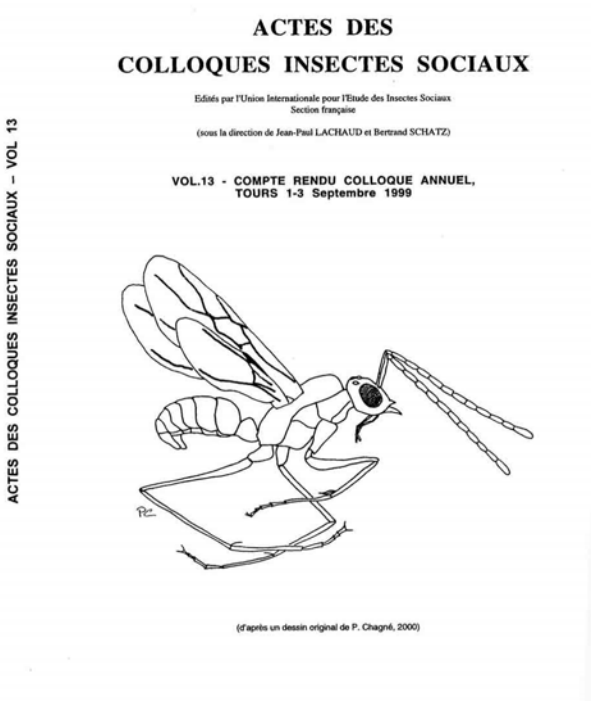


ACTES DES COLLOQUE INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux, Section Française
(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Bertrand SCHATZ)

Volume 13 (2000) - COMPTE RENDU DU COLLOQUE ANNUEL, Tours 1-3 septembre 1999

ISSN - n° 0256-0076
ISBN - n° 2-905272-12-0
Dépôt Légal : 2ème trimestre 2000
Composé et imprimé à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

TABLE DES MATIÈRES

1. Les modes de communication des araignées. The forms of communication in spiders.
Marie Trabalon p. 1

2. Conflits entre reines et stratégies reproductrices chez la fourmi hôte *Plagiolepis pygmaea* Latr. et son parasite social *Plagiolepis xene* St. Queen-queen conflicts and reproductive strategies in the ant *Plagiolepis pygmaea* Latr. and its workerless social parasite *Plagiolepis xene* St.
Luc Passera & Serge Aron p. 13

3. Fourragement chez *Gigantiops destructor* (Fabricius) (Formicidae : Formicinae). Foraging in *Gigantiops destructor* (Fabricius) (Formicidae: Formicinae).
Philippe Chagné, Guy Beugnon & Alain Dejean p. 21

4. Rôle de l'apprentissage dans la recherche alimentaire chez *Blattella germanica* (L.). Role of learning during food searching in *Blatella germanica* (L.).
Virginie Durier & Colette Rivault p. 27

5. Variabilité du comportement de butinage de l'abeille domestique *(Apis mellifera)* sur des mutants de colza *(Brassica napus oleifera).* Conséquence pour la pollinisation. Variability in the behaviour of honeybees *(Apis mellifera)* foraging on developmental mutants of oilseed rape *(Brassica napus oleifera).* Incidence on pollination.

Jacqueline Pierre & Michel Renard p. 35

6. Classification non supervisée par une population de fourmis artificielles. Unsupervised clustering by a population of artificial ants.
Nicolas Monmarché, Gilles Venturini & Mohamed Slimane p. 43

7. Utilisation du vecteur d'intégration du trajet dans l'apprentissage de route chez une fourmi. The use of path integration to guide route learning in ants.
Bertrand Schatz, Stéphane Chameron, Guy Beugnon & Thomas S. Collett p. 53

8. Dégâts causés par les termites sur les bâtiments dans la région de Dakar au Sénégal. Termite damages to buildings in Dakar region (Senegal).
Sun Heat Han p. 61

9. Caractérisation de la myrmécofaune de la litière de la forêt atlantique du sud de Bahia - Brésil. Characterization of the leaf litter ant fauna of the Atlantic rain forest of southern Bahia - Brazil.
Sofia Campiolo & Jacques H.C. Delabie p. 65

10. Étude comparative de la saturatil-Iunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent.
on des communautés de fourmis de litière sous latitudes tropicale et tempérée. Comparative study of the saturation of litter ants communities in tropical and temperate latitudes.
Jacques H.C. Delabie, Sofia Campiolo & Dominique Fresneau p. 71

11. Stratégie de chasse d'une espèce de fourmi généraliste proposée comme auxiliaire de lutte biologique. l-Iunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent.
Martin Kenne, Bertrand Schatz & Alain Dejean p. 77

12. Apprentissage de l'orientation visuelle au cours du fourragement chez *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith) (Hymenoptera : Formicidae). Learning of visual cues for orientation during foraging in *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera: Formicidae).
Jeen-Luc Mercier, C. Delalande & F. Bonin p. 83

13. Rôle du champignon symbiotique dans le métabolisme digestif de deux espèces de fourmis champignonnistes. Rote of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of two species of fungus-growing ants.
Patrizia D'Ettorre, Philippe Mora, V. Dibangou & Christine Errard p. 89

14. Performances d'apprentissage olfactif chez l'abeille : variations en fonction de l'âge des ouvrières et étude comparative des réponses des reines et des mâles. Olfactory learning in the honey bee: changes with ageing in workers' performances, and comparative study of queens and drones responses.
David Laloi, Marie Gallois & Min Hà Pham-Delègue p. 95

15.
Effets de doses sublétales de pesticides sur le comportement de l'abeille domestique

Apis mellifera L. Effect of sublethal doses of pesticides on the honey bee behaviour.
Alex Decourtye, M. Le Metayer, M. Renou & Min Hà Pham-Delègue p. 105

16. Une guêpe sociale associée à la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). A social wasp associated with the arboricolous ant *Dolichoderies bidens* (Dolichoderinae).
Bruno Corbara, Alain Dejean & Jérôme Orivel p. 115

17. Premières observations sur les conséquences de l'invasion de *Wasmannia auropunctata* 1863 (Roger) sur les prédateurs supérieurs dans les écosystèmes néo-calédoniens. Spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* 1863 (Roger) as a threat to top predators in New Caledonian ecosystems: first evidences.
Hervé Jourdan, Ross Sadlier & Aaron Bauer p. 121

18. L'attaque des arbres fruitiers par les termites dans les vergers de Saint-Louis et de Thiès (Sénégal). Termite damages of fruit-trees in Saint-Louis and Thiès regi (Senegal).
Abdoulaye Baïla Ndiaye & Sun Heat Han p. 127

19. Quelques remarques morphologiques et histologiques sur un individu rarement observé en France : la femelle physogastre des reproducteurs primaires de *Reticulitermes lucifugus grassei* Clément (Isoptera, Rhinotermitidae). Some morphological and histological remarks concerning a rarely observed individual in France: the physogastric female of the primary reproductives of *Reticulitermes lucifugus grassei* Clément (Isoptera, Rhinotermitidae).
Florent Vieau p. 133

20. L'odeur du nid chez *Myrmica rubra* (Formicidae). Nest odour in *Myrmica rubra* (Formicidae).
Marie-Claire Cammaerts-Tricot p. 139

21. Caractérisation moléculaire du gène *abdominal* A chez une Myrmicinae : *Myrmica rubra*. Molecular characterisation of an *abdominal A* ortholog in *Myrmica rubra.*
Hélène Niculita H. & Éric Petrochilo p. 145

22. Spécificité de la relation entre le papillon myrmécophile *Maculinea alcon* (Lepidoptera : Lycaenidae) et les fourmis du genre *Myrmica* (Hymenoptera : Formicidae) en Sarthe (France) : résultats préliminaires. Relationship specificity between the myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) and *Myrmica* ants (Hymenoptera: Formicidae) in Sarthe (France): preliminary results.
Alain Rojo de la Paz p. 151

23. Tentative d'apprentissage spatio-temporel chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). Attempt of spatio-temporal Iearning in the ant

Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae).
Bretarnd Schatz, Jean-Paul Lachaud & Guy Beugnon p. 157

24. Influence d'une expérience alimentaire sur le comportement de prédation de *Myrmica laevinodis* (Hym.: Formicidae) envers *Acrolepiopsis assectella* (Lepidoptera : Hyponomeutoidea). Influence of food experience on predatory behaviour of *Myrmica laevinodis* (Hym.: Formicidae) towards *Acrolepiopsis assectella* (Lep.: Hyponomeutoidea).
Guy Le Roux, Anne-Marie Le Roux, Jean-Marc Amé & Eric Thibout p. 163

25. Vers un robot modélisant la perception visuelle des fourmis. Towards a robot that models visual perception of ants.
L. Françoise, Nicolas Monmarché & Gilles Venturini p. 169

AUTHORS INDEX p. 173
INDEX DES MOTS-CLES p. 175
KEY WORDS INDEX p. 181
ACKNOWLEDGMENTS p. 187

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 1-11 (2000)

LES MODES DE COMMUNICATION DES ARAIGNEES

Marie TRABALON

Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement, URA-CNRS 1293, Faculté des Sciences, Université Henri Poincaré, 54 306 Vandoeuvre-Les-Nancy.
e-mail : trabalon@scbiol.u-nancy.fr

Résumé : Parmi les mécanismes qui concourent à assurer les régulations sociales figurent au premier chef les modes de communication. Cependant, ces modes de communication ne sont pas limités aux sociétés et ils interviennent dans les relations entre individus d'une même population d'espèces solitaires. De nombreuses situations exigent un ajustement des activités de deux ou plusieurs individus par l'intermédiaire d'un échange ou communication : le partage de l'espace vital, la vie grégaire des jeunes, les comportement sexuel, parental et social.
Les travaux récents sur les Araignées montrent la diversité, la plasticité et la complexité de leurs systèmes de communication. Ces travaux ont mis en évidence des mécanismes voisins des autres Arthropodes, mais ils soulignent également l'originalité des Araignées. Celles-ci utilisent des signaux visuels, vibratoires, tactiles et chimiques. La plupart des résultats concernent les interactions sexuelles, mais quelques observations suggèrent que les modalités de communication sont les mêmes dans les relations parentales et sociales, y compris les interactions responsables de la répartition des individus dans un biotope.

Mots clés : *Araignées, communication, vibratoire, tacto-chimique, comportement.*

Summary : The forms of communication in spiders. Among the mechanisms going to ensure social regulations, the forms of communication appear in the first place. However, these forms are not limitated to societies and occur in relations between individuals of a same population of solitary species. Numerous situations require an adjustement of the activities of two or more individuals by means of an exchange or communication : sharing of vital space, gregarious life, sexual, parental and social behaviour.
Recent works on spiders have shown the diversity, plasticity and complexity of their communication systems. These works have revealed mechanisms resembling those of other Arthropods, but they also emphasize the originality of spiders. These use visual, vibratory, tactile and chemical signals. The greater part of the results concern sexual interactions, although some observations suggest that the modes of communications are the same in parental and social relations, including the interactions responsible for the repartition of individuals in the biotope.

Key words : *Spiders, communication, , vibratory, chemical, behaviour.*

INTRODUCTION

Les araignées offrent une gamme étendue d'organisations sociales, différant par la complexité des interactions entre congénères ainsi que par leur durée. Cette gamme va des espèces solitaires, où les interactions entre les individus sont limitées au comportement reproducteur, jusqu'aux espèces sociales où un nombre important d'individus de tout âge coexistent au sein de sociétés permanentes. Entre ces deux extrêmes, on rencontre des formes intermédiaires d'organisation chez lesquelles la vie sociale est limitée à une période plus ou moins longue de la vie juvénile (extension temporelle du groupement mère-jeune, espèces subsociales), ou bien ne se manifeste que dans certaines conditions écologiques (agrégation d'individus adultes favorisée par l'abondance des ressources alimentaires, espèces parasociales).

Toutes les espèces sociales permanentes (environ 12 genres) appartiennent au groupe des araignées fileuses. Selon Shear (1970), cette aptitude à construire et à exploiter des structures soyeuses semble jouer un rôle dans l'émergence de ces sociétés. Effectivement, en construisant ces structures soyeuses, les araignées modifient leur environnement. Le réseau soyeux élaboré correspond à un système apte à la transmission d'informations sensorielles (informations vibratoires et chimiques) élargissant ainsi le champ perceptif des individus et susceptible d'assurer un lien entre les individus puisque les araignées ne quittent jamais leur environnement soyeux et ne capturent que les proies qui tombent dans leur piège. Ainsi, *Stegodyphus sarasinorum* peut réunir 500 à 900 individus dans la toile tissée en commun avec une soie si visqueuse que les plus gros insectes ne peuvent en sortir, bien qu'ils soient généralement plus grands que les araignées. Dès qu'une proie est prise, une horde d'araignées se précipite, l'encercle, la tue et la porte dans le nid pour s'en nourrir. Il n'y a jamais morsure entre les araignées.Quels sont les mécanismes responsables de cette distinction entre congénère et proie ?

On peut penser que parmi les mécanismes qui assurent les régulations sociales figurent au premier chef les modes de communication. Ces dernières années, les concepts de la communication développés chez les Insectes ont favorisé les travaux sur les araignées, montrant la diversité, la plasticité et la complexité de leurs moyens de communication. Elles utilisent des signaux visuels, sonores ou vibratoires, tactiles et chimiques, mais elles exploitent également les fils de soie qu'elles sécrétent en tant que moyen de communication, soit comme vecteur de signaux vibratoires, soit en y associant des phéromones.

Nous allons étudier ces différents modes de communication.

Communication visuelle

Seules certaines espèces d'araignées comme les Salticides et les Lycosides (Jackson, 1977) utilisent la communication visuelle dans les relations intraspécifiques. Ces espèces ont un mode de vie solitaire. Les mâles des araignées sauteuses (*Salticidae*) sont parés de poils bariolés aux splendides nuances qui forment des franges et des

motifs contrastés. Ces araignées ont d'énormes yeux : deux paires pointées vers l'avant et deux autres regardant de côté (Figure 1). Leurs yeux latéraux (c, b), dont le très grand angle visuel (130° et 60° respectivement) englobe presque tout l'environnement, permettent de percevoir et de localiser les mouvements. C'est seulement après qu'elles pivotent et fixent leurs yeux frontaux (a) sur le stimulus. Les yeux frontaux évoquent une caméra dotée d'un téléobjectif. Leur lentille a un très long foyer et la rétine leur confère une acuité visuelle trois fois plus grande que celle de l'œil composé des insectes. Cette supériorité est associée à un petit angle de vision (10°), compensé par la mobilité de la rétine et de la partie antérieure du corps. L'araignée utilise ces yeux pour identifier les objets dont elle fixe l'image dans la partie centrale de la rétine avant de « l'effacer » en bougeant la rétine. On sait que les Salticides reconnaissent les formes (étude à l'aide de leurres) mais restent insensibles aux rayonnements infrarouges ; de nuit ces animaux ne peuvent pas voir.

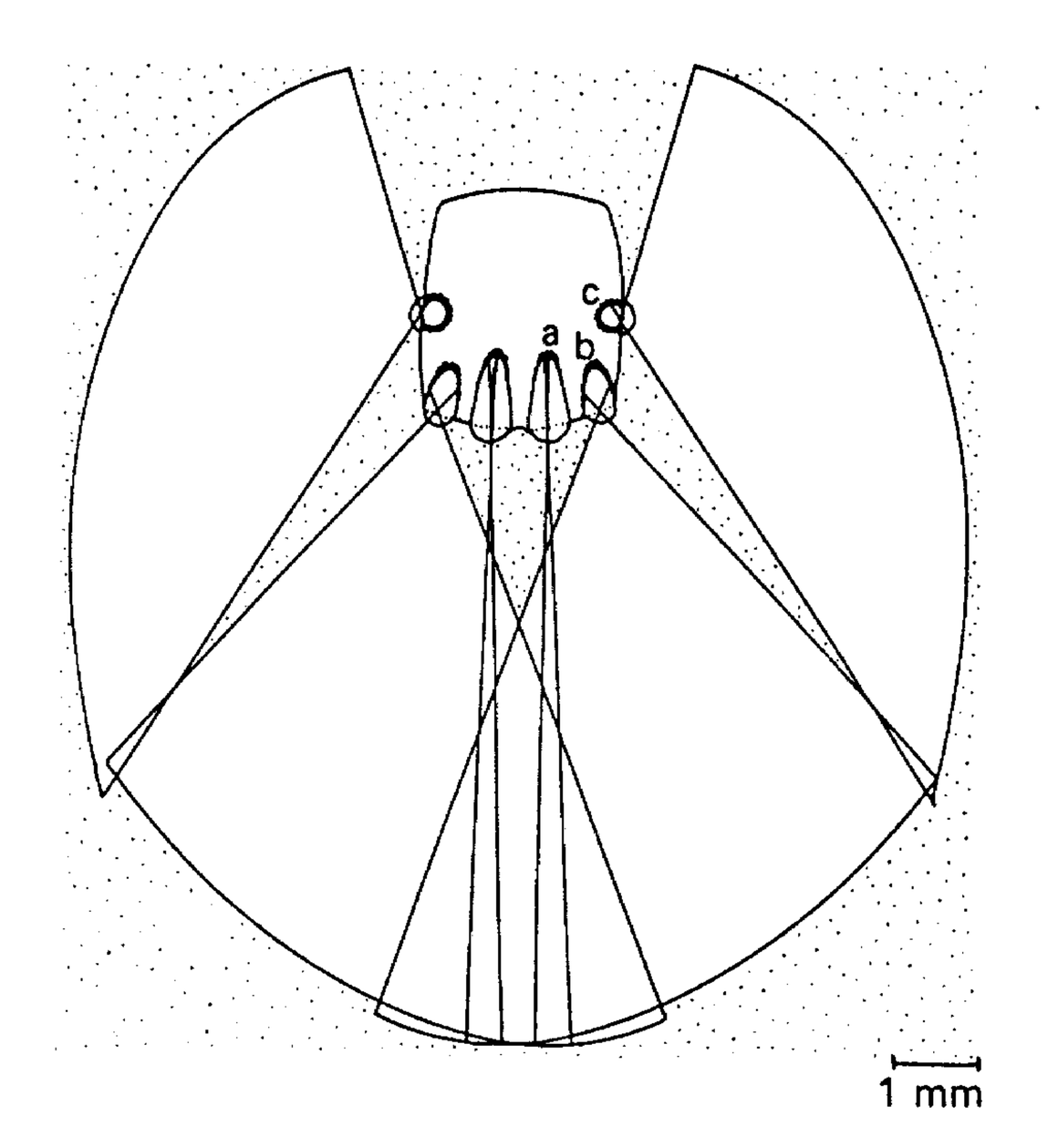


Figure 1 : Section horizontale du prosoma d'une araignée sauteuse. Les angles de vision des différents yeux sont représentés : (a) = 10°, (b) = 60° and (c) = 130°.

Figure 1 : Horizontal section of the prosoma of a jumping spider. Visual angles of the various eyes are indicated : (a) = 10°, (b) = 60° and (c) = 130°.

Pour les araignées tisseuses, la vision est beaucoup moins développée et donc intervient très peu. Beaucoup d'Araignées (comme les Lycoses et les Agélènes) sont sensibles à la polarisation de la lumière et s'orientent d'après celle-ci grâce à leurs yeux médians seulement. Il est quand même intéressant de noter que, chez nombre d'espèces, le mâle arbore des motifs colorés alors qu'il n'existe aucune forme de communication visuelle. Ce phénomène semble indiquer que ce mode de communication à disparu avec l'évolution des espèces, et n'est pas liée à la socialisation des espèces.

Communication acoustique - vibratoire

La plupart des araignées voient mal ; aussi elles s'expriment par des « sons ». C'est peut-être le seul taxon, les insectes mis à part, qui ait un évantail de moyens de communication acoustico-vibratoire aussi vaste. Les phénomènes vibratoires peuvent être transmis en milieu liquide, gazeux ou solide et les araignées utilisent à des degrés divers ces différents canaux de transmission.

Actuellement, nous connaissons deux méthodes de production sonore (Uetz & Stratton, 1982; Barth, 1982) :
- **à l'aide d'organes stridulants**. Ces organes sont de formes très variées et se situent en divers endroits du corps, là où il peut y avoir frottement de deux pièces chitineuses. Ces organes peuvent être présents chez les femelles mais on les rencontre surtout chez les mâles de nombreuses espèces. Une araignée peut émettre des sons en frottant soit son abdomen contre son céphalothorax; soit un appendice contre un autre (patte contre patte, pédipalpe contre patte, chélicère contre pédipalpe ou chélicère contre chélicère), soit un appendice contre son abdomen.

Par exemple *Saitis michaelseni* (Salticide) est capable de produire un son d'une intensité comparable aux crécelles du grillon. Cette araignée porte deux « râpes » sur la surface postérieure du céphalothorax, alors que la face opposée de son abdomen possède de petits poils à la base en forme de bulbe; ce dispositif ne se rencontre que chez les mâles, qui s'en servent en frottant les poils abdominaux contre les « râpes » de leur céphalothorax. Le mâle ne se sert de cette communication qu'après avoir trouvé une femelle. Au cours de la parade, qui se déroule au sol sur un tapis de feuilles sèches, le mâle commence par adresser des signaux visuels à la femelle qu'il trouve toujours dissimulée sous une feuille. Le mâle agite sa première paire de pattes dont les extrémités sont blanches, de bas en haut. Il repasse ensuite sur la feuille et vient se placer exactement au-dessus de la femelle avant d'émettre des sons rapides à intervalles réguliers de quelques secondes. Cette première phase est suivie d'une deuxième, composée de sons plus longs et plus espacés. Lors de cette phase, il repasse sous la feuille et combine deux sons, l'un frotté et l'autre frappé, ainsi que des signaux visuels avant d'entreprendre le premier contact physique préliminaire à l'accouplement.

- **à l'aide de percussion** d'un substrat en tapotant de son pédipalpe ou de son abdomen la surface sur laquelle elle se tient. Selon la résonance du substrat, en particulier lorsqu'il s'agit de feuilles sèches, des tambourinages avec les pédipalpes, des coups d'abdomen peuvent être audibles. Ce type d'émission sonore est signalé surtout pour les espèces qui ne font pas de toile comme les *Pisauridae*, *Salticidae* et *Lycosidae*. Ainsi, le mâle de *Lycosa gulosa* produit des sons en frappant rapidement le sol de ses pédipalpes. Ces «sons » sont perçus par la femelle grâce aux vibrations transmises par le sol.
Lorsque le mâle de *Cupiennius salei* (*Ctenidae*), araignée vagabonde nocturne qui vit dans les bananiers et les agaves (Rovner et Barth, 1981), perçoit un substrat (fils de soie) de femelle adulte, il tambourine des palpes et oscille de l'abdomen, ce qui produit des vibrations transmises par la plante et auxquelles la femelle répond, même si elle se trouve sur une feuille différente (Figure 2). Il s'établit alors une communication vibratoire entre mâle et femelle, cette dernière répondant pendant les silences de son partenaire. Le mâle descend le long du pétiole de sa feuille, reste un moment au point de

convergence des feuilles sur le tronc, tâte les différents pétioles avant de monter sur la feuille supportant la femelle.

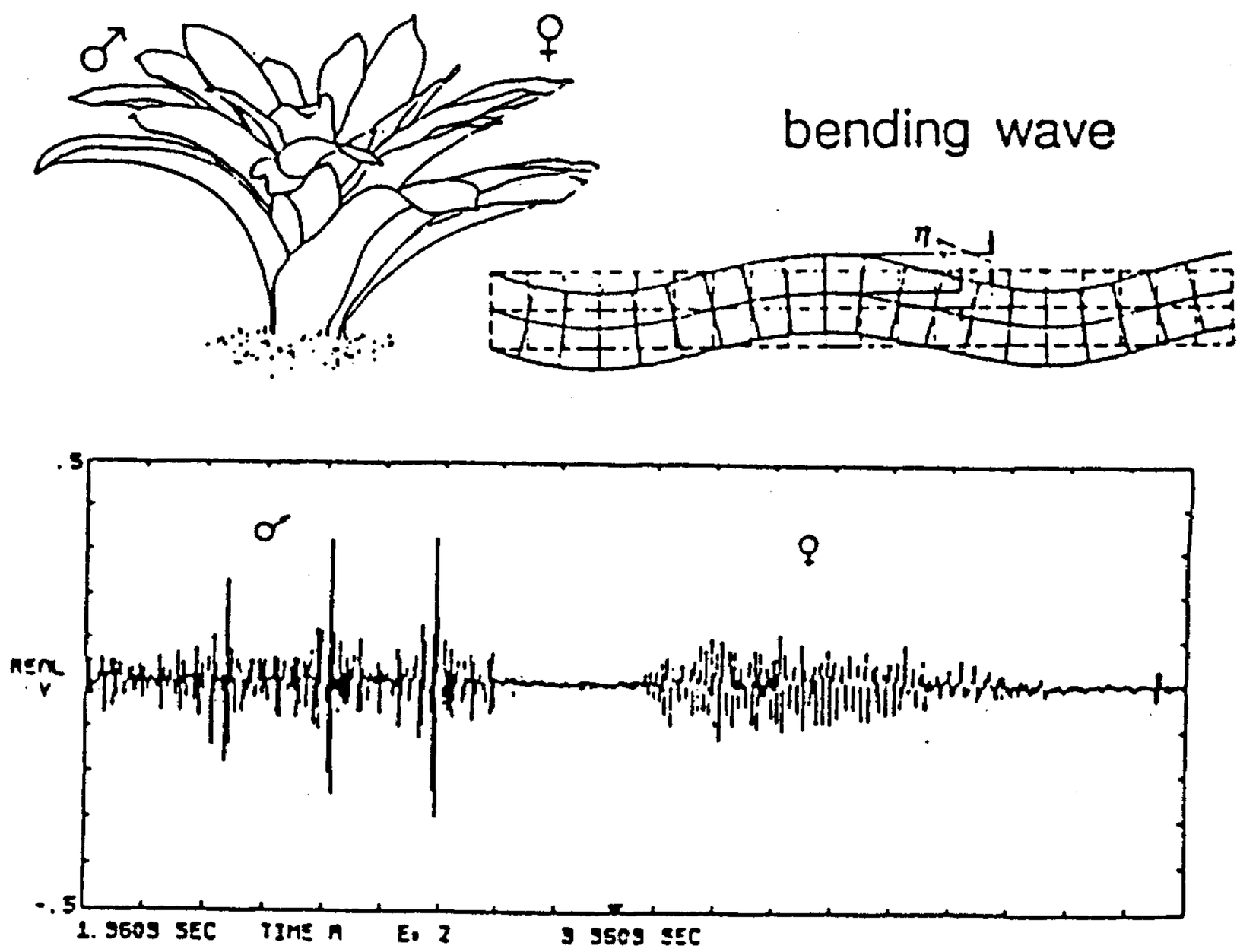


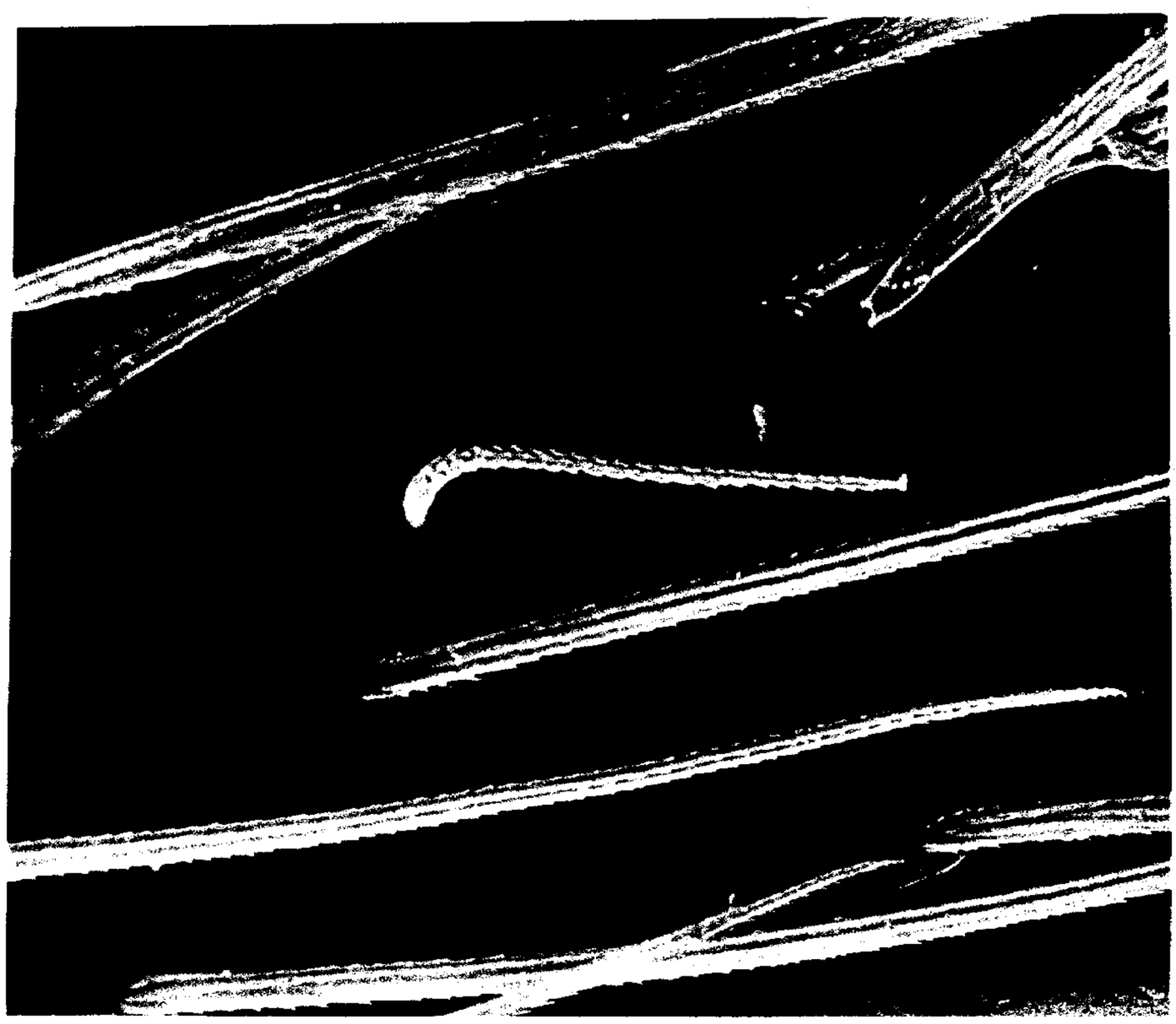
Figure 2 : Communication vibratoire lors du comportement sexuel chez Cupiennius salei (d'après Rovner et Barth, 1981)
Figure 2 : Vibratory communication during sexual behaviour in Cupiennius salei (Rovner and Barth, 1981).

Il est important de remarquer que la production de sons chez les araignées inclus toujours une composante vibratoire au niveau du substrat, aussi bien lorsqu'il s'agit de stridulation, que de percussion. Ce type de communication à distance peut-être qualifié de tactile car dans la majorité des cas les vibrations sont véhiculées par la soie déposée par les individus. Ainsi, les araignées fileuses sont capables de différencier divers ébranlements affectant leur construction soyeuse. Les vibrations engendrées par une proie (entre 5 et 500 Hz) suscitent le comportement prédateur alors que celles dues à l'arrivée d'un congénère (entre 4 et 200 Hz) sont à l'origine de comportements agonistiques ou sexuels (Leborgne, 1986; Schmitt et al., 1993, 1994, Pourié et Trabalon, 1999). Cette communication est aussi utilisée dans les relations mère-jeunes. Ainsi, presque toutes les araignées déposent leurs œufs dans des cocons qu'elles surveillent ou, comme les araignées-loups (*Lycosidae*), qu'elles transportent partout avec elles. La femelle sait que l'éclosion est proche en percevant les vibrations à l'intérieur du cocon. Elle l'ouvre alors et les jeunes lui sautent sur l'abdomen où ils s'accrochent à des poils spéciaux. Quand elle reste immobile, les jeunes peuvent se laisser glisser au sol, explorer les alentours ou boire. Ils restent cependant attachés aux poils de l'abdomen maternel par des fils de soie. Si un danger menace, la mère tire sur ces fils en raidissant ses poils, signifiant ainsi à ses jeunes qu'ils doivent se rassembler rapidement. Par

ailleurs, l'excitation d'autres poils de l'abdomen par les jeunes inhibe le cannibalisme pendant la période où elle les porte.

Les araignées n'ont pas d'organe purement auditif comme les Insectes. Deux types d'organes ont incontestablement un rôle dans la perception des phénomènes vibratoires. Les araignées perçoivent les sons aériens avec leurs trichobothries et les vibrations diffuses par des fentes sensorielles disséminées en grand nombre sur tout le corps.

Les trichobothries (figure 3) sont constituées d'un poil très fin inséré par une articulation souple dans une cupule, perpendiculairement à l'axe des pattes, sur leur surface supérieure. Elles réagissent essentiellement à des déplacements d'air de basses fréquences, produits à courte distance. Les cellules réceptrices déchargent, quand le poil est déplacé ; ces décharges dépendent de la vitesse angulaire et de la direction des déplacements. Les vibrations de l'air perçues par les trichobothries jouent un rôle dans la détection et la localisation des proies. La perception de tels phénomènes aériens permet aux araignées tisseuses de sélectionner des sites favorables pour la construction de la toile. En effet, il semble à partir d'observation sur le terrain, que certaines espèces sont capables de percevoir les vibrations aériennes produites par les Insectes en vol, et ainsi, de mesurer la densité en proies potentielles du milieu.



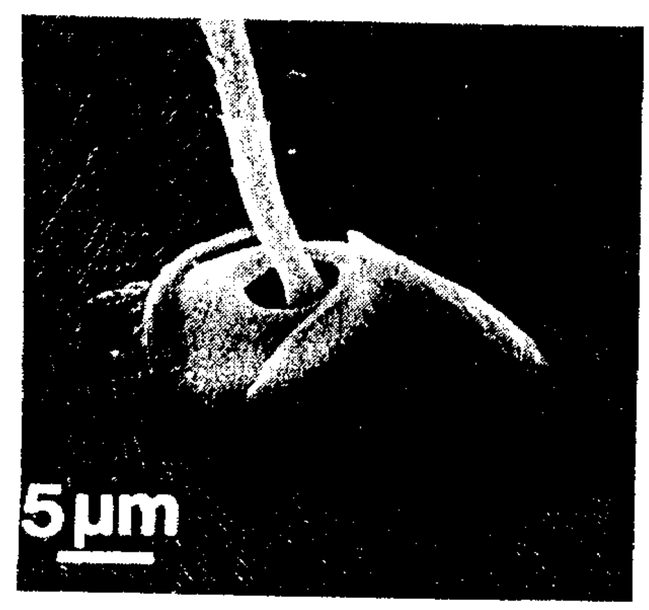


Figure 3 : vue microscopique des trichobotries de Tegenaria atrica.
Figure 3 : microscopic view of trichobothrium of Tegenaria atrica.

Les organes en fente (figure 4), comme leur nom l'indique, se présentent sous la forme de fente correspondant à un amincissement de la cuticule. Selon qu'ils sont isolés ou groupés, ils sont appelés organes en fente simple ou organes lyriformes. Ils sont répartis sur tout le corps et les appendices. Certains organes fonctionnent comme des jauges de contrainte, ils peuvent avoir un rôle proprioceptif. Par contre les organes du

métatarse sont sensibles aux phénomènes vibratoires transmis par les milieux solides ou gazeux (air). La sensibilité des différentes fentes des organes lyriformes est proportionnelle à leur longueur. Une augmentation d'amplitude de la stimulation entraîne une augmentation de la fréquence des décharges des neurones et un recrutement de fentes. Ceci rend ces organes particulièrement aptes à mesurer les variations d'intensité d'un stimulus. Par contre, ils ne semblent pas permettre la discrimination des fréquences.

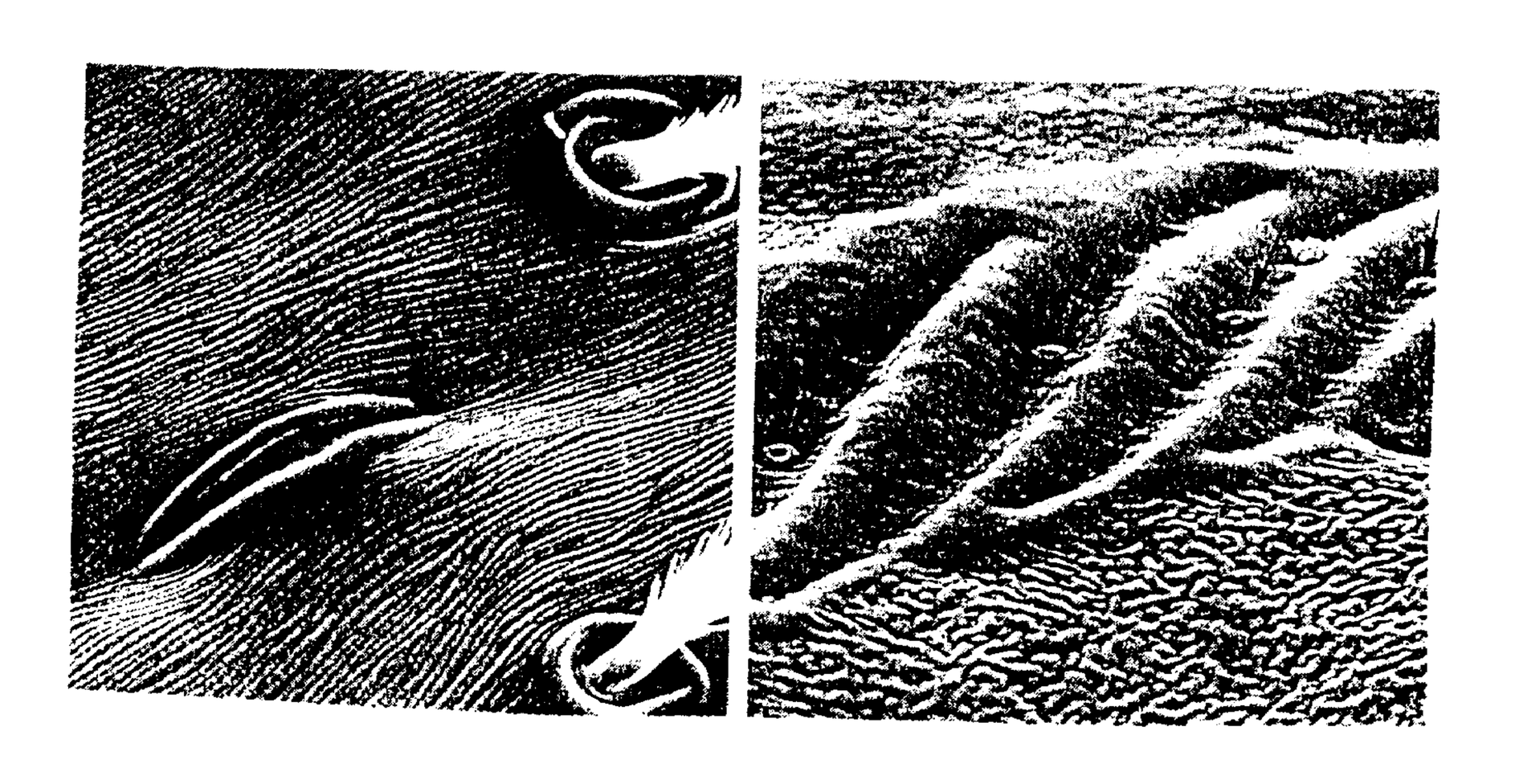


Figure 4 : vue microscopique des organes lyriformes de Cupiennus salei (Barth, 1982).
Figure 4 : microscopic view of lyriform sensilla of Cupiennus salei (Barth, 1982).

L'ensemble des observations comportementales montre que la communication vibratoire est souvent associée à la communication tacto-chimique.

Communication tacto-chimique

De nombreuses observations éthologiques montrent que des substances chimiques ou phéromones interviennent dans la communication intra-spécifique chez les araignées au même titre que chez les autres Arthropodes. Cette communication chimique à distance ou olfactive est surtout connue dans le cadre du rapprochement des sexes. De nombreux travaux éthologiques montrent que les araignées produisent des phéromones volatiles, des phéromones de contact déposées sur la soie et sur la cuticule. L'étude chimique de ces phéromones est encore très fragmentaire, elle ne concerne pour l'instant que les phéromones sexuelles et l'étude des substances chimiques de contact vient de commencer. Elle a débuté, comme pour les insectes, sur l'étude des lipides présents sur la soie et la cuticule des individus.

En ce qui concerne les **phéromones volatiles liées à la soie**, les travaux réalisés pour l'instant concernent des espèces solitaires comme les Linyphides et des

Agelenides. Les femelles Linyphides, en particulier *Linyphia triangularis,* construisent des toiles horizontales. Sur le bord de la nappe, elles déposent des bornes chimiques lorsqu'elles sont en période de réceptivité sexuelle. Lorsqu'un mâle arrive, il découpe et détruit la toile de la femelle pendant environ 15 mn et ce n'est qu'après qu'il fait sa cour. Le comportement sexuel finit 5 heures après. La femelle reconstruit alors sa toile mais ne dépose plus de bornes olfactives. Schulz & Toft (1993) ont montré que le comportement de destruction de la toile par le mâle est provoqué par la présence de trois composés chimiques : l'acide (R)-3-hydroxybutyrique, l'acide (R)-3-(R)-3-hydroxybutyryloxyl-butyrique et le diméthylester d'acide citrique. La destruction de la toile permet de réduire la concentration de ces produits et donc réduit la chance de faire découvrir la femelle par d'autres mâles. Il y a ainsi diminution de la compétition intraspécifique. Ces mêmes produits ont été détectés chez d'autres espèces de Linyphides (Schulz, 1997).

La **communication tacto-chimique**, observée lors des interactions sexuelle, parentale et agonistique, est réalisée chez les araignées au moyen de deux types de substrat : les fils de soie et la cuticule.

Ainsi les observations comportementales montrent que le mâle de *Tegenaria atrica* (Prouvost et al., 1999) développe un comportement distinct lorsqu'il est en présence d'une femelle réceptive et de sa toile ou en présence d'une femelle non réceptive et de sa toile. Ce comportement est principalement composé d'une augmentation de la fréquence et de la durée des vibrations de la toile à l'aide du tambourinement avec les pédipalpes. Les femelles réceptives se différencient des non-réceptives au niveau de 6 composés chimiques présents à la fois sur la toile et la cuticule : l'acide hexadecanoique, l'acide octadecadienoique, l'acide octadecenoique, le palmitate de méthyle, l'octadecanoate de méthyle et le *n*-tricosane. Il semble probable que ces produits soient utilisés par le mâle comme phéromones de contact pour la reconnaissance sexuelle.

L'observation de la vie grégaire avec tolérance mutuelle (mère-jeunes et jeunes-jeunes) constitue actuellement une base de travail pour rechercher les facteurs capables d'inciter les jeunes à rester groupés et à se tolérer jusqu'à l'âge adulte. Une étude récente sur l'évolution du comportement de tolérance des femelles de *Tegenaria atrica* vis-à-vis de leurs jeunes montre que le passage de la vie grégaire à la vie solitaire est accompagné par un changement du comportement agonistique mais aussi des profils chimiques cuticulaires (Trabalon et al., 1996). L'apparition du cannibalisme entre les jeunes et de leur dispersion hors de la toile maternelle coïncide avec l'apparition de 3 alcanes (du *n*-heneicosane, du 3-méthylpentacosane et du 14-+12-+10-méthyltriacontane) et des changements dans la synthèse/libération de trois composés : le *n*-heptadecane, le méthyltetradecanoate et le *n*-octadecane (Pourié et Trabalon, 1999).

Des tests biologiques sont maintenant nécessaires pour déterminer l'effet comportemental de chacun de ces composés chimiques de contact trouvés à la fois sur la toile et la cuticule des individus.

Il n'existe pas pour l'instant de donnée précise sur les **phéromones sociales** des araignées. Dans une étude comportementale et chimique sur des araignées sociales *Anelosimus eximius*, Pasquet et al. (1997) observent des différences quantitatives chimiques entre les individus issus de colonies différentes. Ces différences ne sont liées ni à la distribution géographique, ni à l'absence de fermeture de groupe, ni à la compétition entre les colonies. Ces auteurs suggèrent que les différences observées sont liées à la fois à des variations génétiques et à celle de facteurs écologiques. Les composés chimiques cuticulaires identifiés sur *Anelosimus eximius* sont des

hydrocarbures, des acides gras, des méthylesters et en particulier des propylesters à très longue chaîne carbonée (Bagnères et al., 1997 ; Figure 5).

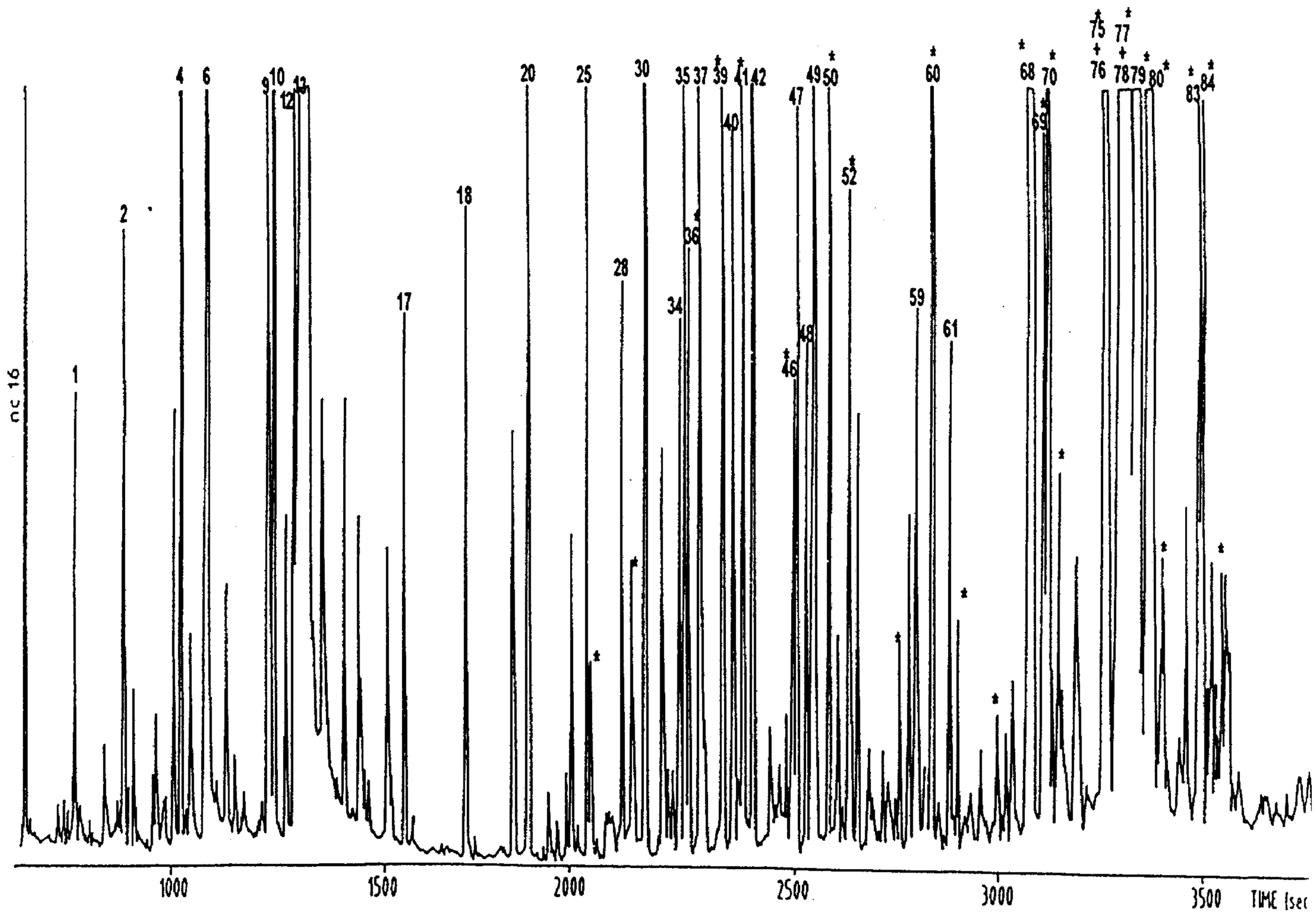


Figure 5 : Analyse chromatographique de l'extrait total pentanique de femelles Anelosimus eximius (indique les propylesters).*

Figure 5 : Capillary gas chromatogram (GC) of the total pentane extract from Anelosimus eximius (indicate propyl esters)*

La soie des araignées provenant de milieu naturel contient de nombreux composés différents : des lipides, des composés provenant des plantes, des composés provenant des proies et des composés volatiles provenant de l'environnement (Schulz, 1997). Si la reconnaissance intraspécifique est basées sur le pattern d'hydrocarbures, la pollution inévitable du pattern va provoquer des erreurs car certains composés vont être augmentés. Cette erreur doit être réduite avec des composés spécifiques aux araignées. Il semble raisonnable actuellement de penser que les méthylesters et les propylesters sont utilisés pour la reconnaissance intra-spécifique chez les araignées sociales. Les tests biologiques sont en cours de réalisation.

La bibliographie concernant la localisation des émetteurs phéromonaux ne met pas en évidence un site précis d'émission. Les phéromones déposées sur un substrat ou la soie sont issues soit du même canal sécréteur que celui de la soie, soit de glandes

cuticulaires. Des études histologiques ont mis en évidence chez certaines espèces quatre catégories de glandes situées autour des organes génitaux des femelles. Il est possible qu'il existe aussi une glande tibiale susceptible d'émettre une phéromone aphrodisiaque. Mais aucune preuve pour l'instant.

Les organes de perception des phéromones sont des sensilles chémorécepteurs localisés en particulier au niveau des pièces buccales, des pattes (prétarses en particulier) et des pédipalpes. On distingue deux types de sensilles : les olfactifs et les gustatifs (figure 6). Les olfactifs sont des récepteurs de contact situés dans la partie distale des appendices. Ces sensilles sont courbes et présentent une perforation cuticulaire ou "wall pores". Les gustatifs ont un pore terminal et sont sensibles aux sels et aux acides aminés. Ces sensilles chez *Tegenaria atrica* (*Agelenidae*) sont capables de coder cinq niveaux de concentration s'étalant de 0,01 à 1 mole (Vallet et al., 1998). Ces sensilles sont fonctionnels dès la sortie du cocon et leur nombre augmente au cours des mues successives.

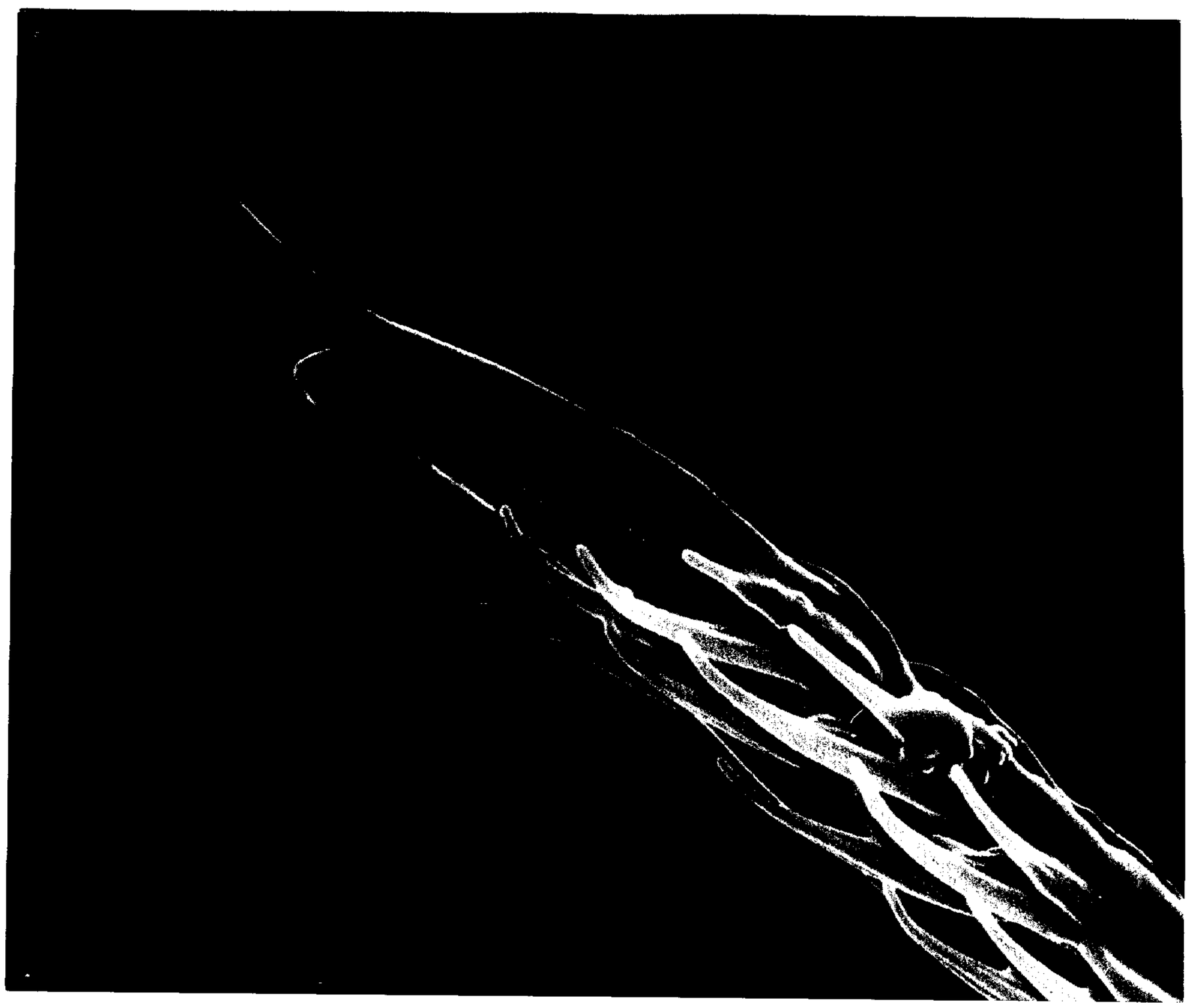


Figure 6 : vue microscopique d'un sensille chémorécepteur de Tegenaria atrica.
Figure 6 : microscopic view of chemoreceptor sensilla of Tegenaria atrica.

REFERENCES

Bagnères, A.G., Trabalon, M., Blomquist, G. and S. Schulz, 1997. Waxes of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae) : Abundance of novel n-propyl esters of long-chain methyl-branched fatty acids. *Ach. Insect Biochem. and Physiol. 36*: 295-314.

Barth F.G., 1982. Spiders and vibratory signals : sensory reception and behavioral significance. In *Spider Communication : Mechanisms and Ecological Significance*, (Witt P.N. and J.S. Rovner J.S. Eds.), Princeton University Press, Princeton New Jersey, pp 80-122.

Jackson R.R., 1977. Courtship versatility in the jumping spider, *Phidippus johnsoni* (Araneae: salticidae). *Anim. Behav. 25*: 953-957

Leborgne R., 1986. Le rapprochement des sexes chez *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae) : Etude des phénomènes vibratoires transmis par la toile lors de la rencontre des partenaires. *Biol. Behav. 11*: 205-216.

Pasquet A., Trabalon M., Bagnères A.G. and R. Leborgne, 1997. Does group closure exist in the social spider: *Anelosimus eximius* ? Behavioral and chemical approch. *Ins. Soc. 44*: 1-11.

Pourié G. and M. Trabalon, 1999. Agonistic behaviour of female *Tegenaria atrica* in the presence of different aged spiderlings. *Physiol. Entomol. 24*: 143-149.

Prouvost O, Trabalon M., Papke M. and S. Schulz, 1999. Contact sex signals on web and cuticule of *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). *Arch. Insect Biochem. and Physiol. 40*: 194-202.

Rovner J.S. and F.G.Barth, 1991. Vibratory communication through living plants by a tropical wandering spider. *Science. 214*: 464-466.

Schmitt A., Friedel T. and F.G.Barth, 1993. Importance of pause between spider courtship vibrations and general problems using synthetic stimuli in behavioural studies. *J. Comp. Physiol. A. 172*: 707-714.

Schmitt A., Schuster M and F.G.Barth, 1994. Vibratory communication in a wandering spider, *Cupiennus getazi*: female and male preferences for features of the conspecific male's releaser. *Anim. Behav. 48*: 1155-1171.

Schulz S. and S. Toft, 1993. Identification of sex pheromone from a spider. *Science. 260*: 1635-1637.

Schulz S., 1997. The chemistry of spider toxins and spider silk. *Angew. Chem. Int. Edit. 36*: 314-326.

Shear W.A. 1970. The evolution of social phenomena in spiders. *Bull. British Arachnol. Soc.* 1: 65-76.

Trabalon M., Bagnères A.G., Hartmann N. and A. M. Vallet, 1996. Changes in cuticular compounds composition during the gregarious period and after dispersal of the young in *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). *Insect Biochem. Mol. Biol. 26*: 77-84.

Uetz G.W. and G.E. Stratton, 1982. Acoustic communication and reproductive isolation in spiders. In *Spider Communication : Mechanisms and Ecological Significance*, (Witt P.N. and J.S. Rovner Eds.), Princeton University Press, Princeton New Jersey, 123-161 pp.

Vallet A., Marion-Poll F. and M. Trabalon, 1998. Perliminary electrophysiological study of the contact chemoreceptors in a spider. *C. R. Acad. Sci. 321*: 463-469.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 13-19 (2000)

CONFLITS ENTRE REINES ET STRATÉGIES REPRODUCTRICES CHEZ LA FOURMI HÔTE *PLAGIOLEPIS PYGMAEA* LATR. ET SON PARASITE SOCIAL *PLAGIOLEPIS XENE* ST.

Luc PASSERA[1] & Serge ARON[2]

[1] *Laboratoire d'Éthologie & Psychologie Animale, UMR CNRS 5550, Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex (France)*
[2] *Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Université Libre de Bruxelles, 50 Avenue F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles (Belgique)*

Résumé: *Plagiolepis pygmaea* est une espèce polygyne et polycalique parfois parasitée par la fourmi sans ouvrières *Plagiolepis xene*. Au laboratoire, les élevages de nids parasités produisent très peu d'ouvrières hôtes alors que dans la nature, la présence du parasite ne semble avoir aucune conséquence démographique sur les ouvrières *P. pygmaea*. Le but du travail est d'expliquer cette contradiction. Nous avons montré que :

1. Dans les élevages mixtes de laboratoire, il n'y a presque pas d'œufs de la reine hôte *P. pygmaea*.
2. Cette rareté des œufs de la fourmi hôte est due à l'oophagie exercée par les reines parasites. Elle n'est pas due à une action inhibitrice des reines parasites sur l'ovogenèse de l'hôte.
3. Dans la nature, l'oophagie est évitée par une modification de la distribution spatiale des reines de *P. pygmaea* dans les chambres du nid : les reines hôtes évitent de résider dans les chambres à forte concentration en reines *P. xene*.

Mots-clés: *Parasitisme social, oophagie*

Abstract: Queen-queen conflicts and reproductive strategies in the ant *Plagiolepis pygmaea* Latr. and its workerless social parasite *Plagiolepis xene* St.

The ant *Plagiolepis pygmaea* forms polygynous (several queens) and polycalic (several nests) colonies that may be parasitized by the workerless social parasite *Plagiolepis xene*. Under laboratory conditions, parasitized colonies produced only a few host workers. Such a demographic change due to the presence of *P. xene* seems not to occur under natural conditions. The aim of this study was to explain this contradiction. Investigations have shown that:

1. Very few eggs of *P. pygmaea* are found in laboratory parasitized colonies.
2. The scarcity of *P. pygmaea* eggs does not result from an inhibition of host queens oogenesis by the parasite, but is due to oophagy exhibited by the parasitic queens.
3. In the field, oophagy is avoided by a change in the spatial distribution of the host queens in the nests : the queens of *P. pygmaea* avoid inhabiting the rooms containing *P. xene* queens.

Key words: *Social parasitism, oophagy*

INTRODUCTION

Le parasitisme social compte parmi les phénomènes les plus intrigants de la myrmécologie. Lorsqu'il est permanent, il est habituellement qualifiée d'inquilisme (Wilson, 1971). Sa forme extrême est marquée par la disparition des ouvrières, le

parasite n'étant plus alors représenté que par ses sexués mâles et femelles. De tels parasites sont donc sous la dépendance totale de l'hôte, leurs larves étant soignées par les ouvrières d'accueil. Il n'est donc pas surprenant de constater que la majorité des espèces qui pratiquent l'inquilisme maintiennent en vie la ou les reines de l'espèce hôte. Ce comportement semble adaptatif car il permet la production en permanence d'ouvrières hôtes qui exercent leurs fonctions de nourrices au profit des larves du parasite. C'est le cas de *Plagiolepis xene*, une espèce parasite sans ouvrières de l'espèce polygyne et polycalique *Plagiolepis pygmaea* (Kutter, 1952 ; Le Masne, 1956 ; Passera, 1964, 1969). Pourtant, des observations anciennes révèlent que dans des élevages parasités de laboratoire, alors que les reines *P. pygmaea* sont respectées, la production d'ouvrières *pygmaea* est fortement freinée (Passera, 1972). Un tel comportement semble aberrant car il aboutit à terme à affaiblir la société hôte et donc l'élevage du parasite. Néanmoins, des observations empiriques pratiquées sur le terrain ne semblent pas conforter la réalité de la diminution du nombre des ouvrières de l'hôte (Passera, non publié). Il semble donc que dans les conditions naturelles, il existe un mécanisme qui permet à la fourmi hôte de continuer à produire des ouvrières.

Le but du présent travail est (i) d'obtenir des données chiffrées montrant que dans des conditions naturelles les colonies parasitées ne sont pas affectées dans leur production d'ouvrières, (ii) de déterminer au laboratoire la manière dont le parasite réduit les populations des ouvrières de l'hôte et (iii) d'étudier le processus par lequel l'hôte échappe à cette diminution de ses ouvrières dans les conditions naturelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Biologie sommaire de *Plagiolepis xene*. Comme son hôte, *P. xene* est une espèce fortement polygyne ; les sociétés parasitées peuvent héberger plus de 100 reines parasites (Passera, 1969). Les reines de *P. xene* sont ailées mais les mâles sont aptères ce qui implique un accouplement intranidal (Kutter, 1952 ; Passera, 1964). La dissémination de l'espèce parasite est donc liée à celle de l'hôte qui est réalisée par bouturage (Passera, 1969).

Les reines du parasite pondent au début du printemps, les sexués devenant matures en été. Leurs œufs se différencient facilement de ceux de leur hôte. Ils sont plus arrondis et nettement plus petits ($X \pm$ s.d. = 0,28 ± 0,02 mm, n = 78 avec des valeurs extrêmes allant de 0,24 à 0,33 mm) que ceux de *P. pygmaea* ($X \pm$ s.d. = 0,47 ± 0,4 mm, n = 167 avec des valeurs extrêmes allant de 0,41 à 0,54 mm) (Passera, 1969).

Origine des sociétés et conditions d'élevage. Vingt colonies, non parasitées, possédant 1 à 48 reines et 150 à 2000 ouvrières avec du couvain d'hiver, ont été récoltées entre le 7 janvier et le 21 avril 1997 dans le Lauragais toulousain. Les reines n'ont donc pas encore repris leur activité ovarienne. Au même moment nous avons récolté 10 colonies parasitées possédant 4 à 41 reines *P. pygmaea* et 2 à 283 reines parasites. Ces colonies sources sont conservées à 12°C jusqu'au moment où elles sont divisées en unités expérimentales. Les unités expérimentales sont nourries avec du miel 2 fois par semaine et élevées dans une pièce chauffée à 26 ± 1°C (Passera, 1969). D'autre part, 5 colonies non parasitées (1 à 3 reines *P. pygmaea*) et 3 colonies parasitées (3 à 8 reines *P. pygmaea* et 2 à 20 reines *P. xene*) ont été récoltées en été, les 2 et 5 juillet 1999, toujours dans le Lauragais.

Répartition des reines par chambre et présence de cocons. Plusieurs nids ont été récoltés chambre par chambre afin d'en identifier le contenu. Ce travail est rendu possible malgré la taille minime des loges car les colonies sont localisées sur le flanc des talus longeant des routes. On peut ainsi en grattant la terre à l'aide d'un canif, accéder successivement aux diverses chambres, leur contenu étant récupéré à l'aspirateur à bouche. Nous avons ainsi analysé 12 colonies en période hivernale (8 saines et 4 parasitées) et 8 en période estivale (5 saines et 3 parasitées).

Production d'œufs. En sortie d'hibernation et en condition de laboratoire, les reines pondent au bout d'une huitaine de jours. Le nombre d'œufs émis et leur origine sont déterminés une semaine après la reprise de la ponte. Le nombre d'œufs pondus par des reines *P. pygmaea* a été établi dans 9 unités non parasitées

formées chacune d'une reine *P. pygmaea* et de 300 ouvrières. Le même comptage a été réalisé dans 11 unités parasitées formées d'une reine *P. pygmaea*, de 20 à 80 reines *P. xene* et de 300 ouvrières.

Paramètres ovariens. Afin de mettre en évidence une éventuelle action des reines parasites sur l'ovogenèse de la reine hôte, nous avons analysé les ovaires d'une reine *P. pygmaea* prélevée dans des colonies d'élevage saines (10 répétitions) ou parasitées (15 répétitions). Les dissections faites dans l'eau ont été réalisées 5 ou 6 semaines après la reprise de la ponte. Les ovaires sont placés dans une goutte d'eau sur une lamelle de microscope. On détermine alors le nombre d'ovocytes en vitellogenèse, celui des corps jaunes à la base des ovarioles, la dimension de l'ovocyte le plus grand et la longueur de l'ovariole le plus développé.

Oophagie. Quinze œufs pondus par des reines *P. pygmaea* élevées dans des élevages non parasités sont introduits dans des unités formées de 200 ouvrières et 26 reines du parasite (9 répétitions) et dans des unités formées de 200 ouvrières orphelines (5 répétitions). Les œufs résiduels sont dénombrés 3 ou 4 jours après l'introduction.

RÉSULTATS

Production d'ouvrières *P. pygmaea* dans les sociétés naturelles parasitées

Nous avons comparé la production de cocons d'ouvrières *P. pygmaea* dans 16 chambres appartenant à 5 nids sains et 16 autres chambres appartenant à 3 nids parasités. À la date du comptage (3 et 5 juillet), presque tous les mâles adultes de l'hôte sont éclos. Les quelques retardataires sont identifiables à travers le cocon. Par contre les sexués les plus précoces du parasite n'ont pas encore effectué leur nymphose. Le comptage des cocons des ouvrières *P. pygmaea* est donc fiable. Nous trouvons respectivement une moyenne de 57 ± 73 cocons dans les chambres des nids sains et 61 ± 48 cocons dans celles des nids parasités (Fig. 1). La différence n'est pas significative ($t = 0,65$; $p = 0,52$; $n = 32$; transformation des données en racines carrées).

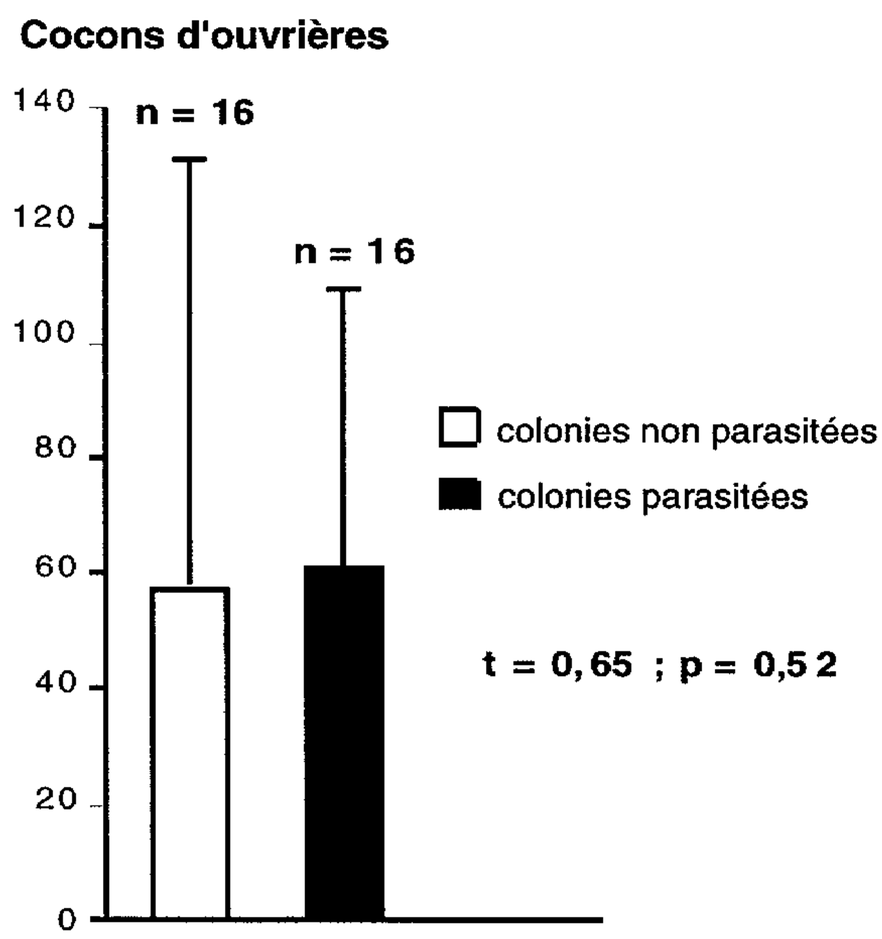


Figure 1. *Nombre moyen de cocons d'ouvrières trouvés dans les chambres de 5 colonies saines et de 3 colonies parasitées. Moyennes ± sd. (t-test p < 0,05 ; données transformées en racines carrées).*
Mean number of worker cocoons found in the chambers from 5 unparasitized colonies and 3 parasitized colonies. Means ± sd. (t-test p < 0.05 ; data were square-root transformed).

Une autre comparaison cette fois à l'intérieur des nids parasités entre le contenu des chambres avec reines *P. xene* et des chambres sans reine *P. xene* aboutit aussi à des résultats non significatifs : 64 ± 44 cocons dans les chambres saines contre 58 ± 55 cocons dans les chambres parasitées ($t = 0,42$, $p = 0,68$; $n = 16$; transformation des données en racines carrées). Nous confirmons ainsi les données empiriques issues d'une

simple observation : la production d'ouvrières hôtes dans la nature n'est pas altérée par la présence de reines parasites.

Présence d'œufs de reines *P. pygmaea* dans des élevages parasités de laboratoire

On récolte une moyenne de 68,3 ± 40,3 œufs de *P. pygmaea* dans les 9 élevages non parasités contre 1,5 ± 1,3 dans les 11 parasités (Fig. 2) (t = 9,06 ; p = 0,0001 ; n = 20 ; transformation des données en racines carrées).

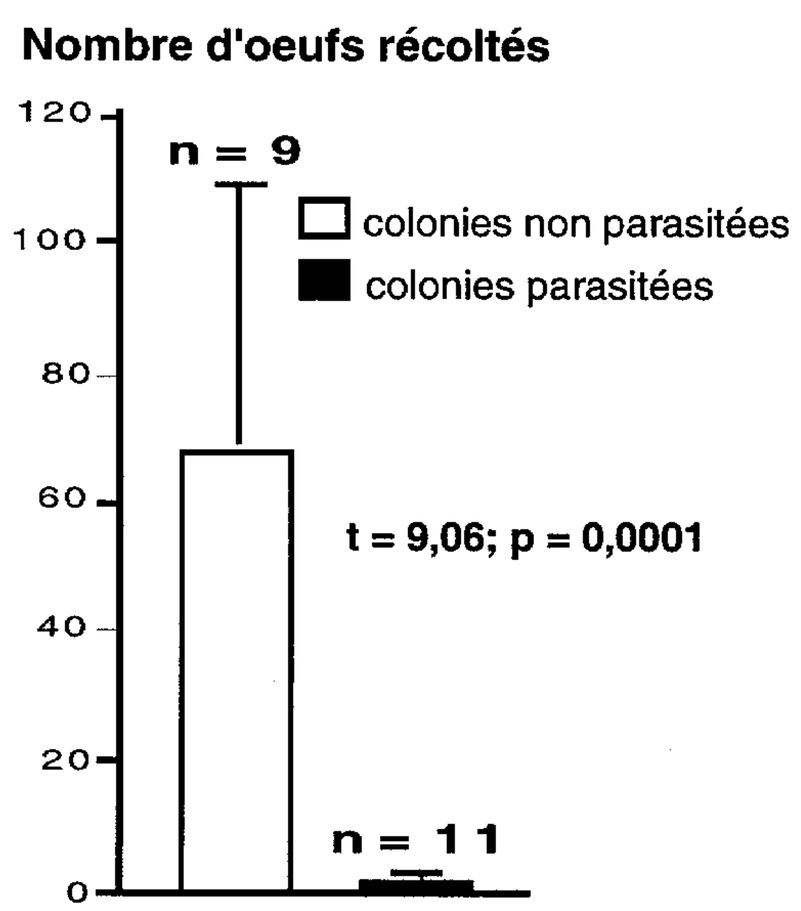


Figure 2. *Nombre moyen d'œufs de reines* P. pygmaea *récoltés dans des élevages sains ou parasités. Moyennes ± sd. (t-test p < 0,05 ; données transformées en racines carrées).*
Mean number of eggs laid by P. pygmaea *queens collected in unparasitized and parasitized units reared in the laboratory. Means ± sd (t-test p < 0.05 ; data were square-root transformed).*

Il est clair que la présence de reines du parasite réduit fortement le nombre d'œufs présents dans des élevages parasités. Ceci peut être la conséquence de 2 facteurs : ou bien les reines du parasite exercent une action inhibitrice sur l'ovogenèse des reines de l'hôte, ou bien ces mêmes reines dévorent les œufs de l'hôte.

Paramètres ovariens des reines *P. pygmaea* élevées avec des reines parasites

Paramètres ovariens	Reines *P. pygmaea* d'élevages non parasités	Reines *P. pygmaea* d'élevages parasités	t - test ; données transformées en racines carrées
nombre d'ovocytes en vitellogenèse	15,2 ± 5,4	17,4 ± 5,3	t = 1,08 ; p = 0,29 n = 25 ; NS
longueur (mm) du plus grand ovocyte	0,36 ± 0,08	0,39 ± 0,12	t = 1,63 ; p = 0,12 n = 25 ; NS
longueur (mm) de l'ovariole le plus développé	4,57 ± 1,6	4,11 ± 0,5	t = 0,81 ; p = 0,43 n = 25 ; NS
nombre de corps jaunes	9,3 ± 2,2	9,2 ± 1,8	t = 0,7 ; p = 0,94 n = 25 ; NS

Tableau 1. *Paramètres ovariens (moyennes ± sd.) des reines de* P. pygmaea *élevées dans des élevages parasités (n = 15) et non parasités (n = 10)..*
Table 1. *Ovarian parameters (means ± sd.) of* P. pygmaea *queens reared in parasitized (n= 15) and unparasitized units (n = 10).*

Les résultats se trouvent résumés dans le tableau 1 ci-dessus. Pour aucun des 4 paramètres étudiés on ne fait apparaître de différences entre reines issues d'élevages

sains ou d'élevages parasités. Les reines *P. xene* n'ont donc aucune influence sur l'ovogenèse des reines de l'hôte.

Oophagie exercée par les reines *P. xene*

On retrouve une moyenne de 12,4 ± 1,8 œufs pondus par une reine *P. pygmaea* dans les unités non parasitées contre 2,7 ± 2,1 dans les unités parasitées (t = 4,7 ; p = 0,0005 ; n = 14 ; transformation des données en racines carrées) (Fig. 3). Les œufs des femelles hôtes sont donc mangés par les reines du parasite. Nous avons d'ailleurs pu observer cette oophagie à plusieurs reprises.

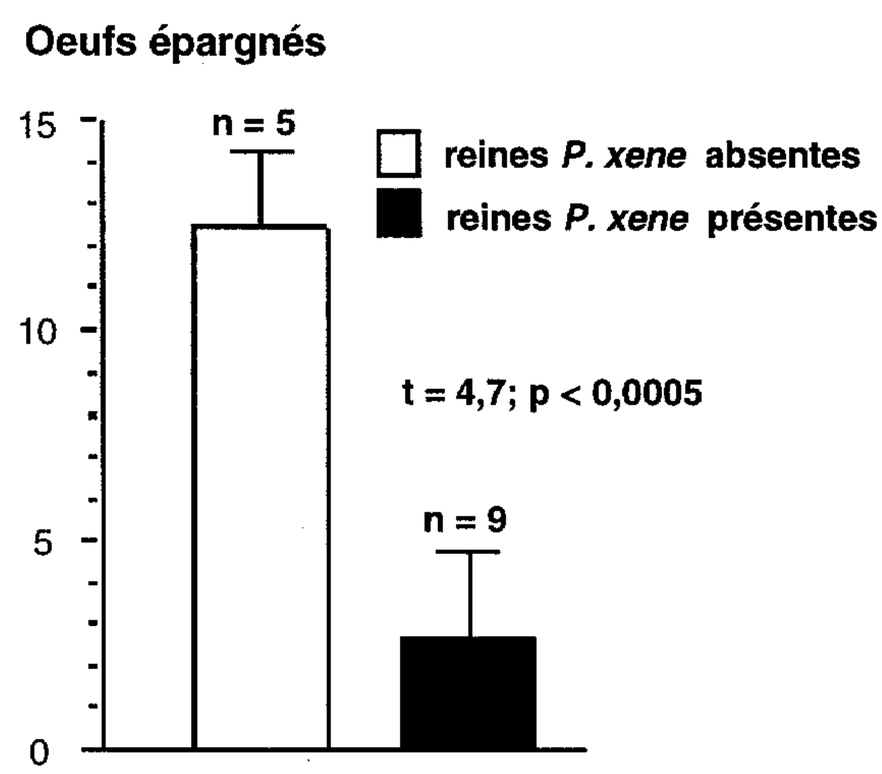


Figure 3. *Quinze œufs pondus par des reines* P. pygmaea *ont été introduits dans des unités d'ouvrières orphelines dont certaines sont parasitées par des reines* P. xene. *Les histogrammes montrent les œufs encore présents 3 ou 4 jours plus tard (moyenne ± sd).*
Fifteen eggs laid by P. pygmaea *queens were introduced into units of queenless workers. Several units were parasitized by* P. xene *queens. Bars showed the number of eggs spared 3 or 4 days later (means ± sd).*

Localisation des reines hôtes et parasites

Des sociétés parasitées ont été excavées, chambre par chambre, en période hivernale (janvier à mars) alors que les reines ne pondent pas et en période estivale (début juillet) alors que les reines sont en pleine activité ovarienne.

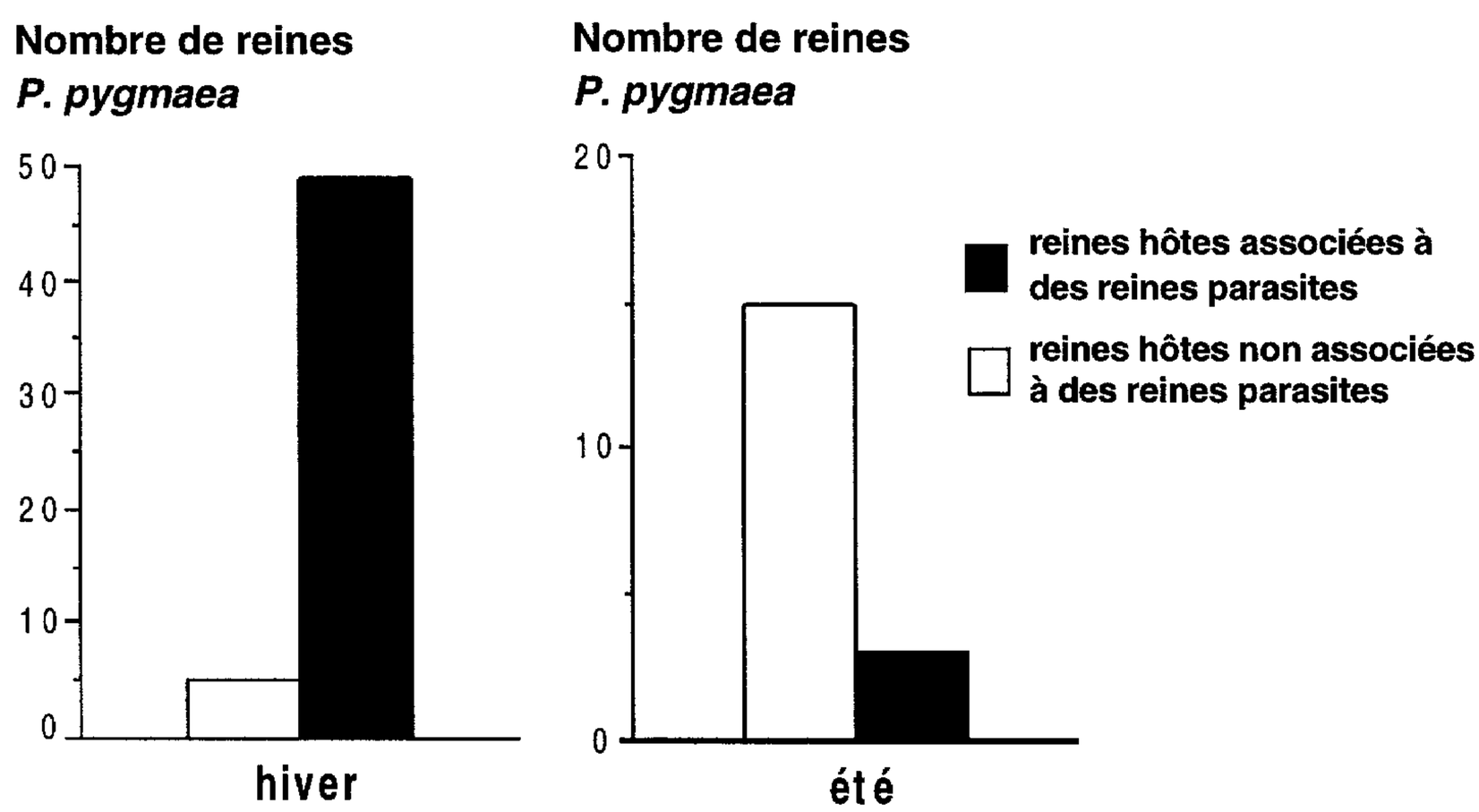


Figure 4. *Localisation des reines* P. pygmaea. *La fouille de sociétés parasitées (4 en hiver et 3 en été) montre une distribution saisonnière différente des reines hôtes selon que les chambres hébergent ou non des reines parasites*
Localization of P. pygmaea *queens. Excavation of parasitized societies (4 in winter and 3 in summer) showed a different seasonal distribution of host queens according to the presence or absence of parasite queens in the chambers.*

Nous avons localisé ainsi 54 reines *P. pygmaea* dans 4 sociétés hivernales et 18 autres dans 3 sociétés estivales. Quarante neuf des reines hôtes d'hiver soit 90,74% de l'effectif sont trouvées dans des chambres hébergeant aussi des reines du parasite. Par contre l'été, seulement 3 reines *P. pygmaea* soit 9,26% de l'effectif partagent une loge avec des reines du parasite ($\chi^2 c = 33,3$; $p = 0,0001$) (Fig. 4).

Ces résultats laissent penser que les reines *P. pygmaea* pourraient se déplacer entre l'hiver et l'été, si bien qu'elles se retrouveraient en majorité dans des chambres non parasitées pendant la période de ponte.

DISCUSSION

Dans des élevages de laboratoire possédant à la fois des reines hôtes et des reines parasites, on constate une quasi absence des œufs des reines *P. pygmaea*. Pourtant une étude des ovaires des reines hôtes montre que l'ovogenèse est parfaitement normale. Le fonctionnement ovarien des reines *P. pygmaea* n'est donc pas perturbé par la présence des reines parasites. La rareté des œufs de l'hôte résulte d'une oophagie exercée par les reines parasites. Toutefois des études démographiques réalisées dans des nids de la nature montre que la production de nouvelles ouvrières *P. pygmaea* n'est pas affectée par la présence de reines parasites. On est donc amené à émettre l'hypothèse que dans les conditions naturelles, les œufs des reines hôtes échappent à l'oophagie. Ceci pourrait être dû à une ségrégation entre reines hôtes et reines parasites. Alors que l'hiver, un nombre considérable de reines hôtes partagent les mêmes chambres que les reines parasites, la situation est différente l'été. A cette époque de l'année, marquée par une intense production ovarienne, moins de 10% de reines hôtes se trouvent dans des chambres communes avec des reines *P. xene*. Les autres sont localisées dans des chambres libres de parasites où leurs œufs peuvent être soignés normalement. D'une manière générale, *P. pygmaea* est une espèce dont la polycalie est saisonnière. Des observations empiriques montrent que le nombre de chambres et la distance qui les sépare augmente l'été, l'hiver étant marqué par une concentration des individus dans des loges moins nombreuses et plus rapprochées. C'est au cours de ces mouvements saisonniers que les reines hôtes pourraient s'éloigner en été des reines du parasite.

On connaît d'autres exemples de fourmis inquilines dévorant les œufs de leur hôte et appauvrissant la population des ouvrières hôtes. C'est le cas de *Myrmecia inquilina* aux dépens de *Myrmecia vindex* (Haskins et Haskins, 1964). *Leptothorax kutteri* a été vu en train de manger des œufs de son hôte *L. acervorum*. Comme dans le couple *Plagiolepis pygmaea - Plagiolepis xene*, Franks et coll. (1990), observent que le nombre d'œufs pondus par l'hôte *L. acervorum* est insignifiant dans les élevages parasités. Mais il faut souligner que dans ces cas, les jeunes sexués femelles du parasite sont capables de quitter par eux-mêmes le nid où ils sont nés pour s'introduire dans une colonie encore indemne de l'hôte. L'affaiblissement de leur colonie de naissance ne met pas leur dissémination en danger surtout si elle contribue à augmenter leur nombre par le biais du surplus énergétique que procure l'oophagie. Un mécanisme assez voisin se rencontre chez *Solenopsis (Labauchena) daguerrei*. Ce parasite inquilin vit en grand nombre chez *Solenopsis richteri* détournant la nourriture à son profit ce qui provoque le déclin de la ponte de la reine hôte (Silveira-Guido et coll., 1973). Là encore, les sexués du parasite quittent le nid hôte d'eux-mêmes.

La situation de *P. xene* est différente. Les reines bien qu'ailées s'accouplent à l'intérieur du nid car les mâles sont aptères. La dissémination se fait alors par bouturage

en même temps que celle de l'hôte (Kutter, 1952 ; Passera, 1964, 1969). Il est donc nécessaire que l'effectif des ouvrières hôtes reste important non seulement pour nourrir les parasites mais aussi pour assurer le bouturage. Mais alors pourquoi les reines *P. xene* dévorent-elles les œufs de leur hôte quand elles en ont la possibilité ? En dehors de l'apport énergétique sans doute non négligeable, on peut émettre l'hypothèse que par ce comportement, les reines parasites éliminent des larves concurrentes et détournent entièrement à leur profit et à celui de leur progéniture les activités trophiques des ouvrières nourrices. Nous avons montré par ailleurs (Aron et coll., 1999) que la taille des larves du parasite ne dépasse pas celle des larves ouvrières de l'hôte ce qui peut constituer une supercherie empêchant les nourrices *P. pygmaea* de discriminer efficacement le couvain du parasite. Quant à l'hôte, sa valeur adaptative passe bien sûr par l'existence d'une descendance nombreuse. Il est donc amené à préserver ses œufs en pondant dans des chambres libérées du parasite. L'existence d'un système polycalique lui en offre la possibilité. Pendant la saison estivale de ponte, les reines de l'hôte se concentrent dans des loges dépourvues de reines *P. xene*. L'hiver, l'oophagie ne pouvant s'exercer, les reines des deux espèces peuvent à nouveau cohabiter dans des chambres communes.

RÉFÉRENCES

Aron, S., L. Passera and L. Keller, 1999. Evolution of social parasitism in ants: size of sexuals, sex ratio and mechanisms of caste determination. *Proc. R. Soc. Lond. B 266*: 173-177.

Franks, N., M. Blum, R.K. Smith and A.B. Allies, 1990. Behavior and chemical disguise of cuckoo ant *Leptothorax kutteri* in relation to its host *Leptothorax acervorum. J. Chem. Ecol. 16*: 1431-1444.

Haskins, C.P., and E.F. Haskins, 1964. Notes on the biology and social behavior of *Myrmecia inquilina*. The only known myrmiciine social parasite. *Insectes soc. 11*: 267-282.

Kutter, H., 1952. Über *Plagiolepis xene* Stärcke (Hym. Formicid.). *Mitt. schweiz. ent. Ges. 25*: 57-72.

Le Masne, G., 1956. Recherches sur les fourmis parasites. Le parasitisme social double. *C. R. Acad. Sc., Paris, 243*: 1243-1246.

Passera, L., 1964. Données biologiques sur la fourmi parasite *Plagiolepis xene* Latr. *Insectes soc. 11*: 59-70.

Passera, L., 1969. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latreille et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et *Plagiolepis xene* Stärcke (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Sci. nat. Zool. Biol. Anim., 12e série 11*: 327-482.

Passera, L., 1972. Longévité des fourmilières de *Plagiolepis pygmaea* Latr. infestées par le parasite social *Plagiolepis xene* St. (Hymenoptera, Formicidae). *C. R. Acad. Sc., Paris, 275, série D*: 409-411.

Silveira-Guido, A., J. Carbonell & C. Crisci, 1973. Animals associated with the *Solenopsis* (fire ants) complex, with special reference to *Labauchena daguerrei. Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Anim. Control Habitat Manage. 4*: 41-52.

Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Beknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 548 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 21-26 (2000)

FOURRAGEMENT CHEZ *GIGANTIOPS DESTRUCTOR* (FABRICIUS) (FORMICIDAE : FORMICINAE)

CHAGNE P.[1], BEUGNON G.[1] & DEJEAN A.[2]

[1] *Laboratoire d'Ethologie et de Psychologie Animale, UPS CNRS UMR 5550, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 04.*

[2] *Laboratoire d'Ecologie Terrestre, UPS CNRS UMR 5552, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 04.*

Résumé: *Gigantiops destructor* (Fabricius), formicine néotropicale, a été étudiée dans son milieu naturel en Guyane française en juillet 1998 et 1999. Son élevage à partir de fondations et le maintien de colonies matures ont été réalisés pour la première fois en laboratoire. Les sites de nidification de cette espèce apparaissent très variés, une large gamme de substrats (loges dans bois de *Cecropia*, terre...) étant utilisée. L'observation sur 2 zones nous a permis de récolter un total de 41 nids dont 6 avec reine. Cette observation complétée par des tests d'agressivité montre que *G. destructor* est certainement une espèce polycalique. L'étude détaillée de la composition des nids nous laissent penser que *G. destructor* est une espèce monogyne. Le régime alimentaire de *G. destructor* repose surtout sur la capture de termites et la recherche de nectaires extrafloraux.

Mots-clés: *Régime alimentaire, polycalie, monogynie*

Abstract: Foraging in *Gigantiops destructor* (Fabricius) (Formicidae : Formicinae).

Gigantiops destructor (Fabricius), a neotropical formicine ant species, was observed in the tropical rain forest of French Guiana, during July 1998 & 1999. Several colonies and foundations were also reared in the laboratory. Nest sites localization is very variable; nests were mostly found in pre-existing cavities in the soil or in *Cecropia* trees fallen on the ground. On two different zones, we excavated 41 nests with a total of 6 queens. This observation, completed with laboratory tests of agonistic behaviour, indicates that *G. destructor* certainly is a polycalic species. The study of the nest composition gives evidences that *G. destructor* is a monogyne species. Food ressources are mainly provided by capture of termites and by the search of extra-floral nectaries.

Key words: *Food diet, polycaly, monogyny*

INTRODUCTION

Gigantiops destructor est une espèce de fourmi néotropicale très peu étudiée en raison notamment de son mode de vie. Fourrageant en solitaire, sans aucun recrutement, ayant une excellente capacité visuelle et un déplacement rapide par saut, *G. destructor* est difficile à suivre dans le sous-bois tropical. Bates (in Smith 1858) signale qu'il est très difficile de capturer une ouvrière et qu'il n'a jamais réussi à trouver son nid. Hölldobler et Wilson (1990) parlent de *G. destructor* comme d'une fourmi s'échappant au-devant de l'entomologiste. Seuls, Wheeler (1922) et plus tard Kempf et Lenko (1968) ont réussi à localiser de rares nids (n = 2 et n = 6 respectivement), mais sans maintien en élevage au laboratoire, et ont consacré un article à cette espèce. Les autres références sont soit descriptives (Fabricius, 1804 ; Roger, 1863 ; Ashmead, 1905 ; Smith, 1858 ; Emery, 1893 ; Bolton, 1994, 1995), soit ne reposent que sur l'observation de quelques individus (Baroni et coll., 1994 ; Tautz et coll., 1994 ; Gronenberg et Liebig, 1999).

C'est pourquoi la récolte de 41 nids complets sur 2 sites principaux nous permet d'avancer plusieurs hypothèses sur les modes de nidifications ainsi que sur la répartition des nids de cette espèce. De nouveaux faits concernant la biologie de *G. destructor,* tels la polycalie, la composition des nids et le régime alimentaire sont décrits dans ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux études sur le terrain ont été menées en Guyane française au barrage de Petit Saut. En Juillet 1998 et Juillet 1999, 2 sites ont été étudiés : Base-vie en lisière d'une zone dégagée par l'homme et PK19, vallée suivant un cours d'eau.

Après avoir ouvert un nid de termites à proximité d'une ouvrière de *Gigantiops*, il est ensuite possible de la suivre jusqu'à l'entrée de son nid. Cette entrée est souvent constituée d'un simple trou dans le sol ou dans du bois. Grâce à cette méthode, nous avons repéré 56 nids parmi lesquels 41 ont été récoltés et ramenés vivants à Toulouse afin d'y être étudiés au laboratoire.

Régime alimentaire

On a noté les entrées, pendant plusieurs jours, d'ouvrières approvisionneuses (n = 74) appartenant à un nid, ce qui nous a permis de réaliser une liste non exhaustive des proies ramenées aux nids.

Polycalie

Des confrontations d'individus venant de différents nids ont été réalisées dans des boîtes de Pétri en plastique de 10 cm de diamètre. Cinq ouvrières appartenant à un même nid sont mises en présence d'une ouvrière d'un autre nid. Tous les comportements sont notés et enregistrés durant 3 minutes. Deux comportements ont été observés : agressivité (posture de menace puis attaque dans tous les cas) ou non-agressivité (palpation antennaire suivie de trophallaxie, transport...). Ces tests sont réalisés en aveugle (les nids étant numérotés au hasard avant l'expérience).

RÉSULTATS

Nidification

Gigantiops destructor présente une variété importante des sites de nidification. On trouve 2 grands types de substrats : terre, bois (vivant ou en décomposition) respectivement 62,5% et 37,5% (n = 56).

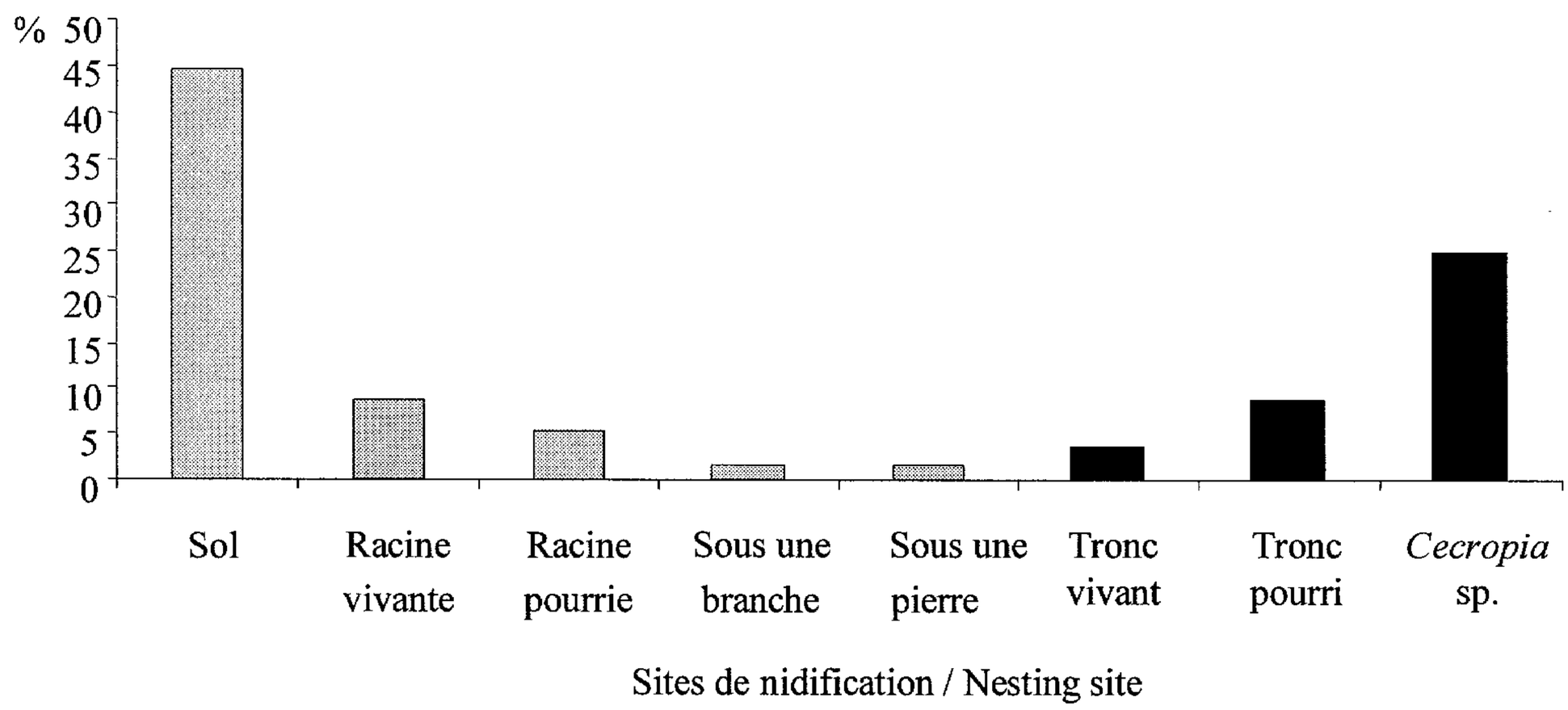


Figure 1. *Diversité des sites de nidification de* Gigantiops destructor. *En grisé, les nids hypogés, en noir les nids épigés*
Nesting site diversity in Gigantiops destructor. *Hypogeous nests are in grey, epigeous nests in black.*

La plupart du temps, cette espèce semble investir un espace préexistant : cavité de termitière abandonnée, parabiose avec *Paraponera clavata* (ces dernières étant apparemment à l'origine de l'excavation du nid), utilisation des loges naturelles de bois canon (*Cecropia*) (Fig. 1).

Les nids dans le sol (en pleine terre) sont les plus nombreux (45% des cas). On remarque une structure particulière qui se répète dans 5 cas sur 25. A l'entrée, on observe un ou deux tunnels d'environ 10 cm de long. L'entrée de ce ou ces tunnels est située sous une autre entrée plus petite qui est en fait une voie sans issue. A l'intérieur de cette logette, on trouve toujours un ouvrière gardienne. L'unique chambre, où se trouvent indifféremment les ouvrières et le couvain, est formée d'alcôves non closes à une profondeur maximum de 15 - 20 cm.

Régime alimentaire

Sur la base des observations faites sur le terrain, il ressort que *G. destructor* est un prédateur solitaire transportant plusieurs types de proies. Nous avons pu observer des fourmis ramenants: des termites (*Nasutitermes* sp., *Microcerotermes indistinctus*, ...), des fourmis (*Pseudomyrmex*, *Crematogaster*...), des diptères ainsi que des blattes et des chenilles.

Les ressources en glucides de la colonie semblent provenir de glandes nectarifères. On a pu observer des *Gigantiops* fourrageant sur des lianes possédant des nectaires extrafloraux (Mimosaceae : *Inga thibaudiana*, et Passifloraceae : *Passiflora glandulosa* et *P. coccinea*).

Au laboratoire, il est nécessaire de fournir des proies vivantes qui sont capturées après une brève poursuite à point de départ visuel. Les fourmis sont nourries grâce à des larves de grillons (*Gryllus assimilis*) et des drosophiles (*Drosophila melanogaster*) et avec du miel d'acacia dilué.

Polycalie

Nous avons pu ramener 41 nids au laboratoire (Tableau 1). La structure des sites de nidifications (*Cecropia*, une seule chambre dans le sol...) nous a permis de nous assurer la capture de tous les individus présents dans le nid au moment de la récolte. Une deuxième récolte a été réalisée une heure plus tard, sur le site d'excavation, nous permettant la capture de toutes les fourrageuses revenues à l'emplacement de leur nid.

Code	Récolte	Sites	N	O	C	F	M	R
	1998	Base-Vie #1	36	23	13	0	0	0
	1998	Base-Vie #1	4	4	0	0	0	0
	1998	Base-Vie #1	108	65	42	0	0	1
	1998	Base-Vie #1	21	21	0	0	0	0
	1998	Base-Vie #1	48	41	7	0	0	0
	1998	Base-Vie #1	121	93	28	0	0	0
	1998	Base-Vie #1	26	23	3	0	0	0
	1998	Base-Vie #1	31	24	7	0	0	0
	1998	Base-Vie #1	24	24	0	0	0	0
	1999	Base-vie #1	63	40	15	3	5	0
	1999	Base-vie #1	34	25	9	0	0	0
	1999	Base-vie #1	44	34	10	0	0	0
	1999	Base-vie #1	31	23	7	0	0	1
	1999	Base-vie #2	61	45	15	0	0	1

A	1999	Base-vie #1	118	101	16	0	1	0
B	1999	Base-vie #1	89	74	11	4	0	0
C	1999	Base-vie #1	42	42	0	0	0	0
D	1999	Base-vie #1	140	100	25	2	13	0
E	1999	Base-vie #1	93	85	8	0	0	0
F	1999	Base-vie #1	42	41	0	0	0	1
G	1999	Base-vie #1	161	133	28	0	0	0
	1999	Base-vie #2	69	42	27	0	0	0
	1999	Base-vie #2	106	73	33	0	0	0
	1999	Base-vie #2	90	80	10	0	0	0
	1999	Base-vie #2	23	22	1	0	0	0
	1998	PK 19	67	51	16	0	0	0
	1998	PK 19	25	17	8	0	0	0
	1998	PK 19	59	26	5	26	2	0
	1998	PK 19	44	42	2	0	0	0
	1998	PK 19	28	25	3	0	0	0
	1998	PK 19	38	38	0	0	0	0
	1998	PK 19	24	23	1	0	0	0
	1998	PK 19	30	27	3	0	0	0
	1998	PK 19	63	38	0	25	0	0
	1998	PK 19	43	36	7	0	0	0
H	1998	PK 19	92	65	22	4	0	1
I	1998	PK 19	42	41	0	0	0	1
	1998	PK 19	11	11	0	0	0	0
	1999	PK 19	40	40	0	0	0	0
	1999	PK 19	83	45	15	5	18	0
	1999	PK 19	35	28	7	0	0	0

Tableau 1. *Composition des 41 nids entièrement excavés. N = nombre total d'individus dans chaque nid (N = O + C + F + M + R ; avec : O = ouvrières, C = cocons, F = femelles ailées, M = mâles, R = reine).*

Table 1. *Composition of the 41 nests entirely excavated. N = total number of individuals in each nest (N = O + C + F + M + R ; with : O = workers; C = pupae, F = alate females, M = males and R = queen).*

Seules 6 reines (dont une fondatrice) ont été trouvées au sein de ces 41 nids. Sur le terrain, de nombreux transports de couvain et d'adultes ont été observés entre les différents nids (nids A, B, C, G figurés sur la figure 2 et sur le tableau 1).

Ces arguments suggèrent que les colonies de *G. destructor* sont polycaliques. Les tests d'agressivité inter-nids réalisés en 1998 et en 1999 nous montrent 100% de non-agressivité entre les nids A, B et les nids G, D, F, et E pour 1999 et les nids H, I en 1998. Nous avons ainsi identifié 7 nids appartenant à une seule colonie sur les 17 nids du site Base-vie 1 (en 1999). Cette colonie s'étend sur environ 100 m^2 et compte au total 576 ouvrières. La population de chaque nid appartenant à cette colonie est représentée sur le tableau 1. Grâce aux tests d'agressivité inter-nids, nous avons pu dresser la carte de la répartition des colonies du site de Base-vie 1 en 1999 (Fig. 2).

En revanche, des comportements agonistiques ont toujours été observés entre les individus en provenance des autres nids du site qui appartiennent donc vraisemblablement à plusieurs autres colonies polycaliques.

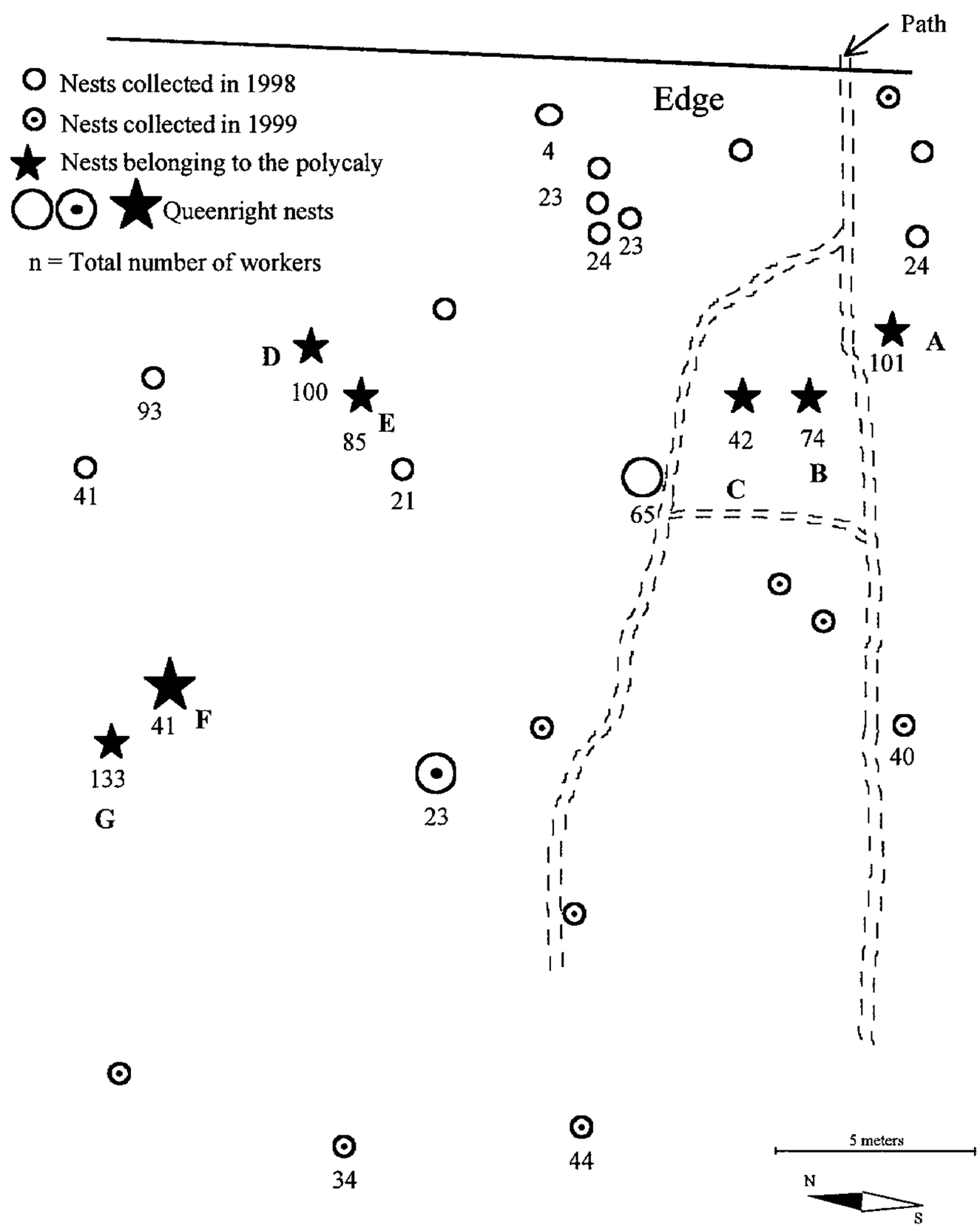


Figure 2. *Carte de répartition des différents nids sur le site Base-vie 1.*
Distribution map of the nests of Base-vie 1.

Composition des nids

La population des nids possédant une reine n'est pas différente des nids sans reines au niveau du nombre d'ouvrières (respectivement 46,6 ± 16,1 et 44,3 ± 29,3) ou du nombre de cocons (respectivement 14,3 ± 16 et 9 ± 9,4). Par contre, aucun mâle n'a été observé en même temps qu'une reine. Les sexuées femelles ont été trouvées indifféremment dans les deux cas. Les mâles sont présents dans des nids comportant des ailées femelles 4 fois sur 5.

DISCUSSION

Gigantiops destructor apparaît très opportuniste dans le choix de ses sites de nidification trouvés dans le sol et dans du bois vivant ou en décomposition. La grande variété de ces sites pourrait expliquer la difficulté à les localiser maintes fois rapportée dans la littérature et en conséquence, la méconnaissance générale de cette espèce.

De même la variété des proies ramenées au nid semble indiquer que *G. destructor* est aussi opportuniste lors de sa recherche de nourriture.

Nos études ont aussi permis de révéler le caractère polycalique de l'organisation sociale de cette espèce. Ce type d'organisation n'avait pas été décrit à ce jour en raison notamment de l'absence de reines dans les quelques échantillons récoltés par les

différents auteurs. Il nous faudra maintenant approfondir ce type d'études sur le terrain afin de mieux comprendre la structure et la répartition spatiale des différentes colonies de *G. destructor.*

Compte tenu des capacités visuelles observées chez cette espèce, nous avons aussi comme perspective l'étude des capacités d'orientation utilisées par *G. destructor* dans un milieu aussi complexe que celui de la forêt amazonienne. A cette fin des expériences de laboratoire sont en cours de développement, elles devraient permettre de caractériser dans un premier temps les divers modes de navigation de type moteur, vectoriel ou visuel et leurs éventuelles interactions intervenant lors de la recherche de nourriture sur des sites familiers et au cours du retour au nid.

RÉFÉRENCES

Ashmead, W.H., 1905. A skeleton of a new arrangement of the families, subfamilies, tribes and genera of the ants, or the superfamily Formicoidea. *Can. Entomol.*, **37**, 381-384.

Baroni Urbani, C., Boyan, G.S., Blarer, A., Billen, J. & Musthak Ali, T.M., 1994. A novel mechanism for jumping in the Indian ant *Harpegnathos saltator* (Jerdon) (Formicidae, Ponerinae). *Experientia,* **50**, 63-71.

Bolton, B., 1994. Identification Guide to Ant Genera of the World. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 224 pp.

Bolton, B., 1995. A New General Catalogue of the Ants of the World. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 504 pp.

Emery, C., 1893. Zirpende und springende Ameisen. Biol. Centralbl., **13**, 189-190.

Fabricius, J.C., 1804. Systema Piezatorum, p. 402.

Gronenberg, W. & Liebig, J., 1999. Smaller brains and optic lobes in reproductive workers of the ant *Harpegnathos. Naturwissenschaften,* **86**, 343-345.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O., 1990. *The Ants*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 732 pp.

Kempf, W.W. & Lenko, K., 1968. Novas observações e estudios sôbre *Gigantiops destructor* (Fabricius). Papeis Avulsos Zool. S. Paulo, **21**, 209-230.

Roger, J., 1863. Verzeichniss der Formiciden Gattungen und Arten. A. W. Schade, Berlin, 65 pp.

Smith, F., 1858. Catalogue of Hymenopterous Insects in the Collection of the British Museum, 216 pp. Formicidae, **6**, 45-46.

Tautz, J., Hölldobler, B. & Danker, T., 1994. The ants that jump: different techniques to take off. *Zoology*, **98**, 1-6.

Wheeler, W. M., 1922. Observations on *Gigantiops destructor* Fabricius and other leaping ants. *Biol. Bull.*, **42**,185-201.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 27-33 (2000)

RÔLE DE L'APPRENTISSAGE DANS LA RECHERCHE ALIMENTAIRE CHEZ *BLATTELLA GERMANICA* (L.)

Virginie Durier & Colette Rivault

CNRS UMR 6552, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, FRANCE

Résumé: Pour tout animal, l'exploitation des ressources alimentaires est la condition même de sa survie. La source alimentaire qu'un animal choisit d'exploiter présente plusieurs caractéristiques, dont sa position dans l'environnement. Les connaissances qu'un animal a de son environnement, en particulier suite à un apprentissage, peuvent influer sur les tactiques utilisées lors de la recherche alimentaire. Nous nous sommes intéressées à la mémorisation et à l'utilisation de l'information spatiale pendant la recherche alimentaire chez une blatte urbaine, *Blattella germanica* (L.). Afin de tester le rôle de l'apprentissage lors de la recherche alimentaire, nous avons étudié les trajectoires de larves de stade 1 de *B. germanica* entre l'abri et la source potentielle de nourriture en fonction de la présence des repères visuels. Après trois jours dans un environnement stable, les blattes sont capables de rejoindre l'emplacement du site de nourriture à l'aide des repères visuels appris. Elles disposent ainsi d'un moyen pour limiter la durée et la longueur du trajet lié à la recherche alimentaire. Cependant, l'information olfactive issue de la source alimentaire est prioritaire sur l'information visuelle donnée par les repères, lorsque les informations sont contradictoires.

Mots-clés: *Blattella germanica, apprentissage, repères visuels, recherche alimentaire.*

Abstract: Role of learning during food searching in *Blattella germanica* (L.).

For every animal, exploitation of food resources is a fundamental condition for its survival. One important characteristic of a food source that an animal chooses to exploit is its position in the environment. The knowledge of its environment gained by an animal, particularly by learning, can influence the tactics it uses while foraging. We investigated memorization and use of spatial information during foraging in an urban cockroach, *Blattella germanica* (L.). The role of learning while foraging was estimated by analysing the paths followed by first instar *Blattella germanica* larvae between their shelter and a potential food source in relation to the presence of visual cues. After three days in a stable environment, these cockroaches were able to reach the site of the food source using the visual cues they had learnt. Thus, they possess a mean to limit the duration and the length of their search paths. However, under our experimental conditions, odour from the food source predominated over information from visual cues when they were conflicting.

Key-words: *Blattella germanica, learning, visual cues, food searching.*

INTRODUCTION

Pour tout animal, l'exploitation des ressources alimentaires est la condition même de sa survie. La source qu'il choisit d'exploiter présente plusieurs caractéristiques dont sa position dans l'environnement. En effet, la distance entre une source alimentaire et le gîte de l'animal, ainsi que leur stabilité dans l'environnement sont des facteurs importants qui peuvent influencer les modalités de la recherche alimentaire. Les

mécanismes de navigation adoptés lors de cette recherche peuvent donc dépendre des facteurs environnementaux.

La navigation correspond au processus qui maintient un déplacement et une trajectoire pour aller d'un endroit à un autre, suivant une direction choisie (Gallistel, 1990). La navigation au sein du domaine vital a donc deux composantes : l'orientation vers un but, c'est-à-dire la direction à suivre pour l'atteindre, et la distance séparant l'animal de ce but. Les deux principaux mécanismes utilisés par les insectes pour naviguer dans leur environnement lors du retour au gîte sont l'intégration du trajet et l'apprentissage de repères visuels (Beugnon, 1986). L'utilisation de la position des repères topographiques pour se déplacer dans le domaine vital, modélisée par Cartwright et Collett (1983 ; 1987), permet à l'abeille d'utiliser l'équivalent d'un cliché photographique du site à atteindre, pour se diriger vers celui-ci. La méthode consiste à se déplacer de façon à améliorer la superposition entre l'image rétinienne perçue et le cliché mémorisé dans le sens actuel du déplacement.

Certains insectes sont capables d'apprendre la position de sites fixes de nourriture, grâce à des repères visuels terrestres, afin de les retrouver plus facilement et plus rapidement (Wehner, 1983). Toutefois, le moyen le plus simple de trouver un site alimentaire est de suivre l'odeur de la nourriture, qui diffuse graduellement autour de la source. Lorsqu'un individu en recherche alimentaire perçoit un stimulus olfactif attractif, il se dirige vers la source d'émission en remontant le gradient d'odeur (Bell, 1991). Les mécanismes utilisant ces deux types d'informations (odeur de la nourriture et repères visuels) font appel à des structures et des mécanismes physiologiques différents, et vont du simple stimulus-réponse à l'apprentissage d'arrangements plus ou moins complexes des repères topographiques présents dans le panorama visuel. Ils peuvent donc être utilisés simultanément et/ou préférentiellement l'un par rapport à l'autre.

En ce qui concerne les blattes *Blattella germanica* (L.), nous avons montré qu'elles ont recours à l'intégration du trajet et à l'apprentissage des repères visuels pour retrouver leur abri après leurs activités exploratoires nocturnes (Dabouineau & Rivault, 1994 ; Durier & Rivault, 1999). Même si la distribution des zones de nourriture dans leur milieu "naturel" est souvent considérée comme aléatoire, on peut considérer que les sites importants de nourriture sont très souvent placés au même endroit dans une cuisine, qu'il s'agisse de la poubelle, de la boîte à pain, ... etc.

Nous nous sommes donc intéressées à la mémorisation et à l'utilisation, pendant la recherche alimentaire, de l'information spatiale disponible dans l'environnement ainsi qu'au rôle joué par le stimulus olfactif émanant de la nourriture.

MATERIEL ET METHODES

Insectes

Les individus testés sont des larves de premier stade de *Blattella germanica* (L.). Tous les individus d'une boîte de test viennent de la même oothèque placée dans l'abri la veille de l'éclosion (Tanaka, 1976). Les tests sont effectués au milieu du stade larvaire quand les larves ont 4 jours. Chaque boîte n'est utilisée qu'une seule fois afin d'avoir des données indépendantes. Toutes les salles (expériences et élevage) ont une photopériode artificielle de 12h de jour et 12h de nuit, la nuit commençant à 14h.

Protocole expérimental

Trois expériences ont été effectuées. Chacune d'elles se décompose en deux phases : une phase d'apprentissage qui correspond aux 3 premiers jours après l'éclosion de l'oothèque et une phase de test qui se déroule le 4ème jour, pendant la première heure de la scotophase, ce qui correspond au début du pic d'activité des blattes.

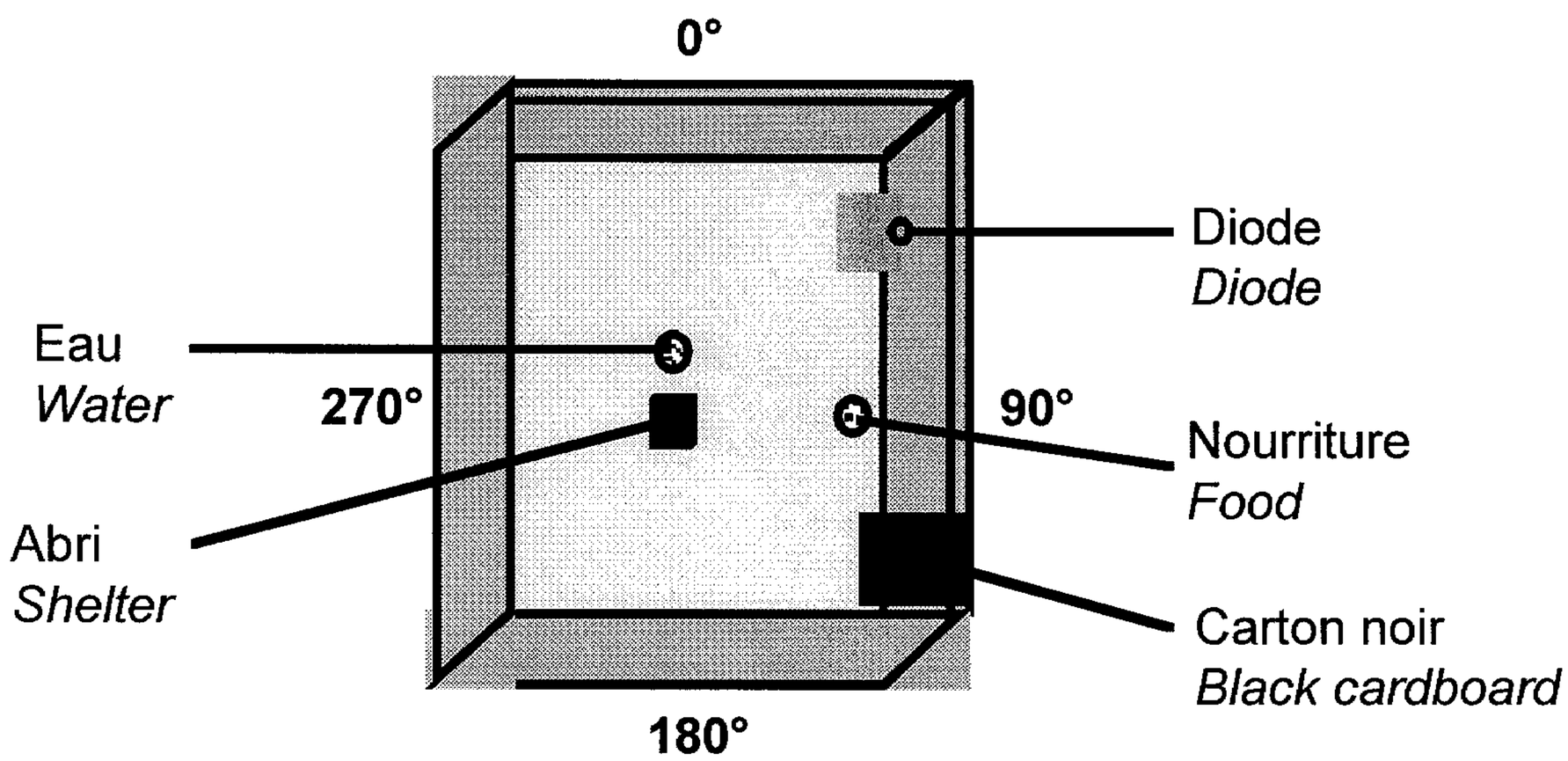


Figure 1. *Dispositif expérimental permettant l'étude des trajets entre l'abri et la source de nourriture. Experimental test box used to study orientation of outgoing paths.*

Les expériences sont effectuées dans des boîtes en plastique (29×28×8 cm) dépourvues de couvercle. Les boîtes sont munies d'une clôture électrique afin d'éviter la fuite des blattes et contiennent un abri en carton noir (2×2×1 cm) et une coupelle d'eau (∅ = 3 cm) placés au centre. Pendant toute la durée de la scotophase, une faible lumière homogène (3.8 W/m^2) permet aux blattes de distinguer leur environnement. Pendant la période d'apprentissage, les larves peuvent s'alimenter dans une coupelle remplie de pain (∅ = 1 cm) placée près du bord de la boîte. Cette coupelle est disponible pendant les 4 premières heures de la nuit. Une diode lumineuse de faible intensité et un morceau de carton noir (6×4 cm) sont installés de part et d'autre de la coupelle de nourriture (Fig. 1). Ces deux repères visuels pourraient être utilisés par les larves pour apprendre la position du site alimentaire. Les boîtes sont orientées de 0 à 360°, la position de la source pendant la période d'apprentissage est choisie arbitrairement à 90°. Ces conditions d'apprentissage sont identiques pour les trois expériences. Ainsi, les larves peuvent utiliser les informations olfactives fournies par la nourriture et les informations spatiales fournies par les repères visuels pour atteindre le site alimentaire.

- L'expérience 1 a pour but de vérifier que la recherche alimentaire des individus, après la sortie de l'abri est orientée vers la source de nourriture. Pour ce faire, le jour du test, les informations environnementales ne sont pas modifiées par rapport aux conditions d'apprentissage. La nourriture est placée entre les repères visuels. Ainsi, les larves peuvent répondre aux stimuli visuels et au stimulus chimique. Dans ces conditions, nous faisons l'hypothèse que les larves se dirigent préférentiellement vers la source de nourriture, à 90° en sortant de leur abri.

- L'expérience 2 a pour but de déterminer si les repères visuels sont appris pour retrouver un site fixe de nourriture. Le jour du test, la nourriture n'est pas introduite dans le dispositif. De plus, les repères visuels subissent une rotation de 180° autour de la boîte et indiquent désormais un emplacement de la nourriture à 270°. Les informations fournies par les repères visuels sont les seules disponibles pour choisir la direction du site de nourriture. Nous faisons l'hypothèse que les orientations prises à la sortie de l'abri sont groupées autour de 270°.

- L'expérience 3 a pour but de mettre en évidence une utilisation hiérarchique des informations olfactives et visuelles. Pour montrer ceci, les larves sont placées en situation de conflit entre les deux types d'informations. Le jour du test, les informations environnementales sont modifiées : la nourriture est placée à l'opposé des repères visuels, à 270°. Les blattes doivent donc choisir entre les informations fournies par les stimuli visuels, et s'orienter vers 90°, et celles fournies par le stimulus olfactif, et s'orienter vers 270°.

Pendant le test, les trajets des blattes en recherche alimentaire sont filmés et enregistrés grâce à une caméra haute sensibilité (CCD Ikegami, 0.01 lux) munie d'un zoom et d'un projecteur infrarouge.

Analyse des données

Ces trois expériences permettent de mesurer les angles d'orientation (entre 0 et 360°) pris par les individus qui sortent de l'abri pour trouver de la nourriture. Les données obtenues sont des valeurs angulaires, comprises entre 0° et 360°, qui correspondent à l'angle entre la position 0° et la position exacte

des individus quand ils touchent le bord de la boîte ou de la coupelle de nourriture. Les individus qui mettent plus de 50 sec. avant d'atteindre le bord de la boîte ne sont pas pris en compte, afin d'éliminer les individus peu ou pas motivés par la recherche alimentaire. L'analyse de données circulaires et les représentations graphiques sont issues d'un logiciel de statistiques circulaires (Oriana, Kovach computing System). La distribution des directions est caractérisée par un vecteur moyen ayant 2 coordonnées polaires : r, sa longueur (entre 0 et 1), et ϕ, son angle d'orientation. Le test de Rayleigh et le V test permettent de tester l'uniformité de la distribution. Si le test V est significatif, et que l'angle attendu est compris dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen, alors, l'orientation des blattes est significativement orientée autour de cette valeur angulaire (Batschelet, 1981).

RÉSULTATS

Expérience 1 : Nourriture + Repères visuels stables (Fig. 2)

Cette expérience sert de contrôle pour vérifier que la recherche alimentaire des individus après la sortie de l'abri est orientée vers la source de nourriture. Les stimuli visuels et olfactifs sont présents. La distribution des angles observés lors de la recherche alimentaire n'est pas aléatoire (Rayleigh, $p < 0.01$). De plus, 90°, direction du site de nourriture, est compris dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen ($\phi \pm \delta = 110° \pm 21°$) et le test V est significatif ($u = 4.69$, $p < 0.05$). Les directions observées sont donc groupées autour de l'angle attendu. Dans cette expérience, les larves se dirigent significativement vers la coupelle de nourriture. Pour ce faire, elles ont pu utiliser les informations olfactives fournies par la nourriture elle-même et/ou les informations spatiales données par les repères visuels.

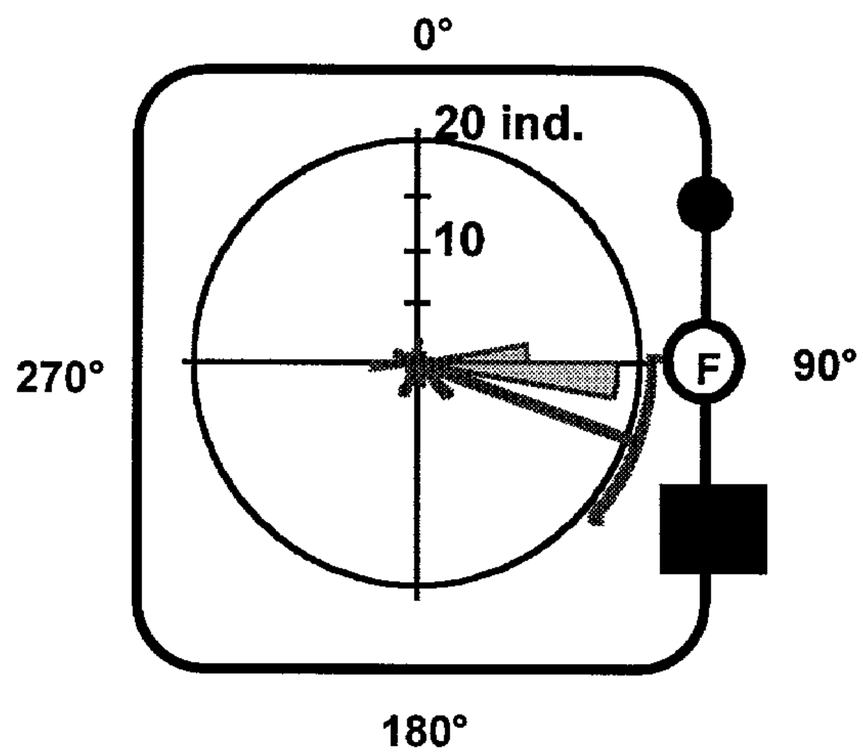
Expérience 2 : Absence de nourriture + Repères visuels déplacés (Fig. 2)

Le but de cette expérience est de déterminer si les repères visuels sont appris pour retrouver un site fixe de nourriture. La distribution angulaire des individus en recherche alimentaire n'est pas aléatoire (Rayleigh, $p = 0.03$). La position du site de nourriture indiquée par les repères visuels, 270°, est comprise dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen ($\phi \pm \delta = 241° \pm 41.7°$) et le test V est significatif ($u = 2.28$, $p < 0.05$). Les blattes se sont donc significativement orientées dans cette direction. Par conséquent, elles utilisent les repères visuels pour retrouver le site de nourriture où elles sont déjà allées.

Expérience 3 : Nourriture opposée aux repères visuels (Fig. 2)

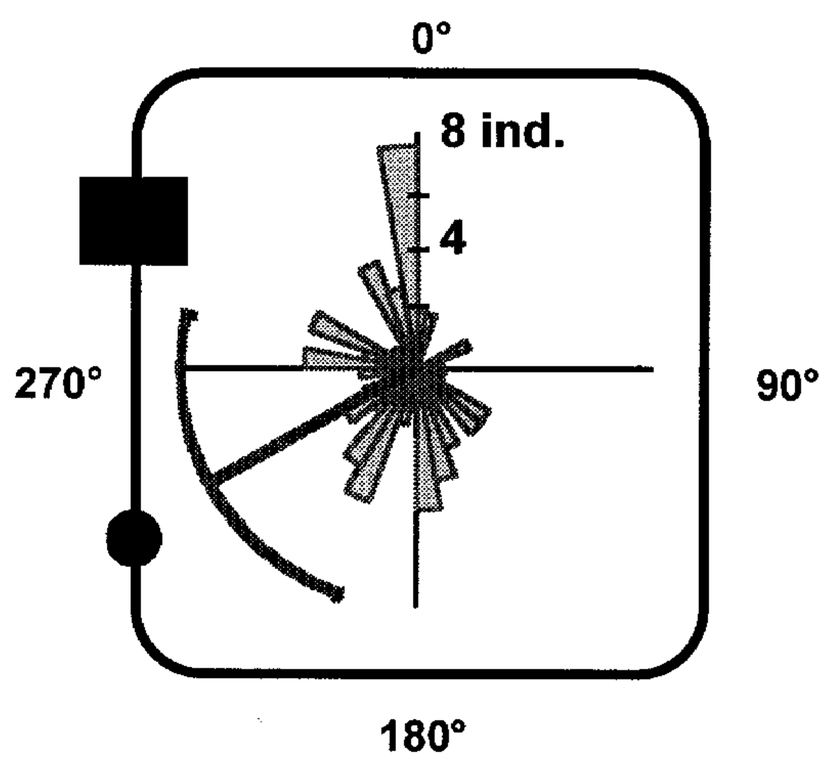
Cette expérience permet de mettre en évidence une utilisation hiérarchique des informations disponibles pour retrouver une source de nourriture. Pour ce faire, la source de nourriture est placée près du bord opposé à celui indiqué par les repères visuels. La répartition des larves pendant la recherche alimentaire n'est pas aléatoire. Le test V est significatif ($u = 5.42$, $p < 0.05$) et la direction indiquée par le stimulus olfactif, 270°, est compris dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen ($\phi \pm \delta = 265° \pm 19.6°$). Les larves ont donc majoritairement suivi le stimulus olfactif et se sont dirigées vers la source de nourriture. Dans cette situation de conflit entre deux types d'informations de nature différente (stimulus olfactif et repères visuels appris), les blattes ont significativement choisi de suivre les informations fournies par le stimulus olfactif émanant de la nourriture et ont complètement négligé celles fournies par les repères visuels appris. Même si les déviations angulaires des expériences 2 et 3 ne sont

pas significativement différentes, l'information olfactive (exp. 3) semble vraiment très directionnelle comparée à l'information visuelle (exp. 2).



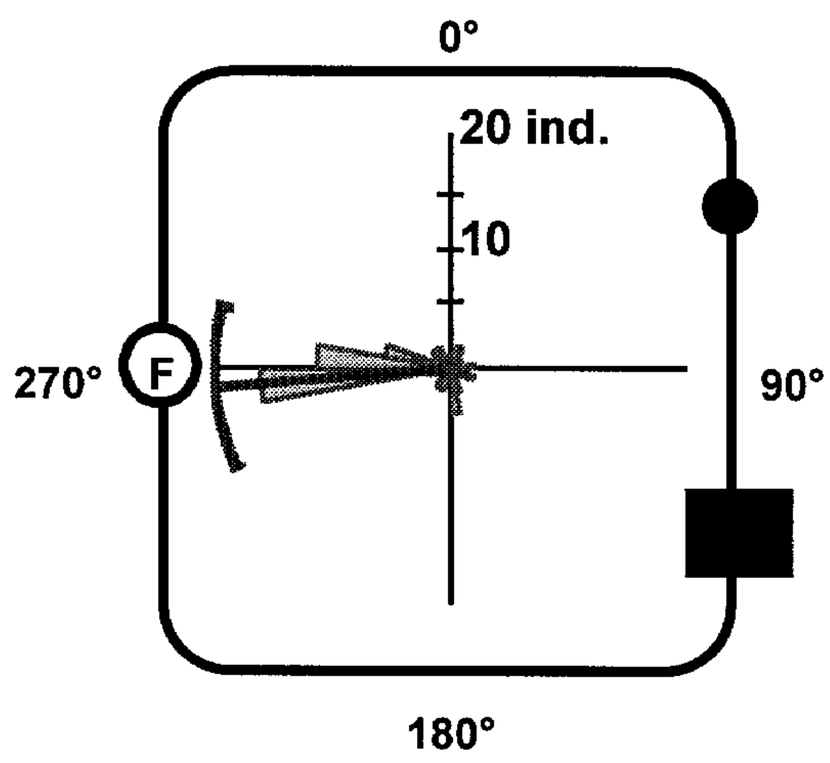
Expérience 1

N = 59
ϕ = 110° ; r = 0.46
$\delta = 21\Upsilon$
Rayleigh test : p < 0.01
Test V : u = 4.69, p < 0.05



Expérience 2

N = 77
ϕ = 241° ; r = 0.21
$\delta = 41.7\Upsilon$
Rayleigh test : p = 0.03
Test V : u = 2.28, p < 0.05



Expérience 3

N = 70
ϕ = 265° ; r = 0.46
$\delta = 19.6\Upsilon$
Rayleigh test : p < 0.01
Test V : u = 5.42, p < 0.05

Figure 2. *Distribution des angles d'orientation des trajets dans les 3 expériences. Le carré extérieur indique la procédure expérimentale (présence de nourriture : F, position des repères visuels : rond et carré). Légende: N: effectif; ϕ: angle du vecteur moyen; r: longueur du vecteur moyen; δ: déviation angulaire; p: seuil de significativité du test de Rayleigh et du test V; u: valeur calculée du test V.*
Distribution of angular directions of paths in the 3 experiments. External square indicated the experimental procedure (presence of food: F, landmarks position: dot plus square). Legend: N: number of larvae; ϕ: mean vector angle; r: mean vector length; δ: angular deviation; p: significance level of Rayleigh test and V test; u: calculated value of V test.

DISCUSSION

Cette étude a mis en évidence différentes caractéristiques de la recherche alimentaire chez les larves de *Blattella germanica*. Lorsque les blattes se sont alimentées pendant plusieurs jours sur un site alimentaire spatialement stable et entouré de repères visuels, elles sont capables d'apprendre la localisation de ce site et donc de s'orienter directement vers celui-ci le jour du test (Exp. 1 et 2). Dans l'expérience 1, elles peuvent suivre le stimulus olfactif et utiliser les repères visuels pour atteindre le site de nourriture. Toutefois, quand aucune information olfactive n'est disponible, comme dans l'expérience 2, les blattes se sont globalement dirigées entre les repères visuels, dans la zone où la source aurait dû être. Elles peuvent donc apprendre la position d'une source alimentaire par rapport à des repères visuels et utiliser ces repères pour se diriger vers la zone où la nourriture était présente les jours précédents. Toutefois, l'expérience 3 a permis de mettre en évidence une utilisation hiérarchique des différents stimuli permettant de localiser le site alimentaire en fonction de leur disponibilité dans l'environnement. Quand les larves ont à choisir entre des informations olfactives et des informations visuelles contradictoires (indiquant des sites spatialement opposés), elles suivent le stimulus olfactif pour s'orienter vers la source de nourriture. Par conséquent, le stimulus olfactif émanant de la nourriture elle-même est utilisé prioritairement aux autres stimuli environnementaux. Une utilisation hiérarchique des informations par les larves de *Blattella germanica* a déjà été mise en évidence (Rivault & Dabouineau, 1996). Lors du retour au gîte, les stimuli visuels sont utilisés prioritairement à l'intégration du trajet, elle-même utilisée prioritairement à la scototaxie. Dans le cas de la recherche alimentaire, les stimuli olfactifs sont utilisés prioritairement aux stimuli visuels. Dans nos expériences, les informations disponibles pour s'orienter ne sont pas de même nature. D'autre part, la motivation et le but du trajet sont différents. Les blattes, au cours de leur recherche alimentaire, peuvent utiliser des informations olfactives émanant de la nourriture ou des informations visuelles données par des repères proches du site alimentaire. Par conséquent, la hiérarchie entre ces deux types d'informations (odeur de nourriture prioritaire sur repères visuels) peut s'expliquer par la fiabilité relative de chaque information. En effet, une odeur indique la présence réelle d'une source alimentaire ainsi qu'une direction relativement précise, les larves étant capables de remonter un gradient d'odeur. Les repères visuels indiquent une zone où il y a eu de la nourriture les jours précédents et donc où il peut éventuellement y en avoir. L'odeur de la nourriture est donc plus fiable que les repères visuels. Toutefois, ces deux types d'informations jouent un rôle très important lors de la recherche alimentaire en milieu naturel car leur perception dépend de la distance séparant l'individu de la source d'émission (nourriture ou repères visuels). Dans nos conditions expérimentales, les blattes avaient accès aux deux types d'informations dès la sortie de l'abri. Elles pouvaient estimer leur importance relative avant de commencer la recherche alimentaire proprement dite. Par contre, en milieu naturel, les repères visuels perçus depuis l'abri peuvent être utilisés pour se rapprocher des sites habituels d'alimentation. Lorsqu'une odeur est détectée, elle est suivie, car elle permet une localisation plus précise de la source. L'utilisation des informations se ferait donc en cascade. Le même schéma a déjà été observé chez des fourmis du genre *Cataglyphis* lors du retour au gîte. Quand elles sont dans des zones inconnues, ces insectes utilisent l'intégration du trajet pour retourner au nid. Arrivés dans des zones connues, elles utilisent des repères visuels appris pour en trouver l'entrée exacte (Wehner et coll.,1996).

RÉFÉRENCES

Batschelet, E., 1981. *Circular statistics in biology.* Academic Press, New-York.

Bell, W.J., 1991. *Searching Behavior.* Chapmam & Hall, London.

Beugnon, G., 1986. *Orientation in space.* Privat. Toulouse.

Cartwright, B.A. & T.S. Collett, 1983. Landmark learning in bees: experiments and models. *J. Comp. Physiol., 151:* 521-543.

Cartwright, B.A. & T.S. Collett, 1987. Landmark maps for honeybees. *Biological Cybern., 57:* 85-94.

Dabouineau, L. & C. Rivault, 1994. Spatial orientation in *Blattella germanica* (L.) larvae. *Ethology, 98:* 101-110.

Durier, V. & C. Rivault, 1999. Path integration in cockroach larvae,*Blattella germanica* (L.) (insect: Dictyoptera): Direction and distance estimation. *Anim. Learn. Behav., 27:* 108-118.

Gallistel, C.R., 1990. *The organization of learning.* Bradford Books. MIT Press. Cambridge.

Rivault, C. & L. Dabouineau, 1996. Weighting of different orientation sources in conflict experiments in *Blattella germanica* (L.), (Dictyoptera: Blattellidae). *Anim. Learn. Behav., 24:* 318-326.

Tanaka, A., 1976. Stages in the embryonic development of the German cockroach *Blattella germanica* (Blattaria, blattellidae). *Kontyû, Tokyo, 44*: 512-525.

Wehner, R., 1983. Celestial and terrestrial navigation : Human strategies - Insect strategies. In: *Neuroethology and behavioral physiology.* (Huber P. Markl, Ed.), Springer Verlag. Berlin: pp. 366-381.

Wehner, R., B. Michel & P. Antonsen, 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol., 199*: 129-140.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 35-42 (2000)

VARIABILITÉ DU COMPORTEMENT DE BUTINAGE DE L'ABEILLE DOMESTIQUE (*APIS MELLIFERA*) SUR DES MUTANTS DE COLZA (*BRASSICA NAPUS OLEIFERA*). CONSÉQUENCE POUR LA POLLINISATION

Jacqueline PIERRE[1], Michel RENARD[2]

[1] *INRA, Laboratoire de Zoologie, BP 26, F-35653 Le Rheu cedex (France)*
[2] *INRA, Station d'Amélioration des Plantes, BP 26, F-35653 Le Rheu cedex (France)*

Résumé : Le comportement de butinage de l'abeille domestique vis-à-vis de 3 mutants de Colza (colza nain, apétale et cléistogame) a été comparé à celui présenté vis-à-vis du colza classique, au cours d'expérimentations séparées. L'étude a porté sur la valeur attractive des plantes (nombre de butineuses/1000 fleurs butinables), sur la capacité des abeilles à effectuer des passages entre type mutant et type non mutant (taux de passage), et sur les postures de butinage de nectar. Sur colza nain, la valeur attractive de la plante ne dépend pas de la taille mais de l'interaction entre le nanisme et la fertilité-mâle (présence ou absence de pollen). De même, la différence de taille (de l'ordre de 80 cm) seule n'entraîne pas de baisse significative des taux de passage, par contre les taux sont divisés en moyenne par trois lorsque les 2 colzas en présence diffèrent par leur fertilité. La forme de la fleur du colza nain étant inchangée ; la posture de butinage de nectar adoptée sur le mutant nain est identique à celle utilisée sur colza classique, à savoir de type surmontant (contact de l'abeille avec les organes reproducteurs). Le colza apétale malgré son absence de pétales est aussi attractif que le colza classique, voire plus à certaines dates. Dans ce cas, les passages d'un type à l'autre sont très rares car la morphologie florale étant très différente, chaque individu se spécialise sur un type floral en adoptant une posture latérale (70% des cas) sur les apétales qui conduit à peu de contacts pollinisants. Chez le colza cléistogame, la fermeture complète de la fleur ne modifie pas la valeur attractive de la plante mais les passages entre mutants et non mutants sont réduits de 60% et les postures sur fleurs cléistogames sont majoritairement latérales (86%). Les incidences sur la pollinisation par les abeilles sont les suivantes : la production de semences hybrides de colza demi-nain est possible, les transferts de pollen entre colza avec et sans pétales sont quasi nuls, les transferts de pollen (dispersion et réception) chez le colza cléistogame sont extrêmement réduits sous réserve que les fleurs restent bien fermées.

Mots-clés : Apis mellifera, *pollinisation entomophile, colza, nain, apétale, cléistogame*

Abstract: Variability in the behaviour of honeybees (*Apis mellifera*) foraging on developmental mutants of oilseed rape (*Brassica napus oleifera*). Incidence on pollination.

The foraging behaviour of honeybees on three mutants of oilseed rape (dwarf, apetalous and cleistogamous lines) was compared to conventional oilseed rape in separated experiments. The plant attractiveness (number of foraging honeybees/1000 available flowers, the flights of honeybees between both types (passing ratio) and their nectar foraging postures were studied. Results showed that the attractiveness of the plant did not depend on its height but that an interaction existed between dwarfism and male-sterility (presence or absence of pollen). In the same way, the difference in height alone (of about 80 cm) did not induce a significant decrease of the passing ratio, whilst it was divided by three when the both rape seed tested differed in their male-fertility. The floral morphology of the dwarf line being unchanged, the nectar foraging postures were similar on dwarf line to those on the conventional line, i.e. a

crawling-over posture was exhibited (honeybees contacts with the reproductive organs). The apetalous line, albeit its lack of petals, was as attractive as conventional line, and even more at some dates. Flights between both types were very seldom because the flower morphology was quite different and individuals were specialised on one type. They acquired a side-working posture on the apetalous flowers (70%) getting few pollinating contacts. In the case of the cleistogamous line, the complete shutting of the flower did not alter the attractiveness but flights between mutant and non mutant flowers were reduced by 60% and foraging postures on the cleistogamous line were side-working in a major part (86%). The incidence on honeybees pollination are: the hybrid seed production of semi-dwarf lines can be achieved, the pollen transfer between apetalous and petalous oilseed rape is nearly null, the pollen transfer from and on the cleistogamous line are extremely reduced when the flowers are kept closed.

Key-words: Apis mellifera, *insect pollination, oilseed rape, dwarf line, apetalous line, cleistogamous line*

INTRODUCTION

Divers mutants de colza, obtenus par mutagenèse MSE, ont été sélectionnés par l'INRA (Renard et coll., 1999) de manière à répondre à différents besoins agronomiques. Ainsi la sélection de colza nains et demi-nains permet d'obtenir une meilleure résistance au froid. De ce fait, ces colzas présentent l'avantage de pouvoir être semés tôt dans la saison et d'être utilisés comme piège à nitrates. De plus, de par leur faible taille, ils sont résistants à la verse. Les lignées de colza sans pétale permettent de réduire la transmission par les pétales d'une maladies fongique, la sclérotiniose, (MacLean, 1958 ; Kapoor et coll., 1983 ; Morall et coll.1991) pour laquelle la seule méthode de lutte efficace est l'utilisation répétée de fongicides (Dueck et coll., 1983). L'absence de pétales offre en outre l'avantage de mieux laisser passer les rayonnements lumineux jusqu'au feuillage, ce qui se traduit par une meilleure photosynthèse et de meilleurs rendements (Rao et Mendham, 1987 ; Mendham et coll., 1991 ; Fray et coll., 1995). Enfin, sachant que le colza est hermaphrodite et habituellement autogame à 70%, la sélection de colzas à fleurs fermées (cléistogames) répond à un double objectif : d'une part éviter les allofécondations, c'est-à-dire maintenir la pureté variétale en favorisant l'autofécondation et d'autre part éviter la dispersion de pollen lorsque celui-ci est porteur de caractères spécifiques (cas des transgènes).

Ces modifications dans la morphologie de la plante ou de la fleur peuvent avoir des conséquences sur le comportement de butinage des principaux insectes vecteurs de pollen de colza que sont les abeilles domestiques. L'objectif de notre travail a été d'étudier plus particulièrement la valeur attractive de ces 3 phénotypes vis-à-vis des abeilles et la capacité de celles-ci à effectuer des transferts de pollen entre un type mutant et un non mutant.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Trois expérimentations ont été menées séparément pour étudier les 3 colzas mutants , nain, apétale et cléistogame. Les méthodes d'observation utilisées dans les 3 cas sont celles précédemment décrites par Mesquida et coll. (1987) et Pierre et coll. (1996). La valeur attractive de la plante a été appréciée en calculant le nombre de butineuses/1000 fleurs butinables comptabilisées le long de transects de 0,5 m x 7,5 m ou 0,5 m x 10 m. La capacité des abeilles à effectuer des transferts de pollen d'un type à

l'autre a été mesurée par des taux de passage d'une population de butineuses entre 2 zones contiguës A et B de 0,5 m x 3 m chacune (Taux de passage = nombre de passages entre A et B / nombre total de butineuses présentes sur A et B, durant 3 ou 5 mn). Afin de pouvoir effectuer des comparaisons, 2 taux de passage ont été pris en compte : le taux de passage « inter », le type A et B étant différent (mutant versus non mutant) et le taux de passage « intra » de référence, les types A et B étant identiques. Enfin, les postures de butinage de nectar ont été notées. Elles peuvent se résumer à 2 catégories : i) les postures surmontantes caractérisées par le fait que l'insecte, placé au sommet de la fleur, a des contacts avec les anthères et le stigmate ; ii) les postures insérantes, caractérisées par une position latérale de l'insecte par rapport à la fleur, et conduisant à peu de contacts avec les organes reproducteurs.

Toutes les observations ont été faites en pleine floraison dans les conditions climatiques les plus favorables au butinage. Afin d'éviter tout effet des conditions environnementales sur le comportement, les délais entre les observations sur colza mutant et non mutant n'ont jamais excédé 10 mn.

Les analyses statistiques, pratiquées pour chaque essai, sont des analyses de variance à un ou deux facteurs (effet génotype, effet date d'observations) suivies d'un test de comparaison de moyennes (Newman-Keuls) au seuil de risque d'erreur 5%. Les valeurs affichées dans les tableaux sont accompagnées de l'erreur type (±SE)

Expérimentation Colza nain

Le mutant nain de la variété Darmor a été obtenu à partir d'une mutation au locus *Bzh*. La différence de taille maximale enregistrée entre Darmor (D) et Darmor *Bzh (*D *Bzh)* est de l'ordre de 80 cm. L'objectif à terme étant d'obtenir des colzas hybrides demi-nains à partir de géniteurs mâle et femelle haut et nain, l'expérimentation était composée de 3 essais comportant les formes mâle-stériles (colzas « femelles », sans pollen) du type mutant et non mutant semées en bandes alternées de 6 m de large. L'essai 1, destiné à étudier l'effet du nanisme seul, comprenait du Darmor nain mâle-fertile (MF D *Bzh*) et du Darmor mâle-fertile (MF D), l'essai 2 comprenait du Darmor nain mâle-stérile (MS D *Bzh*) et du Darmor mâle-fertile (MF D) et, à l'inverse, l'essai 3 du Darmor nain mâle-fertile (MF D *Bzh*) et du Darmor mâle-stérile (MS D).

Expérimentation Colza apétale

Le mutant apétale a été sélectionné à partir de lignées résultant d'un croisement interspécifique entre *B. oleracea* et *B. napus* suivi de rétrocroisements par *B. napus*. Le colza avec pétales de référence était un haploïde doublé de l'hybride « Prota x Brutor ». Le dispositif était composé de 2 microparcelles contiguës de chaque type, de 1,5 m x 7,5 m chacune et répété 2 fois en position inversée afin d'éviter un éventuel effet d'orientation. Les observations des postures de butinage ont été faites au champ mais ont été l'objet d'études préalables sous cage (3 x 3 x 2 m) à l'aide d'enregistrements vidéo.

Expérimentation Colza cléistogame

Le caractère cléistogame a été obtenu à partir d'une seule mutation au locus *Clg1*. La lignée cléistogame du cultivar Bienvenu a été retenue pour cette expérimentation. Elle a été comparée dans l'essai 1 au colza mâle-fertile Gaspard et dans l'essai 2 à la forme mâle-stérile de Darmor. Le dispositif expérimental était le même que celui appliqué au colza apétale.

RÉSULTATS

Expérimentation Colza nain

Le nombre de butineuses/1000 fleurs (Tableau 1) n'est pas significativement différent sur colza nain ou colza classique (Essai 1). En revanche, les butineuses sont moins nombreuses sur le colza nain mâle-stérile quand celui-ci est confronté au colza classique (Essai 2). Cependant cette différence n'apparaît pas dans la situation inverse (Essai 3).

Essai	Type nain	Type classique	Différence
1	MF D *Bzh* = 6,05 (±0,9)	MF D = 5,52 (±0,8)	NS (p = 0,4651)
2	MS D *Bzh* =3,16 (±0,4)	MF D = 4,51 (±0,6)	S (p = 0,0308)
3	MF D *Bzh* =4,16 (±0,9)	MS D = 3,92 (±0,4)	NS (p = 0,4104)

Tableau 1. *Nombre de butineuses/1000 fleurs butinables (±SE) ; NS = non significatif ; S = significatif).*

Table 1. *Number of foraging honeybees/1000 available flowers (±SE), NS = not significant; S = significant.*

L'étude des taux de passage (Tableau 2) montre que la seule différence de hauteur (Essai 1) n'a pas d'incidence sur les vols entre les 2 génotypes. Par contre les taux de passage sont réduits d'un tiers lorsque les colzas diffèrent à la fois par leur taille et la fertilité mâle (en moyenne pour les essais 2 et 3 : taux inter = 0,56 versus taux intra = 1,68).

Essai	Intra nain	Intra classique	Inter nain-classique	Différence
1	MF D *Bzh* = 1,33 a	MF D = 1,42 a	0,94 a	NS (p = 0,2158)
2	MS D *Bzh* = 1,55 a	MF D = 1,42 a	0,59 a	S (p = 0,0008)
3	MF D *Bzh* = 1,33 b	MS D = 2,44 a	0,53 c	S (p = 0,0001)

Tableau 2. *Taux de passage intra- et inter génotypes. Les valeurs suivies d'une lettre différente diffèrent entre elles au seuil de risque de 5% (test de Newman-Keuls).*

Table 2. *Passing ratio within and between genotypes. The numbers followed by different letters are significantly different at risk level 5% (Newman-Keuls test).*

L'analyse des postures de butinage de nectar montre que, dans 95% des cas, la posture adoptée est la posture surmontante quel que soit le type de colza visité.

Expérimentation Colza apétale

Les fleurs sans pétale sont tout aussi attractives que les fleurs normales. Au cours de certaines observations, date où la densité de butineuses est assez élevée, il arrive même que la densité de butineuse/1000 fleurs soit significativement supérieure sur colza apétale (Tableau 3).

	Colza apétale	Colza classique	Différence
Date 1	1,6 (±0,1)	1,8 (±0,1)	NS (p = 0,6541)
Date 2	3,2 (±0,4)	2,2 (±0,2)	S (p = 0,0385)

Tableau 3. *Nombre de butineuses/1000 fleurs butinables (±SE) ; NS = non significatif ; S = significatif.*

Table 3. *Number of foraging honeybees/1000 available flowers (±SE), NS = not significant; S = significant*

Les données des taux de passage (tableau 4) montrent clairement que les abeilles passent très rarement d'un génotype à l'autre quand ils diffèrent fortement par leur morphologie florale.

Intra Colza classique	Inter apétale-classique	Différence
2,5 (±0,32)	0,25 (±0,04)	S (p = 0,0001)

Tableau 4. *Taux de passage intra- et inter génotypes (±SE).*
Table 4. *Passing ratio within and between genotype (±SE).*

Les contraintes physiques induites par l'absence de pétale ont pour effet que les abeilles adoptent une posture latérale insérante sur ce type de fleurs dans environ 70% des cas contre 6% sur le colza avec pétale Prota x Brutor.

Expérimentation Colza cléistogame

Malgré la fermeture des fleurs, le colza cléistogame présente une attractivité quasi équivalente à celle du colza classique que ce dernier soit mâle-fertile ou non (Tableau 5).

Essai	Colza Cléistogame	Colza classique	Différence
1	MF = 0,97 (±0,20)	MF = 1,66 (±0,30)	NS (p = 0,0557)
2	MF = 0,96 (±0,18)	MS = 1,43 (±0,20)	NS (p = 0,0829)

Tableau 5. *Nombre de butineuses/1000 fleurs butinables (±SE) ; NS = non significatif ; S = significatif.*
Table 5. *Number of foraging honeybees/1000 available flowers (±SE), NS = not significant; S = significant*

Les taux de passages (tableau 6) entre colza cléistogame et colza classique mâle-fertile ou non sont diminués dans des proportions assez identiques soit de 59 à 62%.

Essai	Intra colza classique	Inter cléistogame-classique	Différence
1	MF = 0,84 (±0,06)	0,34 (±0,04)	S (p = 0,0001)
2	MS = 0,97 (±0,09)	0,37 (±0,04)	S (p = 0,0001)

Tableau 6. *Taux de passage intra- et inter génotypes (±SE).*
Table 6. *Passing ratio within and between genotypes (±SE).*

En conditions de plein champ, la fermeture de la fleur conduit les abeilles à butiner de manière latérale dans 86% des cas alors qu'elles butinent à 99% de manière surmontante sur les 2 formes de colza classique. Sous cage, la proportion de butinage latéral de nectar n'est que de 43% car le degré de fermeture de la fleur cléistogame est moins grand dans cette situation mais si l'on ne prend en compte que les fleurs les

mieux fermées ce pourcentage passe à 72%. Il faut également signaler qu'en milieu clos les butineuses de pollen tendent à ouvrir les fleurs cléistogame par le sommet, seul moyen pour récolter le pollen. Ceci facilite secondairement l'ouverture par les butineuse de nectar (pour des raisons mécaniques) ou par les butineuses mixtes (par apprentissage). Ce comportement n'est pas observé en plein champ.

DISCUSSION

Le colza Darmor nain (mâle-fertile) ne diffère du colza Darmor classique que par sa taille. En particulier sa production de nectar est relativement élevée (Pierre et coll.,1999) par conséquent sa valeur attractive est équivalente à celle de son homologue. En revanche, Darmor nain sous la forme mâle-stérile est beaucoup moins productif en nectar et sa valeur attractive face à Darmor s'en trouve significativement diminuée. De plus les abeilles présentent sur le colza nain la posture de butinage surmontante qui est très fréquemment observée sur le colza classique et qui permet la charge et décharge en pollen par l'insecte. La différence de hauteur, même lorsqu'elle est relativement importante (80cm), entre deux colzas se trouvant à proximité l'un de l'autre n'est pas un frein en soi au passage des abeilles. En revanche, lorsque l'on se trouve dans un dispositif de production de semences d'hybrides demi-nains faisant alterner des colzas mâles et femelles, l'un étant nain et l'autre non, les taux de passage se trouvent divisés par 3. Ceci est lié à la différence de ressource que représentent les 2 types. Néanmoins, on sait que cette baisse des passages n'est pas suffisante pour compromettre la production de semences hybrides lorsque la bande femelle la plus éloignée se trouve à 19m de la bande mâle, que le mâle soit nain et la femelle haute ou réciproquement (Pierre et Renard, 1999).

Le colza sans pétale est tout aussi attractif pour les abeilles qu'un colza classique, quand sa production en nectar est égale au colza avec pétales auquel il est comparé (Pierre et coll., 1996). Il arrive même qu'il soit plus fréquenté certains jours. La forme de la fleur ne permettant pas aux abeilles de se poser aisément, elles adoptent préférentiellement sur ce colza une posture latérale insérante qui permet moins les échanges de pollen sans toutefois les supprimer totalement (Pierre et Renard, 1997). Le résultat le plus important pour la pollinisation est l'absence quasi totale des passages des individus entre type sans pétale et avec pétales. La fidélité de l'abeille à une espèce florale est un phénomène qui a été décrit depuis longtemps (Free, 1963), elle se manifeste ici au sein d'une même espèce végétale. Il apparaît donc que la morphologie de la fleur et ce qu'elle implique comme acquisition posturale est suffisante pour déterminer la spécialisation individuelle sur l'un des 2 types floraux. Cet aspect du comportement constitue dans ce cas un frein efficace aux transferts de pollen durant l'activité de butinage.

Bien que la fermeture de la fleur soit également une modification importante de la morphologie, elle n'a pas les mêmes incidences que le caractère apétale. La fleur fermée est productive en nectar (Pierre, non publié) et est bien fréquentée par les abeilles. Celles-ci sont obligées de prélever le nectar par les espaces situés à la base des sépales et des pétales ce qui entraîne une spécialisation dans la posture semblable à celle observée sur le colza sans pétale mais à un degré plus élevé (86% des cas contre 70%)

car les contraintes physiques sont plus fortes. Malgré cela, les passages d'un type à l'autre se font de manière beaucoup plus fréquente que dans le cas précédent même s'ils sont réduits de manière notable (60%). Il semblerait que, dans ce cas, la fleur fermée ne soit pas perçue comme étant totalement différente de la fleur classique. On peut émettre 2 hypothèses pour expliquer cette différence. La première est que la fleur fermée correspond à un stade floral normal du colza classique auquel les butineuses sont accoutumées. La seconde, est liée au fait que le caractère cléistogame n'est pas parfaitement stable et qu'une ouverture partielle voire totale de la fleur peut survenir lorsque les conditions climatiques sont défavorables. Bien que les données rapportées ici ne portent que sur des observations faites quand les fleurs cléistogames étaient fermées, il se peut que la variabilité dans l'expression de ce caractère ait conduit les abeilles à moins bien fixer leur choix sur un type floral, la différence entre les 2 types n'étant pas constante. Cependant, du point de vue agronomique, ce type de fleur permet de réduire très fortement la dispersion de pollen à la fois par le vent et les abeilles et permet de favoriser l'autofécondation puisque les butineuses de nectar et surtout de pollen ne tentent pas d'ouvrir la fleur lorsqu'elles butinent librement. Des études avec marqueurs sont en cours pour analyser les croisements entre colza cléistogame et colza classique. La sélection pour une meilleure stabilité du caractère cléistogame se poursuit.

RÉFÉRENCES

Dueck J., R.A.A. Morall, D.L. McKenzie, 1983. Control of *Sclerotinia sclerotiorum* in rapeseed with fungicides. *Can. J. Plant Pathol. 5*: 289-293.

Free J.B., 1963. The flower constancy of honeybees. *J. Anim. Ecol. 32*: 119-131.

Kapoor K.S., C. Lamarque, J. Berrier, 1983. Control of host-parasite relations between *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary and rapeseed. *Proc. 6th International Rapeseed Congresss, 1983, Paris, France,* pp. 991-994.

MacLean D.M., 1958. Role of dead flower parts in infection of certain crucifers by *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.). *Plant Dis. 42*: 663-666.

Mendham N., M.S.S.Rao, G.C.Buzza, 1991. The apetalous flower character as a component of high yielding ideotype. *Proc. 8th International Rapeseed Congress, 1991, Saskatoon, Canada,* pp. 596-600.

Morall R.A.A., T.K.Turkington, K.A. Kaminski, J.A. Thomson, R.K. Gugel, S.V. Rude, 1991. Forecasting *Sclerotinia* stem rot of spring rapeseed by petal testing. *Proc. 8th International Rapeseed Congress, 1991, Saskatoon, Canada,* pp. 483-488.

Pierre J., J. Mesquida, R. Marilleau, M.H. Pham-Delègue, M. Renard, 1999. Nectar secretion in winter oilseed rape, *Brassica napus*: quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. *Plant Breeding* (accepté).

Pierre J., J.S. Pierre, R. Marilleau R., M.H. Pham-Delègue, X. Tanguy, M. Renard, 1996. Influence of the apetalous character in rape (*Brassica napus*) on the foraging behaviour of honeybees (*Apis mellifera*). *Plant breeding 115*: 484-487.

Pierre J., M. Renard, 1997. Relation between pollen deposition by honeybees and their loading postures on rapeseed flowers. *Abstracts of 10th International Society for Horticultural Science, Brassica 97, 1997, Rennes, France,* p. 74.

Pierre J., M. Renard, 1999. Étude de dispositifs en bandes alternées pour la production de semences de colzas hybrides demi-nains en présence d'abeilles. *OCL Ol. Corps gras Li.* (sous presse).

Rao M.S.S., N.J. Mendham, 1987. The apetalous flower character and its interaction with irrigation. *Proc. 4th Australian Agronomy conference, Australian Society of Agronomy, Melbourne, Australia,* pp. 335.

Renard M., J. Mesquida, 1987. Significance of nectar secretion for honey bee foraging (*Apis mellifera*) and consequences on pollination in oil seed rape (*Brassica napus*) seed production. *Proc. 7th International Rapeseed Congress, 1987, Poznan, Poland,* pp. 215-221.

Renard M., R. Delourme, X. Tanguy, P. Barret, J. Pierre, 1999. Plant developmental mutants in rapeseed (*Brassica napus*). Impact on rapeseed breeding and production. *Abstracts of 10th International Rapeseed Congress, 1999, Canberra, Australie,* p. 256.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 43-52 (2000)

CLASSIFICATION NON SUPERVISÉE PAR UNE POPULATION DE FOURMIS ARTIFICIELLES

Nicolas MONMARCHÉ, Gilles VENTURINI, Mohamed SLIMANE

Laboratoire d'Informatique, Université de Tours,
École d'Ingénieurs en Informatique pour l'Industrie (E3i),
64 av. Jean Portalis, 37200 Tours
{monmarche,slimane,venturini}@univ-tours.fr
Téléphone: +33-2-47-36-14-14
Fax: +33-2-47-36-14-22

Résumé. Nous présentons dans ce travail un nouvel algorithme hybride pour la classification de données. Cet algorithme s'inspire de la capacité des fourmis à rassembler, par exemple, leurs œufs en tas. Nous cherchons à découvrir automatiquement des classes dans des données numériques sans connaissances a priori du nombre de classes, sans partition initiale et sans qu'il soit nécessaire d'effectuer un paramétrage complexe. Les fourmis se déplacent sur une grille à deux dimensions et peuvent ramasser ou déposer des objets afin de partitionner les données. L'algorithme des centres mobiles est utilisé pour améliorer les résultats obtenus par les fourmis. Nous avons aussi introduit quelques raffinements comme une hétérogénéité des paramètres des fourmis, ou une mémoire locale à chaque fourmi. L'algorithme obtenu, noté AntClass a été testé avec succès sur des base de données numériques standards et réelles.

Mots Clés. *Fourmis artificielles, classification non supervisée, centres mobiles.*

Abstract. Unsupervised clustering by a population of artificial ants.
We present in this work a new hybrid algorithm for data clustering. This algorithm is inspired by the ability of ants to cluster, for instance, their eggs into heaps. This algorithm discovers automatically clusters in numerical data without any prior knowledge of a possible number of classes, without any initial partition and without complex parameter settings. Ants move on a 2D board and may pick up or drop objects to build a partition of data. The Kmeans algorithm is used to improve the result obtained by the ants. We also use other refinements such as an heterogeneous population of ants and a local memory for each ant. The final algorithm, called AntClass, has been applied with success on standard and real databases.

Keywords. *Artificial ants, unsupervised clustering, Kmeans algorithm.*

INTRODUCTION

Depuis quelques années, de nombreux travaux ont mis en valeur l'efficacité d'une approche stochastique basée sur les colonies de fourmis pour résoudre des problèmes divers. Cela concerne par exemple des problèmes d'optimisation combinatoire tels que le problème du voyageur de commerce (Dorigo et Gambardella, 1997), le problème de l'assignement quadratique (Gambardella et coll., 1997), les problèmes de routage dans les réseaux (Di Caro et Dorigo, 1997). Les problèmes d'optimisation numériques ont aussi été abordés avec des fourmis artificielles comme dans (Bilchev et Parmee, 1996), ainsi qu'en robotique (Deneubourg et coll., 1991; Goss et Deneubourg, 1991).

La classification fait aussi partie de ces problèmes dans lesquels les fourmis suggèrent des heuristiques très intéressantes pour les informaticiens. En se basant sur les travaux existants (Deneubourg et coll., 1991; Lumer et Faieta, 1994; Kuntz et coll., 1997), nous contribuons dans cet article à l'étude des fourmis classifieuses du point de vue de la découverte de connaissances, avec comme objectif de résoudre des problèmes réels. Dans de tels problèmes, nous considérons qu'un expert du domaine a collecté un ensemble de données et qu'il aimerait se voir proposer une partition de ses données en des classes pertinentes, sans avoir à fournir une partition de départ et sans connaître le nombre de classes qui seront nécessaires. Nous désirons éviter un paramétrage complexe car dans la plupart des cas les experts du domaine ne sont pas des informaticiens et ne savent par conséquent pas comment régler les paramètres d'une méthode de classification.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les travaux initiaux concernant la classification d'objets avec des fourmis artificielles ont été menés par Deneubourg et ses collègues (Deneubourg et coll., 1991). Dans ces travaux, une colonie de robots est capable de classer des objets en utilisant des heuristiques issues des fourmis et sans contrôle centralisé. Ce travail originel a été utilisé comme base pour des études utilisant des fourmis pour classer des objets.

La première application importante dans le monde réel a été développée pour les technologies VLSI (Kuntz et coll., 1997). Le problème consiste ici à trouver une partition d'un graphe. Pour ceci, le problème de partitionnement est traduit en problème de classification résolu par des fourmis artificielles. Les fourmis sont capables de ramasser/déposer des objets sur une grille à deux dimensions en suivant une mesure de densité locale des objets similaires. Les résultats peuvent être évalués par exemple avec une mesure d'entropie spatiale.

La deuxième application de fourmis classifieuses est plus proche des travaux que nous présentons. Il s'agit de laisser les fourmis classer les données d'un ensemble (Lumer et Faieta, 1994). Les objets sont initialements éparpillés aléatoirement sur une grille à deux dimensions. Les fourmis utilisent une mesure de densité locale d'objets similaires pour prendre leurs décisions. L'intérêt de ce travail est d'introduire les principes de classification par des fourmis dans des problèmes d'analyse des données.

Notations et heuristiques de AntClass

Les objets et leur métrique. Nous supposons qu'un ensemble $E = \{O_1, ..., O_n\}$ de n données ou objets ont été collectés par un expert du domaine. Chaque objet est un vecteur de k valeurs numériques $v_1, ..., v_k$ qui correspondent aux k attributs numériques $A_1, ..., A_k$.

Un paramètre important des algorithmes de classification est de savoir comment mesurer la similarité entre deux objets. Nous utiliserons par défaut, la distance euclidienne entre deux objets, que nous noterons D par la suite. Cependant, AntClass peut utiliser d'autres types de distance telles que les mesures de Minkowski ou de Hamming. Nous noterons D_{max} la distance maximale entre deux objets de E : $D_{max} = \max_{O_i, O_j \in E} D(O_i, O_j)$.

Initialement, tous les objets sont éparpillés aléatoirement sur une grille à deux dimensions décrite dans le paragraphe suivant. Les fourmis seront capables de ramasser ou de déposer des objets afin de créer des tas d'objets qui correspondent aux classes dans notre processus de classification.

La grille. Nous faisons évoluer les fourmis sur une grille à deux dimensions, de $m \times m$ cases. Cette grille est toroïdale afin que les fourmis passent d'un bord à l'autre. La taille de la grille est déterminée automatiquement : il faut que le nombre de cases soit au moins égal au nombre d'objets ($m^2 \geq n$). Si la grille est trop grande, les fourmis vont perdre beaucoup de temps à chercher les objets. Un bon compromis est de fixer la taille de la grille en fonction du nombre d'objets avec la relation suivante : $m^2 = n \times 4$.

Les tas d'objets. Un tas H est un ensemble d'au moins deux objets et il est localisé sur une case donnée comme il est montré dans la figure 1 à droite. Sur

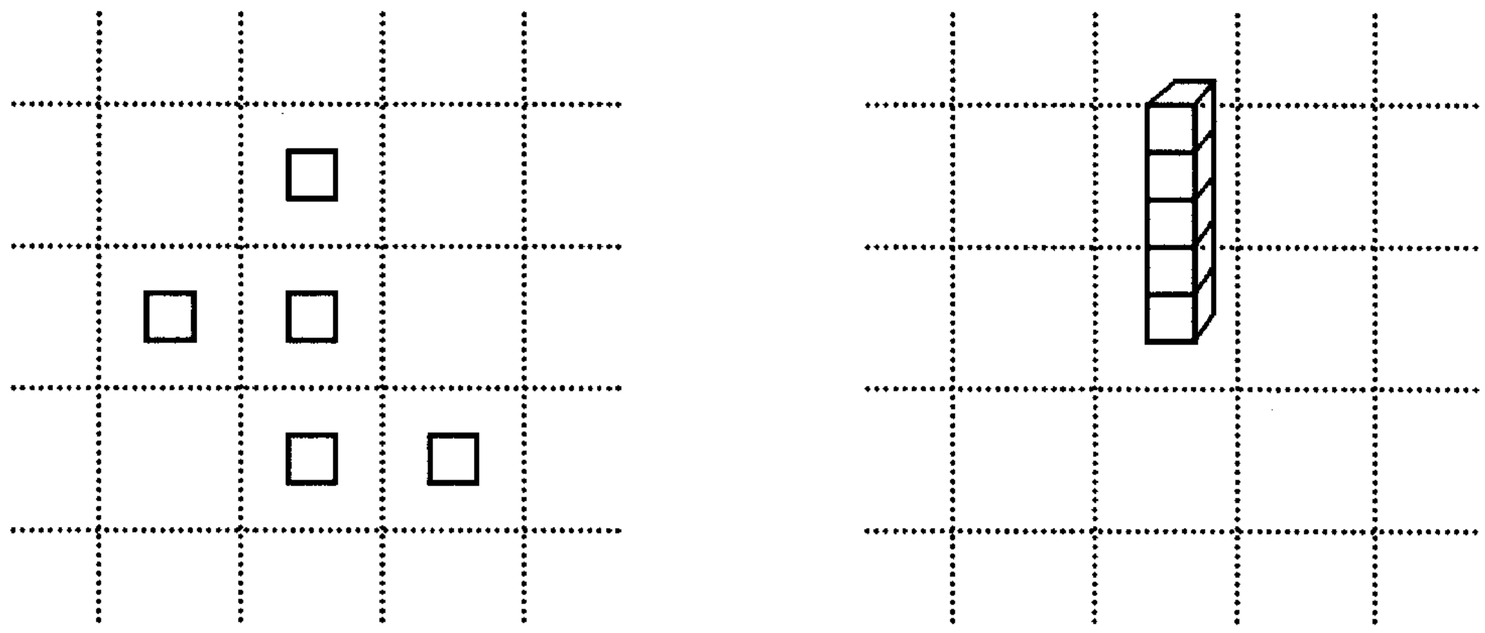


FIG. 1 – *Sur la gauche, nous montrons une classe selon la représentation de Lumer et Faieta (1994). A droite, la représentation que nous avons adoptée pour AntClass. On the left side we are presenting a cluster as in Lumer et Faieta (1994). On the right side, we show the cluster representation we have adopted for AntClass.*

la gauche de la figure 1, nous avons représenté une classe trouvée selon Lumer et Faieta (1994). Une classe a alors une certaine superficie et deux classes peuvent être en contact et poser un problème pour les séparer. L'amélioration majeure de la représentation que nous avons adoptée, vient de la facilité à identifier une classe. Un autre avantage de cette technique est qu'elle nous permet de définir des heuristiques plus précises pour la dépose ou la saisie d'objets sur un tas. Avec cet objectif, nous

définissons les notations suivantes, pour un tas H composé de n_H objets :

- $D_{max}(H)$ est la distance maximale entre deux objets de H : $D_{max}(H) = \max_{O_i,O_j \in H} D(O_i, O_j)$
- $O_{center}(H)$ est le centre de gravité des objets de H : $O_{center}(H) = \frac{1}{n_H} \sum_{O_i \in H} O_i$ On peut remarquer qu'en général, O_{center} ne correspond pas à un objet particulier.
- $O_{dissim}(H)$ est l'objet le plus dissimilaire de H, c'est à dire maximisant $D(., O_{center}(H))$,
- $D_{mean}(H)$ est la distance moyenne entre les objets de H et du centre de gravité $O_{center}(H)$: $D_{mean}(H) = \frac{1}{n_H} \sum_{O_i \in H} D(O_i, O_{center}(H))$
- $D_{maxcenter}(H)$ est la distance entre l'objet le plus dissimilaire du tas H et le centre de gravité : $D_{maxcenter}(H) = D(O_{dissim}(H), O_{center}(H))$

L'algorithme AntClass

La colonie se compose de p fourmis $a_i, ..., a_p$. Chaque fourmi est positionnée sur une case de la grille. Initialement cette position est générée de manière aléatoire et uniforme. Il n'existe évidemment aucun contrôle centralisé de la colonie. Chaque fourmi a_i se déplace et peut alors déposer ou ramasser un objet.

Le déplacement n'est pas totalement aléatoire. Initialement, a_i choisit une direction aléatoire parmi les 8 possibles. a_i a désormais une probabilité $P_{direction}$ de continuer dans cette direction à son prochain déplacement, sinon elle génère aléatoirement une nouvelle direction. Chaque fourmi possède aussi un paramètre *vitesse* qui indique le nombre de pas qu'elle fera dans la direction sélectionnée. Le critère d'arrêt de cet algorithme est simplement le nombre d'itérations.

Ramasser un objet. Quand une fourmi ne transporte pas d'objet, elle cherche un objet à ramasser en considérant les 8 cases qui lui sont voisines. Dès qu'un objet ou qu'un tas d'objets a été trouvé, trois cas sont à considérer :

1. un objet seul : la fourmi a une probabilité fixée de prendre l'objet.
2. Un tas de deux objets : nous avons la propriété suivante : $D_{maxcenter}(H) = D_{mean}(H)$. Il n'y a donc pas de réelle heuristique basée sur la distance D à appliquer ici. C'est pourquoi nous avons simplement donné à la fourmi une probabilité $P_{destroy}$ de ramasser un des objets et ainsi détruire le tas.
3. Un tas de plus de deux objets : la fourmi ramasse l'objet le plus éloigné du centre du tas à condition que cette dissimilarité soit supérieure à un seuil fixé T_{remove}. C'est une heuristique simple mais qui permet d'obtenir des tas plus homogènes.

Déposer un objet. Quand la fourmi transporte un objet, elle explore les 8 cases autour de sa position courante. Trois cas sont encore à considérer :

1. la case est vide : la fourmi a simplement une probabilité constante P_{drop} de déposer son objet.
2. La case ne contient qu'un seul objet : la fourmi dépose son objet et crée ainsi un tas de deux objets avec comme condition que son objet soit suffisament similaire à celui déjà en place sur la case (paramètre T_{create}).
3. La case contient un tas : la fourmi va ajouter l'objet qu'elle transporte au tas sous la condition qu'il est plus proche du centre de H que l'objet le plus

dissimilaire de H.

Afin d'éviter qu'une fourmi ne transporte un objet pendant trop longtemps, dans le cas d'objets très dissimilaires aux autres par exemple, la fourmi dépose cet objet automatiquement, après Max_{carry} itérations, sur la première case vide rencontrée.

Mémoire locale des fourmis. Comme les fourmis réelles ont la possibilité de mémoriser plusieurs sites dans leur environnement (voir par exemple Fresneau (1985)), nous avons ajouté une mémoire à chaque fourmi dans le but d'accélérer la classification, d'une manière similaire à Lumer et Faieta (1994). Dès qu'une fourmi rencontre un tas H, elle stocke dans sa mémoire la position de H sur la grille ainsi que O_{center} et $D_{maxcenter}(H)$. Le comportement de dépose et le mouvement de la fourmi sont modifiés de la façon suivante : quand la fourmi transporte un objet, elle cherche dans sa mémoire un tas H sur lequel elle pourrait déposer l'objet. Si elle en trouve un, alors la fourmi se dirige vers H. Si la fourmi n'a pas déposé son objet en chemin, elle le déposera sur H si il est toujours valable, c'est-à-dire si il n'a pas été détruit ou si il n'a pas été trop modifié par d'autres fourmis. Les fourmis ne disposent que de quatre emplacements mémoire. Quand une fourmi rencontre un nouveau tas et que sa mémoire est pleine, le plus vieux tas est remplacé par le nouveau. Les fourmis peuvent ainsi oublier un tas. Comme résultat de cette mémorisation, la fourmi acroîtra la proportion des objets qui seront affectés à un tas.

Paramètres hétérogènes des fourmis. Comme nous l'avons mentionné précédement,

Paramètre	**Description**	**Valeur (ou intervalle)**
Speed	amplitude des mouvements	$[1, 10]$
$P_{direction}$	prob. de se déplacer dans la même direction	$[0.5, 1[$
Max_{carry}	durée max. de transport des objets	$[20, 200]$
P_{load}	prob. de ramasser un objet seul	$[0.4, 0.8]$
$P_{destroy}$	prob. de détruire un tas de 2 objets	$[0, 0.6]$
T_{remove}	dissimilarité min. nécéssaire pour enlever un objet d'un tas	$[0.1, 0.2]$
T_{create}	dissimilarité max. autorisée pour créer un tas de 2 objets	$[0.05, 0.2]$

TAB. 1 – *Les paramètres des fourmis dans AntClass. Pour chaque fourmi, ils sont générés aléatoirement à l'intérieur des bornes indiquées. The ant's parameters in AntClass. For each ant, they are randomly generated inside the given bounds.*

nous devons absolument éviter un paramétrage complexe afin de simplifier l'utilisation de AntClass par des experts du domaine. La manière de résoudre ce problème est une fois encore de nous inspirer des fourmis réelles et d'utiliser une population hétérogène de fourmis ayant des comportements différents. Initialement les paramètres des fourmis sont générés aléatoirement à l'intérieur des bornes données dans le tableau 1. Ces valeurs seront utilisées dans la suite de cet article pour toutes les données traitées. Ces bornes ont été obtenues après de nombreux tests sur les ensembles de données artificielles.

Hybridation

L'algorithme précédent basé sur les fourmis seules avait pour avantage majeur de donner une partition pertinente des données sans aucune information initiale quant à la partition finale. Cependant, deux problèmes importants demeurent. Le premier est dû au fait que certains objets ne sont affectés à aucun tas quand l'algorithme s'arrête, nous les appelerons «objets libres» dans cet article. Ils peuvent correspondre à des objets qui sont encore transportés par les fourmis ou à des objets qui sont seuls sur la grille. Le second problème est que si un objet a été affecté à un mauvais tas, cela peut prendre un certain temps pour que cet objet soit transporté sur le bon tas. Il faut en effet qu'une fourmi s'intéresse à ce tas.

La solution que nous proposons alors est de combiner deux algorithmes complémentaires, l'un basé sur les fourmis et l'autre sur les centres mobiles. L'algorithme des centres mobiles (ACM) est un algorithme itératif qui nécessite une partition initiale des données (Jain et Dubes, 1988). Ici, la partition initiale est donnée par les fourmis. L'ACM procède de la façon suivante : les centres de chaque classe sont calculés, puis tous les objets sont affectés à la classe dont le centre est le plus proche. Ce cycle est réitéré un certain nombre d'itérations de suite ou jusqu'à ce qu'aucune modification de la partition ne soit constatée durant un cycle.

Algorithme final

l'algorithme des centres mobiles n'est pas optimal et il est incapable de donner une estimation du nombre de classes. Nous avons expérimentalement remarqué que les deux précédentes étapes de AntClass (fourmis et centres mobiles) donnaient de bon résultats en ce qui concerne les erreurs de classification. Cependant, le nombre de classes était toujours surestimé. Nous avons observé que ces deux premières étapes de AntClass généraient beaucoup de petits tas très homogènes. L'idée consiste à considérer ces petits tas homogènes comme des objets eux-mêmes, on augmente en quelque sorte la capacité de transport des fourmis.

Dans le but de traiter les tas d'objets par les fourmis, nous avons simplement adapté les algorithmes décrits précédemment : les fourmis seront désormais capables de transporter un tas entier d'objets. L'algorithme de ramassage d'un tas est globalement identique à celui de ramassage d'un objet seul. Les fourmis ramassent un tas avec la même probabilité P_{load}. Cependant nous avons dû ajouter un mécanisme pour éviter que les fourmis ne transportent tous les tas en même temps car ils deviendront de moins en moins nombreux. S'il reste peu de tas sur la grille, il est important qu'ils ne soient pas tous transportés en même temps car les fourmis seraient incapables de les agréger. Quand un tas vient d'être déposé, il est marqué avec une sorte de phéromone qui évite à d'autres fourmis de ramasser ce tas pendant un certain temps (500 itérations). Les fourmis déposent un tas H_1 sur un autre tas H_2 si :

$$\frac{D(O_{center}(H_1), O_{center}(H_2))}{D_{max}} \leq T_{create}$$

Quand H_1 et H_2 sont rassemblés, ils forment un unique tas H_3. Cela signifie que deux tas qui ont été rassemblés ne peuvent plus être séparés. Ceci accélère la convergence.

Enfin, nous avons remarqué que l'étape précédente (les fourmis qui classent les tas d'objets) fournit une bonne approximation du nombre de classes mais peut introduire un certain nombre d'erreurs de classification. Afin de corriger ces erreurs, nous

utilisons une fois de plus l'algorithme des centres mobiles sur les objets. AntClass se déroule donc en quatre étapes :

1. classification des objets par l'algorithme basé sur les fourmis,
2. utilisation de l'algorithme des centres mobiles sur la partition obtenue par les fourmis.
3. classification des tas par les fourmis, et
4. utilisation les centres mobiles une dernière fois.

De plus, nous pouvons ajouter que toutes les valeurs dans les données sont normalisées afin déviter tout problème d'échelle entre les attributs.

RÉSULTATS

Bases de données et paramétrages

Nous avons appliqué AntClass à plusieurs bases de données, à des données artificielles semblables à celles utilisées par Lumer et Faieta (1994), à des bases de données réelles issues du «Machine Learning repository», et à des problèmes réels en coopération avec l'industrie. Nous ne décrirons pas cette dernière application pour des raisons de confidentialité, mais nous pouvons mentionner que les résultats obtenus par AntClass sont pertinents par rapport à ceux obtenus par SAS (http://www.sas.com), ce qui est déjà très positif.

Base de données	n	k	c
Artif. 1	80	2	4
Artif. 2	270	2	9
Artif. 3	200	2	4
Artif. 4	150	10	3
Iris	178	4	3
Wine	178	13	3
Glass	214	9	2-6
Soybean	47	21	4
Thyroid	215	5	3
Breast cancers	699	9	2

TAB. 2 – *Les 12 bases de données utilisées dans cet article. Pour chaque base, nous indiquons le nombre d'objets (n), le nombre d'attributs numériques (k) et le nombre de classes (c). The 12 databases used in this article. For each database we indicate the number of objects (n), the number of attributes (k) and the number of clusters (c).*

Les informations générales sur les bases de données sont représentées dans le tableau 2. Comme nous le verrons dans la suite, «Artif. 1»...«Artif. 4» ont été utilisées pour évaluer AntClass sur des bases de données dont les propriétées sont connues. Dans ces bases artificielles, les exemples ont été générés en suivant des lois gaussiennes.

Dans le but d'évaluer les partitions obtenues par AntClass, nous avons en fait utilisé des bases de données pour l'apprentissage supervisé dont nous connaissons le nombre de classes (c). Quand AntClass est utilisé pour partitionner les données cet

attribut c ne lui est pas fourni. C'est seulement a posteriori que cette information de classe lui est fournie afin d'évaluer les résultats.

Nous avons défini deux mesures de performance pour évaluer la différence entre la classification obtenue et celle recherchée. La première est un taux d'erreur de classification (E_c). Elle est calculée de la manière suivante : pour une classe donnée H obtenue par AntClass, nous considérons la classe réelle majoritaire de H selon l'attribut c. Tous les objets de H qui n'appartiennent pas à cette classe sont considérés comme mal classés. Le taux d'erreur est alors le rapport entre le nombre total d'objets mal classés pour tous les tas et le nombre d'objets de E. La seconde mesure de performance est le nombre de classes trouvées (c').

Tous les tests ont été effectués sur un PC standard (Pentium 166). Un test est effectué en quelques secondes (de 10 à 20 secondes). Tous les résultats présentés sont une moyenne sur 50 essais. Les paramètres de AntClass sont identiques pour toutes les bases de données (voir tableau 1). Les fourmis sont simulées pendant 2000 itérations pour classer les objets, et 50000 itérations pour classer les tas. Le nombre d'itérations de l'algorithme des centres mobiles a été limité à 10. Du point de vue de l'implémentation informatique, on peut noter que le travail des fourmis peut aisément être répartis sur plusieurs ordinateurs pour accélérer cette étape.

Résultats sur les bases de données artificielles

Base de données	**1: Fourmis** sur les objets	**2: ACM** sur les objets	**3: Fourmis** sur les tas	**4: ACM** sur les tas
Artif. 1: E_c	11.58 %	0.21 %	0.42 %	0.00 %
c'	8.15	7.76	4.24	4
Artif. 2: E_c	17.24 %	0.52 %	2.22 %	0.00 %
c'	22.30	17.07	10.46	9.02
Artif. 3: E_c	20.35 %	6.32 %	6.93 %	4.66 %
c'	15.06	14.98	5.42	4.42
Artif. 4: E_c	22.23 %	3.32 %	2.68 %	1.33 %
c'	5.22	5.18	2.94	2.96

TAB. 3 – *Résultats itermédiaires et finaux obtenus pour chacune des quatres étapes de AntClass pour les quatres bases artificielles. «ACM» signifie Algorithme des centres mobiles, E_c correspond au taux d'erreur de classification et c' correspond au nombre de classes trouvé. Intermediary and final results obtained for each of the four step of AntClass for the artificial databases. ACM is the Kmeans algorithm, E_c is the classification error and c' is the number of found clusters.*

Les résultats sont présentés dans le tableau 3. Nous avons indiqué les résultats intermédiaires obtenus à chacuns des 4 étapes de AntClass afin d'illustrer la progression qui a lieu au cours de la classification.

Le premier algorithme utilisant seulement les fourmis sur les objets trouve une classification initiale des données mais qui contient trop de classes ainsi que des erreurs de classification. La convergence de cette approche purement stochastique serait longue à obtenir. Il faut également gérer le cas des objets libres qui n'ont été affectés à aucun tas.

A la fin de la deuxième étape d'AntClass, les erreurs de classification ont été

réduites mais le nombre de classes est encore beaucoup trop élevé. Cela est dû au fait que l'ACM est très sensible à la partition initiale qui lui est fournie. Si celle-ci contient trop de classes, la partition finale sera loin de l'optimum. Lors de cette étape, tous les objets sont affectés à un tas.

Une fois la troisième étape effectuée, les fourmis font converger la classification vers le bon nombre de classes en agrégeant directement des tas d'objets. On peut noter également qu'il reste des erreurs de classification. Finalement, lors de la dernière étape, l'utilisation de l'ACM diminue ces erreurs de classification. Mais cette fois, étant donné que le nombre de classes a été bien mieux évalué et qu'une partition quasi-optimale a été calculée, l'ACM trouve une partition souvent optimale.

Résultats sur des bases de données réelles

Base de donnée	c	c'	E_c
Artif. 1	4	4	0.00 %
Artif. 2	9	9.02	0.00 %
Artif. 3	4	4.42	4.66 %
Artif. 4	3	2.96	1.33 %
Iris	3	3.02	15.4 %
Wine	3	3.06	5.38 %
Glass	2-6	7.7	4.48 %
Soybean	4	4.82	0.13 %
Thyroid	3	3.28	6.38 %
Breast cancers	2	4.6	3.50 %

TAB. 4 – *Résultats obtenus par AntClass sur des bases artificielles et réelles. Results obtained by AntClass with artificial and real databases.*

Ces résultats sont présentés dans le tableau 4. Les bons résultats obtenus sur les bases artificielles sont confirmés sur les bases réelles, sauf peut être pour la base des Iris de Fisher (Fisher, 1936) où le nombre de classes est correct mais où il reste des erreurs de classification. Une des trois classes (Sétosa) est facilement séparable des autres, mais il est bien connu que les deux autres sont impossibles à séparer correctement même en connaissant la classification à l'avance (cas de l'apprentissage supervisé).

Pour les autres bases, les taux d'erreur de classification a posteriori sont très bons. De plus, AntClass approche très bien le nombre de classes réel. Pour la base Glass, on peut définir de 2 à 6 classes. On constate bien que AntClass découvre les 6 classes «naturelles», ce qui souligne bien un trait caractéristique des données.

DISCUSSION

AntClass peut être considéré comme une extention des travaux de Lumer et Faieta (1994). Parmi les améliorations que nous présentons dans cet article, on peut noter par exemple les points suivants : l'introduction d'heuristiques plus robustes inspirées des fourmis, la résolution du problème des objets non affectés, l'accélération

de la convergence grâce à l'algorithme des centres mobiles, l'utilisation d'une classification hiérarchique sur les tas d'objets, l'expérimentation de l'algorithme obtenu sur de nombreux problèmes réels et une comparaison avec les résultats obtenus par les centres mobiles seuls.

Les travaux futurs consistent à tester comment se comporte AntClass sur des bases de données de taille plus importante, comme dans une application réelle en cours d'étude. Nous allons également considérer d'autres formes d'interaction entre les fourmis, comme l'échange d'objets lorsque deux fourmis se croisent.

RÉFÉRENCES

BILCHEV, G. et PARMEE, I. (1996). « Constrained Optimisation with an Ant Colony Search Model ». Dans *Second Conference on Adaptive Computing in Engineering Design and Control*, Plymouth, UK.

DENEUBOURG, J.-L., GOSS, S., FRANKS, N., SENDOVA-FRANKS, A., DETRAIN, C., et CHRETIEN, L. (1991). « The dynamic of collective sorting robot-like ants and ant-like robots ». Dans MEYER, J.-A. et WILSON, S., éditeurs, *First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior*. MIT-Press.

DI CARO, G. et DORIGO, M. (1997). « AntNet: A Mobile Agents Approach to Adaptive Routing ». Rapport Technique 97-12, IRIDIA, Université Libre de Bruxelles, Belgium.

DORIGO, M. et GAMBARDELLA, L. (1997). « Ant Colony Sytem: A Cooperative Learning Approach to the Travelling Salesman Problem ». *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*, 1(1):53–66.

FISHER, R. (1936). « The Use of Multiple Measurements in Axonomic Problems ». *Annals of Eugenics*, 7:179–188.

FRESNEAU, D. (1985). « Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant ». *Insectes Sociaux, Paris*, 32(2):109–116.

GAMBARDELLA, L., TAILLARD, E., et DORIGO, M. (1997). « Ant Colonies for the QAP ». Rapport Technique 97-4, IDSIA, Lugano, Switzerland.

GOSS, S. et DENEUBOURG, J.-L. (1991). « Harvesting by a group of robots ». Dans VARELA, F. et BOURGINE, P., éditeurs, *First European Conference on Artificial Life, Paris, France*, pages 195–204. MIT Press.

JAIN, A. et DUBES, R. (1988). *Algorithms for Clustering Data.* Prentice Hall Advanced Reference Series.

KUNTZ, P., LAYZELL, P., et SNYERS, D. (1997). « A Colony of Ant-like Agents for Partitioning in VLSI Technology ». Dans HUSBANDS, P. et HARVEY, I., éditeurs, *Fourth European Conference on Artificial Life*, pages 417–424. MIT Press, Boston.

LUMER, E. et FAIETA, B. (1994). « Diversity and Adaptation in Populations of Clustering Ants ». Dans *Third International Conference on Simulation of Adaptive Behavior: From Animals to Animats 3*, pages 501–508.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 53-59 (2000)

UTILISATION DU VECTEUR D'INTÉGRATION DU TRAJET DANS L'APPRENTISSAGE DE ROUTE CHEZ UNE FOURMI

Bertrand SCHATZ[1,2], Stéphane CHAMERON[1,2], Guy BEUGNON[1] & Thomas S. COLLETT[2]

1) LEPA, FRE-CNRS 2041, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex, France
2) School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9RH, U.K.

Résumé : Les fourmis du genre *Cataglyphis* apprennent des routes familières pour se déplacer entre un site alimentaire et leur nid. Chez certaines espèces, ces routes peuvent être de plusieurs centaines de mètres et impliquent l'acquisition d'une séquence motrice et de vues du paysage environnant. Il est fondamental que cet apprentissage se fasse rapidement, notamment du fait de la faible espérance de vie des ouvrières en milieu naturel. Nous avons analysé ici la possibilité d'une utilisation du vecteur d'intégration de trajet par les fourmis pour accélérer l'apprentissage d'une séquence de scènes visuelles, par la sélection dans l'environnement complexe des seules scènes efficaces pour le retour au nid. À chacune de leurs sorties, les ouvrières intègrent continuellement ce vecteur en estimant la distance et la direction qui les relient à leur nid, ce qui leur permet d'y revenir en ligne droite depuis l'endroit où elles se trouvent. La perception d'une diminution des valeurs de ce vecteur leur signale qu'elles se déplacent dans la bonne direction, et pourrait ainsi déclencher ou autoriser la mémorisation des vues pertinentes. Un tel processus nous semble à même de faciliter l'acquisition de ces vues tout au long de la route de retour. Afin de tester cette hypothèse, des fourrageuses de *Cataglyphis cursor* sont entraînées à négocier des labyrinthes de différentes formes qui les conduisent d'un site alimentaire à leur nid. Un passage efficace dans chaque labyrinthe nécessite que les ouvrières apprennent à discriminer quatre paires distinctes de repères visuels. Dans ces conditions, nous montrons que si le vecteur diminue lorsque les ouvrières s'approchent puis passent sous ces repères, ceux-ci sont appris, alors que si ce vecteur augmente, ou reste inchangé, aucun apprentissage visuel n'intervient.

Mots-clés : *Navigation, apprentissage, séquence visuelle,* Cataglyphis cursor

Abstract: The use of path integration to guide route learning in ants

Cataglyphid ants learn familiar routes between a feeding site and their nest. In some species, routes may be several hundred metres long and involve the acquisition of a sequence of actions and views of the surrounding landscape. One of the fundamental problems in sequence learning is how to make the process rapid, mainly because of the short life span. We explore here whether ants exploit path integration to help speed up their acquisition of a sequence of views, by filtering only the ones that effectively lead to the nest. Foraging ants continually monitor their net distance and direction from the nest, enabling them to return directly home from any point using their computed 'home vector'. A drop in the home vector could signal that the ant moves in the correct direction and that it is appropriate to store significant views. Such a process could able to guide acquisition along the whole route. To test this hypothesis, *C. cursor* workers were trained to negotiate mazes of different shapes which led from a feeding site to the nest. Efficient passage of each maze required the ants to discriminate between four separate pairs of black shapes. We show that if the home vector drops while the ant approaches and passes a shape, the shape's appearance is learnt, but if the vector grows or remains unaltered no visual learning occurs.

Key words: *Navigation, learning, visual sequence,* Cataglyphis cursor

INTRODUCTION

Les hyménoptères sociaux suivent des routes familières entre leur nid et des sites alimentaires. Dans de nombreux cas leurs trajets sont guidés par des repères visuels terrestres (Baerends, 1941 ; Thorpe, 1950 ; Janzen, 1971 ; Rosengren, 1971 ; Heinrich, 1976 ; Collett et coll., 1992, 1993 ; Wehner, 1992 ; Schatz et coll., 1995, 1999b ; Thomson et coll., 1997 ; Wehner et coll., 1996). Chez certaines espèces du genre *Cataglyphis*, ces routes peuvent être longues de plusieurs centaines de mètres et impliquer l'acquisition d'une séquence de segments moteurs et/ou d'une séquence de vues du paysage environnant (Wehner, 1987). Un des problèmes fondamentaux dans l'apprentissage de séquence est de rendre ce processus rapide sachant que la durée de vie d'une fourmi fourrageuse peut être relativement courte : seulement 6 jours en moyenne pour *Cataglyphis bicolor* (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel, 1984 ; voir aussi Collett, 1998). Nous avons testé ici si les fourmis pouvaient utiliser le vecteur d'intégration de trajet pour accélérer l'apprentissage d'une séquence de vues.

Nous avons pour cela manipulé expérimentalement les caractéristiques de ce vecteur. Lorsqu'une fourmi sort de son nid pour fourrager, son trajet est sinueux jusqu'au moment où elle découvre un aliment. A partir de ce point, son trajet de retour au nid s'effectue en ligne droite. Cette performance s'explique par la capacité des ouvrières à intègrer continuellement un vecteur, c'est-à-dire une distance et une direction (Wehner, 1987 ; Wehner & Wehner, 1990), tant lors de l'aller que lors du trajet retour au nid (Schmidt et coll., 1992). Elles utilisent donc ce vecteur d'intégration de trajet pour revenir à leur nid en ligne droite depuis l'endroit où elles se trouvent. Ainsi, lorsqu'une ouvrière se déplace, les valeurs de ce vecteur augmentent quand elle s'éloigne de son nid, ou diminuent lorsqu'elle s'en rapproche. Notre hypothèse est de considérer qu'une diminution des valeurs de ce vecteur signalerait un déplacement dans la bonne direction, et pourrait ainsi constituer un signal d'apprentissage à même de faciliter l'acquisition des repères visuels tout au long de la route de retour. Afin de tester cette hypothèse, nous avons entraîné des fourrageuses de l'espèce *Cataglyphis cursor* à revenir à leur nid en traversant des labyrinthes, qui permettent de modifier la valeur du vecteur d'intégration sans modifier la distance parcourue.

MATERIEL ET METHODES

Animaux

La fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* fourrage individuellement, sans recrutement, sur des distances allant de quelques centimètres à une vingtaine de mètres (Lenoir et coll., 1990). Nous avons récolté une colonie avec reine d'environ 2000 ouvrières dans l'Aude (sud de la France). Logée dans un nid artificiel, cette colonie est placée dans un pièce expérimentale, maintenue à 25° C et sous une photopériode 12L/12D.

Dispositif expérimental

Notre premier labyrinthe est linéaire de façon à ce que les ouvrières rentrent à leur nid en ligne droite, leur vecteur d'intégration diminuant graduellement lorsqu'elles reviennent à leur nid. En sortant du nid, elles empruntent un tunnel de 122 cm de long jusqu'à une aire de fourragement contenant un réservoir d'eau sucrée où elles viennent s'alimenter. La majeure partie d'entre elles sont libres de se déplacer dans la partie inférieure du dispositif. Certaines ouvrières, marquées individuellement, sont testées dans la partie supérieure du dispositif correspondant au labyrinthe. Celles-ci sont collectées dans l'aire de fourragement, placées dans une boîte d'attente et relâchées ensuite une par une au début de labyrinthe qu'elles doivent traverser pour revenir à leur nid.

Ce labyrinthe est constitué de 4 boîtes identiques, fluonées, et reliées entre elles par des tunnels (Fig. 1a). Chaque boîte possède une entrée et deux sorties, dont l'une est

une voie sans issue alors que l'autre conduit à la boîte suivante. Chacune de ces issues est repérée par une forme noire distincte. Les huit formes utilisées sont d'aires égales, imprimées en noir sur papier blanc et représentent une valeur angulaire comprise entre 14 et 20° depuis l'entrée de la boîte. De plus, deux indices directionnels forts sont fournis dans la pièce expérimentale : une grande feuille de carton noir sur un côté du labyrinthe, et une lampe de 150 Watt alignée selon l'axe nid-tunnel.

Nous avons également conçu quatre autres arrangements de tunnel et de labyrinthe, de façon à ce que le vecteur d'intégration augmente ou diminue sur la totalité ou sur une partie du parcours d'une fourmi revenant à son nid. Dans ces dispositifs, le tunnel et/ou le labyrinthe sont conçus en forme de U de façon à introduire une divergence entre la direction suivie par la fourmi et celle de son vecteur d'intégration. Nous avons testé deux variantes de la combinaison tunnel linéaire et labyrinthe, à savoir une variante avec les boîtes 1 et 2 en direction opposée au vecteur et les boîtes 3 et 4 dans la même direction que le vecteur et une seconde variante qui correspond au cas inverse (Fig. 2). Le but est ici de tester l'influence de ces conditions de test sur l'apprentissage visuel.

Procédure d'apprentissage

La tache consiste pour les individus à apprendre les repères visuels indiquant l'issue positive de chacune des quatre boîtes. Ils sont donc entraînés individuellement à retourner au nid au travers d'un labyrinthe donné. Nous avons établi des critères pour éliminer au cours des tests les fourmis aux temps de trajets trop importants (Chameron et coll., 1998). Pour éviter que les fourmis ne développent une préférence motrice dans chaque boîte, les positions relatives des repères positifs et négatifs sont inversées entre les deux conditions expérimentales qui sont successivement présentées d'un trajet à l'autre à chaque fourmi.

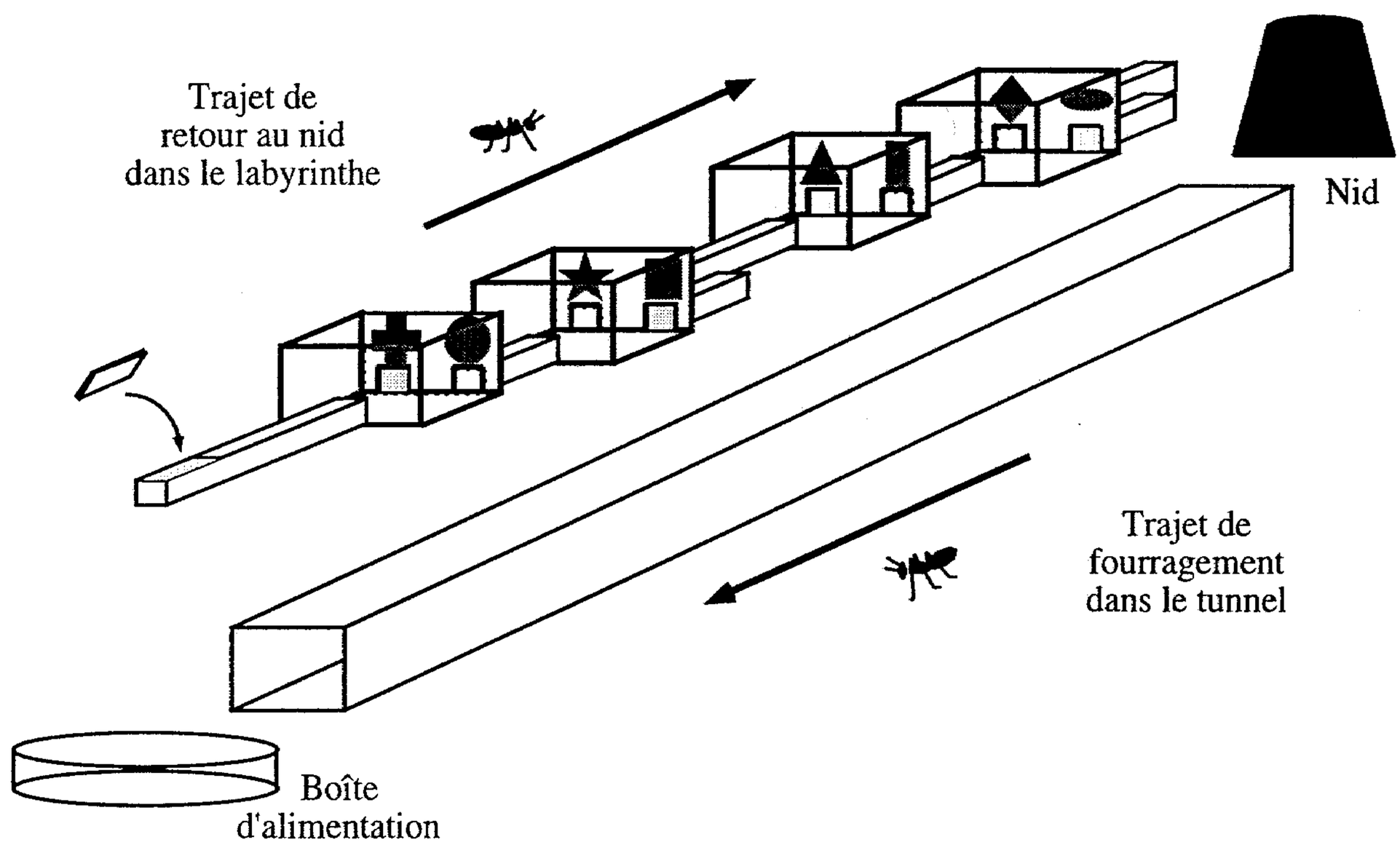


Figure 1: *Schéma du labyrinthe, avec tunnel et labyrinthe linéaire. Dans toutes les conditions, le labyrinthe est placé directement au-dessus du tunnel. Les fourmis arrivent à l'aire de fourragement à travers le tunnel et retournent au nid une à une par le labyrinthe linéaire. Les issues positives de chacune des quatre boîtes sont respectivement indiquées par un rond, une étoile, un rectangle et un losange.*
Diagrams of maze with linear tunnel and maze. In all conditions, the maze is placed directly over the tunnel. Ants approach the feeder along a linear tunnel and return home singly through a linear maze. The open exit from the compartment 1 of the maze is labelled by a black circle, and the open exits from other three compartments by a star, a rectangle and a diamond, respectively.

Traitement statistique

Pour chaque individu, nous enregistrons la première issue choisie dans chaque boîte lors de chaque trajet. Nous utilisons un test binomial pour tester si le nombre observé d'erreurs cumulées effectuées par le groupe d'individus testés est significativement différent à $P < 0,01$ du nombre théorique d'erreurs cumulées. Cette analyse tient compte du nombre de passages effectués, ainsi que de la taille du groupe d'individus testés. Pour déterminer si un individu a appris les repères visuels de la séquence, nous comptons le nombre d'erreurs cumulées qu'il a réalisé au niveau de chaque boîte. Le test binomial est ensuite utilisé pour déterminer si le score de cet individu est inférieur ou non au score qui serait obtenu par choix aléatoire à $P < 0,05$.

RÉSULTATS

Apprentissage visuel de la séquence

Nous avons représenté les résultats obtenus pour chaque boîte et pour les cinq types de dispositifs testés (Fig. 2).

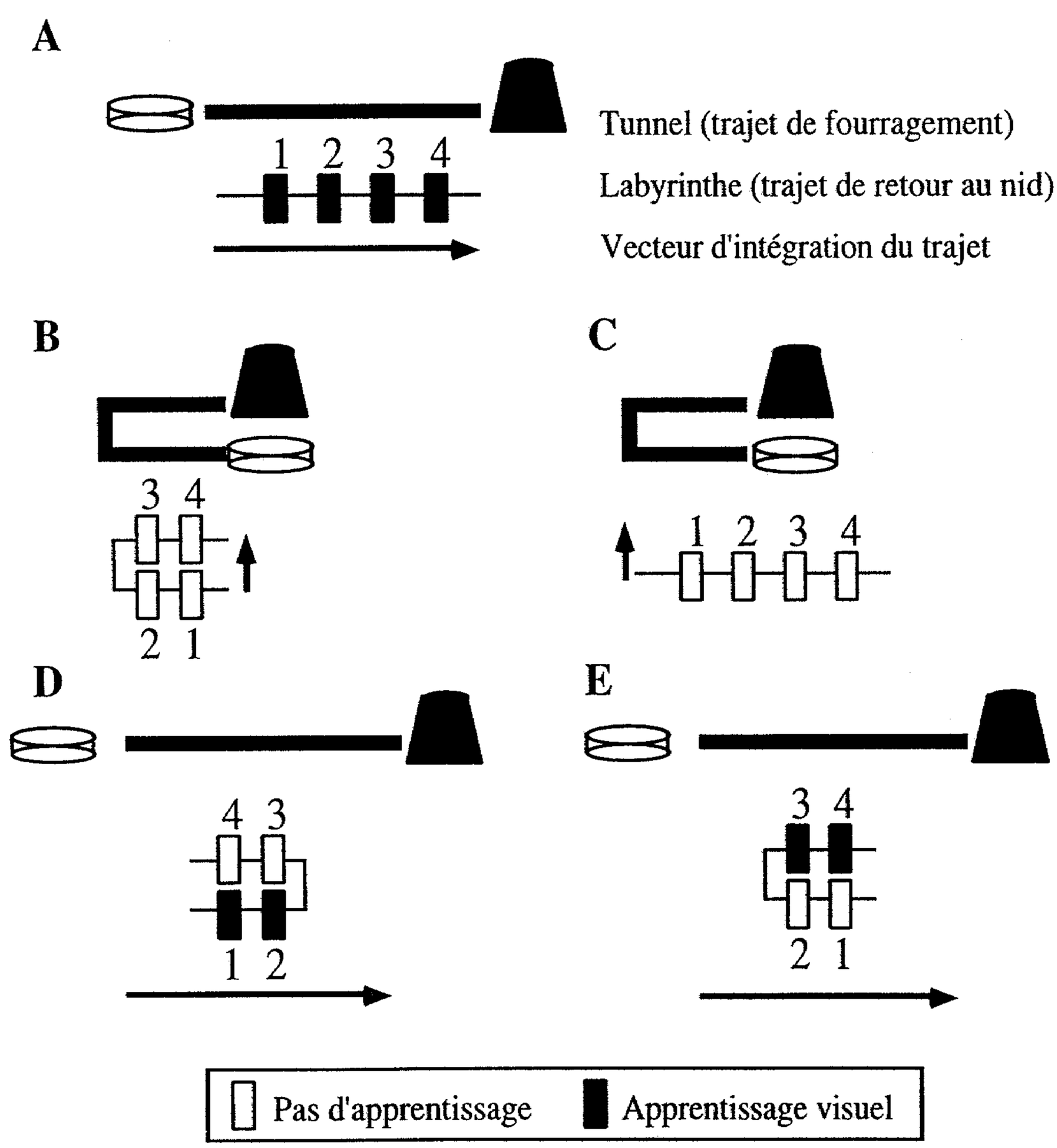


Figure 2: Schéma des résultats obtenus pour l'apprentissage visuel dans les cinq dispositifs (A-E).
Schema of results obtained for visual learning in the five set-ups (A-E).

Lorsque le tunnel et le labyrinthe sont rectilignes (premier dispositif), les repères visuels positifs sont significativement appris après 13, 11, 5 et 1 essais respectivement dans les boîtes 1, 2, 3 et 4 (Fig. 2A). Le nombre très faible d'erreurs obtenu en boîte 4 lors du premier passage s'explique par une adaptation motrice aux régularités du labyrinthe, qui voit son effet très rapidement diminuer au cours des passages successifs. L'analyse individuelle des 16 individus ayant atteint 100 passages dans le labyrinthe montre que 13 ont appris les repères positifs des boîtes 1 et 2, 16 ceux de la boîte 3 et 15 ceux de la boîte 4. Globalement, les repères visuels positifs de chaque boîte sont donc appris par les fourrageuses qui reviennent à leur nid en traversant le labyrinthe dont la direction correspond à celle de leur vecteur d'intégration de trajet.

Lorsque le tunnel est en forme de U avec un labyrinthe rectiligne ou également en U (deuxième et troisième dispositifs), aucun repère positif des quatre boîtes n'est appris (Fig. 2B et 2C). Pour ces deux dispositifs, un nombre important d'individus a été éliminé, ceux-ci se montrant peu disposés à se déplacer dans le labyrinthe dont la direction initiale est respectivement orthogonale ou opposée à celle du tunnel menant à l'aire de fourragement.

Lorsque le tunnel est rectiligne avec un labyrinthe en U (quatrième et cinquième dispositifs), les individus ont uniquement appris les repères positifs des boîtes qui sont disposées en direction du nid, montrant ainsi qu'ils sont capables d'apprendre les repères visuels positifs d'une partie seulement du labyrinthe (Fig. 2D et 2E). Ainsi, les boîtes 3 et 4 sont apprises dans le quatrième dispositif, c'est-à-dire lorsque le passage de 3 vers 4 rapproche l'ouvrière du nid. Inversement, ce sont les boîtes 1 et 2 qui sont apprises dans le cinquième dispositif, c'est-à-dire lorsque c'est cette fois le passage de 1 vers 2 qui rapproche l'ouvrière du nid. En fait, nous montrons que si le vecteur d'intégration diminue lorsque les ouvrières se déplacent dans le labyrinthe, elles apprennent les repères visuels des différentes boîtes. Par contre, aucun apprentissage visuel n'intervient lorsque ce vecteur augmente.

Apprentissage moteur de la séquence

Parallèlement, nous avons voulu tester si le vecteur d'intégration avait la même influence sur l'apprentissage moteur. Pour ce faire, les deux derniers tests ont été répétés en autorisant cette fois l'apprentissage moteur, c'est-à-dire en laissant la séquence motrice inchangée d'un passage à l'autre. Dans ces conditions, toutes les boîtes ont été apprises et ceci de façon relativement plus rapide (Fig. 3a et 3b). Il semble donc que l'apprentissage moteur puisse se mettre en place indépendamment de la direction donnée par le vecteur d'intégration.

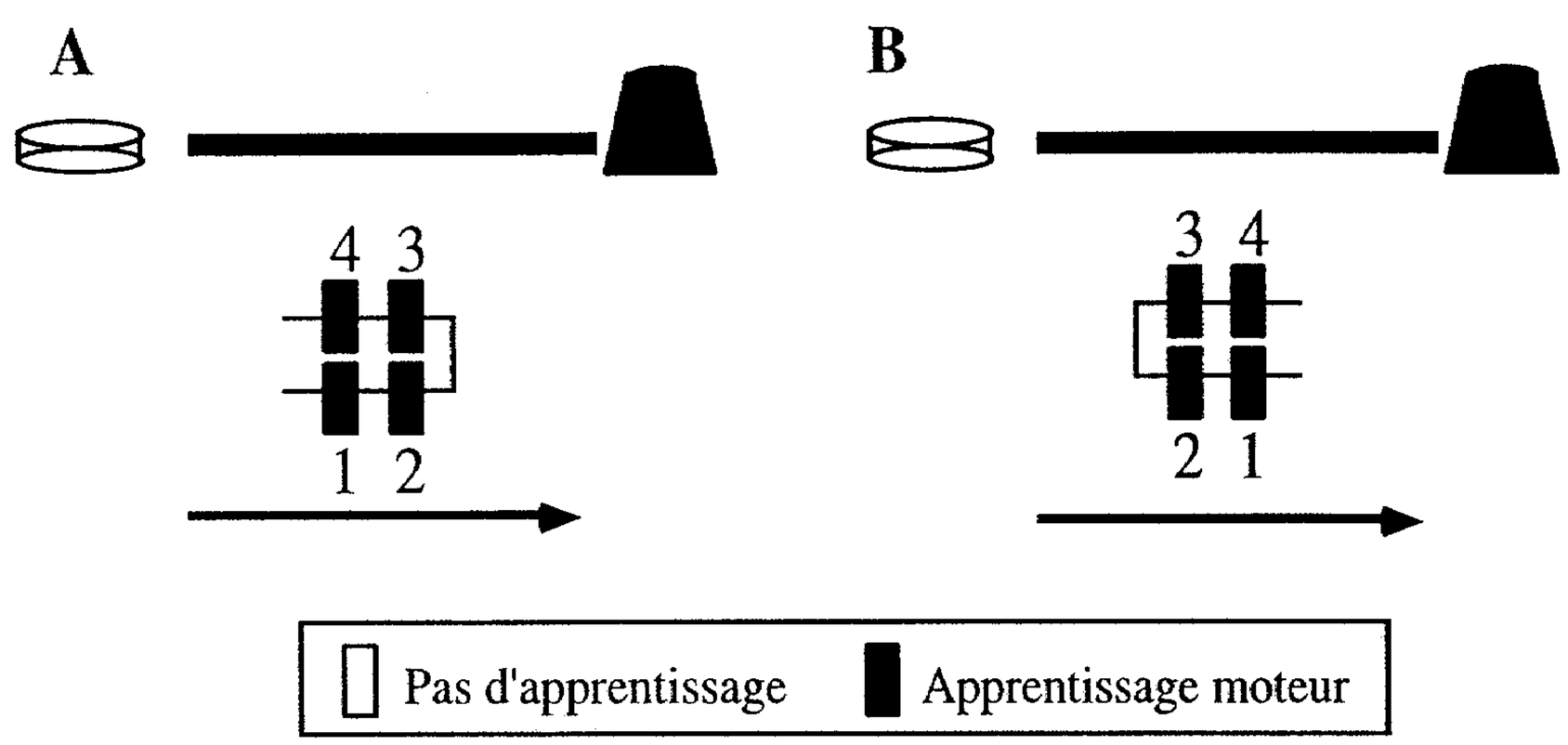


Figure 3: Schéma des résultats obtenus pour l'apprentissage moteur dans les deux dispositifs utilisés.
Schema of results obtained for motor learning in the two set-ups used.

DISCUSSION

Les résultats obtenus au cours de cette étude nous semblent particulièrement intéressants car de nombreuses espèces de fourmis sont capables de mémoriser certains repères pertinents de l'environnement et de les utiliser pour orienter plus efficacement leurs trajets de retour au nid. Le rôle des mécanismes d'intégration du trajet démontré chez *C. cursor* pourrait donc se retrouver chez d'autres espèces. De plus, de telles routes constituent une structure mnésique de connaissance de l'environnement plus robuste et plus économique qu'une représentation sous forme de cartes (Wehner et coll., 1990).

Les résultats présentés ici nous permettent d'établir un scénario en trois étapes de l'établissement progressif de ces routes chez la fourmi *C. cursor* (Schatz et coll., 1999a). (i) Lors des premiers trajets, chaque ouvrière retourne au nid, guidée par son vecteur d'intégration. Ce faisant, elle peut mémoriser une suite de séquences motrices. L'orientation de ces segments de trajets par rapport au vecteur d'intégration de l'individu ne semble pas influencée cette première phase; la mise en place de cette première représentation du trajet retour sous la forme d'une séquence motrice pouvant donc intervenir quelle que soit la direction de cette séquence. (ii) Lors des trajets suivants, l'apprentissage visuel va se mettre en place uniquement lorsque les ouvrières se rapprochent de leur nid, c'est-à-dire lorsque la direction de leur déplacement correspond à celle de leur vecteur d'intégration. Ce résultat confirme notre hypothèse de départ, à savoir que la perception d'une diminution de ce vecteur est nécessaire à l'acquisition des scènes visuelles le long de la route de retour. De plus, un rôle de signal renforcateur du vecteur d'intégration autoriserait un apprentissage indépendant de chaque repère visuel par rapport aux autres repères de la route. (iii) La troisième étape de l'établissement des routes correspond à une optimisation de ce trajet de retour au nid. Le vecteur d'intégration pourrait en effet donner une information contextuelle fiable permettant aux individus de développer une plus grande sensibilité aux repères correspondants à chaque étape du trajet. Au cours des retours successifs, le trajet devrait donc progressivement s'améliorer grâce à la prise en compte de plus en plus précoce des repères visuels le long du parcours, aussi précoce que le permet le terrain.

Ces résultats permettent donc de mieux comprendre l'orientation de la fourmi *C. cursor* dans son milieu, et les interactions existant entre les différents mécanismes navigationnels. Ils pourraient ainsi inciter la comparaison à d'autres espèces de fourmis, d'insectes et même de vertébrés à place centrale de fourragement.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par la Commission Européenne (programme TMR) pour B.S. et T.S.C., le MENESR pour S.C., le programme Cogniscience du CNRS pour G.B., le BBSRC et le programme Human Frontier Science pour T.S.C. Nous remercions également V. Fourcassié, P. Graham, M. Jones et J. Lauga pour leurs commentaires qui ont permis d'améliorer le texte.

RÉFÉRENCES

Baerends G.P., 1941. Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. *Jur. Tidjschr. Ent. 84*: 81-275.

Chameron S., B. Schatz, I. Pastergue-Ruiz, G. Beugnon & T.S. Collett, 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. R. Soc. Lond.* B *265*: 2309-2313.

Collett T.S., 1998. Rapid navigational learning in insects with a short lifespan. *Conn. Sci. 10*: 255-270.

Collett T.S., E. Dillmann, A. Giger & R. Wehner, 1992. Visual landmarks and route following in desert ants. *J. Comp. Physiol. A 170*: 435-442.

Collett T.S., S.N. Fry & R. Wehner, 1993. Sequence learning by honeybees. *J. Comp. Physiol. A 172*: 693-706.

Heinrich B., 1976. Foraging specialisations of individual bumble bees. *Ecol. Monogr. 46*: 105-128.

Janzen D.H., 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science N.Y. 171*: 203-205.

Lenoir A., E. Nowbahari, L. Querard, N. Pondicq & C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologica 11*: 3-18.

Rosengren R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fenn. 133*: 1-106.

Schatz B., S. Chameron, G. Beugnon & T.S. Collett, 1999a. Path integration as a source of reinforcement signals for visual sequence learning in the ant *Cataglyphis cursor. Nature 399*: 769-772.

Schatz B., J.-P. Lachaud & G. Beugnon, 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Formicidae). *Sociobiology 26*: 269-282.

Schatz B., J.-P. Lachaud & G. Beugnon, 1999b. Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum. J. Exp. Biol. 202*: 1897-1907.

Schmid-Hempel P. & R. Schmid-Hempel 1984. Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc. 31*: 345-360.

Schmidt I., T.S. Collett, F.X. Dillier & R. Wehner1992. How desert ants cope with enforced detours on their way home. *J. Comp. Physiol. A. 171*: 285-288.

Thomson J.D., M. Slatkin & B.A. Thomson, 1997. Trapline foraging by bumblebees. II. Definition and detection from sequence data. *Behav. Ecol. 8*: 199-210.

Thorpe W. H., 1950. A note on detour experiment with *Ammophila pubescens* Curt. (Hymenoptera; Sphecidae). *Behaviour 13*: 257-263.

Wehner R. 1987. Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahara desert) and *Ocymyrmex* (Namib desert). In: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects (Experientia Suppl. 54)* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg Eds.), pp. 15-42. Birkhäuser Verlag, Basel.

Wehner R., 1992. Arthropods. In *Animal homing* (ed. F. Papi), pp. 45-144. London: Chapman and Hall.

Wehner R., B. Michel & P. Antonsen, 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol. 199*: 129-140.

Wehner R. & S. Wehner 1990. Insect navigation: use of maps or Ariane's thread? *Ethol., Ecol. & Evol. 2*: 27-48.

Wehner R., S. Bleuler, C. Nievergelt & D. Shah, 1990. Bees navigate by using vectors and routes rather than maps. *Naturwissenschaften 77*: 479-482.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 61-64 (2000)

DÉGÂTS CAUSÉS PAR LES TERMITES SUR LES BÂTIMENTS DANS LA RÉGION DE DAKAR AU SÉNÉGAL

Sun Heat HAN

Laboratoire d'Écophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII, 94010 Créteil, France

Résumé: Une étude sur l'attaque de bâtiments par les termites a été faite dans la région de Dakar au Sénégal. Six espèces de termites appartenant à 3 familles sont particulièrement nuisibles. Il s'agit de *Cryptotermes brevis* (Kalotermitidae), *Coptotermes intermedius* (Rhinotermitidae, Coptotermitinae), *Amitermes evuncifer* (Termitidae, Termitinae), *Macrotermes subhyalinus*, *Odontotermes nilensis*, *Microtermes toumodiensis* (Termitidae, Macrotermitinae). Pour lutter contre ces termites nous avons traité avec le chlorpyrifos-éthyl, un insecticide organo-phosphoré.

Mots-clés: *Termites, bâtiment, Sénégal.*

Abstract: Termite damages to buildings in Dakar region (Senegal)

Termite damages to buildings in Dakar region in Senegal were studied. Six species belonging to three families were involved: *Cryptotermes brevis* (Kalotermitidae), *Coptotermes intermedius* (Rhinotermitidae, Coptotermitinae), *Amitermes evuncifer* (Termitidae, Termitinae), *Macrotermes subhyalinus*, *Odontotermes nilensis*, *Microtermes toumodiensis* (Termitidae, Macrotermitinae). These termites have been successfully treated with Ethyl-chlorpyrifos.

Key words: *Termites, building, Senegal.*

INTRODUCTION

A Dakar, les termites nuisibles sont rencontrés dans les cultures, les jardins et les habitations. Bien qu'il existe un certain nombre de travaux concernant les dégâts de termites aux habitations (Noirot & Alliot, 1947; Mathieu, 1959; Velderrain, 1991; Pearce, 1997), aucune donnée n'existe pour la région de Dakar à l'exception des travaux de Han (1994). Afin de compléter ces travaux, une étude a été entreprise dans 3 autres sites de Dakar.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Nous avons choisi 3 sites différents se trouvant dans la région de Dakar: un nouveau quartier résidentiel appelé Voie du Nord (VDN), le Lycée français Jean Mermoz et le Camp militaire français 23ème BIMA.

- Quartier résidentiel Voie du Nord: le nombre de maisons observées est de 80 dont 22 d'entre elles étaient en cours de construction. La superficie habitable de ces maisons varie de 100 à 200 m^2.
- Lycée Jean Mermoz: trois salles ont été observées: 2 salles de documentations (une de 370 m^2, une autre de moitié plus petite) et une salle de travaux pratiques de chimie de 70 m^2.
- Camp militaire: trois bâtiments ont été inspectés. Le 1er bâtiment de 352 m^2 comprend 14 pièces, le 2ème bâtiment de 320 m^2 est composé de 4 pièces, et une pièce de 50 m^2 du 3ème bâtiment.

Nous recherchons autour des bâtiments les termitières épigées, à l'intérieur et à l'extérieur des bâtiments les galeries de termites se trouvant sur le mur, les portes, les fenêtres, les prises électriques et les déjections des termites du bois sec sous les meubles.

Méthodes

Techniques de traitements curatifs : L'insecticide utilisé est le Dursban 4 (Chlorpyrifos-éthyl) à 5%.

. *Contre les termites à l'exception des termites du bois sec*

- A l'extérieur des maisons ou des bâtiments, une tranchée est creusée le plus près possible du mur: 30 à 40 cm de profondeur et de 20 à 30 cm de large. L'insecticide est déversé à raison de 5 litres au mètre linéaire et la tranchée est rebouchée avec la terre.
- A l'intérieur des immeubles et dans chaque pièce, une quinzaine de trous sont creusés d'une section de 20 à 30 cm de longueur, de 10 à 15 cm de large et de 15 à 20 cm de profondeur normalement à l'endroit où il y a des galeries de termites. L'insecticide y est déversé à raison de 1 litre par trou puis rebouché avec du ciment.
- Avant le traitement, les galeries sont enlevées.
- Toutes les faces des pièces de bois sont pulvérisées.
- Les termitières épigées sont détruites mécaniquement (suppression de couple royal), puis traitées avec le même insecticide en raison de 10 à 15 litres par termitière.

. *Contre les termites du bois sec*

- Le Dursban 4 est injecté avec une seringue dans les trous et toute la surface du meuble est badigeonnée.

RÉSULTATS

I. Quartier résidentiel Voie du Nord

Sur 80 maisons, 80% d'entre elles présentaient des galeries construites par *Odontotermes nilensis* sur les murs extérieurs.

Sur 21 maisons observées, on a relevé pour 44% d'entre elles la présence de galeries de *Odontotermes nilensis* sur les murs intérieurs, la plupart du temps, ces galeries partaient d'une prise électrique.

Sur 21 maisons observées, 66% ont des portes et des cadres de portes endommagés par cette même espèce.

Une espèce de termite du bois sec, *Cryptotermes brevis* a été trouvée dans une des maisons à savoir dans le bois du lit et sous un fauteuil grâce à la présence de déjections à l'extérieur du bois.

Deux maisons infestées par des termites ont été traitées à l'intérieur et à l'extérieur.

Après 3 mois de traitement, une trentaine d'individus ont été observés et par conséquent un deuxième traitement a été réalisé.

Après 2 ans de traitement, aucun termite n'a été observé.

II. Lycée Jean Mermoz

Ce lycée est constitué d'une centaine de salles préfabriquées dont 3 ont été attaquées par les termites. Dans les 2 salles de documentations, trente cinq galeries ont été observées à l'extérieur et douze à l'intérieur.

Dans la grande salle de documentation, les termites *Odontotermes nilensis* ont attaqué les papiers. Les trous se trouvant à l'intérieur de cette salle ont été traités et à l'extérieur une barrière a été réalisée comme signalé précédemment.

Autour de la petite salle de documentations, une tranchée a été creusée. Face à l'un des pans de mur des trous ont été creusés avec un espace de 1m entre chaque trou.

A l'intérieur de la salle de travaux pratiques de chimie, une colonie de *Macrotermes subhyalinus* se trouvant sous l'estrade présentait une partie épigée de 20 cm de diamètre et d'une dizaine de centimètres de hauteur. Le premier travail a consisté

à surveiller et à retirer cette partie épigée du nid tous les jours sans déranger la population de la colonie et ceci pendant 4 semaines. Puis le nid a été entièrement détruit. Nous avons pu récupérer le couple royal avec une reine de 4 cm de long. Nous avons également traité les 2 salles contiguës. A l'extérieur, nous avons creusé une barrière et nous avons traité comme précédemment.

Après un an et demi de traitement, aucun termite n'a été observé dans les trois salles du Lycée.

III. Camp militaire (23ème BIMA)

Dans le 1er bâtiment, 5 pièces sont infestées par des termites. Nous avons rencontré une seule espèce de termite, *Odontotermes nilensis* qui s'est attaqué aux documents, aux étagères et aux cartons entreposés par terre.

Dans le 2ème et le 3ème bâtiment, toutes les pièces renferment des termites. Quatre espèces ont été dénombrées: *Macrotermes subhyalinus*, *Coptotermes intermedius*, *Microtermes toumodiensis,* et *Amitermes evuncifer* qui sont responsables de dégâts occasionnés aux différents matériels: 60 cartons d'eau minérale, 25 cartons de rations alimentaires avec les sachets en plastique de protection à l'intérieur perforés et 40 palettes en bois.

Le traitement à l'intérieur et à l'extérieur de ces bâtiments a été effectué comme cité précédemment. Les étagères ont été traitées par pulvérisation. On a en outre remplacé les cartons et les palettes endommagés et traité toutes les palettes neuves et anciennes. La colonie de *Macrotermes subhyalinus* se trouvant à quelques mètres du 2ème bâtiment a été entièrement détruite.

Après un mois de traitement, une cinquantaine d'individus ont été observés et un deuxième traitement a été réalisé.

Deux ans après ces traitements, aucun termite n'a été observé.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les dégâts causés par les termites sur les habitations s'observent partout au Sénégal. D'autres études dans 2 autres bâtiments se trouvant à Louga, soit à 191 Km de Dakar, ont montré que ce sont les mêmes espèces *Odontotermes nilensis* et *Microtermes toumodiensis* qui ont endommagé les habitations.

	Sites		
Espèces	**Voix du Nord**	**Lycée Jean Mermoz**	**Camp Militaire**
Amitermes evuncifer			+
Coptotermes intermedius			+
Cryptotermes brevis	+		
Microtermes toumodiensis			+
Macrotermes subhyalinus		+	+
Odontotermes nilensis	+	+	+

Tableau 1. *Espèces de termites impliquées dans les dégâts observés dans les 3 sites infestés à Dakar.*

Table 1. *Termites species involved in damages occuring in 3 infested sites in Dakar.*

Les espèces de termites recensées dans les différents sites étudiés dans la région de Dakar sont au nombre de 6 (Tab. 1), 6 espèces également trouvées dans nos précédentes études (Han, 1994) à l'Université de Dakar et celle d'Abidjan. Les 4 espèces (*Macrotermes subhyalinus, Odontotermes nilensis, Amitermes evuncifer, Cryptotermes brevis*) ont été rencontrées dans ces 2 études à l'exception de *Coptotermes sjoestedti* et *Schedorhinotermes lamanianus* (Han, 1994). En revanche, deux autres espèces, à savoir *Coptotermes intermedius* et *Microtermes toumodiensis*, ont été recensées dans cette présente étude.

En résumé, 6 espèces de termites ont été identifiées comme responsables des dégâts occasionnés aux habitations dans la région de Dakar. Les traitements chimiques réalisés ont abouti à l'éradication totale de toutes ces espèces pour une période de 1 an et demi à 2 ans dans les 3 sites étudiés. Quant aux traitements contre les termites ravageurs de bâtiments dans les deux Universités de Côte d'Ivoire et du Sénégal (Han, 1994) depuis 6 ans au Sénégal et 8 ans en Côte d'Ivoire plus aucun termite ni dégât n'a été observé.

RÉFÉRENCES

Han, S. H. 1994. Termite damages to University building in West Africa: Ivory Coast and Sénégal. *12th. Congr. I. U. S. S. I.*, Paris, p. 436.

Mathieu, H. 1959. Ce fléau méconnu le Termite. *J. B. Baillière & Fils éd.*, 93 pp.

Noirot, Ch. and H. Alliot, 1947. La lutte contre les termites. *Masson & Cie éd.*, 94 pp.

Pearce, M. J. 1997. Termites, Biology and Pest Management. *Cab International ed.*, 180 pp.

Velderrain, C. 1991. Danger Termites. *Min. Coop. Dévelop. & Gr. Rech. & Ech. Tech.*, 154 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 65-70 (2000)

CARACTÉRISATION DE LA MYRMÉCOFAUNE DE LA LITIÈRE DE LA FORÊT ATLANTIQUE DU SUD DE BAHIA - BRÉSIL

Sofia CAMPIOLO et Jacques H.C. DELABIE

Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC/CEPLAC, C.P.7, 45600-000 Ilhéus, Bahia (Brésil)
[campiolo@jacaranda.uescba.com.br] [delabie@nuxnet.com.br]

Résumé: Afin de caractériser la faune de fourmis de la litière de la Forêt Atlantique du sud de Bahia, Brésil, des échantillonnages ont été faits dans 4 fragments de forêt primaire et dans un de forêt secondaire récente. Un total de 183 espèces a été rencontré, la parcelle possédant la plus haute diversité étant celle de forêt secondaire (105). Le nombre d'espèces rencontrées en forêt primaire varie entre 73 et 86. La richesse totale estimée (Chao2) est bien plus grande dans la forêt secondaire qu'en forêt primaire. Dans la plupart des parcelles, l'espèce la plus commune est *Pyramica denticulata*. Les indices de similarité entre les parcelles de forêt primaire et secondaire ne sont pas différents significativement de ceux observés entre parcelles de forêt primaire, mais ils ne sont pas corrélés avec la distance entre les lieux d'échantillonnage alors que dans des travaux antérieurs sur les communautés des cacaoyères, une forte corrélation inverse fut observée entre similarité et distance.

Mots-clés: *Formicidae, communauté, litière, Brésil*

Abstract: Characterization of the leaf litter ant fauna of the Atlantic rain forest of southern Bahia – Brazil.

To characterize the leaf litter ant fauna of the Atlantic Rain Forest in southern Bahia, Brazil, four plots of primary forest remnants and one plot of recent secondary forest were sampled. A total of 183 species were found and the richest area is the secondary forest (105). The number of collected species in primary forest remnants varied between 73 and 86. The estimated total richness (Chao2) of the secondary forest is the largest that in remnants of primary forest. In most of the forest remnants, the commonest species is *Pyramica denticulata*. The similarity indices comparing primary and secondary forest areas are not statistically different from similarity among plots of primary forest, and there is no correlation between them and the distance between areas whereas in previous works on cocoa plantation communities, a strong inverse relationship has been observed between similarity and distance.

Key words: *Formicidae, community, litter, Brazil*

INTRODUCTION

Le sud-est de l'État de Bahia est extrêmement riche en espèces de plantes et d'animaux en raison des différents types de milieux qui y existent et dont le plus important est la Forêt Atlantique, un des biomes mondiaux qui possède un des plus hauts indices de biodiversité et aussi un des plus forts taux d'endémisme, au moins du point de vue de la végétation (Thomas et coll., 1998). L'introduction, dès le XVIIIème siècle, du cacaoyer originaire de la Région Amazonique dans la zone occupée à l'origine par la Forêt Atlantique, a contribué à préserver, jusqu'à nos jours, aussi bien

Localité	Buerarema	Ilhéus Mata da Esperança	Travessão	Una Reserve-CEPLAC	Uruçuca Serra Grande
Long. Lat.	14°45'S 39°13'W	14°47'S 39°03'W	14°08'S 39°16'W	15°16'S 39°05'W	14°27'S 39°02'W
Type de végétation	Forêt Secondaire	Forêt Primaire	Forêt Primaire	Forêt Primaire	Forêt Primaire
Nombre d'espèces observées / attendues (Chao2)	105 / 182,0	73 / 101,0	86 / 122,4	78 / 105,6	86 / 119,1
Les dix espèces les plus fréquentes (les chiffres entre parenthèses représentent la fréquence relative, en %, du nombre de pièges où l'espèce a été rencontrée)	*Solenopsis (D.)* sp.2 (72) *Pyramica denticulata* (70) *Solenopsis (D.)* sp.4 (54) *Sericomyrmex bondari* (36) *Paratrechina* sp.5 (30) *Hypoponera* sp. (30) *Brachymyrmex* sp.1 (28) *Pyramica subedentata* (28) *Wasmannia auropunctata* (24) *Pheidole* sp.1 (20)	*Octostruma rugifera* (96) *Pheidole* sp.23 (72) *Pheidole* sp.3 (62) *Pheidole* sp.2 (56) *Prionopelta antillana* (56) *Oligomyrmex panamensis* (52) *Pyramica crassicornis* (52) *Acropyga* sp.2 (48) *Crematogaster* sp.1 (42) *Solenopsis (D.)* sp.6 (32)	*Pyramica denticulata* (64) *Pheidole* sp.4 (42) *Solenopsis* sp.2 (42) *Pheidole* sp.1 (40) *Hypoponera* sp. (40) *Solenopsis* sp.1 (36) *Paratrechina* sp.4 (32) *Paratrechina* sp.8 (30) *Solenopsis (D.)* sp.7 (30) *Pyramica subedentata* (30)	*Pyramica denticulata* (70) *Pheidole* sp.2 (66) *Hypoponera* sp. (58) *Pachycondyla venusta* (46) *Pheidole* sp.4 (44) *Crematogaster* sp.1 (42) *Solenopsis (D.)* sp.2 (34) *Solenopsis (D.)* sp.1 (30) *Acropyga* sp.3 (26) *Pyramica subedentata* (26) *Pheidole* sp.3 (20)	*Pyramica denticulata* (52) *Solenopsis* sp.1 (46) *Wasmannia auropunctata* (44) *Hypoponera* sp. (40) *Pheidole* sp.3 (38) *Dolichoderus imitator* (36) *Solenopsis* sp.2 (32) *Prionopelta antillana* (32) *Solenopsis virulens* (30)

Tableau 1. *Principales caractéristiques des communautés de fourmis forestières, Bahia, Brésil.*
Table 1. *Main characteristics of the ant forest communities, Bahia, Brazil.*

d'importants fragments forestiers que des cacaoyères dans un paysage homogène, malgré les difficultés rencontrées par l'agriculture cacaoyère pendant la dernière décade (Alger et Caldas, 1994).

Dans les régions tropicales, les fourmis sont un des groupes dominants des milieux terrestres grâce à leur omniprésence (toutes les strates sont occupées par un nombre variable d'espèces), la biomasse qu'elles représentent et leur impact sur les autres êtres vivants (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Fowler et coll., 1991). En outre, et pour les mêmes raisons, elles peuvent être considérées comme d'excellents indicateurs de la qualité et de la richesse d'un écosystème grâce à la facilité avec laquelle elles peuvent être échantillonnées et ensuite étudiées (Majer, 1983 ; Andersen, 1990).

Dans le cadre d'une série d'études effectuées sur les fourmis des différents milieux régionaux, et afin de mieux caractériser la faune de fourmis de la litière de la Forêt Atlantique dont seulement quelques éléments ont déjà été caractérisés (Delabie et coll., 1997b, 2000a ; Majer et coll., 1997), des échantillonnages avec des pièges de Winkler (Belshaw et Bolton, 1993) ont été réalisés dans 4 fragments de forêt primaire et dans un de forêt secondaire récente.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La présente série d'études a été réalisée dans différentes parcelles de forêt primaire et secondaire du biome Forêt Atlantique du sud-est de l'Etat de Bahia, Brésil. L'ensemble des échantillonnages a été réalisé pendant la période 1997-1998 dans les localités de Buerarema, Ilheus, Uruçuca (Serra Grande), Travessão et Una (Tableau 1). Pour chaque parcelle, 50 échantillons de 1 m^2 de litière (incluant fragments de branches et bois en décomposition) ont été prélevés par intervalles de 50 mètres sur 12,5 ha de forêt. Les fourmis ont été extraites au laboratoire grâce à des pièges de Winkler (Bestelmeyer et coll., 2000). Dans chaque échantillon, au moins un exemplaire de chaque espèce a été monté pour être identifié. La nomenclature suit Bolton (1995, 1999). Des spécimens de chaque espèce et de chaque localité ont été conservés dans la collection de Formicidae du Laboratório de Mirmecologia. L'estimateur Chao2 a été calculé grâce au programme EstimateS (Colwell, 1997). Les autres indices écologiques ont été calculés en utilisant le software Statistics.

RÉSULTATS

Un total de 183 espèces a été rencontré, la parcelle possédant la plus haute diversité étant celle de forêt secondaire (105). Le nombre d'espèces rencontrées en forêt primaire varie entre 73 et 86 espèces (Tableau 1). La richesse totale estimée (Chao2) est bien plus grande dans la forêt secondaire (182,04) qu'en forêt primaire où elle varie entre 101,04 et 122,45. Dans pratiquement chaque parcelle échantillonnée, l'espèce la plus commune est *Pyramica denticulata*, sauf pour la Mata de Esperança à Ilheus. *Solenopsis* (*Diplorhoptrum*) sp.2 est aussi très commune à Buerarema, peut-être en conséquence à la dégradation de la forêt. Les autres espèces les plus communes appartiennent aux mêmes genres, ou à *Acropyga*, *Brachymyrmex*, *Crematogaster*, *Dolichoderus*, *Hypoponera*, *Paratrechina*, *Pheidole*, *Prionopelta*, *Sericomyrmex* et *Wasmannia* (Tableau 1).

La similarité entre parcelles établie à partir de l'indice de Morisita (Magurron, 1988) varie entre 0,57 et 0,73. Bien que les similarités entre parcelles de forêt primaire et

secondaire ne soient pas différentes significativement de celles observées entre parcelles de forêt primaire (Kruskal Wallis, p = 0,20), cette différence pourrait toutefois s'accentuer après l'analyse d'un volume plus important de données. Les indices de similarité ne sont pas corrélés avec la distance entre les lieux d'échantillonnage (Spearman, p = 0,51).

DISCUSSION

Du point de vue de la faune rencontrée dans la litière de la forêt Atlantique, on peut observer que les Dacetonini, surtout *P. denticulata*, connus comme prédateurs de collemboles (Fowler et coll., 1991), sont extrêmement bien représentés. Les autres espèces qui dominent le milieu sont aussi, pour la plupart, cryptiques. C'est le cas, principalement, des espèces des genres *Hypoponera, Octostruma*, *Prionopelta* et *Solenopsis (Diplorhoptrum)*. Ce dernier genre paraît dominer dans les milieux forestiers dégradés puisque il est tout aussi fréquent à Buerarema que dans les litières des cacaoyères de la région (Delabie et Fowler, 1995). On notera la présence systématique d'une ou deux espèces de Ponerinae parmi les dix espèces les plus fréquentes de chaque série d'échantillons (Tableau 1), ce qui est indéniablement lié à la qualité de l'environnement étudié (Delabie et coll., 2000b).

Bien que représentée par une seule série d'échantillons, la forêt secondaire apparaît localement beaucoup plus riche en espèces que ce que l'on attendait *a priori*. Bien que la communauté rencontrée n'ait pas encore été analysée en détail, il semble que la coupe effectuée à Buerarema ait été faite sans destruction de la litière d'origine (dans certains cas, celle-ci est éliminée par le feu), ce qui a permis la conservation de la plupart des espèces forestières, et a aussi permis la colonisation du milieu par une série d'espèces provenant certainement des clairières ou de l'orée de la forêt. Quant à la forêt primaire, la richesse en espèces s'inscrit dans une fourchette à peu prés régulière, l'ensemble de la faune n'étant pas vraiment différent, du point de vue qualitatif, de ce qu'on observe dans les cacaoyères régionales (Delabie et coll., sous presse).

Dans des travaux antérieurs sur les communautés des cacaoyères (Delabie et coll., 1997a), une forte corrélation inverse a été observée entre similarité et distance. Celle-ci a été interprétée à la fois comme un effet de mosaïque discrète existant au sein de la communauté de la litière (voir Delabie et coll., 1998) et comme un effet de l'augmentation de l'aire échantillonnée selon le modèle classique de relation nombre d'espèces/surperficie (Connor et McCoy, 1979). Dans le cas présent, la méthode utilisée est sans doute inappropriée pour conclure, en raison de la dispersion de chaque série de points d'échantillonnage sur 12.5 ha de forêt. Par ailleurs, le nombre de parcelles étudiées n'est sans doute pas suffisant.

REMERCIEMENTS

Projet financé par l'accord CAPES/COFECUB n^0 244/98 et le CNPq (520910/96-6). Les auteurs tiennent à remercier l'équipe du Laboratório de Mirmecologia pour l'échantillonnage et la préparation du matériel biologique, ainsi que le Pr. Dominique Fresneau pour la révision du texte.

RÉFÉRENCES

Alger, K. et M. Caldas, 1994. The declining cocoa economy and the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil: conservation attitudes of cocoa planters. *The Environmentalist 14*: 107-119.

Andersen, A.N. 1990. The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proc. Ecol. Soc. Aust. 16*: 347-357.

Belshaw, R. et B. Bolton, 1993. The effect of disturbance on leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation 2*: 656-666.

Bestelmeyer, B.T.; Agosti, D.; Alonso, L.E.; Brandão, C.R.F.; Brown, W.L., Jr; Delabie, J.H.C. et R. Silvestre. 2000. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standart Methods for Ground Living Ants*, D Agosti, JD Majer, L. Tennant de Alonso & T. Schultz (eds), Smithsonian Institution, Washington. (sous presse).

Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World.* Harvard University Press, Cambridge, M.A.

Bolton, B. 1999. Ant genera of the tribe Dacetonini (Hymenoptera: Formicidae). *J. Natural History 33*: 1639-1689.

Colwell, R.K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5. User's guide and application published at: http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates.

Connor, E.F. et E.D. McCoy, 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist 113*: 791-833.

Delabie, J.H.C., D. Agosti et I.C. do Nascimento. 2000a. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standart Methods for Ground Living Ants* (D. Agosti, J.D. Majer, L. Tennant de Alonso and T. Schultz, Eds), Smithsonian Institution, Washington (sous presse).

Delabie, J.H.C., S. Campiolo et I.C. do Nascimento, 1997a. Relação entre distância e similaridade em comunidades de Formicidae da serrapilheira utilizando extrator de Winkler. *Anais do VII Congresso Nordestino de Ecologia*, Ilhéus, Bahia, Brésil, pp. 102-104.

Delabie, J.H.C.; Fowler, H.G. 1995. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations. *Pedobiologia 39*: 423-433.

Delabie, J.H.C., S. Lacau, I.C. do Nascimento, A.B. Casimiro et I.M. Cazorla, 1997b. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). *Ecologia Austral. 7*: 95-103.

Delabie, J.H.C.; Nascimento, I.C. do et C.S.F. Mariano. 2000b. Importance de l'agriculture cacaoyère pour le maintien de la biodiversité: étude comparée de la myrmécofaune de différents milieux du sud-est de Bahia, Brésil (Hymenoptera; Formicidae). *XII International Cocoa Research Conference*, 1996, Salvador, Brésil (sous presse).

Delabie, J.H.C., I.C. do Nascimento et P.A.O. Soares, 1998. Organização do mosaico e interação entre as formigas arborícolas e do solo num cacaual na Bahia (Hymenoptera, Formicidae). *Resumos, Livro 2, XVII Congresso Brasileiro de Entomologia*, Rio de Janeiro, Brésil, p. 712.

Hölldobler, B. et E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin.

Fowler, H.G., L.C. Forti, C.R.F. Brandão, J.H.C. Delabie, H.L. Vasconcelos, 1991. Ecologia nutricional de formigas. In: *Ecologia Nutricional de Insetos e suas Implicações no Manejo de Pragas* (A.R. Panizzi e J.R.P. Parra, Eds), Manole, CNPq, São Paulo, Brésil, pp. 131-223.

Magurron, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Majer, J.D., 1983. Ants: bioindicators of minesite rehabilitation, land-use, and land conservation. *Environ. Manage. 7*: 375-383.

Majer, J.D., J.H.C. Delabie et N.L. McKenzie, N.L. 1997. Ant litter fauna of forest edge and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes soc. 44*: 255-266.

Thomas, W.M.W., A.M.V. de Carvalho, A.M.A. Amorim, J. Garrison et A.L. Arbeláez, 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation 7*: 311-322.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 71-75 (2000)

ÉTUDE COMPARATIVE DE LA SATURATION DES COMMUNAUTÉS DE FOURMIS DE LITIÈRE SOUS LATITUDES TROPICALE ET TEMPÉRÉE

Jacques H.C. DELABIE [1], Sofia CAMPIOLO[1] et Dominique FRESNEAU[2]

[1] *Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC/CEPLAC, C.P.7, 45600-000 Ilhéus, Bahia (Brésil)*
[campiolo@jacaranda.uescba.com.br, delabie@nuxnet.com.br]
[2] *Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, Université Paris XIII, Villetaneuse (France)*
[Dominique.Fresneau@leec.univ-paris13.fr]

Résumé: Les travaux présentés ici ont pour objectif de vérifier l'existence d'une éventuelle saturation dans les communautés de fourmis de litière qui vivent sous latitudes tempérée et tropicale, en étudiant la variation de la richesse locale dans une série d'habitats similaires, susceptibles d'être colonisés par un pool plus ou moins nombreux d'espèces. Les recherches ont été réalisées dans des milieux de type forestier, en France (chênaies du sud du Bassin Parisien) et au Brésil (cacaoyères du sud de Bahia). Dans la région tropicale comme dans la région tempérée, le nombre total d'espèces a une tendance à augmenter proportionnellement au nombre moyen d'espèces par point d'échantillonnage, ce qui semble caractériser une communauté non saturée (la richesse par point d'échantillonnage dépendant uniquement de la quantité d'espèces présentes dans la zone d'étude et non d'interactions biotiques). Une tentative d'explication se fonde sur l'écologie comparée des communautés de la litière.

Mots-clés: *Formicidae, communautés, saturation, France, Brésil*

Abstract: Comparative study of the saturation of litter ants communities in tropical and temperate latitudes.

This paper examines the existence of saturation in temperate and tropical litter ant communities, studying the variation of local richness in a series of roughly uniform habitats that are subject to colonization from larger or smaller species pool. The study was conducted in two forest environments, in France (oak forests of the south of the Parisian Basin) and Brazil (cocoa plantations of the south of Bahia). In the tropical as in the temperate regions, the average number of species per sampling point seemed to increase with the total number of species, suggesting an unsaturated community (the point richness is de-termined by regional richness, not by biotic interactions). A tentative of explanation is based on the com-pared ecology of the litter communities.

Key words: *Formicidae, communities, saturation, France, Brazil*

INTRODUCTION

Les chercheurs qui étudient les communautés de fourmis se concentrent généralement sur la richesse et la composition en espèces, alors que les facteurs qui régissent la coexistence des espèces restent mal compris. Celle-ci repose en partie sur une répartition des ressources et sur d'autres mécanismes, chimiques, écologiques, ou comportementaux (voir, par exemple, Medeiros et Delabie, 1991 ; Majer et coll., 1994 ;

Mercier et coll., 1996), qui tendent à éviter qu'une trop forte compétition ne provoque l'exclusion locale de certaines espèces. Sauf dans le cas des fourmis légionnaires (Ecitoninae) dont plusieurs sont cryptiques, comme la plupart des *Neivamyrmex*, et de quelques espèces de Ponerinae qui ont un comportement de fourragement similaire, comme certaines *Leptogenys* et *Simopelta* par exemple (Delabie et coll., 2000), et en se basant sur le fait que la majorité des fourmis de la litière sont à la fois cryptiques et ont un comportement de nidification plus ou moins fixe, on peut raisonnablement supposer que leurs nids ont des domaines vitaux restreints et que les fourrageuses réalisent leur prospection dans les zones proches de l'entrée de ceux-ci.

Les travaux présentés ici ont pour objectif de vérifier l'existence d'une éventuelle saturation locale dans les communautés de fourmis de la litière vivant sous latitudes tempérées (en France) et tropicales (au Brésil), suivant le modèle décrit dans Cornell (1993) et revu par Brown et Lomolino (1998, pp. 506-507). Pour cela, l'étude se focalise sur la variation de la richesse locale dans une série d'habitats similaires, susceptibles d'être colonisés par un pool plus ou moins nombreux d'espèces pouvant interagir en raison de leur coexistence dans le milieu.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les recherches ont été réalisées dans des milieux de type agroforestier, en 1997, au Brésil (cacaoyères du sud de Bahia) et en 1998, en France (forêt aménagée à chênes rouvres du sud du Bassin Parisien [Forêt d'Othe, Forêt de Montargis, Forêt de Citeaux]). Au Brésil, la faune échantillonnée est similaire à celle de la cacaoyère décrite dans Delabie et Fowler (1995), et en France, elle correspond à certains éléments de la faune boréo-alpine et angarienne décrite par Lenoir (1971) en Touraine. Quatorze transects de 90 mètres furent tracés dans chaque pays. Pour chacun des transects, 10 échantillons de litière de 1 m^2 furent retirés tous les 10 mètres. Les fourmis furent postérieurement extraites en utilisant le piège de Winkler, actuellement reconnu comme étant une des méthodes les plus efficaces pour l'étude de la mésofaune des litières forestières (Belshaw et Bolton, 1993). Pour chaque transect et après identification du matériel biologique au Laboratório de Mirmecologia, le nombre moyen d'espèces par point d'échantillonnage et le nombre total d'espèces ont été établis.

RÉSULTATS

Pour l'ensemble des échantillonnages réalisés au Brésil, 92 espèces ont été rencontrées, alors qu'en France, 6 espèces seulement ont été trouvées, ce qui est parfaitement conforme à ce qu'on pouvait attendre pour la richesse de litières de type forestier dans l'un ou l'autre des deux pays (pour le Brésil, voir Delabie et Fowler, 1995; pour la France, voir Du Merle et coll., 1978).

La relation entre les deux paramètres étudiés est représentée sur les figures 1 (cacaoyères du Brésil) et 2 (forêt aménagée du sud du Bassin Parisien). Dans un cas comme dans l'autre, la corrélation est faible et il est donc difficile de conclure. Cependant, dans la région tropicale, le nombre total d'espèces semble augmenter proportionnellement au nombre moyen d'espèces par point d'échantillonnage, ce qui pourrait caractériser une communauté non saturée où la richesse par point d'échantillonnage dépendrait uniquement de la quantité d'espèces présentes dans la zone d'étude et non, *a priori*, d'interactions biotiques. Une discussion complète sur ce sujet

et qui va dans ce sens peut être rencontrée dans Cornell (1993). Dans la forêt française, il semble exister un phénomène similaire, bien que chaque transect fournisse seulement entre 2 et 4 espèces.

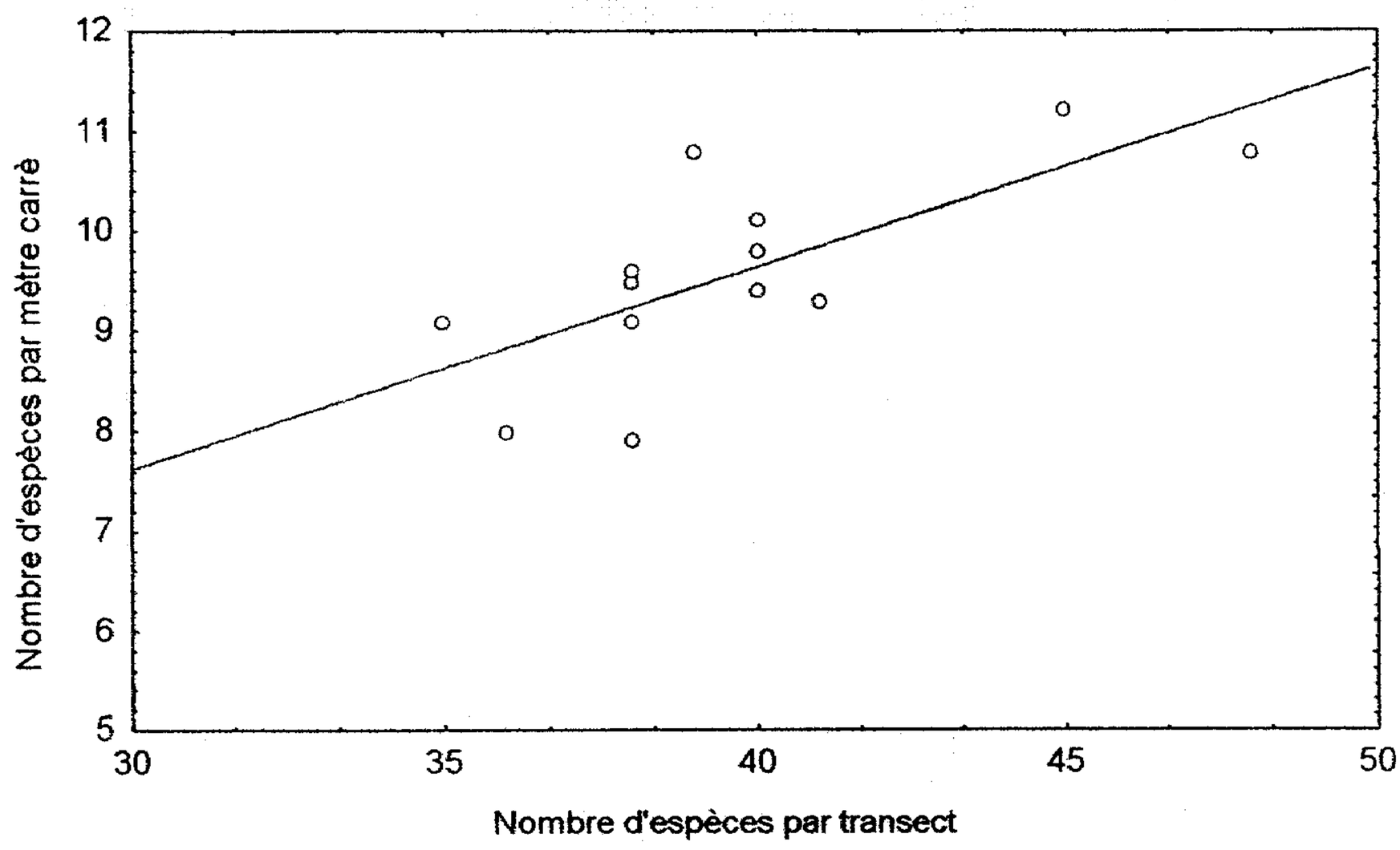


Figure 1. *Relation entre le nombre moyen d'espèces par m^2 et le nombre total d'espèces par transect. Cacaoyères du sud de Bahia, Brésil ($r = 0,44$; $p < 0,05$).*
Relationship between the average number of species per m^2 and the total species number per transect. Cocoa plantations of southern Bahia, Brazil ($r = 0.44$; $p < 0.05$).

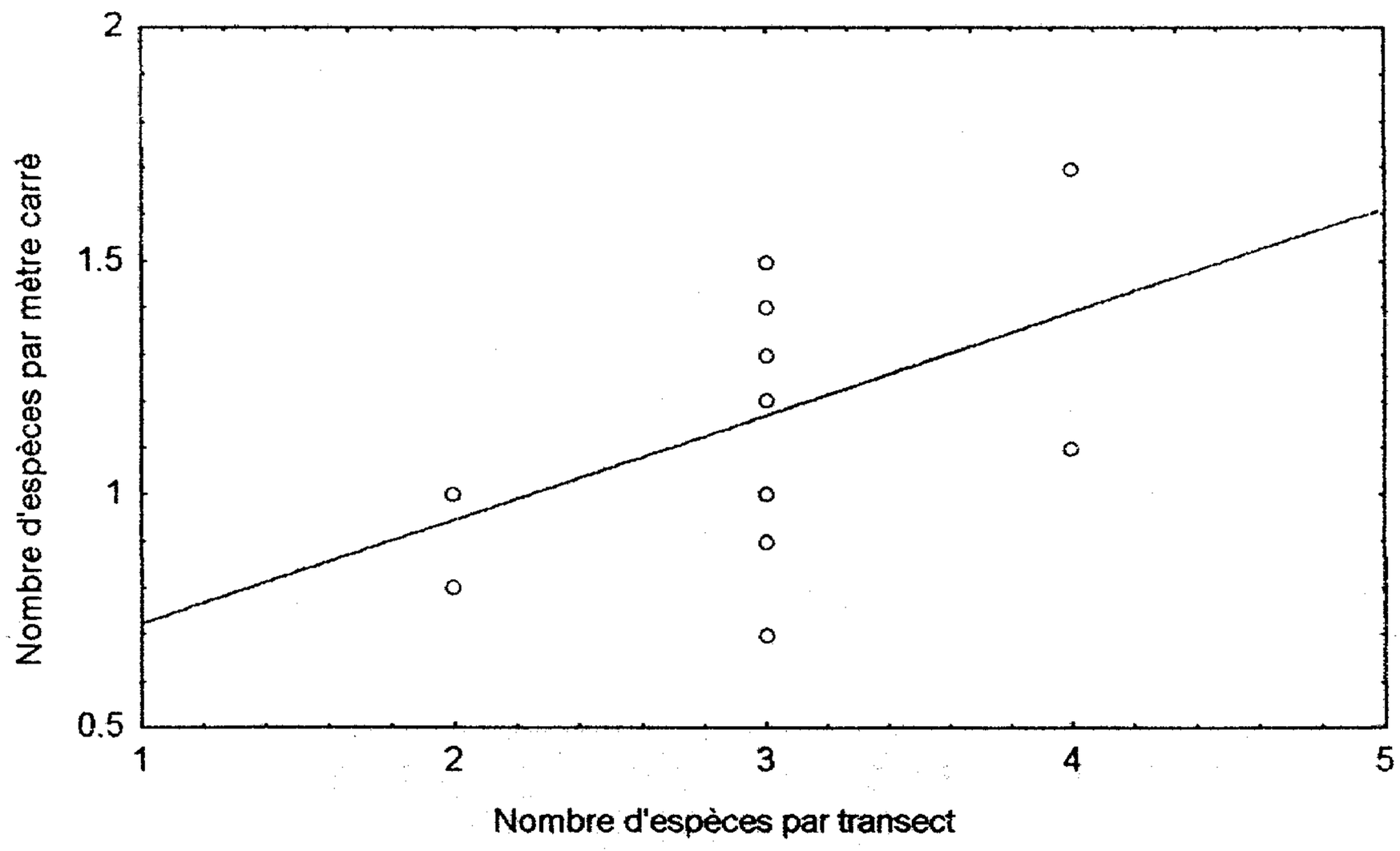


Figure 2. *Relation entre le nombre moyen d'espèces par m^2 et le nombre total d'espèces par transect. Forêt du sud du Bassin Parisien, France ($r = 0,61$; $p < 0,05$)*
Relationship between the average number of species per m^2 and the total species number per transect. Forest of the south of the Parisian Basin, France ($r = 0.61$; $p<0.05$).

DISCUSSION

Bien que nos données ne nous permettent pas de tirer de conclusions définitives, les observations faites sur les deux communautés étudiées peuvent sans doute être expliquées par la biologie particulière des espèces de litière. Une communauté de fourmis aussi riche que celle du Brésil réunit des espèces qui appartiennent à différentes guildes (Delabie et al., in press), et on peut donc supposer que la superposition de ces guildes masque l'optimisation de l'utilisation des ressources par les différentes espèces et donc leurs interactions. De son côté, la communauté de latitude tempérée (composée de *Lasius*, *Leptothorax*, *Stenamma* et *Myrmica*) est constituée d'espèces qui interagissent certainement d'une forme ou d'une autre au niveau de la litière de la forêt. En région tempérée, ces interactions se compliquent par le fait de migrations horizontales et verticales des espèces de la litière et du sol. Ceci est dû aux facteurs saisonniers prédominants dans les régions tempérées (du Merle et coll., 1978 ; Lenoir, comm. pers.), lesquels sont encore plus difficiles à mettre en évidence sous les tropiques. Plus généralement, l'impact des saisons en zone tempérée est une contrainte importante sur le cycle biologique des espèces qui n'a jusqu'à présent été que peu considérée dans des études comparatives sur la biologie de fourmis en milieux tempérés et tropicaux. De cette contrainte, il résulte une démographie plus explosive en milieu tempéré qui, certainement, contribue à saturer l'exploitation des ressources aussi plus limitées (en volume et en temps) du milieu (sur ce sujet, voir Brown et Lomolino, 1998, chapitre 15).

REMERCIEMENTS

Projet financé par l'accord CAPES/COFECUB n^0 244/98 et le CNPq (520910/96-6). Les auteurs tiennent à remercier le Pr. Alain Lenoir, Maiquel Lelis et Ivan Cardoso do Nascimento pour les suggestions et l'aide fournies au cours de l'élaboration de ce travail.

RÉFÉRENCES

Belshaw, R. et B. Bolton, 1993. The effect of disturbance on leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation 2*: 656-666.

Brown, J.H. et M.V. Lomolino, 1998. *Biogeography* (Second Edition). Sinauer, Sunderland, MA.

Cornell, H.V., 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: *Species Diversity in Ecological Communities* (R.E. Ricklefs and D. Schluter, Eds), the University of Chicago Press, Chicago, pp. 243-252.

Delabie, J.H.C., D. Agosti et I.C. do Nascimento, 2000. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standart Methods for Ground Living Ants* (D. Agosti, J.D. Majer, L.

Tennant de Alonso and T. Schultz, Eds), Smithsonian Institution, Washington (sous presse).

Delabie, J.H.C. et H.G. Fowler, 1995. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations *Pedobiologia 39*: 423-433.

Du Merle, P., P. Jourdheuil, J.P. Marro et R. Mazet, 1978. Évolution saisonnière de la myrmécofaune et de son activité prédatrice dans un milieu forestier: les interactions clairière-lisière-forêt. *Annls Soc. Ent. Fr. (N.S.) 14*: 141-157.

Lenoir, A., 1971. Les fourmis de Touraine, leur intérêt biogéographique. *Cahiers des Naturalistes, Bulletin des Naturalistes Parisiens, N.S. 27*: 21-30.

Majer, J.D., J.H.C. Delabie et M.R.B. Smith, 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica 26*: 73-83.

Medeiros, M.A. de et J.H.C. Delabie, 1991. O mosaico de formigas arborícolas na região cacaueira da Bahia : estudo por olfatometria das relações entre espécies. *Resumos do XIII Congresso Brasileiro de Entomologia*, Vol. I, SEB, Recife, Pernambouco, Brésil, p. 201.

Mercier, J.-L., A. Dejean et A. Lenoir, 1996. Compétition trophique entre fourmis arboricoles : mise en évidence de comportements ritualisés. *Actes Coll. Ins. Soc. 10*: 75-83.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 77-81 (2000)

STRATÉGIE DE CHASSE D'UNE ESPÈCE DE FOURMI GÉNÉRALISTE PROPOSÉE COMME AUXILIAIRE DE LUTTE BIOLOGIQUE

Martin KENNE[1], Bertrand SCHATZ[2] & Alain DEJEAN[3]

1) *Université de Douala, Faculté des Sciences, DBPA, B.P.24157 Douala, Cameroun*
2) *LEPA (UMR 5550), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse*
3) *LET (UMR 5552), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse*

Résumé : Dans le but d'évaluer les potentialités prédatrices des ouvrières de la myrmicine *Myrmicaria opaciventris*, nous avons étudié leur comportement en présence de proies de taille et de type variés. Les différences de comportement de capture concernent la détection, la saisie, l'utilisation du venin et le nombre de proies transportées. Une ouvrière qui découvre une grosse proie (cas des soldats de termite) recrute localement des congénères. Cette proie est écartelée par certaines ouvrières pendant que d'autres étalent leur venin sur sa cuticule et la découpent immédiatement. Les ouvriers de termite groupés sont capturés individuellement après recrutement local de congénères, l'ouvrière de fourmi pouvant capturer successivement deux à trois termites et les transporter en même temps. Ainsi, *M. opaciventris* présente un comportement de chasse adapté à la capture des termites, ce qui pourrait justifier son utilisation en lutte biologique contre ces insectes nuisibles aux plantes cultivées.

Mots clés : *Myrmicinae,* Myrmicaria opaciventris, *prédation, contrôle biologique*

Abstract : Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent.
In order to evaluate the predatory capacities of the workers of the myrmicine ant *Myrmicaria opaciventris*, we studied their predatory behaviour using different sizes and kinds of prey. Differences in prey capture concerned the detection, the seizure, the use of venom and the number of prey transported. Hunting workers foraged in groups and recruited nestmates at "short-range" when they encountered large prey (case of termite soldiers). When they encounter groups of termite workers they successively attacked several individuals and even captured two to three individuals while holding the first ones captured between their mandibles before retrieving them all at once. Given this effective predatory strategy, we concluded that *M. opaciventris* workers are adapted to termite captures and could be used as a biological control agent against these insects that damage plants.

Key words : *Myrmicinae,* Myrmicaria opaciventris, *predation, biological control*

INTRODUCTION

Dans les zones tropicales, l'activité des ouvriers de termite est très souvent nuisible aux plantes cultivées, comme c'est le cas en Afrique Centrale où *Microtermes subhyalinus* cause de sérieux dommages dans les plantations de canne à sucre (Mora et coll., 1996). Nous avons étudié le comportement prédateur des ouvrières de *Myrmicaria opaciventris* afin de déterminer si cette espèce peut être utilisée en lutte biologique contre les termites. Cette fourmi présente des colonies polycaliques, fortement polygynes, et populeuses, le nombre d'ouvrières à l'hectare variant de 50 000 individus en saison sèche à 400 000 en saison des pluies (Kenne & Dejean, 1999a). Les colonies sont particulièrement fréquentes dans les zones d'intense activité humaine et les nids sont interconnectés par des pistes, des tranchées et des tunnels pouvant atteindre jusqu'à

460 m de long. Ces voies de communication permettent aux ouvrières d'accéder aux diverses sources alimentaires éloignées du nid. Ainsi, l'impact de cette fourmi dans le milieu habité est considérable (Kenne & Dejean, 1999b).

Cette fourmi présente une remarquable flexibilité du comportement alimentaire et les ouvrières sont capables de capturer des proies variées dans la nature (Kenne & Dejean, 1999b). Or, chez les fourmis prédatrices, le coût énergétique lié à la maîtrise et au transport des proies influence très souvent le choix de la stratégie de chasse utilisée (stratégie solitaire *versus* stratégie coopérative ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Schatz et coll., 1997). Nous avons donc étudié les stratégies adoptées par les ouvrières de *M. opaciventris* durant la capture d termites de tailles variées et d'agressivité différente.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Sur le terrain, des plaques de bois (30x50 cm) ont été utilisées comme des aires expérimentales de chasse placées à 3 m des nids et à 1 m des tranchées ou des tunnels. Une semaine après la fixation des plaques, les observations ont duré 4 mois à raison de 2 à 3 observations par jour pour 2 à 5 jours par semaine.

Les proies utilisées sont : (1) des ouvriers de *Microtermes fuscotibialis* (3 à 4 mm de long) et de *Macrotermes bellicosus* (4 à 6 mm) ; (2) des petits soldats de *Ma. bellicosus* (6 à 8 mm), et des grands soldats (12 mm). Nous avons également étudié la réaction des ouvrières de *M. opaciventris* face à 15 ouvriers de *Mi. fuscotibialis* groupés sur une surface de 3x3 cm.

Les séquences de comportement ont été notées à partir du moment de l'introduction de la proie (ou du groupe de proies) sur l'aire de chasse jusqu'au moment où elles ont été transportées au nid. Deux tests consécutifs étaient séparés par un intervalle de 30 minutes. Des fiches établies à partir de tests préliminaires sont utilisées pour noter chaque acte comportemental, sa durée et la partie du corps de la proie saisie par la fourmi. La durée de capture de chaque proie correspond au temps qui sépare la phase de détection-localisation et celle de transport.

Pour chaque type de proie, un diagramme de comportement de capture a été établi à partir des données d'observations. Les valeurs (en termes de moyenne ± s.d) et les pourcentages (fréquences de transition entre les actes de comportement) sont calculés par rapport au nombre total des observations. Les comparaisons des données brutes ont été réalisées en utilisant le test exact de Fisher (StatXact 2.05 software). Pour les comparaisons multiples, les probabilités ont été corrigées par la procédure séquentielle de Bonferroni (Rice, 1989). Les tests non paramétriques ont été appliqués aux séries indépendantes tandis que les séries dépendantes ont été comparées par le test de Wilcoxon (SigmaStat 2.03 software). Les comparaisons de plusieurs séries ont été réalisées en utilisant le test de Kruskal-Wallis et la méthode de Dunn.

RÉSULTATS

Détection. Les ouvriers de *Mi. fuscotibialis* isolés sont détectés au contact ($P = 0,024$) alors que ceux de *Ma. bellicosus* sont détectés indifféremment au contact ou à une distance pouvant aller jusqu'à 4mm ($P = 0,49$). Les soldats de *Ma. bellicosus* et les groupes de termites sont eux détectés à distance (petits soldats : $P = 0,006$; grands soldats : $P = 3,2x10^{-5}$; termites groupés $P = 4,5x10^{-21}$). Les proies détectées à distance

sont de plus grande taille que celles détectées au contact (test de Mann-Whitney : U = 980 ; P<0,001).

Saisie. Après la détection, les phases d'approche et de palpation antennaire sont courtes (2,3 ± 0,6 s et 1,7 ± 0,8 s respectivement, n = 141). Les ouvriers de *Mi. fuscotibialis* et les petits soldats de *Ma. bellicosus* sont saisis indifféremment par la tête, les appendices ou l'abdomen (P = 0,176 et P = 0,167 respectivement). Par contre, les ouvriers de *Ma. bellicosus* sont saisis de préférence par l'abdomen (P = 0,002) tandis que les grands soldats le sont au niveau des appendices (P = 0,022) (Fig. 1).

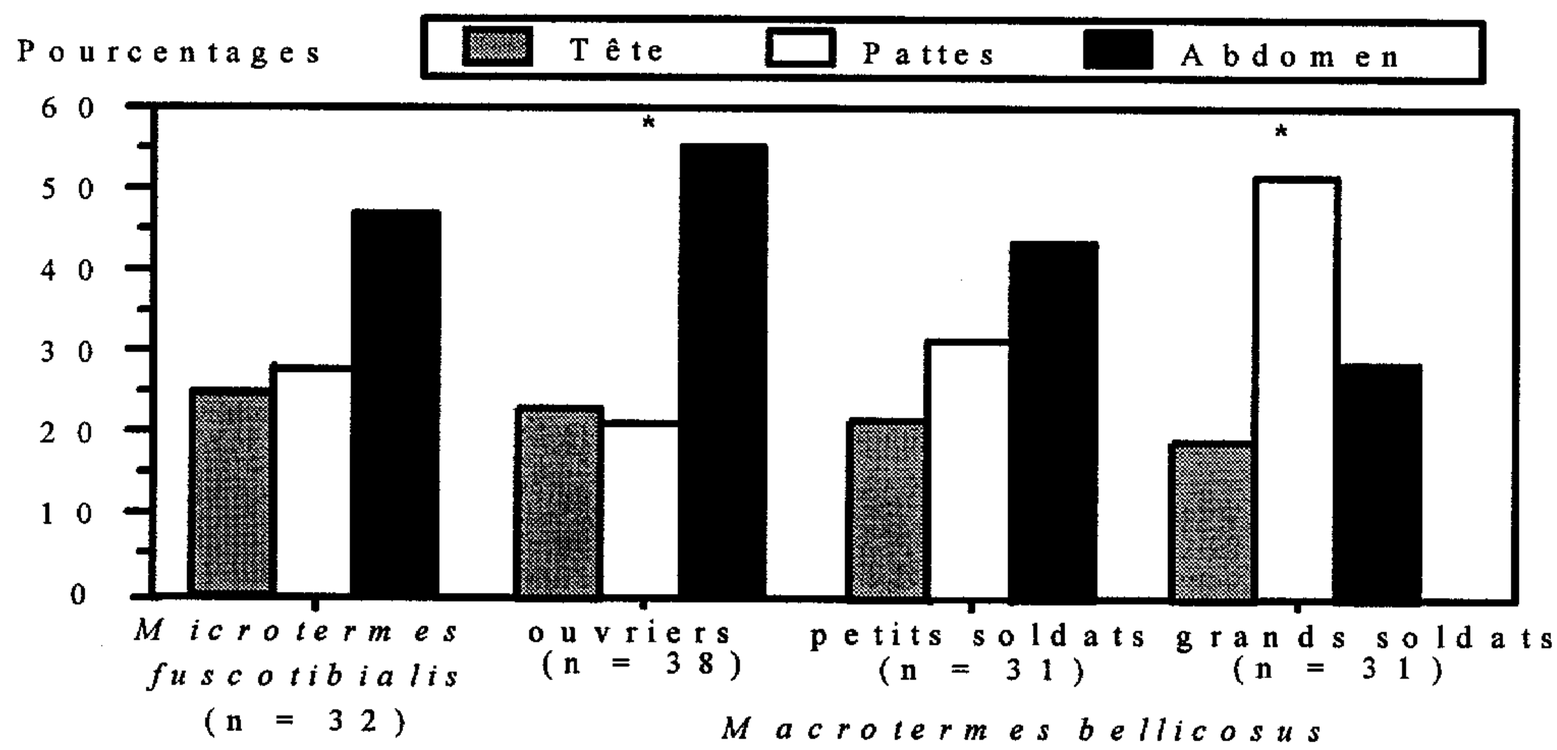


***Figure 1**. Partie du corps de la proie saisie par la prédatrice.*
Part of prey body seized by hunting workers.

Utilisation du venin. Après la saisie, les proies de grande taille sont tirées en arrière ou soulevées, et l'ouvrière répand le venin sur la cuticule de la proie. Le pourcentage des cas d'étalage du venin augmente en fonction de la taille du termite (ouvriers de *Mi. fuscotibialis* vs. *Ma. bellicosus* : P = 0,049 ; ouvriers de *Ma. bellicosus* vs. petits soldats : P = 0,008 ; pas de différence entre les petits et les grands soldats de *Ma. bellicosus* : P = 0,49).

Stratégie de recrutement. Les ouvrières de *M. opaciventris* utilisent deux stratégies prédatrices : la chasse en solitaire pour la capture des petites proies (Fig. 2A) et celle coopérative qui nécessite le recrutement de congénères pour la capture des grosses proies (Fig. 2B). Dans ce dernier cas, l'ouvrière lâche momentanément la proie, s'excite autour d'elle et réalise plusieurs séquences de 'nouvelle saisie - traction arrière - relâchement de la proie'. Ce comportement attire les congénères fourrageant à 10 ou 15 cm du site de combat. De plus, ce comportement est amplifié par la première ouvrière recrutée qui se comporte comme la recruteuse, attirant 7 à 25 ouvrières sur place en quelques secondes.

Le venin attire également les congénères : des essais avec des sauterelles ont montré que les individus du lot de contrôle (confrontés à des sauterelles non imprégnées du venin de *M. opaciventris*) arrivent significativement plus tard que ceux du lot expérimental (confrontés à des sauterelles qui ont été attaquées et imprégnées de venin) (58,8 ± 6,5 s vs. 42,1 ± 2,3 s ; test de Wilcoxon : W = -50,0 ; T+ = 8,0 ; T- = -58,0 ; P = 0,024). Ces sauterelles étaient écartelées par quelques ouvrières 1 minute après leur introduction sur l'aire de chasse (2,3 ± 0,7 ouvrières vs. 4,7 ± 0,4 ; W = 57,0 ; T+ = 61,5 ; T- = -4,5 ; P = 0,007).

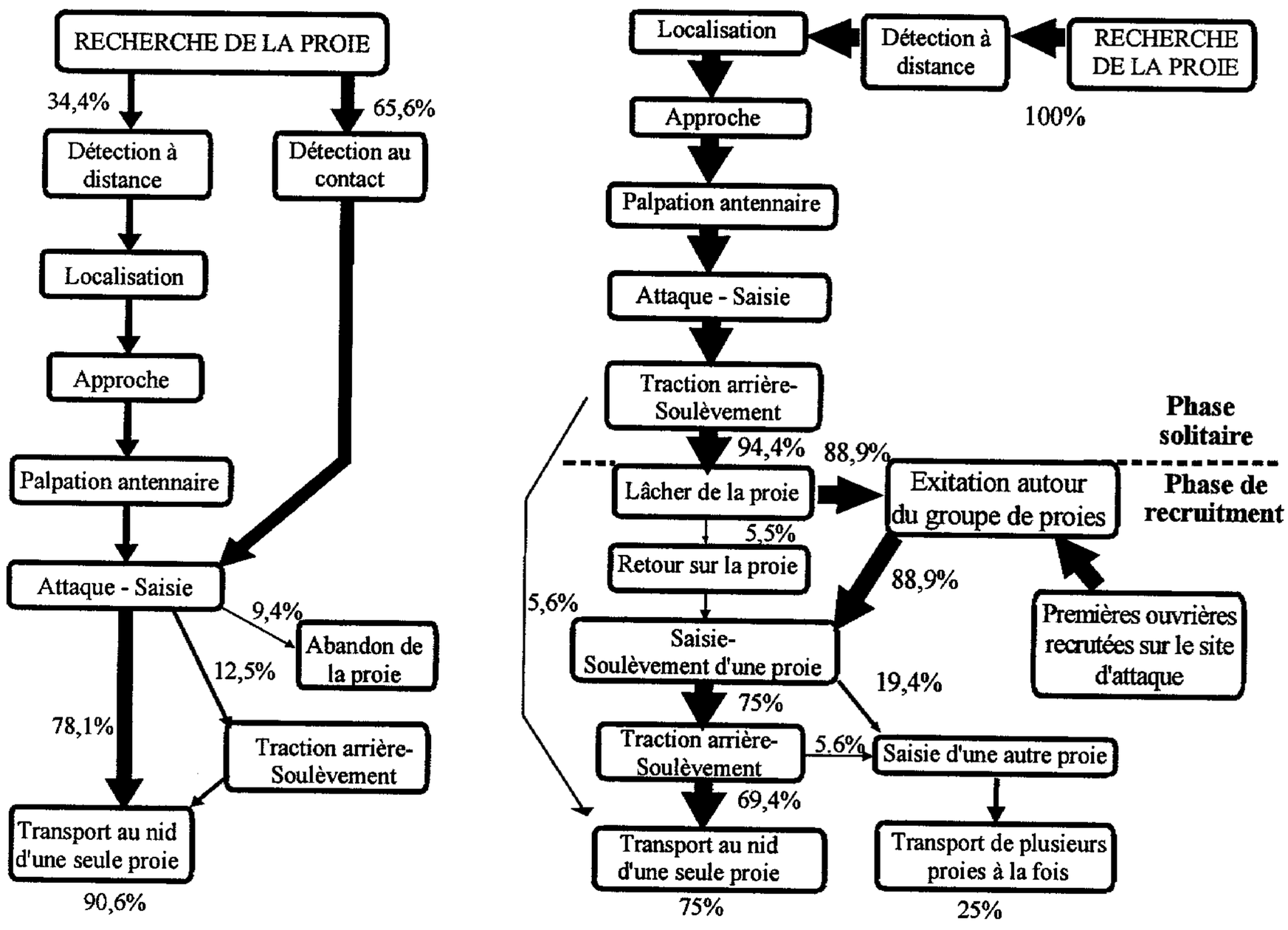


Figure 2 : *Diagrammes comportementaux de capture des ouvriers isolés de* Microtermes *par une stratégie solitaire (A : n = 32) et de groupes de 15 individus de ce termite par la stratégie de groupe (B : n = 36).*
Flow diagrams of the capture of isolated Microtermes *workers using solitary strategy (A: n = 32), and of 15 termites grouped using group hunting strategy (B: n = 36).*

Transport des proies. Durant l'attaque des grosses proies, le recrutement des congénères sur le site de combat s'arrête lorsqu'une ouvrière a saisi la proie par un appendice et a commencé à la tirer en arrière, déclenchant le même comportement chez les autres ouvrières, si bien que la proie écartelée est rapidement immobilisée. Elle est alors découpée en morceaux qui seront transportés au nid. Les petits morceaux de grands soldats de termite et les ouvriers de termites entiers sont transportés individuellement, tandis que les gros morceaux de proies et parfois des grosses proies entières sont transportés par des groupes d'ouvrières (grands soldats de *Ma. bellicosus* : 2 à 6 ouvrières : 4,4 ± 1,0 ; n = 22) jusqu'à la tranchée la plus proche où s'achève le découpage. Les grands soldats de *Ma. bellicosus* sont plus capturés que les ouvriers et les petits soldats du même termite (P = 0,022).

Les différences entre les durées de capture des ouvriers de termite isolés (*Microtermes* : 37,0 ± 25,2 s ; n = 32 ; *Macrotermes* : 35,9 ± 23,0 s ; n = 38) et celles des petits soldats de termite (15,6 ± 5,3 s ; n = 32) ne sont pas significatives. Par contre, la durée de capture des grands soldats de termite (576,8 ± 234,3 s ; n = 31) est significativement supérieure à celle des termites isolés, et même supérieure à celle des groupes de 15 petits ouvriers de *Microtermes* (143,6 ± 85,1 ; n = 36), suggérant que la phase d'écartèlement dure assez longtemps.

DISCUSSION

Les grands soldats de termite semblent donc être les premières cibles des ouvrières de *M. opaciventris*. Ces soldats sont détectés à distance et capturés de façon à faciliter l'accès aux ouvriers. *Myrmicaria opaciventris* élimine ces soldats de termite de la même façon que les Dorylinae dont les ouvrières écartèlent et recouvrent leurs proies en formant sur elles une pelote d'individus. Cette stratégie de capture diffère de celle des Ponerinae termitophages dont les ouvrières paralysent leurs proies en les piquant avec leur aiguillon vulnérant (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Dejean et coll,. 1999). Nos observations suggèrent que les ouvrières de *M. opaciventris* perçoivent un risque associé à la capture des grosses proies, car la partie du corps de la proie saisie est fonction de son type et de sa taille. Les soldats de termite (proies de grande taille et très agressives) sont attaqués avec prudence, à la manière des autres espèces de fourmis (Schatz et coll., 1997). En conclusion, *M. opaciventris* présente un comportement adapté à la capture des termites. Son efficacité prédatrice et sa flexibilité comportementale nous permettent de la proposer comme auxiliaire de lutte biologique contre les termites. Néanmoins, son utilisation doit se faire avec précaution et se limiter à la surface du sol, car les ouvrières élèvent sur les plantes des Hémiptères qui sont souvent des vecteurs de maladies des plantes (Kenne & Dejean, 1999b).

RÉFÉRENCES

Dejean, A., B. Schatz, J. Orivel, G. Beugnon, J.P. Lachaud & B. Corbara, 1999. Feeding preferences in African ponerine ants : a cafeteria experiment (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* **34**, 555-568.

Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1990. *The Ants.* The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

Kenne, M. & A. Dejean, 1999a. Spatial distribution, size and density of nests of *Myrmicaria opaciventris* E. (Formicidae; Myrmicinae). *Insectes soc.* **46**, 179-185.

Kenne, M. & A. Dejean, 1999b. Diet and foraging activity in *Myrmicaria opaciventris* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology* **33**, 171-184.

Kenne, M., B. Schatz, J.L. Durand & A. Dejean, 1999c. Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termites. *Entomol. Exp. Appl.* (sous presse).

Mora, P., C. Rouland & J. Renoux, 1996. Foraging, nesting and damage caused by *Microtermes subhyalinus* (Isoptera: Termitidae) in a sugarcane plantation in the Central African Republic. *Bull. Entomol. Res.* **86**, 387-395.

Rice, W.R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**, 223-225.

Schatz, B., J.-P. Lachaud & G. Beugnon, 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum. Behav. Ecol. Sociobiol.* **40**, 337-349.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 83-87 (2000)

APPRENTISSAGE DE L'ORIENTATION VISUELLE AU COURS DU FOURAGEMENT CHEZ *POLYRHACHIS LABORIOSA* (F. SMITH) (HYMENOPTERA : FORMICIDAE)

MERCIER J.L., DELALANDE C. & BONIN F.

IRBI, UFR Sciences et Techniques, Parc de Grandmont, Université de Tours, 37200 Tours.

Résumé : La stratégie de récolte utilisée par la fourmi *Polyrhachis laboriosa* varie entre un fourragement solitaire et un fourragement avec recrutement de groupe sans leader en fonction de la taille de la source rencontrée (Mercier & Lenoir, 1999a). Aucun marquage de piste n'est effectué par l'ouvrière recruteuse lors du premier aller-retour entre une source de taille importante et le nid. L'ouvrière se comporte comme si elle apprenait visuellement le chemin source-nid dans un milieu 3D complexe avant de marquer une piste. De même, cette fourmi a montré des capacités d'apprentissage d'utilisation du saut lors de la récolte alimentaire (Mercier & Lenoir, 1999b). Ce comportement présuppose l'utilisation de repères visuels dans l'orientation. Nous montrons ici que *P. laboriosa* peut aussi apprendre à utiliser des repères visuels simples pour localiser une source de nourriture.

Mots-clés : Polyrhachis laboriosa, *fourragement, apprentissage, repères visuels, orientation.*

Summary: Learning of visual cues for orientation during foraging in *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera: Formicidae)

The foraging strategy of *Polyrhachis laboriosa* varies from individual foraging to group recruitment without a leader as a function of the size of the food-source (Mercier & Lenoir, 1999a). No marking behaviour occurs during the first way to go back from the source to the nest. The forager acts just as if it learns the way to go to the source before initiating a chemical recruitment. In the same way, this ant has shown capacities in learning to jump during foraging (Mercier & Lenoir, 1999b). This behaviour implies the use of visual cues for orientation. We show here that *P. laboriosa* is able to learn simple visuals cues for orienting towards a food-source.

Key words: Polyrhachis laboriosa, *foraging, learning, visual cues, orientation.*

INTRODUCTION

Les différents indices utilisés par les fourmis pour s'orienter dans le milieu sont variés. Parmi ceux-ci, on peut citer l'utilisation de repères visuels proximaux et distaux (Schatz et coll., 1999). Chez la fourmi *Polyrhachis laboriosa*, espèce tropicale arboricole, la découverte de sources alimentaires se fait de manière individuelle dans un milieu 3D très complexe que constitue le feuillage d'un arbre. L'exploitation des sources de petite taille se fait individuellement, sans aucun marquage chimique. Si la taille de la source est impor-

tante, un recrutement chimique intervient par marquage de piste entre le nid et la source (Mercier & Lenoir, 1999a). Ce marquage chimique est progressif et permet d'orienter, dans un premier temps, des congénères vers la source. Il est cependant transitoire et rapidement remplacé par une orientation individuelle des fourrageuses. De plus, les ouvrières de *P. laboriosa* sont capables d'apprendre à sauter pour atteindre une source de nourriture (Mercier & Lenoir, 1999b). Un tel comportement laisse supposer l'utilisation par cette espèce de repères visuels pour s'orienter dans le milieu. Nous avons donc voulu vérifier que *P. laboriosa* est capable d'apprendre à se diriger vers une source de nourriture en utilisant des repères proximaux.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Dispositif expérimental

Inspiré de celui utilisé par Pastergue-Ruiz (1995), il est conçu pour éliminer les repères visuels distaux, kinesthésiques, chimiques et les gradients de lumière. Il est constitué d'un cylindre opaque fermé vers le haut (Ø: 45 cm x H: 80 cm). Trois tubes (S1, S2, S3) (l: 5cm ; Ø: 1,5 cm) espacés de 120° les uns des autres sont placés à la base du cylindre. Le cylindre est posé sur une plaque en verre opacifiée percée d'un trou en son centre (E), nettoyée entre chaque trajet. L'ensemble est éclairé à la base par un néon circulaire. L'ouvrière testée individuellement part de l'aire (A) et accède au dispositif par l'entrée (E) grâce à un tuyau opaque mobile autour de son axe vertical. La position des fourmis lorsqu'elles se trouvent à 10 et 20cm du centre est notée sur un transparent fixé sur un moniteur (M).

Déroulement des expériences

Les fourmis sont à jeun pendant quatre jours, avant chacune des cinq phases suivantes. A l'inverse de Pastergue-Ruiz (1995), on s'intéresse aux trajets de l'entrée du nid (E) vers la nourriture (S). Des ouvrières individuellement marquées puis testées selon cinq phases successives.

- *Phase Témoin :* les fourmis sont choisies au hasard et introduites à tour de rôle dans le dispositif sans repère visuel ni nourriture dans les tubes (S). Un seul trajet est effectué par fourmi (n = 35).

- *Phase de Familiarisation :* on branche la sortie du nid en (E) pendant 36 heures. Le dispositif ne contient ni repère visuel ni nourriture. Les fourmis sont libres de l'explorer. Aucun trajet n'est noté.

- *Contrôle Témoin :* le dispositif est muni d'un repère à 2,5 cm au-dessus de S3 (240°) (croix de surface: 20cm²). Aucune nourriture n'est disponible. Un seul trajet est effectué par fourmi (n = 29). Ce contrôle va nous indiquer si les ouvrières ont une attirance préférentielle et spontanée pour le repère.

- *Phase d'apprentissage :* le dispositif est muni du même repère à 2,5 cm au-dessus de S3 (240°). La nourriture est placée en S3 (Saccharose 1M).

+ Le premier trajet sert à initier le fourragement. On attend que l'ouvrière entre en contact avec la nourriture dans le tube (S3), puis on la replace dans l'aire (A). L'ouvrière n'ayant pas encore pris connaissance du renforcement alimentaire, ce trajet jusqu'à S3 n'est pas pris en compte dans l'apprentissage.

+ A chaque trajet suivant, la fourmi marquée est retirée dès qu'elle est entrée dans l'un quelconque des trois tubes (S), puis replacée en (A). Chaque fourmi effectue plusieurs trajets, jusqu'à ce qu'elle ait respecté le critère d'apprentissage de 5 trajets successifs réussis (n = 22). Un trajet est réussi quand la fourmi trouve la nourriture en S3.

- *Phase Test :* une fois le critère d'apprentissage respecté, on ôte la fourmi du dispositif, puis on effectue une rotation de 120° (dans le sens contra-horaire) de la nourriture et du repère, qui se retrouvent alors au niveau du tube S2 (120°). La fourmi est alors réintroduite et réalise 5 trajets tests successifs (n = 22).

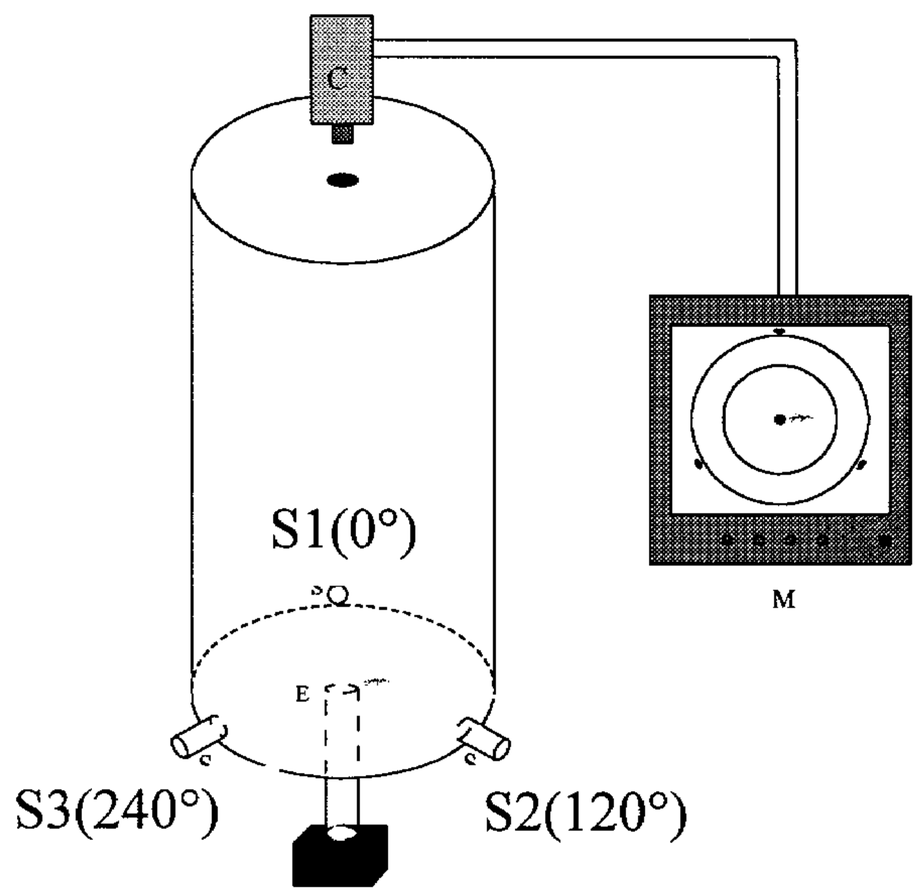


Figure 1 : *Schéma du dispositif expérimental. A : aire d'isolement; C : caméra vidéo; E : entrée du dispositif; M : moniteur; S1, S2, S3 : sorties du dispositif situées à 0°, 120° et 240°.*
Figure 1: *Experimental device. A: isolating area, C: video camera, E: entrance; M: screen control; S1, S2, S3: exits placed at 0°, 120° and 240°.*

Calculs et tests effectués

- *La direction du vecteur moyen (φ)* correspond à la moyenne de l'ensemble des directions prises par les fourmis au cours d'un même trajet. Elle est représentée par un vecteur partant du centre du cercle (Batschelet, 1981).

- *La longueur du vecteur (r)* donne une indication sur la concentration des valeurs autour de la moyenne. (r = 0 : uniformément réparties, r = 1 : concentrées autour de la moyenne) (Batschelet, 1981).

φ et r sont testés au moyen du test de Rayleigh (Statistiques circulaires).

RÉSULTATS

Phase témoin (Tab. 1)

L'analyse de la distribution des points effectuée avec le test de Rayleigh, nous indique que les fourmis se sont déplacées au hasard. Sans repères, elles se déplacent en formant des boucles et s'éloignant progressivement en spirale à partir du centre (E).

Phase contrôle témoin (Tab. 1)

Les ouvrières se déplacent de manière aléatoire sur les cercles de 10 et 20 cm. De plus, aucune nourriture n'étant associée au repère, ce résultat montre elles n'ont pas d'attirance spontanée pour le repère placé en S3 (sans nourriture).

Phase d'apprentissage (Tab. 1 et Fig.2)

Les ouvrières s'orientent significativement vers le repère situé en S3 dès le 3e trajet. 22 ouvrières sur 29 utilisées (75,9%) ont réussi cet apprentissage.

Phase test (Tab. 1 et Fig.2)

Les ouvrières s'orientent de façon moins précise sur le cercle de 10 cm par rapport à la phase d'apprentissage. A 20 cm en revanche, elles s'orientent significativement vers le repère déplacé en S2. Au total, sur les 22 ouvrières ayant répondu au critère d'apprentissage en visitant 5 fois de suite la source de nourriture en S3 (avec repère en S3), 18 (81,9%) se sont orientées vers S2 (nouvelle position de la source et du repère), au moins 3 fois lors de la phase test.

		Cercle à 10 cm			Cercle à 20 cm		
		φ	R	Rayleigh	φ	R	Rayleigh
Témoin		233°	0,142	N.S.	207°	0,196	N.S.
Contrôle témoin		270°	0,251	N.S.	243°	0,305	N.S.
Apprentissage (Apt)	**1**	112°	0,131	N.S.	231°	0,277	N.S.
	2	235°	0,237	N.S.	221°	0,450	*
	3	211°	0,556	***	237°	0,774	***
	4	244°	0,630	***	245°	0,688	***
	5	236°	0,552	***	246°	0,793	***
Test (T)	**1**	159°	0,107	N.S.	129°	0,483	**
	2	107°	0,259	N.S.	117°	0,563	***
	3	107°	0,045	N.S.	102°	0,568	***
	4	125°	0,305	N.S.	117°	0,424	*
	5	167°	0,222	N.S.	142°	0,485	**

Tableau 1 : *Valeur des vecteurs moyens obtenus lors des différentes phases (angle moyen : φ, longueur du vecteur : r). (Test de Rayleigh; N.S. : Non Significatif ; * : p<0,05 ; ** : p<0,01 ; *** : p<0,001).*
Table 1: *Mean vectors value for the different experimental conditions (mean angle: φ, length of the vector : r). (Rayleigh Test; N.S.: Not Significant; * : p<0.05; ** : p<0.01; *** : p<0.001).*

DISCUSSION

P. laboriosa montre de réelles capacités de mémorisation et d'apprentissage du chemin à suivre pour retrouver une source de nourriture à partir du nid. Elle peut ainsi s'orienter dans un milieu grâce notamment à des repères proximaux. Cela lui permet, après la découverte d'une source de nourriture, de reconnaître le chemin entre le nid et la source avant de marquer une piste chimique. Le marquage différé rallonge le délai du recrutement mais le rend plus sûr, car le risque de marquer une fausse piste en empruntant une voie sans issue (très fréquente dans un milieu 3D complexe comme le feuillage d'un arbre) est minimisé. Étant donné la capacité de cette espèce à adapter d'une part sa stratégie de fourragement aux caractéristiques de la source rencontrée et à intégrer d'autre part le saut dans ses déplacements lors de la récolte alimentaire (Mercier & Lenoir, 1999a, b), il est probable qu'elle puisse aussi apprendre à utiliser des repères distaux pour orienter ses déplacements. Un apprentissage rapide semble toutefois possible uniquement dans des situations simples, contrairement à *Cataglyphis Cursor* (Pastergue-Ruiz, 1995 ; Chameron *et coll.*, 1998 ; Schatz *et coll.*, 1999). En effet, des expériences préalables ont montré que *P. laboriosa* semble bien discerner la présence de trois repères différents simultanés sans pouvoir les discriminer les uns des autres. Elle se déplace bien en ligne droite vers les repères sans pouvoir associer l'un d'entre eux à la source de nourriture.

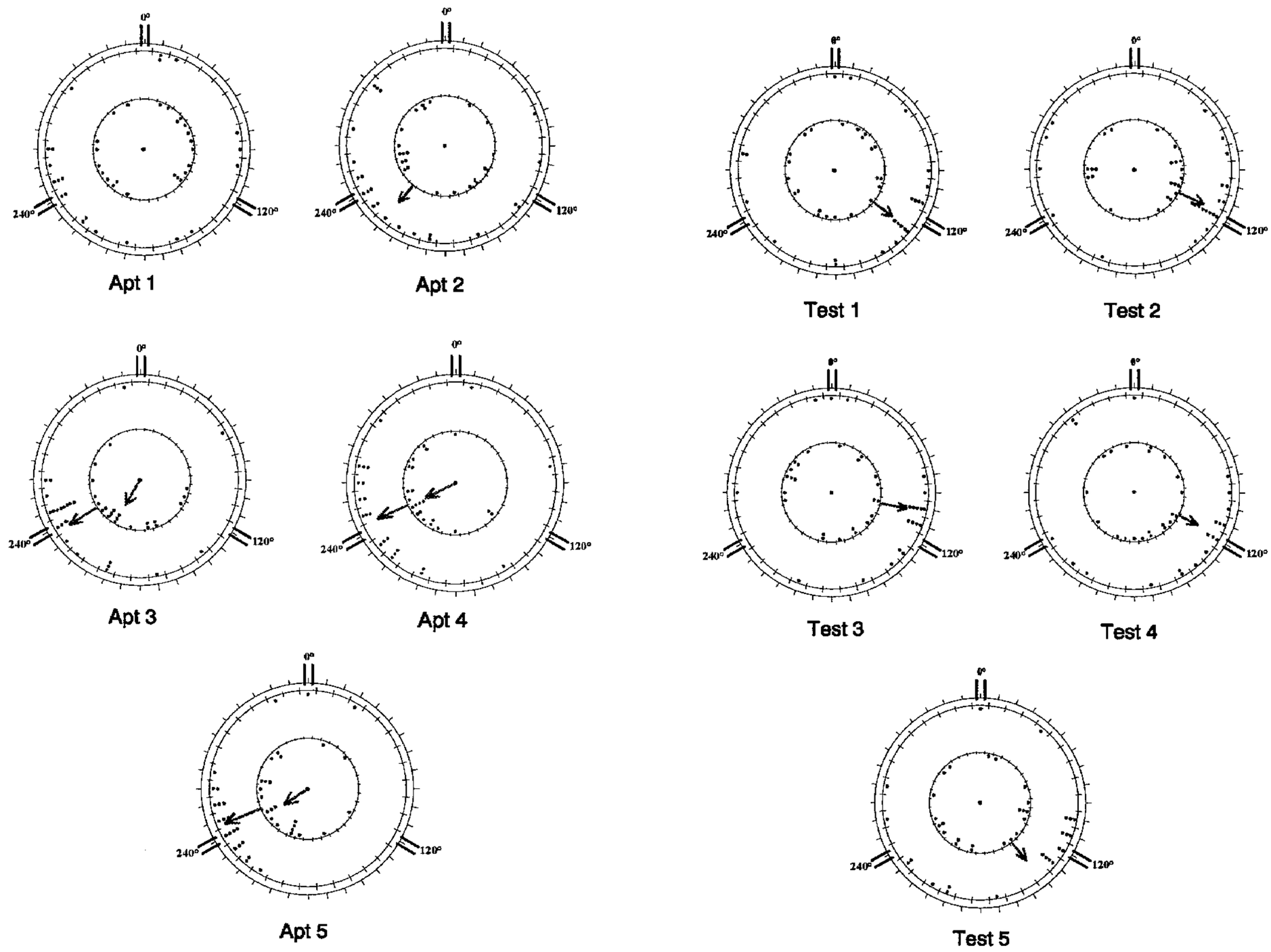


Figure 4 : *Répartition circulaire des directions prises par les fourmis lors de l'apprentissage (seuls les 5 derniers trajets sont montrés) et lors de la phase test. Les flèches représentent le vecteur moyen φ lorsqu'il est significatif.*
Figure 4: *Circular distribution of the directions of workers during the learning (only the five last trips are shown) and during the test phase. Arrows show the mean vector φ when significant.*

REMERCIEMENTS

À Raymond Jégat pour la réalisation du dispositif expérimental.

BIBLIOGRAPHIE

Batschelet E., 1981. Circular statistics in biology. *Academic Press Inc. (London).*

Chameron S., B. Schatz, I. Pastergue-Ruiz, G. Beugnon & T.S. Collett, 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor. Proc. R. Soc. Lond. B,* 265: 2309-2313.

Mercier J.L. & A. Lenoir, 1999a. Individual flexibility in the choice of foraging strategy in the ant *Polyrhachis laboriosa* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.*, 46: 267-272.

Mercier J.L. & A. Lenoir, 1999b. A new case of jumping behaviour in ants, as a full part of the foraging strategy. *C. R. Acad. Sc. Paris,* 322: 661-667.

Pastergue-Ruiz I., 1995. La représentation viselle de l'espace chez un insecte : la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Thèse d'université*, Université Toulouse III, 186 pp.

Schatz B., S. Chameron, G. Beugnon & T.S. Collett, 1999. The use of path integration to guide route learning in ants. *Nature*, 399: 769-772.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 89-94 (2000)

RÔLE DU CHAMPIGNON SYMBIOTIQUE DANS LE MÉTABOLISME DIGESTIF DE DEUX ESPÈCES DE FOURMIS CHAMPIGNONNISTES

D'ETTORRE P.[1], MORA P.[2], DIBANGOU V.[2] & ERRARD C.[1]

[1]*Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte UPRES.A CNRS 6035, Faculté des Sciences et Technique, Parc de Grandmont, F-37200 Tours*
[2]*Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII Val de la Marne, Av. Général De Gaulle, F-94010 Créteil Cedex*

Résumé: *Acromyrmex subterraneus* et *A. crassispinus* sont deux espèces de fourmis champignonnistes. L'objectif de cette étude était de déterminer les rôles respectifs des fourmis et du champignon dans la dégradation de la matière végétale. La détermination des osidases digestifs a été réalisée sur différentes castes des deux espèces de fourmis ainsi que sur le jardin à champignon. Au total, 7 polysaccharides, 5 hétérosides et 6 oligosaccharides ont été testés.

Les ouvrières d'*A. subterraneus* présentent de fortes activités enzymatiques sur l'amidon et le glycogène contrairement aux ouvrières d'*A. crassispinus* dont les activités sont environ dix fois plus faibles. Chez ces deux espèces, les activités majeures concernent la maltase, l'α-1,4 glucosidase et la saccharase. Toutes les activités enzymatiques détectées chez les larves sont supérieures à celles des ouvrières et interviennent non seulement dans la dégradation de l'amidon, mais aussi dans celle du saccharose et de la laminarine.

Le jardin d'*A. subterraneus* se caractérise par des activités majeures sur la laminarine, le xylane et dans une moindre mesure sur la cellulose, alors que le jardin d'*A. crassispinus* présente de surcroît d'importantes activités sur l'amidon, le glycogène et également sur le maltose et le saccharose.

Ainsi, *A. subterraneus* présente un spectre osidasique caractérisé par de fortes activités de l'amylase, de la maltase et de la saccharase alors que dans le jardin à champignon, les activités principales sont celles intervenant dans la dégradation des constituants pariétaux. *Acromyrmex crassispinus* ne semble pas pouvoir dégrader les polysaccharides, rôle qui serait assuré par le champignon du jardin en particulier en ce qui concerne la dégradation de l'amidon.

Mots-clés: *Fourmis champignonnistes, métabolisme digestif, symbiose.*

Abstract: Role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of two species of fungus-growing ants.

Acromyrmex subterraneus and *A. crassispinus* are two leaf cutting ant species living in symbiosis with a fungus exploited in the nest on fresh leaves harvested by ants.

The aim of the study was to clarify the role of ants and fungus in the degradation of plant materials. To determine the digestive osidases we tested 7 polysaccharides, 5 heterosides and 6 oligosaccharides on workers (*major* and *minor*), larvae and fungus.

Workers of *A. subterraneus* present high enzymatic activities on starch and glycogen, while in *A. crassispinus* they are ten times as low. In both species the major activities are expressed on maltose, saccharose and α-1,4 glucoside. Larvae degrade starch, saccharose but also laminarin, and all the activities detected are higher as compared of workers.

The symbiotic fungus of *A. subterraneus* is mostly active on laminarin, xylan and cellulose, while the symbiotic fungus of *A. crassispinus* is mostly active on starch, glycogen, maltose and saccharose.

Key words: *Fungus-growing ants, digestive metabolism, symbiosis.*

INTRODUCTION

Les fourmis champignonnistes, appelées aussi «coupeuses de feuilles» font partie de la tribu des Attini et sont propres à la région néotropicale Sud-Américaine. Elles sont connues pour leur symbiose obligatoire avec le champignon qu'elles cultivent dans la fourmilière sur un «jardin à champignon», constitué de débris végétaux récoltés par les ouvrières. Le champignon, un Basidiomycète, apporterait une source d'énergie à la société de fourmis en lui permettant d'exploiter des ressources autrement inaccessibles. Par ailleurs, les fourmis apportent un substrat approprié au champignon et le protègent contre différents contaminants par la sécrétion d'enzymes et la production d'antibiotiques (Cherret, 1980 ; Wetterer, 1994).

Des travaux ont montré que le champignon, sous forme de mycelium, sert surtout d'aliment aux larves, ses fructifications étant recoltées par les ouvrières, mâchées et régurgitées aux larves (Wetterer, 1994). En ce qui concerne les fourmis adultes, le champignon, bien qu'important pour leur survie, ne leur apporte que le 5% environ de l'énergie nécessaire, le reste étant fourni par la sève des végétaux (Bass & Cherret, 1995). Les plantes découpées par les ouvrières ne sont pas simplement ramenées dans la colonie, mais sont transformées en une sorte de compost qui constitue le substrat idéal pour leur symbiote. Le processus de transformation de la matière végétale serait vraisemblablement amorcé par les fourmis et complété par le champignon. La question fondamentale concerne la capacité du champignon à dégrader les polysaccharides structuraux des plantes qui, normalement, ne peuvent pas être directement utilisés par les fourmis. Dans certaines sociétés du genre *Atta,* le champignon dégrade efficacement la cellulose en la rendant disponible pour son utilisation par les fourmis (Bacci et coll., 1995). Une activité amylasique est présente dans le liquide rectal des fourmis (Martin et coll., 1973), mais chez *Atta texana* la sécrétion des protéases a été remise en question car les activités décelées dans le liquide rectal seraient d'origine fongique (Boyd & Martin, 1975). Par contre, chez *Acromyrmex octospinosus,* la fourmi sécrète ses propres enzymes pour la digestion des polymères α-glucosidiques qu'elle consomme (Febvay et Kermarrec, 1983). Par ailleurs, dans cette espèce, il existerait un système chitinolytique produit directement par les glandes labiales des fourmis, ce système intervenant dans la digestion des parois chitineuses du champignon symbiotique (Febvay et coll., 1984).

La détermination des osidases digestives des différentes castes de fourmis et du champignon chez différentes espèces pourrait clarifier les rôles respectifs des deux partenaires symbiotiques dans la dégradation de la matière végétale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel biologique. Les analyses sont réalisées sur des colonies d'*Acromyrmex subterraneus* récoltées à Viçosa (M. G., Brésil) et d'*A. crassispinus* récoltées à 250 km de Viçosa, et maintenues au laboratoire à une température de 25 ± 2°C et à une hygrométrie relative de 45 ± 5%. La photopériode est de 12 : 12. Les colonies sont nourries de façon identique trois fois par semaine avec des fruits (pommes et oranges) et des végétaux (feuilles de troène, pétales de roses et flocons d'avoine). Les nids sont constitués d'une boîte en plastique maintenue à l'obscurité par un cache noir (le jardin à champignon) placée dans un bac servant de milieu extérieur où est déposée la nourriture. L'ensemble est humidifié tous les jours par pulvérisation. Pour les analyses biochimiques, nous avons utilisé : trois castes de fourmis (ouvrières *major*, ouvrières *minor* et larves) et du champignon (prélevé directement dans le jardin) dont nous avons retiré tout élément de couvain.

Analyse biochimique. La détection des activités enzymatiques est réalisée a partir des extraits bruts provenant du matériel biologique obtenus selon un protocole déjà décrit chez les termites champignonnistes (Rouland et coll., 1986). Au total 7 polysaccharides (amidon, glycogène, pullulane, carboxyméthylcellulose (CMC), cellulose microcristalline (Cell μ), laminarine, xylane), 5 hétérosides (α-galactoside, α-glucoside, β-galactoside, β-glucoside, β-xyloside) et 6 oligosaccharides (gentiobiose, raffinose, lactose, maltose, saccharose, cellobiose) ont été testés.

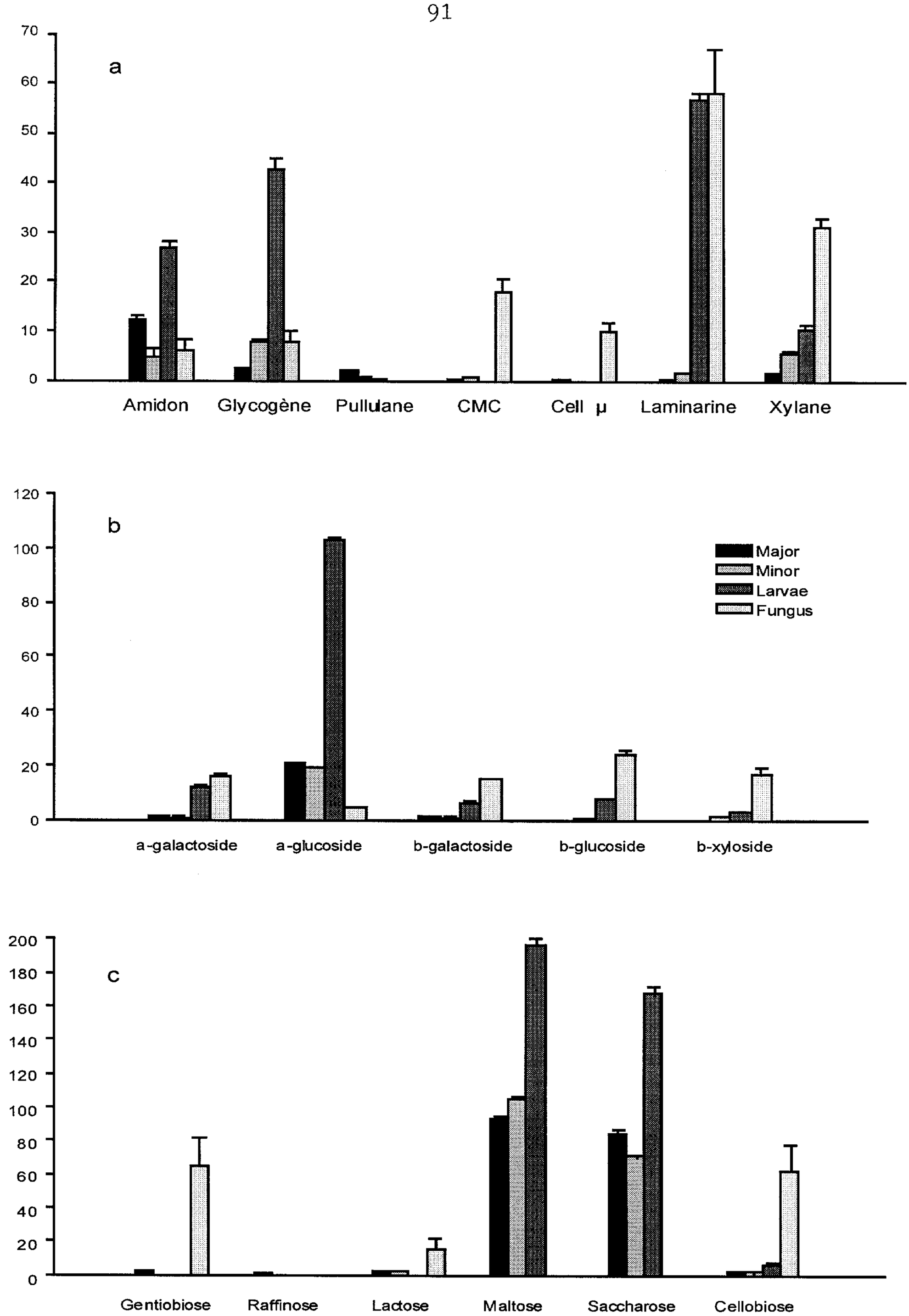


Figure 1. Acromyrmex subterraneus. *Spectres osidasiques des ouvrieres (*major *et* minor*), larves et champignon sur differents polysaccharides (a), hétérosides (b) et oligosaccharides (c). L'activité est exprimée en µg de glucose eq. per min. per mg de protéine.*
*Histogrammes giving osidasic activities of workers (*major *and* minor*), larvae and fungus on various polysaccharids (a), heterosids (b) and oligosaccharids (c). Specific activity values are expressed as µg of glucose eq. per min. per mg of protein.*

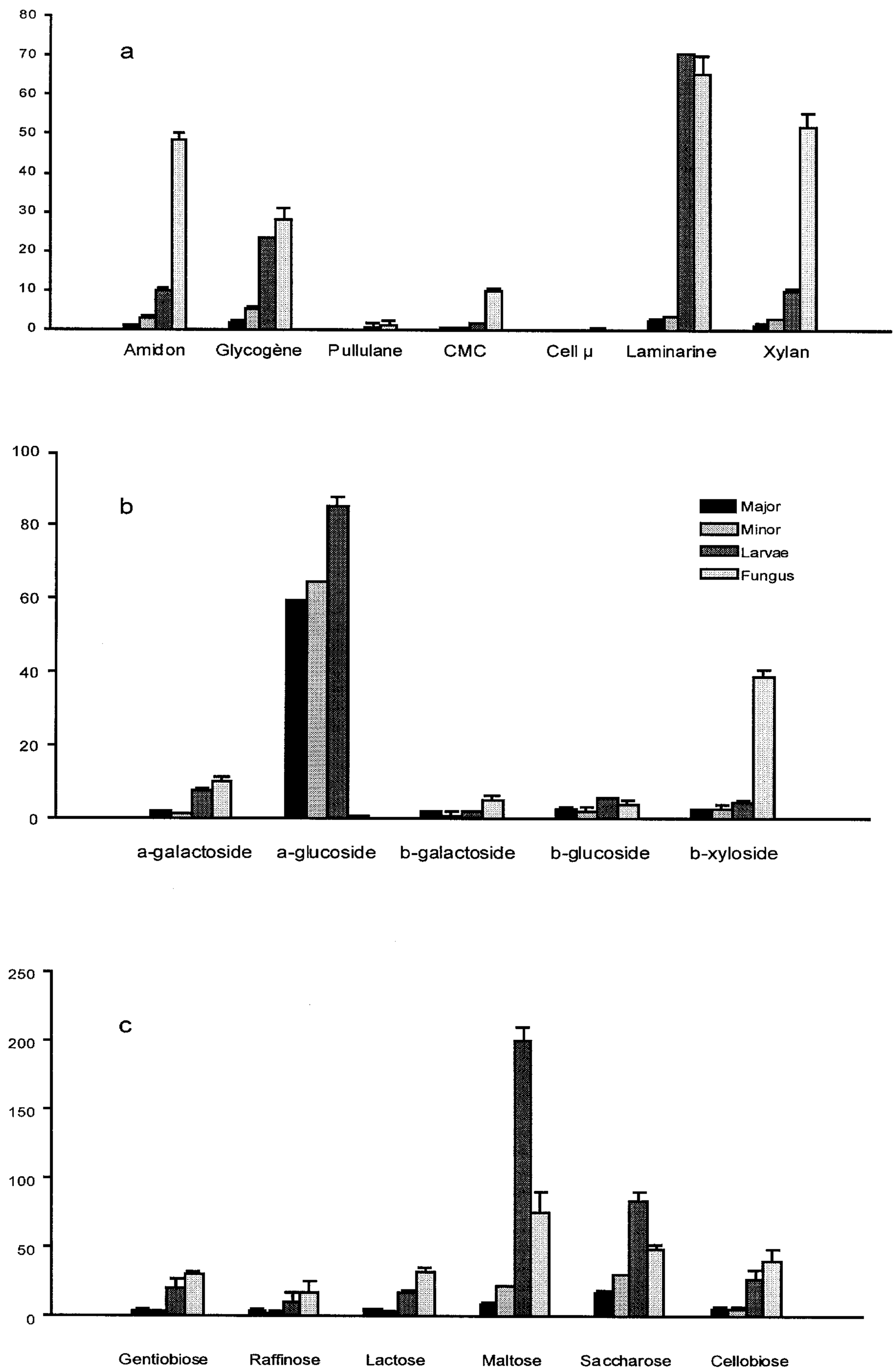


Figure 2. Acromyrmex crassispinus. *Spectres osidasiques des ouvrières (*major *et* minor*), larves et champignon sur différents polysaccharides (a), hétérosides (b) et oligosaccharides (c). L'activité est exprimée en µg de glucose eq. per min. per mg de protéine.*
*Histogrammes giving osidasic activities of workers (*major *and* minor*), larvae and fungus on various polysaccharids (a), heterosids (b) and olygosaccharids (c). Specific activity values are expressed as µg of glucose eq. per min. per mg of protein.*

Les sucres réducteurs produits par l'hydrolyse des polysacchadides sont dosés par la microméthode de Somogy et Nelson (Williams et coll., 1978). Les activités oligosaccharidasiques sont déterminées selon la technique décrite par Janssen et Ruelius (1975). Les activités hétérosidasiques sont mesurées par l'intensité de la coloration jaune résultant de la libération de l'unité nitrophényl.

Le dosage des protéines est réalisé selon la méthode de Sedmark et Crossberg (1977) qui permet de doser des teneurs en protéines inférieures à 25µg/ml. Les activités enzymatiques sont exprimées en unités (µmoles d'équivalent glucose par minute) par mg de protéines.

RÉSULTATS

Les ouvrières d'*A. subterraneus* (*major* et *minor*) présentent de fortes activités enzymatiques sur l'amidon et le glycogène, constituants de réserve des végétaux et du champignon. En revanche, elles ne sont pas capables de dégrader ni la cellulose ni la laminarine, constituants de la paroi végétale (Fig 1a). De plus, une très faible activité enzymatique est détectée sur le substrat xylane. Enfin, les activités majeures ont été détectées sur le maltose et le saccharose (Fig. 1c). Les résultats sont confirmés par la présence d'une activité importante sur l'α-glucoside (Fig. 1b), en sachant que le maltose est un dimère de l'amidon formé de deux unités glucose liées en α1,4. En ce qui concerne les larves, l'ensemble de leur activité enzymatique, chez les deux espèces, est supérieure à celles des deux castes d'ouvrières. Comme celles-ci, les larves interviennent dans la dégradation de l'amidon (amylase, maltase, α-glucosidase), du glycogène et du saccharose, mais cette fois, une très forte activité est présente sur la laminarine (Fig. 1a; Fig. 2a). Le champignon du jardin d'*A. subterraneus* intervient très peu dans la dégradation de l'amidon et du glycogène. En revanche les activités majeures sont exprimées dans l'ordre sur : laminarine, xylane, carboxyméthylcellulose et cellulose microcristalline (Fig. 1a). Ces résultats sont confirmés par l'analyse sur les hétérosides (Fig. 1b). En ce qui concerne les oligosaccharides, le champignon n'est pas capable de dégrader le maltose ni le saccharose (Fig. 1c), ceci étant confirmé par la très faible activité sur l'α1,4-glucoside (Fig.1b). Le champignon intervient cependant dans la dégradation du cellobiose et du gentiobiose.

Chez les ouvrières (*major* et *minor*) d'*A. crassispinus* les activités enzymatiques qui agissent dans la dégradation de l'amidon et du glycogène sont environ dix fois plus faibles par rapport à celles observées chez *A. subterraneus* (Fig. 2abc). De plus, même si la présence de l'α1,4-glucosidase est importante (Fig.2b), l'activité enzymatique sur les dimères est très faible (Fig. 2c). En revanche, la dégradation des constituants pariétaux (Fig. 2abc) est comparable à celle d'*A. subterraneus*. En ce qui concerne les larves, on observe une capacité à dégrader l'amidon, le glycogène et le xylane, ainsi qu'une très forte activité sur la laminarine (Fig. 2a). Comparées aux ouvrières homospécifiques, les larves d'*A. crassispinus* présentent une activité plus importante sur les oligosaccharides, principalement le maltose et le saccharose (Fig. 2c). À part l'activité sur les constituants pariétaux, le champignon d'*A. crassispinus*, intervient de façon plus marquée dans la dégradation de l'amidon et du glycogène (Fig. 2a) en comparaison avec le champignon symbiote d'*A. subterraneus* (Fig. 1a). De plus, il présente d'importantes activités sur le maltose et le saccharose (Fig. 2c).

CONCLUSION

Cette étude préliminaire montre que les rôles respectifs des fourmis et du champignon dans la dégradation de la matière végétale peuvent varier selon les espèces. *Acromyrmex subterraneus* présente un spectre osidasique caractérisé par de fortes activités de l'amylase, de la maltase et de la saccharase alors que dans le champignon du jardin, les activités principales sont celles intervenant dans la dégradation des constituants pariétaux. À l'opposé, les ouvrières d'*A. crassispinus* ne semblent pas pouvoir dégrader les polysaccharides, rôle qui serait assuré par le champignon, en

particulier en ce qui concerne la dégradation de l'amidon. Les différences observées pourraient être la conséquence de contraintes écologiques propres à chacune des espèces. En effet, les nids d'*A. subterraneus* sont situés dans une zone de graminées (sous de grands arbres de type eucalyptus), tandis que les nids d'*A. crassispinus* occupent des zones différentes de la forêt tropicale secondaire, ce qui laisse supposer que ces deux espèces ont, dans des conditions naturelles, des régimes alimentaires différents. Il serait alors intéressant d'élargir cette étude à d'autre espèces ayant également des régimes alimentaires différents.

Un cas particulièrement intéressant est celui des larves des deux espèces. Non seulement elles présentent des activités enzymatiques toujours plus élevées que les ouvrières, mais leur capacité de dégradation des constituants pariétaux comme le xylane et surtout la laminarine, pose le problème de l'origine de leurs enzymes. Le champignon étant la principale source alimentaire pour les larves, ceci suggère une origine fongique des activités enzymatiques détectées chez les larves. La purification des enzymes larvaires et fongiques devrait permettre de tester cette hypothèse.

REMERCIEMENTS

Nous remercions la communauté Européenne pour l'aide financière (Marie Curie Fellowship, Fourth Framework Program, Training and Mobility of Researchers, Proposal n. ERB4001GT975111) accordée à Patrizia D'Ettorre, ainsi que le COFECUB (Coopération Universitaire Franco-Brésilienne) qui nous a permis de récolter les fourmis au Brésil.

RÉFÉRENCES

Bacci Jr., M., M.M. Anversa and F.C. Pagnocca, 1995. Cellulose degradation by *Leucocoprinus gongylophorus*, the fungus cultured by the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa. Antonie van Leeuwenhoek 67* : 385-386.

Bass, M. and J.M. Cherrett, 1995. Fungal hyfae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens. Physiol. Entomol. 20* : 1-6.

Boyd, N.D. and M.M. Martin, 1975. Faecal proteinases of the fungus-growing ant *Atta Texana*: their fungal origin and ecological significance. *J. Insect Physiol. 21* : 1815-1820.

Cherrett, J.M., 1980. Possible reasons for the mutualism between leaf-cutting ants (Hymenoptera : Formicidae) and their fungus. *Biol. Ecol. Méditer. 7* : 113-122.

Febvay, G., M. Decharme and A. Kermarrec, 1984. Digestion of chitin by the labial glands of *Acromyrmex octospinosus* Reich (Hymenoptera : Formicidae). *Can. J. of Zool. 62* : 229-234.

Febvay, G. and A. Kermarrec, 1983. Enzymes digestives de la fourmi attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich) : caractérisation des amylases, maltase et tréhalase des glandes labiales et de l'intestin moyen. *C.R. Acad. SC. Paris 296* : 453-456.

Janssen, F.W . and H.W. Ruelius, 1975. Pyranose oxidase from *Polyporus obtusus. Methods in Enzy. 41* : 170-171.

Martin, M.M., M.J. Gieselmann and J.S. Martin, 1973. Rectal enzymes of attine ants. α-Amylase and chitinase. *J. Insect Physiol.* 19 : 1409-1416.

Rouland, C., C. Chararas and J. Renoux, 1986. Étude comparée des osidases de trois espèces de termites africains à régime alimentaire différent. *C.R. Acad. Sc. Paris 302* : 341-345.

Wetterer, J.K., 1994. Nourishment and evolution in Fungus-growing ants and their fungi. In : *Nourishmnt and Evolution in Insect Societies* (J.H. Hunt and C.A. Nalepa, Eds.), Westview, Boulder pp. 309-328.

Williams, J., H. Villaroya and F. Petek, 1978. Galactosidase II, III and IV from seeds of *Trifolium repens. Biochem. J. 175* : 1069-1077.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 95-104 (2000)

PERFORMANCES D'APPRENTISSAGE OLFACTIF CHEZ L'ABEILLE: VARIATIONS EN FONCTION DE L'AGE DES OUVRIERES ET ETUDE COMPARATIVE DES REPONSES DES REINES ET DES MALES

David LALOI, Marie GALLOIS & Minh-Hà PHAM-DELEGUE

Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, INRA,
BP 23, 91440 Bures-sur-Yvette, France

Résumé: Chez l'abeille, les performances d'apprentissage olfactif obtenues au cours d'un conditionnement du réflexe d'extension du proboscis, procédure très standardisée, s'avèrent fortement variables au niveau individuel. Afin de préciser les causes possibles de cette variabilité, nous avons étudié les performances d'apprentissage en fonction de l'âge des ouvrières et, de manière comparative, les réponses des reines et des mâles. Les performances des ouvrières les plus jeunes (2 jours) diffèrent de celles des abeilles plus âgées: l'acquisition et la résistance à l'extinction sont plus faibles, à l'inverse les réponses spontanées sont plus élevées. Ce résultat peut être relié au développement du système nerveux olfactif, dont la maturation se poursuit pendant les premiers jours de la vie imaginale. Chez les ouvrières plus âgées (4 à 20 jours), nos données ne montrent pas de variation importante des réponses. Les reines et les mâles montrent des performances différentes de celles des ouvrières: les reines apprennent bien mais présentent des réponses moins discriminatives et une résistance à l'extinction plus élevée, les mâles présentent de moins bonnes performances tant en terme d'acquisition que de discrimination. Les différences entre les réponses des trois types d'individus semblent liées à l'importance relative des signaux odorants en fonction des tâches qu'ils réalisent.

Mots clés: *abeille, Apis mellifera, apprentissage olfactif, variabilité individuelle*

Summary: Olfactory learning in the honey bee: changes with ageing in workers' performances, and comparative study of queens and drones responses. The conditioning of the proboscis extension was widely used to study olfactory learning in the honey bee. Although this procedure was highly standardised, the responses showed an important inter-individual variability. In order to precise possible sources of such a variability, we analysed the effect of age on the performances of workers, and comparatively studied the reponses of queens and drones. Age was shown to affect the responses of workers, with the youngest bees (2-days old) exhibiting poor acquisition performances and low resistance to extinction, but more spontaneous responses than older ones. The performances of workers from 4- to 20-days old did not vary significantly. Theses results may be due to developmental aspects, since the olfactory nervous system is still maturing during the first days of the adult life. The proboscis extension responses of queens and drones differed from those of worker bees. Queens exhibited a good acquisition level, but their responses were less discriminative and more resistant to an extinction process than those of workers. Drones showed on average lower learning performances compared to females. Differences observed according to

the type of individuals might be related to the respective role of olfactory signals according to their task specialisation.

Key words: *honey bee, Apis mellifera, olfactory learning, individual variability*

INTRODUCTION

L'aptitude d'un individu à modifier ses comportements à la suite d'un apprentissage est un des facteurs-clés de la survie des animaux et de leur capacité à se reproduire. De ce fait, la variabilité interindividuelle des performances d'apprentissage peut jouer un rôle adaptatif fondamental, et il est particulièrement intéressant de comprendre pourquoi et comment se maintient la variabilité des performances d'apprentissage.

Compte tenu de l'importance des odeurs pour l'abeille, de nombreux travaux sur l'apprentissage chez cet insecte se sont plus particulièrement intéressés au traitement des informations olfactives. La procédure de conditionnement de l'extension du proboscis est, depuis longtemps, un des essais biologiques les plus utilisés pour ce type d'étude. Malgré le caractère très standardisé de cette procédure d'apprentissage, d'importantes variations individuelles des performances ont été rapportées (Getz et al., 1986; Getz & Smith, 1987; Smith et al., 1991). Divers facteurs ont été indiqués comme causes possibles de cette variabilité, quelques-uns ayant déjà fait l'objet d'études spécifiques: âge des abeilles (Pham-Delègue et al., 1990; Ray & Ferneyhough, 1997a), caste, spécialisation comportementale des individus, génotype (Brandes & Menzel, 1990; Bhagavan et al., 1994), saison (Ray & Ferneyhough, 1997b), état de motivation alimentaire, ou encore expériences antérieures. Toutefois les différents travaux n'aboutissent pas tous à des résultats convergents, en particulier dans le cas des variations liées à l'âge des abeilles. En outre, il apparaît au regard de cette littérature, qu'une analyse plus précise de la variabilité des performances d'apprentissage est nécessaire à une meilleure compréhension des capacités des abeilles à utiliser des signaux odorants naturels.

Afin de préciser le rôle de certains facteurs sur les performances d'apprentissage, nous avons, d'une part étudié l'évolution des performances d'apprentissage en fonction de l'âge des ouvrières et, d'autre part, analysé de manière comparative les réponses des individus reproducteurs, reines et mâles.

MATERIEL ET METHODES

Conditionnement olfactif de l'extension du proboscis

La méthode expérimentale repose sur un essai biologique qui reproduit l'apprentissage d'une association odeur-nourriture, telle qu'elle se produit en conditions naturelles lors des visites des abeilles sur les fleurs: le conditionnement du réflexe d'extension du proboscis. Le dispositif expérimental, les conditions de stimulation, et les

procédures de conditionnement, sont adaptés du travail de Bitterman et al. (1983) et ont été décrits en détails par ailleurs (Pham-Delègue et al., 1993; Sandoz et al., 1995).

Expérience 1: Performances d'apprentissage des ouvrières en fonction de l'âge

Les ouvrières d'abeille, de la race italienne (*Apis mellifera ligustica* L.), sont prélevées à l'émergence sur des cadres de couvain, et placées dans des cagettes d'élevage par groupe de 60-70 individus. Elles sont maintenues en étuve (33°C, 55% d'humidité relative, obscurité) jusqu'à l'âge requis pour les expériences. Elles sont approvisionnées en nourriture sucrée et en eau *ad libitum*, ainsi qu'en pollen (apport protéique) au cours des huit premiers jours. Nous avons testé dix groupes indépendants, âgés respectivement de 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 et 20 jours (effectifs compris entre 50 et 69 individus dans chaque groupe).

Chaque ouvrière est soumise à une procédure expérimentale constituée de 3 essais de conditionnement (associations odeur-nourriture sucrée), suivis de 5 essais d'extinction (présentations de l'odeur seule), les huit essais (6 secondes par essai) étant appliqués à intervalles réguliers de 15 minutes. L'odeur utilisée comme stimulus conditionnel était du linalol, composé courant des arômes floraux. Les réponses des ouvrières sont enregistrées à trois essais particuliers de la procédure: (1) *Réponse spontanée* à l'odeur au premier essai, avant la présentation du renforcement alimentaire, c'est-à-dire avant le conditionnement. Comme il n'est pas possible de savoir si les abeilles qui répondent spontanément, apprennent réellement l'odeur par la suite, ces individus ne sont pas pris en compte dans l'analyse des réponses ultérieures. (2) Réponse conditionnée au quatrième essai, c'est-à-dire à la fin de la phase de conditionnement, qui indique la performance d'*acquisition*. (3) Réponse conditionnée au dernier essai, c'est-à-dire à la fin de la phase d'extinction, qui indique la *résistance à l'extinction*.

Expérience 2: Comparaison des performances d'apprentissage des ouvrières, des reines et des mâles

Les reines ont été produites en nombre selon la technique de transfert de larves (Ruttner, 1983), à partir de jeunes larves provenant de colonies d'abeille de race italienne (*Apis mellifera ligustica* L.). Dès leur operculation, les cellules royales sont placées individuellement dans des cagettes avec une dizaine d'ouvrières accompagnatrices qui assurent le nourrissement de la reine après émergence. Les mâles ont été produits, également dans des ruches de race italienne, en plaçant un cadre de cire à grandes cellules, ce qui stimule l'élevage de mâles. Ils sont collectés à l'émergence et placés par groupe de 10 dans des cagettes avec une cinquantaine d'ouvrières accompagnatrices qui assurent leur nourrissement. Les ouvrières sont préparées selon un protocole identique à celui décrit dans l'expérience 1. Les reines vierges (effectif testé N=41), les mâles (N=32), et les ouvrières (N=101) sont ensuite maintenus en étuve jusqu'à l'âge de quinze jours, moment où nous les avons testés.

Nous avons appliqué ici une procédure de conditionnement discriminatif (Bitterman et al., 1983; Smith et al., 1991), au cours de laquelle deux stimuli odorants sont présentés en alternance, l'un étant associé à un renforcement (stimulus positif), le deuxième étant non renforcé (stimulus négatif). Le linalol a été utilisé comme stimulus positif, et le phényl-éthyl-isothiocyanate comme stimulus négatif. Chaque individu est

soumis à 5 essais de conditionnement, constitués d'une stimulation avec du linalol associé à un renforcement alimentaire sucré, qui alternent avec des présentations du phényl-éthyl-isothiocyanate seul (les deux composés étant d'origine florale). A la suite de ce conditionnement discriminatif, les abeilles sont soumises à une procédure d'extinction constituée de 8 présentations du linalol sans renforcement. La procédure expérimentale complète permet donc d'enregistrer l'*acquisition* de la réponse conditionnée, la performance de *discrimination*, et la *résistance à l'extinction*.

Analyse statistique

Les taux de réponses des ouvrières des différents groupes d'âge (expérience 1) ont été comparés à une distribution théorique uniforme par un test de χ^2 d'homogénéité. Quand ce test a montré que la distribution n'était pas uniforme, les réponses des différents groupes d'âge ont été comparées deux-à-deux par des tests de χ^2 à 1 degré de liberté, en appliquant une correction de seuil selon la méthode de Dunn-Sidak.

Pour la comparaison des réponses des ouvrières, des reines, et des mâles, trois valeurs numériques ont été attribuées à chaque abeille, correspondant respectivement au nombre de réponses au stimulus renforcé (linalol) au cours de la phase d'acquisition, au nombre de réponses au stimulus négatif (phényl-éthyl-isothiocyanate) c'est-à-dire à la performance de discrimination, et au nombre de réponses au cours de la phase d'extinction. Ces valeurs sont comparées par un test de Kruskall-Wallis. Si ce test indique une hétérogénéité parmi les trois groupes, un test non paramétrique de comparaisons multiples est effectué selon la méthode de Noether.

RESULTATS

Expérience 1: Performances d'apprentissage des ouvrières en fonction de l'âge

L'analyse indique des variations significatives, en fonction de l'âge des ouvrières, pour les trois paramètres mesurés (figure 1): les réponses spontanées au linalol (χ^2=27,71; $p<0,01$; 9 ddl), l'acquisition de la réponse conditionnée (χ^2=21,49; $p<0,05$; 9 ddl), et la résistance de cette réponse à une procédure d'extinction (χ^2=35,75; $p<0,001$; 9 ddl).

Les comparaisons multiples permettent de préciser que cet effet de l'âge repose essentiellement sur les réponses des abeilles les plus jeunes. En effet les ouvrières âgées de 2 jours montrent des réponses spontanées plus élevées que les individus plus âgés (35% d'individus qui répondent vs. moins de 25% chez les groupes âgés de 4 jours et plus), une performance d'acquisition plus faible (59% vs. plus de 72%), et une moindre résistance à l'extinction (10% vs. plus de 37%).

Chez les ouvrières âgées de 4 jours et plus, seule la résistance à l'extinction montre des variations significatives entre les différents groupes d'âge, les ouvrières âgées de 12, 14 et 20 jours présentant les taux de réponses les plus élevés (entre 55 et 70%).

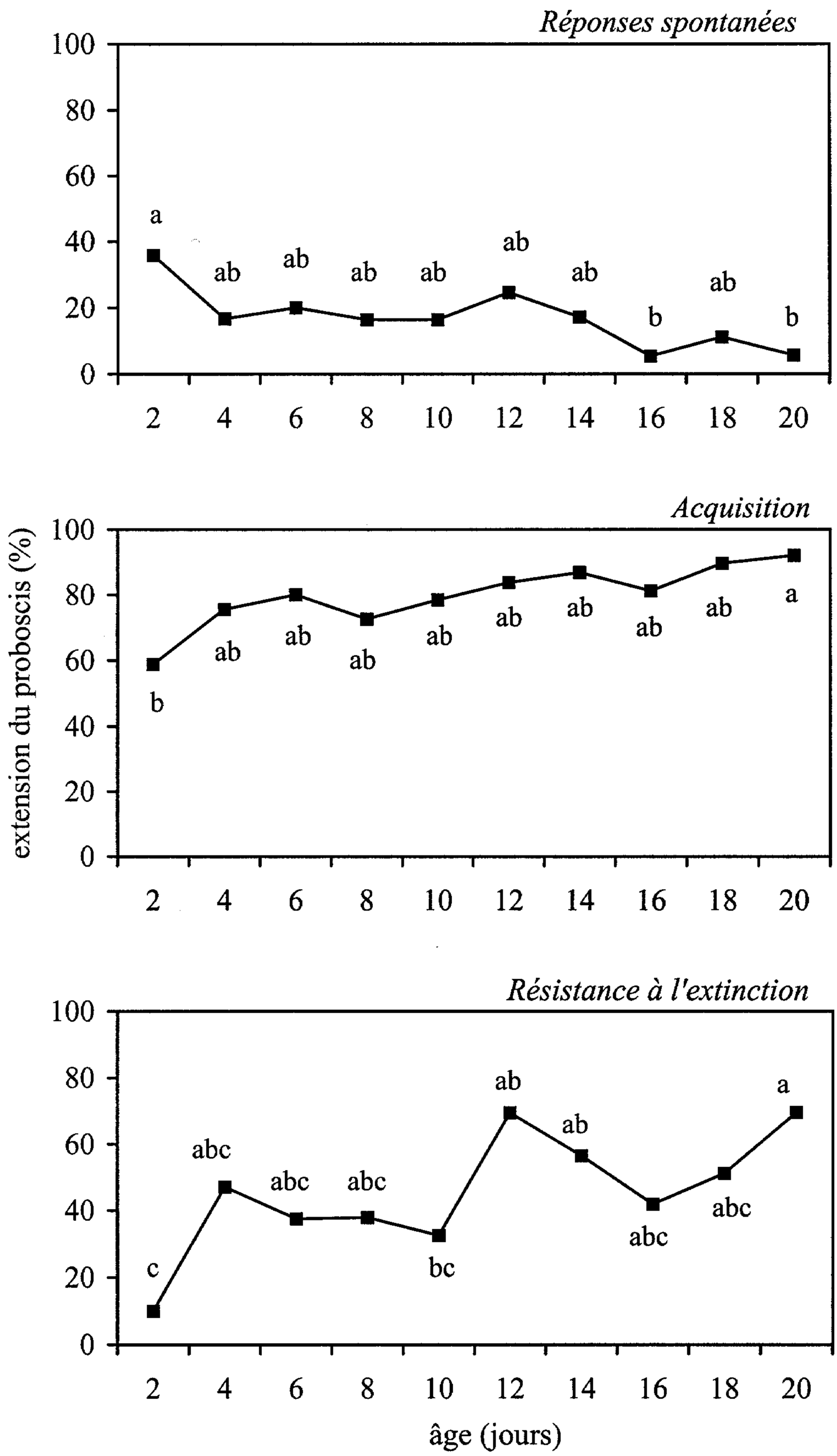


Figure 1. *Réponses spontanées au linalol, acquisition de la réponse conditionnée, et résistance à l'extinction, en fonction de l'âge des ouvrières. Les lettres représentent le résultat des comparaisons deux-à-deux, des lettres différentes indiquant des différences significatives.*
Figure 1. *Spontaneous responses to linalool, acquisition performance, and resistance to extinction, presented as a function of the workers' age. Different letters indicate different response levels when two-by-two comparisons were done.*

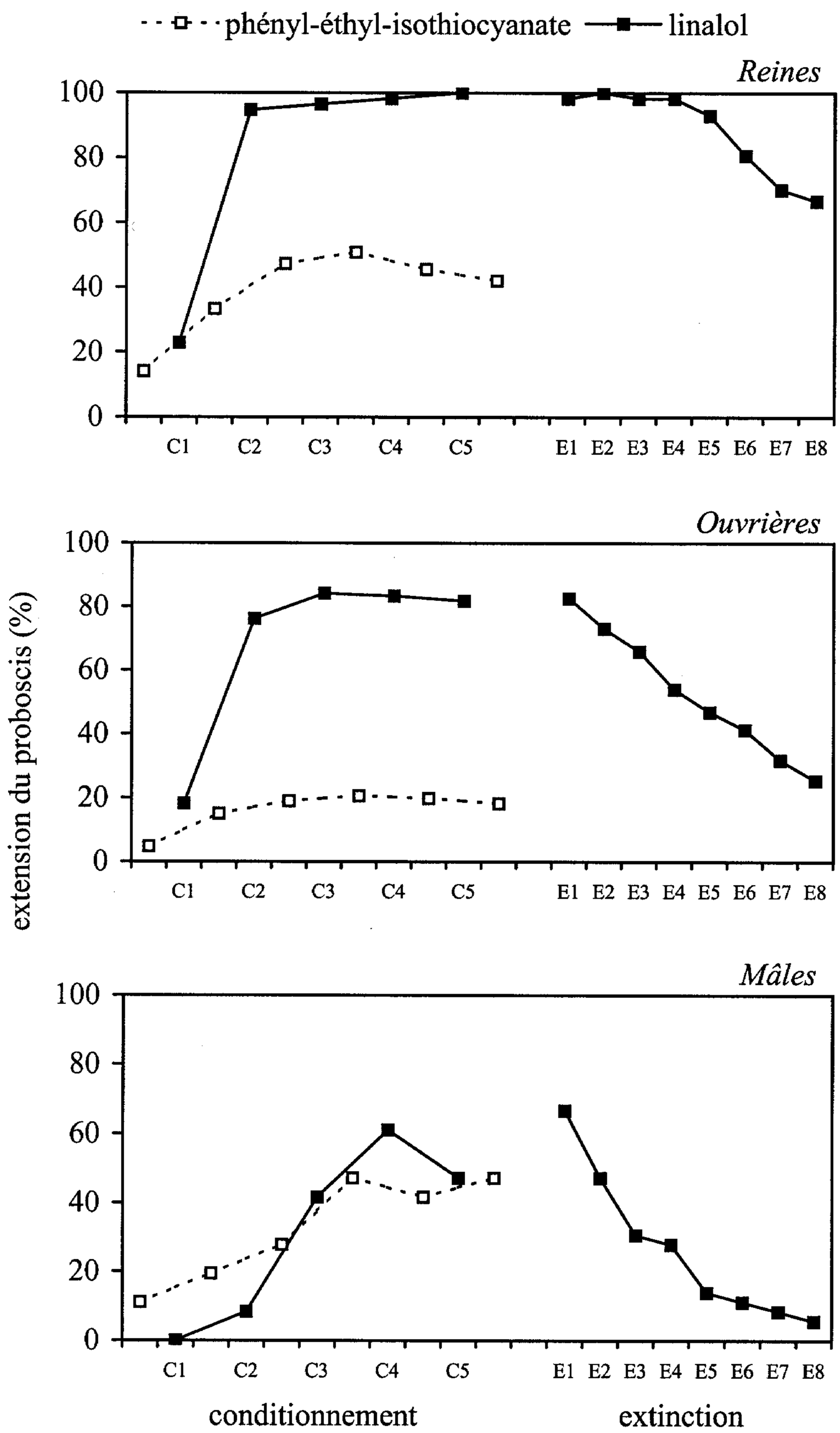


Figure 2. *Réponses des reines, des ouvrières, et des mâles, soumis à une procédure de conditionnement discriminatif (acquisition au cours des essais C1 à C5, et discrimination au cours des essais intercalés), suivie d'une procédure d'extinction (essais E1 à E8).*
Figure 2. *Responses of queens, workers, and drones, subjected to a discriminative conditioning procedure (acquisition at trials C1 to C5, and discrimination at the interspersed trials), followed by an extinction procedure (trials E1 to E8).*

Expérience 2: Comparaison des performances d'apprentissage des ouvrières, des reines et des mâles

L'analyse montre que les réponses diffèrent de manière significative entre les trois catégories d'individus (figure 2), que ce soit pour l'acquisition de la réponse conditionnée ($H=56,76$; $p<0,001$; 2 ddl), pour la performance de discrimination ($H=29,70$; $p<0,001$; 2 ddl), ou pour la résistance à l'extinction ($H=37,74$; $p<0,001$; 2 ddl).

Les comparaisons multiples permettent de préciser les différences entre ouvrières, reines et mâles. Concernant l'acquisition, les réponses des ouvrières et des reines ne diffèrent pas, alors que les mâles montrent un apprentissage significativement plus faible. Par ailleurs les ouvrières montrent des réponses plus discriminatives que celles des reines et des mâles, c'est-à-dire qu'elles répondent moins à l'odeur non renforcée, le phényl-éthyl-isothiocyanate. Les réponses des reines et des mâles ne sont pas significativement différentes. Enfin concernant l'extinction, les réponses des ouvrières et des mâles ne diffèrent pas, mais les reines montrent une résistance à l'extinction plus importante, le taux de réponse au linalol se maintenant à des valeurs élevées même après plusieurs présentations non renforcées de l'odeur.

DISCUSSION

Chez les ouvrières, seule catégorie d'individus largement étudiée jusqu'à présent, la plupart des travaux sur la variabilité des performances d'apprentissage ont surtout considéré l'acquisition de la réponse conditionnée. Nos résultats montrent que les réponses spontanées, les capacités de discrimination, et la résistance à l'extinction sont des critères dont il est pertinent d'étudier la variabilité. Par ailleurs, les reines et les mâles présentent des réponses différentes de celles des ouvrières, et il peut être intéressant de rechercher le déterminisme de ces différences.

En considérant l'ensemble des trois paramètres sur lesquels un effet de l'âge a été recherché, il apparaît que les réponses des ouvrières les plus jeunes, âgées de 2 jours, diffèrent de celles des abeilles plus âgées de manière systématique : leurs réponses spontanées sont plus élevées, et leur performance d'apprentissage, tant en terme d'acquisition de la réponse conditionnée que de résistance à l'extinction, sont plus faibles. Ces performances caractéristiques des ouvrières les plus jeunes semblent en relation avec le développement du système olfactif, dont la maturation se poursuit au cours des premiers jours de la vie imaginale. Des études neuroanatomiques et neurophysiologiques ont montré que, pendant cette période de maturation, le système olfactif de l'abeille était particulièrement plastique en réponse aux changements de l'environnement odorant (Masson & Arnold, 1987; Masson et al., 1993). Les niveaux élevés de réponse spontanée, enregistrés chez les ouvrières âgées de 2 jours, pourraient être liés à une sensibilité supérieure au cours de cette période pendant laquelle les odeurs de l'environnement sont susceptibles d'influencer la mise en place définitive du système nerveux olfactif. En outre, les faibles performances d'apprentissage au même âge, pourraient être une conséquence directe de l'immaturité du système, en terme de capacité à traiter et à mettre en mémoire une information.

Chez les ouvrières âgées de 4 jours et plus, le taux de réponse spontanée et la performance d'acquisition ne varient pas significativement avec l'âge. Par contre, les variations sensibles sont observées dans la résistance à l'extinction. Ces variations rappellent de plus les résultats obtenus par Pham-Delègue et al. (1990) pour l'acquisition d'une autre odeur, le géraniol. Ces variations pourraient être liées à l'état physiologique des abeilles. Dans une procédure expérimentale comportant de nombreux essais, l'état de satiété et donc de motivation alimentaire, ainsi que l'épuisement des abeilles, peuvent être source de variabilité des performances. Si ces facteurs physiologiques varient différentiellement avec l'âge des ouvrières, ils peuvent induire des différences dans les performances d'apprentissage de groupes d'âges différents. Toutefois, une autre hypothèse peut être proposée, qui relie les variations des réponses olfactives aux tâches que l'abeille doit remplir au cours de sa vie. En effet, la résistance à l'extinction de la réponse conditionnée au linalol, composé odorant d'origine florale, semble plus importante chez les ouvrières âgées de plus de 12 jours comparées aux plus jeunes. Cette période correspond à l'âge moyen auquel les ouvrières deviennent butineuses en conditions naturelles (Ribbands, 1952; Seeley, 1982; Kolmes, 1985), et on peut supposer qu'une plus grande résistance à l'extinction de la réponse conditionnée puisse être en relation avec l'importance de l'apprentissage de signaux odorants, en particulier d'origine florale, à ce moment de la vie de l'ouvrière.

Les reines d'abeille apprennent aussi bien que les ouvrières, en terme d'acquisition de la réponse conditionnée, mais présentent des réponses moins discriminatives, moins sélectives, et une résistance à l'extinction plus importante. Les mâles apprennent moins bien que les ouvrières et les reines. Ils montrent par la suite peu de capacités de discrimination, et une faible résistance à l'extinction, mais ces deux derniers types de réponses découlent peut-être de la faible performance d'acquisition. Les reines, les mâles et les ouvrières, ont des répertoires comportementaux très différents et, de ce fait, n'utilisent vraisemblablement pas les mêmes signaux odorants dans les mêmes situations. En particulier, seules les ouvrières butinent, comportement qui implique la mémorisation et la reconnaissance d'arômes floraux, signaux odorants complexes et extrêmement variables. Ce sont justement les ouvrières qui présentent les performances les plus adéquates pour une utilisation efficace de tels signaux: acquisition rapide d'une information olfactive, apprentissage sélectif et, finalement, extinction rapide d'une réponse conditionnée quand l'odeur apprise a perdu sa valeur prédictive comme c'est le cas au cours d'une procédure d'extinction.

Les performances d'apprentissage olfactif varient fortement en relation avec les facteurs étudiés, l'âge des individus, ainsi que la caste et le sexe. Divers éléments indiquent que ces variations présentent un caractère adaptatif, en liaison avec les activités de chaque individu à un moment donné de sa vie, ce qui avait déjà été suggéré par divers travaux sur le partage des tâches chez les ouvrières (Palmquist Momot & Rothenbuhler, 1971; Pham-Delègue et al., 1990; Ray & Ferneyhough, 1999). Sur la base de processus d'apprentissage et de mémorisation généraux à l'espèce, il existe sans doute des mécanismes permettant d'adapter les performances de chaque individu à ses besoins et/ou aux besoins de la colonie.

REFERENCES

Bhagavan, S., Benatar, S., Cobey, S. and B.H. Smith, 1994. Effect of genotype but not of age or caste on olfactory learning performance in the honey bee, *Apis mellifera. Anim. Behav. 48* : 1357-1369.

Bitterman, M.E., Menzel, R., Fietz, A. and S. Schäfer, 1983. Classical conditioning of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*). *J. Comp. Psychol. 97* : 107-119.

Brandes, C. and R. Menzel, 1990. Common mechanisms in proboscis extension conditioning and visual learning revealed by genetic selection in honeybees (*Apis mellifera capensis*). *J. Comp. Physiol. A 166* : 545-552.

Getz, W.M., Brückner, D. and K.B. Smith, 1986. Conditioning honeybees to discriminate between heritable odors from full and half sisters. *J. Comp. Physiol. A 159* : 251-256.

Getz, W.M. and K.B. Smith, 1987. Olfactory sensitivity and discrimination of mixtures in the honeybee *Apis mellifera. J. Comp. Physiol. A 160* : 239-245.

Kolmes, S.A., 1985. A quantitative study of the division of labour among worker honey bees. *Z. Tierpsychol. 68* : 287-302.

Masson, C. and G. Arnold, 1987. *Organization and plasticity of the olfactory system of the honeybee, Apis mellifera.* In *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (R. Menzel & A. Mercer, Eds.), Springer Verlag, pp. 280-295.

Masson, C., Pham-Delègue, M.H., Fonta, C., Gascuel, J., Arnold, G., Nicolas, G. and M. Kerszberg, 1993. Recent advances in the concept of adaptation to natural odour signals in the honeybee, *Apis mellifera* L. *Apidologie 24* : 169-194.

Palmquist Momot, J. and W.C. Rothenbuhler, 1971. Behaviour genetics of nest cleaning in honeybees. VI. Interactions of age and genotype of bees, and nectar flow. *J. Apic. Res. 10* : 11-21.

Pham-Delègue, M.H., De Jong, R. and C. Masson, 1990. Effet de l'âge sur la réponse conditionnée d'extension du proboscis chez l'abeille domestique. *C. R. Acad. Sci. Paris 310* : 527-532.

Pham-Delègue, M.H., Bailez, O., Blight, M.M., Masson, C., Picard-Nizou, A.L. and L.J. Wadhams, 1993. Behavioural discrimination of oilseed rape volatiles by the honeybee *Apis mellifera* L. *Chem. Senses 18* : 483-494.

Ray, S. and B. Ferneyhough, 1997a. The effects of age on olfactory learning and memory in the honey bee *Apis mellifera. NeuroReport 8* : 789-793.

Ray, S. and B. Ferneyhough, 1997b. Seasonal variation of proboscis extension reflex conditioning in the honey bee (*Apis mellifera*). *J. Apic. Res. 36* : 108-110.

Ray, S. and B. Ferneyhough, 1999. Behavioral development and olfactory learning in the honeybee (*Apis mellifera*). *Dev. Psychobiol. 34* : 21-27.

Ribbands, C.R., 1952. Division of labour in the honeybee community. *Proc. Roy. Soc. London B 140* : 32-43.

Ruttner, F., 1983. *Queen Rearing. Biological Basis and Technical Instruction.* Apimondia, Bucarest, 358 pp.

Sandoz, J.C., Roger, B. and M.H. Pham-Delègue, 1995. Olfactory learning and memory in the honeybee : comparison of different classical conditioning procedures of the proboscis extension response. *C. R. Acad. Sci. Paris 318* : 749-755.

Seeley, T.D., 1982. Adaptative significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol. 11* : 287-293.

Smith, B.H., Abramson, C.I. and T.R. Tobin, 1991. Conditional withholding of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*) during discriminative punishment. *J. Comp. Psychol. 105* : 345-356.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 105-113 (2000)

EFFETS DE DOSES SUBLETALES DE PESTICIDES SUR LE COMPORTEMENT DE L'ABEILLE DOMESTIQUE *APIS MELLIFERA* L.

DECOURTYE A.[1], LE METAYER M.[1], RENOU M.[2], PHAM-DELÈGUE M.H.[1]

[1]*Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, INRA, BP 23, 91440 Bures-sur-Yvette, France*
[2]*Laboratoire des Médiateurs Chimiques, INRA, Route de Saint-Cyr, 78026 Versailles, France*

Résumé: Le but de ce travail est d'étudier en laboratoire les effets de doses sublétales de deux insecticides utilisés sur des cultures mellifères en cours de floraison (0,13, 0,25 et 1,3 ng/abeille d'imidacloprid ; 0,05, 0,1 et 0,5 ng/abeille d'endosulfan) sur le comportement des abeilles butineuses. A l'échelle de l'individu, les capacités d'apprentissage olfactif des abeilles impliquées dans le comportement de butinage ont été évaluées grâce à une procédure de conditionnement olfactif. Les modifications concomitantes de la sensibilité olfactive périphérique évaluées par électroantennographie, ont été étudiées. L'administration sub-chronique d'imidacloprid et d'endosulfan diminue les performances d'apprentissage olfactif des abeilles traitées. Après traitement avec l'endosulfan, la diminution de la sensibilité olfactive de l'antenne peut être un facteur expliquant les faibles performances d'apprentissage. Parallèlement, le processus collectif d'exploitation d'une ressource alimentaire contaminée par l'imidacloprid a été évalué par l'analyse du comportement de butinage d'une colonie maintenue en cage de vol. L'ingestion prolongée d'imidacloprid diminue les capacités de discrimination des butineuses entre différentes sources odorantes. Ainsi, les effets sublétaux observés à l'échelle de l'individu se confirment à l'échelle de la colonie. Ces essais biologiques pourraient être utilisés pour l'évaluation des effets sublétaux de pesticides sur l'abeille.

Mots-clés: *abeille domestique, pesticides, effets sublétaux, comportement, apprentissage.*

Abstract: Effect of sublethal doses of pesticides on the honey bee behaviour.

The aim of this work was to evaluate under laboratory conditions the effects of sublethal doses of two insecticides potencially used on flowering melliferous crops (0.13, 0.25 and 1.3 ng/bee of imidacloprid; 0.05, 0.1 and 0.5 ng/bee of endosulfan) on the behaviour of honeybees. At the individual level, we studied the olfactory learning performances involved in the foraging behaviour using an olfactory conditioning procedure. Electroantennogram recordings (EAG) were used to investigate the concomitant changes in the olfactory sensitivity. We showed that honey bees surviving the sub-chronic treatment of imidacloprid and endosulfan had reduced olfactory learning performances. Considering the EAG data, we may assume that the decrease in antennal sensitivity after endosulfan treatment may be involved in the decrease of learning performances. In parallel, at the colony level, a sugar solution containing 50 ppb imidacloprid was fed to a colony in an flight room to determine the effect on the foraging behaviour. The administration of imidacloprid induced a decrease in the discrimination performances between differently scented sources by the foragers. Thus, the behavioural effects of pesticides found at the individual level were consistently with those showed at a colony level. These assays may be suitable for use in the sublethal hazard evaluation of pesticides in honey bee.

Key words : *honey bee, pesticides, sublethal effects, behaviour, learning*

INTRODUCTION

L'importance des produits phytosanitaires dans les agrosystèmes n'est pas toujours compatible avec le rôle économique et écologique de l'abeille domestique (*Apis mellifera*). En effet, les traitements appliqués sur des cultures mellifères en cours de floraison peuvent affecter la survie ou le comportement des abeilles. Contrairement aux effets létaux, qui font l'objet de tests toxicologiques avant la mise sur le marché des produits (Atkins et coll., 1981), il n'existe pas actuellement de moyens objectifs permettant de

déceler les effets sublétaux des pesticides sur le comportement de l'abeille. Néanmoins, les effets comportementaux de certains insecticides sur les abeilles sont connus : des doses sublétales de parathion affectent le recrutement des butineuses en perturbant les paramètres de la danse oscillante (Schricker & Stephen 1970). Des doses sublétales de perméthrine et de deltaméthrine perturbent les capacités d'orientation des butineuses (Vandame et coll., 1995). Ces quelques travaux ont cherché à évaluer les effets d'insecticides à l'échelle de la colonie d'abeilles, en restant proches des conditions naturelles. Toutefois la standardisation de ce type d'expérimentations reste difficile. Il nous a paru intéressant d'utiliser des procédures expérimentales en conditions contrôlées et d'en évaluer la validité en conditions semi-naturelles. L'objectif de notre étude est de déterminer si les procédures expérimentales à notre disposition permettent de mettre en évidence les effets de deux insecticides (imidaclopride et endosulfan) sur le comportement de l'abeille.

L'imidaclopride a été introduit sur le marché sous l'appellation commerciale Confidor®, pour les applications sur les feuilles ou sur le sol, et Gaucho® pour le traitement des semences. Il possède de grandes propriétés systémiques et offre une longue protection des cultures, principalement contre les insectes suceurs de sève tels que les cicadelles, les pucerons et les thrips sur lesquels il agit par ingestion ou par contact (Elbert et coll., 1991). En tant qu'insecticide appartenant à la catégorie des dérivés du nitrométhylène, la cible biochimique de l'imidaclopride est le récepteur nicotinique de l'acétylcholine (Buckingham et coll., 1997). Les tests de toxicité aiguë ont permis de classer l'imidaclopride comme très toxique pour les abeilles (Drescher, 1990). Néanmoins la technique d'enrobage des semences par Gaucho® exclurait un effet néfaste direct sur les abeilles (Pflüger & Schmuck, 1991), par exemple pendant le comportement de butinage. L'endosulfan est voisin du groupe des organo-halogénés. Il agit comme antagoniste des récepteurs du GABA (ß-aminobutyric acid), après ingestion ou contact. Il est employé contre de nombreux ravageurs de cultures céréalières, légumières, fruitières ou ornementales. Il est classé comme moyennement dangereux pour les abeilles (Atkins et coll., 1981). Son emploi est ainsi autorisé pendant la floraison des plantes mellifères ou au cours des périodes d'exsudation du miellat sur les céréales.

Sachant que le comportement de butinage repose sur la mise en jeu de capacités d'apprentissage de signaux principalement chimiques (Menzel et coll., 1993), nous avons utilisé une procédure expérimentale permettant d'analyser les performances d'apprentissage, le conditionnement de l'extension du proboscis chez des abeilles en contention (Bitterman et coll., 1983). L'enregistrement d'électroantennogrammmes (EAG) (Pham-Delègue et coll., 1993) peut permettre d'évaluer, de façon complémentaire, les effets sur la sensibilité olfactive des abeilles soumises à un traitement insecticide. De plus, le processus collectif d'exploitation d'une ressource alimentaire contaminée à l'imidaclopride a été étudié par l'analyse du comportement de butinage d'une colonie maintenue en cage de vol. Cette étude visait à évaluer l'impact de la consommation d'imidaclopride sur les capacités de discrimination olfactive des abeilles en vol libre.

MATERIEL ET METHODES

1. Effets sublétaux de l'imidaclopride et de l'endosulfan sur les performances d'apprentissage olfactif chez des ouvrières maintenues en contention.

Matériel biologique

Les prélèvements des ouvrières émergentes ont été réalisés du 10 mars au 31 mars. Elles ont été maintenues en étuve (33 °C, 55 % HR) par lot de 50 dans des cages d'élevage en carton, approvisionnées *ad libitum* en sucre, en eau pendant les trois premiers jours et en pollen pendant les huit premiers jours. Au bout de trois jours, le sucre et l'eau ont été remplacés par une solution sucrée de saccharose 50 % (masse), contaminée ou non contaminée avec un produit agrochimique, contenue dans deux abreuvoirs de 2 ml (tubes Eppendorf). Chaque jour, la consommation en sirop a été relevée (précision de 0,5 ml) et la mortalité a été comptabilisée. Les abeilles testées grâce à la procédure de conditionnement ont été prélevées parmi les abeilles ayant survécu à l'exposition aux produits. Ainsi, les lots d'abeilles testées sont constitués de 20 à 25 individus âgés de 15 jours.

Modalités de traitement

L'administration par ingestion a été assurée durant 11 jours grâce à la contamination de la solution sucrée. Les abreuvoirs contenant le sirop alimentaire contaminé sont remplacés tous les jours afin que les abeilles reçoivent quotidiennement la dose voulue. L'administration par contact a été réalisée le jour de la mise en cage d'élevage des abeilles en imbibant le papier du sol des cages par 1 ml d'eau distillée contaminée. Les ouvrières se sont déplacées sur le substrat contaminé pendant 13 jours. Les abeilles témoins ont été placées par groupe de 50 individus dans une cage d'élevage ayant le papier du sol imbibé de 1 ml d'eau distillée et nourries avec du sirop non contaminé pendant 11 jours. Nous avons choisi des doses expérimentales sur la base de tests de toxicité aiguë au cours desquels les DL50 (Dose Létale tuant 50 % des effectifs en 24 h) ont été déterminées (endosulfan : Stevenson, 1978 ; imidaclopride : Drescher, 1990). Les 3 doses testées ont été choisies arbitrairement en-dessous des DL50 (Tableau 1). Nous nous intéresserons ici uniquement aux résultats après administration d'imidaclopride par ingestion et d'endosulfan par contact car l'administration d'imidaclopride par contact (10, 5 et 2,5 ng/abeille) n'a pas induit de performances d'apprentissage significativement différentes de celles des témoins (H = 2,06 ; 3 ddl ; P > 0,05).

Produit technique	Mode d'administration	DL 50	Doses testées	Concentrations testées
Imidaclopride	Ingestion	3,7 ng/abeille	1,3 ng/abeille (DL50/3) 0,25 ng/abeille (DL50/15) 0,13 ng/abeille (DL50/30)	40 ppb 8 ppb 4 ppb
Endosulfan	Contact	7,81 µg/abeille	0,5 µg/abeille (DL50/14) 0,1 µg/abeille (DL50/70) 0,05 µg/abeille (DL50/140)	25 ppm 5 ppm 2,5 ppm

Tableau 1. *Doses et concentrations d'insecticides testées.*
Table 1. *Insecticide doses and concentrations.*

Procédure de conditionnement olfactif du réflexe d'extension du proboscis

Le réflexe d'extension du proboscis peut être déclenché par l'application d'une solution sucrée de saccharose 30 % (masse) sur les antennes, les pièces buccales ou les tarses. Lorsque cette stimulation (Stimulus Inconditionnel = SI) est associée à la présence d'un stimulus olfactif (Stimulus Conditionnel = SC) et que l'on administre un renforcement alimentaire comme récompense, on obtient ultérieurement une extension du proboscis par présentation du stimulus olfactif seul (Réponse Conditionnée = RC), cela grâce à un conditionnement associatif de type pavlovien (Bitterman et coll., 1983). Le nombre de Réponses Conditionnées d'un insecte est le paramètre mesuré révélant ses capacités d'apprentissage olfactif. Les abeilles subissent un jeûne de 4 heures avant d'être soumises à une phase de conditionnement puis à une phase de test. L'ensemble des stimulations, SC/SI-R, correspond à un essai de conditionnement. Chaque abeille subit 3 essais de conditionnements (C1, C2, C3) espacés de 15 à 20 minutes. Cette phase permet d'évaluer un éventuel effet du traitement sur l'acquisition des réponses. Lors de la phase de test, une abeille est soumise à 5 tests (T1 à T5) espacés de 15 à 20 minutes. Un test correspond à l'application de l'odeur seule (SC) pendant 6 secondes. Cette phase permet d'évaluer un éventuel effet du traitement sur l'extinction des réponses. Nous avons utilisé comme odeur le linalol pur (95 à 97 % de pureté ; Sigma). C'est un composé floral volatil, il appartient ainsi à l'environnement olfactif naturel de l'abeille. Nous savons également que ce produit induit un conditionnement efficace dans cette procédure expérimentale (Sandoz et coll., 1995).

2. Effets sublétaux de l'endosulfan sur la sensibilité olfactive antennaire.

Matériel biologique

La mise en cage d'élevage des abeilles, la méthode d'administration du produit par contact et les conditions d'élevage sont identiques à celles de l'expérimentation précédente. Le prélèvement des ouvrières sur un cadre de couvain s'est déroulé du 21 au 28 février.

Modalités de traitement

Le choix du traitement a été fait à la suite des résultats de la procédure de conditionnement de type pavlovien. L'administration de l'endosulfan à la concentration de 25 ppm a été retenue. La durée d'intoxication est de 15 ± 1 jours. Les 10 abeilles de chaque lot expérimental sont âgées de 17 ± 1 jours.

Procédure d'électroantennographie

Nous avons analysé la sensibilité antennaire au linalol par l'enregistrement d'électroantennogrammes (EAG) d'ouvrières intoxiquées en comparaison d'individus témoins non traités de même âge. Dans le but d'établir des courbes dose-réponse, les trois doses de linalol choisies sont 0,86, 8,6 et 86 µg. Ce produit est dilué dans l'hexane (n-hexane à moins de 0,01 % d'eau ; Prolabo) au centième, au millième et au dix-millième. Des stimulations à l'hexane pur constituent un contrôle. Chaque individu est soumis à huit stimulations dont l'ordre est le suivant : hexane, 1/100 de linalol, 1/100 de linalol, 1/1000 de linalol, 1/1000 de linalol, 1/10000 de linalol, 1/10000 de linalol, hexane.

3. Effets sublétaux de l'imidaclopride sur les performances d'apprentissage olfactif chez des abeilles en vol libre.

Matériel biologique

Les expérimentations se sont déroulées de juin à août 1998. Une colonie d'environ 4000 abeilles hybrides (*Apis mellifera ligustica* x *caucasica* x *mellifera*) a été introduite dans une cage de vol extérieure de 2 m x 2 m x 2 m. Ces abeilles hybrides présentent une forte activité de butinage en conditions naturelles (Fresnaye et coll., 1974) et de grandes facultés d'adaptation à l'élevage en cage de vol (Pham-Delègue et coll., 1984).

Modalités de traitement

L'imidaclopride a été administré par ingestion pendant 13 jours grâce à la contamination d'une solution de saccharose 50 % (masse) à la concentration de 50 ppb.

Procédure de conditionnement olfactif et de tests de discrimination olfactive

L'évaluation des capacités de discrimination olfactive des butineuses a été permise par l'introduction régulière dans la cage de vol d'un dispositif expérimental fondé sur le principe d'une fleur artificielle (Pham & Masson, 1985). Ce dispositif est constitué d'un plateau présentant 6 fleurs artificielles, régulièrement distribuées à la périphérie du dispositif. Chaque fleur distribue une solution sucrée de saccharose 50 % et diffuse une odeur (linalol pur). Ainsi, pendant chaque prise de nourriture, l'abeille est également soumise à une stimulation olfactive. Après un certain nombre d'association odeur-nourriture, l'abeille identifie l'odeur délivrée par le plateau comme un signal alimentaire. Il s'agit donc d'un conditionnement classique de type

RESULTATS

1. Effets sublétaux de l'imidaclopride et de l'endosulfan sur les performances d'apprentissage olfactif chez des ouvrières maintenues en contention.

Mortalité

Contrairement aux doses supérieures, l'ingestion quotidienne durant 11 jours d'imidaclopride à la concentration de 4 ppb (DL50/30) induit un taux de mortalité non significativement différent de ceux des Témoins. L'administration par contact de l'endosulfan aux concentrations comprises entre 2,5 et 25 ppm (DL50/160 à DL50/16) n'a pas d'effet significatif sur le taux de mortalité des abeilles (Fig. 1).

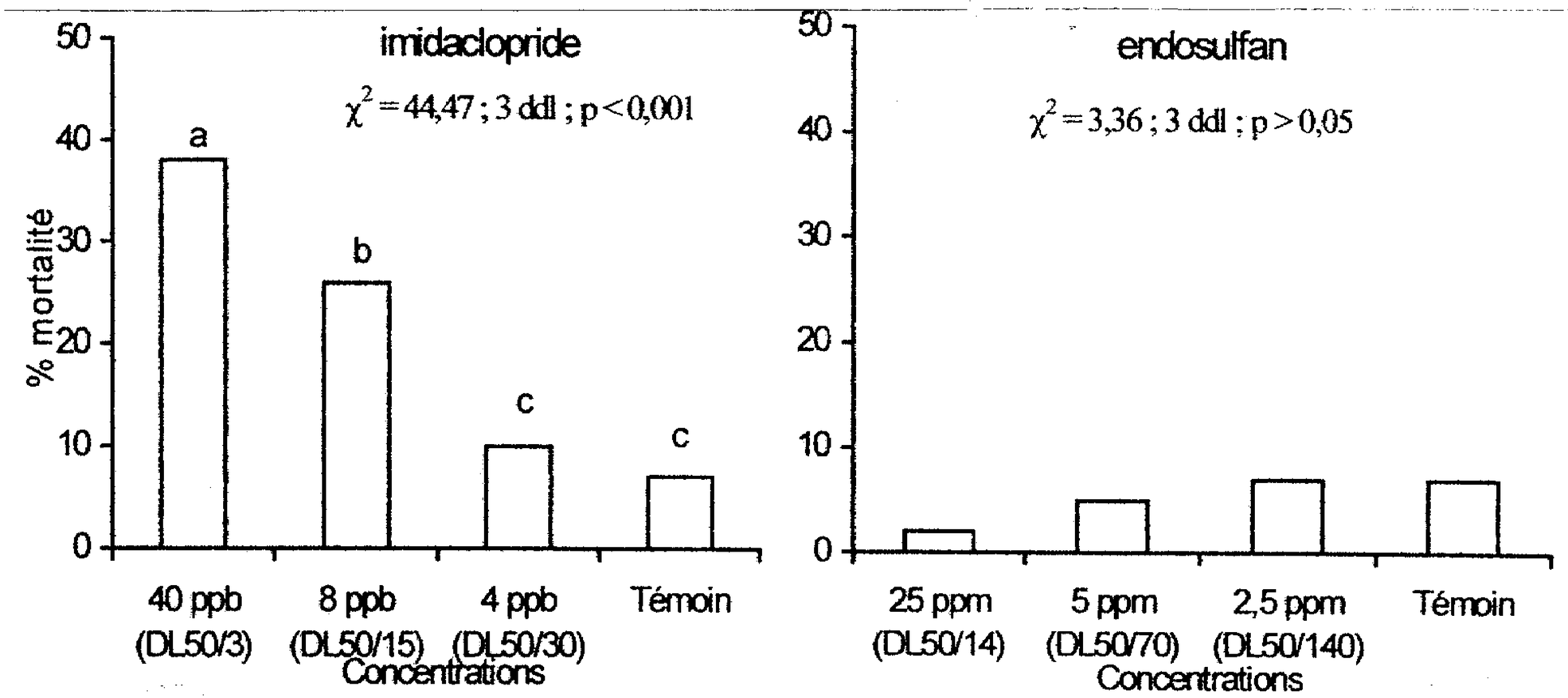


Figure 1. *Taux de mortalité après administration par ingestion d'imidaclopride et administration par contact d'endosulfan (Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les groupes ; P < 0,05).*
Mortality level after oral treatment with imidacloprid and contact treatment with endosulfan (group with different letters are significantly different; P < 0.05).

Performances d'apprentissage

L'administration par ingestion de faibles quantités d'imidaclopride, mais de façon continue, induit des effets significatifs sur le taux de réponses conditionnées des abeilles (Fig. 2).

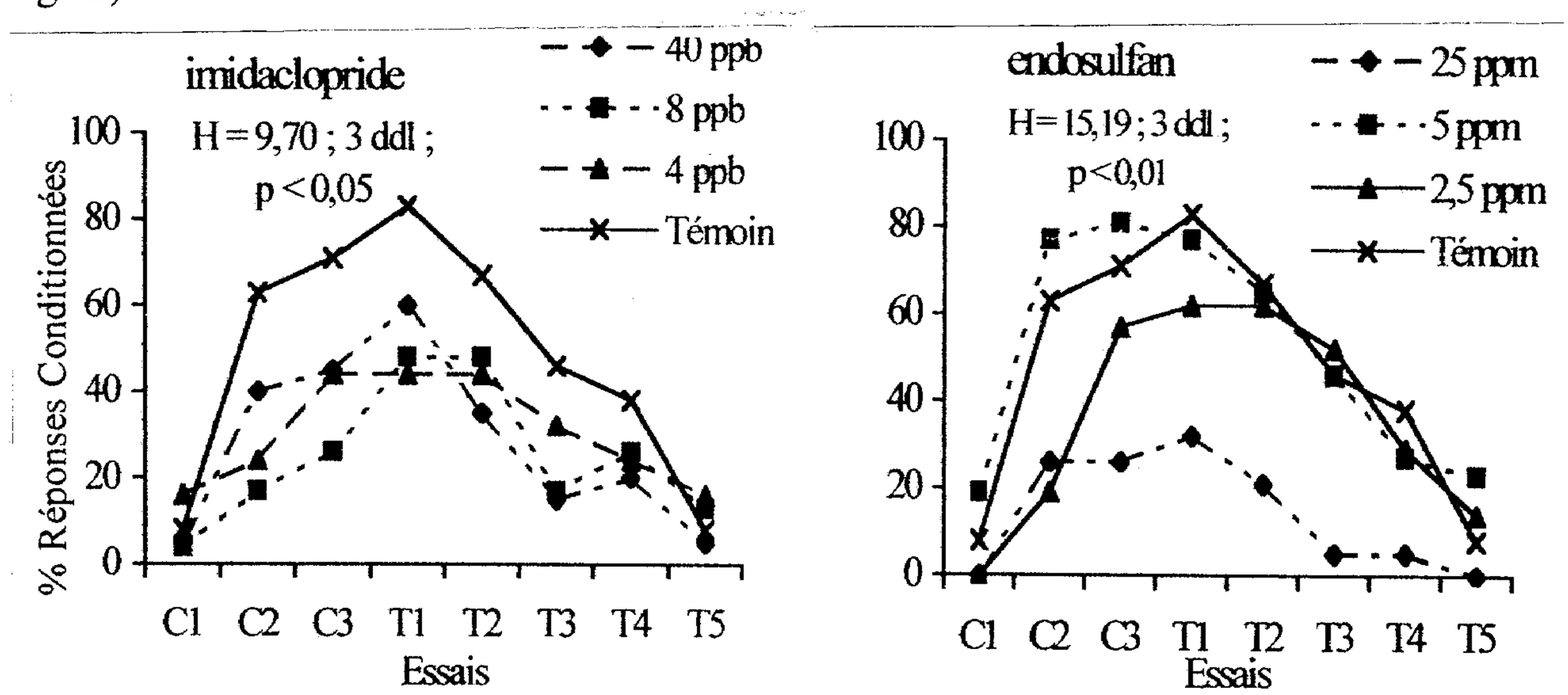


Figure 2. *Performances d'apprentissage après administration par ingestion d'imidaclopride et administration par contact d'endosulfan (Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les groupes ; P < 0,05).*
Learning performances after oral treatment with imidacloprid and contact treatment with endosulfan (group with different letters are significantly different; P < 0.05).

Nous n'observons pas de hiérarchie des niveaux de performances obtenus aux différentes doses d'imidaclopride testées. L'administration par contact de l'endosulfan à la concentration de 25 ppm (DL50/16) a un effet extrêmement néfaste sur le taux de réponses conditionnées. Les abeilles traitées à cette dose ont un très faible niveau de conditionnement.

2. Effets sublétaux de l'endosulfan sur la sensibilité olfactive antennaire.

L'administration par contact de l'endosulfan à la concentration de 25 ppm (DL50/16) diminue l'amplitude des réponses antennaires de façon significative. L'intoxication des abeilles diminue l'amplitude des réponses à l'hexane de 73 % et l'amplitude des réponses à 1/100 de linalol de 50 %. Les réponses à l'hexane étant abaissées, la diminution des EAG ne semble pas spécifique du linalol (Fig. 3).

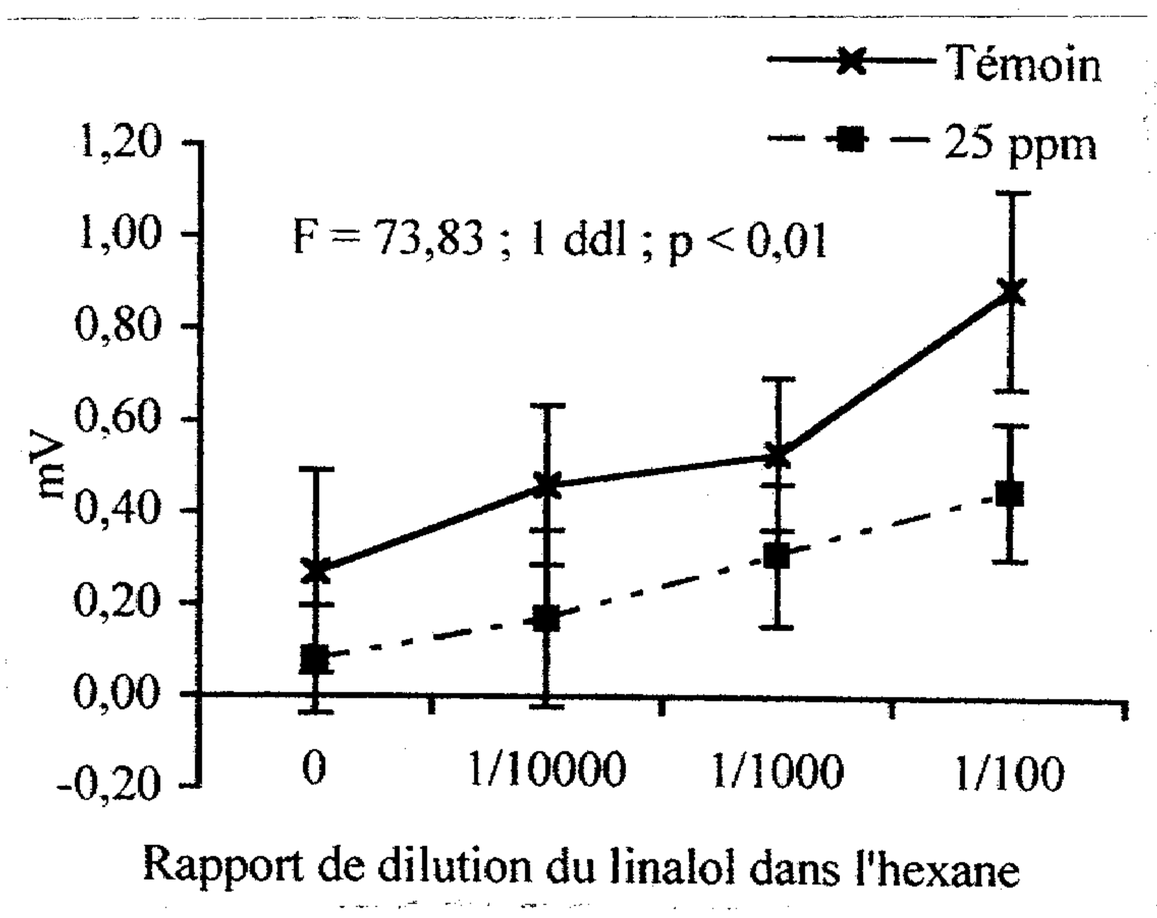


Figure 3. *Réponses EAG au linalol après administration par contact de d'endosulfan.*
EAG responses to linalol after contact treatment with endosulfan.

3. Effets sublétaux de l'imidaclopride sur les performances d'apprentissage olfactif chez des abeilles en vol libre.

Tests de discrimination olfactive

Le niveau de discrimination olfactive avant l'introduction d'imidaclopride est élevé, proche de 90 % (Fig. 4). Pendant l'administration orale d'imidaclopride, les niveaux de

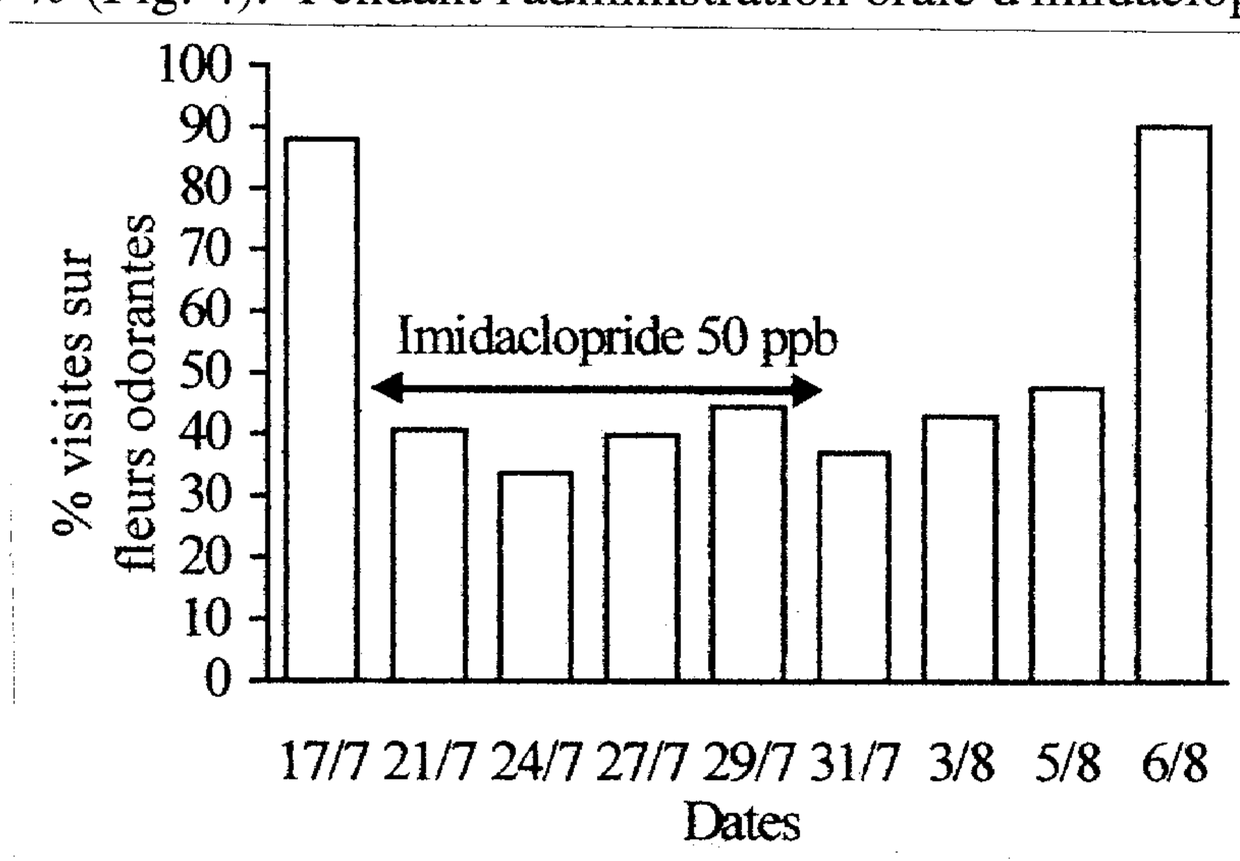


Figure 4. *Performances de discrimination olfactive en cage de vol avec ou sans administration d'imidaclopride.*
Olfactory discrimination performances in a flight cage with or without imidacloprid treatment.

performances sont compris entre 35 et 45 %. Il est à noter que le niveau correspondant à 50 % de visites sur les fleurs diffusant du linalol, révèle un choix aléatoire des butineuses entre les fleurs odorantes et celles inodores. Après le retrait de l'imidaclopride, le pourcentage de visites sur les fleurs odorantes est de nouveau proche de 90 % des visites totales. Le niveau de discrimination est alors redevenu identique au niveau initial.

Activité de la colonie

Avant l'administration d'imidaclopride, nous observons une augmentation de l'activité (nombre des entrées et de sorties) qui coïncident avec la mise en place du dispositif des fleurs artificielles dans la cage de vol (Fig. 5). Avec la solution alimentaire contaminée à l'imidaclopride, l'introduction du dispositif induit un niveau d'activité plus faible que précédemment. Un pic d'activité est observée en fin de journée, traduisant probablement un vol sanitaire. Après reprise d'une alimentation non contaminée, le niveau d'activité est équivalent à celui observé avant l'administration de l'imidaclopride.

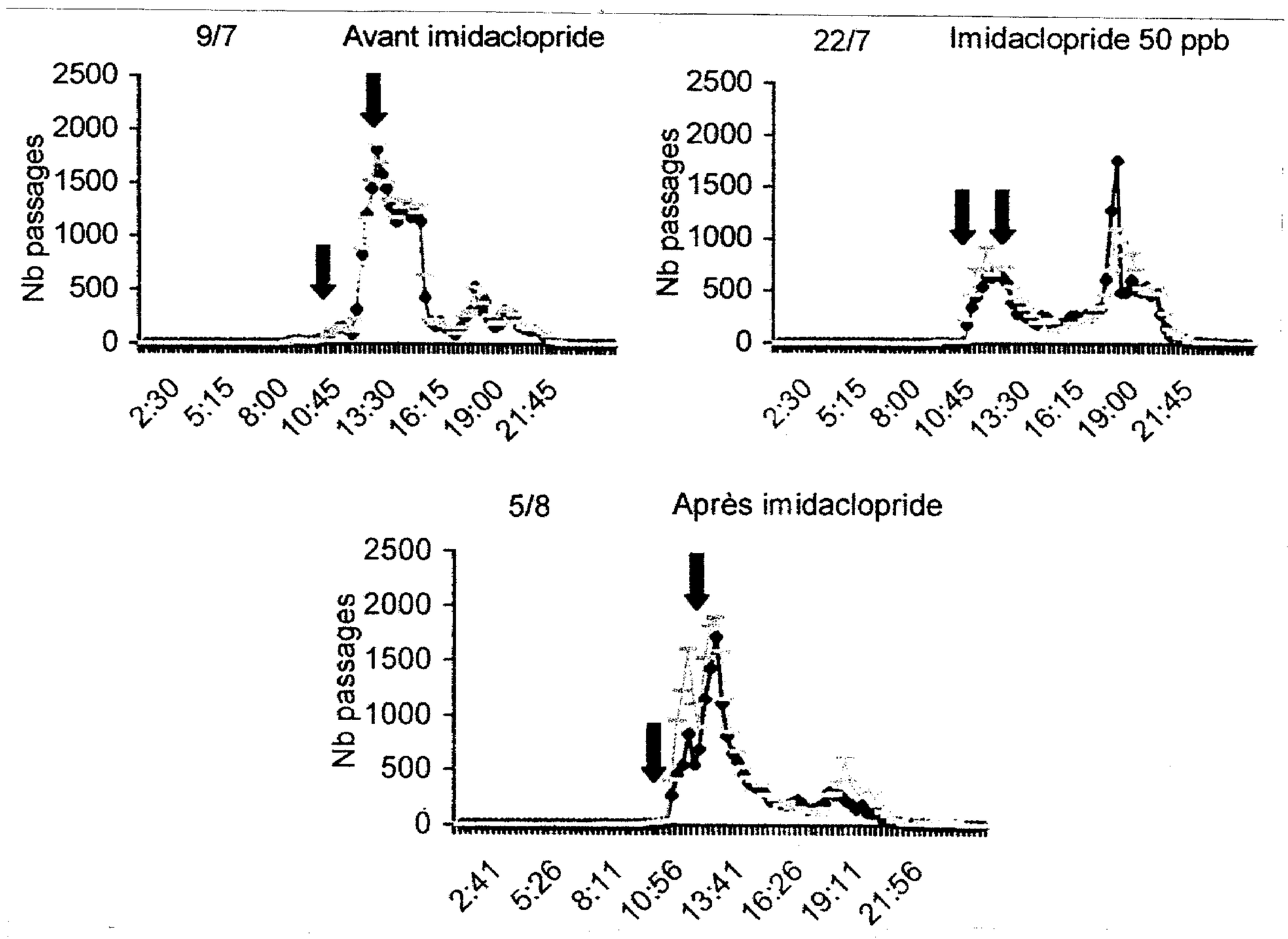


Figure 5. *Activité de la colonie (chaque graphique représente un jour de la période expérimentale). Courbes noire/grise : nombre d'entrées et de sorties. Flèches noires : introduction/retrait du dispositif de la fleur artificielle.*
Colony activity (each graph illustrates one day of the experimental periods). Black/grey curves : number of entries and exits. Black arrows : introduction/removal of the artificial flower device.

DISCUSSION

La procédure de conditionnement olfactif de type pavlovien, nous a permis de démontrer la diminution des performances d'apprentissage olfactif à la suite de l'administration prolongée de doses sublétales d'imidaclopride et d'endosulfan. Ces résultats confirment de précédents travaux démontrant l'intérêt de cette procédure

expérimentale dans le but de dépister les effets amnésiques de certains produits agrochimiques (Taylor et coll., 1987 ; Mamood & Waller, 1990 ; Stone et coll., 1997). Contrairement à l'administration d'endosulfan, nos travaux ne nous ont pas permis de mettre en évidence de relations entre les doses d'imidaclopride et les réponses comportementales, ni de définir précisément la concentration seuil à partir de laquelle l'administration d'imidaclopride n'affecte plus les performances d'apprentissage.

L'administration par contact d'endosulfan à la concentration de 25 ppm (DL50/16) induit une diminution de l'amplitude des EAG au linalol et à l'hexane. En considérant l'absence de récepteurs GABAergiques, la cible biochimique connue de l'endosulfan, au niveau de l'antenne (Bicker, 1993), nous pouvons supposer que la diminuton de la sensibilité olfactive de l'antenne est due à un affaiblissement général de l'individu plutôt qu'à un effet spécifique de l'endosulfan sur les mécanismes impliqués dans la formation des EAG. Toutefois, cette diminution de la sensibilité olfactive de l'antenne peut être un facteur expliquant les faibles taux de réponses conditionnées obtenus avec l'approche comportementale.

La diminution des performances d'apprentissage olfactif induit par l'imidaclopride chez des ouvrières maintenues en contention est confirmée au niveau de la population de butineuses maintenue en vol libre. Ainsi, les effets sublétaux observés grâce à la procédure de conditionnement olfactif de type pavlovien semblent pouvoir être extrapolés à des conditions expérimentales qui sont plus proches des conditions naturelles, telles que les expérimentations en cage de vol. Cette caractéristique en ferait un essai biologique particulièrement adapté pour déceler les effets sublétaux des produits phytosanitaires sur l'abeille.

REFERENCES

Atkins E.L., Kellum D., Atkins K.W., 1981. Reducing Pesticides Hazards to Honey Bees: Mortality Prediction Techniques and Integrated Management Strategies. *Univ. Calif. Div. Agric. Sci. Leafl.* 2883.

Bicker G., 1993. Chemical architecture of antennal pathways mediating proboscis extension learning in the honeybee. *Apidologie 24*: 235-248.

Bitterman M.E., Menzel R., Fietz A., Schäfer S., 1983. Classical conditioning of proboscis extension in honey bees (*Apis mellifera*). *J. Comp. Psychol. 97*: 107-119.

Bomann W., 1989. NTN 33893, Untersuchungen zur akuten oralen Toxizität an Mäusen. *Intern report 18593, Bayer AG, Fachbereich Toxikologie.* 15/12/1989.

Buckingham S.D., Lapied B., Le Corronc H., Grolleau F., Satelle D.B., 1997. Imidacloprid actions on insect neuronal acetylcholine receptors. *J. exp. Biol. 200*: 2685-2692.

Drescher W., 1990. Prüfung auf Bienengefährlichkeit für das Zulassungverfahren-Laboratoriumsprünfung. *Institut für landwirtschaftliche Zoologie und Bienekunde der Universität Bonn. Report Nr. 900240.* 20/07/1990.

Elbert A., Becker B., Hartwig J., Erdelen C., 1991. Imidacloprid - a new systemic insecticide. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer. 44*: 113-136.

Fresnaye J., Lavie P., Boesiger E., 1974. La variabilité de la production du miel chez l'abeille de race noire (*Apis mellifica* L.) et chez quelques hybrides interraciaux. *Apidologie 5*: 1-20.

Mamood A.N. et Waller G.D., 1990. Recovery of learning responses by honeybees following a sublethal exposure to permethrin. *Physiol. Entomol. 15*: 55-60.

Menzel R., Greggers U., Hammer M., 1983. Functional organization of appetitive learning and memory in a generalist pollinator, the honey bee. In : *Insect learning* (D.R. Papaj and A.C. Lewis, Fischer Eds.) CAB International, Wallingford, 323-353.

Pflüger W. et Schmuck R., 1991. Ecotoxicological profile of imidacloprid. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer. 44*: 145-158.

Pham-Delègue M.H., Masson C., Douault Ph., 1984. Etude comparée, effectuée au laboratoire, des aptitudes au butinage d'abeilles de race *A. mellifica ligustica* et d'hybrides interraciaux *A. mellifica* (*ligustica x caucasica*) *x mellifica*. *Apidologie 15*: 33-42.

Pham-Delègue M.H., Masson C., 1985. Analyse par conditionnement associatif du mécanisme de la reconnaissance des sources alimentaires par l'abeille. *Bull. Soc. Entomol. Fr. 90*: 1216-1223.

Pham-Delègue M.H., Trouiller J., Caillaud C., Roger B., Masson C., 1993. Effect of queen pheromone on worker bees of different ages : behavioural and electrophysiological responses. *Apidologie 24*: 267-281.

Sandoz J.C., Roger B., Pham-Delègue M.H., 1995. Olfactory learning and memory in the honeybee : comparaison of different classical conditioning procedures of the proboscis extension response. *C. R. Acad. Sci. Paris Sciences de la vie 318*: 749-755.

Schricker B. et Stephen W.P., 1970. The effect of sublethal doses of parathion on honeybee behaviour. I. Oral administration and the communication dance. *J. Apic. Res. 9*: 141-153.

Stevenson J.H., 1978. The Acute Toxicity of Unformulated Pesticides to Worker Honey Bees *(Apis mellifera* L.). *Pl. Path. 27*: 38-40.

Stone J.C., Abramson C.I., Price J.M., 1997. Task-dependant Effects of Dicofol (Kelthane) on Learning in the Honey Bee *(Apis mellifera* L.). *Bull. Environ. Contam. Toxicol. 58*: 177-183.

Taylor K.S., Waller G.D., Crowder L.A., 1987. Impairement of the classical conditioned response of the honeybee (*Apis mellifera* L.) by sublethal doses of synthetic pyrethroid insecticides. *Apidologie 18*: 243-252.

Vandame R., Meled M., Colin M.E., Belzunces L.P., 1995. Alteration of the homing-flight in the honeybee *Apis mellifera* L. exposed to sublethal dose of deltamethrin. *Environ. Toxicol. Chem. 14*: 855-860.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 115-119 (2000)

UNE GUEPE SOCIALE ASSOCIEE A LA FOURMI ARBORICOLE *DOLICHODERUS BIDENS* (DOLICHODERINAE)

Bruno CORBARA[1], Alain DEJEAN[2] & Jerôme ORIVEL[3]

[1] LAPSCO, Université Blaise Pascal, CNRS UPRES-A 6024
34, Avenue Carnot, F-63037 Clermont-Ferrand Cedex, France
corbara@srvpsy.univ-bpclermont.fr
[2] LET, Université Paul Sabatier, CNRS UMR 5552
118, Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex, France
[3] LEEC, Université Paris-Nord, CNRS UPRES-A 7025
Av. J.-B. Clément F-93430 Villetaneuse, France

Résumé: Sous les tropiques, le choix d'un site de nidification par les guêpes est soumis à la pression sélective des prédateurs, en particulier de la part de certaines fourmis. Paradoxalement, pour se protéger de ces dernières, les guêpes peuvent rechercher à nidifier à proximité des nids arboricoles d'autres fourmis. Sur la base de recherches menées en Guyane française, nous avons montré que la guêpe sociale *Protopolybia emortualis* (Polistinae) présentait une grande affinité pour la fourmi *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). Les fourmis s'installent en premier sur l'arbre support. Un essaim de *P. emortualis* construit ensuite son nid, suspendu par quelques pédicelles, sous une feuille à proximité immédiate d'une calie de la société de *D. bidens*. Les fourmis bâtissent alors l'enveloppe en carton fin d'une calie supplémentaire, par-dessus le nid de guêpes; puis les guêpes renforcent la structure en construisant des piliers reliant l'enveloppe de leur nid à celle de la calie des fourmis. Les avantages réciproques des fourmis et des guêpes sont discutés.

Mots-clés: *Site de nidification, Protopolybia, Dolichoderus.*

Abstract: A social wasp associated with the arboricolous ant *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae).

In the tropics, the choice of a nesting site by wasps is subject to selective pressure from predators and particularily from ants. One way that wasps are able to protect themselves is, paradoxically, by searching for nesting sites near certain arboreal ant nests. Based on our investigations conducted in French Guiana, it appears that the wasp *Protopolybia emortualis* (Polistinae) shows a great affinity for the ant *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). The ants install themselves prior to the association. A swarm of *P. emortualis* builds its nest, suspended by several pedicels under a leaf, extremely close to a nest of *D. bidens*. The ants build then a carton nest above the wasps nest and the wasps reinforce the entire structure by building new pilars linking their nest and the carton of the ants nest. The relative advantages for the ants and the wasps are discussed.

Key words: *Nidification site, Protopolybia, Dolichoderus.*

INTRODUCTION

Chez les guêpes, l'architecture des nids et le choix d'un site de nidification ont subit la pression évolutive des conditions climatiques d'une part, et des prédateurs d'autre part. En réponse aux conditions climatiques, les nids de guêpes se situent préférentiellement de préférence à l'intérieur de cavités naturelles (troncs d'arbres ou falaise), sous des abris naturels (feuilles de certains arbres) ou artificiels (constructions humaines). Sous les tropiques, la pression de prédation est surtout le fait des fourmis

contre lesquelles les guêpes doivent pouvoir défendre leur couvain mais aussi de certains vertébrés (oiseaux, singes ou chauve-souris).

Les guêpes tropicales utilisent un certain nombre de techniques de construction qui leur permettent de contrer les fourmis (voir revue de ROSS & MATTHEWS, 1991; CORBARA et coll. 1999). Ainsi, les Polistinae construisent des nids pourvus d'un pédicelle qu'elles recouvrent constamment de substances repulsives aux fourmis; elles peuvent également utiliser des "pédicelles" déjà disponibles dans l'environnement, l'épine d'une plante par exemple en choisissant de construire leur nid à l'extrémité d'une telle structure (DEJEAN et coll., 1998). D'autres espèces protégent leur nid en le recouvrant d'une enveloppe protectrice et certains nids de guêpes sont pourvus à la fois d'un pédicelle et d'une enveloppe. En Amérique, ces protections sont la plupart du temps inopérantes pour contrer les attaques massives des Ecitonines ou army ants (GOTWALD, 1995). Une autre façon de se protéger, qui semble efficace contre ces raids, est, paradoxallement, de rechercher la proximité de certain nids de fourmis arboricoles dans le choix du site de nidification.

Chez la Polistinae *Protopolybia emortualis* (de Saussure), RICHARDS (1978) observe une affinité avec certaines fourmis et rapporte que : "the nests (...) are built on the leaf of a tree inhabited by ants of the genus *Dolichoderus*. The ants build very similar looking pockets beneath the leaves." Dans cette étude, réalisée en Guyane française, nous montrons que l'association entre cette guêpe et la Dolichodérine *Dolichoderus bidens* va beaucoup plus loin, le nid des guêpes pouvant être localisé à l'intérieur même du nid des fourmis.

MATERIEL ET METHODES

La fourmi. En Guyane Française, *Dolichoderus bidens* (= *Hypoclinea bidens*) fait partie des fourmis arboricoles fréquentes dans les zones de forêt secondarisée. C'est une Dolichoderinae de taille moyenne (env. 1cm) connue pour construire dans les arbres des nids polycaliques (DELABIE et coll., 1991), les ouvrières utilisant les feuilles de leur arbre-support pour la construction des calies. Pour bâtir ces nids, les ouvrières utilisent de la pulpe de bois qu'elles récoltent, parfois au niveau du sol, sur des troncs d'arbres morts; certains nids étant construits à partir de plusieurs feuilles voisines. Les nids composant une société sont situés sur les feuilles d'une ou plusieurs branches d'un même arbre ou d'arbres différents dont le feuillage s'interpénètre. *D. bidens* s'alimente surtout à partir de miellat produit par des Homoptères exploités à distance des nids (DELABIE et coll., 1991). Quand l'arbre est perturbé, les ouvrières émettent un signal d'alarme sonore en frappant leur abdomen contre le support (feuille ou carton du nid).

La guêpe. *Protopolybia* Ducke est un genre composé de petites guêpes néotropicales, qui appartiennent à une tribu, celle des Epiponini, qui fondent toutes de nouvelles sociétés par essaimage (CARPENTER, 1993). *Protopolybia emortualis* était considérée jusqu'à présent comme une espèce peu commune, non encore répertoriée en Guyane Française (CARPENTER, comm. pers.).

Ce travail a été réalisé au cours de plusieurs missions de terrain réalisées de 1996 à 1998, sur les territoires des communes de Sinnamary et Kourou en Guyane Française, le long des lisières d'un certain nombre de routes et de pistes. Sur ces différentes zones d'étude nous avons récolté systématiquement toutes les sociétés de *Dolichoderus bidens* présentes, en prenant soin de séparer et de numéroter les differents nids (calies) dans des sacs différents. Ce travail systématique avait comme premier objectif la recherche de myrmécophiles en particulier des coccinelles de l'espèce *Thalassa saginata* découvertes pour la première fois à l'intérieur de nids de *D. bidens* en 1995 (CORBARA et coll., 1999). D'autre part, un travail sytématique de relevé des nids de guêpes a été réalisé sur deux sites de la même zone en 1996 : ainsi, nous avons pu noter tous les nids de guêpes présents à proximité immédiate des nids de *D. bidens*, c'est-à-dire sur la même branche que ces derniers.

RESULTATS ET DISCUSSION

L'inspection systématique des nids de *D. bidens* (n = 65 pour un total de 2585 calies) et l'inventaire exhaustif des nids de guêpes présents (N > 500) sur les lisières étudiées montrent que *P. emortualis* est presque exclusivement associée à la fourmi *D.*

bidens. Le Tableau I. montre qu'un seul guêpier a été trouvé sur un arbre occupé par la Dolichodérine *Dolichoderus omacanthus*. Tous les autres étaient localisés à proximité immédite (n = 10) ou à l'intérieur (n = 23) d'une calie de *D. bidens*.

Nid de *D.b.*	Localisation	Arbre-support	Nb de calies	Nid de *P.e.*	Observations
Db96-6	Paracou	Lecytidaceae	97	Pe1	occupé/dans calie
				Pe2	aband./dans calie
Db96-7	Paracou	*Acacia mangium* (plantation)	18	Pe3	occupé/près calie
Db96-8	Paracou	*Vismia sessilifolia*	66	Pe4	occupé/dans calie
Db96-12	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	178	Pe5	occupé/dans calie
				Pe6	aband./dans calie
				Pe7	occupé/dans calie
Db96-14	Petit-Saut	*Vismia* sp.	46	Pe8	occupé/dans calie
Db97-1	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	134	Pe9	occupé/dans calie
				Pe10	aband./dans calie
				Pe11	aband./dans calie
				Pe12	traces + piliers/dans calie
				Pe13	aband./dans calie aband.
Db97-2	Petit-Saut	*Vismia latifolia*	7	Pe14	aband./dans calie
Db97-5	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	124	Pe15	occupé/dans calie
Db97-8	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	5	Pe16	occupé/près calie
Db97-9	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	3	Pe17	occupé/dans calie
Do97-1	Petit-Saut	*V. sessilifolia* *D. omacanthus* + *Davillia rugosa*		Pe18	occupé/sur territoire
Db97-13	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	27	Pe19	occupé/près calie
Db97-14	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	2	Pe20	occupé/près calie
Db98A-1	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	21	Pe21	occupé/dans calie
Db98A-2	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	22	Pe22	occupé/dans calie
Db98A-3	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia* + *Davillia rugosa*	47	Pe23	occupé/près calie
Db98A-4	Petit-Saut	arbre non id. + *D. rugosa* + *Scleria secans*	172	Pe24	occupé/dans calie
Db98A-5	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	53	Pe25	occupé/dans calie
				Pe26	occupé/en construct. près calie
Db98B-2	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	76	Pe27	occupé/dans calie
Db98B-10	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	24	Pe28	traces/calie aband.
Db98B-15	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	169	Pe29	occupé/près calie
Db98B-16	Petit-Saut	*Ficus* sp. (aceae)	103	Pe30	occupé/dans calie
Db98B-21	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	18	Pe31	occupé/dans calie aband.
Db98B-22	Petit-Saut	*Vismia sessilifolia*	30	Pe32	occupé/dans calie
Db98B-23	Petit-Saut	*Bellutia grossularioides*	20	Pe33	occupé/dans calie

Tableau I. *Localisation des nids de* Protopolybia emortualis.
Table 1. *Location of the nests* of P. emortualis.

Sur le plan comportemental, nous avons pu observer qu'en cas d'alarme provoquée (coups portés sur l'arbre support), les guêpes présentes à la surface des calies rentraient à l'intérieur de celles-ci,alors que les fourmis sortaient en grand nombre, et

frappaient le substrat de leur abdomen. Les guêpes n'attaquent l'observateur que lorsque l'intégrité de la calie est menacée par ce dernier.

Ces résultats nous permettent de suggérer le scénario suivant concernant la mise en place de cette relation :

Etape 1 : Les guêpes, capables de repérer les sociétés polycaliques de *D. bidens*, construisent leur propre nid sous une feuille libre, à proximité immédiate d'un nid déjà existant de fourmis. A noter l'importance probable de l'arbre-support qui appartient souvent à l'espèce *Vismia sessilifolia* (Hypericaceae) (Tableau I).

Etape 2 : Les fourmis élaborent une enveloppe de papier feutre au dessus du nid des guêpes de la même façon qu'elles procèdent habituellement pour construire un nid. Elles laissent un trou de sortie, en général près du pétiole quand il s'agit d'un nid réalisé sur une seule feuille, parfois plusieurs issues quand le nid est constitué de plusieurs.

Etape 3 : Les guêpes construisent des "piliers" entre la surface extérieure de l'enveloppe de leur nid et la face intérieure de la feuille de papier feutre construite par les fourmis. Ces piliers sont de même nature apparente que les pédicelles qui suspendent le nid de guêpes au limbe de la feuille et ressemblent aux secrétions salivaires décrites chez d'autres *Protopolybia* (CARPENTER & WENZEL, 1989).

Etape 4 : Les guêpes ayant un nid protégé par une enveloppe, il est peu probable que les fourmis y pénêtrent. Par contre, les fourmis peuvent parfaitement se déplacer sur l'enveloppe externe du nid des guêpes sans déranger ces dernières ; les deux espèces peuvent ainsi cohabiter sans réellement interférer.

Les guêpes sont actives dans l'établissement de l'association, en ce sens où elles participent au choix d'un site localisé à proximité immédiate des calies près de *D. bidens* (Etape 1), et où elles consolident la structure mixte nid de guêpes-nid de fourmis par la construction de piliers (Etape 3). Les fourmis sont également actives dans l'établissement de l'association en bâtissant au-dessus du nid de guêpes (Etape 2).

Les guêpes tireraient de cette association une protection contre les fourmis prédatrices de leur couvain, ce qui suppose, d'une part, que les *D. bidens* soient inoffensives pour les *P. emortualis* - ce qui semble bien être le cas – et, d'autre part, qu'elles soient effectivement efficaces contre les autres fourmis. On sait que les *D. bidens* savent se protéger des fourmis champignonistes (JUTSUM et coll., 1981) ; leur efficacité envers les Ecitonines reste à démontrer. Par ailleurs, les guêpes bénéficieraient également d'une protection contre les prédateurs qui repèrent les guépiers à vue. Le nid de guêpes, lorsqu'il est terminé et donc recouvert de son enveloppe, peut aisément passer, même à courte distance, pour un nid de *D. bidens*, *a fortiori* lorsqu'il est situé à proximité d'une société de *D. bidens* (Etape 1). Lorsqu'il est dissimulé à l'intérieur d'un nid de *D. bidens* (Etapes 2 et 3), le camouflage est total.

Les fourmis pourraient bénéficier en retour de la protection des guêpes même si celà est moins évident. En effet, d'après nos observations, les guêpes sont peu agressives, elles n'attaquent un perturbateur (l'observateur) que lorsque celui-ci s'en prend violemment au nid de fourmis qui abrite leur propre nid. De ce fait, elles peuvent éventuellement décourager la présence destructrice d'un Vertébré sur la branche qui supporte la société de *D. bidens*.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'un soutien exceptionnel du CNRS/Sciences de la Vie pour la mission 1996. Il a été réalisé au cours de la campagne Radeau des cimes/Océan Vert 1996 : un grand merci à toute l'équipe organisatrice pour son aide sur le site de Paracou. Nos remerciements à Philippe Cerdan (Laboratoire HYDRECO/EDF) pour son soutien logistique sur le site de Petit-Saut, à Francis Hallé (Université de Montpellier II) pour l'identification des plantes, à James Carpenter (American Museum of Natural History, New York) pour l'identification des guêpes et à Bertrand Schatz pour sa relecture constructive.

REFERENCES

CARPENTER, J.M., 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera) : two views of Africa and South America. In : P. Goldblatt (Ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. Yale Univ. Press, New Haven, pp. 139-155.

CARPENTER J.M. & J.W. WENZEL, 1989. Synonymy of the genera *Protopolybia* and *Pseudochartergus* (Hymenoptera : Vespidae; Polistinae). *Psyche* 96 : 177-186.

CORBARA B., DEJEAN A. & P. CERDAN, 1999. Une coccinelle myrmécophile associée à la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 12,171-179.

CORBARA B., TINDO M. & DEJEAN A., 1999. Les relations entre fourmis arboricoles et guêpes sociales sous les tropiques. *L'Année Biologique*, 38, 1-17.

DEJEAN A., CORBARA, B. & J. M. CARPENTER, 1998. Nesting site selection by wasps in the Guianese rain forest. *Insectes Sociaux*, 45, 33-41.

DELABIE J.H.C, BENTON F.P., de MEDEIROS M.A., 1991. La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil : optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive ? *Actes Coll. Ins. Soc.*, 7, 173-178.

GOTWALD H.G. Jr, 1995. *Army ants. The biology of social predation*. Cornell Univ. Press, Ithaca, 302 pp.

JUTSUM A.R., CHERRETT, J.M. and M. FISHER, 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca* sp. *J. Appl. Ecol.* 18 : 187-195.

RICHARDS O.W. , 1978. The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. *Brit. Mus (Nat . Hist.) London.* vii + 580 pp.

ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS, 1991. *The social biology of wasps*, Comstock, Cornell Univ. Press, Ithaca.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 121-126 (2000)

PREMIERES OBSERVATIONS SUR LES CONSEQUENCES DE L'INVASION DE *WASMANNIA AUROPUNCTATA* 1863 (ROGER) SUR LES PREDATEURS SUPERIEURS DANS LES ECOSYSTEMES NEO-CALEDONIENS

Hervé JOURDAN[1*], Ross SADLIER[2] & Aaron BAUER[3]

[1] *Laboratoire Zoologie Appliquée, IRD, 98948 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie*
[*] *Laboratoire Ethologie et Psychologie Animale, CNRS UMR 5550, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse*
[2] *Section of Herpetology, Australian Museum, Sydney 2000, NSW, Australie*
[3] *Department of Biology, Villanova University, Villanova, Pennsylvania 19085, USA*

Résumé. Nous présentons une évaluation de l'impact de l'invasion de *Wasmannia auropunctata* sur les niveaux trophiques supérieurs (représentés par les reptiles) de la forêt sclérophylle néo-calédonienne. Des spécimens appartenant à 7 espèces différentes, toutes insectivores, ont été capturés. La comparaison entre sites envahi et non envahi par *W. auropunctata*, montre une réduction quantitative de l'abondance globale de l'herpétofaune. En particulier, l'abondance des 2 espèces dominantes, *Bavayia cyclura* et *Caledoniscincus austrocaledonicus* (respectivement en canopée et au sol), est significativement réduite d'environ 2/3 par rapport à celle observée en absence de *W. auropunctata.* Les interactions impliquées restent à préci-ser : une prédation directe, une compétition pour certaines ressources (proies ou abris) ou une combinai-son de ces processus. En tout cas, ces résultats soulignent, d'ores et déjà, l'existence de modifications pro-fondes de la structure fonctionnelle des écosystèmes sous la pression de l'invasion de *W. auropunctata.*

Mots-clés. *Biodiversité, invasion biologique, Wasmannia auropunctata, fourmi vagabonde, forêt sèche, reptiles, Nouvelle-Calédonie, conservation des écosystèmes*

Abstract. Spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* 1863 (Roger) as a threat to top predators in New Caledonian ecosystems: first evidences

Here we present results of an assessment of the impact of the introduced little fire ant on the New Caledonian herpetofauna (which represents the top predators) inhabiting the sclerophyll ecosystem. Specimens belonging to 7 insectivorous species have been caught. There is a sharp decrease in the global abundance of the herpetofauna, especially for the two most common lizard species, *Bavayia cyclura* and *Caledoniscincus austrocaledonicus* (respectively from canopy level and ground level). Their abundance is approximately one third of that encountered in forest without invasive ants. The means by which *W. auropunctata* impacts upon the lizards of the sclerophyll forests are not yet clear: direct predation, monopolisation of resources (food or sheltering) or both. Nevertheless, our results are the first quantitative assessment of an impact by the little fire ant on higher trophic level in a New Caledonian ecosystem. It also highlights the high changes induced by *W. auropunctata* in the functional structure of native ecosystems.

Key words. *Biodiversity, biological invasion, Wasmannia auropunctata, tramp ant, lizards, dry forest, New Caledonia, habitat conservation*

INTRODUCTION

Si l'habitat sclérophylle est le milieu naturel néo-calédonien le plus menacé de disparition, il ne subsiste que 3 % de la surface initiale (Bouchet *et al.*, 1995), c'est aussi celui où la pression d'invasion par *Wasmannia auropunctata* est la plus forte. Dans cet habitat, au niveau de la surface du sol, l'envahisseur peut représenter plus de 99 % des captures par "pitfall trap", alors qu'il y a une réduction de 60 % de l'effectif des autres invertébrés par rapport à la situation non infestée (Jourdan, 1999 ; Jourdan et Chazeau, 1999). Pour un groupe comme les Formicidae, la richesse spécifique passe de 21 espèces à 5 (Jourdan, 1999). Une telle domination du peuplement d'invertébrés par l'envahisseur incite à nous interroger sur les répercussions possibles sur les niveaux trophiques supérieurs des communautés. Dans la plupart des milieux néo-calédoniens, les reptiles représentent le niveau des prédateurs supérieurs. Or, au cours de la dernière décennie, certains auteurs (Bauer et Devaney, 1987 ; Bauer et Sadlier, 1993) ont signalé un déclin localisé de populations de Geckonidae, tant en densité qu'en abondance, au niveau de sites forestiers régulièrement visités. Ce déclin serait concomitant à la progression de *W. auropunctata*. Mais, ce phénomène n'a jamais été quantifié.

La conjonction de ces différentes observations nous a conduit à évaluer l'impact de l'invasion sur ce compartiment de la faune.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été conduite sur le site de la presqu'île de Pindaï, située à 250 km au nord de Nouméa et qui représente l'une des plus grandes reliques sclérophylles de l'archipel. Le compartiment arboricole et celui de la surface du sol ont été explorés. L'étude a été réalisée au cours de la saison des cyclones, période la plus chaude et humide et où l'activité de l'herpetofaune est maximale.

a) Échantillonnage de la faune arboricole

Dans chaque station, nous avons défini 2 transects parallèles, d'environ 40 m. Le long de ces lignes, nous avons choisi au hasard 75 arbres. Comme décrit par Bauer et Sadlier (1992), la circonférence des arbres sélectionnés a été recouverte, à une hauteur comprise entre 1,70 et 2 m, par des pièges à glu pour souris (Victor Mouse glue traps, Woodstream company). Dans chaque station, les 75 points de piégeage ont été maintenus pendant 6 jours consécutifs (entre le 20/02 et 26/02/1995) et relevés tous les matins.

b) Échantillonnage de la faune au sol

Dans chaque parcelle, 4 transects de 30 mètres distants de 5 m ont été installés. Chaque ligne comprend 6 pièges. Chacun est constitué par une boîte plastique (20 cm de long, 10 cm de large pour 15 cm de profondeur), surmontée par son couvercle évidé, pour réduire les évasions après une chute dans le piège. Au-dessus des boîtes court une ligne d'interception, formée de 3 bordures à gazon en PVC (de 18 cm de haut et 9 m de long chacune). Cette ligne permet d'intercepter le lézard au cours de son fourragement et l'oriente vers les pièges. Les relevés ont eu lieu selon une périodicité bihebdomadaire entre le 23/02 et le 13/04/1995.

c) Dénombrement à vue le long de transects

Dans chaque parcelle, 4 transects d'une cinquantaine de mètres ont été parcourus à pas lents, pendant des temps identiques (20 min). Chaque transect a été parcouru à 5 reprises entre 07h00 et 15h00, au cours de 3 journées (11/04, 14/04 et 18/04/1995). Le parcours des transects a été alterné entre les 2 sites afin d'assurer une contemporanéité dans les relevés.

RÉSULTATS

D'un point de vue qualitatif, notre campagne de piégeage nous a permis de récolter des spécimens appartenant à 7 espèces (Figure1). Six espèces ont été observées en zone témoin contre 4 en zone infestée. D'une façon générale, nos résultats indiquent que le milieu sclérophylle ne supporte pas de larges populations de reptiles (Figure 1). Cepen-

dant, on observe une espèce dominante pour chacun des 2 compartiments explorés : *Bavayia cyclura* et *Caledoniscincus austrocaledonicus*, respectivement en canopée et au sol.

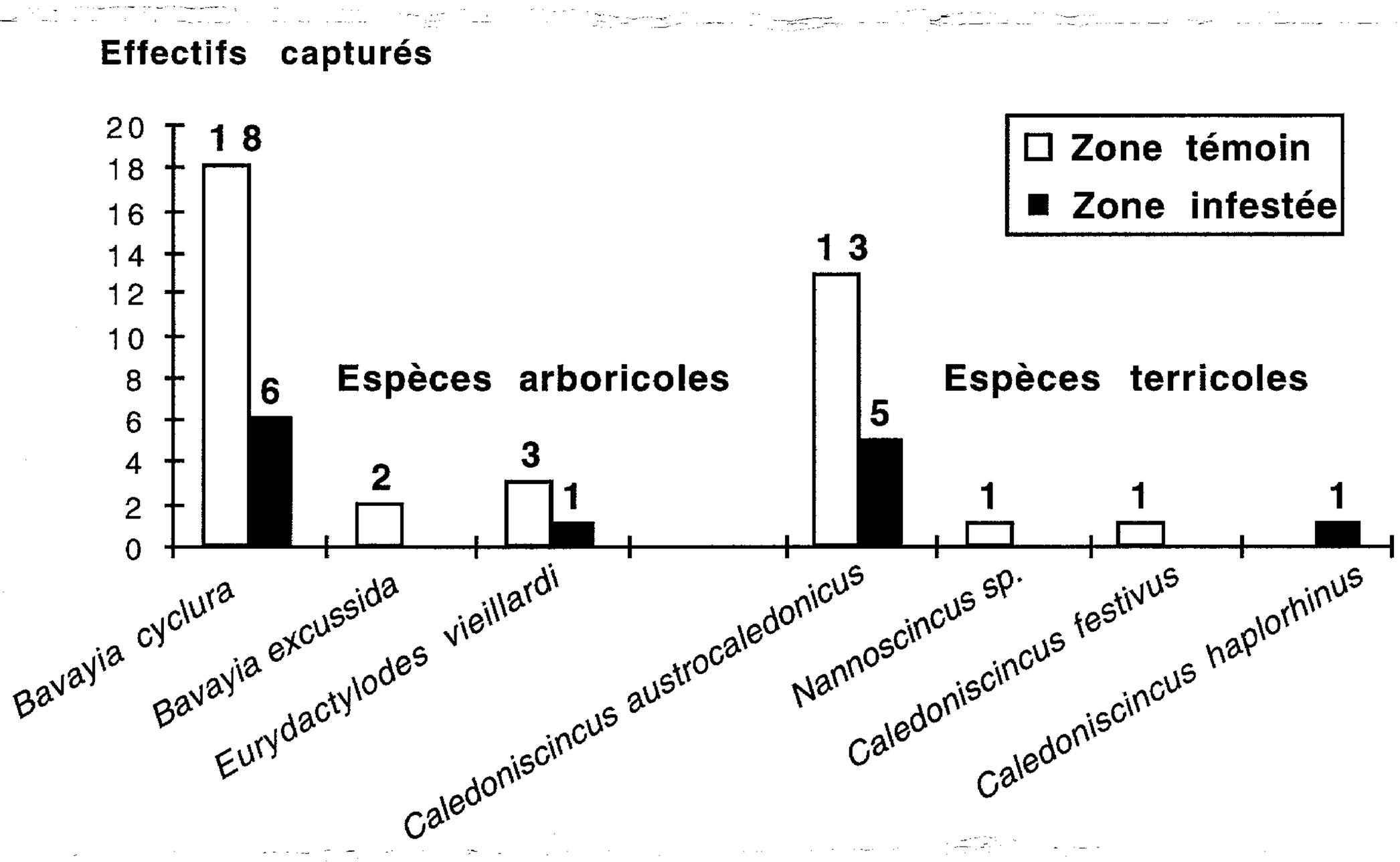


Figure 1. *Résultats de la campagne de piégeage de l'herpétofaune*
Summary of the results of the trapping program

Deux espèces supplémentaires ont été observées dans la parcelle témoin avant et après notre échantillonnage : *Lioscincus nigrofasciolatum* et *Rhacodactylus trachyrhynchus* alors que dans le site infesté, *Hemidactylus frenatus* a été observé après la campagne de piégeage. La diversité atteint donc 8 espèces en situation témoin contre 5 en situation infestée. Mais, compte tenu de la faiblesse des effectifs capturés, il est difficile de commenter ces variations de diversité.

D'un point de vue fonctionnel, toutes les espèces récoltées ont un régime alimentaire à dominante insectivore, elles appartiennent donc à une même guilde trophique. Dans une telle perspective, l'analyse des différences quantitatives (13 spécimens contre 38 respectivement entre la situation infestée et témoin) révèle qu'il y a significativement moins de reptiles dans la parcelle infestée que dans l'autre (Mann-Whitney Z = -2,834, p = 0,005). L'abondance totale des espèces arboricoles (23 contre 7) est significativement différente entre les 2 stations (Mann-Whitney Z = -2,175, p = 0,03), alors qu'au niveau du sol, les différences sont également significatives lorsqu'on associe les données de piégeage au sol (15 contre 6) et le comptage visuel (18 contre 8) (Mann-Whitney Z = -2,640, p = 0,008). Ces résultats indiquent donc un impact de l'envahisseur sur l'herpétofaune sclérophylle, au moins au niveau de l'abondance globale des différentes espèces.

Les espèces qui dominent chacun des 2 compartiments, *Bavayia cyclura* et *Caledoniscincus austrocaledonicus* (respectivement en canopée et au sol) se maintiennent d'un site à l'autre mais leur abondance est réduite d'environ 65 %. Ces différences sont significatives : *Bavayia cyclura* (Mann-Whitney Z = -2,179, p = 0,03), *Caledoniscincus austrocaledonicus* (Mann-Whitney Z = -1,923, p = 0,03).

En outre pour le compartiment arboricole, on notera que les captures ont été réalisées le premier jour dans le site envahi (Figure 2), alors que dans l'autre station, les captures s'étalent sur l'ensemble de la période. On peut l'interpréter comme l'indice d'une

très faible population dans le site infesté : la densité de la population de *B. cyclura* ne permet pas d'observer de nouveaux fourrageurs sur les arbres équipés de pièges pendant les 5 derniers jours de l'échantillonnage. Compte tenu, de l'effort identique de piégeage, cette information renforce l'idée d'un impact négatif de l'envahisseur sur la communauté herpétologique.

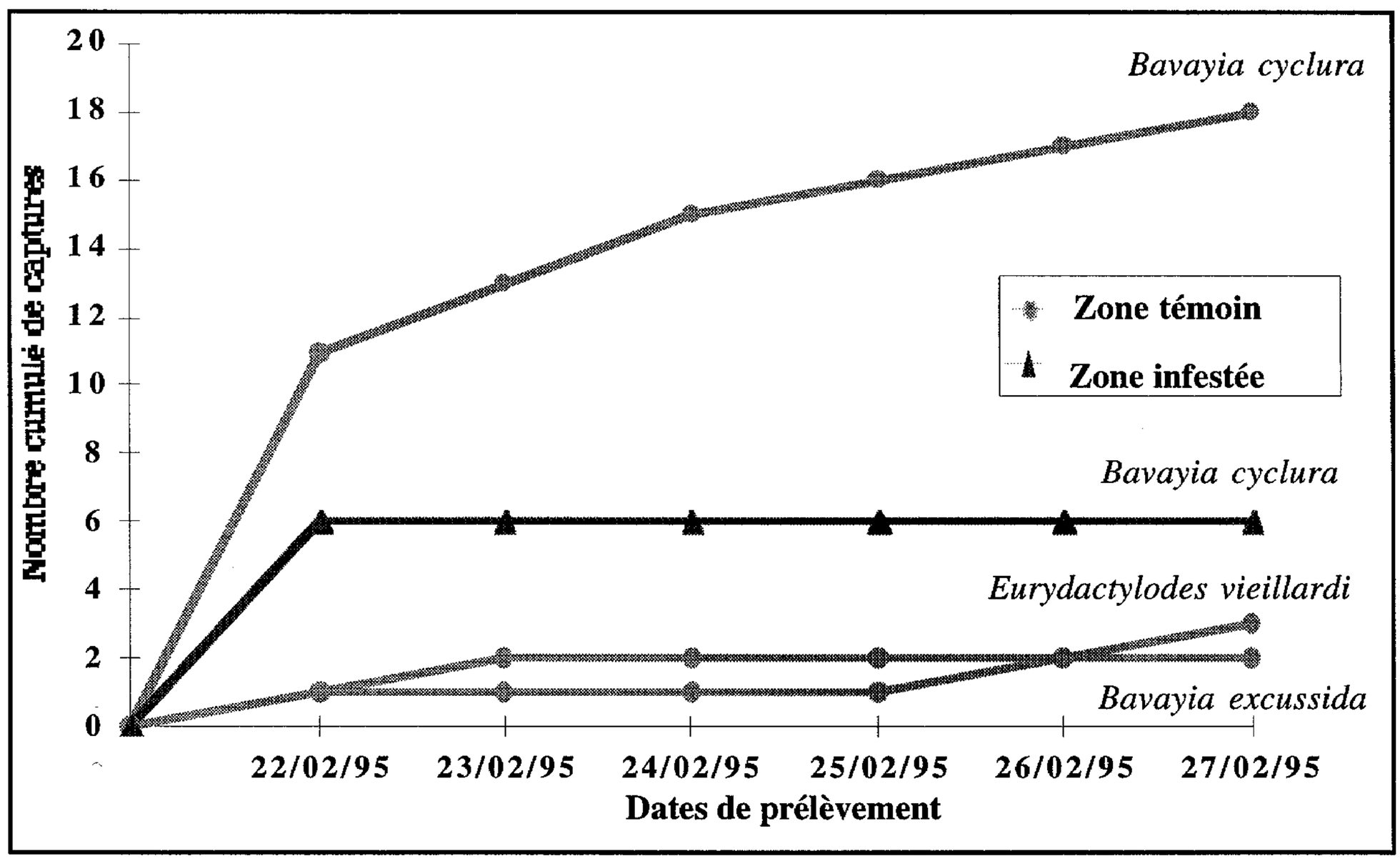


Figure 2. *Résultats des captures pour le compartiment arboricole*
Results of the arboreal trapping program

DISCUSSION

Malgré le caractère préliminaire de nos résultats (un seul site avec 2 modalités "vierge" ou "infesté", pendant une seule saison), ils révèlent de nettes différences entre les 2 situations. D'une façon générale, il y a globalement moins de reptiles dans la situation infestée, ce qui correspond d'un point de vue fonctionnel pour l'écosystème à la disparition d'une guilde trophique (prédateurs insectivores).

Par contre, il est difficile de discuter des variations de diversité observées. Compte tenu de la dominance exacerbée de *B. cyclura* et de *C. austrocaledoniscincus* sur chacun des 2 compartiments explorés, les autres espèces apparaissent rares dans l'habitat sclérophylle. On se heurte alors à un problème de taille d'échantillonnage. Cependant, on note que tous les spécimens appartenant à des espèces rares, à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie (*B. excussida*, *Nanoscincus n.sp.*, *R. trachyrhynchus*), ont été piégés ou observés dans le site « témoin », alors que les 2 espèces capturées ou observés uniquement dans la parcelle infestée (*C. haplorhinus* et *H. frenatus*) ont une affinité marquée pour les milieux marginaux et/ou dégradés (Bauer, 1990 ; Sadlier *et al.*, 1999). La présence de ces 2 dernières espèces peut être considérée comme accidentelle ou bien au contraire comme le signe d'une dégradation des conditions de milieu, renforçant l'idée d'une perturbation profonde de l'écosystème en présence de l'envahisseur. Ces différentes observations soulignent une perturbation majeure des communautés animales sclérophylles.

Cependant, un effort supplémentaire d'échantillonnage est à entreprendre pour établir l'impact sur la diversité, mais on se heurte alors à un problème de conservation des populations : l'environnement sclérophylle est menacé, les populations reptiliennes faibles, accroître l'effort d'échantillonnage sur ces stations risquent de mettre encore plus en péril les populations reptiliennes.

Par contre, les interactions impliquées entre les reptiles et la petite fourmi de feu restent à préciser :

- Prédation directe

Cette prédation peut se réaliser sur les œufs ou les jeunes fraîchement éclos. On rappellera que tous les reptiles observés, à l'exception *R. trachyrhynchus*, sont ovipares (Bauer et Devaney, 1987). On trouve dans la littérature des exemples d'une prédation de fourmis sur des reptiles, notamment chez *Solenopsis spp.* (Mount 1981 ; Patterson 1994 ; Chalcraft et Andrews, 1999) mais aussi pour *W. auropunctata* aux Galapagos (Williams et Wilson 1988 in Patterson 1994).

- Compétition pour certaines ressources

* *Compétition d'exploitation* pour les proies : diminution des ressources trophiques et de la "carrying capacity" de l'habitat

* *Compétition d'interférence* pour l'abri ou les sites de ponte en raison du stress de la piqûre et de la monopolisation par *W. auropunctata* de cavités préformées.

- Combinaison de ces processus

Si on se place dans la perspective de l'organisation trophique des communautés sclérophylles (cascades trophiques), le relâchement du contrôle exercé par les prédateurs reptiliens devrait se solder, à plus ou moins long terme par des conséquences à l'échelle de l'écosystème. Il y a réduction des forces *top down* (prédation) sur les niveaux inférieurs, en particulier celui des arthropodes herbivores au sens large (même si la présence de *W. auropunctata* se traduit par la mise en jeu de nouvelles pressions). Au niveau des herbivores, les forces *bottom up* (ressources) devraient prendre de l'ampleur (leur abondance devrait ne dépendre que de la disponibilité des ressources qu'ils exploitent). L'étude de ces cascades trophiques dans la perspective de l'envahissement par *W. auropunctata* est à approfondir pour mieux dégager la dynamique fonctionnelle de l'écosystème "forêt sclérophylle" et prévoir l'évolution possible de cet écosystème face à la perturbation.

Enfin, nos résultats indiquent une herpétofaune riche et spécifique (10 espèces observées dont 9 endémiques) soulignant la valeur de conservation de l'habitat sclérophylle et l'urgence des mesures de préservation à mettre en œuvre pour des espèces considérées comme patrimoniales par les gestionnaires de l'environnement.

En tout cas, des investigations approfondies sont nécessaires pour préciser l'ampleur du phénomène d'exclusion en cours, en particulier par une approche systématique des milieux sclérophylles soumis à différents régimes d'envahissement. Une meilleure connaissance de la biologie des espèces reptiliennes, notamment au niveau de leur régime trophique, est à acquérir. L'analyse de contenus stomacaux devrait permettre de voir s'il existe des différences entre individus récoltés en zones témoin et envahie, en particulier pour évaluer leur capacité à consommer des Formicidae ou même *W. auropunctata*. Cependant, compte tenu du caractère menacé de l'habitat sclérophylle (fragmentation et faible taille des reliques), des études expérimentales des interactions reptiles-*W. auropunctata* sont plutôt à privilégier.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés dans le cadre des programmes de l'IRD «Évaluation, signification et rôle de la diversité biologique des milieux terrestres néo-calédoniens» et «Étude de la biodiversité, de la dynamique et des conditions nécessaires à la conservation

et à la restauration des écosystèmes terrestres en Nouvelle-Calédonie» dirigés par J. Chazeau. Nous remercions Jean-Paul Lachaud pour ses commentaires et sa relecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

Bauer, A.M., 1990. Phylogenetic systematics and biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). *Bonn. Zool. Monogr. 30* : 1-220.

Bauer, A.M. et K.E. Devaney, 1987. Comparative aspects of diet and habitat in some New Caledonian lizards. *Amphibia-Reptilia 8* : 349-364.

Bauer, A. et R. Sadlier, 1992. The use of mouse glue traps to capture lizards. *Herpetol. rev. 23* : 112-113.

Bauer, A. et R. Sadlier, 1993. Systematics, biogeography and conservation of the lizards of New Caledonia. *Biodiversity Letters 1* : 107-122.

Bouchet, P., T. Jaffré et J.M. Veillon, 1995. Plant extinction in New Caledonia: protection of sclerophyll forests urgently needed. *Biodiv. Conserv 4* : 415-28.

Chalcraft, D.R. et R.A. Andrews, 1999. Predation on lizard eggs by ants: species interactions in a variable physical environment. *Oecologia 119* : 285-292.

Jourdan, H., 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 (Hymenoptera : Formicidae). Thèse Université Paul Sabatier, Toulouse. 376 pp. + annexes.

Jourdan, H. et J. Chazeau, 1999. Les fourmis comme bio-indicateurs : l'exemple de la myrmécofaune néo-calédonienne. *Actes Coll. Ins. Soc. 12* : 165-170.

Mount, R.H., 1981. The red imported fire ant, Solenopsis invicta (Hymenoptera: Formicidae), as possible serious predator on some native southeastern vertebrates: direct observations and subjective impressions. *J. Ala. Acad. Sci. 52 (2)* : 71-78.

Patterson, R.S., 1994. Biological control of introduced ant species. *in* "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 293-308.

Sadlier, R.A., A. M. Bauer et D.J. Colgan, 1999. The scincid lizard genus *Caledoniscincus* (Reptilia : Scincidae) from New Caledonia in the southwest Pacific: a review of *Caledoniscincus austrocaledonicus* (Bavay) and description of six new species from Province Nord. *Records Austr. Mus. 51* : 57-82.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 127-132 (2000)

L'ATTAQUE DES ARBRES FRUITIERS PAR LES TERMITES DANS LES VERGERS DE SAINT-LOUIS ET DE THIÈS (SÉNÉGAL)

Abdoulaye Baïla NDIAYE[1] & Sun Heat HAN[2]

[1]*Laboratoire de Zoologie des Invertébrés Terrestres, IFAN, B. P. 206 Dakar, Sénégal*
[2]*Laboratoire d'Écophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII, 94010 Créteil, France*

Résumé: Dans les vergers étudiés, 8 espèces de termites ont été recensées à Saint-Louis et 19 espèces à Thiès. Des études qualitatives et quantitatives ont montré que dans les vergers de Saint-Louis ce sont les lignivores qui prédominent (5 espèces). Pour les vergers étudiés à Thiès, les termites nuisibles dominants sont les Termites champignonnistes (Macrotermitinae) avec 11 espèces. Les modalités des attaques et leurs conséquences sur les arbres des différentes essences ont été également étudiées.

Mots-clés: *Termites, arbres fruitiers, Sénégal.*

Abstract: Termite damages on Fruit-trees in Saint Louis and Thiès regions (Sénégal).

In the orchards studied 8 species of termites were noted in Saint-Louis and 19 species in Thiès region. At Saint-Louis, trees are mainly attacked by 5 xylophagous termite species. In Thiès region the dominant pest termite species are the fungus-growing termites (Macrotermitinae) with 11 species. Modalities of attacks and their effects on the fruit-trees also are indicated.

Key words: *Termites, fruit-trees, Senegal.*

INTRODUCTION

Au Sénégal, les travaux se rapportant aux attaques des végétaux vivants ne concernaient que le Filao, l'Anacardier et les Eucalyptus à Dakar (Roy-Noël & Wane 1977, Roy-Noël 1982, Agbogba & Roy-Noël 1982, Agbogba 1985).

Ceci nous a amené à entreprendre une étude des termites ravageurs d'arbres fruitiers à Dakar (Han & Ndiaye 1996). Cette présente étude vise à améliorer nos connaissances sur les Termites du Sénégal, et en particulier sur ceux qui s'attaquent aux arbres fruitiers. Elle concerne les régions de Saint-Louis et de Thiès et consiste en un inventaire systématique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les essences étudiées dans les vergers de différentes localités de Saint-Louis et de Thiès sont les suivantes: Agrumes (*Citrus* spp.), Anacardier (*Anacardium occidentale* L.), Avocatier (*Persea americana* Mill.), Cocotier (*Cocos nucifera* L.), Corossolier (*Annona muricata* L.), Goyavier (*Psidium guajava* Radd.), Grenadier (*Punica granatum* L.), Manguier (*Mangifera indica* L.), Pomme-cannelle (*Annona squamosa* L.), Sapotillier (*Achras sapota* L.), Surelle (*Phyllanthus acidus* (Linn.) Skeel.

Dans la région de Saint-Louis, les relevés ont été effectués à Dakar-Bango et à Richard-Toll. L'effectif des arbres observés est de 1043 pieds pour 10 relevés couvrant une superficie de 6,4 ha. Dans la région de Thiès, 21 vergers étudiés dans les localités de Mboro, Tivaoune, Thiès, Pout et Mbour totalisent 2373 pieds observés pour une superficie de 25 ha.

RÉSULTATS

Région de Saint-Louis

Les espèces récoltées appartiennent toutes à la famille des Termitidae et aux sous-familles des Termitinae et des Macrotermitinae.

- *Répartition des Termites sur les arbres* (Fig. 1)

Les *Microcerotermes* spp. sont les termites les plus fréquemment observés sur les arbres. Ils sont présents sur toutes les essences fruitières mais surtout sur le Manguier (17). Pour les autres essences, le nombre d'observations est de 6 pour les Agrumes, le Cocotier, le Sapotillier et le Grenadier et 3 pour le Corossolier.

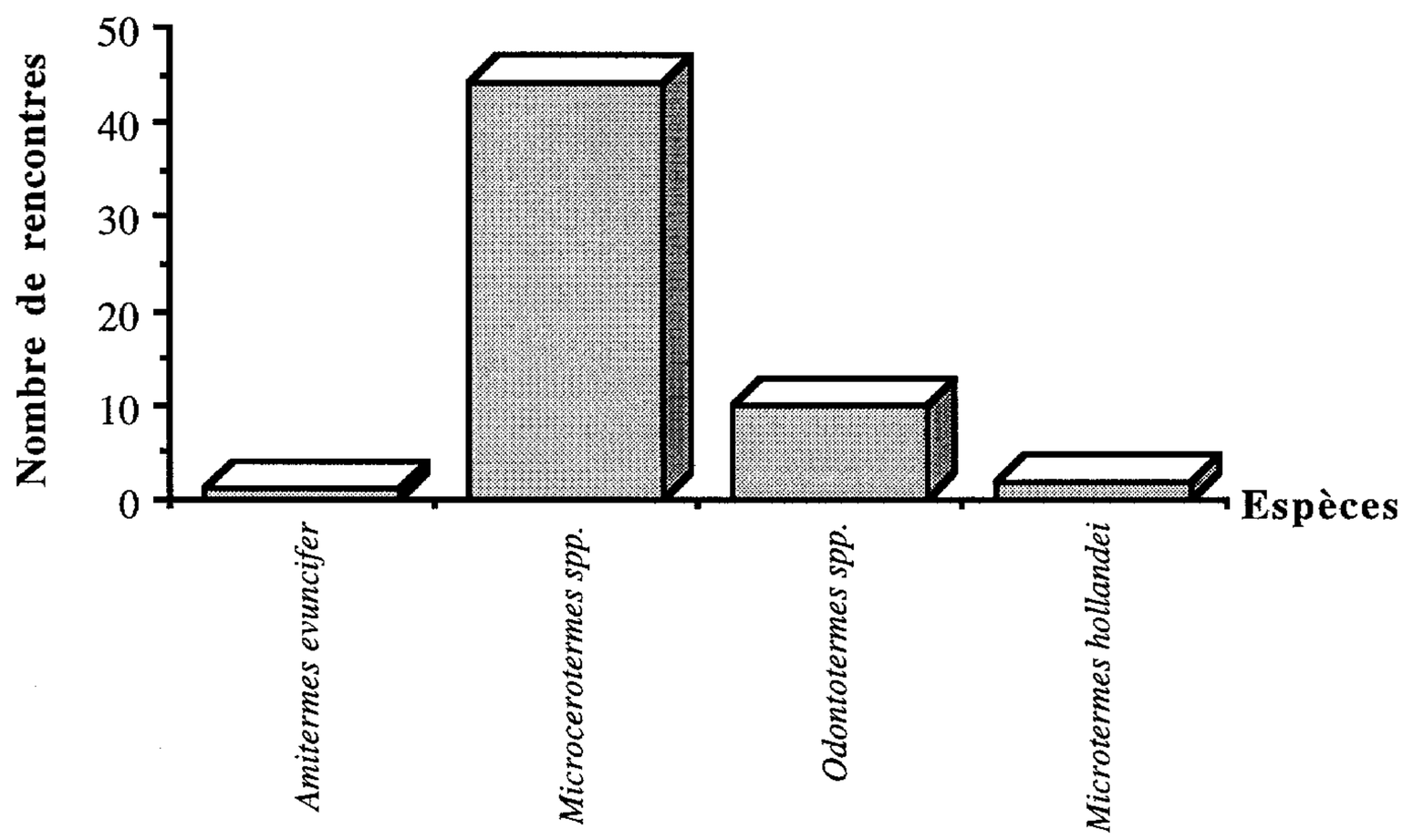


Fig.1. Fréquence d'observations des différentes espèces de termites à Saint Louis
Frequency of termites according to species in Saint Louis

Les *Odontotermes* spp. ont été observés uniquement sur le Manguier. *Amitermes evuncifer* ainsi que *Microtermes hollandei* sont peu fréquents sur les arbres, la première espèce a été trouvée 1 fois sur le Cocotier et la deuxième 2 fois sur le Manguier.

- *Pourcentage d'attaques des différentes essences* (Fig. 2)

Trois essences, l'Avocatier, la Pomme-canelle et la Surelle ne présentent pas de pieds attaqués. Par contre les taux d'attaques sont de 4,8% pour le Goyavier, de 27,3% pour l'Anacardier et de 62,5% pour le Grenadier.

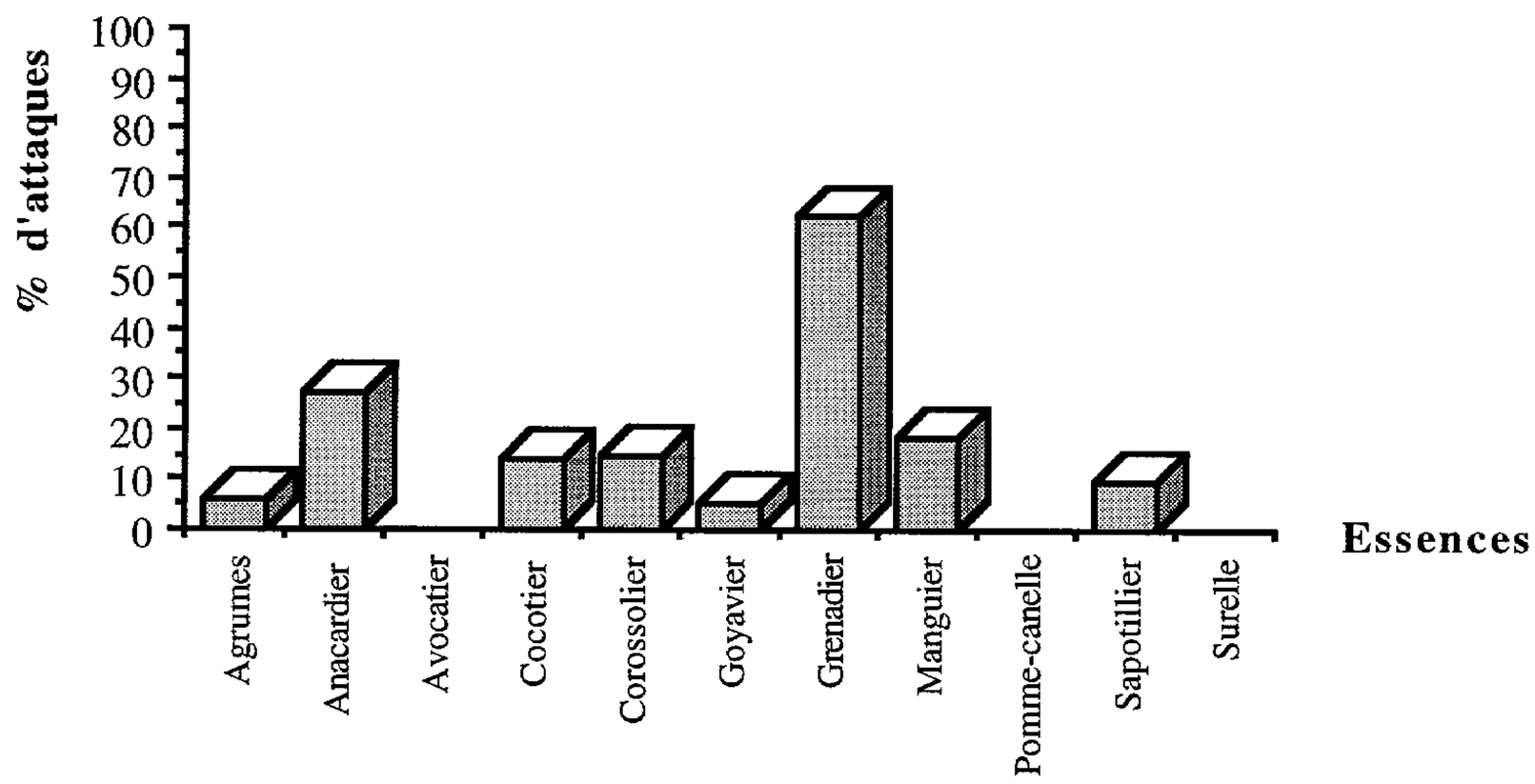


Fig.2. Pourcentage d'attaques des différentes essences par les termites à Saint Louis
Percentage of termite attacks on different fruit trees in Saint Louis

Région de Thiès

Les espèces récoltées sur les arbres fruitiers se répartissent entre 3 familles. Ce sont des Kalotermitidae, des Rhinotermitidae et des Termitidae.

- *Répartition des Termites sur les arbres des différentes essences à Thiès* (Fig. 3)

Les *Odontotermes* sont les termites les plus fréquents pour les attaques des arbres fruitiers dans les vergers étudiés à Thiès. Ils totalisent 182 observations sur les Agrumes, l'Anacardier, le Cocotier, le Goyavier et le Manguier. Il s'agit ici d'un complexe de 5 espèces.

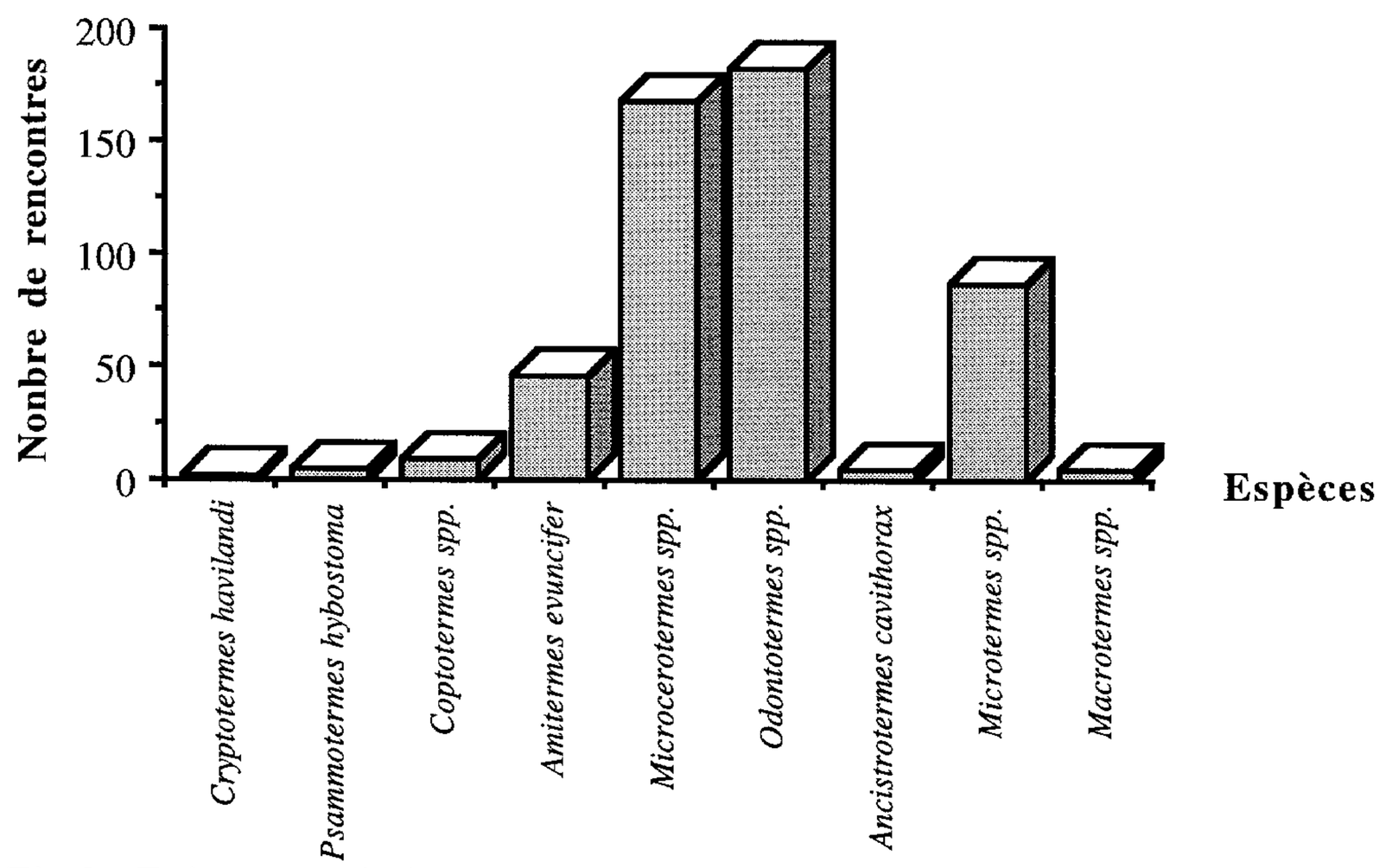


Fig.3. Fréquence d'observations des différentes espèces de termites à Thiès
Frequency of termites according to species in Thiès

Les *Microcerotermes* spp., un complexe de 3 espèces, s'attaquent aux mêmes essences que les *Odontotermes*, exception faite du Goyavier à la place duquel on a le Grenadier. Ces termites lignivores ont été observés en tout 168 fois. Les *Microtermes* spp., trouvés sur le plus grand nombre d'essences, ne sont rencontrés que 87 fois. Les autres espèces de Termites sont très peu présentes. Les espèces *Psammotermes hybostoma* et *Ancistrotermes cavithorax* ont été trouvées chacune à 4 reprises sur la même essence à savoir le Manguier. Les *Coptotermes* spp. ont été observés 9 fois sur les Agrumes et sur le Manguier. En ce qui concerne *Cryptotermes havilandi,* cette espèce n'a été rencontrée que sur un seul Manguier.

- *Pourcentage d'attaques des différentes essences* (Fig. 4)

Deux essences, l'Avocatier et la Pomme-canelle ne montrent aucun cas d'attaques. Les taux d'attaques des Sapotilliers, des Corossoliers et des Cocotiers sont respectivement de 12%, 13,6% et 17,1%. Par contre, l'Anacardier et le Manguier ont des taux d'attaques bien supérieurs avec respectivement 54,4% et 57,9%.

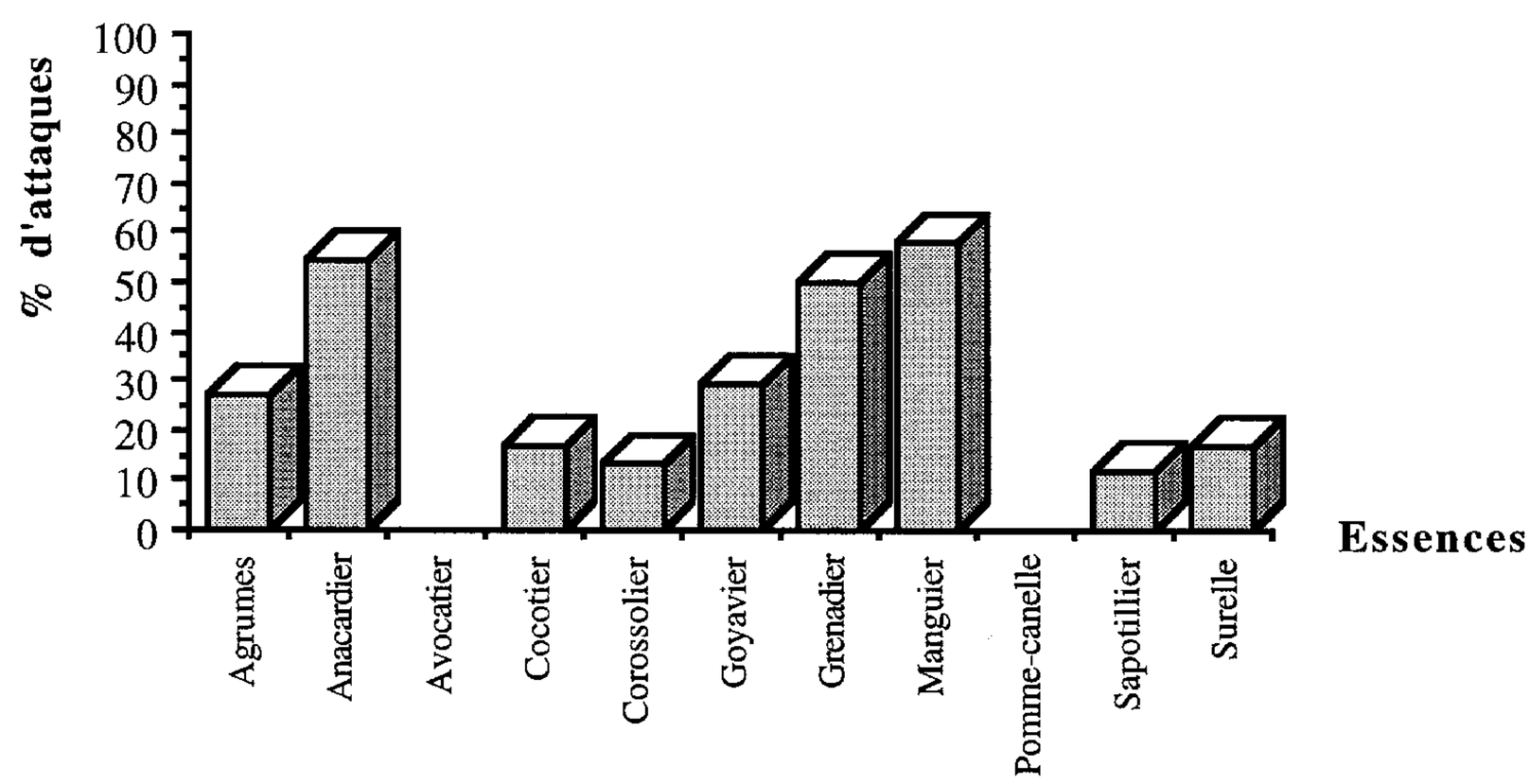


Fig.4. Pourcentage d'attaques des différentes essences par les termites à Thiès
Percentage of termite attacks on different fruit trees in Thiès

Modalités des attaques

Amitermes evuncifer est l'une des espèces les plus dévastatrices pour les arbres fruitiers car leur attaque entraîne généralement la mort de l'arbre. Elle s'attaque aux racines et au collet de l'extérieur ou de l'intérieur. Les attaques externes peuvent provoquer la mort des arbres par détérioration des tissus vivants et se poursuivre jusqu'à la section totale de la tige chez les jeunes pieds, de Manguier et d'Agrumes en particulier.

Les *Microcerotermes* spp. peuvent s'attaquer aux arbres à partir des racines et du collet. Cependant, le type d'attaques le plus fréquent est celui qui nécessite la construction de galeries-tunnels le long du tronc et des branches. Les galeries larges de 3 à 4 mm sont parfois très nombreuses, signe d'une attaque intense. Sur le trajet des galeries, de place en place, on trouve des trous qui communiquent avec des galeries de récolte creusées dans l'écorce vivante.

Chez les termites champignonnistes, *Microtermes* spp., *Odontotermes* spp., *Macrotermes* spp. et *Ancistrotermes cavithorax*, les attaques les plus fréquemment observées se font à l'abri de placages pouvant recouvrir l'ensemble du tronc et se

poursuivre vers les branches, quelquefois sur plus de 3 m de hauteur (cas de *Odontotermes* notamment).

DISCUSSION

Les inventaires réalisés dans les vergers de Saint-Louis et à Thiès ont permis de recenser respectivement 8 et 19 espèces de Termites. A Dakar, Han & Ndiaye (1996) ont recensé 11 espèces de Termites. La différence dans le nombre d'espèces inventoriées peut s'expliquer par le nombre de relevés effectués et l'effectif des arbres observés dans les différentes localités mais également et surtout par certains facteurs du milieu comme le sol. S'agissant du sol, Mampouya et coll. (1997) et Ndiaye (1998) ont noté que l'absence de Termites champignonnistes au niveau de certaines parcelles de Saint-Louis (Dakar bango), de Richard-Toll et de Keur Momar Sarr serait liée aux sols halomorphes.

L'action nocive des Termites sur les arbres des différentes essences est évidente. Les taux d'attaques observées peuvent dépasser 50% des pieds chez certaines essences. *Psammotermes hybostoma* est signalé comme ravageur de Manguier et d'Agrumes (Han & Ndiaye 1996) et de cultures maraîchères telles que l'aubergine, le gombo, le haricot vert, l'oignon, l'oseille de Guinée et la tomate (Han & Ndiaye 1998).

Amitermes evuncifer, une des espèces les plus nuisibles aux arbres fruitiers, est trouvé sur le Cocotier, sur les Agrumes et sur le Manguier. A Dakar, elle est trouvée sur le Manguier, les Agrumes, l'Anacardier, le Grenadier et le Cocotier (Han & Ndiaye, 1996), et dans des reboisements d'Eucalyptus, de Filao et d'Anacardier (Roy-Noël & Wane 1977, Roy-Noël 1982, Agbogba & Roy-Noël 1982, Agbogba 1985). Han et coll. (1998) notent que cette espèce serait la plus dévastatrice pour le palmier à huile en Côte d'Ivoire.

Les termites champignonnistes sont les principaux ravageurs des arbres fruitiers. A Thiès, les *Odontotermes* sont observés sur les Agrumes, l'Anacardier, le Cocotier, le Goyavier et le Manguier. Quant à *Macrotermes subhyalinus* et *Macrotermes bellicosus*, ils sont présents sur le Manguier uniquement. Logan & El Bakri (1990) notent les dégâts de *Odontotermes* sp. et de *Microtermes lepidus* sur le palmier dattier au Soudan. Mora et coll. (1996) signalent *Microtermes subhyalinus* comme prédateur de canne à sucre en République centrafricaine.

RÉFÉRENCES

Agbogba, C. 1985. L'attaque des arbres par les Termites dans le parc forestier de Dakar Hann (Sénégal). *Actes Coll. Ins. soc.* **2**: 323-326.

Agbogba, C. and J. Roy-Noël, 1982. L'attaque des arbres par les termites dans la Presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). III. Cas du parc forestier de Dakar-Hann sur sable ogolien. *Bull. IFAN. sér. A.* **44** (3-4): 341-364.

Han, S. H. and A. B. Ndiaye, 1996. Dégâts causés par les Termites (*Isoptera*) sur les arbres fruitiers dans la région de Dakar (Sénégal). *Actes Coll. Ins Soc.* **10**: 111-117.

Han, S. H. and A. B. Ndiaye, 1998. L'attaque des cultures maraîchères par les Termites (*Isoptera*) dans la région de Dakar (Sénégal). *Actes Coll. Ins Soc.* **11**: 37-43.

Han, S. H. , G. P. Tokro, Y. Tano and M. Lepage, 1998. Dégâts des Termites dans les plantations de palmiers à huile en Côte d'Ivoire: évaluation et méthode de lutte. *Plantations, Recherches, Développement.* **5**, 2: 119-126.

Logan, J. W. and A. El Bakri, 1990. Termite damage to Date Palm (*Phoenix dactylifera* L.) In Northern Sudan With Particular reference to the Dongola District. *Trop. Sci.* **30** : 95-108.

Manpouya, D. , G. Fleck and A. Nel, 1997. Presence in Western Africa of the Genus *Eremotermes* (*Isoptera : Termitidae*). Description of a new species from Sénégal With some ecological data. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (N. S.). **33** (1): 39-46.

Mora, P. , C. Rouland and J. Renoux, 1996. Foraging and nesting damage caused by *Microtermes subhyalinus* (*Isoptera : Termitidae*) in a sugar cane plantation in the Central African Republic. *Bull. Entomol. Res.* **86**: 387-395.

Ndiaye, A. B. 1998. Contribution à l'étude des Termites ravageurs d'arbres fruitiers au Sénégal : inventaire systématique, étude écologique et dégâts. *Thèse Doctorat 3° cycle, Université de Dakar.* 101p.

Roy-Noël, J. 1982. L'attaque des arbres par les Termites dans la Presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). II. Cas du reboisement sur dunes fixées de Mbao. *Bull. IFAN.* sér. A. **44**, (1-2): 115-146.

Roy-Noël, J. and C. Wane, 1977. L'attaque des arbres par les Termites dans la Presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). I. cas du reboisement sur dunes vives de Malika. *Bull. IFAN.* sér. A. **39** (1): 124-141.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 133-137 (2000)

QUELQUES REMARQUES MORPHOLOGIQUES ET HISTOLOGIQUES SUR UN INDIVIDU RAREMENT OBSERVÉ EN FRANCE: LA FEMELLE PHYSOGASTRE DES REPRODUCTEURS PRIMAIRES DE *RETICULITERMES LUCIFUGUS GRASSEI* CLÉMENT (ISOPTERA, RHINOTERMITIDAE)

Florent VIEAU

Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences et des Techniques,
2 Rue de La Houssinière 44322 Nantes Cedex 3

Résumé: Cette femelle est environ 2 fois plus longue qu'une femelle vierge et pèse 15 fois plus ; les ovaires occupent une grande partie de l'abdomen ; il y a un épaississement de la cuticule (de 1 à 15 µm) ; les corps allates sont 6 fois plus volumineux ; on observe un tissu adipeux de type royal mais pourvu de nombreuses enclaves lipidiques ; la paroi des trachées n'augmente pas d'épaisseur ; la spermathèque est plus volumineuse. La comparaison avec des specimens obtenus en élevage (Thorne et coll., 1997) laisse à penser qu'elle est âgée de plusieurs années.

Mots clés: Reticulitermes, *femelle, reproducteur primaire, physogastre.*

Abstract: Some morphological and histological remarks concerning a rarely observed individual in France: the physogastric female of the primary reproductives of *Reticulitermes lucifugus grassei* Clément (Isoptera Rhinotermitidae).

This female is about 2 times longer than a virg in one and is weighed 15 times more. The ovaries occupy a larger part of the abdomen; we notice a thickening of the cuticle (from 1 to 15 µm); the corpora allata are 6 times bigger; we observe an adipose tissue of royal type, but provided with many lipidic vesicles; the trachea wall does not thicken; the spermatheca is larger; the comparaison with specimen obtained thanks to breeding (Thorne et coll., 1997) leads into thinking that it lives since several years.

Key words: Reticulitermes, *female, primary reproductive, physogastric.*

INTRODUCTION

La physogastrie affecte l'abdomen des femelles de certains termites qui, en liaison avec une fécondité importante, devient très volumineux avec le temps. Ceci, bien connu chez les termites supérieurs (Termitidae), a été étudié dans un certain nombre d'espèces (*in* Grassé, 1984) ; la reine de *Macrotermes subhyalinus* pèse 500 fois plus que l'imago vierge (Bordereau, 1982). C'est un phénomène qui ne concerne pas des termites primitifs comme les Kalotermitidae ou les Termopsidae et qui reste modéré chez les *Coptotermes* et les *Hodotermes* où il ne semble pas aller au-delà d'un doublement de la longueur initiale (*in* Grassé, 1984). Comme les *Coptotermes*, les *Reticulitermes* appartiennent à la famille des Rhinotermitidae, mais peu de données,

sinon sur les reines secondaires (néoténiques) (Buchli, 1958 ; Vieau, 1996, 1999), sont disponibles dans ce genre. Grassé (1981, 1984), pour montrer l'adaptation des organes à la physogastrie chez le termite européen *Reticulitermes lucifugus*, ne peut que s'appuyer sur les travaux de Feytaud (1912). Howard & Haverty (1981) ont observé, sans les décrire, ces reines primaires chez *Reticulitermes flavipes* dans 3 colonies sur 26 (les autres colonies ayant à leur tête des néoténiques), dans le sud du Mississipi ; Thorne et coll. (1997) ont obtenu chez cette espèce, une physogastrie initiale sur des femelles primaires d'élevage de 2 ans, avec, pour les plus volumineuses, un triplement du poids frais par rapport au stade femelle vierge (de 4 à 12 mg).

Chez les *Reticulitermes* européens, l'existence de ces individus est mise en question, Buchli (1958) ignorant les femelles physogastres des sexués primaires: il ne croyait pas au succès de l'essaimage ; c'était cependant négliger les observations - 5 - faites au siècle dernier en France (*in* Feytaud, 1912, 1924) et surtout une récolte de ce dernier, de 21 individus (Feytaud, 1955). Selon cet auteur, la rareté des observations aurait deux causes : la difficulté à détecter un couple royal erratique à l'intérieur d'une société très populeuse et souvent diffuse, et dans beaucoup de cas son remplacement rapide par des reproducteurs secondaires ; pour Grassé (1981), les études sont à revoir.

À la faveur d'une récolte d'un individu dans la forêt de La Coubre (Charente-Maritime), il nous a semblé intéressant de faire quelques remarques.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La femelle récoltée a été fixée dans une solution de Bouin alcoolique avec des femelles imago vierges et des jeunes femelles fécondées de 1 mois d'élevage, à titre de comparaison. Des coupes longitudinales sériées de 7µm d'épaisseur ont été colorées au Mann-Dominici et à l'hématoxyline. Le volume des corps allates a été calculé par pesage des dessins de leurs sections sériées.

RÉSULTATS

Cette femelle (Fig. 2) qui se déplaçait au sein de la société comme les autres castes, mesurait 12 mm de long pour un poids frais de 43,3 mg ; les femelles vierges mesurent 5 à 6 mm de long pour un poids frais moyen d'environ 3 mg.

Les ovaires occupent un volume important dans l'abdomen de la femelle physogastre (Fig. 1) ; on comparera avec l'emplacement occupé par ces mêmes organes chez une femelle 1 mois après l'accouplement (Fig. 3) ; le tube digestif se trouve repoussé vers la face ventrale.

La cuticule (Fig. 6), par adjonction de couches d'endocuticule supplémentaire, augmente d'épaisseur ; de 1 µm chez les individus vierges, elle est de 10 à 15 µm chez les physogastres (Fig. 7). Chez les femelles vierges la cuticule inter-tergale, inter-sternale, présente des plis secondaires absents chez les males (Fig. 4 et 5) ; elle est déplissée chez la physogastre (voir Fig. 1 et 6).

Chez les individus physogastres, au tissu adipeux classique des jeunes individus (voir Fig. 3), se substitue un tissu dit "royal", ici montré dans la tête et le thorax (Fig. 8 et 9 ; et voir Fig. 1 pour l'ensemble et l'organisation en bandelettes périphériques) ; dans la capsule céphalique les muscles font place à du tissu royal ; les cellules de ce tissu sont caractérisées par leurs noyaux sphériques à volumineux nucléoles, le cytoplasme enfermant une partie très chromophile et des gouttelettes de lipides (chromophobes) ici bien représentées (Fig. 9) ; dans la paroi des trachées, le filament taenidien ne subit pas d'épaississement, comme chez les termites supérieurs (Bordereau, 1982).

Pour les femelles vierges les 2 corps allates mesurent de 0,6 à 0,8 $mm^3 \times 10^{-3}$, pour 4,16 $mm^3 \times 10^{-3}$ chez l'individu physogastre (Fig. 8).

Parmi les organes affectés par la physogastrie, il y a la spermathèque (fig. 10 et 11) ; la partie glandulaire est en forme de cul de sac ; la paroi outre une enveloppe musculaire, est formée de deux couches de cellules, les cellules glandulaires basales

(hauteur 35 à 40 µm chez la physogastre et 15 à 20 µm chez la femelle vierge) et les cellules des canaux évacuateurs bordées d'une intima plissée ; c'est l'augmentation d'épaisseur de l'épithélium glandulaire qui crée une augmentation de volume.

DISCUSSION

La femelle physogastre est conforme à celles qui ont été trouvées antérieurement : doublement de longueur et multiplication du poids par 15 ; d'après les résultats de Thorne et coll. (1997), elle doit être âgée de plusieurs années; aux raisons avancées par Feytaud sur les causes de sa rareté, on peut ajouter que, souvent, les auteurs - à commencer par Buchli (1958)- ont confondu *R. lucifugus* et *R santonensis*, or cette dernière espèce se reproduit uniquement par ses néoténiques (Vieau, 1999) ; il faut donc chercher ce type de femelle dans les colonies de *R. lucifugus* et dans celles qui produisent peu ou pas de néoténiques (Vieau, 1999) toujours susceptibles d'entrer en compétition avec elle.

Le déplissement de la membrane intersegmentaire suffit pour expliquer l'augmentation générale du volume de l'abdomen : il n'y a pas de formation de néo-sclérite comme l'a montré Bordereau (1982) chez les termites supérieurs. Le tissu royal a beaucoup de gouttelettes de lipides, alors qu'elles sont rares dans celui des Termitidae (Han & Bordereau 1982) : il semble que les images montrent une situation intermédiaire entre le tissu adipeux classique et celui très élaboré des Termitidae; pour les corps allates on est loin des termites supérieurs où par exemple chez Macrotermes subhyalinus (Lüsher, 1976), ils peuvent augmenter de 100 fois, pour environ 6 fois sur notre échantillon.

RÉFÉRENCES

Bordereau, C., 1982. Ultrastructure and formation of the physogastric termite queen cuticle. *Tissue and cell 14*: 371-396.

Buchli, H.H., 1958. L'origine des castes et les potentialités ontogénétiques des Termites européens du genre *Reticulitermes. Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale 20*: 263-429.

Feytaud, J., 1912. Contribution à l'étude du termite lucifuge (anatomie, fondation de colonies nouvelles). *Arch. Anat. micros. 13*: 481-607.

Feytaud, J., 1924. Le Termite de Saintonge. *C. R. Acad. Sci., Paris 171*: 203-205.

Feytaud, J., 1955. L'extension du péril des termites en France. *Naturalia 19*: 32-38.

Grassé, P.P., 1981. Termitologia, I, 676 pp. , Masson, Paris.

Grassé, P.P., 1984. Termitologia, II, 613 pp., Masson, Paris.

Han, S. H., Bordereau, C., 1982. Origin and formation of the royal fat body of the higher termite queens. *J. Morphol.* 173: 17-28.

Howard, H., Haverty, M.I., 1981. Seasonal variation of field colonies of *Reticulitermes flavipes* (Kollar). *Environ. Entomol. 10*: 546-549.

Lüsher, M., 1976. Evidence for and endocrine control of caste determination in higher termites. *In*: Lüsher, M. (ed) Phase and caste determination in insects. Pergamon Press, Oxford, pp. 91-103.

Thorne, B. L., Breisch, N. L., Traniello, F. A., 1997. Incipient colony development in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera Rhinotermitidae). *Sociobiology 30*, 145-159.

Vieau, F., 1996. Les variations saisonnières des castes chez le termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae) dans un biotope de l'ouest de la France. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.) 32*: 207-216.

Vieau, F., 1999. Biologie comparée de *Reticulitermes santonensis* Feytaud et *Reticulitermes lucifugus* Rossi (Isoptera: Rhinotermitidae) en France : différences morphologiques entre les soldats, modes d'implantation urbaine et forestière, cycles reproducteurs. *Actes Coll. Insectes Sociaux 12*: 151-158.

Légende des figures – Legends of figures

Figure 1. *Coupe longitudinale de la femelle physogastre (montage) (trait = 1,2 mm). Tissu adipeux royal : 1 flèche ; tube digestif : TD ; corps allates : 2 flèches ; vitellarium : V ; germarium : G.*
Longitudinal sections of the physogastric female (mounting) (bar = 1.2 mm). Royal adipose tissue: 1 arrow; digestive tract: TD; corpora allata: 2 arrows; vitellarium: V; germarium: G.

Figure 2. *La femelle physogastre (flèche) avec des ouvriers (astérisque) ; trait = 4 mm.*
The physogastric female (arrow) and workers (asterisk); bar = 4 mm.

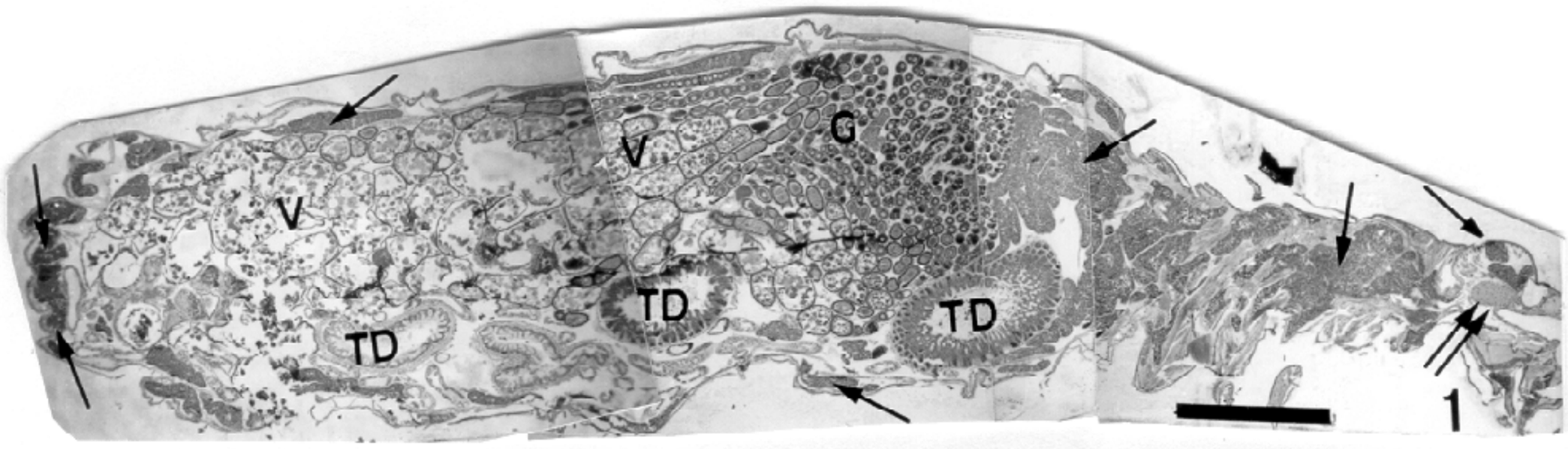
Figure 3. *Fragment de l'abdomen d'une jeune femelle (appariée depuis 1 mois) (coupe longitudinale ; trait = 0,5 mm). Ovaire : flèches ; tube digestif : TD ; tissu adipeux classique : étoiles ; face dorsale : fd.*
Part of the abdomen of a young female (one month pairing) (longitudinal section; bar = 0.5 mm). Ovary: arrows; digestive tract: TD; normal adipose tissue: stars); dorsal side: fd.

Figures 4, 5, 6, 7. *La cuticule articulaire : 4, mâle vierge ; 5, femelle vierge (trait = 7 µm); 6 et 7, femelle physogastre (trait = 15 µm). Cuticule inter-tergale : flèche ; replis inter-tergal : astérisque ; cuticule tergale : pointe de flèche ; épithélium cuticulaire : ↔ ; muscle longitudinal : 2 flèches.*
Articular cuticle: 4, virgin male; 5, virgin female (bar = 7 µm); 6, physogastric female (bar = 15 µm). Inter-tergal cuticle: arrow); inter-tergal folds: asterisk; tergal cuticle: arow tip; cuticular epithelia: ↔; longitudinal muscle: 2 arrows.

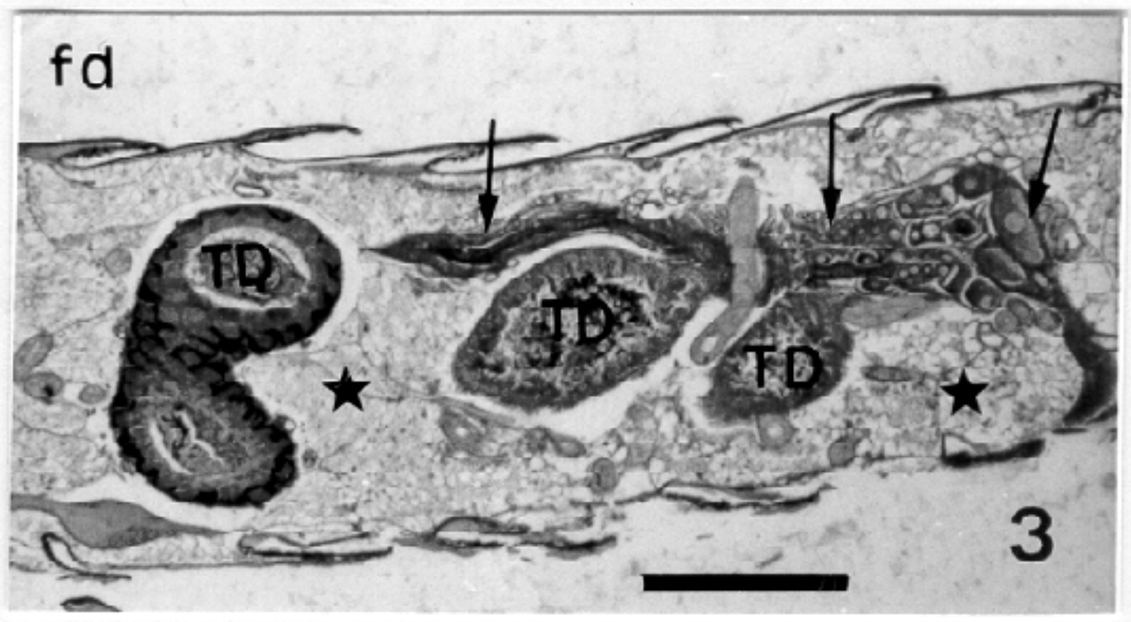
Figure 8. *Le tissu adipeux royal au-dessus d'un corps allate (trait = 45 µm). Cuticule dorsale : 2 flèches ; tissu royal : pointe de flèche ; corps allate : 1 flèche.*
Royal adipose tissue above corpus allatum (bar = 45 µm). Dorsal cuticle: 2 arrows; royal tissue: tip of arrow; corpus allatum: 1 arrow.

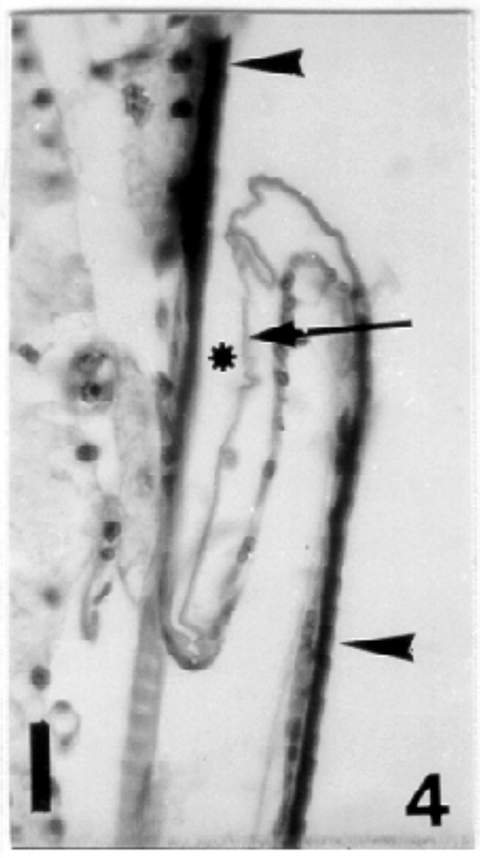
Figure 9. *Tissu royal (détail) (trait = 10 µm). Noyau des cellules : 2 flèches ; vésicules lipidiques : pointes de flèches.*
Royal adipose tissue (detail) (bar = 10 µm). Nucleus of the adipose royal cells: 2 arrows; lipidic vesicles: tip of arrow.

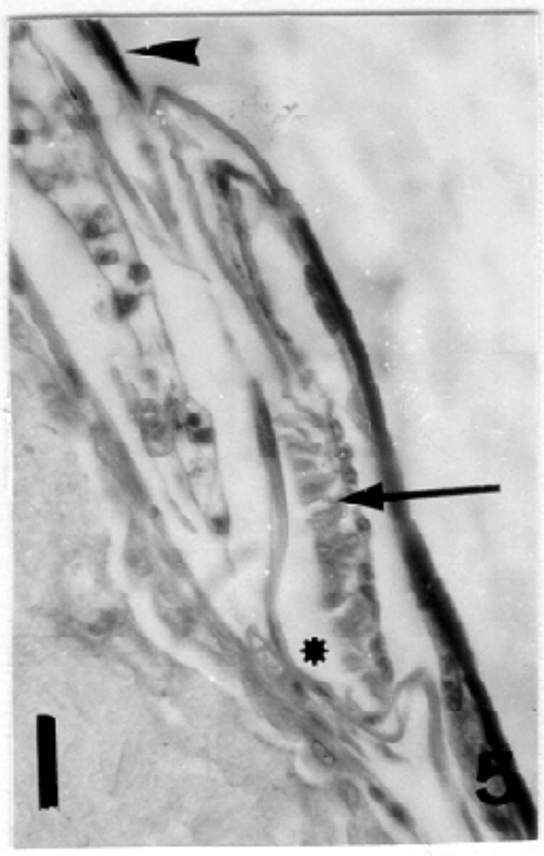
Figures 10, 11. *La spermathèque. Coupe longitudinale de la partie glandulaire : 10, jeune femelle d'élevage, 1 mois appariée ; 11, femelle physogastre. Spermatozoïdes : flèche ; épithélium glandulaire : étoile ; cellules des canaux des glandes : astérisques (trait = 50 µm).*
The spermatheca. Longitudinal section of the glandular part: 10, young breeding female, 1 month pairing; 11, the physogastric female. Spermatozoa: arrow; glandular cells: star; canaliculi cells: asterick (bar = 50 µm).

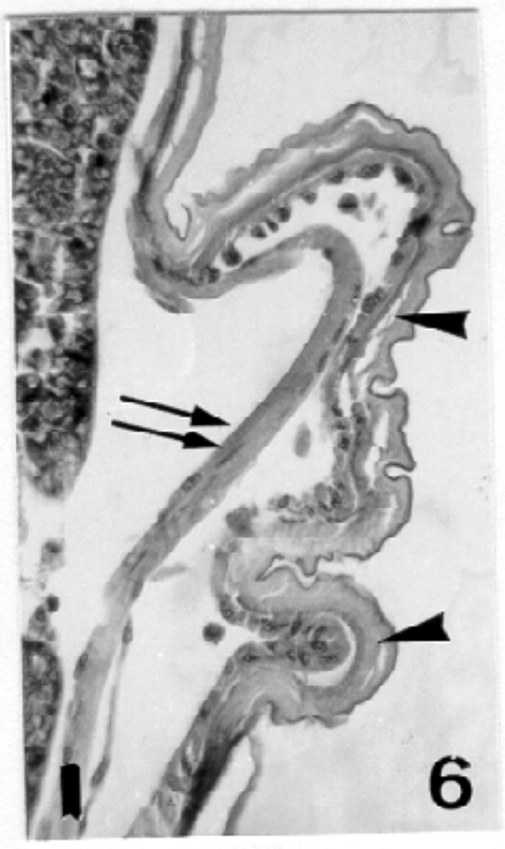

V
V
G
TD
TD
TD
1

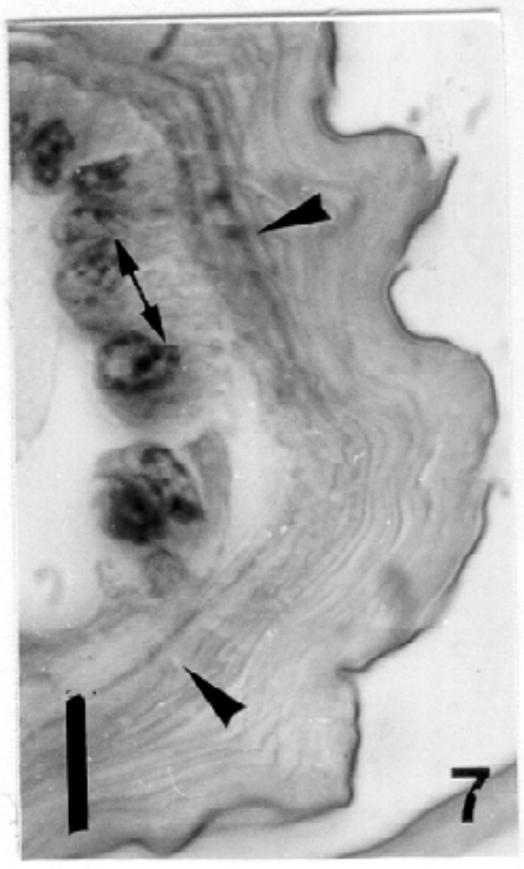
2
2

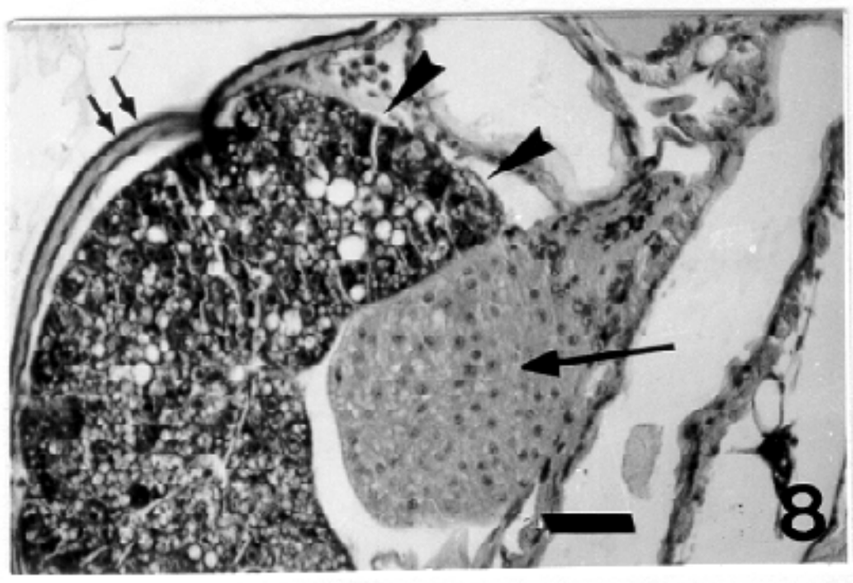

fd
TD
TD
TD
3

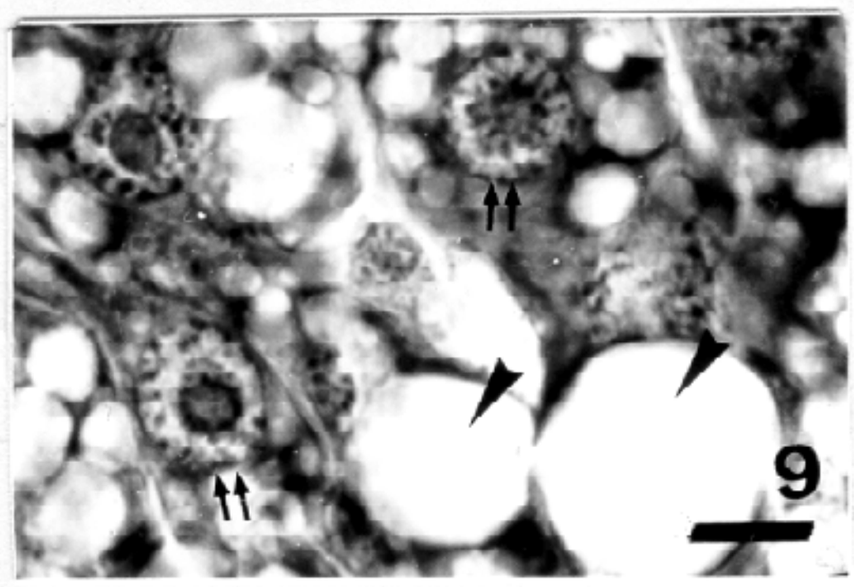

4

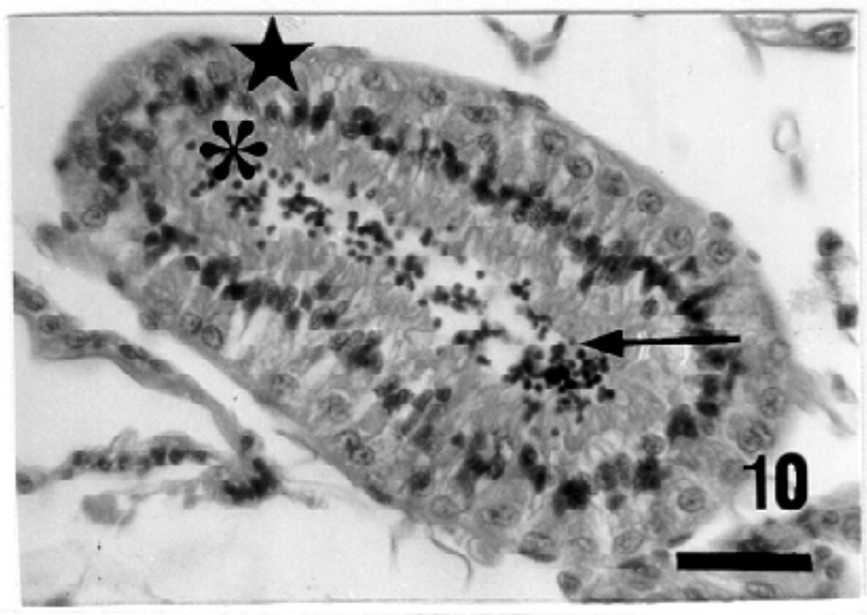

5

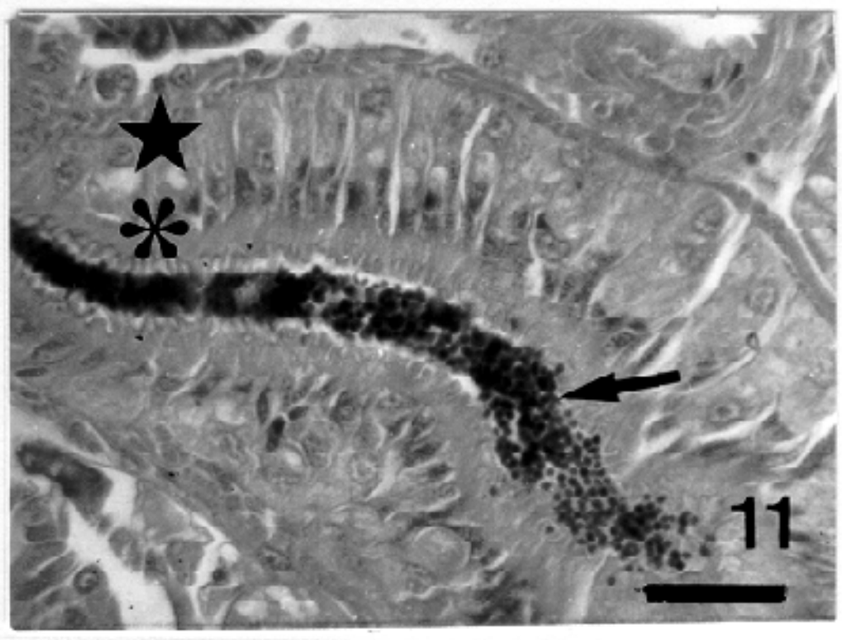

6


7


8


9


10


11

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 139-144 (2000)

L'ODEUR DU NID CHEZ *MYRMICA RUBRA* (FORMICIDAE)

Marie-Claire CAMMAERTS

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

Résumé. A l'intérieur d'un nid de *Myrmica rubra* règne une odeur propre à ce nid, résultant de l'émission par les ouvrières du contenu de leurs glandes postpharyngiennes, et sans doute aussi d'un dépôt (passif et/ou actif) de lipides cuticulaires. L'odeur du nid déclenche des réactions locomotrices et agonistiques différentes chez des indigènes et des étrangères et incite ces dernières à émettre de la sécrétion de leurs glandes métapleurales, tenant alors les indigènes à l'écart. L'odeur du nid apparaît en 30 à 60 min et s'estompe en 2 à 3 h. Un déménagement est régi par les marquages successifs du nid, de son entrée, puis de ses abords.

Mots-clés. *Odeur du nid, Myrmica rubra, glandes postpharyngiennes, glandes métapleurales, déménagement.*

Abstract. Nest odour in *Myrmica rubra* (Formicidae)

In a *Myrmica rubra* nest, there exists an odour peculiar to that nest, resulting from the emission by the workers of their postpharyngeal glands contents, and probably also from a deposit of cuticular lipids. The nest odour induces different locomotion and agonistic behaviours in nestmates and alien conspecifics and incites the latter to emit some of their metapleural glands contents, deterring then aggressive nestmates. The nest odour appears in 30 to 60 min and vanishes in 2 to 3 h. A nest moving is ordered by the successive markings of the nest, its entrance, then its vicinity.

Key words. *Nest odour, Myrmica rubra, postpharyngeal glands, metapleural glands, nest moving.*

INTRODUCTION

Myrmica rubra est une fourmi Myrmicine commune en Europe, amplement étudiée et dont le marquage des aires de récolte, des abords des nids et de leurs entrées ont été élucidés (Cammaerts et al., 1977; Cammaerts et Cammaerts, 1999). Rien n'était cependant connu de l'existence d'une quelconque odeur dans les nids. Nous avons tenté de combler cette lacune.

MATERIEL ET METHODES

Des fragments de sociétés naturelles furent maintenus dans un ou plusieurs (selon la taille de la société) nids en tubes de verre avec réserve d'eau, posés dans des bacs servant d'aires de récolte. Des stimuli olfactifs, posés sur ces aires ou dans un dispositif particulier, consistèrent en morceaux de papier vierges ou placés durant 2 jours dans des nids ou imprégnés d'un extrait acétonique de structures d'ouvrières (voyez le Tab. 2). La locomotion (vitesse linéaire et angulaire, orientation, distance minimum d'approche), l'agrégation, la tendance à circuler près des stimuli et les comportements agonistiques de fourmis, indigènes ou étrangères, furent étudiés. Enfin, un déménagement de nid fut minutieusement observé. Ces méthodes, ainsi que les données recueillies, seront détaillées dans un prochain article. Nous ne présentons ici que sommairement les résultats.

RESULTATS

Variables quantifiées	Papiers vierges	Papiers placés dans un nid et testés sur des ouvrières	
		indigènes	étrangères
Distance d'approche (mm)	8.36	2.43	3.14
Orientation (degrés angulaires)	75.0	59.5	61.0
Vitesse linéaire (mm/sec)	5.1	4.9	9.3
Vitesse angulaire (degr. ang./cm)	167	201	111
Fourmis s'approchant (nombre)	0.63	8.72	8.25
Fourmis cotoyant (nombre)	1.13	5.33	2.42
Rectangles ($0.125cm^2$) traversés :			
à moins de 0.5 cm (nombre)	4.63	11.78	6.49
de 0.5 à 1.25 cm (nombre)	4.29	4.05	5.85

Tableau 1. Réactions locomotrices à l'odeur du nid.
Des papiers soit vierges, soit placés durant 2 jours dans un nid furent testés sur des ouvrières de ce nid (indigènes) ou d'autres (étrangères). Médianes (lignes 1 à 4) ou moyennes (lignes. 5 à 8) des valeurs recueillies ($36 < n < 48$).
Table 1. Locomotion reaction in the presence of nest odour.
Papers either blank or left for 2 days in a nest were tested on ants of that nest (nestmates) or of other ones (aliens). Medians (lines 1 to 4) or means (lines. 5 to 8) of the values obtained ($36 < n < 48$).

Réactions locomotrices à l'odeur du nid.

Des papiers placés dans différents tubes appartenant à une même société sont tous perçus de la même manière par les ouvrières de cette société. Par contre, ces papiers induisent des réactions différentes chez des ouvrières indigènes et des ouvrières

étrangères conspécifiques (Tab. 1). Les deux types de fourmis s'approchent assez près des papiers et s'orientent relativement bien vers eux, mais les indigènes sont calmes, marchent lentement en sinuant beaucoup, tandis que les étrangères sont alarmées et marchent vite en sinuant peu. Un grand nombre de fourmis des deux types s'approchent des papiers, mais nettement plus d'indigènes que d'étrangères les côtoient. Enfin, contrairement aux étrangères, les indigènes circulent surtout au voisinage immédiat des papiers. Des papiers placés dans des nids s'imprègnent donc d'odeur, et celle-ci est propre à la société.

Temps d'apparition et de disparition de l'odeur du nid

Des papiers soit placés durant différents laps de temps dans des nids, soit placés durant 2 jours puis isolés pendant des durées variables, furent présentés à des fourmis de ce nid ou à des étrangères dont les vitesses linéaires et angulaires furent mesurées. L'odeur du nid, décelable dès 15 à 30 min de dépôt des papiers dans les nids, devient évidente après 60 min et est presque maximale après 2 h. L'odeur se détecte encore aisément après 15, 30, 60 min d'isolement des papiers, puis faiblement après 2 h d'isolement et devient enfin inexistante après 4 h d'isolement.

Comportement agonistique en présence de l'odeur du nid.

Deux ouvrières issues de deux nids différents et placées dans une enceinte sans odeur se comportent toutes deux de la même façon, s'attaquant ou s'écartant l'une de l'autre. En présence de l'odeur d'un nid, une fourmi de ce nid et une étrangère conspécifique se comportent différemment. L'indigène marche lentement, s'arrête près de l'odeur et lors d'une rencontre, tente d'attaquer l'étrangère. Elle s'arrête et même s'éloigne suite à un comportement particulier de l'étrangère. Elle suspend parfois son attaque quand l'étrangère écarte les mandibules. L'étrangère marche vite, lève la tête et les antennes, fuit l'odeur, se nettoie souvent et présente (souvent en s'arrêtant) un comportement particulier qui maintient à distance l'indigène. Lors d'une rencontre, elle n'attaque pas ; elle fuit ou écarte les mandibules, ce qui met parfois fin à l'attaque de l'indigène.

Origine glandulaire de l'odeur du nid et de ce que pourrait émettre, dans cette odeur, une étrangère (Tab. 2).

Parmi les trois premières structures étudiées, seule la tête sans les glandes mandibulaires présente une activité éthologique identique à celle de l'odeur du nid. Le gastre dépourvu d'appareil à venin n'a statistiquement pas d'effet mais sa faible activité n'est pas incompatible avec celle de l'odeur du nid. Parmi les quatre stuctures suivantes, seules les glandes postpharyngiennes déclenchent des réactions identiques à celles induites par l'odeur du nid. Le premier tergite du gastre présente une activité similaire mais faible. L'odeur du nid proviendrait donc essentiellement du contenu des glandes postpharyngiennes des ouvrières, et dans une moindre mesure, des lipides cuticulaires.

Devant un papier imprégné de l'odeur d'un nid et portant soit un métathorax d'étrangère, soit un papier imbibé du contenu des glandes métapleurales d'une étrangère, les ouvrières de ce nid s'approchent quelque peu, puis s'éloignent

rapidement, se déplaçant vite et sinuant peu. Elles présentent le même comportement que face à une étrangère exhibant son comportement particulier dissuasif.

Items présentés :	Variables quantifiées et ouvrières testées :							
	distance d'approche (mm)		orientation (deg. ang.)		vitesse linéaire (mm/s)		vitesse angulaire (deg. ang./cm)	
	indig.	étr.	indig.	étr.	indig.	étr.	indig.	étr.
Structures extraites :								
tête sans glandes mand.	3.25	3.67	58.0	59.0	3.8	13.0	211	87
thorax + pattes + pétiole	1.40	12.50	47.0	91.0	6.8	10.2	125	119
gastre sans app. à venin	8.00	7.25	69.0	75.0	8.3	7.6	95	125
glandes postpharyngiennes	3.50	4.30	57.0	58.0	2.9	12.4	212	67
glande labiale	4.83	5.50	83.0	85.0	6.6	8.0	126	112
glandes métapleurales	0.75	8.75	45.5	85.0	7.7	9.3	102	114
1ier tergite du gastre	6.00	4.67	69.3	68.0	5.9	7.9	153	95
Objets :								
papier avec l'odeur du nid + métathorax d'étrangère	4.00		80.0		11.2		134	
+ sécrétion de glandes métapleurales d'étrangère	6.67		92.0		14.4		63	

Tableau 2. Activité éthologique de structures d'ouvrières.
Des extraits acétoniques de structures d'ouvrières d'un nid furent présentés à des fourmis de ce nid (indigènes) ou à d'autres (étrangères) et 4 variables furent quantifiées (lignes 1 à 7). Médianes des valeurs recueillies ($16 < n < 24$). Des papiers placés durant 2 jours dans un nid puis munis soit d'un métathorax d'étrangère (ligne. 8), soit d'un papier (< 2.5 mm^2) imbibé de la sécrétion des glandes métapleurales d'une étrangère (ligne. 9) furent présentés à des indigènes et les 4 variables furent mesurées. Médianes des valeurs recueillies ($19 < n < 26$).
Table 2. Ethological activity of ants' structures
Acetone extracts of structures of ants of one nest were presented to ants of that nest (nestmates) or of other ones (aliens) and 4 variables were quantified (lines 1 to 7). Medians of the values obtained ($16 < n < 24$). Papers left for 2 days in a nest then provided with either an alien's metathorax (line 8), either a paper (< 2.5 mm^2) imbibed with an alien's metapleural glands secretion (line 9) were presented to nestmates and the 4 variables were measured. Medians of the values obtained ($19 < n < 26$).

En présence de l'odeur de son nid et face à une étrangère aux glandes métapleurales obturées, une indigène ne s'éloigne plus de l'étrangère. Elle l'attaque, ne cessant parfois que si cette étrangère écarte les mandibules ou lui frappe la tête des antennes. Cette étrangère ne présente plus son comportement dissuasif de manière efficace. Elle n'attaque cependant pas, écarte souvent les mandibules et tente de frapper la tête de l'indigène avec les antennes (comportements qui mettent parfois fin à l'attaque de l'indigène). Une ouvrière surprise dans (l'odeur d') un nid autre que le sien émet donc du contenu de ses glandes métapleurales, tenant alors à l'écart les ouvrières de ce nid.

Déroulement d'un déménagement.

Un dispositif particulier obligea les individus nichant dans un tube à déménager dans un nouveau tube offert sur la même aire de récolte. Les premières ouvrières parvenant au nouveau tube se déplaçaient lentement, écartaient légèrement les mandibules, s'arrêtaient, touchaient parfois le sol de leurs pièces buccales, puis sortaient du tube. Sans doute émettaient-elles alors du contenu de leurs glandes postpharyngiennes. Ensuite, des fourmis se rencontrant dans le nouveau tube se touchaient des antennes et des pièces buccales, puis circulaient en s'arrêtant plusieurs fois avant de ressortir du tube. Sans doute déposaient-elles alors des lipides cuticulaires à l'aide des pattes. Des papiers placés dans le nouveau tube et testés sur des indigènes fourrageuses au cours du temps montrèrent que l'odeur du nid s'installe en 45 min. A ce moment, des fourmis quittant le nouveau tube déposèrent une piste jusqu'à l'ancien tube où elles excitèrent des congénères. Des ouvrières et des reines sortirent de l'ancien nid. Des ouvrières mais aucune reine n'entrèrent dans le nouveau tube. Alors, des ouvrières ayant visité le nouveau nid circulèrent quelques instants dans son entrée avant d'en sortir. Sans doute en marquaient-elles alors l'entrée (et ce, en déposant à l'aide des pattes du contenu de leur glande labiale). Dès après, des reines entrèrent dans le nouveau nid. Des ouvrières circulèrent alors devant l'entrée du nouveau nid. Ce faisant, elles en marquaient sans doute les abords immédiats (et ce, en déposant à l'aide des pattes du contenu des glandes métapleurales). Juste après, des larves furent transportées de l'ancien jusqu'au nouveau nid, d'abord lentement, puis rapidement, ensuite extrêmement vite. Puis, brusquement, après le transport des dernières larves et jeunes, les fourmis s'arrêtèrent dans le nouveau nid et rassemblèrent leur couvain en tas. Des papiers placés depuis deux jours dans l'ancien nid et testés au terme du déménagement sur des indigènes fourrageuses, montrèrent que l'odeur du nid y régnait encore. Trente minutes plus tard, elle fut plus faible, et disparut donc progressivement après le déménagement.

En résumé, les fourmis imprègnent un nouveau nid d'odeur, dès sa découverte. Les étapes du déménagement sont régies par les marquages successifs du nid, de son entrée, puis de ses abords. L'ancien nid reste marqué pendant tout le déménagement.

DISCUSSION

Nous avons montré qu'il existe, dans les nids de *M. rubra,* une odeur propre à chacun d'eux. Nous avons précisé l'influence de cette odeur sur le comportement des fourmis, ses temps d'apparition et de disparition, son origine glandulaire et la manière dont elle s'établit. L'élément étudié fut bien l'odeur du nid et non celle de la société ou de ses membres, bien que ces trois types d'odeur soient intimement liés. La littérature foisonne d'articles concernant l'odeur de la société, de ses membres, de leur reconnaissance et de leur apprentissage. Citons, par exemple, Hölldobler et Michener (1980), Morel et al. (1988), Dahbi et al. (1998) et ceux repris dans Hölldobler et Wilson (1990). Peu de travaux traitent de l'odeur du nid proprement dite. Citons cependant ceux d'Hantgartner (1969), d'Hubbard (1974), de Jessen et Maschwitz (1986) et ceux cités par Hölldobler et Wilson (1990). Dans tous ces travaux, l'origine de l'odeur du nid reste vague car aucune correspondance n'est établie entre cette odeur et une source précise. Notre étude a le mérite d'apporter ces informations, étoffées de divers renseignements. Une analyse chimique de l'odeur du nid et du contenu des glandes métapleurales devrait à présent être tentée.

REFERENCES

Cammaerts, M-C. et R. Cammaerts, 1999. Marking of nest entrances and vicinity in the ant *Myrmica* rubra. *Biologia* (Bratislava) 54 : 553-566.

Cammaerts, M-C., Morgan, E.D. et R.C. Tyler, 1977. Territorial marking in the ant *Myrmica rubra L. (Formicidae). Biol. Behav.* 2: 263-272.

Dahbi, A., Jaisson, P., Lenoir, A. et A. Heftetz, 1998. Comment les fourmis partagent leur odeur. *La recherche,* 314:32-34.

Hantgartner, W., 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis (Formicidae). Z. Vgl. Physiol.* 62:111-120.

Hölldobler, B. et C.D. Michener, 1980. Mechanism of identification and discrimination in Social Hymenoptera, Evolution of Social Behavior : hypothesis and empirical tests, *Weinheim and Deerfield Beach,* Fla, Dahlem Konferenzen, Verlag Chemie, 35-58.

Hölldobler, B. et E.O. Wilson, 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 732pp.

Hubbard, M.D., 1974. Influence of nest material and colony odour on digging in the ant *Solenopsis invicta (Hymenoptera : Formicidae). J. Georgia Entomol. Soc.* 9 (2):127-132.

Jessen, K. et U. Maschwitz, 1986. Orientation and recruitment behaviour in the ponerine ant *Pachycondyla tesserinoda* (Emery)) : laying of individual–specific trails during tandem running. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19:151-155.

Morel, L., Vander Meer, R. et B.K. Lanvine, 1988. Ontogeny of nesmates recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*). Behavioural and chemical evidence for the role of age and social experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:175-183.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 145-149 (2000)

CARACTÉRISATION MOLÉCULAIRE DU GÈNE *ABDOMINAL A* CHEZ UNE MYRMICINAE : *MYRMICA RUBRA*

NICULITA H. & PETROCHILO E.

Laboratoire d'Évolution et du Développement, Centre de Génétique Moléculaire, bât. 14 A, CNRS, 1 avenue de la Terrasse, F-91198 Gif sur Yvette.

Résumé: La famille des Formicidae présente une étonnante spécialisation des segments abdominaux antérieurs ainsi qu'une variabilité de la morphologie du 3ème et 4ème segment abdominal, souvent spécifique de la sous-famille. Cette importante variabilité morphologique est rarement rencontrée au sein des autres familles d'Hymenoptères et même parmi les autres ordres d'insectes. Des changements morphologiques comparables sont induits par mutation chez un Coléoptère *Tribolium castaneum*, ainsi que chez le Diptère *Drosophila melanogaster*. Ces mutations touchent le gène qui détermine l'identité des segments abdominaux antérieurs chez les insectes : *abdominal A*. La caractérisation de ce locus chez les fourmis présentant les différents types morphologiques permettra de mieux comprendre son rôle dans la morphogenèse de l'abdomen, chez les insectes. Nous présentons ici l'organisation du gène *abdominal A* chez *Myrmica rubra*, ainsi que la séquence de la protéine putative.

Mots-clés: *Myrmica rubra, abdominal A, gène sélecteur homéotique, évolution morphologique*

Abstract: Molecular characterisation of an *abdominal A* ortholog in *Myrmica rubra*.

The *Drosophila melanogaster* homeotic gene *abdominal A* is important for developmental decisions in the anterior abdomen. Insects varie considerably with respect to abdominal morphology, and change in the function of homeotic selector gene(s) and / or downstream genes under their control presumably have been important for the evolution of these differences. The abdominal phenotype of Myrmicine ants is suggestive of a natural homeotic transformation much like some phenotypes observed through mutations in the *abdominal A* gene of *Drosophila melanogaster* or in the *abdominal A* ortholog of *Tribolium castaneum*. Here we present the organisation of the *abdominal A* ortholog of *Myrmica rubra* and the sequence of its predicted protein. The predicted protein shares N-terminal sequences with that of *Tribolium castaneum* and with a putative form of the *Drosophila melanogaster* protein.

Key words: *Myrmica rubra, abdominal A, homeotic selector gene, morphological evolution*

INTRODUCTION

Pendant des siècles, la description et la comparaison des différences morphologiques ont permis de reconstituer l'histoire du vivant. Aujourd'hui, ce sont les mécanismes d'apparition de ces différences qui nous préoccupent et plus précisément les événements génétiques qui leur ont donné naissance.

La famille des Formicidae nous offre l'opportunité d'une telle étude. En effet, une étonnante diversification des segments abdominaux antérieurs est observée au sein de cette famille par rapport aux autres ordres d'insectes. En général peu différenciés, les

segments abdominaux des insectes se définissent par une répétition grossière du 1er segment abdominal. Les Hymenoptères aculéate font exception par la fusion du 1er segment abdominal avec le thorax et l'apparition d'un étranglement à son extrémité postérieure. Mais, la famille des Formicidae présente en plus de cette caractéristique d'Hyménoptère aculéate, des spécialisations des segments abdominaux 2, 3 et 4, spécifiques à la sous-famille.

Chez toutes les Formicidés, le 2ème segment abdominal (A2) est spécialisé en pétiole, de plus, certaines fourmis (les sous-familles des Myrmicinae et Pseudomyrmecinae, les ouvrières de Leptanillinae (Hölldobler et Wilson, 1990a) les ouvrières de certaines espèces de Dorylinae et de certaines espèces d'Ecitoninae (Hölldobler et Wilson, 1990b)) présentent une répétition de cette structure anatomique au niveau du 3ème segment abdominal (A3) : le postpétiole (Baroni Urbani, 1988). Ainsi, pour certaines fourmis, le A3 est orienté vers une identité de type pétiolaire (A2) et pour d'autres (comme les Formicinae, Dolichoderinae) vers une identité gastrique (Fig. 1).

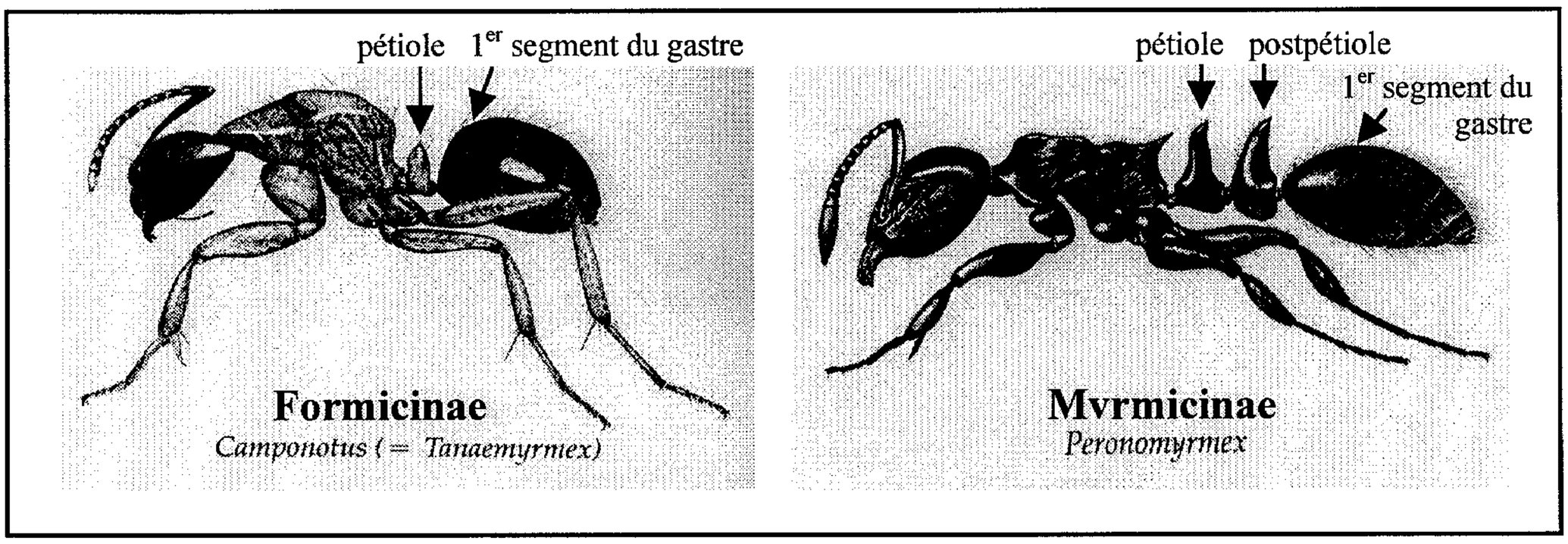


Figure 1. *Exemples de morphologies différentes du 3ème segment abdominal (A3) entre les sous-familles : chez les Formicinae, A3 = 1er segment du gastre, alors que chez les Myrmicinae, A3 = postpétiole.*
Examples of different morphologies of the 3rd abdominal segment (A3) between subfamilies: in Formicinae, A3 = 1st gastral segment or in Myrmicinae, A3 = postpetiole.

Comment peut-on orienter l'identité d'un segment vers un type morphologique ou autre ? Quelle est la base moléculaire d'un tel changement d'identité ?

Chez le Diptère *Drosophila melanogaster*, l'acquisition de l'identité segmentaire a lieu tôt au cours du développement embryonnaire sous l'action des gènes homéotiques. Des mutations induites au niveau de ces gènes se traduisent par un changement d'identité des segments (Lewis, 1978). En ce qui concerne les segments abdominaux 2, 3 et 4 un seul gène homéotique : *abdominal A* est l'acteur majeur de l'orientation de l'identité de ces segments (Busturia et coll., 1989).

La conservation moléculaire du gène *abdominal A*, plus précisément d'un de ses domaines : l'homéoboîte, a été mise en évidence au sein de la classe des insectes. De plus, des analyses génétiques effectuées chez le Coléoptère *Tribolium castaneum* apportent la preuve d'une conservation de la fonction d'*abdominal A* en tant qu'aiguilleur de l'identité des segments abdominaux antérieurs. Un joli exemple est illustré par le phénotype d'un mutant du gène *abdominal A* de *Tribolium castaneum* chez lequel le 3ème segment abdominal perd son identité propre de A3 et prend une

identité de 2ème segment abdominal, A2 (Stuart et coll., 1993). Le phénotype de ce mutant, induit au laboratoire, rappelle le phénotype sauvage des Myrmicinae : A3 qui a une identité de 1er segment gastrique chez les Formicinae, perd cette identité et prend une identité de type pétiolaire A2.

Ces comparaisons morphologiques proposent une corrélation entre l'évolution du locus *abdominal A* et la variabilité morphologique du 3ème segment abdominal entre sous-familles de fourmis.

Pour tester cette hypothèse, une caractérisation comparée du locus *abdominal A* d'un point de vue moléculaire et fonctionnel a été entreprise entre une Myrmicinae et une Formicinae. Nous décrivons ici, la caractérisation moléculaire du locus *abdominal A* chez une Myrmicinae : *Myrmica rubra*. La caractérisation moléculaire de ce locus a mis en évidence une organisation simple du gène par rapport à celle de *Drosophila melanogaster*, organisation comparable à celle de *Tribolium castaneum*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'ADN génomique de *Myrmica rubra* est isolé à partir d'ouvrières grâce au QIAamp tissue kit (QIAGENE). A partir de cet ADN génomique, l'homéoboîte d'*abdominal A* est isolée par PCR avec le couple d'oligonucléotides *Apis mellifera* ayant servi à l'isolement de la région correspondante chez l'abeille (Walldorf et coll., 1989). La séquence ainsi obtenue est utilisée comme sonde lors du criblage d'une banque génomique de *Myrmica ruginodis* (Bigot et coll., 1994). Le clone isolé par cette technique nous fournit la séquence en aval de l'homéoboîte et permet la synthèse d'oligonucléotides *abominal A Myrmica* spécifiques.

Les ARN totaux de *Myrmica rubra* sont extraits d'embryons ainsi que de larves de 1er stade (protocole SV Total RNA Isolation System, PROMEGA). Un passage sur billes polyT (DYNAL) permet d'isoler les ARN polyadénylés. Ces ARN polyA sont soumis à une transcription reverse grâce à un oligonucléotide polyT, puis une cassette est liguée à chacune de leurs extrémités (la séquence de l'oligonucléotide polyT ainsi que celle de la cassette sont décrites dans le protocole Marathon de CLONTECH). L'utilisation d'un oligonucléotide *Mr abd-A* spécifique et d'un oligonucléotide spécifique de la cassette permet d'isoler les régions 5' et 3' de la phase codante. Les régions ainsi isolées sont séquencées par séquençage automatique ABI 310.

Une fois toute la phase codante connue, l'utilisation de plusieurs paires d'oligonucléotides à son niveau permet de sonder le gène pour la présence d'introns par PCR comparative sur ADNc et ADN génomique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Nous avons caractérisé le locus *abdominal A* de *Myrmica rubra* (*Mr abd-A*) comme décrit plus haut. D'une taille de 9 kb, il contient une seule unité de transcription composée de 3 exons et 2 introns. La phase ouverte de lecture code pour une protéine de 407 acides aminés. La présence de ce transcrit a été détecté par PCR dès les stades précoces du développement embryonnaire jusqu'au stade adulte.

Des séquences putatives de la protéine *abdominal A* dans son ensemble ont été proposées pour deux espèces d'insectes seulement : *Drosophila melanogaster* (Karch et coll., 1990 ; Martin et coll., 1995) et *Tribolium castaneum* (Shippy et coll., 1988). La protéine putative *abdominal A* que nous proposons pour *Myrmica rubra* présente une composition en acides aminés comparable à l'homologue *Tribolium castaneum* (*Abdominal*) ou *Drosophila melanogaster* (*abd-A*) ce qui lui confère des propriétés fonctionnelles comparables.

Lors d'une comparaison des séquences en acides aminés des protéines *abdominal A* entre les trois espèces, une conservation de séquence est mise en évidence qui s'étend de part et d'autre de l'homéodomaine (Fig. 2). Un grand degré d'identité (80%) est observé entre les protéines *abdominal A* de *Myrmica rubra* (*Mr abd-A*) et *Tribolium castaneum* (*Abdominal*) sur toute leur longueur ce qui souligne l'importance fonctionnelle de la protéine dans son ensemble. Par contre, une divergence plus importante est notée entre *Myrmica rubra* et *Drosophila melanogaster*, en particulier au niveau du domaine N terminal (60% d'identité entre les deux protéines prises dans leur ensemble). Cette divergence entre la séquence de *Mr abd-A* et *abd-A* fait ressortir la présence de petits motifs conservés de 5 à 6 acides aminés qui témoignent vraisemblablement des régions soumises à une pression fonctionnelle.

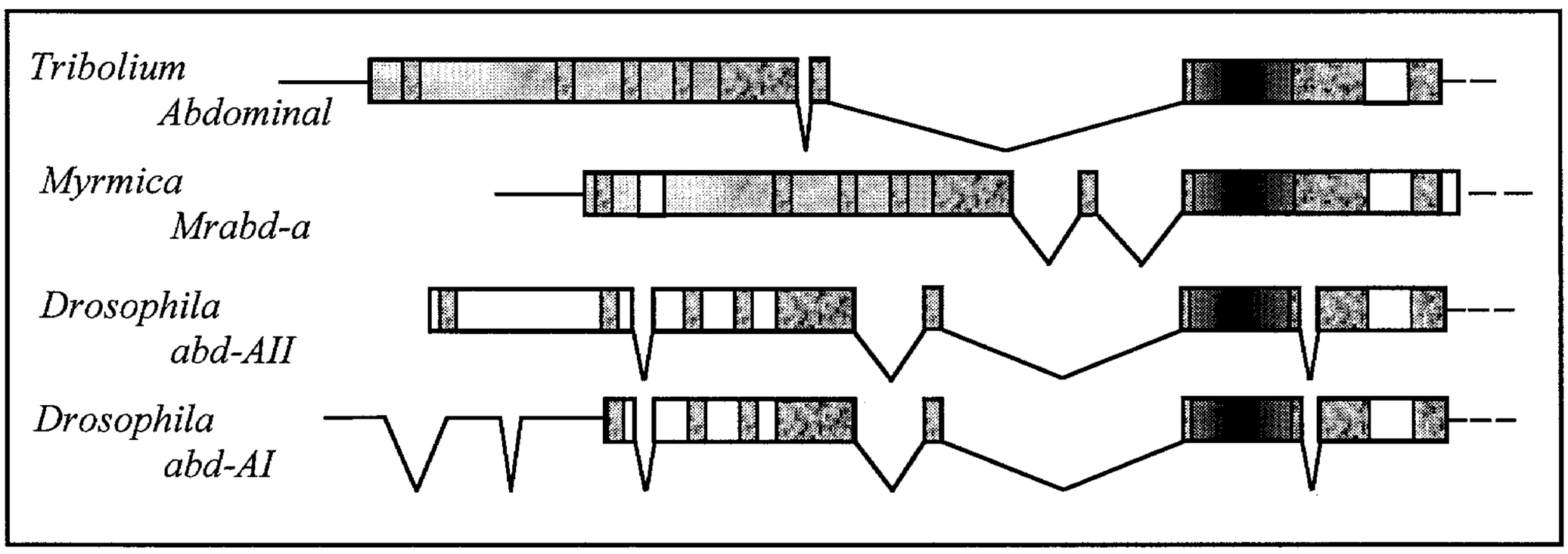


Figure 2. *Organisation du locus abdominal A chez* Tribolium, Myrmica *et* Drosophila. *Les rectangles correspondent aux exons et les lignes aux introns.*

Motifs conservés entre les 3 espèces *Motifs conservés entre* Tribolium *et* Myrmica

Motif conservé entre toutes les insectes : l'homéoboîte

Organisation of abdominal A locus in Tribolium, Myrmica *and* Drosophila. *The exons are shown as open rectangles and the introns as thin black lines*

Motifs conserved between the 3 species *Motifs conserved between* Tribolium *and* Myrmica

Motif conserved between all insects: the homeobox

Une distance évolutive comparable sépare les Hyménoptères des Coléoptères et des Diptères, pourtant la conservation au niveau protéique n'est pas aussi étendue entre *Myrmica rubra* et *Drosophila melanogaster* qu'entre *Myrmica rubra* et *Tribolium castaneum*. S'agit-il de vitesses d'évolution différentes ou de pressions sélectives différentes ? Des études ultérieures menées en particulier chez *Drosophila melanogaster* nous le diront.

La conservation de séquence entre *Myrmica rubra* et *Tribolium castaneum* propose des fonctions comparables pour ces protéines dans les deux organismes. Si l'évolution moléculaire du locus *abdominal A* est impliquée dans l'apparition du post-pétiole chez les Myrmicinae, ce ne serait donc pas des modifications dans la phase codante de la protéine, mais des changements dans sa distribution qui en seraient la cause. Une caractérisation fonctionnelle de la régulation du gène *abdominal A* chez les Myrmicines et chez les Formicines est donc primordiale pour notre étude.

Cette caractérisation peut être poursuivie par une description de l'expression du gène *abdominal A* au cours du développement embryonnaire dans les deux familles de fourmis.

RÉFÉRENCES

Baroni Urbani, C., 1988. Phylogeny and behavioral evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol. 1*: 137-168.

Bigot, Y., M.H. Hamelin, P. Capy and G. Periquet, 1994. Mariner-like elements in hymenopteran species: insertion site and distribution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 91*: 3408-3412.

Busturia, A., J. Casanova, E. Sanchez-Herrero, R. Gonzalez and G. Morata, 1989. Genetic structure of the *abd-A* gene of *Drosophila. Development 107*: 575-583.

Karch, F, W. Bender and B. Weiffenbach, 1990. *abdA* expression in *Drosophila* embryos. *Genes Dev. 4*: 1573-1587.

Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990a. The Ants. *Springer-Verlag* fig.16.16 pp.590.

Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990b. The Ants. *Springer-Verlag* fig.16.5 pp.578.

Lewis, E.B., 1978. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila. Nature 275:* 565-570.

Martin, C.H., C.A. Mayeda, C.A. Davis, C.L. Ericsson, J.D. Knafels, D.R. Mathog, S.E. Celniker, E.B. Lewis and M.J. Palazzolo, 1995. Complete sequence of the bithorax complex of *Drosophila. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 92*: 8398-8402.

Shippy, T.D., S.J. Brown and R.E. Denell, 1988. Molecular characterisation of the *Tribolium abdominal A* ortholog and implications for the products of the *Drosophila* gene. *Dev. Genes Evol. 207*: 446-452.

Stuart, J.J., S.J. Brown, R.W. Beeman and R.E. Denell, 1993. The *Tribolium* homeotic gene *Abdominal* is homologous to *abdominal A* of the *Drosophila* bithorax complex. *Development 117*: 233-243.

Walldorf, U., F. Richard and W.J. Gehring, 1989. Comparison of homeobox-containing genes of the honeybee and *Drosophila. Proc. Natl. Acad .Sci. USA. 86:* 9971-9975.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 151-155 (2000)

SPÉCIFICITÉ DE LA RELATION ENTRE LE PAPILLON MYRMÉCOPHILE *MACULINEA ALCON* (LEPIDOPTERA: LYCAENIDAE) ET LES FOURMIS DU GENRE *MYRMICA* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EN SARTHE (FRANCE): RESULTATS PRELIMINAIRES

Alain ROJO DE LA PAZ

Service de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université du Maine, Avenue Olivier Messiaen, F - 72085 Le Mans Cedex 9 (France).

Résumé: Nos études sur le terrain révèlent qu'en Sarthe (France), trois espèces de *Myrmica* sont présentes dans les biotopes de *Maculinea alcon*: *Myrmica scabrinodis*, fortement prédominante (près de 91 % des nids), *Myrmica ruginodis* (environ 8 %) et *Myrmica rubra* (= *M. laevinodis*) (moins de 2 %); seuls les nids de *Myrmica scabrinodis* contenaient des chenilles du lycène. L'étude du taux de survie au bout de trois mois des chenilles de *M. alcon* dans des nids artificiels des trois espèces de *Myrmica* montre que ce taux est le plus élevé chez *M. scabrinodis* (légèrement supérieur à 84 %) alors qu'il est environ quatre fois moindre dans les nids de *M. rubra* (22 %), et nul dans ceux de *M. ruginodis*. Ces résultats indiquent que *Myrmica scabrinodis* semble être l'hôte unique de *Maculinea alcon* en Sarthe et témoignent d'une réelle et forte spécificité dans la relation établie entre ces deux espèces; ils suggèrent que cette spécificité pourrait dépendre de l'abondance relative des différentes espèces de *Myrmica* présentes au niveau local dans les biotopes du papillon, ce dernier s'adaptant alors spécifiquement à celle qui domine, optimisant ainsi ses chances de survie.

Mots-clés: *Myrmécophilie, Maculinea alcon, Myrmica.*

Abstract. Relationship specificity between the myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) and *Myrmica* ants (Hymenoptera: Formicidae) in Sarthe (France): preliminary results.

Field investigations reveal that in Sarthe (France), three *Myrmica* species are living within the *Maculinea alcon* habitats: *Myrmica scabrinodis*, strongly predominant (about 91 % of the nests), *Myrmica ruginodis* (near 8 %) and *Myrmica rubra* (= *M. laevinodis*) (less than 2 %); the only nests containing *Maculinea* caterpillars were those of *Myrmica scabrinodis*. Laboratory experiments performed with the three ant species show that *M. alcon* caterpillars survival after three months is the highest in *M. scabrinodis* nests (slightly more than 84 %) whereas it is nearly four times lower in *M. rubra* nests (22 %) and that there is no survival in those of *M. ruginodis*. These results indicate that *Myrmica scabrinodis* seems to be the only *Maculinea alcon* host in Sarthe and reflect the existence of a real and strong specificity in the relationship established between the two species; they suggest that this specificity could depend on the relative abundance of the different *Myrmica* species present locally within the butterfly habitats, the latter then adapting specifically to the dominant *Myrmica* ant, thus optimizing its chances of survival.

Key-words. *Myrmecophily, Maculinea alcon, Myrmica.*

INTRODUCTION

Les papillons du genre *Maculinea* dépendent pour l'accomplissement de leur cyle vital de l'adoption de leurs chenilles par des fourmis du genre *Myrmica* dans les nids desquelles elles demeurent près d'un an. Chaque espèce de *Maculinea* semble être inféodée à un hôte unique qui lui est propre (Thomas et coll, 1989). Cependant, dans le

cas de *Maculinea alcon*, cette spécificité vis à vis d'un hôte particulier paraît liée, en ce qui concerne la nature de cet hôte, à la zone géographique où vit le lépidoptère (Elmes et coll, 1994). L'identification de l'hôte repose dans tous les cas sur des travaux de terrain. La spécificité ainsi mise en évidence pourrait donc n'être qu'apparente, la probabilité de trouver des nids hébergeant des chenilles pour une espèce de *Myrmica* donnée étant liée à son abondance relative dans les biotopes du papillon par rapport aux autres fourmis appartenant au même genre.

La nature de l'hôte de *Maculinea alcon* en France n'ayant jamais été précisée, nous avons entrepris de l'identifier en Sarthe, où se trouvent d'importantes colonies du papillon, tout en étudiant l'abondance relative des différentes espèces de *Myrmica* présentes dans les biotopes de ce lycène afin de confronter les résultats obtenus. Pour tester la réalité de la spécificité éventuellement mise en évidence sur le terrain, nous avons parallèlement entrepris l'étude du taux de survie des chenilles du lépidoptère dans des nids artificiels des différentes espèces de *Myrmica* recensées dans les biotopes du papillon.

MATERIEL ET METHODES

Recensement des *Myrmica* et identification de la fourmi-hôte de *Maculinea alcon*

Les études ont été conduites dans trois parcelles (au sens cadastral du terme), chacune hébergeant le papillon, situées à une dizaine de kilomètres au sud-est de La Flèche (France). Ces parcelles font partie d'un ensemble de formations végétales de type « prairie » longeant de façon quasi continue deux ruisseaux, dont l'un (la Vésotière), est l'affluent de l'autre (les Cartes). Les distances entre ces parcelles sont respectivement de 1,7 et 1,6 km, les deux les plus éloignées l'une de l'autre étant distantes de 2,8 km. Chacune des parcelles a été découpée virtuellement en bandes de 1,50 m de large. Dans certaines de ces bandes, choisies arbitrairement, un recensement complet des nids de *Myrmica* a été effectué. Chacun des nids recensés a été excavé et son contenu examiné sur place afin de rechercher la présence éventuelle de chenilles de *M. alcon*. Au moins cinq fourmis ont été prélevées dans chacun des nids et ramenées au laboratoire pour une identification ultérieure. Les surfaces ainsi examinées dans les trois parcelles représentent au total près de 900 m_. Ce travail de terrain a été conduit à une époque où les chenilles sont présumées être présentes dans les nids et d'une taille suffisante pour pouvoir être repérées à coup sûr, à savoir aux mois de mai et juin.

Etude du taux de survie des chenilles de *M. alcon* en élevage artificiel

Les expériences de survie effectuées consistent à introduire des chenilles de *M. alcon*, vierges de tout contact préalable avec des fourmis, dans des nids artificiels en plâtre contenant chacun une des trois espèces de *Myrmica* présentes dans les biotopes du papillon et d'évaluer le nombre de chenilles restantes au bout de trois mois, délai permettant d'attribuer avec certitude la survie des chenilles à leur prise en charge par la fourmilière.

Les fourmis ainsi que les chenilles utilisées proviennent toutes de la zone étudiée. Les chenilles sont recueillies en début de quatrième stade, après qu'elles aient quitté les inflorescences de gentiane où se sont déroulés les trois premiers stades et se soient laissées choir au sol.

Chaque nid reçoit 20 chenilles, déposées dans l'aire de fourragement des fourmis. Les expériences présentées dans le présent travail ont été conduites en utilisant 7 nids de *Myrmica scabrinodis*, 10 nids de *M. ruginodis* et 5 nids de *M. rubra* (= *M. laevinodis*).

Traitement statistique des résultats

Les tests comparaisons des moyennes ont été réalisées par analyse de la variance (ANOVA) suivies du test de Fisher à l'aide du logiciel Statview (Abacus Concepts, Berkeley, CA, USA).

RESULTATS

Au total, 117 nids de *Myrmica* ont été recensés qui se répartissent entre trois espèces: *M. scabrinodis*, fortement prédominante (près de 91 % des nids), *M. ruginodis* (environ 8 %) et *M. rubra* (moins de 2 %). (Fig. 1).

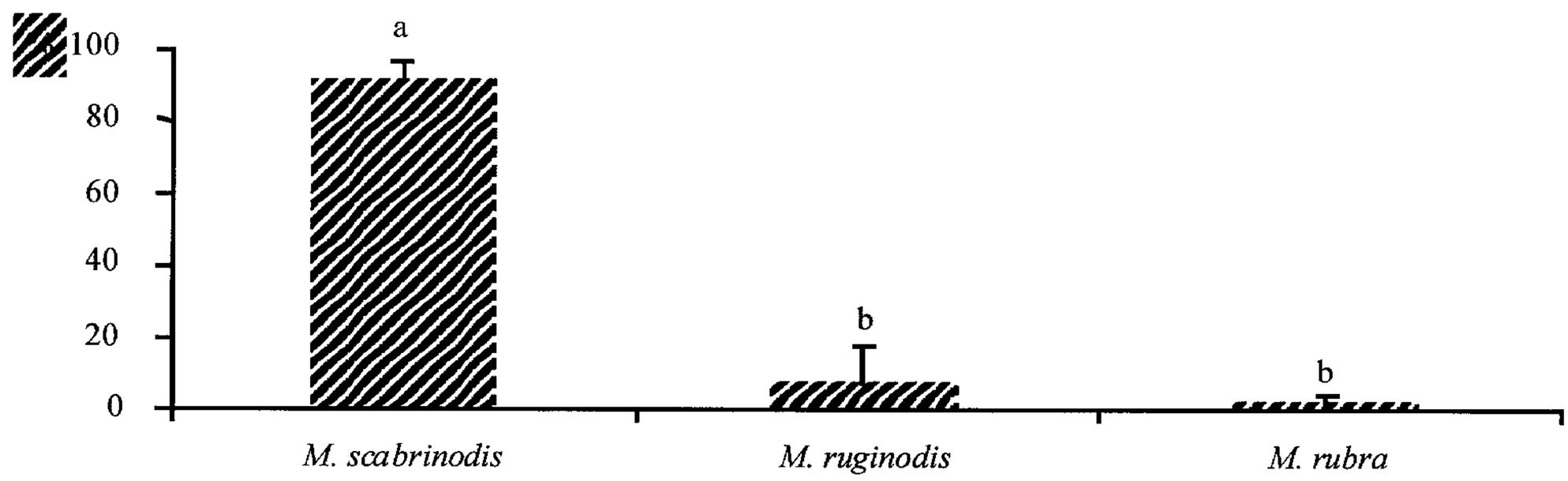


Figure 1. *Proportions moyennes (+ SEM) du nombre de nids de chacune des trois espèces de* Myrmica *recensées dans les biotopes de* M. alcon. *Des lettres différentes surmontant les colonnes indiquent des valeurs différant significativement entre elles (p < 0,05).*
Proportions (mean + SEM) of the nest number from each of the three Myrmica *ants encountered within* M. alcon *habitats. Different letters surmounting the columns indicate values differing significatively from each other (p<0.05)*

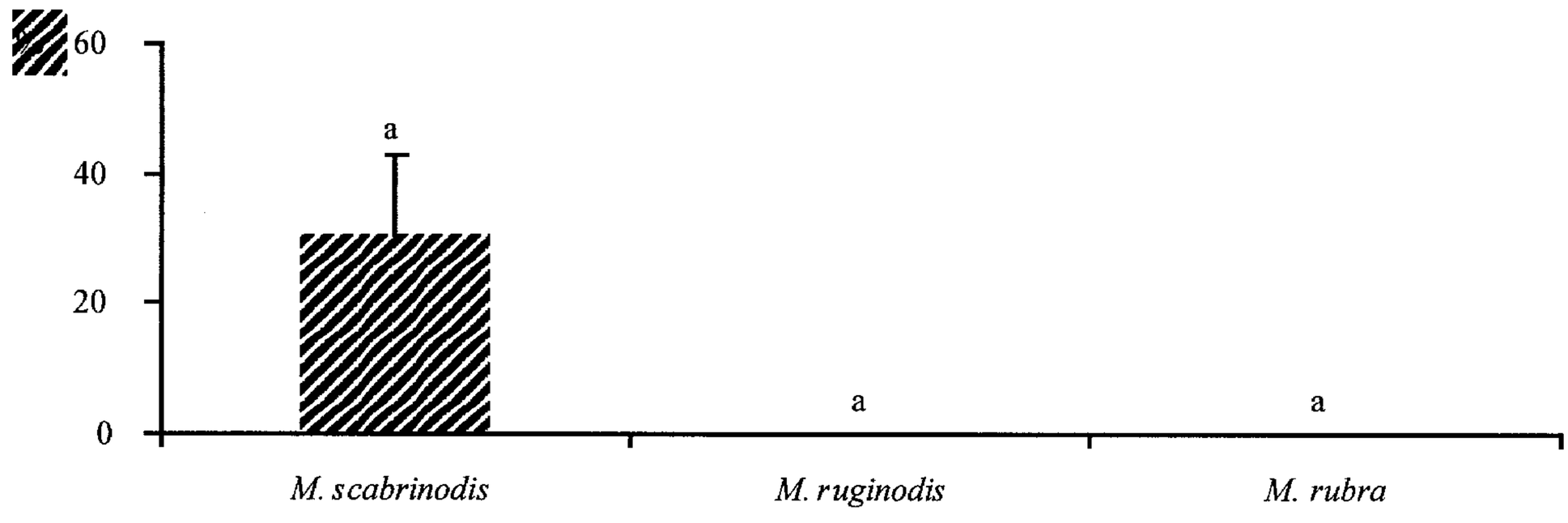


Figure 2. *Proportions moyennes (+ SEM) du nombre de nids hébergeant des chenilles chez chacune des trois espèces de* Myrmica *recensées dans les biotopes de* M. alcon. *Il n'y a aucune différence significative entre les trois valeurs.*
Proportions (mean + SEM) of the nests containing caterpillars from each of the three Myrmica *ants species living within* M. alcon *habitats. There is no significative difference between the three values.*

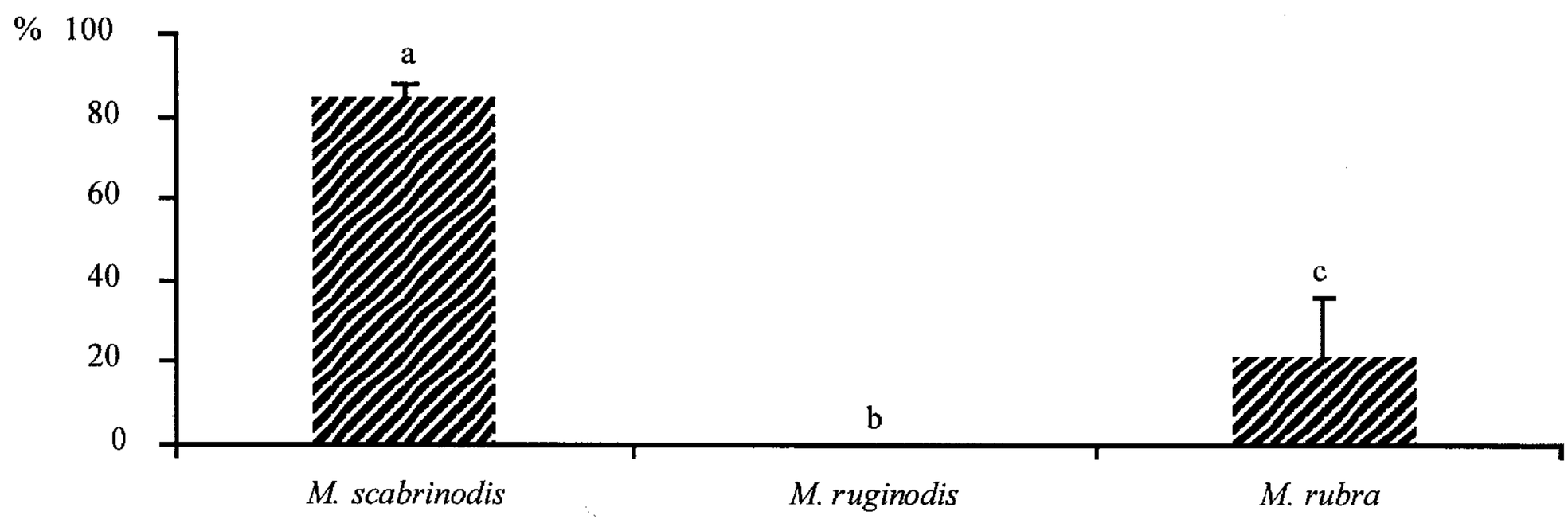


Figure 3. *Taux de survie moyen (+ SEM) au bout de trois mois des chenilles de* M. alcon *introduites dans des nids artificiels des trois espèces de* Myrmica *recensées dans les biotopes du lépidoptère. Des lettres différentes surmontant les colonnes indiquent des valeurs différant significativement entre elles (p < 0,05).*
M. alcon *caterpillars survival (Mean + SEM) three months after introduction within laboratory nests of the three* Myrmica *species encountered in the butterfly habitats. Different letters surmounting the columns indicate values differing significatively from each other (p<0.05).*

Sur ces 117 nids, 26 contenaient des chenilles de *Maculinea alcon*; il s'agissait dans tous les cas de nids de *M. scabrinodis*, ce qui représente pour cette espèce une moyenne de près de 31 % de nids hébergeant des chenilles. Il est à noter que cette valeur, pourtant relativement élevée par rapport à celles concernant les deux autres espèces, égales à zéro, n'en diffère pas significativement. (Fig. 2).

Le taux de survie au bout de trois mois des chenilles de *M. alcon* dans des nids artificiels des trois espèces de *Myrmica* est le plus élevé chez *M. scabrinodis* (légèrement supérieur à 84 %) alors qu'il est environ quatre fois moindre dans les nids de *M. rubra* (22 %), et nul dans ceux de *M. ruginodis*. (Fig. 3).

DISCUSSION

Myrmica scabrinodis est la fourmi prédominante dans les biotopes sarthois de *Maculinea alcon*. Cette prépondérance se retrouve également dans les biotopes à *Maculinea* de l'Ain, dans la région Rhône-Alpes (Rozier, 1999) et pourrait être une constante en France dans les prairies humides.

Les investigations menées sur le terrain semblent désigner *M. scabrinodis* comme hôte unique de *M. alcon* en Sarthe, les chenilles ayant été exclusivement trouvées dans des nids de cette espèce; ceci rapproche les populations françaises de *M. alcon* de celles d'Espagne dont l'hôte est la même fourmi, alors que le papillon semble être hébergé par *M. ruginodis* en Hollande ou *M. rubra* en Suède (Elmes et Coll., 1994). Cependant, bien que les chenilles de *M. alcon* aient toutes été trouvées dans les nids de *M. scabrinodis*, un tiers environ de ceux-ci en contenant, la différence avec les deux autres espèces de *Myrmica* à ce point de vue n'est pas significative: la spécificité mise ici en évidence pourrait donc n'être qu'apparente.

Néanmoins, l'étude du taux de survie en nids artificiels démontre l'existence d'une réelle et forte spécificité dans la relation entre *M. alcon* et *M. scabrinodis*: c'est en effet dans les nids de cette dernière espèce que les chenilles survivent le mieux. Les chenilles peuvent survivre également dans les nids de *M. rubra*, mais avec un taux nettement inférieur, témoignant d'un degré de spécificité bien moindre.

Il est à noter que le degré le plus élevé de spécificité est atteint avec *M. scabrinodis* alors que par ailleurs cette fourmi prédomine fortement dans les biotopes de *M. alcon*: ceci suggère que le fort degré de spécificité observé dans la relation entre les deux espèces au laboratoire pourrait résulter de l'adaptation spécifique du lycène à la fourmi la plus abondante dans ses biotopes au niveau local. Cette adaptation aurait pour effet d'optimiser les chances de survie du papillon en augmentant la probabilité pour la chenille d'être récupérée, au sortir de sa plante hôte, par la fourmi la plus à même d'assurer l'achèvement du cycle vital du lépidoptère. Ces résultats semblent valider l'hypothèse de la «spéciation sympatrique» (Elmes et coll, 1994), émise pour tenter d'expliquer la variabilité de l'hôte chez *M. alcon* selon la zone géographique.

Cette variabilité selon la zone géographique, impose, dans le cadre de la gestion d'habitats en vue de la sauvegarde de *M. alcon*, espèce très menacée dans la partie ouest de son aire de répartition (Elmes et coll., 1994), d'identifier la fourmi hôte (ou les fourmis hôte) du lycène au niveau local. Les études effectuées à cette fin sur le terrain impliquent, pour l'obtention de résultats fiables, l'ouverture d'un nombre de nids élevé, opération traumatisante pouvant présenter un danger pour la survie des populations les plus vulnérables de ce papillon. Une alternative sûre et sans danger pour le maintien de ces populations pourrait être représentée par l'étude du taux de survie des chenilles dans des nids artificiels des *Myrmica* présentes dans les biotopes du lycène, avec au préalable un recensement de ces fourmis. En effet, notre étude montre clairement que la fourmi dans les nids de laquelle on trouve les chenilles sur le terrain est également celle qui procure le taux de survie le plus élevé au laboratoire. La méthode de l'étude des taux de survie dans des nids artificiels pourrait donc avantageusement remplacer les méthodes d'étude sur le terrain, lourdes et dangereuses pour la pérennité des populations du papillon.

REFERENCES

Elmes, G.W., Thomas, J.A., Hammarstedt, O., Munguira, M.L., Martin J. et J.G. Van Der Made, 1994. Differences in host-ant specificity between Spanish, Dutch and swedish populations of the endangered butterfly, *Maculinea alcon* (Denis et Schiff.) (Lepidoptera). *Memorabilia Zoologica 48* : 55-68.

Rozier, Y., 1999. Contribution à l'étude de la biologie de la conservation de *Maculinea sp* (Lepidoptera : Lycaenidae) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard – Lyon. 230 pp.

Thomas, J.A., Elmes, G.W., Wardlaw, J.C. and M. Woyciechowski, 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia 79* : 452-457.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 157-161 (2000)

TENTATIVE D'APPRENTISSAGE SPATIO-TEMPOREL CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

SCHATZ B.[1,2], LACHAUD J.-P.[1,3] & BEUGNON G.[1]

[1]*LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)*
[2]*School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9QG (U.K.)*
[3]*ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)*

Résumé: Démontrée chez deux espèces de fourmis néotropicales, la capacité d'apprentissage temporel d'une période de disponibilité alimentaire n'a jamais pu être mise en évidence chez les quinze espèces européennes testées à ce jour, excepté chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor*. Nous avons poursuivi l'étude des capacités cognitives de cette espèce en entraînant les ouvrières à un programme spatio-temporel de renforcement alimentaire sucré (un site renforcé de 09h00 à 10h00 et un second site de 11h30 à 12h30). Dans ces conditions expérimentales, il s'avère que même si la colonie exploite de façon spatio-temporelle les deux sources alimentaires, le suivi individuel des ouvrières montre que chacune d'entre elles n'a réalisé qu'un apprentissage temporel. Ainsi, deux groupes d'ouvrières peuvent être distingués : un premier groupe ayant appris la période du premier renforcement et un second groupe ayant appris celle du second renforcement. Ces résultats confirment la capacité d'apprentissage temporel chez cette espèce et montrent l'absence d'apprentissage spatio-temporel. Ils démontrent également la nécessité d'un contrôle individuel des ouvrières pour ce type de test.

Mots-clés: *Apprentissages temporel et spatio-temporel, fidélité au site, biotope, fourragement individuel et collectif*

Abstract: Attempt of spatio-temporal learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae).

The temporal learning of a period of food availability was shown in two neotropical ant species, but could not be revealed in any of fifteen European species, except the Mediterranean ant *Cataglyphis cursor*. We extended the study of the cognitive abilities in this species by training workers with a spatio-temporal program of food reinforcement (one site reinforced from 09h00 to 10h00 and a second site reinforced from 11h30 to 12h30). In these experimental conditions, the colony foraged on both food sources in a spatio-temporal schedule, but the individual monitoring of the workers showed that each of them only performed a temporal learning. Thus, two groups can be distinguished: one group which had learned the period of the first reinforcement and a second one which had learned the period of the second reinforcement. These results confirm the temporal learning ability of this species and show the failure to display spatio-temporal learning. They also demonstrate the necessity of an individual control of workers for such type of test.

Key words: *Temporal /spatio-temporal learning, site fidelity, biotope, individual /collective foraging*

INTRODUCTION

La capacité d'apprentissage temporel d'une période de disponibilité alimentaire a été démontrée chez deux espèces de fourmis néotropicales (*Paraponera clavata* et *Ectatomma ruidum*) (Harrison et Breed, 1987; Schatz et coll., 1993, 1994, 1999b). Pour les espèces de milieu tempéré, elle a été uniquement démontrée chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* (Schatz et coll., 1999a) alors qu'elle semble absente chez quinze autres espèces testées (Reichle, 1943; Dobrzanski, 1956; Fourcassié et Traniello, 1994).

Nous avons poursuivi l'étude de *C. cursor* en testant cette fois la capacité des ouvrières à réaliser un apprentissage spatio-temporel, c'est-à-dire à associer deux endroits distincts du milieu respectivement à deux moments distincts de la journée, et ceci au niveau individuel (Biebach et coll., 1989; Schatz et coll., 1994, 1999b).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation de l'espèce

Cataglyphis cursor est une Formicine méditerranéenne, dont les colonies sont monogynes et monodomes. Les ouvrières fourragent individuellement (il n'y a pas de recrutement) à des distances allant de quelques dizaines de centimètres à une vingtaine de mètres, et ceci généralement entre 08h30 et 16h30 (Lenoir et coll., 1990).

Conditions d'élevage

Une colonie d'environ 300 ouvrières est placée dans un nid en plâtre humide, maintenu à l'obscurité. Ce nid est connecté à une aire de fourragement (approvisionnée en eau et en proies), elle-même connectée à un labyrinthe en T dont chaque branche mène à un site muni d'une lamelle de verre où est offerte de l'eau sucrée (Fig. 1). Cet ensemble "nid - milieu extérieur" est maintenu dans une pièce expérimentale où la température est d'environ 25 °C et où la photopériode suit un cycle de 12h de lumière / 12h d'obscurité. Trente et une ouvrières, précédemment observées en train de s'alimenter sur l'eau sucrée, ont été marquées individuellement par des taches de peintures placées sur le thorax.

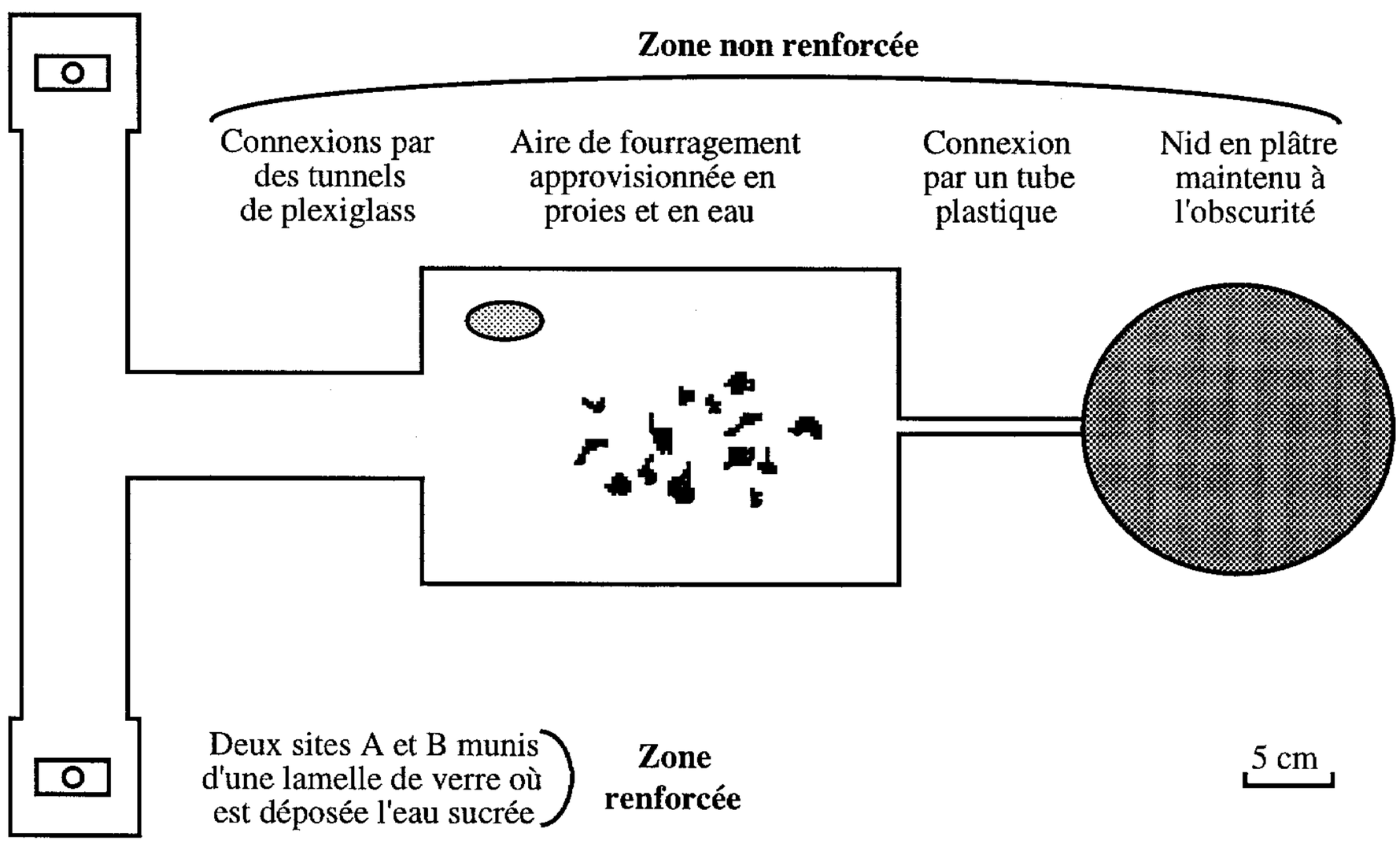


Figure 1. *Schéma du dispositif avec les zones renforcée et non renforcée.*
Experimental set-up with reinforced and non-reinforced areas.

Procédure d'apprentissage

À partir du jour J0, une goutte d'eau sucrée est quotidiennement placée sur une lamelle de verre dans le site A de 09h00 à 10h00 puis dans le site B de 11h30 à 12h30. À la fin de chacune de ces périodes, la lamelle est remplacée par une lamelle propre. Le nombre d'ouvrières présentes dans les deux sites est relevé toutes les 10 minutes de 07h30 à 15h30. Ces relevés sont effectués après apprentissage à J7 et à J10, deux jours de tests pendant lesquels aucun renforcement n'est apporté. Seuls les résultats à J10 seront présentés ici.

Analyse statistique

Un test binomial pour chaque pointage permet de comparer la fréquentation observée à celle théorique, cette dernière étant établie sur la base d'une répartition aléatoire des ouvrières marquées en fonction du

rapport de surface entre les zones "renforcée" et "non-renforcée". La zone renforcée correspond au site où est apporté l'eau sucrée et la zone non-renforcée correspond au reste du dispositif (Fig. 1).

RÉSULTATS

Avant apprentissage, les fourrageuses visitent les sites de renforcement de façon aléatoire au cours de la journée et sans jamais être plus de deux individus simultanément dans un site. Après 9 jours d'apprentissage, la courbe de fréquentation globale des deux sites renforcés, établie à J10, indique que les ouvrières qui s'y rendent suivent un schéma spatio-temporel d'organisation de leur activité de fourragement (Fig. 2). Cependant, l'analyse individuelle montre que deux groupes d'ouvrières peuvent être distingués : un premier groupe fréquente très significativement le site A pendant la période du premier renforcement et un second groupe le site B pendant la période du second renforcement (Fig. 2). Ainsi, chacune des ouvrières n'a réalisé en fait qu'un apprentissage temporel de la période de renforcement d'un des deux sites. Elles anticipent d'environ une heure la période de renforcement qu'elles ont apprise, période pendant laquelle leur nombre reste significativement important sur le site malgré l'absence de renforcement.

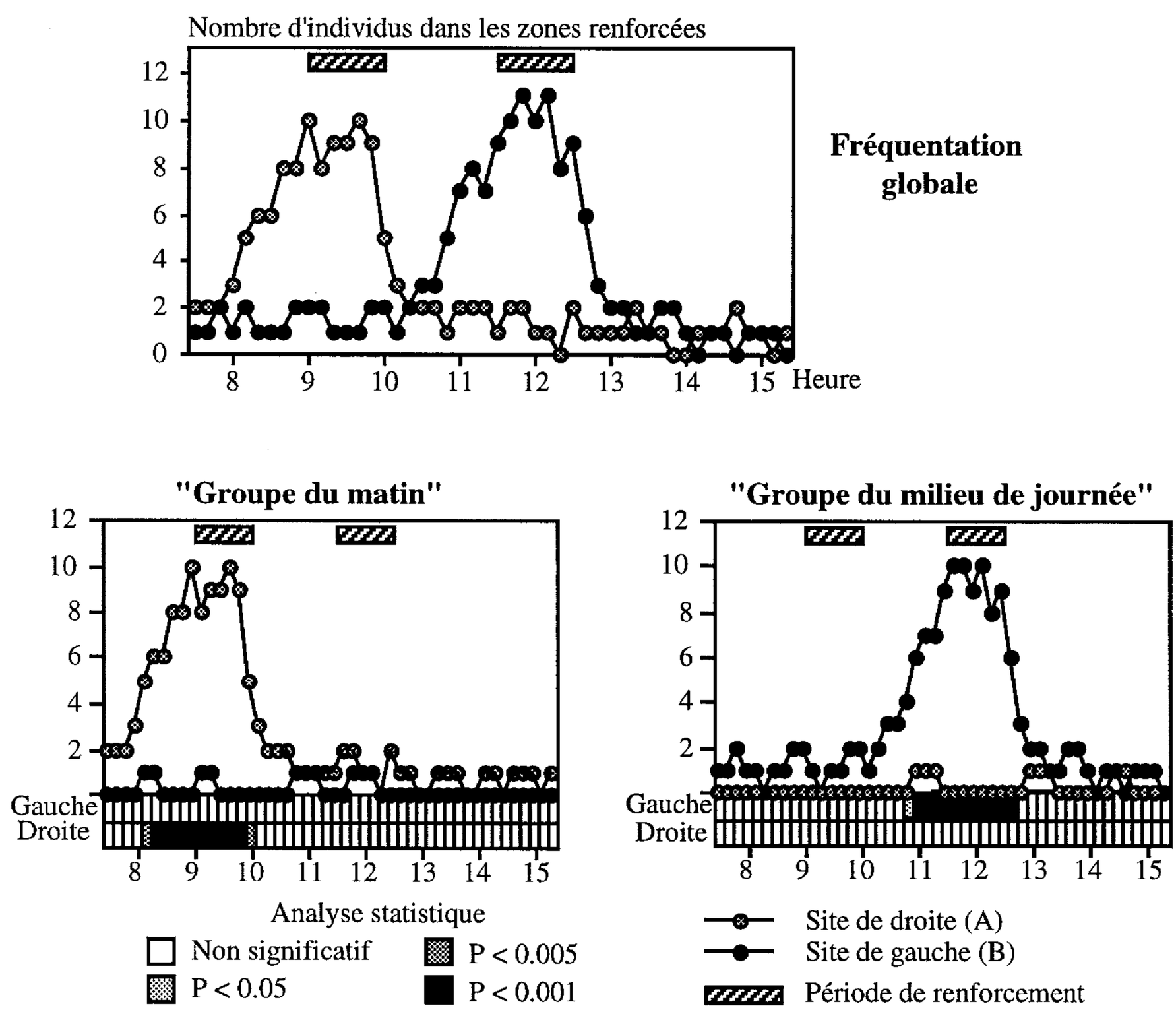


Figure 2. *Fréquentations des sites renforcés au niveau global ou à celui des 2 groupes d'ouvrières. Visit frequency in the reinforced sites for all workers or two groups of them.*

Au niveau spatial, les ouvrières montrent une importante fidélité pour une des deux branches du labyrinthe : les ouvrières du "groupe du matin" effectuent 94,0% de leurs visites (n = 67) du côté droit alors que celles du "groupe de milieu de journée" les

effectuent à 95,5% du côté gauche (n = 67). Les résultats obtenus à J7 (non présentés ici) sont très similaires tant dans le domaine spatial que temporel.

DISCUSSION

Tout d'abord, cette étude confirme que les fourrageuses de la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* sont capables d'effectuer un apprentissage temporel d'une disponibilité alimentaire ponctuelle, d'anticiper cette disponibilité d'environ une heure et d'en estimer la durée (Schatz et coll., 1999a). Ces résultats étant obtenus en absence de renforcement pendant les tests indiquent même que les ouvrières sont capables d'établir une véritable représentation temporelle de ce type de source alimentaire. Les individus peuvent donc optimiser leur fourragement en ajustant leur activité de recherche alimentaire à la disponibilité journalière des sources alimentaires, ce qui s'observe également chez d'autres espèces animales (Bell, 1991; Schatz et coll., 1994, 1999 a ; Beugnon et coll., 1996).

Par contre, malgré le renforcement spatio-temporel du labyrinthe, toutes les ouvrières n'ont effectué qu'un apprentissage temporel correspondant à la disponibilité d'une des deux sources alimentaires. L'absence d'apprentissage spatio-temporel individuel semble surtout due à la très forte fidélité spatiale pour une des deux branches du labyrinthe. Les ouvrières ne peuvent donc pas acquérir d'informations sur les sources alimentaires situées en dehors de leur secteur de fourragement, à l'exemple de ce qui a été observé chez la fourmi moissonneuse *Pogonomyrmex occidentalis* (Fewell, 1990). Cependant, la fidélité spatiale des ouvrières n'empêche pas la colonie d'exploiter de façon spatio-temporelle les deux sources grâce à la répartition des ouvrières sur ces sources. Ce dernier point démontre la nécessité d'un contrôle individuel des visites effectuées par les différentes fourrageuses au cours des tests pour ce type d'apprentissage (Biebach et coll., 1989 ; Schatz et coll., 1994, 1999b).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par la Commission Européenne (programme Marie-Curie).

RÉFÉRENCES

Bell, W.J., 1991. *Searching Behaviour. The Behavioural Ecology of Finding Resources.* D.M. Brown and P.W. Colgan Eds., Chapman and Hall, London, 358 pp.

Beugnon, G., I. Pastergue-Ruiz, B. Schatz and J.-P. Lachaud, 1996. Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. *Behav. Process. 35*: 55-62.

Biebach, H., M. Gordijn and J.R. Krebs, 1989. Time-and-place learning by garden warblers, *Sylvia borin. Anim. Behav. 37*: 353-360.

Dobrzanski, J., 1956. Badania nad zmystem czasu u mrowek. *Folia Biol. Krakow. 4*: 385-397.

Fewell, J.H., 1990. Directional fidelity as a foraging constraint in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis. Oecologia 82*: 45-51.

Fourcassié, V. and J.F.A. Traniello, 1994. Food searching behaviour in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera, Formicidae): response of naive foragers to protein and carbohydrate food. *Anim. Behav. 48*: 69-79.

Harrison, J.M. and M.D. Breed, 1987. Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata. Physiol. Entomol. 12*: 317-320.

Lenoir, A., E. Nowbahari, L. Quérard, N. Pondicq and C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologia. 11*: 3-18.

Reichle, F., 1943. Untersuchungen über das Zeigedächtnisses der Bienen. *Z. vergl. Physiol. 30*: 227-256.

Schatz, B., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum. Anim. Behav. 48*: 236-238.

Schatz, B., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1999a. Apprentissage temporel chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor. Actes Coll. Insectes Sociaux 12*: 101-104.

Schatz, B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1993. Apprentissage temporel chez la ponérine *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux 8*: 9-15.

Schatz, B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1999b. Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum. J. Exp. Biol. 202*: 1897-1907.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 157-161 (2000)

TENTATIVE D'APPRENTISSAGE SPATIO-TEMPOREL CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

SCHATZ B.[1,2], LACHAUD J.-P.[1,3] & BEUGNON G.[1]

[1]*LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)*
[2]*School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9QG (U.K.)*
[3]*ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)*

Résumé: Démontrée chez deux espèces de fourmis néotropicales, la capacité d'apprentissage temporel d'une période de disponibilité alimentaire n'a jamais pu être mise en évidence chez les quinze espèces européennes testées à ce jour, excepté chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor*. Nous avons poursuivi l'étude des capacités cognitives de cette espèce en entraînant les ouvrières à un programme spatio-temporel de renforcement alimentaire sucré (un site renforcé de 09h00 à 10h00 et un second site de 11h30 à 12h30). Dans ces conditions expérimentales, il s'avère que même si la colonie exploite de façon spatio-temporelle les deux sources alimentaires, le suivi individuel des ouvrières montre que chacune d'entre elles n'a réalisé qu'un apprentissage temporel. Ainsi, deux groupes d'ouvrières peuvent être distingués : un premier groupe ayant appris la période du premier renforcement et un second groupe ayant appris celle du second renforcement. Ces résultats confirment la capacité d'apprentissage temporel chez cette espèce et montrent l'absence d'apprentissage spatio-temporel. Ils démontrent également la nécessité d'un contrôle individuel des ouvrières pour ce type de test.

Mots-clés: *Apprentissages temporel et spatio-temporel, fidélité au site, biotope, fourragement individuel et collectif*

Abstract: Attempt of spatio-temporal learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae).

The temporal learning of a period of food availability was shown in two neotropical ant species, but could not be revealed in any of fifteen European species, except the Mediterranean ant *Cataglyphis cursor*. We extended the study of the cognitive abilities in this species by training workers with a spatio-temporal program of food reinforcement (one site reinforced from 09h00 to 10h00 and a second site reinforced from 11h30 to 12h30). In these experimental conditions, the colony foraged on both food sources in a spatio-temporal schedule, but the individual monitoring of the workers showed that each of them only performed a temporal learning. Thus, two groups can be distinguished: one group which had learned the period of the first reinforcement and a second one which had learned the period of the second reinforcement. These results confirm the temporal learning ability of this species and show the failure to display spatio-temporal learning. They also demonstrate the necessity of an individual control of workers for such type of test.

Key words: *Temporal /spatio-temporal learning, site fidelity, biotope, individual /collective foraging*

INTRODUCTION

La capacité d'apprentissage temporel d'une période de disponibilité alimentaire a été démontrée chez deux espèces de fourmis néotropicales (*Paraponera clavata* et *Ectatomma ruidum*) (Harrison et Breed, 1987; Schatz et coll., 1993, 1994, 1999b). Pour les espèces de milieu tempéré, elle a été uniquement démontrée chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* (Schatz et coll., 1999a) alors qu'elle semble absente chez quinze autres espèces testées (Reichle, 1943; Dobrzanski, 1956; Fourcassié et Traniello, 1994).

Nous avons poursuivi l'étude de *C. cursor* en testant cette fois la capacité des ouvrières à réaliser un apprentissage spatio-temporel, c'est-à-dire à associer deux endroits distincts du milieu respectivement à deux moments distincts de la journée, et ceci au niveau individuel (Biebach et coll., 1989; Schatz et coll., 1994, 1999b).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation de l'espèce

Cataglyphis cursor est une Formicine méditerranéenne, dont les colonies sont monogynes et monodomes. Les ouvrières fourragent individuellement (il n'y a pas de recrutement) à des distances allant de quelques dizaines de centimètres à une vingtaine de mètres, et ceci généralement entre 08h30 et 16h30 (Lenoir et coll., 1990).

Conditions d'élevage

Une colonie d'environ 300 ouvrières est placée dans un nid en plâtre humide, maintenu à l'obscurité. Ce nid est connecté à une aire de fourragement (approvisionnée en eau et en proies), elle-même connectée à un labyrinthe en T dont chaque branche mène à un site muni d'une lamelle de verre où est offerte de l'eau sucrée (Fig. 1). Cet ensemble "nid - milieu extérieur" est maintenu dans une pièce expérimentale où la température est d'environ 25 °C et où la photopériode suit un cycle de 12h de lumière / 12h d'obscurité. Trente et une ouvrières, précédemment observées en train de s'alimenter sur l'eau sucrée, ont été marquées individuellement par des taches de peintures placées sur le thorax.

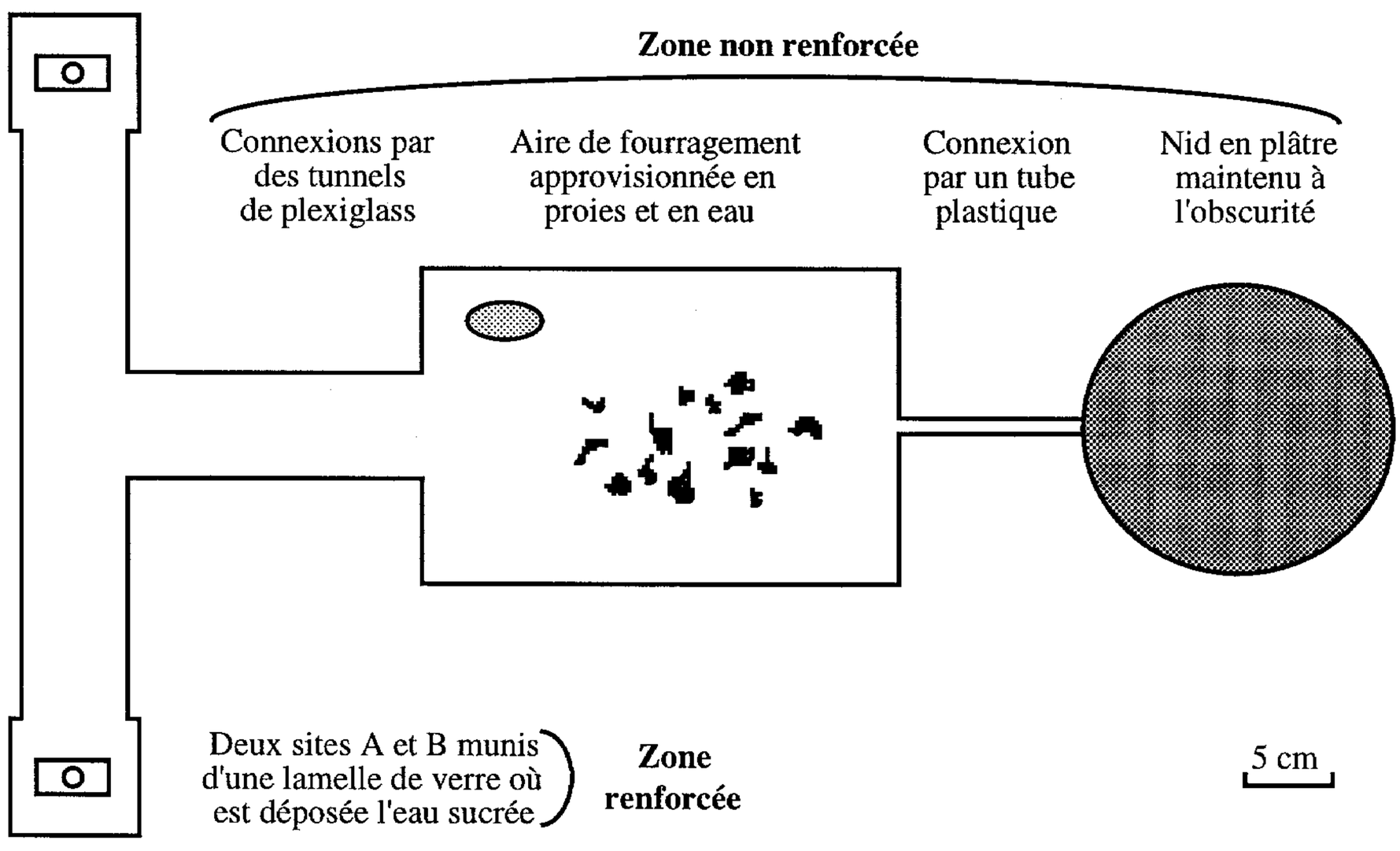


Figure 1. *Schéma du dispositif avec les zones renforcée et non renforcée.*
Experimental set-up with reinforced and non-reinforced areas.

Procédure d'apprentissage

À partir du jour J0, une goutte d'eau sucrée est quotidiennement placée sur une lamelle de verre dans le site A de 09h00 à 10h00 puis dans le site B de 11h30 à 12h30. À la fin de chacune de ces périodes, la lamelle est remplacée par une lamelle propre. Le nombre d'ouvrières présentes dans les deux sites est relevé toutes les 10 minutes de 07h30 à 15h30. Ces relevés sont effectués après apprentissage à J7 et à J10, deux jours de tests pendant lesquels aucun renforcement n'est apporté. Seuls les résultats à J10 seront présentés ici.

Analyse statistique

Un test binomial pour chaque pointage permet de comparer la fréquentation observée à celle théorique, cette dernière étant établie sur la base d'une répartition aléatoire des ouvrières marquées en fonction du

rapport de surface entre les zones "renforcée" et "non-renforcée". La zone renforcée correspond au site où est apporté l'eau sucrée et la zone non-renforcée correspond au reste du dispositif (Fig. 1).

RÉSULTATS

Avant apprentissage, les fourrageuses visitent les sites de renforcement de façon aléatoire au cours de la journée et sans jamais être plus de deux individus simultanément dans un site. Après 9 jours d'apprentissage, la courbe de fréquentation globale des deux sites renforcés, établie à J10, indique que les ouvrières qui s'y rendent suivent un schéma spatio-temporel d'organisation de leur activité de fourragement (Fig. 2). Cependant, l'analyse individuelle montre que deux groupes d'ouvrières peuvent être distingués : un premier groupe fréquente très significativement le site A pendant la période du premier renforcement et un second groupe le site B pendant la période du second renforcement (Fig. 2). Ainsi, chacune des ouvrières n'a réalisé en fait qu'un apprentissage temporel de la période de renforcement d'un des deux sites. Elles anticipent d'environ une heure la période de renforcement qu'elles ont apprise, période pendant laquelle leur nombre reste significativement important sur le site malgré l'absence de renforcement.

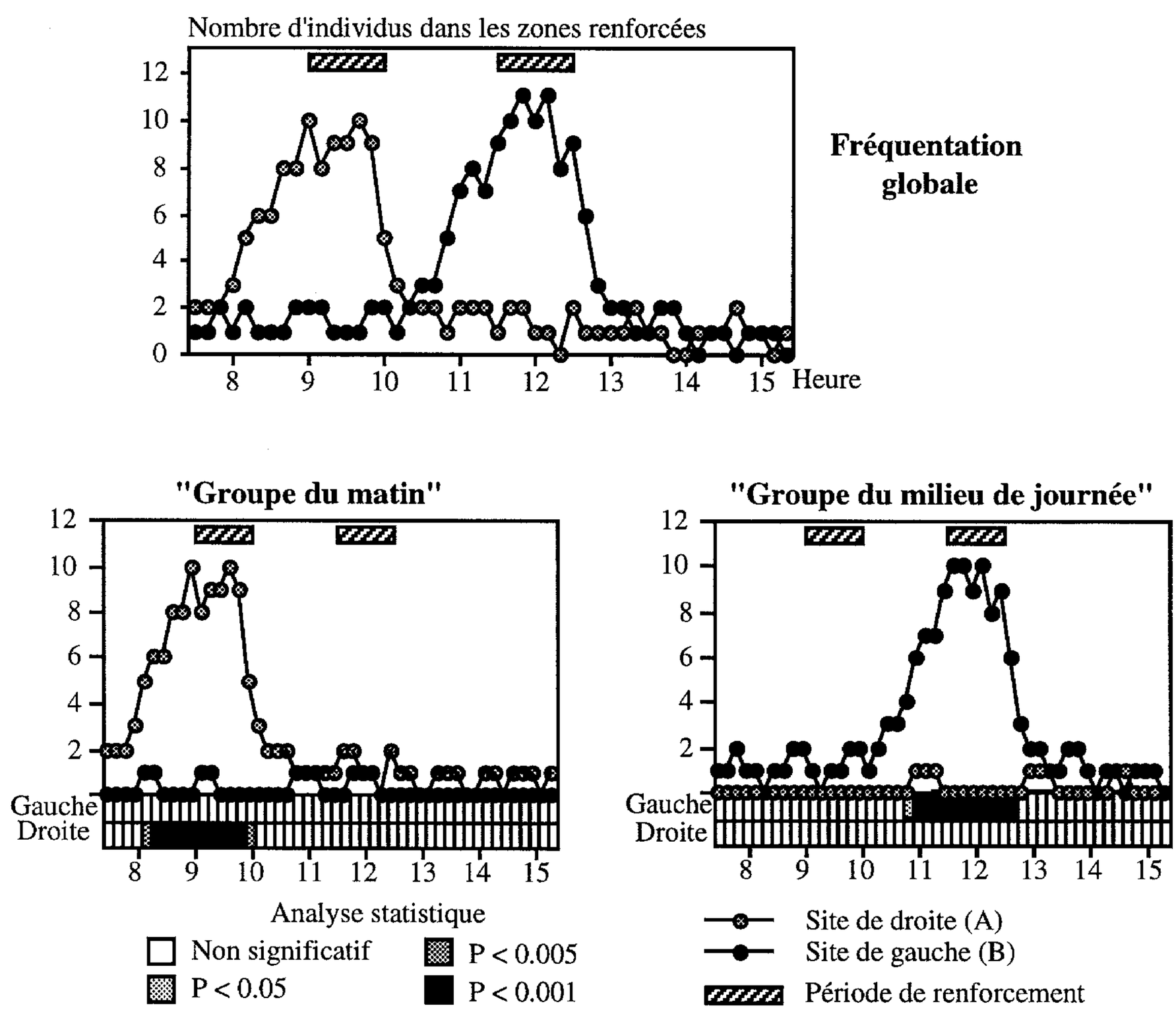


Figure 2. *Fréquentations des sites renforcés au niveau global ou à celui des 2 groupes d'ouvrières. Visit frequency in the reinforced sites for all workers or two groups of them.*

Au niveau spatial, les ouvrières montrent une importante fidélité pour une des deux branches du labyrinthe : les ouvrières du "groupe du matin" effectuent 94,0% de leurs visites (n = 67) du côté droit alors que celles du "groupe de milieu de journée" les

effectuent à 95,5% du côté gauche (n = 67). Les résultats obtenus à J7 (non présentés ici) sont très similaires tant dans le domaine spatial que temporel.

DISCUSSION

Tout d'abord, cette étude confirme que les fourrageuses de la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* sont capables d'effectuer un apprentissage temporel d'une disponibilité alimentaire ponctuelle, d'anticiper cette disponibilité d'environ une heure et d'en estimer la durée (Schatz et coll., 1999a). Ces résultats étant obtenus en absence de renforcement pendant les tests indiquent même que les ouvrières sont capables d'établir une véritable représentation temporelle de ce type de source alimentaire. Les individus peuvent donc optimiser leur fourragement en ajustant leur activité de recherche alimentaire à la disponibilité journalière des sources alimentaires, ce qui s'observe également chez d'autres espèces animales (Bell, 1991; Schatz et coll., 1994, 1999 a ; Beugnon et coll., 1996).

Par contre, malgré le renforcement spatio-temporel du labyrinthe, toutes les ouvrières n'ont effectué qu'un apprentissage temporel correspondant à la disponibilité d'une des deux sources alimentaires. L'absence d'apprentissage spatio-temporel individuel semble surtout due à la très forte fidélité spatiale pour une des deux branches du labyrinthe. Les ouvrières ne peuvent donc pas acquérir d'informations sur les sources alimentaires situées en dehors de leur secteur de fourragement, à l'exemple de ce qui a été observé chez la fourmi moissonneuse *Pogonomyrmex occidentalis* (Fewell, 1990). Cependant, la fidélité spatiale des ouvrières n'empêche pas la colonie d'exploiter de façon spatio-temporelle les deux sources grâce à la répartition des ouvrières sur ces sources. Ce dernier point démontre la nécessité d'un contrôle individuel des visites effectuées par les différentes fourrageuses au cours des tests pour ce type d'apprentissage (Biebach et coll., 1989 ; Schatz et coll., 1994, 1999b).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par la Commission Européenne (programme Marie-Curie).

RÉFÉRENCES

Bell, W.J., 1991. *Searching Behaviour. The Behavioural Ecology of Finding Resources.* D.M. Brown and P.W. Colgan Eds., Chapman and Hall, London, 358 pp.

Beugnon, G., I. Pastergue-Ruiz, B. Schatz and J.-P. Lachaud, 1996. Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. *Behav. Process. 35*: 55-62.

Biebach, H., M. Gordijn and J.R. Krebs, 1989. Time-and-place learning by garden warblers, *Sylvia borin. Anim. Behav. 37*: 353-360.

Dobrzanski, J., 1956. Badania nad zmystem czasu u mrowek. *Folia Biol. Krakow. 4*: 385-397.

Fewell, J.H., 1990. Directional fidelity as a foraging constraint in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis. Oecologia 82*: 45-51.

Fourcassié, V. and J.F.A. Traniello, 1994. Food searching behaviour in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera, Formicidae): response of naive foragers to protein and carbohydrate food. *Anim. Behav. 48*: 69-79.

Harrison, J.M. and M.D. Breed, 1987. Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata. Physiol. Entomol. 12*: 317-320.

Lenoir, A., E. Nowbahari, L. Quérard, N. Pondicq and C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologia. 11*: 3-18.

Reichle, F., 1943. Untersuchungen über das Zeigedächtnisses der Bienen. *Z. vergl. Physiol. 30*: 227-256.

Schatz, B., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum. Anim. Behav. 48*: 236-238.

Schatz, B., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1999a. Apprentissage temporel chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor. Actes Coll. Insectes Sociaux 12*: 101-104.

Schatz, B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1993. Apprentissage temporel chez la ponérine *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux 8*: 9-15.

Schatz, B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1999b. Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum. J. Exp. Biol. 202*: 1897-1907.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 13: 169-172 (2000)

VERS UN ROBOT MODELISANT LA PERCEPTION VISUELLE DES FOURMIS

L. Françoise, N. Monmarché, G. Venturini

Laboratoire d'Informatique, Université de Tours,
Ecole d'Ingénieurs en Informatique pour l'Industrie (E3i),
64 av. Jean Portalis, 37200 Tours FRANCE
{monmarche,venturini}@univ-tours.fr
Téléphone: +33-2-47-36-14-14
Fax: +33-2-47-36-14-22

Résumé. Dans ce travail, nous nous proposons de modéliser le comportement individuel des fourmis en ce qui concerne la navigation, afin d'améliorer les systèmes de contrôle en robotique mobile autonome. Un des points clés de ce travail est de modéliser l'apprentissage de repères visuels. Nous détaillons dans cette étude préliminaire le robot utilisé ainsi qu'un premier exemple d'algorithme d'apprentissage de repères inspiré du comportement de *Pachycondyla apicalis.*

Mots Clés. *fourmis, repères visuels, robotique mobile autonome, vision artificielle, reconnaissance des formes.*

Abstract. Towards a robot that models visual perception of ants.
In this work, we want to model the ants individual behavior with respect to navigation, in order to improve control systems in autonomous robotics. One keypoint of this work is to model the learning of visual landmarks. In this preliminary study, we describe the robot which has been especially built for this task and a first example of a control algorithm that learns visual landmarks based on the behavior of *Pachycondyla apicalis.*

Keywords. *ants, visual landmarks, autonomous and mobile robotics, computer vision, pattern recognition.*

INTRODUCTION

Donner la capacité à des machines de se déplacer de manière autonome est l'un des buts poursuivi par la robotique mobile (Dean et Wellman, 1991) (Kortenkamp et coll., 1998). Atteindre ce but passe notamment par la compréhension des capacités et besoins nécessaires à la navigation spatiale. Or on peut constater que les animaux, pour qui la capacité à se deplacer efficacement est souvent vitale, ont su developper

de nombreuses méthodes pour résoudre ce but poursuivi par la robotique mobile. Il est donc sensé de se pencher sur la manière dont ils atteignent ce but afin de pouvoir reproduire leur comportement sur des robots (Brooks, 1991) (Trullier et coll., 1997) (Arkin, 1998).

Plus précisément, parmi les études d'informatique et de robotique qui s'inpirent des insectes, on peut distinguer un premier type de travaux qui étudient de manière réelle ou simulée une capacité physique précise et individuelle des insectes intervenant souvent dans leur navigation, comme par exemple les robots marcheurs réels (Brooks, 1991) ou simulés (Kodjabachian et Meyer, 1998), le systeme neuronal intervenant chez la mouche (Franceschini et coll., 1992), l'utilisation de la lumière polarisée (Lambrinos et coll., 1997) ou encore l'utilisation de traces chimiques artificielles (Russel et coll., 1994). Le deuxième type de travaux important s'inspirant des insectes concerne plutot les insectes sociaux et la simulation de leur comportement collectif lié à la maîtrise de l'espace comme dans (Deneubourg et coll., 1991).

Dans le contexte précis de la modélisation de la navigation individuelle des insectes, il n'y a pas ou peu d'études à notre connaissance qui tentent de modéliser spécialement le comportement individuel des fourmis en considérant notamment la perception visuelle et son utilisation sur un robot mobile autonome.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le robot construit spécialement pour ce projet se déplace grâce à deux roues motrices commandées avec précision par des moteurs pas à pas. Il peut donc tourner sur lui-même ou autour de l'une de ses roues et parcourir en ligne droite plusieurs dizaines de centimètres à la seconde. Ses batteries lui autorisent plusieurs heures d'autonomie. La surface qu'il occupe au sol est environ celle d'une feuille A4. Du point de vue des capteurs, il est équipé d'une caméra vidéo noir et blanc, d'un télémètre ultrasonique percevant des obstacles jusqu'à une distance de 6 mètres, et de plusieurs capteurs de chocs avec les obstacles tout autour de sa carrosserie. Enfin, ce robot est contrôlé par une architecture de type PC (486 100Mhz, RAM 16 Mo, RAM non volatile 8 Mo) et dispose de plusieurs cartes d'entrées/sorties au format "miniature" PC 104 (10.4 cm de coté). Il dispose d'un lecteur de disquettes et est facilement programmable en langage C.

Pour définir ce premier algorithme de contrôle inspiré des fourmis, nous nous sommes intéressés au comportement de *Pachycondyla apicalis* (Fresneau, 1985, 1994). Ces fourmis ont été étudiées dans la forêt tropicale mexicaine et font preuve de capacité de reconnaissance visuelle très intéressantes du point de vue de l'informatique et de la robotique. Elles sont capables de mémoriser l'emplacement de plusieurs sites de fourragement et de revenir en ligne droite vers l'emplacement du nid notamment en observant la canopée et en s'orientant par rapport aux images perçues à certaines étapes du trajet.

Nous avons dérivé un modèle abstrait de ce comportement tout en lui donnant un sens du point de vue de la robotique. Ainsi, il est rare que les robots s'orientent par rapport au plafond, ce qui est pourtant sensé si l'on considère que, dans un environnment industriel, le plafond est certainement l'élément le plus stable et le

moins susceptible de se modifier (contrairement au sol, qui peut être encombré par des objets mobiles par exemple). Le repérage visuel d'un robot peut donc grandement bénéficier de cette stabilité. Nous avons donc considéré que le robot devait réaliser un trajet aller pendant lequel il stocke des images à différentes étapes, et sur le trajet retour, il utilise les images stockées pour se recaler précisément à chaque étape du trajet et ainsi retrouver le point de départ du trajet. Ce modèle peut être vu comme s'inspirant également du modèle des «snapshots» de (Cartwright et Collet, 1987).

Plus précisément, pour le stockage d'une image nous utilisons la technique suivante afin de réduire la quantité d'informations stockées et de diminuer aussi le coût du recalage décrit plus loin. Plutôt que de stocker toute l'image, nous nous intéressons seulement aux zones les plus contrastées, comme par exemple les transitions clair/obscur. Nous imposons que ces zones ne soient pas toutes regroupées dans une même région de l'image, ce qui diminuerait la précision du recalage. Le robot ne stocke donc que quelques zones de l'image. Le recalage est effectué de la manière suivante : l'image attendue est comparée à l'image perçue en essayant un certain nombre de couples (rotation/translation). Cette image attendue est constituée en fait des petites zones contrastées stockées lors du trajet aller. Une fois trouvé un couple qui minimise une distance quadratique entre les deux images (attendue et perçue), le robot calcule sa trajectoire pour se recaler au même emplacement que celui qu'il avait lors du trajet aller au moment où il a stocké l'image.

RÉSULTATS et DISCUSSION

Le système décrit précédemment a été implémenté sur le robot avec succès. Pour aider le robot dans son repérage visuel dans la salle d'expérimentation, des autocollants de couleur noire ont été placés sur le plafond (blanc initialement). Le robot effectue des déplacements d'une longueur totale allant par exemple de 5 à 10 mètres, avec 4 ou 5 prises de vues du plafond. Il est capable de retrouver sa position initiale. Il faut cependant noter que dans l'environnement testé, le sol était parfaitement lisse : les erreurs de quelques centimètres observées généralement étaient donc facile à corriger par le système de recalage qui a été paramétré de manière à corriger des erreurs de moins de 10 centimètres. Une des limites du système testé vient cependant des capacités de calculs du processeur embarqué. Il faut en effet une minute pour que le recalage soit effectué. A l'avenir, nous comptons diminuer ce temps de calcul en réduisant encore le volume de données. Les images traitées ont une taille de 256×256 pixels, ce qui dépasse certainement de beaucoup l'acuité visuelle des fourmis et n'est sans doute pas nécessaire pour le recalage.

Plus généralement, ces travaux vont maintenant être réalisés en collaboration directe avec des éthologistes (G. Beugnon, B. Schatz et S. Chameron, LEPA, Toulouse), et nous espérons ainsi pouvoir aller beaucoup plus loin que ce qui a été présenté dans cette étude : améliorer les algorithmes existant pour le contrôle de robots mobiles autonomes reste notre premier objectif, mais nous pouvons maintenant en ajouter un deuxième, c'est-à-dire aider à mieux comprendre la façon dont procèdent les fourmis pour gérer leurs déplacements en proposant des modèles informatiques équivalents et implémentés sur un robot réel.

RÉFÉRENCES

Arkin R.C. (1998), Behavior-based robotics, 490 pages, MIT Press, 1998.

Brooks R. (1991), New approaches to robotics, Science, vol 253, pp 1227-1232.

Cartwright B.A. et Collet T.S. (1987), Landmark maps for honeybees, *Biological Cybernetics*, 57, 85-93, 1987.

Dean T.L. et Wellman M.P. (1991), Planning and control, Morgan Kaufmann.

Deneubourg J.-L., Goss S., Franks N., Sendova-Franks A., Detrain C. et Chrétien L. (1991), The dynamic of collective sorting robot-like ants and ant-like robots. in Proc. of the 1st Conf. on Sim. of Adaptive Behavior, J.-A. Meyer and S. Wilson (Eds), MIT-Press. 1991.

Franceschini N., Pichon J. et Blanes C. (1992), From insect vision to robot vision, The philosophical transactions of the royal society of London B, vol 337, pp 283-294.

Fresneau D. (1985), Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant, Insectes Sociaux, Paris, 1985, Volume 32, n 2, pp 109-116.

Fresneau D. (1994), Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*), Thèse d'Etat, Université de Paris XIII, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, 1994.

Kodjabachian J. et Meyer J.-A. (1998), Evolution and development of modular control architectures for 1D locomotion in six-legged animat, *Connection Science*, 10, 211-237.

Kortenkamp D., Bonasso R.P. et Murphy R. (1998), Artificial intelligence and mobile robots, case studies of successful robot systems, 390 pages, AAAI Press/MIT Press, 1998.

Lambrinos D., Maris M., Kobayashi H., Labhart T., Pfeifer R. et Wehner R. (1997), An Autonomous Agent Navigating with a Polarized Light Compass, Adaptive Behavior Volume 6, N 1, 131-161, MIT-Press 1997.

Russel A., Thiel D. et Makay-Sim A. (1994), Sensing odor trails for mobile robot navigation, Proceedings of the IEEE International Conference on Robotics and Automation, pp 2672-2677.

Trullier O., Wiener S., Berthoz A. et Meyer J.A. (1997), Biologically-based artificial navigation systems: Review and prospects, *Progress in Neurobiology*, 51, 483-544.