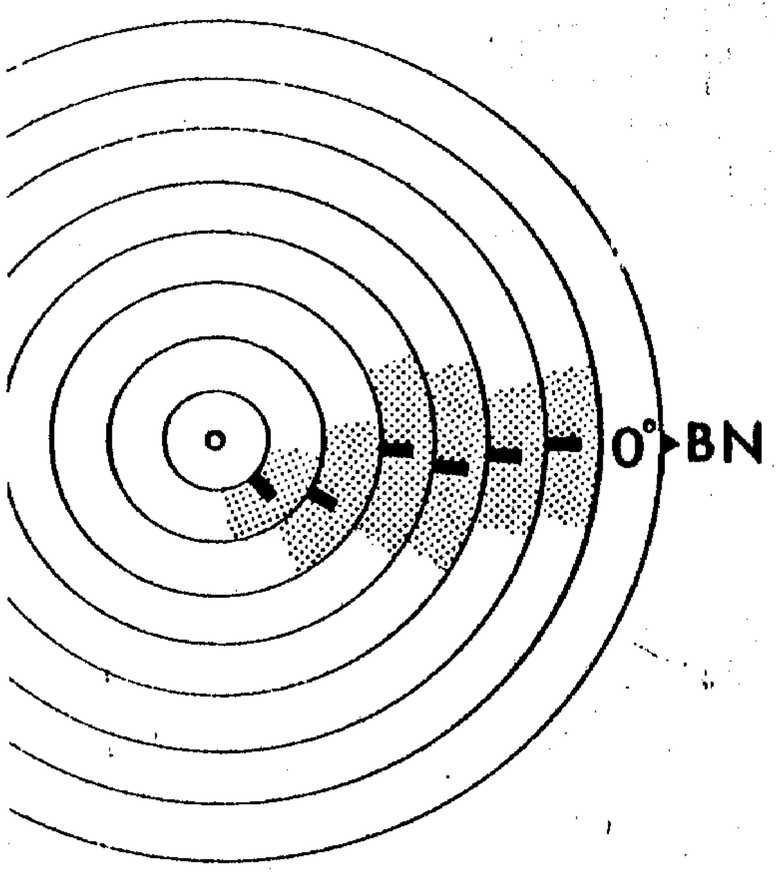
Le trajet retour est plus rapide, plus court et plus direct que le trajet aller. Seule la différence relevée pour le paramètre rectitude est significative au seuil de 1 %. Les traces olfactives déposées par les ouvrières sont perçues et facilitent le retour au nid en l'absence d'autres repères.

2. Expérience avec un seul repère

2.1. Repère visuel présent (à 0°) et repère olfactif absent

Les résultats sont résumés dans la figure n°2 et le tableau n°2. La présence du repère visuel améliore très sensiblement les caractéristiques des trajets aller et surtout retour des ouvrières. Ceci montre à l'évidence que les ouvrières peuvent utiliser ce type de repère. Il faut noter toutefois que la distance du trajet aller est plus importante que dans la situation témoin, ce qui traduit un parcours plus sinueux confirmé par une rectitude plus faible.

Si on compare les performances aller et retour la différence est dans tous les cas très hautement significative (0,01 %).



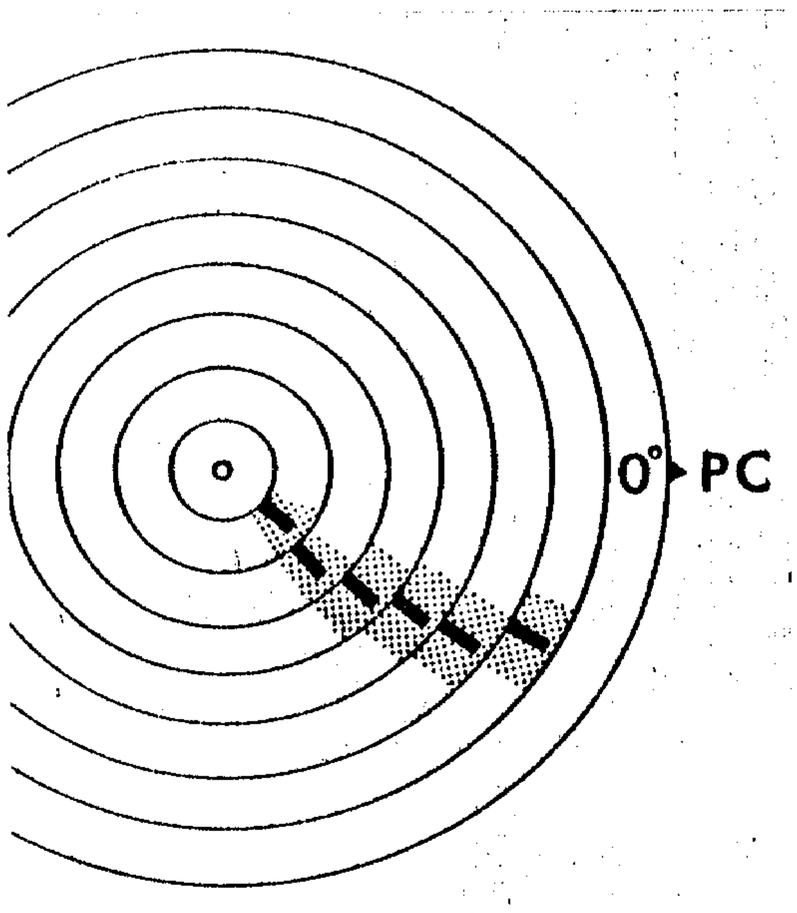
n = 40	temps	distance	rectitude
aller	55 ± 30	219 ± 105	0,22
retour	25 ± 79	70 ± 208	0,66
test t	* * *	* * *	* * *

Tableau n°2 : Caractéristiques des trajets dans le dispositif proposant uniquement le repère visuel.

Fig. 2: Représentation des trajets aller. Légende: BN = bande noire, PC = piste chimique; en grisé, l'intervalle de confiance du vecteur moyen.

2.2. Repère visuel absent et repère olfactif présent (à 0°)

Les performances par rapport au témoin sont légèrement améliorées mais uniquement pour le trajet aller et dans des proportions bien inférieures à ce que nous avions observé avec le repère visuel (figure n°3 et tableau n°3). On peut aussi remarquer que la direction suivie par les ouvrières n'est pas la plus directe pour atteindre les larves. Si on compare les allers aux retours, la différence n'est statistiquement significative (0,01 %) que pour le paramètre rectitude.



n = 40	temps	distance	rectitude
aller	77 ± 64	139 ± 103	0,42
retour	84 ± 724	123 ± 830	0,54
test t	NS	NS	* * *

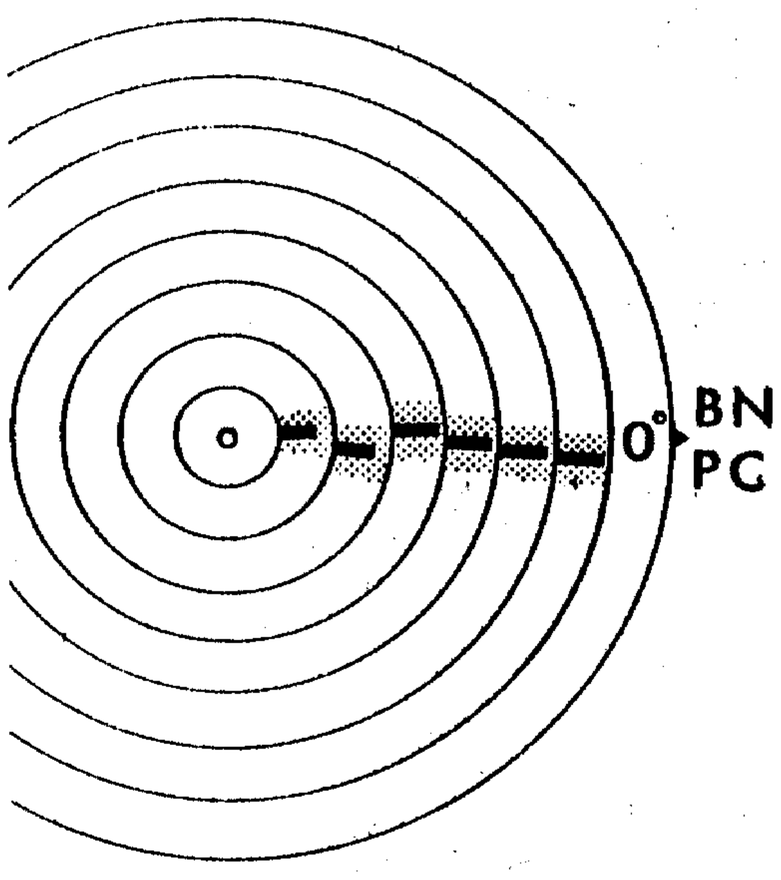
Tableau n°3 : Caractéristiques des trajets dans le dispositif proposant uniquement le repère olfactif.

Fig. 3: Représentation des trajets aller. Légende: cf fig. 2.

3. Expérience avec deux repères

3.1. Repères visuel et olfactif présents (à 0°)

Les résultats sont résumés dans la figure n°4 et le tableau n°4.



n = 40	temps	distance	rectitude
aller	39 ± 21	94 ± 42	0,49
retour	27 ± 86	59 ± 172	0,76
test t	* * *	* * *	* * *

Tableau n°4 : Caractéristiques des trajets dans le dispositif proposant les repères visuel et olfactif à 0°.

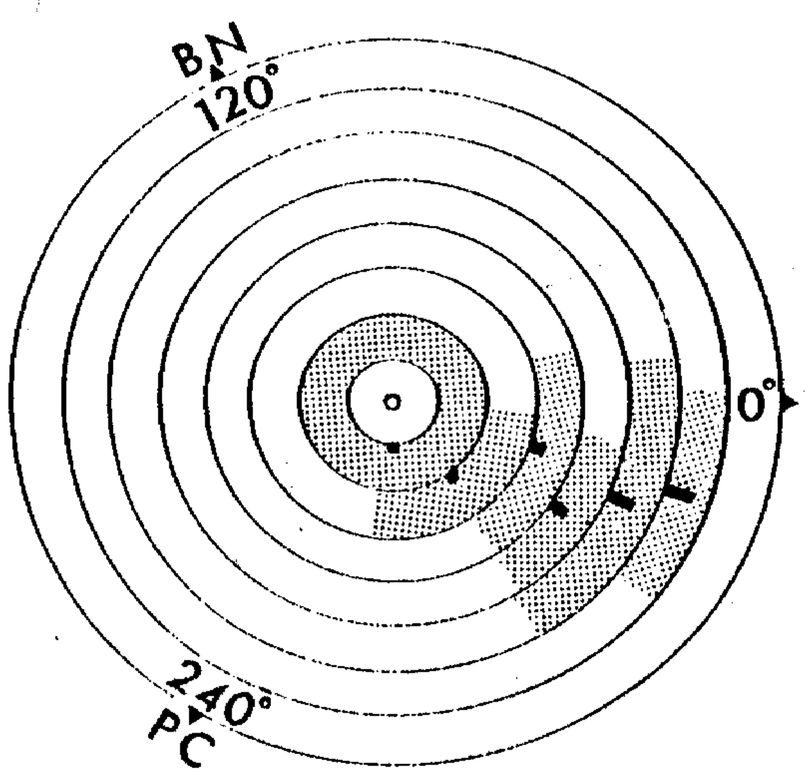
Fig. 4: Représentation des trajets aller. Légende: cf fig. 2.

C'est dans cette situation, c'est-à-dire lorsqu'il y a coïncidence entre les repères visuel et olfactif, que l'on obtient les meilleures performances tant pour l'aller que pour le retour. Le temps et la distance des trajets sont réduits de moitié par rapport à la situation témoin.

Si on compare maintenant les caractéristiques des trajets aller à celles des trajets retour, la différence est hautement (pour le paramètre temps) ou très hautement significative (pour les paramètres distance et rectitude).

3.2. Repères visuel et olfactif présents (disposés respectivement à 120 et 240 °)

Les résultats sont résumés dans la figure n°5 et le tableau n°5.



n = 40	temps	distance	rectitude
aller	85 ± 48	260 ± 145	0,22
retour	50 ± 346	110 ± 601	0,53
test t	* * *	* * *	* * *

Tableau n°5 : Caractéristiques des trajets dans le dispositif proposant les repères visuel et olfactif placés respectivement à 120 et 240°.

Fig. 5: Représentation des trajets aller. Légende: cf fig. 2.

Les ouvrières sont fortement perturbées dans cette situation où il y a "contradiction" entre les directions indiquées par les deux types de repères. Dans ce cas, leurs performances sont médiocres et tout à fait comparables à celles obtenues en l'absence de repères. Malgré cela les caractéristiques du trajet retour sont sensiblement améliorées et la différence est très hautement significative (0,01 %) pour les trois paramètres (temps, distance et rectitude).

Discussion et Conclusion

Nos résultats confirment et complètent ceux obtenus sur la même espèce par Laffort (1987) et Laffort & al. (1989) dans un dispositif expérimental sensiblement différent. Les ouvrières sont capables d'utiliser les traces olfactives, déposées par elles-mêmes ou par un congénère, pour retrouver l'entrée du nid après découverte d'une source de nourriture. De même, une bande noire disposée au sol est un repère visuel utilisable par les ouvrières. Les résultats de la dernière expérience montrent qu'il s'agit d'un véritable repère d'orientation et non d'une préférence spontanée pour le noir (scototaxie) sinon elles auraient aussi suivi la bande dans cette situation. Utilisée seule, elle est beaucoup plus efficace que les traces olfactives. Cependant, les meilleures performances sont obtenues en présence des deux repères présentés de manière concordante.

Une orientation faisant référence à des repères de nature différente est connue (Hölldobler & Moglich, 1980), y compris chez des *Camponotus* (Traniello, 1977; David & Wood, 1980) qui d'ailleurs peuvent s'orienter sur la base d'un seul type de repères. Lorsqu'il y discordance entre les repères, les ouvrières de *C. aethiops* sont désorientées alors que d'autres genres privilégient l'un des deux types de repères. C'est la lumière chez *Formica* (Fourcassié, 1988) ou *Solenopsis* (Marak & Wolken, 1965) tandis que ce sont les repères olfactifs chez *Pogonomyrmex* (Hölldobler, 1971).

Remerciements

Nous remercions Guy Beugnon pour l'aide qu'il nous a apportée dans le traitement des données.

Bibliographie

BATSCHELET E., 1981. - *Circular statistics in Biology.* Academic Press, Mathematics in Biology. 352 p.

BRUN R., 1914. - *Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgameinen.* Fischer, Iena, 234 p.

CARTHY J.D., 1950. - Odour trails of *Acanthomyops fuliginosus. Nature,* **166:** 154.

DAVID C.T., WOOD D.L., 1980. - Orientation to trails by a carpenter ant, *Camponotus modoc* (Hymenoptera: Formicidae), in a giant sequoia forest. *Can. Ent.*, **112:** 993-1000.

FOURCASSIE V., 1988. -*Reconnaissance du site et stratégies d'orientation chez Formica lugubris (Hymenoptera, Formicidæ).* Thèse d'Université, Toulouse, 303 p.

HOLLDOBLER B., 1971. - Homing in the harvester ant, *Pogonomyrmex badius. Science,* **171:** 1149-1151.

LAFFORT B., 1987. -*Polymorphisme, polyéthisme et orientation chez la fourmi, Camponotus æthiops.* Mémoire DEA, Toulouse III, 58 p.

LAFFORT B., BEUGNON G., FOURCASSIE V., 1989. - Etude de l'orientation spatiale de *Camponotus æthiops* au laboratoire: relations avec le polymorphisme. *Actes Coll. Ins. Soc.*, **5:** 243-250.

MARAK G.E. Jr, WOLKEN J.J., 1965. - An action spectrum for the fire ant (*Solenopsis sævissima*). *Nature,* **205:** 1328-1329.

MARKL H.,1964. - Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* Förster. *Z. Vergl. Physiol.*, **48:** 552-586.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 27-33 (1990)

EVOLUTION DES OVAIRES DE LA REINE DE *MACROTERMES SUBHYALINUS* (ISOPTERA, TERMITIDAE) AU COURS DE LA FONDATION ET DE LA CROISSANCE DES COLONIES

TAHIRI Annick, HAN Sun Heat
Faculté des Sciences et Techniques
Laboratoire de Biologie Générale
22 BP 582 Abidjan 22
COTE D'IVOIRE

RESUME : Chez Macrotermes subhyalinus, espèce de Termites champignonnistes des savanes Ouest-africaines, la croissance des ovaires après la mue imaginale implique une hypertrophie abdominale. Nous avons entrepris d'étudier l'évolution de ces ovaires au cours de la physogastrie, plus particulièrement les modifications morphologiques et structurales des ovaires du stade imago ailé au stade de reine très âgée.

Il apparaît qu'au cours de la physogastrie :

- l'évolution du poids et de la longueur de la reine, comparée à l'évolution des ovaires sont remarquablement synchrones ;
- l'évolution de l'appareil génital est liée à l'alimentation de la reine ;
- les ovaires sont constitués de différents types d'ovarioles en proportions variables ;
- le nombre total d'ovarioles ne varie pas ;
- le nombre d'ovarioles fonctionnels ainsi que le nombre d'oeufs pondus varient.

MOTS CLES : Isoptera, Termitidae, Macrotermes, physogastrie, ovaires, ovarioles, ponte.

SUMMARY : **Ovarian evolution of the queen of *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera, Termitidae) during the founding and growing of the colonies.** Macrotermes subhyalinus is a fungus-grower termite living in west african savannahs. After the emergence, the development of the ovaries induces a hypertrophic abdomen. The evolution of the ovaries during the physogastric period was investigated, and the morphological and structural changes taking place from the young imago stage to the very old queen stage were emphasized.

It appears that during the physogastric period :

- the evolution of the weight and length of the queen is synchronized with that of the ovaries ;
- the evolution of the ovaries depends upon the feeding of the queen ;
- the ovaries include different types of ovarioles in variable proportions ;
- the full number of ovarioles is constant whereas the number of functional ovarioles and layed eggs varies.

KEY WORDS : Isoptera, Termitidae, Macrotermes, physogastry, ovaries, ovarioles, egg laying.

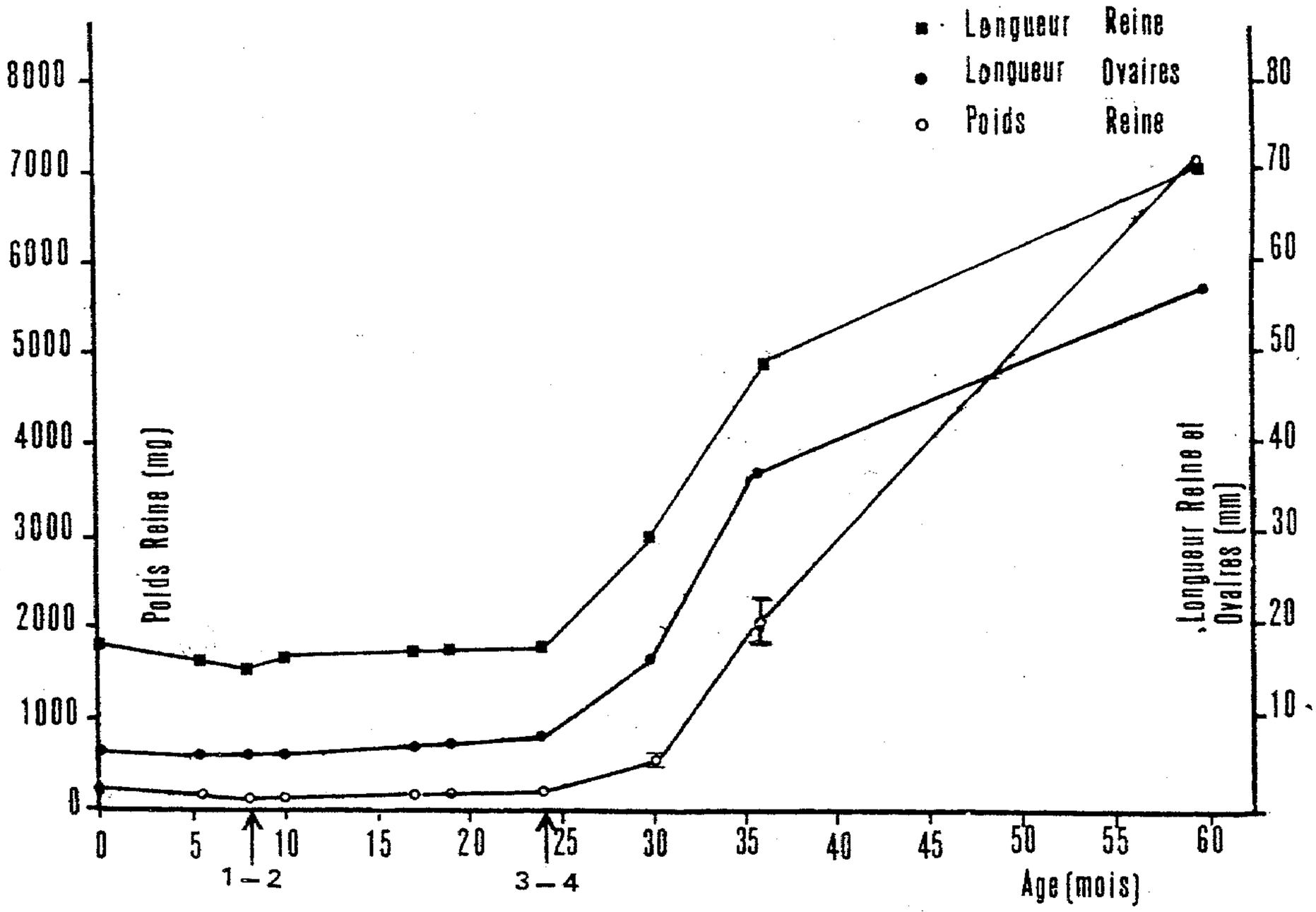


Fig. 1 : - Evolution de la longueur de la reine, du poids de celle-ci et de la longueur de ses ovaires chez Macrotermes subhyalinus, au cours de la fondation et de la croissance des colonies. 1-2 : début des modifications structurales du tissu adipeux et de l'intestin moyen. 3-4 : début de l'allongement de la cuticule articulaire abdominale et début de la phase épigée du nid.

Fig. 1 : - Evolution of the length of the queen, of her weight and of the length of her ovaries in Macrotermes subhyalinus during the founding and growing of the colonies. 1-2 : beginning of the structural changes in the fat body and in the middle gut. 3-4 : beginning of the lengthening of the abdominal articular cuticle and beginning of the epigeous phase of the nest.

I - INTRODUCTION

La fondation d'une nouvelle colonie de Macrotermes subhyalinus se fait à partir d'un couple d'imagos ailés. Après la promenade nuptiale, le couple s'enfonce dans la terre et construit un copularium. La ponte commence 6 jours après la formation du couple (HAN, 1987). Chez Macrotermes, la phase souterraine des colonies dure plusieurs années. C'est au cours de cette période souterraine que la reine devient physogastre. La physogastrie (hypertrophie abdominale) de la reine est un phénomène important car elle conditionne le devenir de la société. Les premières étapes de la physogastrie sont encore très mal connues du fait qu'elles se déroulent sous terre. Grâce à des élevages de colonies au laboratoire, nous avons pu suivre l'évolution des ovaires au cours de la fondation et de la croissance des colonies. Nous nous sommes intéressés plus particulièrement à l'évolution morphologique et structurale des ovaires, depuis le stade imago ailé jusqu'au stade reine très âgée.

II - MATERIEL ET METHODES

Macrotermes subhyalinus, de la famille des Termitidae, sous famille des Macrotermitinae, est une espèce champignonniste des savanes, construisant des nids épigés "en forme de dômes" (ROY-NOEL, 1971). Nous avons utilisé des imagos ailés femelles récoltées dans la nature au cours de leur essaimage, de très jeune reines respectivements âgées de 5 mois 1/2-8 mois -10 mois - 17 mois - 19 mois et 24 mois, provenant de fondations expérimentales de colonies au laboratoire, dont la technique d'élevage a été mise au point par HAN (1987), des reines âgées présentant des degrés variés de physogastrie, récoltées dans la nature.

Plusieurs techniques ont été utilisées : l'étude morphologique comparée et les mensurations de l'appareil génital des reines à différents âges, après dissection ; l'étude histologique classique qui nous a permis d'étudier la structure des ovaires et des ovarioles ; le dénombrement des ovarioles chez les essaimantes et les très jeunes reines de 5 mois 1/2 et 8 mois, réalisé sur des coupes sériées transversales selon la méthode de WEESNER (1955). Chez la reine âgée, les ovarioles sont prélevés et comptés 1 à 1.

III - RESULTATS ET DISCUSSION

A/ Evolution du poids et de la longueur de la reine

La figure 1 indique qu'avant le 8ème mois, la reine subit une perte de poids. Au 8ème mois, la reine atteint sa plus faible longueur et son plus faible poids (la reine perd environ 30% de son poids initial). C'est aussi vers le 8ème mois que débutent les modifications structurales des organes tels que le tissu adipeux et l'intestin moyen qui sont aussi impliqués dans la physogastrie de la reine. Après le 8ème mois s'opère un accroissement lent et continu du poids et de la longueur de la reine. A 24 mois, la reine atteint le poids et la longueur qu'elle possèdait au stade imago ailé. Nous observons aussi le tout début de l'allongement de la cuticule articulaire abdominale. A cette même période débute la phase épigée du nid.

Cette évolution pondérale de la reine semble être liée à son alimentation. Durant les premiers mois de la fondation de la colonie, la reine ne s'alimente pas, épuisant ainsi ses réserves accumulées avant l'envol. Ce n'est que vers le 8ème mois que les ouvriers suffisamment nombreux (environ une soixantaine), vont nourrir la reine avec leurs sécrétions salivaires comme dans la société adulte ; cela explique l'accroissement de poids et de longueur de la reine, qui peut atteindre des proportions importantes : 7cm de longueur et 7g de poids.

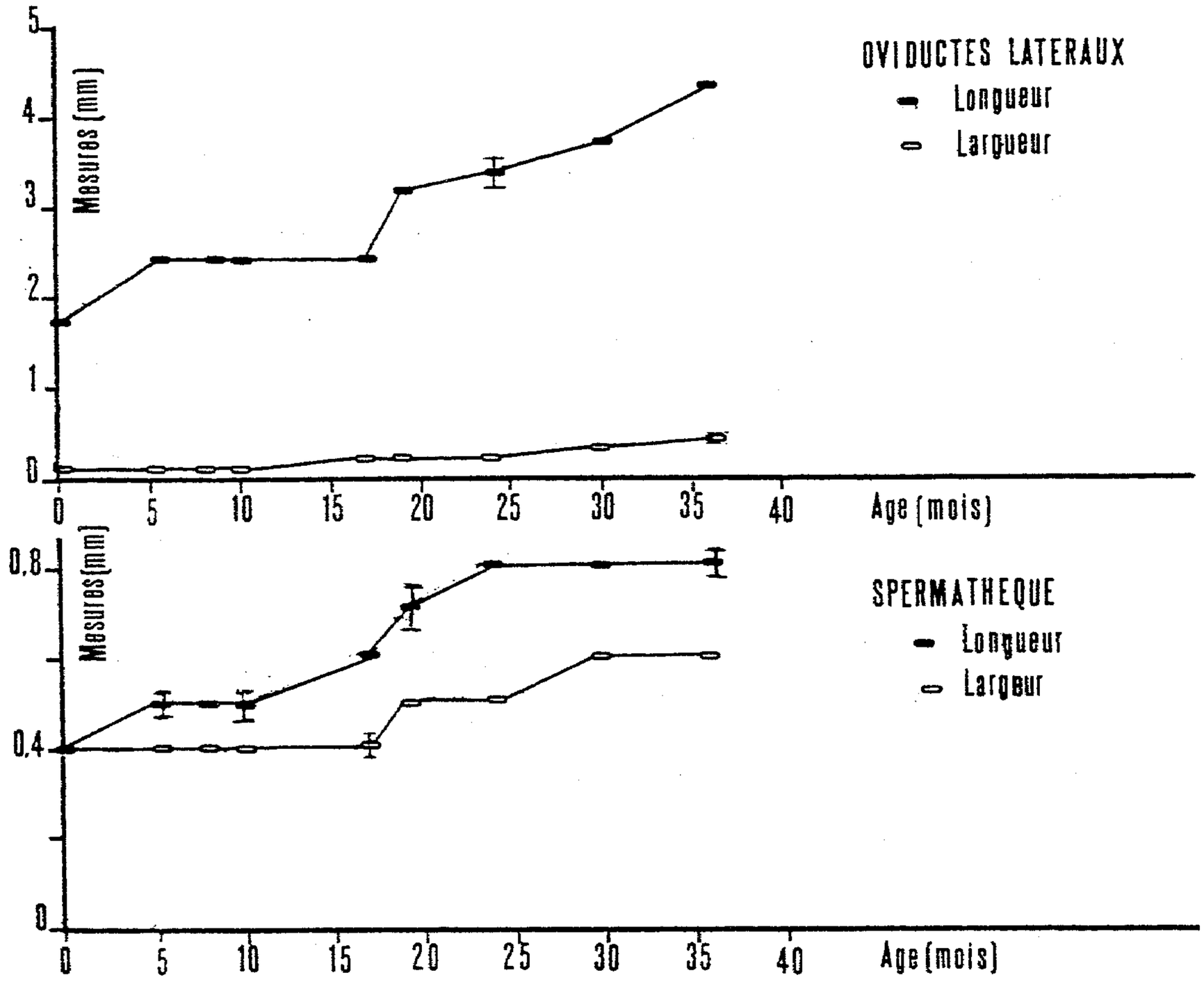


Fig. 2 : Mensuration des oviductes latéraux et de la spermathèque de la reine de Macrotermes subhyalinus depuis le stade de l'imago ailé jusqu'à la reine âgée.

Fig. 2 : Measures of the lateral oviducts and spermatheca in Macrotermes subhyalinus from the young imago stage to the old queen stage.

B/ Evolution de l'appareil génital de la reine

Il existe un parallélisme assez net entre l'évolution du poids de la reine et celle de la longueur des ovaires (fig. 1). Durant la période d'amaigrissement, les ovaires de la reine diminuent de longueur. A partir du 8ème mois, avec l'augmentation de poids de la reine liée à une bonne alimentation, les ovaires de la reine s'accroissent pour atteindre des dimensions importantes : 56mm chez une reine physogastre mesurant 7cm de longueur et pesant 7g.

Les oviductes latéraux ainsi que la spermathèque s'accroissent au cours de la physogastrie de la reine, à la suite de la période d'amaigrissement (fig. 2).

Nous venons de voir que, d'une part, les évolutions du poids de la reine et de la longueur de ses ovaires sont remarquablement synchrones et que, d'autre part, les oviductes latéraux ainsi que la spermathèque semblent initier leur croissance bien avant celle des ovaires (qui ne croissent que vers le 8ème mois).

Ces faits impliquent que la physogastrie de la reine de Termite est plus une conséquence de l'accroissement des ovaires que de celui des oviductes latéraux et de la spermathèque.

C/ Structures des ovaires

Les ovaires de Macrotermes subhyalinus, de type panoïstique, sont composés d'une série d'ovarioles. Nous avons dénombré un total d'environ 3000 ovarioles composant les ovaires d'imagos ailés femelles et des très jeunes reines âgées de 5 mois 1/2 et de 8 mois. Nous avons aussi dénombré environ 3000 ovarioles dans les ovaires d'une reine très âgée. Les ovarioles composant les ovaires des imagos ailés femelles, des très jeunes reines et des reines âgées ont été identifiées selon la classification de N'DIAYE (1977) : chez les imagos ailés femelles et les très jeunes reines, les ovaires ne sont composés que de 4 types d'ovarioles : types 4, 5, 6 et 7 (tabl. 1). Les ovaires d'une reine très âgée possèdent essentiellement des ovarioles fonctionnels de type 7 et quelques ovarioles de type 6 (tabl. 1).

Nos résultats montrent que dès le stade imago ailé, les ovaires ont acquis leur nombre maximal d'ovarioles (environ 3000). Ce nombre n'augmente pas avec la physogastrie de la reine. Par contre, GRASSE (1949), a signalé "l'augmentation continue du nombre des ovarioles chez les reines physogastres", ce qui n'est pas en accord avec nos observations. Les 3000 ovarioles comptés dans les ovaires de la reine très âgée de Macrotermes subhyalinus sont sensiblement en même nombre que ceux dénombrés chez la reine âgée d'Odontotermes badius (Macrotermitinae) par TRUCKENBRODT (1973). En revanche, le nombre d'ovarioles fonctionnels varie avec l'âge de la femelle (tabl. 2). Ainsi, 5 à 8 ovarioles sont fonctionnels chez l'imago ailé femelle, ce qui justifierait la première ponte qui a lieu 6 jours seulement après la formation du couple. Cette première ponte est suivie d'une période de repos ce qui expliquerait le faible nombre d'ovarioles (3-4) chez les très jeunes reines âgées de 5 mois 1/2 et 8 mois. Au delà du 8ème mois, avec la reprise de l'activité de la reine, le nombre d'ovarioles fonctionnels s'accroît pour atteindre un nombre très élevé chez les reines âgées.

D/ Fécondité de la reine

La fécondité de la reine varie au cours de la croissance des colonies (tabl. 2). Au cours de la première ponte, la femelle pond environ 2-3 oeufs par jour. Durant la période de repos, la reine ne pond qu'un oeuf par jour. Avec la reprise de l'activité de ponte, le nombre d'oeufs pondus par jour augmente pour atteindre des proportions exceptionnelles. Ainsi, une reine très âgée de 7cm de longueur pond 1 oeuf toutes les 10 secondes.

Age / Types ovarioles	Oj (4)	5 mois 1/2 (5)	8 mois (4)	10 mois (3)	24 mois (2)	Reines âgées (2)
1						
2						
3						
4	+	+	+	+	+	
5	+	+	+	+	+	
6	+	+	+	+	+	+
7	+	+	+	+	+	+

Tabl. 1 : Structure des ovaires de Macrotermes subhyalinus de l'imago ailé femelle à la reine âgée.
Le chiffre entre parenthèse représente le nombre d'individus observés.

Tabl. 1 : Structure of the ovaries of Macrotermes subhyalinus from the young imago to the old queen.
The number between brackets indicates the number of observed individuals.

Age	Nombre d'ovarioles fonctionnels par ovaire	Nombre d'oeufs pondus en 24 heures
Oj (4)	5 - 8	0
6j (2)	5 - 8	2 - 3
5 mois 1/2 (5)	3 - 4	0,9 - 1
8 mois (4)	3 - 4	3 - 4
10 mois (3)	4 - 5	-
24 mois (3)	15 - 20	68 - 75
Reines âgées (2)	2773	8532 - 8551

Tabl. 2 : Nombre d'ovarioles fonctionnels et nombre d'oeufs pondus en 24 h chez la reine de Macrotermes subhyalinus. Le chiffre entre parenthèse représente le nombre d'individus observés.

Tabl. 2 : Number of functional ovarioles and number of 24 hours layed eggs in the queen of Macrotermes subhyalinus. The number between brackets indicates the number of observed individuals

Si tous les ovarioles fonctionnels chez les imagos ailés femelles et les très jeunes reines mûrissaient chacun 1 oeuf par jour, nous devrions avoir un nombre d'oeufs supérieur à ce que nous avons observé : en conséquence, soit certains ovarioles restent en repos, soit certains ovocytes dégénèrent. Chez la reine âgée, la ponte est supérieure aux nombres d'ovarioles fonctionnels, sans doute parce que les ovarioles fonctionnels mûrissent plusieurs ovocytes à la fois. Nous avons effectivement vérifié qu'un ovariole fonctionnel d'une reine âgée physogastre peut posséder jusqu'à 4 à 7 ovocytes à vitellus dans la zone de grand accroissement tandis qu'un ovariole fonctionnel d'un imago ailé femelle ne possède qu'1 à 2 ovocytes à vitellus.

REFERENCES

GRASSE, P.P., 1949, Ordre des Isotères ou Termites. In "Traité de Zoogie", P.P. Grassé, éd. Masson et Cie, Paris, IX : 408-544.

HAN, S.H., 1987. Fondation et croissance des colonies de Termites supérieurs. Thèse Doc. Sci. Univ. Dijon, 129 pp.

N'DIAYE, M.S., 1977. Le développement post-embryonnaire de l'appareil génital chez les sexués de Cubitermes fungifaber (Sjöstedt) (Termitidae, Termitinae). Ins. Soc. 24 : 37-60.

ROY-NOEL, J., 1971. Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Isoptères de la Presqu'île du Cap Vert. Thèse Sciences, Paris, 280pp, 32 pl.

TRUCKENBRODT, W., 1973. Ueber die imaginale Ovarvergrösserung im Zusammenhang mit der Physogastrie bei Odontotermes badius (Havil) (Ins., Isoptera). Ins. Soc. 20 : 21-40.

WEESNER, F.M., 1955. The reproductive system of young primary reproductives of Tenuirostritermes tenuirostris (Desneux). Ins. Soc. 2 : 323-345.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 75-82 (1990)

REGULATION DES ACTIVITES DE RECOLTE ET DIFFERENCIATION DES PROFILS COMPORTEMENTAUX CHEZ LA GUEPE EUSOCIALE *Polistes dominulus* Christ.

Guy THERAULAZ, Jacques GERVET et Michel PRATTE

CNRS - Equipe d'Ethologie - UPR 38, 31 Chemin Joseph Aiguier,
13402 Marseille Cedex 09, France

Résumé

Cette étude réalisée en laboratoire chez la guêpe eusociale primitive *Polistes dominulus* a pour objectif l'examen des processus de réorganisation des profils comportementaux intervenant dans la société après l'enlèvement des récolteuses. L'âge ne constitue pas un facteur limitant de la modification du profil comportemental vers un profil de récolteuse. Le rang hiérarchique s'accompagne de différenciations concernant le mode d'intégration à la vie de la colonie. L'individu α et les plus jeunes de rang hiérarchique faible ne modifient pas leur profil. Par contre nous montrons que le profil comportemental des individus au moment de l'enlèvement des récolteuses détermine directement l'évolution vers un profil de récolteuse. Seuls les individus étant au moment de la disparition de ces dernières en contact direct avec le couvain larvaire deviennent des récolteuses. Le couvain agit donc de manière privilégiée sur une classe particulière de profils comportementaux pour organiser la nouvelle structure sociale de la colonie.

Mots Clés : *Polistes dominulus*, régulation sociale, approvisionnement, couvain, hiérarchie sociale

Summary : Regulation of foraging activities and structuring of behavioral patterns in eusocial wasp *Polistes dominulus* Christ.

The aim of this laboratory study on the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* was to investigate behavioural reorganization processes occurring in the society when foragers are removed. We show that age is not a limiting factor for the change in behavioural profiles towards a foraging profile to occur. Individuals were differentially integrated into the colony life depending on their hierarchical rank. The α-individual and the youngest ones with a low hierarchical rank showed no change in behaviour. On the other hand, we show that individual behavioural profiles at the time of forager removal constitutes the basis determining which individuals will become the new foragers.Only individuals in direct contact with the brood at the time of forager removal can become new foragers. The brood therefore acts preferentially upon a particular class

of behavioural profiles, resulting in the organization of a new social structure in the colony.

Key words: *Polistes dominulus*, social regulation, foraging, brood, social hierarchy.

Introduction

Une des principales caractéristiques des sociétés d'insectes eusociaux est de présenter une division du travail parmi les membres de la colonie. La plupart des études réalisées jusqu'ici chez les guêpes Polistes ont consisté à décrire la forme que prenait cette division du travail, notamment entre reines et ouvrières dans les activités de récolte (DEW & MICHENER 1981, DEW 1983, chez *Polistes metricus*); les reines se spécialisant dans un rôle reproducteur, sont les individus les plus actifs de la colonie, initiant davantage d'actes de dominance et passant significativement plus de temps au nid que les ouvrières qui prennent en charge les activités de récolte et d'entretien de la colonie (DEW 1983).

Notre propos est d'étudier ici les processus par lesquels se met en place une telle division du travail. Nous préférons employer à cet égard, le terme d'assignation des tâches, qui fait référence aux mécanismes réglant le comportement individuel de chaque membre de la colonie (THERAULAZ & coll. 1989b). A travers les interactions survenant entre individus, mais aussi plus généralement à travers les conditions environnementales rencontrées par chaque individu localement, comme l'état du couvain, une organisation stable de la colonie émerge, la division du travail ne représentant qu'un état résultant de ces processus de différenciation.

Nous avons recherché dans cette étude, sur quelles bases s'effectuait la réorganisation des profils comportementaux individuels dans une colonie, lorsque l'on procède à l'enlèvement hebdomadaire répété des récolteuses.

Matériel et Méthodes

L'étude est réalisée en parallèle sur deux colonies monogynes de *Polistes dominulus* Christ, en phase de post-émergence. De manière à disposer d'un couvain très abondant, on laisse les colonies se développer normalement durant 3 mois après la fondation. Tous les individus sont marqués à l'émergence. Cinq jours avant le début de l'expérience toutes les récolteuses ainsi que les individus non intégrés à la colonie sont enlevés. Seuls les 12 imagos filles les plus âgés intégrés à la colonie mais n'ayant jamais travaillé, sont laissés avec la reine. Au bout d'une semaine d'observation, les nouvelles récolteuses sont systématiquement enlevées de chaque colonie et remplaçées par des guêpes nouvellement émergées de manière à maintenir un effectif constant de 13 individus sur chaque colonie. L'expérience dans son ensemble dure cinq semaines (4 enlèvements hebdomadaires de récolteuses); chaque colonie est observée à raison de 4 heures par jour représentant un total de 200 heures.

La récolte et l'enregistrement des données d'observation visuelle s'effectue au moyen d'un micro-ordinateur dont on a réaffecté les touches. Un logiciel permet la saisie chronométrée des activités préalablement codées, exécutées par l'ensemble des individus observés. Deux modes de codage sont employés permettant de déterminer d'une part l'allocation du budget-temps de chaque guêpe (mode d'observation en durée) et d'autre part l'ensemble de contacts sociaux et items brefs survenant entre les individus durant une période déterminée (mode d'observation en fréquence).

On a distingué dans le répertoire comportemental 31 items comportementaux, 14 dans le mode d'observation en durée et 17 dans le mode d'observation en fréquence.

Dans le mode d'observation en durée, on distingue :

1. les activités ayant lieu au nid : **ALN** : alimentation du couvain, **BAN** : activité batisseuse, **NEN** : toilettage, **IPL** : plongeon dans les cellules avec inspection et palpation de leur contenu, **MCN** : marche, **AG** : position d'alerte les antennes dressées, **OG** : oisiveté au gâteau ou sur les flancs du nid, **OD** : oisiveté au dos du nid, **PON** : ponte.

2. les activités ayant lieu à l'extérieur du nid : **ALE** : récolte de proie, **BAE** : récolte de carton, **MCE** : marche et vol, **EXT** : inactivité et toilettage, **SUC** : récolte de sucre.

Dans le mode d'observation en fréquence, on distingue :

1. les interactions survenant entre paires d'individus : **DOM** : acte de dominance, **SUB** : acte de subordination, **DEC** : donner dans un échange de proie, **REC** : recevoir dans un échange de proie, **DTR** : donner dans une trophallaxie, **RTR** : recevoir dans une trophallaxie, **DAK** : ouvrir une attaque vers une autre guêpe, **RAK** : recevoir une attaque, **DOF** : offre de proie, **ROF** : recevoir dans une offre.

2. les comportements individuels : **WAG** : wagging, vibration latérale du corps, **CHA** : chasse, **SOL** : nourrissage en proies des larves, **PC** : récolte de carton, **CCP** : construction sur le nid, **H2O** : récolte d'eau, **AQ** : somme des arrivées et départs du nid. Chaque séance d'observation comporte systématiquement une heure d'observation dans le mode en durée et une heure dans le mode en fréquence.

Résultats

1. Identification et caractérisation des types de profils comportementaux survenant dans la colonie.

Analyse en composantes principales.

L'analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur l'ensemble des données journalières des 2 colonies étudiées. La figure 1 présente l'organisation des items comportementaux dans l'espace constitué par les 3 premiers axes de l'ACP.

- Le premier axe de l'ACP qui rend compte de 15,6 % de la variance totale oppose l'inactivité à l'extérieur (EXT) à un ensemble de 7 items, qui traduisent fondamentalement la récolte de proie (CHA, DEC) et le nourrissage des larves (ALN, SOL, IPL); le nettoyage ainsi que le nombre de départs et arrivées au nid (NEN, AQ)

sont fortement corrélés au nourrissage et à la récolte de proies.

- Le second axe (14,6 %) est caractérisé par une certain nombre d'items traduisant l'expression de la dominance sociale (DOM, RTR) et un fort niveau d'activité générale non spécifique sur le nid (MCN, AG). Certains sont d'ailleurs plus spécifiques du rang α (DAK, WAG).

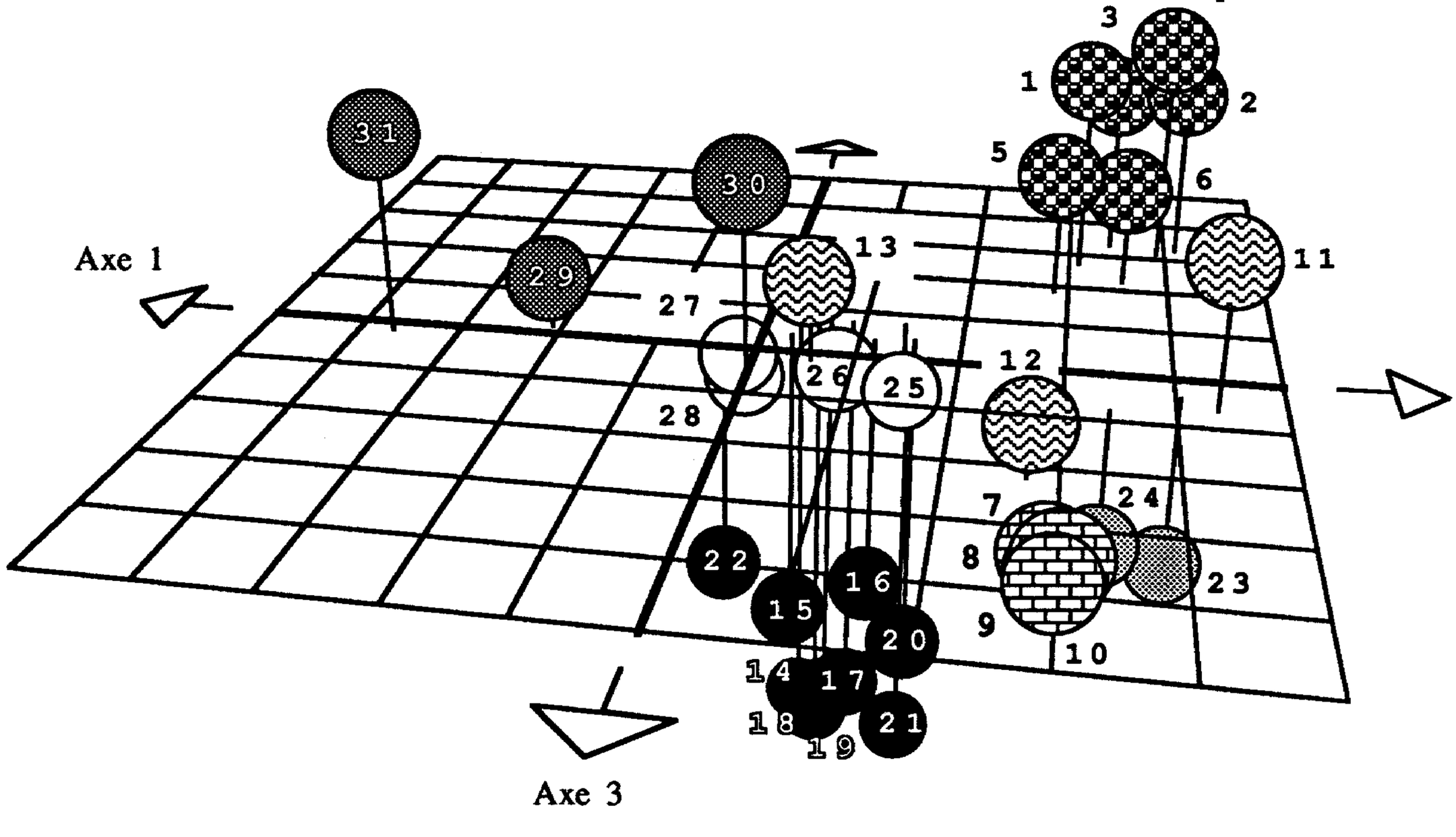


Fig. 1 : Analyse en composantes principales, projection des items comportementaux dans l'espace des axes 1-2 et 3 de l'ACP

Fig.1 : Principal componant analysis, projection of behavioral items in space constituted by axes 1-2 and 3

- Le troisième axe (10,4 %) traduit fondamentalement l'activité bâtisseuse, récolte de carton (BAE, PC) et construction au nid (BAN, CCP), et l'oppose tendantiellement à l'activité alimentaire (CHA, SOL, DEC).

Les profils comportementaux individuels s'organisent donc selon 3 principaux axes de différenciation :

1. une intégration différentielle à la vie sociale active au sein de la colonie, essentiellement au travers des activités ayant trait à la récolte de proies et au nourrissage des larves,
2. une participation différenciée aux activités exprimant la dominance,
3. une spécialisation tendantielle vers l'une ou l'autre forme d'activité alimentaire ou bâtisseuse.

Classification ascendante hiérarchique.

En appliquant un algorithme de classification hiérarchique ascendante sur l'ensemble des profils individuels journaliers présentés par les individus de chaque colonie on a pu mettre en évidence 11 classes de profils comportementaux voisins. Ces 11 types de profils sont regroupés en 4 grandes formes principales d'appartenance. Nous avons représenté sur la figure 2, les 11 types de profils comportementaux mis en évidence dans l'espace constitué par les 3 premiers axes de l'ACP.

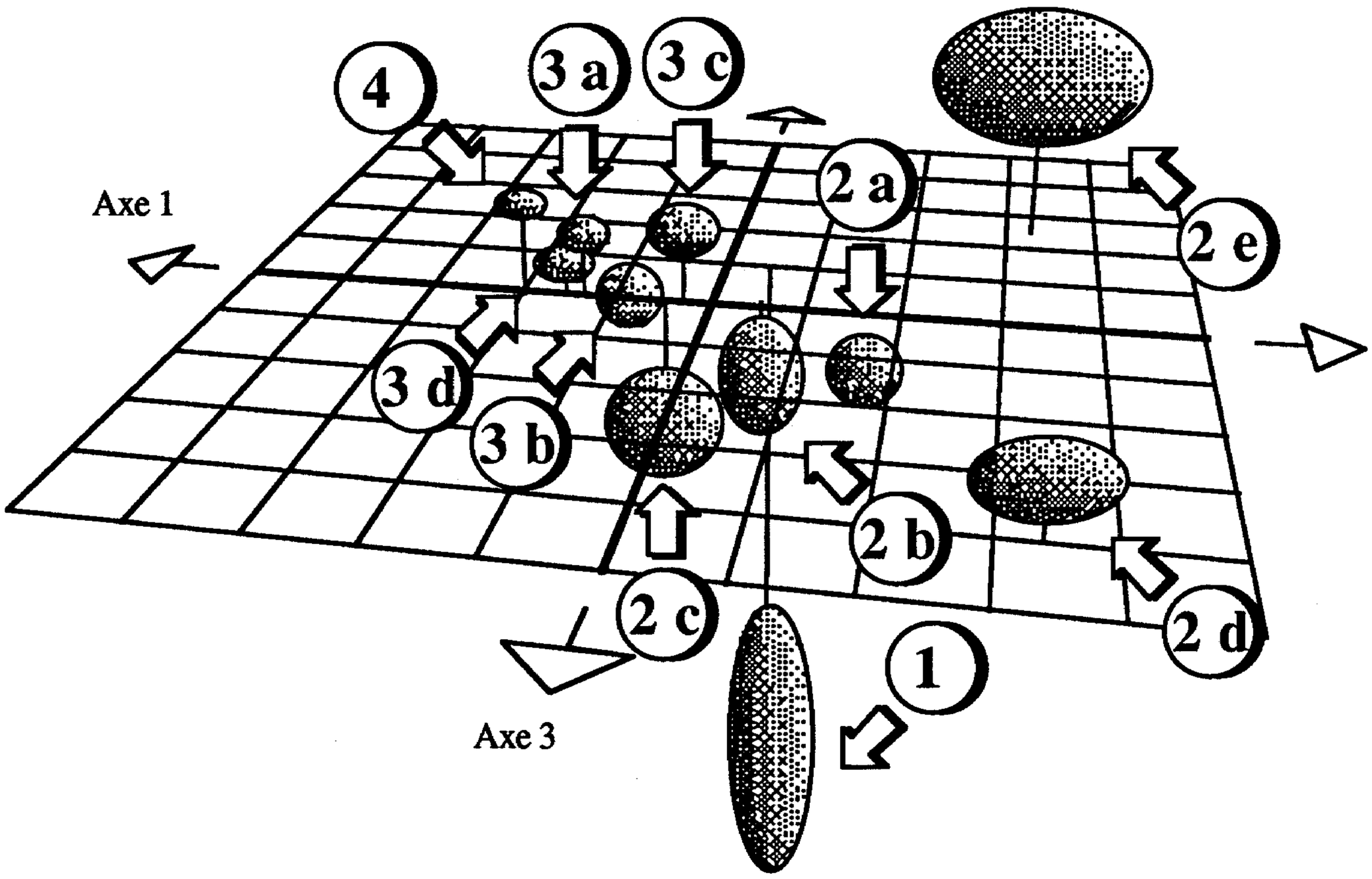


Fig. 2 : projection des grands types de profils comportementaux dans l'espace des individus constitué par les axes 1-2 et 3 de l'ACP

Fig. 2 : behavioural profiles in individual space of axes 1-2 and 3 of the PCA

Chaque type est matérialisé par un ellipsoïde d'inertie qui indique le degré de dispersion des profils individuels journaliers qui le constituent. Nous ne détaillerons pas ici chacun des profils (cf. THERAULAZ & coll. 1989c). Les récolteuses sont caractérisées par les profils 2e (chasse et alimentation), 2d (récolte de carton et constrution) et 2a (récolte d'eau). L' individu α est essentiellement caractérisé par le profil 1. Les individus non intégrés à la colonie étant quant à eux caractérisés par le profil 4.

2. Caractéristiques des futures récolteuses.

Nous avons recherché quelles étaient les caractéristiques des individus qui adopteront un des profils de récolteuse lorsque l'on procède à l'enlèvement des précédentes. Sur l'ensemble des 2 colonies étudiées 28 individus ont modifié leur profil en devenant récolteuses. Parmis ceux-ci 21 présentaient avant et / ou au moment de l'enlèvement des récolteuses un profil de type 2b, et 7 un profil de type 3c. Le tableau 1 présente la signification biologique de ces 2 types de profils.

	ITEMS	WAG	PON	ROF	DAK	DOM	RTR	AG	MCN	OG	NEN	IPL	REC
PROFIL 3c	Moyenne	0,18	0	0,14	0,21	0,62	0,73	2,45	2,23	1,41	2,46	**7,61**	0,25
	Ecart-type	1,08	0	0,39	0,5	1,27	1,06	2,56	2,04	2,26	1,69	**5,7**	0,6
PROFIL 2b													
	Moyenne	0,53	0,16	0,64	0,56	1,27	1,56	7,86	5,21	3,17	**5,36**	**18,8**	**0,87**
	Ecart-type	1,59	0,52	1,26	1,44	2,09	3,28	6,39	4,37	3,87	**3,13**	**9,8**	**1,31**

	ITEMS	AQ	CCP	PC	BAN	BAE	ALN	ALE	SOL	CHA	DEC
PROFIL 3c	Moyenne	4,55	0,14	0,14	0,08	0,08	**1,48**	**3,48**	0,96	**1,08**	0,28
	Ecart-type	3,31	0,56	0,61	0,37	0,37	**1,84**	**4,51**	1,16	**1,35**	0,56
PROFIL 2b											
	Moyenne	3,45	0,06	0,06	0,22	0,11	**2,98**	0,96	1,19	0,38	0,23
	Ecart-type	3,69	0,39	0,37	0,76	0,45	**3,44**	2,17	1,59	0,78	0,58

	ITEMS	DTR	RAK	DOF	SUB	OD	SUC	H2O	MCE	EXT
PROFIL 3c	Moyenne	1,01	0,62	0,24	0,99	3,15	**3,24**	0,28	**20,2**	**11,8**
	Ecart-type	1,7	1,21	0,57	1,42	3,77	**4,86**	0,72	**8,92**	**8,51**
PROFIL 2b										
	Moyenne	2,05	1,98	0,45	1,82	2,97	**4,29**	0,23	4,15	3,36
	Ecart-type	2,55	3,45	1,25	2,56	3,89	**8,53**	0,62	4,43	5,85

Tableau 1 : signification biologique des profils comportementaux 3c et 2b
Table 1 : behavioral profiles 3c and 2b in terms of their means and standard deviation

Le profil de type 2b est caractérisé essentiellement par un fort taux de contacts avec le couvain larvaire (plus de 40 % du temps passé au nid), significativement plus élevé que celui présenté par l'ensemble des autres types, à l'exception des récolteuses. Les individus qui présentent ce profil ont aussi un niveau d'activité générale au nid élevé et participent à l'alimentation des larves en réceptionnant les proies apportées par les récolteuses.

Le profil de type 3c caractérise des individus moins présents sur le nid, mais possédant de la même façon un fort taux de contacts avec le couvain larvaire (significativement plus que les types 3b, 3d, 3a et 4). Par contre ces individus passent les 2/3 de leur activité hors du nid, essentiellement en volant et marchant. Ils présentent en outre un début d'activité de récolte et de nourrissage des larves au nid.

Ainsi les individus qui présentent l'un de ces 2 types de profils sont-ils plus aptes à réagir et à modifier leur comportement, lorsque les récolteuses sont enlevées. Nous avons recherché en outre si le statut hiérarchique ou l'âge pouvait intervenir comme facteur dans l'évolution vers un profil de récolteuse.

3. Caractéristiques des individus lors de l'adoption d'un profil de récolteuse (type 2a, 2d ou 2e).

L'âge n'est pas un facteur limitant de l'évolution du comportement vers un profil de récolteuse. En effet, l'expérience montre que la distribution des âges varie de 5 à 75 jours au moment où les individus adoptent l'un des 3 profils 2a, 2d et 2e. La durée de vie moyenne des individus que l'on considère comme ouvrières étant de 100 jours, des individus relativement âgés peuvent donc assumer un rôle de récolteuse lorsque la situation l'exige. D'autre part le rang hiérarchique qu'ont les individus au moment ou ils deviennent récolteurs s'étage lui aussi, essentiellement du rang 2 au rang 11, avec un maximum pour les rangs 4 et 6. L'individu α et les individus situés en bas de la hiérarchie, essentiellement des nouveaux nés, ne participent pas à la réorganisation de la colonie.

Discussion

Nous avons montré lors de précédentes études (THERAULAZ & coll. 1989a, 1989c), que le rang hiérarchique détermine en grande partie l'intégration différentielle à la colonie et singularise l'individu α dans un rôle reproducteur. Le caractère différenciateur de la hiérarchie n'agit cependant de manière très nette que par paliers successifs de rangs. Parmi les individus intégrés à la colonie, les individus situés vers le haut de la hiérarchie (rangs 2 à 7) restent sur le gâteau cellulaire, en contact fréquent avec le couvain larvaire. C'est parmi eux qu'apparaissent les sujets assurant la plus grande partie du travail social. Nous montrons ici, que l'évolution du profil comportemental individuel vers les activités de récolte dépend essentiellement du type de profil que présentent les individus au moment où disparaissent les récolteuses. Le profil comportemental individuel fluctuant dans le temps, seuls les individus ayant un accès privilégié au couvain larvaire s'orientent vers la récolte lorsque l'apport en proies fait défaut. Ce faisant ils participent à la régulation de l'état de satiété du couvain larvaire qui, moins stimulant, stoppe alors la réorganisation des profils comportementaux d'autres individus vers les activités de récolte, selon un mécanisme de rétroaction négative qui a été décrit par ailleurs chez *Polistes metricus* (DEW & MICHENER 1981). Cela explique

que seuls quelques individus, généralement 2 ou 3 suffisent dans les conditions de laboratoire où l'abondance des proies n'est pas un facteur limitant, à assurer l'approvisionnement de la colonie. L'aspect singulier du comportement de la reine a conduit certains auteurs à considérer celle-ci comme le coordinateur central de l'activité de la colonie (REEVE & GAMBOA 1987). La reine exercerait un contrôle direct de l'activité de récolte des ouvrières à travers des changements de son propre niveau d'activité (REEVE & GAMBOA 1983). Nous montrons ici que la structuration des activités individuelles dans une colonie s'effectue plutôt de manière distribuée, et résulte de l'intégration de plusieurs facteurs (âge, intéractions hiérarchiques, degré de satiété du couvain) qui concourent à singulariser chacune des trajectoires individuelles. Le maintien de l'organisation interne d'une colonie est donc basée sur l'interaction dynamique des différents individus entre eux et sur leur interaction différentielle avec l'espace local.

Références

DEW H.E. 1983. - Division of labour and queen influence in laboratory colonies of *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsych.*, 61 , 127-140.

DEW H.E. and MICHENER C.D. 1981. - Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae) : Laboratory foraging activities. *Ins. Soc.*, 28 , 87-101.

REEVE H.K. and GAMBOA G.J. 1983. - Colony activity integration in primitively eusocial wasps : the rôle of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13 , 63-74.

REEVE H.K. and GAMBOA G.J. 1987. - Queen regulation of worker foraging in paper wasps : a social feed-back control system. *Behaviour* ,102 , 147-167.

THERAULAZ G., PRATTE M. and GERVET J. 1989a. - Effects of removal of α-individuals from a *Polistes dominulus* Christ wasp society : changes in behavioral patterns resulting from hierarchical changes. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 5 , 169-179.

THERAULAZ G., PRATTE M. and GERVET J. 1989b. - Behavioural profiles in *Polistes dominulus* (Christ) wasp societies : a quantitative study. *Behaviour* (in press).

THERAULAZ G., PRATTE M., THON B., SEMENOFF S. and GERVET J. 1989c. - Dynamic of social organization in the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* (Christ). (soumis à Ethology).

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 187-194 (1990)

PERSPECTIVES DE CONTRÔLE CHIMIQUE DE LA PETITE FOURMI DE FEU WASMANNIA AUROPUNCTATA AU MOYEN D'ANALOGUES DE L'HORMONE JUVENILE

Patricia Ulloa-Chacon[1,2] et Daniel Cherix [2]

1) Departamento de Biologia, Universidad del Valle, AA 25360, Cali, Colombia.
2) Musée de zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse.

Résumé

Nous présentons ici les résultats préliminaires de l'effet d'un analogue de l'hormone juvénile (méthoprène) sur la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata*. Des colonies polygynes traitées pendant deux semaines en laboratoire montrent une diminution significative des effectifs sept semaines après le début du traitement. Cette diminution est due principalement à une altération dans le déterminisme des castes, à une toxicité sur le couvain et à une réduction de la ponte des reines.

mots-clés: Formicidae, *Wasmannia auropunctata* , analogue d'hormone juvénile, méthoprène.

Perpectives of chemical control of the little fire ant *Wasmannia auropunctata* with juvenile hormone analogues.

Summary

We present here our preliminary results about the effects of one analogue of the juvenile hormone (methoprene) on laboratory colonies of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*. Polygynous colonies treated during two weeks present a drastic reduction in size seven weeks after treatment. This reduction result from a shift in caste differentiation from worker to sexual forms, toxicity to larvae and pupae and a decrease in egg production by queens.

key-words: Formicidae, *Wasmannia auropunctata* , insect growth regulator, methoprene.

Introduction

La petite fourmi de feu, *Wasmannia auropuntata*, est une espèce originaire d'Amérique tropicale. Cette fourmi a été introduite dans plusieurs régions du monde, notamment aux îles Galapagos, où elle est considérée comme une peste (voir Ulloa-Chacón et Cherix, 1988; 1989).
Des méthodes de lutte classique telles que l'emploi de produits chimiques (DDT et autres dérivés organochlorés)(Fernald, 1947; Nickerson, 1983) et des moyens physiques tels que l'usage de bandes collantes et la destruction des nids (Spencer, 1941) ont été utilisées pour lutter contre cette espèce. A l'heure actuelle, l'emploi des régulateurs de croissance comme les analogues de l'hormone juvénile, constitue une méthode de lutte assez efficace contre deux espèces de fourmis reconnues nuisibles, la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Banks *et al.*,1983; Banks, 1986) et la fourmi du pharaon *Monomorium pharaonis* (Edwards, 1982). De nombreux travaux concernant ces deux espèces ont montré que ces analogues de l'hormone juvénile provoquent principalement une réduction de la ponte des reines, une altération dans le déterminisme des castes et une mortalité parmi les larves et nymphes. Ces différents effets amènent à un affaiblissement marqué des sociétés pouvant même entraîner leur disparition.
Dans ce travail effectué en laboratoire nous avons tout d'abord étudié le problème du choix des appâts, puis nous avons testé l'effet d'un analogue de l'hormone juvénile sur des sociétés de *W. auropunctata*.

Matériel et méthodes

a) Récolte des sociétés
Les sociétés de la petite fourmi de feu utilisées dans cette expérience ont été récoltées en janvier 1989 à la station expérimentale de l'Universidad del Valle près de Cali, Colombie, et transportées par avion en Suisse. Les sociétés sont maintenues en laboratoire dans une chambre climatisée à 25°C et 65% H.R. avec 12 heures de lumière par jour et selon les techniques d'élevage décrites par Ulloa-Chacon et Cherix (1988).

b) Choix des appâts
Afin de disposer de l'appât le plus attractif possible, nous avons testé 3 nourritures différentes.
- appât A: selon le régime artificiel d'Edwards (1975) composé de miel, foie sec et gâteau (utilisé pour la fourmi du pharaon).
- appât B: selon le régime artificiel récemment décrit par Keller *et al.* (sous presse) lequel contient oeufs, viande hachée, vitamines, vers de farine, sel, sucre, acide ascorbique et gelée alimentaire.

- appât C: constitué d'une proie fraiche (un grillon domestique récemment décapité)

On a testé l'attractivité de ces trois types d'appâts sur trois grandes colonies polygynes (plus de 6000 ouvrières et 500 mg de couvain par colonie) qui sont privées de nourriture 48 heures avant le début de l'expérience. Les trois sources de nourriture sont introduites en même temps et sont disposées à 25 cm du nid. L'attractivité a été mesurée par le recrutement des ouvrières, en dénombrant toutes les cinq minutes et pendant 75 minutes (n=15) le nombre d'ouvrières présentes autour de chaque appât.

c) Essais avec des appâts contenant l'analogue de l'hormone juvénile

Afin de préparer des appâts avec l'analogue d'hormone juvénile (appâts toxiques) nous avons utilisé le Pharorid TM (Zoecon Ltd.) dont l'ingrédient actif est le méthoprène (isopropil-11-methoxy-3,7,11-triméthyl-2,4-dodecadiénoate à 10%). Le produit est incorporé à la fin de la préparation de l'appât B, qui a été le plus attractif, dans les proportions suivantes: 10 ml de Pharorid pour 200 g de nourriture.

A partir des colonies-stock nous avons formé 12 colonies polygynes contenant chacune 10 reines et 300 mg d'ouvrières et couvain. La moitié des colonies constitue le lot témoin qui est nourri avec des appâts sans méthoprène (appâts non toxiques) et l'autre moitié constitue le lot traité et reçoit des appâts toxiques pendant deux semaines. Après ce temps, toutes les colonies reçoivent des appâts non toxiques, du miel et des vers de farine.

Tous les 7 jours et pendant 6 semaines, on a contrôlé les variables suivantes:

- la mortalité d'ouvrières et de couvain exprimée en poids sec (mg).
- le développement du couvain présent dans les colonies en dénombrant approximativement la quantité d'oeufs, larves et nymphes.

De plus, à la fin de la septième semaine on a mesuré la productivité des colonies en termes de poids frais d'ouvrières et couvain.

Toutes les observations ont été faites à la loupe binoculaire et les mesures de poids ont été prises avec une balance Mettler H10TW (sensibilité ± 1 mg).

Résultats

La figure 1 indique l'attractivité de trois sources de nourriture sur les ouvrières de *W. auropunctata*. Une analyse Anova montre que le recrutement des ouvrières envers les trois sources de nourriture est statistiquement différent ($F\{2,45\} = 7.24$, $P = 0.002$). Ainsi l'appât B est

nettement plus attractif que les deux autres appâts (A et C) (comparaison multiple par le coefficient de Fisher, P< 0.01).

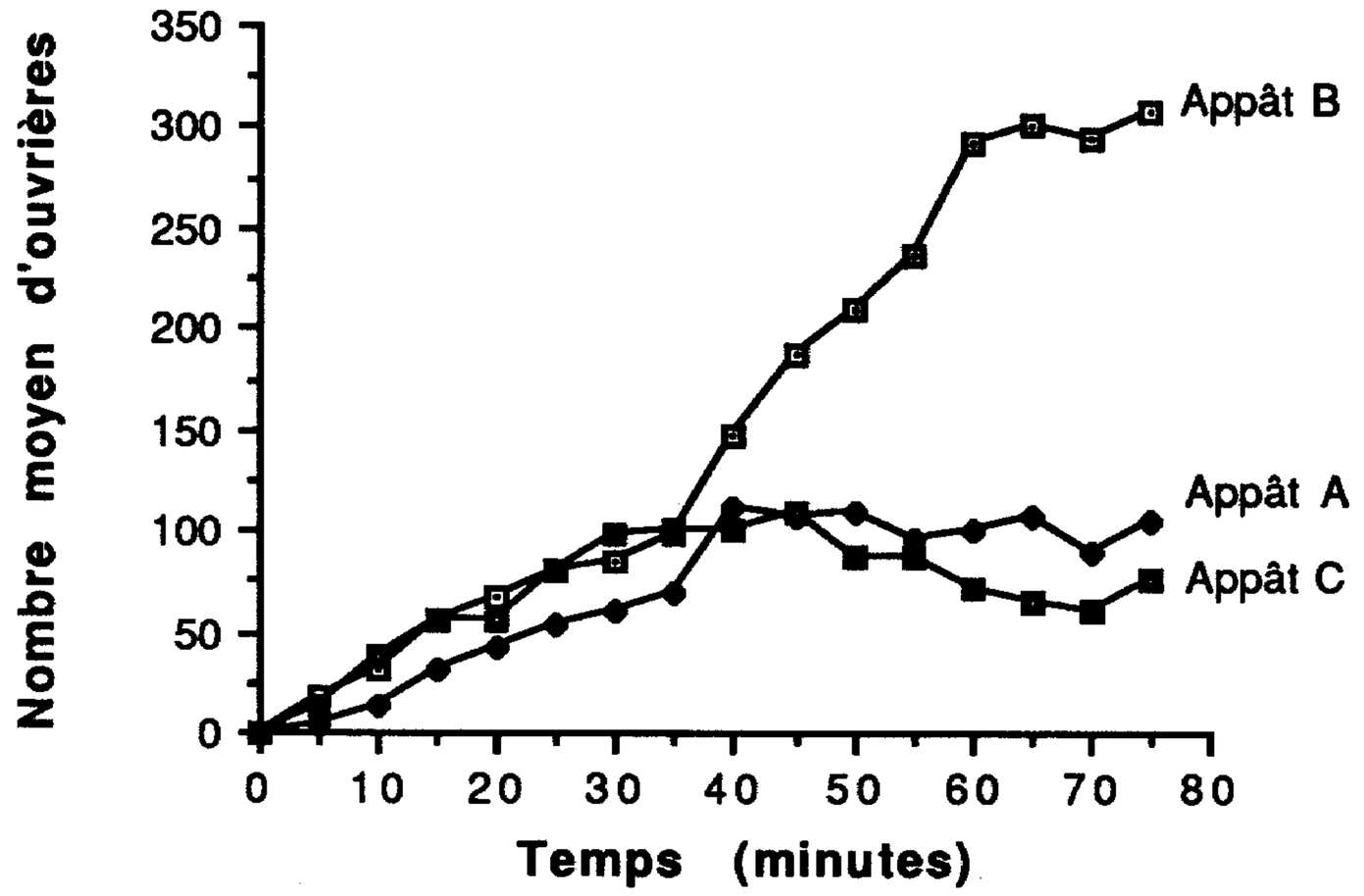


Figure 1. Recrutement des ouvrières de W. auropunctata vers trois sources de nourriture introduites simultanément. Chaque point représente une moyenne de trois colonies.

Effet du méthoprène sur le couvain et les ouvrières

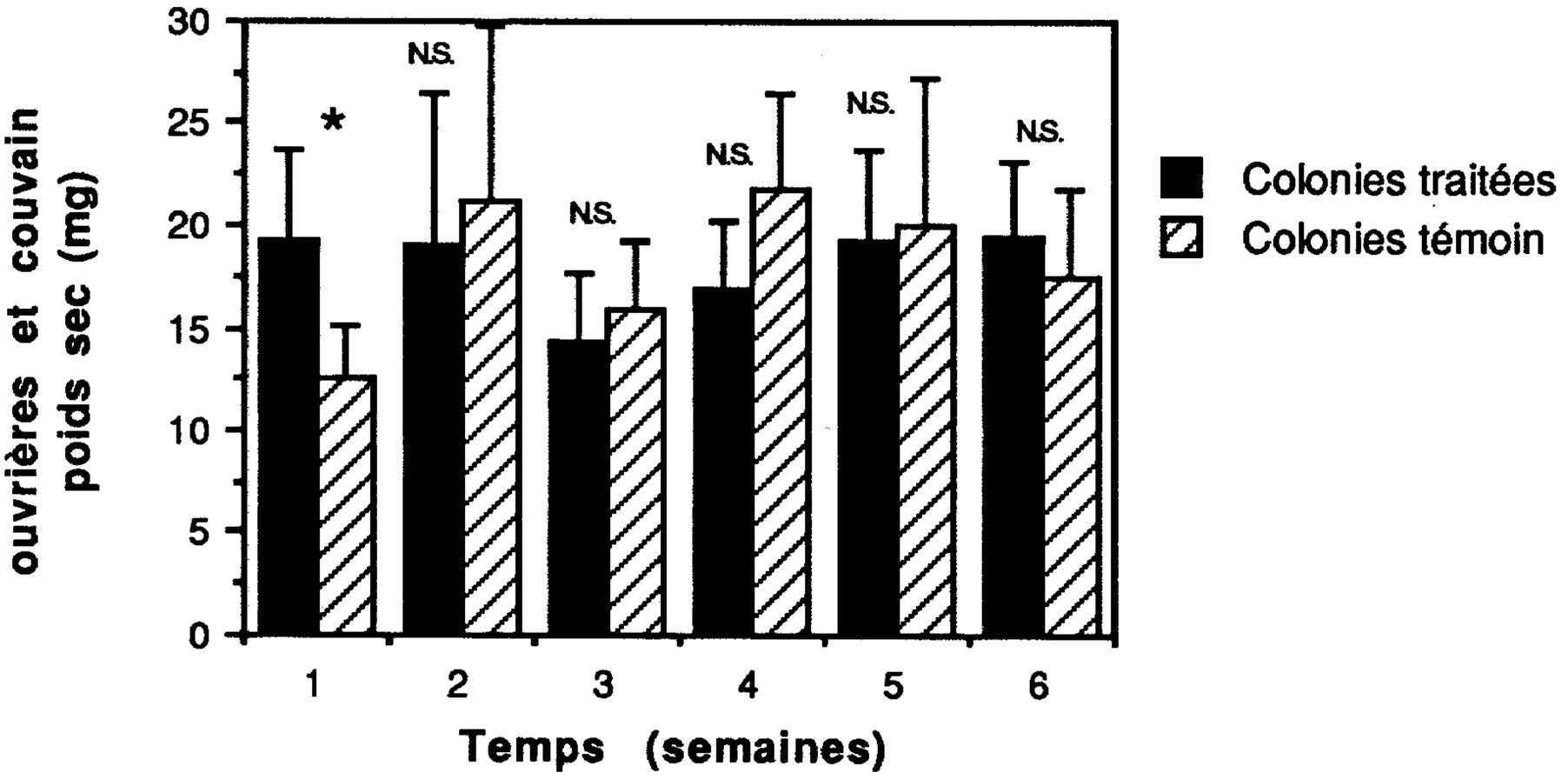


*Figure 2. Comparaison de la quantité d'ouvrières et de couvain morts chaque semaine dans des colonies traitées avec l'analogue d'hormone juvénile et dans des colonies témoins. Chaque barre correspond à la valeur moyenne ± écart type (n=6 colonies). * P<0.001 (test-t ; dl:10).*

La quantité d'ouvrières et de couvain morts pendant les six semaines d'observation est donnée dans la figure 2. On observe que pendant la

première semaine la mortalité a été significativement plus élevée dans les colonies traitées avec des appâts toxiques en comparaison avec les colonies témoins. Il faut relever que, dans les colonies traitées, après une semaine la plupart des morts étaient des larves et nymphes tandis que, dans les colonies témoins, il s'agissait d'ouvrières. Dans les semaines suivantes, la mortalité est due principalement aux ouvrières dans les colonies traitées et ne diffère pas de celle observée dans les colonies témoins.

D'autre part, on constate au cours du temps une forte diminution du couvain à l'intérieur des nids des colonies traitées (Figure 3). En fait la quantité d'oeufs, larves et nymphes d'ouvrières, diminue progressivement jusqu'à leur disparition presque totale vers la sixième semaine d'observation. En revanche on remarque, déjà à la fin de la première semaine, l'apparition de grosses larves dont la longueur (> 1.3 mm) est supérieure à celle atteinte par le dernier stade larvaire des ouvrières, ce qui montre que nous avons affaire à des larves de sexués. Ces larves continuent leur développement et restent très abondantes pendant les deuxième et troisième semaines, puis certaines disparaissent et, à la fin de la sixième semaine, on ne trouve plus que 3-4 larves par colonie, lesquelles n'atteignent pas le stade nymphal. Dans les colonies témoins, nous avons toujours observé une grande quantité de couvain (oeufs, larves et nymphes) pendant toute la durée de l'expérience et nous n'avons jamais noté de production de couvain sexué.

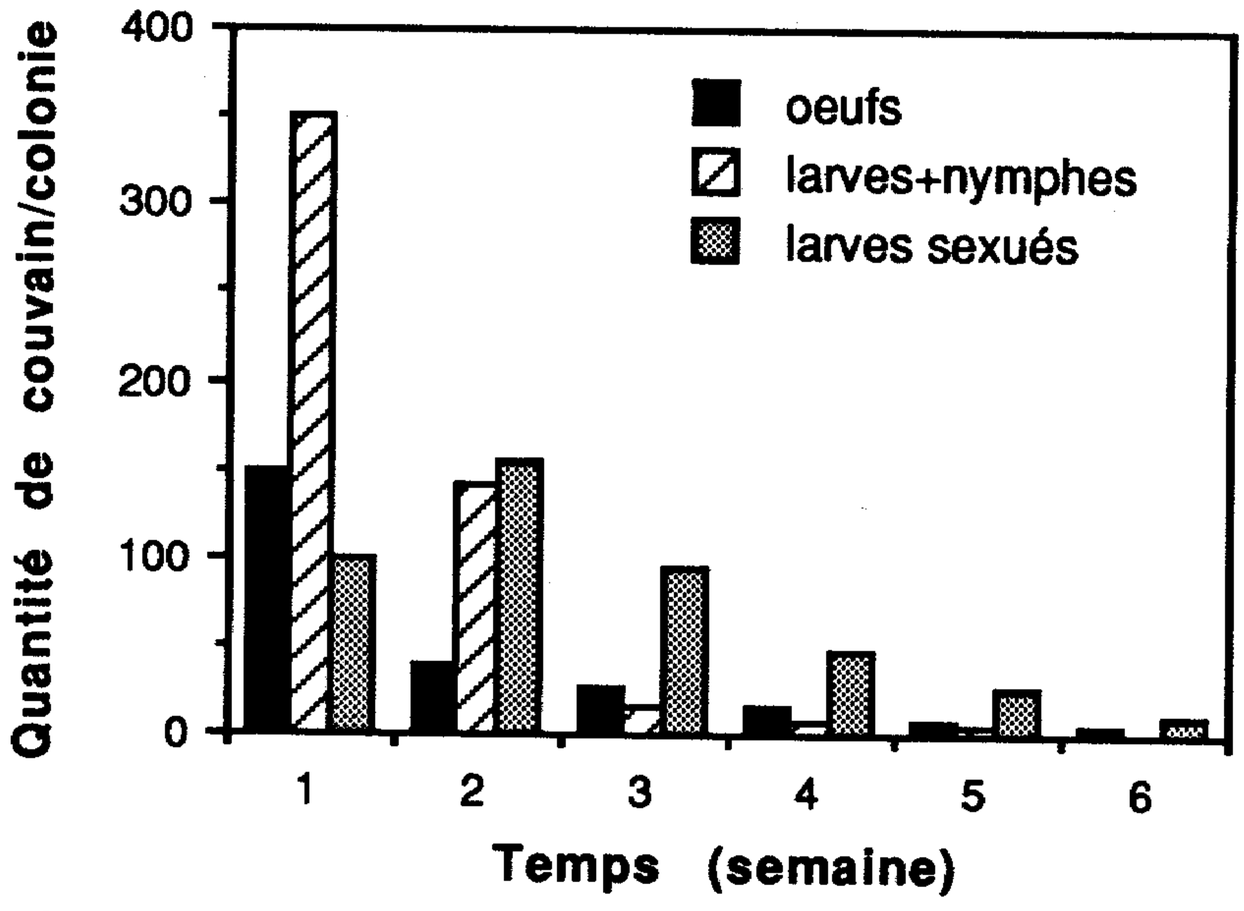


Figure 3. Evolution du couvain présent dans des colonies traitées avec l'analogue d'hormone juvénile. Chaque barre représente la moyenne de 6 colonies.

Une comparation de la densité de population des colonies traitées et des colonies témoins est faite à la fin de la septième semaine. Nous constatons une forte réduction des effectifs des colonies traitées avec l'analogue d'hormone juvénile. Ainsi dans ces colonies l'effectif moyen exprimé en

poids frais d'ouvrières et de couvain est de seulement 187.3 ± 39.4mg, n=6; en comparaison, celui des colonies témoins a la valeur moyenne de 430.1 ± 32.9mg, n=6 (t=14.46, P<0.001, df: 5)

Discussion

L'attractivité des appâts alimentaires est une condition essentielle dans la lutte contre les fourmis lors de l'utilisation d'analogues de l'hormone juvénile (Edwards, 1982). Ainsi des essais sur l'efficacité de ces inhibiteurs de croissance ont été menés en utilisant plusieurs appâts selon les espèces. Par exemple, chez *Solenopsis invicta* on a utilisé des appâts à base d'huile de soja (Banks, 1986; Banks *et al.*, 1983); chez *Monomorium pharaonis* de bons résultats ont été obtenus avec l'appât A et chez *Pheidole megacephala* avec du beurre de cacahuètes (Horwood, 1988). Dans notre étude, le régime artificiel de Keller *et al.*(sous presse), préparation riche en protéines, se montre très attractif pour *W. auropunctata* dans les conditions de laboratoire décrites. Des essais dans des biotopes infestés sont actuellement envisagés.

En ce qui concerne les possibilités de contrôle chimique de la petite fourmi de feu avec des inhibiteurs de croissance, nos résultats montrent que la forte réduction des effectifs des colonies traitées est liée à plusieurs effets du méthoprène sur les reines et le couvain. Premièrement, une mortalité des larves et nymphes plus importante pendant la première semaine, nous fait penser à une toxicité directe du méthoprène sur le couvain présent au moment du traitement ainsi qu'à des perturbations intervenant lors de la métamorphose des larves. Une observation similaire a été aussi faite par Banks, *et al.* (1988) dans des sociétés de la fourmi de feu traitées avec le fenoxycarb, un autre produit avec action d'hormone juvénile. En revanche, les ouvrières ne semblent pas être affectées par le méthoprène.

Deuxièmement, si nous examinons l'évolution du couvain dans les colonies traitées, on note que la disparition du couvain ouvrière coincide avec l'apparition des grosses larves de sexués, indiquant une altération dans le déterminisme de la caste ouvrière vers la caste reproductrice. Cet effet des analogues d'hormone juvénile a aussi été constaté par plusieurs auteurs chez *S. invicta* (Vinson et Robeau, 1974; Troisi et Riddiford, 1974; Banks, 1986; Banks *et al.*,1978; 1988). D'autre part, on observe une diminution progressive du nombre d'oeufs à l'intérieur des nids suggérant que la ponte des reines a été diminuée. Il semble donc bien que le méthoprène a un effet négatif sur la fécondité des reines de *W. auropunctata*, comme il a été démontré chez les reines de la fourmi de feu (Vinson et Robeau, 1974; Banks *et al.*, 1983) et de la fourmi du pharaon (Edwards, 1975). Ces différents effets aboutissent à un affaiblissement

très marqué des sociétés de la petite fourmi de feu en laboratoire, sept semaines après le début du traitement.

Resumen

Se presentan los resultados preliminares acerca del efecto de un producto análogo de la hormona juvenil (metopreno) en colonias de laboratorio de la pequeña hormiga de fuego *Wasmannia auropunctata*. Colonias poliginas tratadas durante dos semanas presentan una disminución significativa en su tamaño. Lo anterior es causado principalmente por una alteración en la determinación de las castas, toxicidad en las larvas y pupas y una disminución en la fecundidad de las reinas.

Remerciements

Nous tenons à remercier Hugo Ortiz pour avoir effectué les récoltes de fourmis en Colombie, Lili Stadlin pour le transport des colonies en Suisse, les Drs Luc Plateaux (Université de Nancy I) et Laurent Keller (Musée de Zoologie, Lausanne) pour leurs commentaires et suggestions. P. Ulloa-Chacon tient à remercier L'Université del Valle (Colombie) pour son soutien et son aide financière.

Références

BANKS W.A., 1986. - Insect growth regulators for control of the imported fire ant. pp. 387-398. In *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management.* Lofgren, C.S., Vander Meer, R.K. (eds). Westview Press, Boulder, Colorado. 435 pp.

BANKS W.A., LOFGREN C.S., PLUMEY J.K., 1978. - Red Imported Fire Ants: Effects of insect growth regulators on caste formation and colony growth and survival. *J. Econ. Entomol.*, **71**, 75-78.

BANKS W.A., MILES L.R., HARLAN D.P., 1983. - The effects of insect growth regulators and their potential as control agents for imported fire ants (Hymenoptera : Formicidae). *Fla. Entomol.*, **66**, 172-181.

BANKS W.A., WILLIAMS D.F., LOFGREN. C.S., 1988. - Effectiveness of fenoxycarb for control of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Econ. Entomol.*, **81**, 83-87.

EDWARDS J.P., 1975. - The effects of a juvenile hormone analogue on laboratory colonies of pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Ent. Res.*, **65**, 75-80.

EDWARDS J.P., 1982. - Control of *Monomorium pharaonis* (L.) with methoprene baits: implications for the control of other pest species.

pp. 119-123. In *The Biology of Social Insects*. Breed, M.D., Michener, C.D. and Evans, H.E. (eds). Westview press, Boulder, Colorado. 419 pp.

FERNALD H.T., 1947. - The little fire ant as a house pest. *J. Econ. Entomol.*, **40**, 428.

HORWOOD M.A., 1988. - Control of *Pheidole megacephala* (F.) (Hymenoptera: Formicidae) using methoprene baits. *J. Aust. Ent. Soc.*, **27**, 257-258.

KELLER L., CHERIX D., ULLOA-CHACON P., - Description of a new artificial diet for rearing ant colonies as *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.* (in press).

NICKERSON J.C., 1983. - The little fire ant, *Ochetomyrmex auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Dep. Agric. Consumer. Serv. Entomol. Circ.*, 248.

SPENCER H., 1941. - The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves a preliminary report. *Fla. Entomol.*, **24**, 6-14.

TROISI S.J., RIDDIFORD L. M., 1974. - Juvenile hormone effects on metamorphosis and reproduction of the fire ant, *Solenopsis invicta*.. *Environ. Entomol.*, **3**, 112-116.

ULLOA-CHACON P., CHERIX D., 1988. - Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux.*, **4**, 177-184.

ULLOA-CHACON P., CHERIX D., 1989. - The little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae). In *Applied myrmecology: a world perspective*. Vander Meer, R.K., Jaffe K. and Cedeño, A. (eds). Westview press, Boulder, Colorado. (in press).

VINSON S.B., ROBEAU R., 1974. - Insect growth regulator effects on colonies of the imported fire ant. *J. Economic. Ent.*, **67**, 584-587.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 57-62 (1990)

PRODUCTION OF MALES IN COLONIES OF MELIPONA BEECHEII, COSTA RICA

J.W. van Veen[1], H. Arce[2] & M.J. Sommeijer[1]

1) Dept. of Social Insects, University of Utrecht, P.O. Box 80.086, 3508 TB Utrecht, The Netherlands
2)Proyecto Apicultura, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

SUMMARY

Because of the great importance for an evolutionary approach of social behaviour in eusocial insects, we studied the presence of egg-laying workers, related to the production of males in the stingless bee *Melipona beecheii.*

In the most favourable season we found a large number of male pupae in the brood, while a relatively small number of adult males was present. A colony kept in captivity in Utrecht showed an absolute absence of both adult males and male pupae in the nest. The results support the hypothesis of a season bound production of males by workers and/or the queen, formulated in 1983 by Sommeijer. The results are discussed in relation with the size of the colony, the age of the queen and the high mortality found for young males. Results on the presence of queen pupae are presented.

Key words: stingless bee, Melipona beecheii, social regulation, egg-laying workers, male-production.

RESUME

Production de mâles dans une colonie de *Melipona beecheii,* Costa Rica

Cette étude porte sur la présence d'ouvrières pondeuses, liée à la production de mâles, chez *Melipona beecheii.* La présence de telles ouvrières est d'une grande importance: elle permet une approche de l'évolution du comportement social chez les insectes eusociaux.

Les mâles, issus d'oeufs haploïdes, peuvent provenir soit des reines, soit, en totalité ou en partie, des ouvrières pondeuses. Les ouvrières de Melipona favosa, qui produisent des mâles en abondance dans les colonies sans reine, sont aussi capables de pondre des oeufs reproducteurs en présence d'une reine (Van Buren et Sommeijer, 1987). Ces oeufs donnent également des mâles.

En 1983, Sommeijer (et al., 1984) a formulé l'hypothèse d'une production saisonnière des mâles par les ouvrières pondeuses. Ce phénomène serait lié à l'affaiblissement de la dominance et du contrôle physiologique des reines dans des colonies qui ne cessent de s'accroître en saison favorable.

Mots clés: abeille sans dard, Melipona beecheii, production de mâles, régulation sociale, ouvrière pondeuse.

INTRODUCTION

The presence of egg-laying workers in eusocial insects is of great importance for an evolutionary approach of social behaviour in insects. Because this feature is clearly developped in *Melipona beecheii*, we made researches into the egg-laying behaviour of workers in this stingless bee.

Because males are born from unfertilized (haploid) eggs, it is possible that they are sons of queens or exclusively (or mainly) sons of egg-laying workers. After it was found that they produce plenty of males in queenless colonies, workers of *Melipona favosa* also appeared to be able to produce male-born reproductive eggs in presence of the queen (Van Buren & Sommeijer, 1987).

In1983 Sommeijer (et al., 1984) has formulated a hypothesis that supposes a production of males by egg-laying workers depending on the season. According to this hypothesis this would be connected with the diminishing reproductive dominance and physiological control of queens in nests that increase in size when the season is favourable. Workers of suchs nests would be able to produce reproductive eggs because of incomplete "suppression" of ovary activation in these workers, e.g. by pheromones, by the queen.

To test this hypothesis we investigated the production of males in *Melipona beecheii*, both in Costa Rica and in Utrecht (The Netherlands) on one hand, and a possibly seasonal presence of males in natural nests on the other hand.

MATERIAL AND METHODS

In the period from March until May 1989, observations were made in Costa Rica on four colonies of *Melipona beecheii.* Shortly after sampling, the colonies were put in small wooden observation hives (plywood 30(l)*15(w)*10(h)cm) covered with a glass plate, in a dark room. The hives were connected with the outside through the wall, by a plastic transparent tube (ø 20mm, length~25 cm). With the use of red light, observations in the nests could be made without disturbance. During a period of 21 days spread over 6 weeks, the egg-laying was studied. The Provisioning and Oviposition Process (POP) was observed 54 times in three of the four nests. All colonies studied in Costa Rica were regularly checked on the presence of adult males. Because of the slight morphological differences with workers, the males were marked individually. Two large colonies, A and B, contained each more than 1500 individuals. The two small colonies, C and D, contained less than 500 individuals. In two ways the presence of males in the nests was measured. Firstly by sampling the broodcombs on male pupae, and secondly by estimating the number of adult males in the nests.

The results found in Costa Rica were compared with those measured in July in Utrecht on a colony of *Melipona beecheii* kept there since January 1989. These bees were kept in similar observation hives as used in Costa Rica, in a constantly darkened room, without any possibility to fly out. They

were fed daily with a pollen mixture (prepared after Camargo, 1976) and syrup. Brood samples were taken from combs with pupae, from eggs layed in July.

RESULTS

Before we give the results of our observations concerning the production and presence of males, we shall mention some general aspects of the colony size and the provisioning and oviposition process.

1. Colony size and oviposition rate

The size and the daily oviposition are important indicators for the condition of a colony and are therefore important for the interpretation of the results. These data are presented in *table 1.* The table shows that the large colonies that were used contained on the average equal numbers of adult bees.

Colony	Size	Average daily oviposition	Observation period (days)
A	>1500	15.8	30
B	>1500	14.6	23
C	< 500	7.8	36
D	< 250	8.4	27
Utrecht	>1500	13.8	23

Table 1*: - Size and oviposition rate, for the free-flight colonies in Costa Rica and the colony kept in captivity in Utrecht.*
Tableau 1: - *Taille et taux de ponte dans les colonies en liberté de Costa Rica et la colonie en captivité d'Utrecht.*

2. Observations on the presence of males

At the end of the dry season in Costa Rica, in the period March-May, observations on the egg-laying behaviour were made. Special attention was given to the laying of eggs by workers during the POP. The average duration of the POP, measured from the first food discharge by a worker untill the egg-laying of the queen was 12.6 ± 4.9 min. During the POP the appearance of egg-laying by workers in the cell before the oviposition of the queen is very common (Michener, 1974; Sakagami, 1982). During the 54 times a POP was observed, the queen always produced the reproductive eggs. Immediately after the oviposition of the queen a worker closed the cell. We were able to follow the POP 43 times from the beginning. For 31 of the 43 occasions in which measurement was possible, workers laid one or more of these trofic eggs.In all cases the queen devoured these trofic eggs (Sommeijer, 1984). The laying of reproductive eggs by workers has not been observed in this particular period.

Figure 1 shows the results of the worker-laid eggs, for three different colonies (A, B and C).

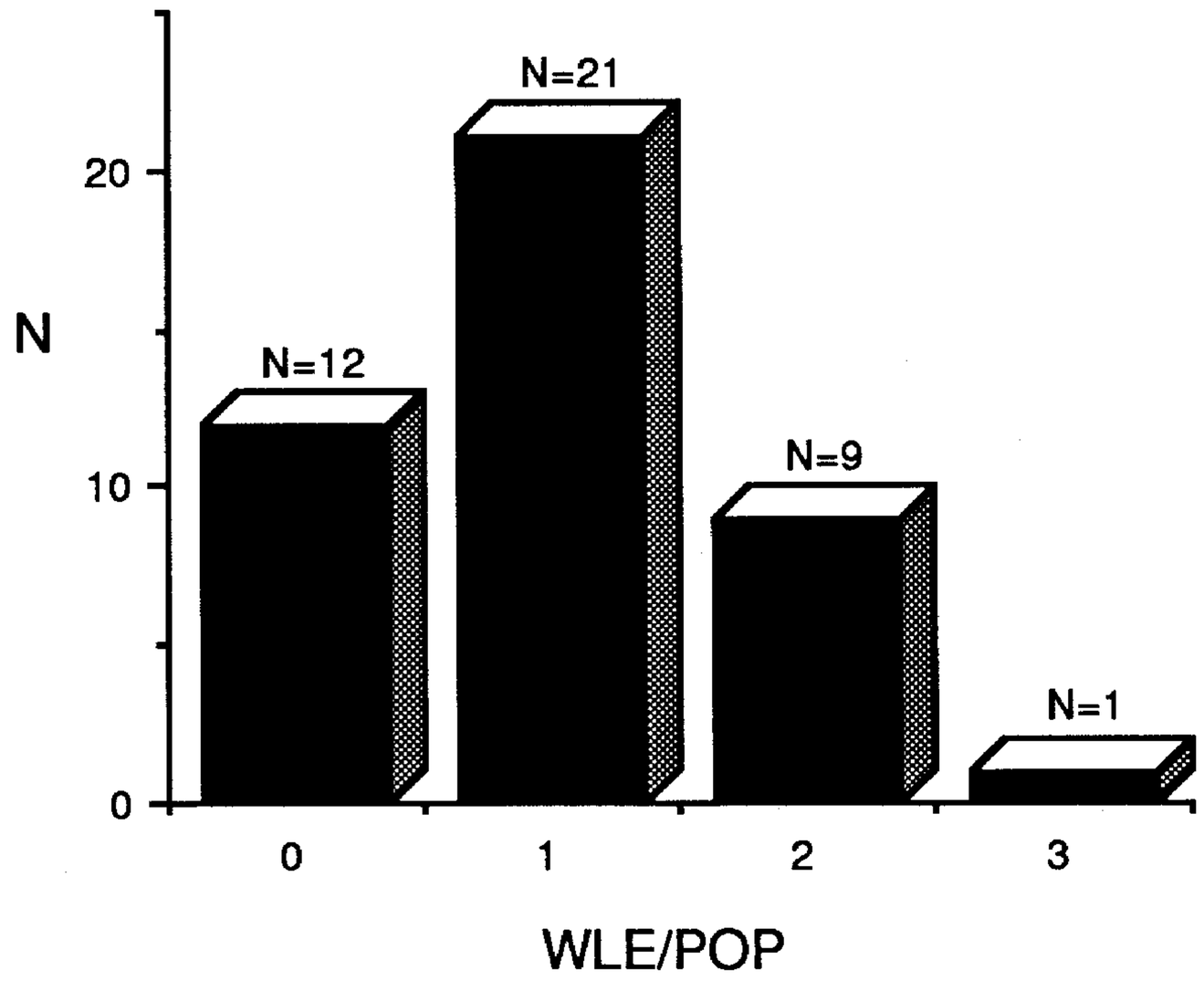


Fig. 1: - *Number (N) of worker-laid eggs (WLE) per POP.*
Fig. 1: - *Nombre (N) d' oeufs issus d' ouvrières pondeuses (WLE) par POP.*

To estimate the presence of males in the nests, samples of broodcombs with pupae were taken from two nests. Concerning the stage of development of the pupae, the combs must have been produced in January and February 1989. Because of the fact that the development of brood takes about 45 days (unpublished information Sommeijer), and the short period in which we observed the egg laying, this was 42 days, it was not possible to check brood of the period March-May for the presence of male pupae. For this reason it is not known whether the queen or the workers produced this brood. The percentage of male pupae in the brood appeared to be relatively high, about 33%. In Utrecht we compared these results with a broodsample collected in September. So this brood was produced in July 1989 *(table 2).* We also looked for the presence of young queens in the brood. In three occasions it was not possible to determine the sex of a pupa.

Colony	Workers	Males	Queens	?	Sample size
A Costa Rica	35(56.5)	20 (32.3)	5 (8.1)	2	62
B Costa Rica	41(59.4)	23 (33.3)	5 (7.2)	0	69
Utrecht	72(92.3)	0	5 (6.4)	1	78

Table 2: -*Sampling for the presence of pupae of workers, males and queens: absolute and relative ( ) numbers.*

Tableau 2: -*Présence de nymphes de mâles, d' ouvrières et de reines: nombre et pourcentage ( ).*

All colonies in Costa Rica were regulary examined on the presence of adult males. Males found were marked individually to facilitate recognition in the nest. In two small colonies (<500 bees) no adult males were found. In the two large colonies A and B few males were found *(table 3)*.

Colony	Workers	Males	Sample size
A Costa Rica	92 (94.8)	5 (5.2)	97
B Costa Rica	55 (92.7)	4 (7.3)	59
Utrecht	50 (100)	0	50

Table 3: -*Sampling for the presence of adult males: absolute and relative ( ) numbers.*

Tableau 3: -*Présence de mâles adultes: nombre et pourcentage ( ).*

The Utrecht colony, examined on males in September, did not contain any male. The young born males, observed in Costa Rica during this period, were mostly killed by workers shortly after their emergence from the broodcells. From the nine marked males, three were killed on the first day after their emergence, four the second day, one the third day and the last one on the fifth day. They were seen on the centrally constructed broodcombs only occasionally. The males mostly stayed in or between the surrounding food storage pots, showing a similar behaviour as queens of some stingless bee species (Sakagami, 1982). They hide between or in empty food storage pots to escape from worker aggression.

DISCUSSION

At the end of the dry season the average daily oviposition is high, the colonies are large, and the food storage pots are filled with pollen and honey. According to the theory that males might be produced by workers in the most favourable season, because of the expected queen's decrease in dominance due to the size of the colony, this was to be expected during this observation period. Indeed adult males were found in the two large colonies during this period, and even a much higher percentage of males in the brood. Small colonies did not contain any males. Van Buren and Sommeijer (1988) assume that in *Melipona trinitatis* the age of a queen can be of importance for her reproductive success. So the size of a colony as well as the age of the queen can also be factors influencing the production of males. Of the two small colonies at least one had a young queen. This colony was split off in January 1989.

The large colony in Utrecht that did not contain males in the months July and August, might be an indication that the production of males is not constant during the whole year. This means that beside the size of a colony and the age of a queen, seasonal factors can also be of importance for the production of males.The results show that the number of male pupae in the brood is not a reflection of the number of adult males present in the nest. We estimated a high mortality of males in the first few days after emergence from the brood.

On account of these results it is not yet possible to establish who exactly produced the males. Apparently a great number of males are already being produced before the ending of the dry season. More research, concerning a longer period, will be necessary to test the hypothesis of a season bound production of males by either workers or the queen.

If we compare the production of young queens in the two observed periods, January and February in Costa Rica, and July and August in Utrecht, it is strikingly constant.

ACKNOWLEDGEMENT.- We are grateful to Dr. R. Dormond for his co-operation and assistance in collecting the bee colonies in Costa Rica. We thank Lic. R.-M. Ruiz for the hospitality at the UNA (Universidad Nacional Heredia) during our stay in Costa Rica. We wish to thank Dr.C. Plateaux-Quénu for the valuable comments on the manuscript and for writing the French summary.
The observations in Costa Rica were possible through support by the Uyttenboogaart-Eliasen Foundation for the promotion of entomology.

REFERENCES

BUREN VAN, N.W.M ., SOMMEIJER M.J.,1987. - Competition and aggression among laying workers of *Melipona favosa F. Proc. Europ. Entomol. Congr. 1986.,* Amsterdam, 326.

BUREN VAN, N.W.M., SOMMEIJER M.J., 1988. - Etude des facteurs déterminants pour la dominance reproductive de la reine de *Melipona trinitatis. Actes Coll. Insectes Sociaux, 4,* 285 -290.

CAMARGO C.A. de. , 1976. - Dieta semi-artificial para abelhas de subfamilia Meliponinœ (Hymen., Apidae).*Ciencia e Cultura, 28,* 430 - 431.

MICHENER C.D., 1974. - *The social behaviour of the bees. A comparative study.* Harvard Univ. Press, Cambridge Mass., 404 p.

SAKAGAMI Sh. F., 1982. -*Stingless bees. In: Social Insects 3.* (H.R. Hermann, ed.). New York: Academic Press, 361 - 423.

SOMMEIJER M.J., 1984. - Distribution of labour among workers of *M. favosa F.:* Age-polyethism and worker oviposition. *Insectes Sociaux 31 (2):* 171 - 184.

SOMMEIJER M.J., HOUTEKAMER J.L., BOS W., 1984. - Cell construction and egg-laying in *Trigona nigra paupera* with a note on the adaptive significance of oviposition behaviour of stingless bees. *Insectes Sociaux 31(2):* 199-217.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 6: 261-265 (1990)

ETUDE CHIMIQUE DE LA RECONNAISSANCE INTERINDIVIDUELLE CHEZ *MYRMICA RUBRA* ET *MANICA RUBIDA* (FORMICIDAE, MYRMICINAE) ELEVEES EN COLONIES MIXTES ARTIFICIELLES.

VIENNE C.*, BAGNERES A.G., LANGE C.*** et ERRARD C.***

** Lab. d'Ethologie et Sociobiologie, Univ. Paris XIII, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse.*
*** Lab. d'Evolution, 105 Bd. Raspail, 75006 Paris.*
**** Lab. de chimie organique structurale, CNRS UA 455, Univ. Pierre et Marie Curie, 75005 Paris.*

Résumé: L'étude chimique (G.C., G.C-M.S) de *Myrmica rubra* et de *Manica rubida* élevées en colonies mixtes artificielles avec une reine de l'une ou l'autre des espèces, montre que chaque espèce modifie sa signature chimique composée en partie d'hydrocarbures.

Les mixtures cuticulaires des deux espèces sont composées principalement de n alcanes (21 à 31 carbones) et de monométhyl alcanes centraux et terminaux (15, 13, 11, 9, 7, 5 et 3), ainsi que de rares diméthyl alcanes; et pour *Myrmica rubra* de deux monoènes en faible quantité (25 et 27 carbones). Les deux signatures chimiques se ressemblent qualitativement mais diffèrent quantitativement.

En sociétés mixtes, une nouvelle signature apparaît présentant des modifications, différentes selon le type de colonie mixte.

Mots-clés: Hymenoptera- Formicidae- reconnaissance- colonies mixtes artificielles- hydrocarbures cuticulaires

Summary: Chemical study of interindividual recognition in *Myrmica rubra* and *Manica rubida* (Formicidae, Myrmicinae) reared in artificial mixed colonies.

The chemical investigation (G.C., G.C-M.S.) of *Myrmica rubra* and *Manica rubida* raised in artificial mixed colonies with queens of one or the other of the two species, revealed that each species modifies its chemical signature consisting partly of hydrocarbons.

The cuticular mixture of the two species consist primarily of n-alkanes (21 to 31 carbons) and of central and terminal monomethyl-alkanes (15, 13, 11, 9, 7, 5 and 3), as well as some dimethyl-alkanes and a few rare trimethyl-alkanes; and of two low-quantity monoenes (25 and 27 carbons) for *Myrmica rubra*. The signatures of the two species are qualitatively similar but differ in proportion.

A new signature appears in mixed colonies, including some modifications which vary according to the type of mixed colony.

Key-words: Hymenoptera- Formicidae- recognition- artificial mixed colonies- cuticular hydrocarbons

Introduction

Les sociétés d'insectes et notamment celles de fourmis sont caractérisées par leur fermeture, ce qui implique la faculté de discriminer les individus étrangers des congénères.

Ce processus de reconnaissance est (en partie tout du moins) basé sur la présence d' hydrocarbures au niveau de l'épicuticule des individus (substances contribuant à la formation de l'"odeur" de la société).

Nous avons abordé le problème de la reconnaissance interindividuelle par le biais du modèle des colonies mixtes artificielles avec des espèces ne pratiquant pas naturellement ce type d'association.

La particularité par rapport aux travaux précédents est la présence d'une reine à l'intérieur des colonies afin de voir son rôle éventuel dans les phénomènes de reconnaissance interspécifique.

Comme Errard et Jaisson (1984) ont démontré que la probabilité d'obtenir de telles sociétés est d'autant plus grande que les individus sont plus jeunes et appartiennent à des espèces plus proches phylétiquement, nous avons utilisé deux espèces de Myrmicinae, *Manica rubida* et *Myrmica rubra* que l'on associe dès le stade larvaire.

Matériel et Méthode

Manica rubida a été récolté dans les Alpes françaises et présente un faible degré de polygynie, tandis que *Myrmica rubra* provient de la région de Tours et possède un très fort degré de polygynie.

Des larves des deux espèces (en nombre égal) sont données en adoption à des reines isolées. Nous obtenons ainsi deux types de sociétés mixtes contenant des ouvrières des deux espèces et une reine de l'une ou l'autre des espèces.

Sur ces colonies expérimentales, ainsi que des colonies témoins homospécifiques, nous avons réalisé une étude chimique grâce à la chromatographie en phase gazeuse qui permet d'analyser les hydrocarbures cuticulaires des fourmis. Cette technique a été couplée à la spectrométrie de masse afin d'identifier les substances composant les spectres des deux espèces. Pour l'analyse quantitative, les résultats présentés ont été obtenus à partir de 5 individus de chaque type.

Résultats et conclusion

I. Analyse qualitative: (figure 1)

Au total, il existe donc 11 hydrocarbures communs (7 n alcanes et 4 monométhyl alcanes) sur 26 chez *Manica* (soit 42%) et sur 33 chez *Myrmica* (33%).

Chez les *Manica* de colonies mixtes apparaissent des hydrocarbures *Myrmica*: 9 avec les seules ouvrières, et 11 avec la reine *Myrmica* en plus. Les ouvrières *Myrmica* de ces colonies présentent également des hydrocarbures étrangers: 7 avec les seules ouvrières *Manica* et 8 en présence des ouvrières et de la reine étrangère.

COMPOSANTS	MANICA	MYRMICA	COMPOSANTS	MANICA	MYRMICA
n alcanes			11Me-C27	18	17
nC21	1	-	9Me-C27	18	18
nC22	2	-	7Me-C27	19	19
nC23	3	-	5Me-C27	20	20
nC24	7	4	3Me-C27	21	21
nC25	9	6	13Me-C28	-	23
nC26	14	12	11Me-C28	-	23
nC27	17	16	15Me-C29	-	25
nC28	23	22	13Me-C29	-	26
nC29	26	24	11Me-C29	-	26
			9Me-C29	-	27
monométhyl alcanes			7Me-C29	-	28
			5Me-C29	-	29
11Me-C21	-	1	3Me-C29	-	30
9Me-C21	-	1	15Me-C30	-	31
7Me-C21	-	1	13Me-C30	-	31
11Me-C23	4	3	15Me-C31	-	32
9Me-C23	4	3	13Me-C31	-	32
7Me-C23	-	3	7Me-C31	-	33
5Me-C23	5	-	5Me-C31	-	33
3Me-C23	6	-			
11Me-C24	8	-	diméthyl alcanes		
9Me-C24	8	-	x,ydiMe-C23	-	11
13Me-C25	-	7	5,17diMe-C27	22	-
11Me-C25	10	8	x,ydiMe-C28	24	-
9Me-C25	10	9	8,12diMe-C28	25	-
5Me-C25	11	-			
3Me-C25	12	10	monoènes		
13Me-C26	16	13	x-C25:1	-	5
11Me-C26	16	-	x-C27:1	-	15
9Me-C26	16	-			
5Me-C26	T	14	non-identifiés		
3Me-C26	T	-	X	13	-
13Me-C27	-	17	X	15	-

Figure 1: Identification des hydrocarbures cuticulaires des 2 espèces (CG.SM)

Identification of cuticular hydrocarbons of the two species (GC.MS)

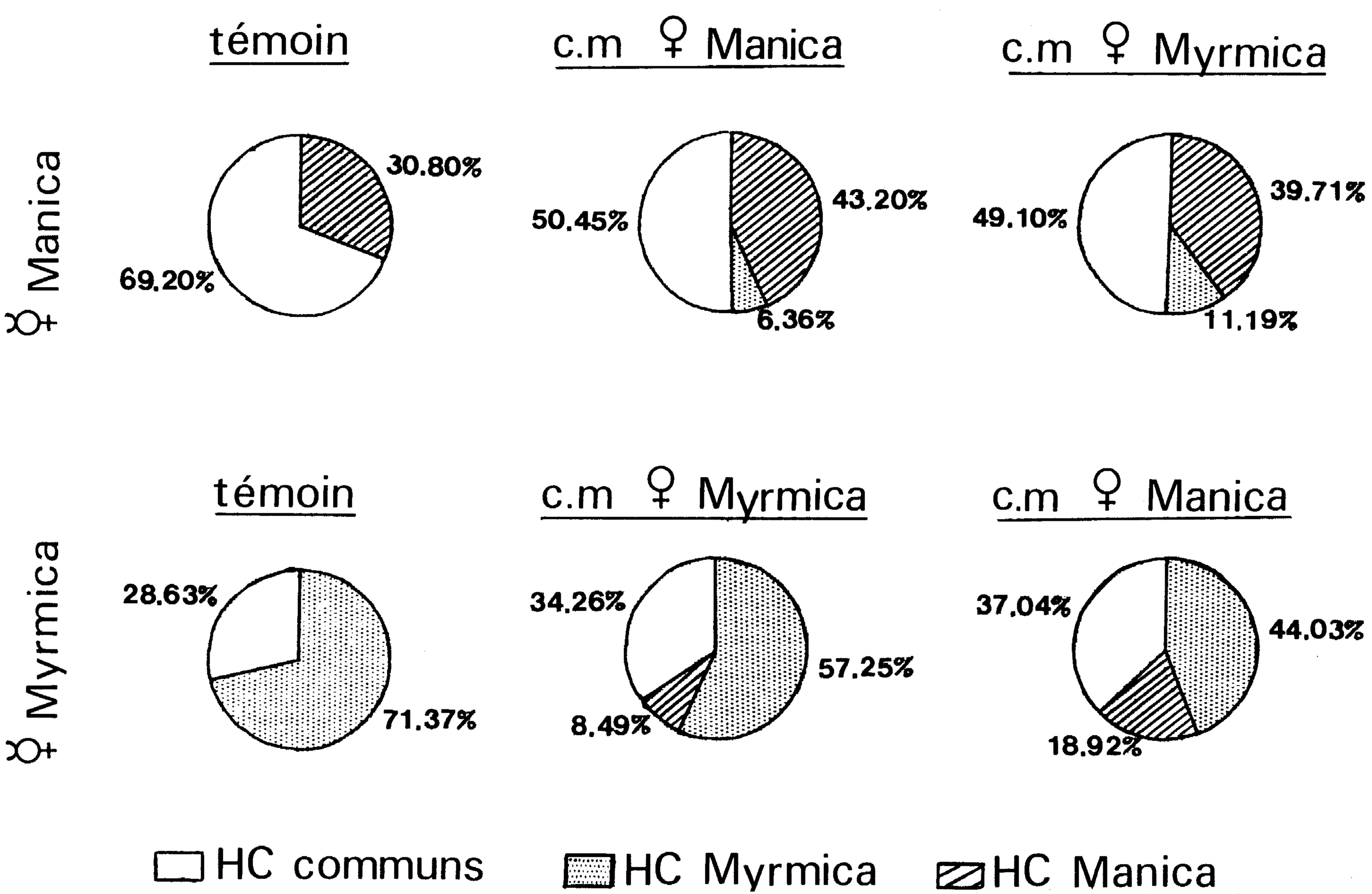


Figure 2: Comparaison des proportions relatives des hydrocarbures (HC) spécifiques selon l'environnement social. (c.m : colonie mixte)

Comparison of relative proportions of specific hydrocarbons (HC) according to the social environment. (c.m : mixed colony)

I. Analyse quantitative: (figure 2)

Pour les *Manica* témoins, les hydrocarbures communs représentent 69.20% du spectre cuticulaire contre 28.63% chez les individus témoins *Myrmica*. Quantitativement, les *Myrmica* ont donc une plus grande spécificité.

En présence d'une reine *Myrmica*, les ouvrières *Manica* ont tendance à acquérir plus d'hydrocarbures spécifiques *Myrmica* :11.19% contre 6.36% en la seule présence étrangère des ouvrières *Myrmica*. La reine *Manica* apporte davantage de ses hydrocarbures aux ouvrières *Myrmica* : 18.92% au lieu de 8,49% dans la colonie mixte à reine *Myrmica*.

Nous constatons donc dans les colonies mixtes:

1) L'apparition d'hydrocarbures étrangers chez les ouvrières

2) a. La présence de la reine favorise l'apparition de ses hydrocarbures spécifiques chez les ouvrières étrangères.

b. L'influence de la reine *Manica* est supérieure à celle de la reine *Myrmica*.

3) Une plus grande plasticité chimique chez *Myrmica* qui modifie son spectre cuticulaire plus profondément.

Ces résultats sont corrélés avec ceux de l'étude éthologique qui concluaient à une plasticité comportementale plus importante chez *Myrmica* et une plus grande tolérance face aux étrangers (Vienne et Errard, 1989).

Ces différences entre les deux espèces pourraient trouver leur explication dans le degré de polygynie. Plus une espèce serait polygyne, plus elle serait plastique dans son comportement, ouverte aux individus étrangers (Hölldobler et Wilson, 1977) et semble-t'il au vu de cette dernière étude, plus elle serait plastique dans sa signature chimique (Vienne et al., soumis).

Références

ERRARD C., JAISSON P., 1984. - Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis. *Folia Entomol. Mexicana*, **61**, 135-146.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1977. - The number of queens: an important trait in the ant evolution. *Naturwissenschaften*, **64**, 8-15.

VIENNE C., ERRARD C., 1989. - Etude comportementale de la reconnaissance coloniale chez les fourmis en colonies mixtes. Actes coll. Insectes Soc., **5**, 275-283.

VIENNE C., ERRARD C. et LENOIR A. (soumis). - Behavioural plasticity and polygyny in two species of ants: *Manica rubida* and *Myrmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae).