

POUVOIR ATTRACTIF D'UNE REINE HÉTÉROCOLONIALE SUR DES
 OUVRIÈRES POURVOYEUSES OU NOURRICES DE *CATAGLYPHIS CURSOR*
 (HYMENOPTERA : FORMICIDAE) . EFFET DE L'ORPHELINAGE

BERTON F., LE ROUX A-M., LE ROUX G. & BARREAU S.

Laboratoire Ethologie et Psychophysiologie, Fac. Sciences,
 Parc de Grandmont, 37200 TOURS.

Résumé : L'effet de l'orphelinage sur la réponse de 10 ouvrières de *Cataglyphis cursor* mises en présence d'une reine inconnue non familière (hétérocoloniale), est apprécié en comptabilisant les agrégations des ouvrières à proximité de la reine et, en analysant le répertoire comportemental développé par ces ouvrières.

Les tests comparent des lots d'ouvrières (pourvoyeuses ou nourrices), normales, issues de sociétés possédant la reine d'origine, et des lots d'ouvrières issues de sociétés orphelines. 1° Une reine hétérocoloniale est plus attractive pour des ouvrières pourvoyeuses qu'elle ne l'est pour des ouvrières nourrices. 2° L'orphelinage modifie les agrégations des ouvrières : le pouvoir attractif de la reine hétérocoloniale sur les pourvoyeuses orphelines est diminué de façon significative, les changements observés chez les nourrices orphelines ne sont pas significatifs. 3° L'orphelinage altère surtout le comportement des pourvoyeuses dont la palette comportementale s'appauvrit qualitativement et quantitativement. 4° L'orphelinage abaisse de façon significative le niveau d'activité des pourvoyeuses et des nourrices.

Mots-clés : Fourmis, *Cataglyphis cursor*, Pouvoir Attractif, Reine Hétérocoloniale, Sociétés Orphelines, Pourvoyeuses, Nourrices

Summary : The attractive power of an alien queen to workers, foragers and nurses of *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). Queenlessness effect.

The influence of queenlessness upon the attractant power of an alien queen to workers was measured by keeping an account of aggregations of ten workers to the queen and analysing the behavioural repertoire of these workers.

Comparisons of different worker populations, foragers and nurses sampled from either queenright or queenless societies showed that : 1° Foragers were more attracted to the alien queen than nurses. 2° Worker aggregations were

disturbed in relation to queenlessness, queenless foragers were significantly less attracted to the queen, changes in aggregations of queenless workers were not significant. 3° Queenlessness altered mainly the behaviour of foragers whose repertoire was qualitatively and quantitatively reduced.

4° Queenlessness involved a significant reduction of the activity, both of foragers and nurses.

Key-words : Ants, *Cataglyphis cursor*, Attractant Power, Alien Queen, Queenless, Societies, Foragers, Nurses

INTRODUCTION

Le phénomène d'attraction est un élément important de la reconnaissance individuelle dont il est difficilement dissocié (Keller & Passera, 1989). La scission expérimentale en deux parties d'une société de *Cataglyphis cursor*, l'une gardant la reine et le couvain, l'autre sans reine et sans couvain, permet de démontrer que la reine d'origine est fortement attractive pour ses ouvrières, même après une séparation de plus de quatre mois (Berton *et al.*, 1989). Les ouvrières orphelines de *C. cursor* sont capables de produire une nouvelle reine et de renouveler la société entière grâce à la parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque (Cagniant, 1979). La reine d'origine perd son pouvoir attractif lorsque les ouvrières dont elle a été séparée n'ont pu produire en son absence une reine parthénogénétique, ou lorsque ces ouvrières orphelines n'ont pas adopté une reine hétérocoloniale. La reine d'origine peut redevenir attractive lorsque l'orphelinage cesse (Berton, 1989). L'orphelinage affecte donc profondément la réponse des ouvrières au pouvoir attractif de leur propre reine.

Les capacités des ouvrières à être attirées par leur propre reine sont dépendantes des facteurs environnementaux et probablement physiologiques. Des échantillons différents d'ouvrières, des jeunes ou nourrices d'une part, et des plus âgées ou pourvoyeuses, donc plus expérimentées d'autre part, (Retana & Cerda, 1990) montrent des différences qui permettent de définir un profil comportemental particulier en regard de ce phénomène, ce qui suggère également l'importance des facteurs expérimentiels.

L'objet de ce travail est de mesurer l'effet de l'orphelinage et la part des facteurs expérimentiels et environnementaux sur le pouvoir attractif d'une reine hétérocoloniale, non familière, en mettant en présence de la reine deux lots d'ouvrières, des nourrices d'une part, des pourvoyeuses d'autre part issues de colonies normales avec reine ou de colonies orphelines depuis au moins 4 mois. Les expériences sont pratiquées en octobre, lorsque l'activité de ponte de la reine et des ouvrières orphelines entre normalement en phase de repos.

MATERIEL ET METHODES

Le dispositif, déjà décrit, (Berton *et al.*, 1989) est une boîte cylindrique divisée en deux compartiments égaux portant chacun un tube obturé par une grille.

Les fourmis : L'espèce *Cataglyphis cursor* est monogyne. Une reine étrangère à la société est isolée dans un des tubes, ce qui permet de définir le compartiment reine. L'autre tube contient une ouvrière issue du même échantillon que 10 ouvrières déposées au centre du dispositif.

Les tests : La réponse des 10 ouvrières au stimulus attractif de la reine est évaluée en comptabilisant les agrégations de ces individus dans chaque compartiment, reine ou ouvrière, sur la grille ou sur le côté. Les relevés effectués toutes les 5 minutes, pendant une heure, permettent à la fois de localiser chaque ouvrière et de préciser ce qu'elle fait (120 relevés par test pour les 10 ouvrières). Les différents types comportementaux relevés sont exclusifs.

Expérience I : Les ouvrières testées sont issues d'une société normale. 6 échantillons de Pourvoyeuses et 3 échantillons de Nourrices provenant dans chaque cas de sociétés différentes ont été testés.

Expérience II : Les ouvrières testées sont issues d'une société orpheline depuis 4 mois. 6 échantillons de Pourvoyeuses et 3 de Nourrices ont été utilisés dans les mêmes conditions.

Choix des critères : Les critères sélectionnés sont ceux qui montrent une différence significative entre pourvoyeuses et nourrices normales. Ce sont les concentrations, morsures et déplacements sur la grille de la reine, les toilettes, les immobilisations sur les côtés. Pour une présentation plus explicite, ce sont les fréquences relatives moyennes (concentrations des ouvrières sur la grille de la reine, divers types comportementaux) ou les fréquences absolues moyennes (répertoire) qui ont servi à construire figures et histogrammes.

L'analyse statistique est faite à partir des données brutes. Elle utilise 1° le test de randomization pour la comparaison de deux groupes appariés et 2° le test U de Mann-Whitney pour la comparaison de deux groupes indépendants ($P \leq 0,05$).

RESULTATS

1) Le pouvoir attractif de la reine est mesuré par les concentrations sur la grille de la reine (tableau I, figure I)

- Expérience I

Les Pourvoyeuses issues d'une société normale (avec reine) différencient bien la grille de la reine étrangère sur laquelle elles se concentrent (25,56 %).

Tableau 1 : Critères comportementaux Table 1 : Behavioural parameters

TESTS	Expérience 1 Normales		Expérience 2 Orphelines	
	POURV	NOUR	POURV	NOUR
Grille reine*	25,56	4,44	7,92	1,39
Grille Ouvrière*	3,47	2,78	0,83	0
Nombre T.C.°	13,33	7,33	10,17	7
Mors.Grille Reine*	15,69	3,89	5,14	1,39
Dépl.Grille Reine*	5,42	0,28	1,67	0
Toilet.*	8,75	4,17	3,75	2,78
Immob.*	36,67	71,67	64,72	81,67

Expérience 1 : Les ouvrières Normales sont issues d'une colonie avec reine.

Expérience 2 : Les ouvrières Orphelines sont issues d'une société privée de reine depuis au moins 4 mois.

Dépl. : déplacements ; Immob. : Immobilité ; Mors. : Morsures ; NOUR : Nourrices ; POURV : Pourvoyeuses ; T.C. Types comportementaux ; Toil. : Toilettes. * Fréquence relative moyenne ; ° Fréquence absolue moyenne.

Experiment 1 : Workers are sampled from queenright societies

Experiment 2 : Workers are sampled from queenless societies after queen removal more than 4 months ago.

Dépl. : Moving ; Grille reine : Queen Gauze ; Grille ouvrière : Worker Gauze ; Immob. : Immobility ; Mors. : Bites ; T.C. : Behavioural parameters ; Toil. : Self-grooming ; * relative mean frequency ; ° Absolute mean frequency.

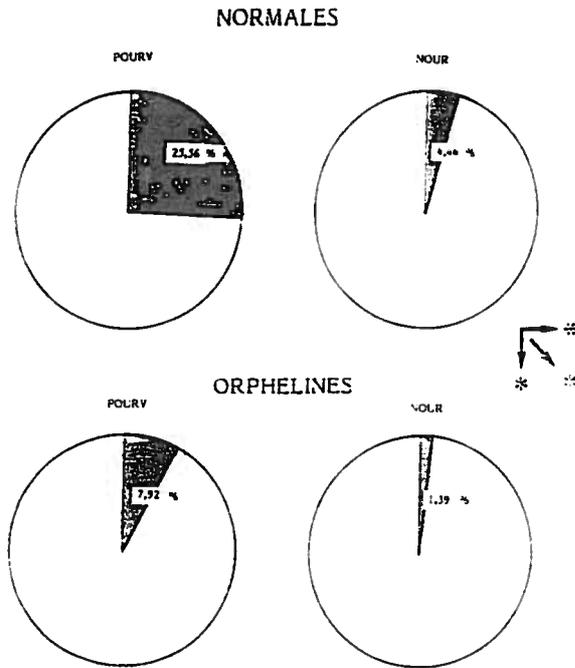


Fig. 1 : Répartition des Pourvoyeuses et des Nourrices sur la grille de la reine.
 Expérience 1 : Les ouvrières Normales sont issues d'une société avec reine
 Expérience 2 : Les ouvrières Orphelines sont issues d'une société privée de reine depuis au moins 4 mois

* Significatif avec le U de Mann-Whitney ($P \leq 0,05$)

Fig. 1 : Distribution of foragers (POURV) and nurses (NOUR) on queen gauze
 Experiment 1 : Workers are sampled from queenright societies
 Experiment 2 : Workers are sampled from queenless societies after queen removal more than 4 months ago

* Significant with U Mann-Whitney test ($P \leq 0.05$)

de la grille ouvrière (3,47 %) (significatif). Les nourrices, testées dans les mêmes conditions ne se répartissent pas de façon significativement différente sur l'une ou l'autre des grilles (grille reine, 4,44 % et grille ouvrière, 2,78 %). La reine hétérocoloniale est plus attractive pour les pourvoyeuses qu'elle ne l'est pour les nourrices (significatif).

- Expérience II

L'orphelinage diminue fortement le pouvoir attractif de la reine sur les Pourvoyeuses (significatif), l'effet n'est pas significatif chez les Nourrices.

2) L'orphelinage modifie le profil comportemental des ouvrières face à la reine hétérocoloniale (tableau I)

Le profil comportemental est mesuré, dans nos conditions expérimentales, par le nombre de types comportementaux différents et par les modifications qualitatives et quantitatives de ces divers types comportementaux.

- Le nombre de types comportementaux relevés est plus important chez les Pourvoyeuses que chez les Nourrices (significatif). Il diminue à la suite de l'orphelinage (différence significative chez les pourvoyeuses (figure 2).

- Les morsures de la grille reine et les déplacements sur la grille reine diminuent, mais cet effet n'est significatif que chez les Pourvoyeuses. (Figure 3).

- Les toilettes sont moins fréquents chez les ouvrières orphelines, la différence n'est significative que chez les Pourvoyeuses (Figure 3).

- Le niveau d'activité est différent selon l'échantillon d'ouvrières testé. Les immobilisations sont plus importantes chez les Nourrices (significatif). L'absence de la reine augmente fortement les immobilisations non seulement chez les Pourvoyeuses (significatif) mais aussi chez les Nourrices (significatif).

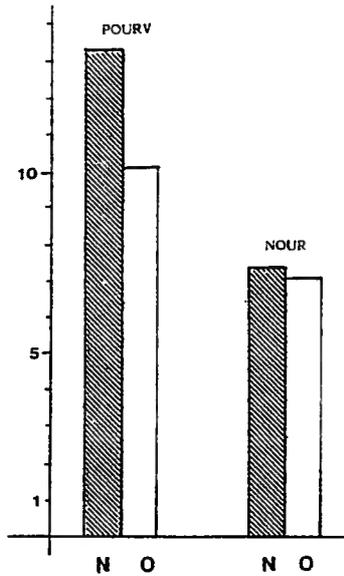


Fig. 2 : Nombre de types comportementaux différents
Pourv. : Pourvoyeuses ; Nour. : Nourrices
(voir légende fig. 1)

Fig. 2 : Number of different behavioural types
Pourv. : Foragers ; Nour. : Nourrices
(see legende fig. 1)

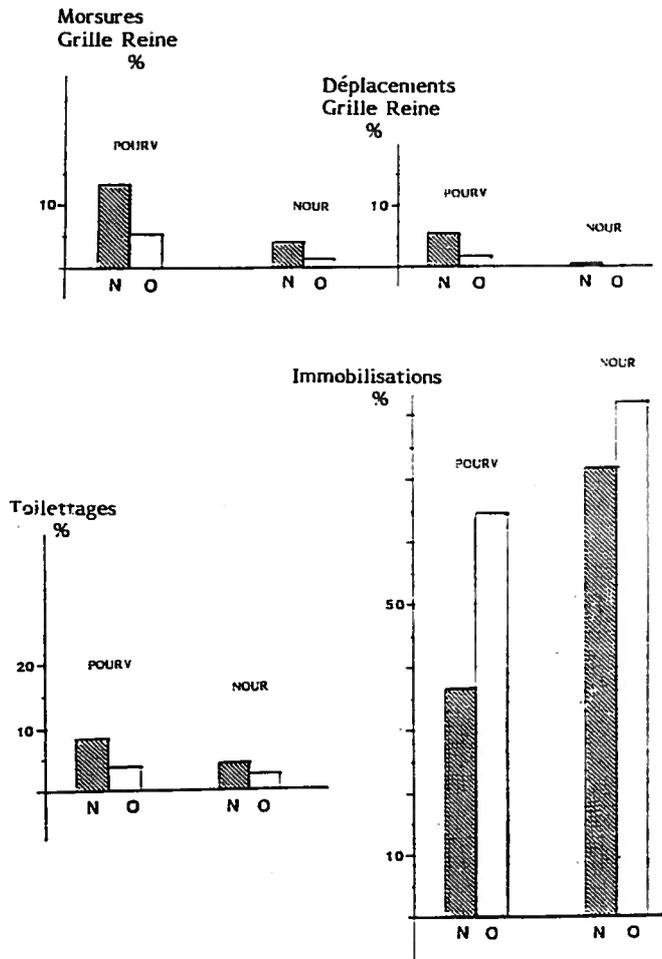


Fig. 3 : Les types comportementaux : modifications quantitatives
 Nour. : Nourrices ; Pourv. : Pourvoyeuses ; N : Normales ; O : Orphelines
 (voir légende fig. 1)

Fig. 3 : Behavioural types : quantitative modifications
 Nour. : Nurses ; Pourv. : Foragers ; N : queenright ; O : queenless
 (see legende fig. 1)

DISCUSSION

Une reine hétérocoloniale possède un certain pouvoir attractif pour des ouvrières non familières issues d'une colonie étrangère. Au cours d'une précédente étude, nous avons montré que ce pouvoir attractif est beaucoup plus faible que celui de la reine homocoloniale d'origine (Berton *et al.*, soumis (a)). Ce pouvoir attractif augmente après familiarisation, lorsque la reine étrangère est adoptée par les ouvrières dans les 48 heures qui suivent la mue imaginale. Deux mois après l'adoption, les jeunes ouvrières sont autant attirées par leur nouvelle reine que par la reine d'origine dont elles ont été séparées. Ces résultats suggèrent que le pouvoir attractif d'une reine est lié au phénomène de reconnaissance de la reine. Ils suggèrent également un apprentissage de l'odeur de la reine. Ils montrent de plus, que le phénomène de reconnaissance de l'odeur de la reine tout en étant lié au phénomène d'attraction peut en être dissocié, dans certaines conditions.

Le pouvoir attractif d'une reine, homocoloniale en particulier, est en outre très probablement lié à des facteurs physiologiques tels le développement ovarien, la fécondité ou le poids (Mercier *et al.*, 1985 (ab), chez *Plagiolepis pygmaea* ; Cammaerts & Scannu, 1985, chez *Myrmica rubra* ; Vargo & Fletcher, 1990, chez *Solenopsis invicta*). Ce facteur devrait être maîtrisé en partie puisque reine et ouvrières ont été testées en octobre, alors que la période de repos sexuel est amorcée depuis fin août.

L'étude présente montre une différence au niveau de la réponse des ouvrières issues d'une société normale au stimulus émis par une reine hétérocoloniale. Les pourvoyeuses sont plus attirées que les nourrices. Cette réponse est différente de celle provoquée par la présence de la reine homocoloniale d'origine qui attirait autant les deux types d'ouvrières (Berton *et al.*, soumis (b)). Ce précédent résultat suggérait "une décision innée ou apprise, c'est-à-dire déterminée par des programmes ontogénétiques ouverts ou fermés" (Mayr, 1974). Lorsque la reine hétérocoloniale est mise en présence des ouvrières, c'est le facteur expérimentiel qui prédomine dans nos conditions expérimentales et explique le comportement différent des pourvoyeuses (expérimentées) et des nourrices (inexpérimentées).

Les sociétés expérimentales orphelines de *Cataglyphis cursor* ont de grandes capacités de régulation, en particulier en ce qui concerne la fermeture de la société et la reconnaissance interindividuelle, puisque la décision sociale n'est pas différente de celle des sociétés normales (Berton, 1989). Il en est de même des sociétés naturelles orphelines de *Rhytidoponera confusa* qui ont les mêmes capacités de discrimination que les sociétés avec reine (Crosland, 1990). Bien que l'absence de la reine abaisse fortement le niveau d'activité de la société, altère les relations interindividuelles, la circulation de l'information et donc la structure sociale, les sociétés orphelines conservent une grande flexibilité comportementale.

REFERENCES

- BERTON F., 1989 - Les effets de l'orphelinage chez la Fourmi *Cataglyphis cursor* : organisation des sociétés sans reine et signification de la parthénogénèse thélytoque. Thèse Doct. Univ. Tours.
- BERTON F., LENOIR A., LE ROUX A.M. et LE ROUX G., 1989 - Attractivité de la reine homocoloniale de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). Modifications du répertoire comportemental après orphelinage. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5 : 145-152.

- BERTON F., LENOIR A., NOWBAHARI E. and BARREAU S. - Learning of queen attractant cues in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). soumis (a).
- BERTON F., LENOIR A., LE ROUX G. and LE ROUX A.M. - Orphaning effect on queen attractant power and worker behavioural repertoire in *Cataglyphis cursor* ants (Hymenoptera : Formicidae). soumis (b).
- CAGNIANT H., 1979 - La parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque chez la Fourmi *Cataglyphis cursor*. Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Insectes Soc.*, 26 : 51-60.
- CAMMAERTS M.C. et SCANNU M., 1985 - Etude de facteurs expliquant la variabilité des groupements d'ouvrières de *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera : Formicidae) autour de leur reine. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 115 : 13-28.
- CROSLAND M.W.J., 1990 - The influence of the queen, colony size and worker ovarian development on nestmate recognition in the ant *Rhytidoponera confusa*. *Anim. Behav.*, 39 : 413-425.
- KELLER L. et PASSERA L., 1989 - Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant, *Linepachemys humilis* (Mayr). *Anim. Behav.*, 37 : 733-740.
- MAYR E., 1974 - Behavior programs and evolutionary strategies. *Amer. Sci.*, 62: 650-659.
- MERCIER B., PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1985a - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiotepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). 1. La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. *Insectes Soc.*, 32 : 335-348.
- MERCIER B., PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1985b - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiotepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). 2. La fécondité des reines en condition expérimentale polygyne. *Insectes Soc.*, 32 : 349-362.
- RETANA J. and CERDA X., 1990 - Social organization of *Cataglyphis cursor* Ant Colonies (Hymenoptera, Formicidae) : Inter-, and Intraspecific Comparisons. *Ethology*, 84 : 105-122.
- VARGO L.E. and FLETCHER D.J.C., 1990 - On the relation on queen number and fecundity in polygynous colonies on the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.* in press.