

PROPRIETES PHYSIQUES ET ETHOLOGIQUES DES PISTES DE SIX ESPECES DE MYRMICINES

Marie-Claire CAMMAERTS¹, Roger CAMMAERTS¹ & Alain DEJEAN²

¹Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire (CP 160/11), Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles; ²Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Résumé : Nous avons comparé l'évolution temporelle du suivi de pistes artificielles chez six espèces de Myrmicines (*Myrmica rubra*, *Pheidole pallidula*, *Tetramorium caespitum*, *T. semilaeve*, *T. impurum*, *T. aculeatum*), en fonction de leur évaporation, de leur renforcement éventuel par les fourrageuses, de la luminosité ambiante, de la présence du facteur synergique situé au niveau du dernier sternite abdominal des ouvrières et de l'humidification du support.

Les rapports entre les propriétés des pistes et certaines caractéristiques écologiques des espèces sont discutés.

Mots-clés : *Myrmicinae*, piste, renforcement, synergie, luminosité, humidité.

Abstract : Physical and ethological properties of the trails of six species of *Myrmicinae*

We have compared the temporal evolution of the following of artificial trails in six species of *Myrmicinae* (*Myrmica rubra*, *Pheidole pallidula*, *Tetramorium caespitum*, *T. semilaeve*, *T. impurum*, *T. aculeatum*), in relation to the evaporation of the trails, the possible reinforcement by foragers, the ambient luminosity, the synergistic factor present on the workers' last sternite and the moistening of the substratum.

The links between these properties and some ecological characteristics of the species are discussed.

Key words : *Myrmicinae*, trail, reinforcement, synergy, luminosity, moisture.

INTRODUCTION

Nos études éthologiques et chimiques de la piste de plusieurs espèces de fourmis nous ont conduits à nous poser les questions suivantes :

- quelle est la durée d'action des phéromones de piste ?
- les pistes sont-elles renforcées par des exploratrices ?
- le suivi d'une piste et son renforcement sont-ils identiques à la lumière et à l'obscurité ?
- l'humidification du support influence-t-elle l'activité de la piste ?

Le présent travail répond à ces questions pour 6 espèces de Myrmicines qui ont déjà fait l'objet d'études en laboratoire. Ceci devrait permettre d'établir un lien entre l'écologie de ces espèces et les caractéristiques physiques et éthologiques de leur piste.

Les Myrmicines étudiées vivent dans des milieux parfois très différents. *Pheidole pallidula* et *Tetramorium semilaeve* nichent dans le sol de milieux secs méditerranéens. Trois espèces peuplent des milieux ouverts de la zone tempérée humide : *Tetramorium caespitum* habite surtout des sols chauds et pauvres (notamment sablonneux), *Myrmica rubra*, des sols tempérés plus riches (prés, jardins, friches), et *Tetramorium impurum*, des sols plus froids et pauvres (jusqu'à 2.400 m d'altitude dans les Pyrénées). Enfin, *Tetramorium (Macromischoides) aculeatum* est une espèce arboricole de la zone équatoriale africaine. Les ouvrières de ces espèces tracent des pistes à l'aide du contenu de

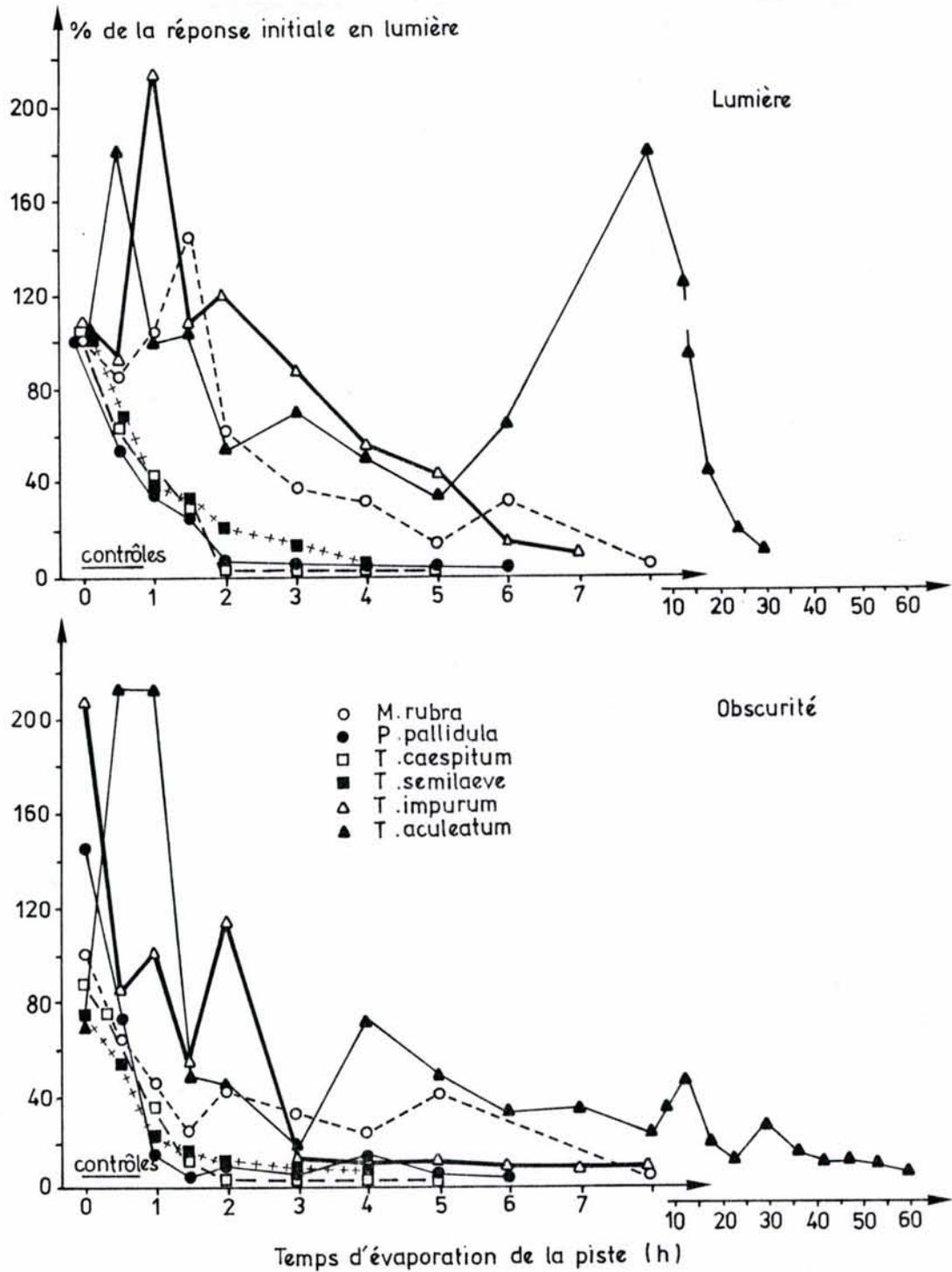


Figure 1. Evolution temporelle des suivis de piste, à la lumière et à l'obscurité.

Des pistes tracées depuis différents temps sont présentées aux ouvrières sur leur aire de récolte. Les médianes des nombres d'arcs de 10° parcourus le long des pistes sont exprimées en pourcentage de la réponse initiale observée à la lumière.

Figure 1. Temporal evolution of the trail following, in the light and in the dark.

Trails at different ages are presented to workers in the foraging area. The medians of the numbers of 10° arcs followed along trails are given in percentages of the initial response in the light.

leur glande à poison et disposent d'un facteur synergique au niveau de leur dernier sternite abdominal (CAMMAERTS 1982; CAMMAERTS et CAMMAERTS 1990; CAMMAERTS *et al.* 1991; CAMMAERTS *et al.*, inédit; DETRAIN et CAMMAERTS 1991).

MATERIEL ET METHODES

Récolte et élevage. Les espèces étudiées proviennent des régions suivantes : *P. pallidula* et *T. semilaeve* : Pyrénées-Orientales (Banyuls et Cap de Creus) ; *T. caespitum* : Lorraine (Esch-sur-Alzette) ; *T. impurum* : Ardennes (Vierves) ; *M. rubra* : région limoneuse de la Belgique (Bruxelles, La Louvière) ; *T. aculeatum* : Cameroun (Yaoundé, A. Dejean, leg.).

Au laboratoire, des fragments de sociétés sont maintenus dans des éprouvettes en verre dont le fond constitue un réservoir d'eau obturé par un bouchon de coton. Ces tubes sont placés des bacs de polyéthylène qui servent d'aire de récolte et dans lesquels de la nourriture (eau sucrée, insectes morts) est déposée en dehors des périodes d'expérimentation.

Réalisation et présentation de pistes artificielles - Quantification du suivi des ouvrières. Des circonférences (Diamètre proportionnel à la taille des ouvrières : 10 cm pour *M. rubra* et 6,3 cm pour les autres espèces) tracées au crayon sur du papier blanc extra-strong et divisées en arcs de 10°, sont marquées à la plume de normographe d'un extrait acétonique de 1,6 (*M. rubra*) ou 1 (autres espèces) glandes à poison, additionné ou non d'un extrait acétonique de 1,6 (*M. rubra*) ou 1 (autres espèces) derniers sternites d'ouvrière. Les concentrations par cm sont donc identiques pour toutes les espèces. Ces concentrations sont les plus proches de celles optimales (EVERSHED *et al.* 1982; CAMMAERTS et CAMMAERTS 1990; CAMMAERTS *et al.* 1991; CAMMAERTS *et al.*, inédit; DETRAIN et CAMMAERTS 1991). Ces pistes artificielles sont déposées sur une aire de récolte, sans récompense, alimentaire ou autre, et les nombres d'arcs parcourus sans discontinuité par quelques dizaines d'ouvrières sont notés durant 10 minutes. Les pistes sont ensuite enlevées, sauf lors des études du renforcement. Les suivis de piste sont quantifiés par les médianes (et quartiles) des nombres obtenus. Pour mieux comparer les six espèces entre elles, ces médianes sont ensuite exprimées en pourcentage de la réponse initiale observée à l'obscurité (dans le cas de l'étude de l'effet du facteur synergique et de l'humidification des pistes chez *T. aculeatum*) ou à la lumière (dans le cas de toutes les autres études).

Les expériences menées à la lumière le sont dans une ambiance lumineuse d'environ 6000 à 12000 erg/cm².sec. Les expériences menées à "l'obscurité" se font dans le noir, une lampe rouge de chambre photographique (environ 1500 erg/cm².sec) n'étant allumée au-dessus de l'aire de récolte que durant le temps de comptage.

L'humidification des papiers supportant les pistes est obtenue en plaçant ces papiers sur un drap de coton imbibé d'eau jusqu'au moment de leur présentation aux fourmis.

RESULTATS

Evolution temporelle du suivi de piste (Fig. 1)

Des pistes sont suivies après avoir été maintenues à l'écart des fourmis durant jusqu'à 30 h chez *T. aculeatum*, 7 h chez *M. rubra*, 3 h (à l'obscurité) ou 7 h (en lumière) chez *T. impurum*, 3 à 4 h chez *T. semilaeve*, 2 h chez *T. caespitum* et 1 h 1/2 chez *P. pallidula*.

Les réponses de *T. aculeatum*, *T. impurum* et *M. rubra* présentent, contrairement à celles des autres espèces, de brusques augmentations qu'un renforcement des pistes expliquerait. Une augmentation correspondrait au passage, durant un comptage, de quelques fourmis renforçant la piste (voir point suivant).

Les cinq espèces européennes suivent mieux leur piste à la lumière, à l'exception de *T. impurum* et *P. pallidula*, qui les suivent mieux à l'obscurité quand les pistes sont à leur

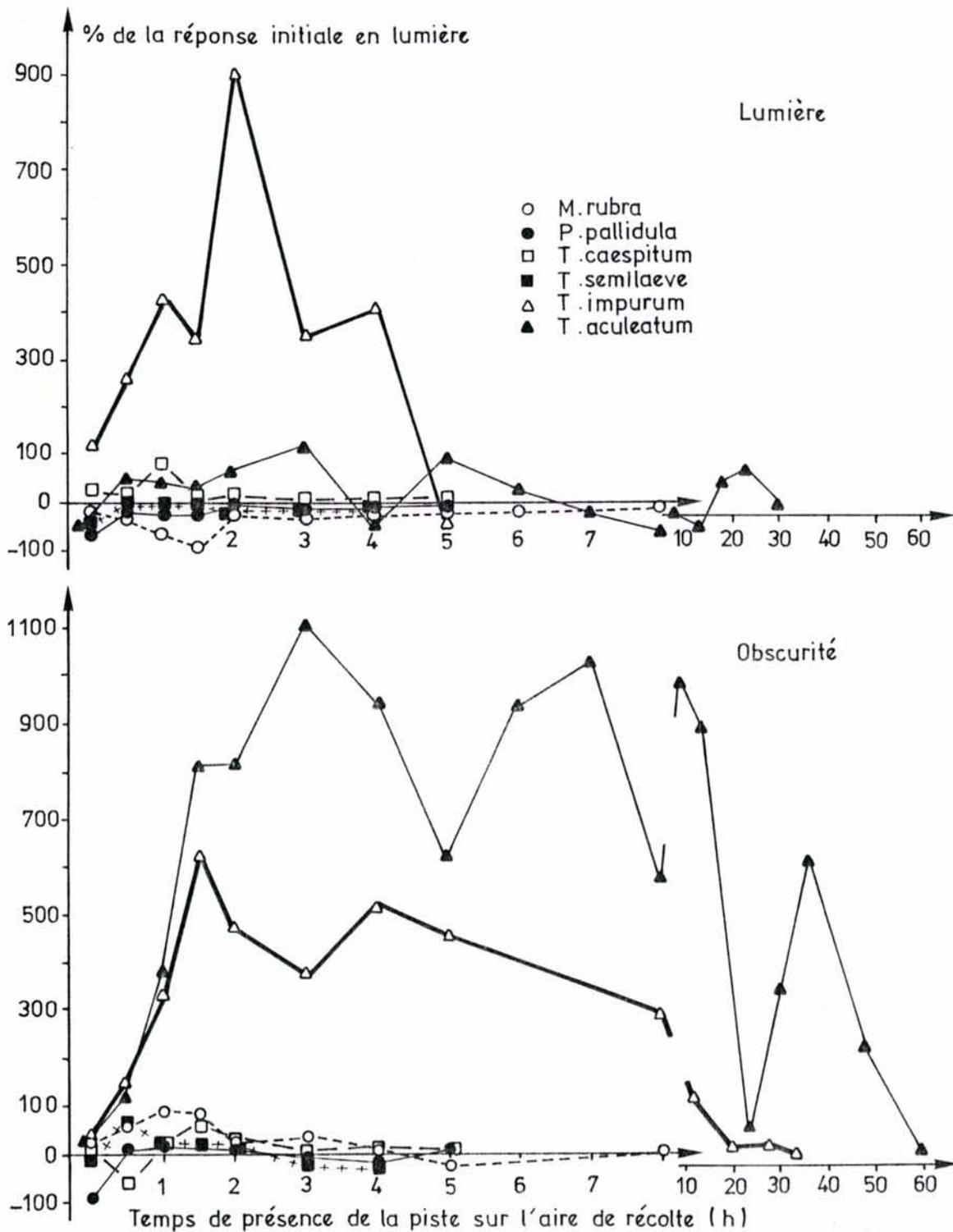


Figure 2. Renforcement des pistes par les ouvrières à la lumière et à l'obscurité.

Ce comportement est quantifié par la différence entre les valeurs de suivis de pistes laissées en place sur l'aire de récolte et celles de pistes présentées après avoir été tenues à l'écart des fourmis. Les suivis des fourmis sont quantifiés comme expliqué en Fig. 1.

Figure 2. Reinforcement of trails by workers exposed to the light or to the dark.

This behaviour is quantified by the difference between the following of trails remaining in the foraging area and of trails presented after isolation from ants. The trail following is quantified as in Fig. 1.

concentration optimale. L'espèce africaine, *T. aculeatum*, répond tantôt mieux à la lumière, tantôt mieux à l'obscurité.

Renforcement de la piste (Fig. 2)

Des pistes laissées sur l'aire de récolte depuis le temps initial de leur marquage peuvent être renforcées par les fourmis qui les suivent et permettent d'établir des graphiques similaires à ceux de la Fig. 1. Le renforcement peut être mesuré par les différences entre les valeurs des suivis de telles pistes et des suivis de pistes présentées après un temps connu d'évaporation (Fig. 1). Ces différences, représentées en Fig. 2, montrent que le renforcement est prononcé chez *T. aculeatum* et chez *T. impurum*, et plus particulièrement à l'obscurité chez la première de ces espèces. Des 4 autres espèces, *M. rubra* présente la meilleure évidence d'un renforcement, mais faible et à l'obscurité. Il est clair qu'en l'absence de récompense, *P. pallidula* ne renforce pas ses pistes.

Effet du facteur synergique (Fig. 3)

L'effet synergique d'un extrait de dernier sternite peut se déduire de la différence entre les suivis de pistes d'âges connus marquées ou non de cet extrait (Fig. 3). Cet effet est manifeste au début, sauf chez *T. semilaeve*. Chez *T. aculeatum*, il n'apparaît pleinement qu'après 15 minutes car, au départ, une piste augmente fortement la vitesse de déplacement des fourmis (CAMMAERTS *et al.*, inédit). Chez toutes les espèces, sauf chez *P. pallidula*, la synergie diminue rapidement au cours du temps : elle cesse après 15 minutes chez *T. caespitum*, après 15 à 30 minutes chez *T. aculeatum*, 30 à 45 minutes chez *T. impurum*, et 60 minutes environ chez *M. rubra*. Chez *T. impurum* et *T. aculeatum*, elle reprend ultérieurement de manière aléatoire, suite à un renforcement de la piste. Quant à *P. pallidula*, l'effet de son facteur synergique n'est pas très prononcé à sa concentration optimale mais il diminue ensuite lentement, prolongeant ainsi la durée de vie de la piste.

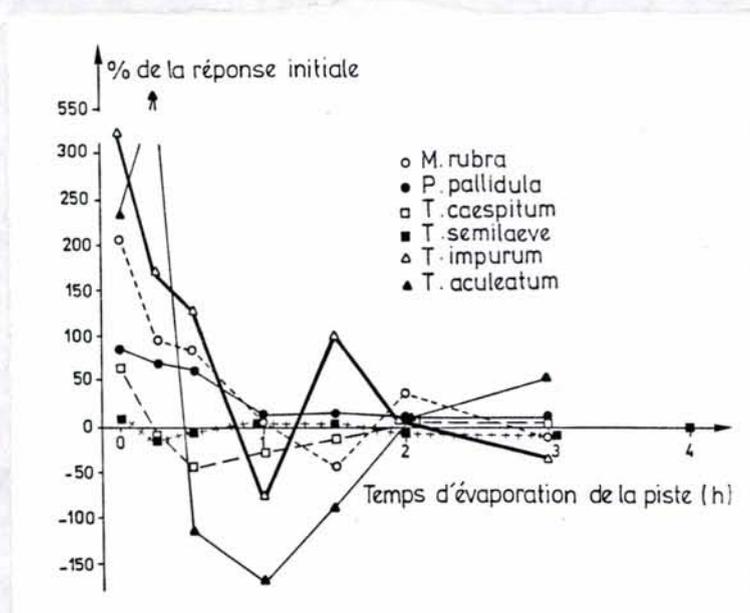


Figure 3. Effet synergique d'un extrait de dernier sternite.

Cet effet est quantifié par la différence entre les valeurs de suivis de pistes sèches marquées ou non de cet extrait, à l'obscurité (*T. aculeatum*) ou à la lumière (autres espèces). La différence est exprimée en pourcentage de la réponse initiale sur piste non marquée d'extrait de dernier sternite.

Figure 3. Synergistic effect of a last sternite extract.

This effect is quantified by the difference between the following of dry trails marked or not with this extract, in the dark (*T. aculeatum*) or in the light (other species). The difference is given in percentages of the initial response on trails not marked with a last sternite extract.

Effet de l'humidification du support sur le suivi de piste (Figs. 4, 5)

Il faut envisager le cas de pistes tracées uniquement avec des extraits de glandes à poison, et celui de pistes plus naturelles, marquées d'extraits de glandes à poison et de derniers sternites.

L'effet de l'humidification du support sur le suivi de la phéromone de piste peut s'évaluer par la différence entre les valeurs des suivis de pistes marquées uniquement de cette phéromone et humidifiées ou non (Fig. 4). Cet effet est négatif, sauf durant les 15 premières minutes d'évaporation, chez *T. impurum* et, à un moindre degré, chez *M. rubra*. L'effet destructeur de l'eau est le plus accentué chez *T. aculeatum*.

L'influence de l'humidification du support sur l'effet du facteur synergique de la piste peut se déceler à travers l'activité de ce facteur sur support humide. Cette activité est donnée par la différence entre les suivis de pistes humidifiées et marquées ou non du facteur (Fig. 5). Chez *P. pallidula*, *T. caespitum*, *T. aculeatum* et *M. rubra*, l'activité du facteur synergique sur support humide est quasi nulle, et entraîne même, chez les trois dernières espèces, des suivis inférieurs à ceux observés sur support sec. L'effet destructeur de l'eau sur le facteur synergique n'est complet qu'après 15 minutes chez *T. impurum* et après 30 minutes chez *T. semilaeve*. Chez cette dernière espèce, l'effet du facteur synergique, si difficile à percevoir sur support sec (Fig. 3), apparaît donc clairement sur pistes humides et subsiste une vingtaine de minutes.

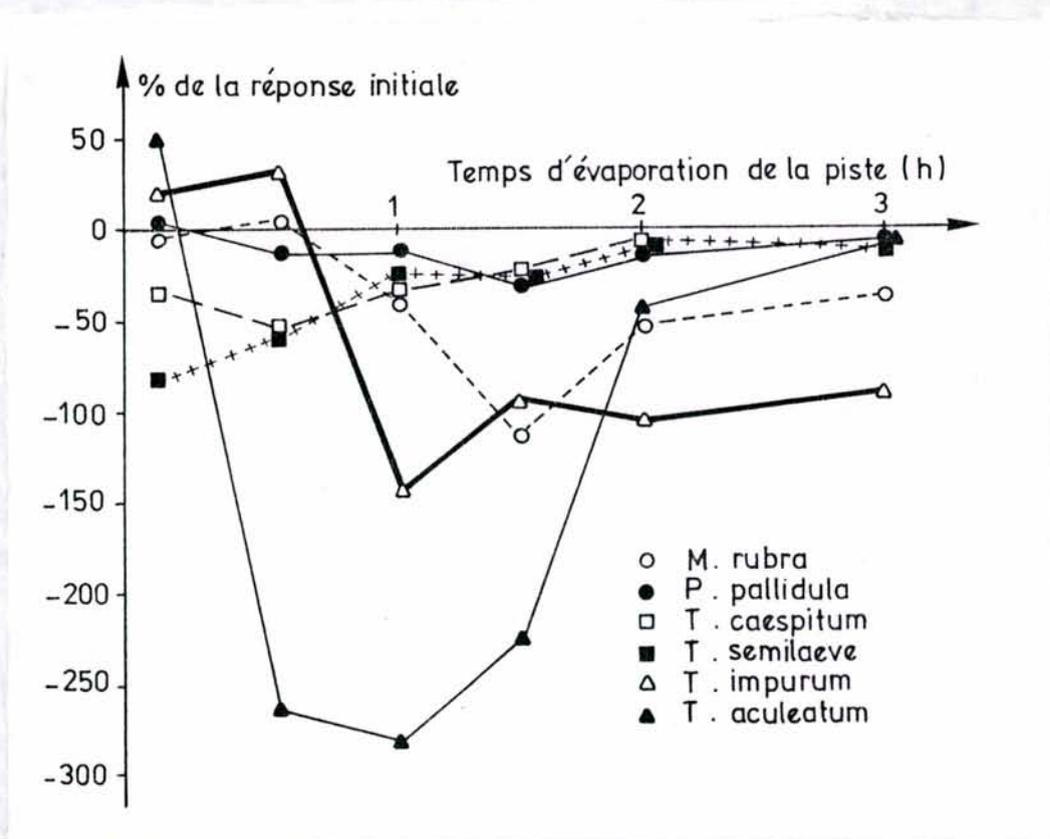


Figure 4. Influence de l'humidification du support sur l'activité de la phéromone de piste.

Cette influence est évaluée par la différence entre les valeurs de suivis de pistes marquées de la phéromone et humidifiées ou non, à l'obscurité (*T. aculeatum*) ou à la lumière (autres espèces). La différence est exprimée en pourcentage de la réponse initiale sur piste sèche.

Figure 4. Effect of moistening the substratum on the activity of the trail pheromone.

This effect is evaluated by the difference between the following of trails marked with the pheromone and moistened or not, in the dark (*T. aculeatum*) or in the light (other species). The difference is given in percentages of the initial response on a dry trail.

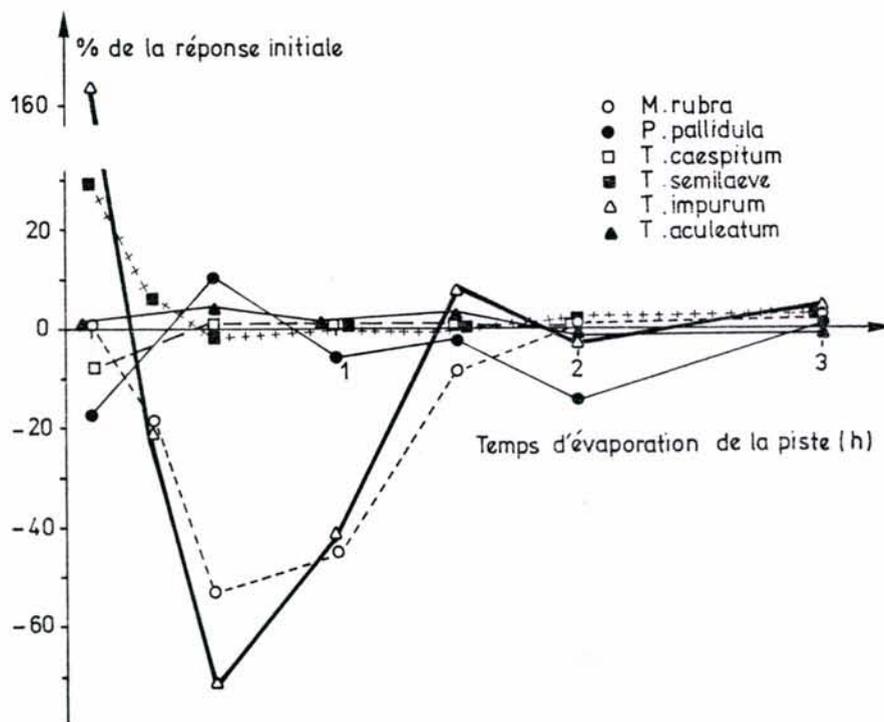


Figure 5. Influence de l'humidification du support sur l'activité du facteur synergique. La procédure est identique à celle donnée en Fig. 3, mais les pistes sont ici humidifiées.
Figure 5. Effect of moistening the substratum on the activity of the synergistic factor. The procedure is identical to that of Fig. 3, except that the trails are moistened.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

La durée d'action de la phéromone de piste déposée à sa concentration optimale est la plus courte chez *P. pallidula*, *T. caespitum* et *T. semilaeve* (1 à 4 h), intermédiaire chez *M. rubra* et *T. impurum* (3 à 7 h) et la plus longue chez *T. aculeatum* (30 h environ).

En général, les espèces européennes étudiées suivent mieux leurs pistes à la lumière.

T. aculeatum, *T. impurum* et, dans une moindre mesure, *M. rubra*, renforcent leur piste à l'obscurité, sans récompense.

Sur piste sèche, l'extrait de dernier sternite a un effet synergique très bref chez *T. semilaeve* (durant moins de 10 minutes), durant 15 à 60 minutes chez *T. caespitum*, *T. aculeatum*, *T. impurum* et *M. rubra*, et persistant durant près de 4 h chez *P. pallidula*.

Chez toutes les espèces étudiées, l'humidification du support diminue radicalement, mais plus lentement chez *T. impurum* et *M. rubra*, le suivi des phéromones de piste. L'humidification du support anéantit aussi l'effet du facteur synergique (ce facteur une fois humidifié diminue même parfois l'activité de la phéromone de piste), sauf chez *T. semilaeve* où l'effet synergique persiste durant près de 20 minutes.

L'influence de la lumière sur le suivi et le renforcement des pistes pourrait être liée au mode de vie, nocturne (*T. aculeatum*) ou diurne (espèces européennes), des espèces étudiées.

L'évolution du suivi des pistes est fonction de la quantité restante de phéromone (elle-même fonction de la volatilité, du degré d'adsorption et de la stabilité des substances en cause). Mais elle dépend aussi de la sensibilité et de la réactivité des ouvrières. L'influence de l'humidification du support sur le suivi des pistes s'explique par les différentes solubilités dans l'eau des substances de piste. Les résultats suggèrent que, chez certaines espèces, le mélange "phéromone de piste et facteur synergique" soit plus soluble dans l'eau que la phéromone seule.

La durée d'action des pistes et leur perte d'activité suite à leur humidification sont connues chez d'autres fourmis. Ainsi, les pistes chimiques durent plus de 9 semaines chez *Oecophylla longinoda* (BEUGNON et DEJEAN 1992), 3 semaines chez une *Eciton* (SCHNEIRLA et BROWN 1950), 5 jours chez *Tetramorium bicarinatum* (BLUM et ROSS 1965), 1 jour chez *Monomorium pharaonis* et 2 à 3 heures chez *M. minimum* (BLUM 1966). Les pistes d'*Atta texana* et d'*O. longinoda* persistent sur support humide (MOSER et BLUM 1963; BEUGNON et DEJEAN 1992), celles de *T. bicarinatum*, pas (BLUM et ROSS 1965).

On peut tenter un premier rapprochement entre les particularités écologiques des espèces étudiées dans ce travail et les propriétés physiques et éthologiques de leurs pistes. *Tetramorium aculeatum*, vivant en milieu équatorial, dispose d'une phéromone de piste peu volatile et renforce ses pistes la nuit. Celles-ci sont cependant effacées à chaque pluie, c'est-à-dire quasi journalièrement. L'espèce méditerranéenne *P. pallidula*, dont la phéromone de piste est volatile et qui ne renforce pas ses pistes, dispose d'un facteur synergique peu volatil qui en prolonge l'activité. *Tetramorium impurum*, vivant en milieux pauvres et souvent froids dispose d'une phéromone de piste assez peu volatile et renforce sensiblement ses pistes. *Tetramorium caespitum* et *T. semilaeve*, qui peuplent des milieux assez pauvres et chauds, ne renforcent guère leurs pistes qu'elles tracent avec des substances volatiles mais elles parviendraient, de ce fait, à distinguer aisément les pistes récentes des plus anciennes. *Myrmica rubra*, de milieux plus riches, semble se situer entre ces extrêmes : elle dispose de phéromones moyennement volatiles et renforce légèrement ses pistes à l'obscurité. Les phéromones de piste et leurs substances synergiques ont sans doute été optimisées en fonction de l'éthologie et de l'écologie de chaque espèce.

Remerciements. Ce travail a été réalisé grâce au projet CAMPUS "Impact des fourmis arboricoles sur les essences tropicales d'intérêt économique" (108/CD/90).

REFERENCES

- BEUGNON, G. et DEJEAN, A., 1992. - Adaptive properties of the chemical trail system of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *Ins. Soc.* 39, 341-346.
- BLUM, M.S., 1966. - The source and specificity of trail pheromones in *Termitopone*, *Monomorium* and *Huberia*, and their relation to those of some other ants. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 41, 155-160.
- BLUM, M.S. et ROSS, N., 1965. - Chemical releasers of social behaviour. V. Source, specificity and properties of the odour trail pheromone of *Tetramorium guineense* (Formicidae : Myrmicinae). *J. Ins. Physiol.*, 11, 857-868.
- CAMMAERTS, M.-C., 1982. - Une source inédite de phéromone chez *Myrmica rubra* L. *Ins. Soc.*, 29, 524-534.
- CAMMAERTS, M.-C. et CAMMAERTS, R., 1990. - Etude éthologique de la phéromone de piste de *Tetramorium semilaeve* et *T. meridionale*. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 6, 253-260.
- CAMMAERTS, M.-C., VERHAEGHE, J.-C., CAMMAERTS, R. et LESSEUX, R. 1991. - A hitherto unknown ethological factor in the ant *Tetramorium impurum* (Myrmicinae). *Behavioural Processes*, 23, 193-203.
- DETRAIN, C. et CAMMAERTS, M.-C., 1991. - A new pheromone in the ant *Pheidole pallidula* (Myrmicinae). *Behavioural Processes*, 24, 123-132.
- EVERSHED, R.P., MORGAN, E.D. et CAMMAERTS, M.-C., 1982. - 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants. *Ins. Biochemistry*, 12, 383-391.
- MOSER, J.C. et BLUM, M.S., 1963. - Trail marking substance of the Texas leaf-cutting ant: source and potency. *Science*, 140, 1228.
- SCHNEIRLA, T.C. et BROWN, R.Z., 1950. - Army-ant life and behavior under dry-season conditions. 4. Further investigations of cyclic processes in behavioral and reproductive functions. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 95, 263-353.