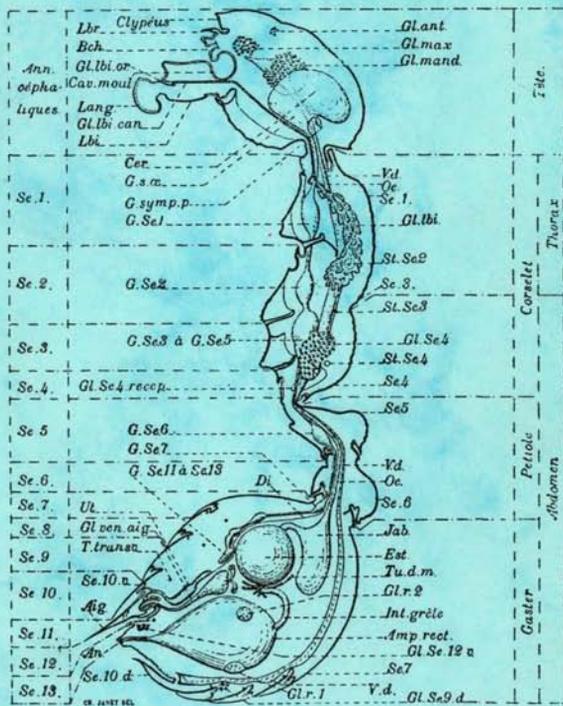


# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Vincent FOURCASSIÉ)

**VOL. 12 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
ALBI 2-4 Septembre 1998**



(d'après C. Janet, 1902)

# **ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX**

Édités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD, Vincent FOURCASSIÉ)

**VOL. 12 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
ALBI 2-4 Septembre 1998**

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-11-2

Dépôt légal : 1er trimestre 1999

Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

Vincent FOURCASSIÉ  
Laboratoire d'Éthologie et Psychologie Animale  
UMR CNRS 5550  
Université Paul-Sabatier  
118 Route de Narbonne  
31062 Toulouse Cedex

Prix : 100 Francs

**J.-P. LACHAUD :**

**Laboratoire d'Éthologie et Psychologie Animale (LEPA)**  
UMR CNRS 5550  
Université Paul-Sabatier  
118 Route de Narbonne  
31062 Toulouse Cedex (France)  
Tél. : (33).05.61.55.62.29  
Fax : (33).05.61.55.61.54

et

**El Colegio de la Frontera SUR (ECOSUR)**  
Apdo. Postal 36  
Carretera Antiguo Aeropuerto Km 2.5  
30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)  
Tél. : (52) 962.8.10.77  
Fax : (52) 962.8.10.15  
e-mail : jlachaud@tap-ecosur.edu.mx

**V. FOURCASSIÉ :**

**Laboratoire d'Éthologie et Psychologie Animale (LEPA)**  
UMR CNRS 5550  
Université Paul-Sabatier  
118 Route de Narbonne  
31062 Toulouse Cedex (France)  
Tél. : (33).05.61.55.88.71  
Fax : (33).05.61.55.61.54  
e-mail : fourcass@cict.fr

# COLLOQUE INSECTES SOCIAUX ALBI - 2-4 Septembre 1998

## LISTE DES PARTICIPANTS

-----

ANDERSON Carl (Aarhus, Danemark)	KONATE Souleymane (Paris France)
ARMENGAUD Catherine (Toulouse, France)	LE ROUX Anne-Marie (Tours, France)
ARON Serge (Bruxelles, Belgique)	LE ROUX Guy (Tours, France)
ASTRUC Cyril (Gif sur Yvette, France)	MAILLEUX Anne-Catherine (Bruxelles, Belgique)
BAC Carmen (Bellatera, Espagne)	MARTINET Pascal (Chasse-sur-Rhône, France)
BELZUNCES Luc (Avignon, France)	MENENDEZ Laetitia (Toulouse, France)
BEUGNON Guy (Toulouse, France)	MERCIER Jean-Luc (Tours, France)
BILLEN Johan (Leuven, Belgique)	MERDACI Kemel (Paris, France)
BLASQUEZ Didier (Mairie Bordeaux, France)	MILLOR Jésus (Bruxelles, Belgique)
BLANCHARD Jean-Michel (Saix, France)	MONNIN Thibaud (Sheffield, Royaume-Uni)
BORDEREAU Christian (Dijon, France)	NEVERS Gilles (Gardonne, France)
BOULAY Raphaël (Tours, France)	NICOLIS Stamatis Christian (Bruxelles, Belgique)
BREDARD Carole (Toulouse, France)	NOGUE Georges (Saint Jory, France)
CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique)	NOWBAHARI Elise (Villetaneuse, France)
CAUSSE Michel (Saix, France)	ORIVEL Jérôme (Villetaneuse, France)
CAUSSIN Sébastien (Albi, France)	PAULMIER Ivan (Paris, France)
CAZENUEVE Eric (Merignac, France)	PEETERS Christian (Paris, France)
CERDA Xim (Sevilla, Espagne)	PEPPUY Alexis (Dijon, France)
CHAGNÉ Philippe (Toulouse, France)	PICARD-NIZOU Anne-Lorraine (Bures sur Yvette, France)
CHAMERON Stéphane (Toulouse, France)	PRATE Michel (Toulouse, France)
CORBARA Bruno (Clermont-Ferrand, France)	RASSE Philippe (Bruxelles, Belgique)
CORBIÈRE Michelle (Toulouse, France)	RATNIEKS Francis (Sheffield, Royaume-Uni)
CUBIZOLLES Laurent (Albi, France)	RAULT Magali (Avignon, France)
D'ETTORRE Patrizia (Tours, France)	REMESY Marie-Claude (Mairie Toulouse, France)
DAHBI Abdallah (Villetaneuse, France)	RIVAUT Colette (Rennes, France)
DENEUBOURG Jean-Louis (Bruxelles, Belgique)	ROBERT Alain (Dijon, France)
DETRAIN Claire (Bruxelles, Belgique)	ROISIN Yves (Bruxelles, Belgique)
DEVIGNE Cédrec (Bruxelles, Belgique)	ROJO DE LA PAZ Alain (Le Mans, France)
DELGARDE Stéphanie (Créteil, France)	ROULAND Corinne (Créteil, France)
ERRARD Christine (Tours, France)	SCHATZ Bertrand (Toulouse, France)
EVEILLARD Patrice (Mairie Toulouse, France)	SCHOETERS Eric (Leuven, Belgique)
FOUCAUD Sébastien (Toulouse, France)	SCHWAMMBERGER Karl-Heinz (Bochum, Allemagne)
FOURCASSIÉ Vincent (Toulouse, France)	SENNEPIN Alain (Saint-Priest La Prugne, France)
GAJU RICART Miguel (Cordoba, Espagne)	TASTAYRE Gérard (Cambon d'Albi, France)
GARCIA Cristobal (Bellatera, Espagne)	THÉRAULAZ Guy (Toulouse, France)
GAUTHIER Monique (Toulouse, France)	TINDO Maurice (Villetaneuse, France)
GERVEI Jacques (Toulouse, France)	TUSSAC Marc (Castelmourou, France)
GUEZ David (Avignon, France)	VERHAEGHE Jean-Claude (Treignes, Belgique)
HAUTIER Bernardt (Gardonne, France)	VIEAU Florent (Nantes, France)
JOURDAN Hervé (Toulouse, France)	VILLENEUVE-SEGUIER Frédéric (Toulouse, France)

## TABLE DES MATIERES

1.	Répartition des tâches dans les sociétés d'insectes : histoire naturelle, ergonomie et information. par F.L.W. Ratnieks & C. Anderson .....	p. 1
2.	Auto-organisation et reconnaissance coloniale : le modèle de l'agrégation de la blatte. par C. Rivault, G. Théraulaz, A. Cloarec & J.-L. Deneubourg .....	p. 11
3.	Modèle de division du travail basé sur des seuils de réponse chez une fourmi ponérine. par B. Schatz, E. Bonabeau J.-P., G. Théraulaz & J.-L. Deneubourg .....	p. 19
4.	La division du travail entre récolteuses de pollen et de nectar chez le bourdon <i>Bombus terrestris</i> L. (Hymenoptera, Apidae). par J.-C. Verhaeghe, X. Simon, A. Vandewiele & N.R. Bogatyrev .....	p. 23
5.	Reconnaissance intercoloniale et niveau d'agression chez la fourmi ponérine, <i>Ectatomma tuberculatum</i> . par R. Fénéron, E. Nowbahari & F. Dutrou .....	p. 33
6.	La reconnaissance de son oeuf par la femelle de guêpe poliste en société polygyne. par J. Gervet & M. Pratte .....	p. 37
7.	Reconnaissance et structure sociale chez les guêpes <i>Polistes</i> . par M. Pratte .....	p. 45
8.	Polygynie et stratégies reproductrices chez une ponérine néotropicale, <i>Ectatomma ruidum</i> . par J.-P. Lachaud, A. Cadena, G. Pérez-Lachaud & B. Schatz .....	p. 53
9.	Trophallaxie proctodéale chez la fourmi esclavagiste <i>Polyergus rufescens</i> . par P. D'Ettoire & C. Errard .....	p. 61
10.	Chasse en embuscade chez la fourmi néotropicale <i>Ectatomma ruidum</i> (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). par B. Schatz, J.-P. Lachaud & W.T. Wcislo .....	p. 65
11.	Influence du jeûne sur les acteurs du recrutement chez <i>Lasius niger</i> . par A.-C. Maillieux, C. Detrain, F. Saffre & J.-L. Deneubourg .....	p. 73
12.	Effet de la distance sur le recrutement alimentaire chez la fourmi <i>Lasius niger</i> (L.). par C. Devigne & C. Detrain .....	p. 79
13.	Influence du nombre d'individus sur les caractéristiques des déplacements lors de l'exploration de l'espace chez la fourmi <i>Messor sancta</i> . par C. Bredard, R. Lucas, M. Le Calvez, V. Fourcassié, S. Guérin & G. Théraulaz .....	p. 87

14. Marquage des aires de récolte et des abords et entrées de nids chez *Tetramorium caespitum* et *T. impurum*.  
par M.-C. Cammaerts & R. Cammaerts ..... p. 93
15. Localisation du nid et du site alimentaire sur la base de repères terrestres chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae).  
par S. Chameron & G. Beugnon ..... p. 97
16. Apprentissage temporel chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae).  
par B. Schatz, G. Beugnon & J.-P. Lachaud ..... p. 101
17. Apprentissage d'une séquence visuelle chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae).  
par S. Chameron, B. Schatz, G. Beugnon & T.S. Collett ..... p. 105
18. Apprentissage spatial et mémoire de référence chez l'abeille.  
par M. Gauthier, D. Guez, P. Deglise & M. Lambin ..... p. 113
19. Effets d'antagonistes cholinergiques sur l'histochimie de la cytochrome oxydase dans le cerveau d'abeille.  
par C. Armengaud, J. Aït-Oubah & M. Gauthier ..... p. 121
20. Influence de l'octopamine sur le comportement trophallactique de la fourmi *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae).  
par R. Boulay, J. Auger, E.J. Godzinska & A. Lenoir ..... p. 127
21. Etude sur les fondations des colonies chez *Manica rubida* : production d'ouvrières et stock de spermatozoïdes des reines.  
par A. Lenoir, C. Bressac, A.-M. Le Guisquet & C. Chevrier ..... p. 131
22. Rôle des glandes de l'appareil à venin dans la communication chez *Messor barbarus* (Hymenoptera, Formicidae).  
par A. Heredia, J.-C. de Biseau & C. Detrain ..... p. 135
23. Les organes neurohémaux périsympathiques des fourmis et différences entre les castes femelles.  
par E. Schoeters & J. Billen ..... p. 139
24. Comportement sexuel et phéromones chez deux espèces sympatriques de *Macrotermes* asiatiques, *M. annandalei* et *M. barneyi* (Isoptera, Macrotermitinae). Mise en évidence de nouvelles glandes sexuelles.  
par A. Peppuy, A. Robert & C. Bordereau ..... p. 143
25. 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.  
par F. Vieau ..... p. 151
26. Les termites de l'île de la Réunion et leur importance économique.  
par C. Bordereau, A. Peppuy, S. Connétable & A. Robert ..... p. 159

27.	Les fourmis comme bio-indicateurs : l'exemple de la myrmécofaune néo-calédonienne. par H. Jourdan & J. Chazeau .....	p. 165
28.	Une coccinelle myrmécophile associée à la fourmi arboricole <i>Dolichoderus bidens</i> (Dolichoderinae). par B. Corbara, A. Dejean & P. Cerdan .....	p. 171
29.	Symbioses entre termites et fourmis : structures et implications. par A. Sennepin .....	p. 181
INDEX DES AUTEURS .....		p. 191
INDEX DES MOTS-CLÉS .....		p. 193
KEY WORDS INDEX .....		p. 199
REMERCIEMENTS .....		p. 205

## CONTENTS

1. Task partitioning in insect societies: natural history, ergonomics, and information.  
by F.L.W. Ratnieks & C. Anderson ..... p. 1
2. Auto-organization and strain odour recognition: cockroach aggregation example.  
by C. Rivault, G. Théraulaz, A. Cloarec & J.-L. Deneubourg ..... p. 11
3. Model of division of labor based on response threshold in a ponerine ant.  
by B. Schatz, E. Bonabeau J.-P., G. Théraulaz & J.-L. Deneubourg  
..... p. 19
4. Division of labor between pollen and nectar foragers in *Bombus terrestris* L.  
(Hymenoptera, Apidae).  
by J.-C. Verhaeghe, X. Simon, A. Vandewiele & N.R. Bogatyrev  
..... p. 23
5. Intercolonial recognition and aggression level in the ponerine ant, *Ectatomma  
tuberculatum*.  
by R. Féneron, E. Nowbahari & F. Dutrou ..... p. 33
6. Recognition of their eggs by females of *Polistes* wasps in polygynous colonies.  
by J. Gervet & M. Pratte ..... p. 37
7. Recognition and social structure in *Polistes* wasps.  
by M. Pratte ..... p. 45
8. Polygyny and reproductive strategies in a neotropical ponerine ant, *Ectatomma  
ruidum*.  
by J.-P. Lachaud, A. Cadena, G. Pérez-Lachaud & B. Schatz ..... p. 53
9. Abdominal trophallaxis in the slave-making ant, *Polyergus rufescens*.  
by P. D'Etterre & C. Errard ..... p. 61
10. Ambush predation by the neotropical ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera,  
Formicidae, Ponerinae).  
by B. Schatz, J.-P. Lachaud & W.T. Weislo ..... p. 65
11. The influence of starvation on the actors of recruitment (*Lasius niger*).  
by A.-C. Mailleux, C. Detrain, F. Saffre & J.-L. Deneubourg ..... p. 73
12. Effect of distance on food recruitment in the ant *Lasius niger*.  
by C. Devigne & C. Detrain ..... p. 79
13. Influence of the number of individuals on the characteristics of displacement  
during exploration in the ant *Messor sancta*.  
by C. Bredard, R. Lucas, M. Le Calvez, V. Fourcassié, S. Guérin  
& G. Théraulaz ..... p. 87
14. Marking of foraging areas, nest entrances and vicinity in *Tetramorium caespitum*  
et *T. impurum*.  
by M.-C. Cammaerts & R. Cammaerts ..... p. 93

15. Nest and feeding site localisation using visual cues by the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae).  
by S. Chaméron & G. Beugnon ..... p. 97
16. Temporal learning by the Mediterranean ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae).  
by B. Schatz, G. Beugnon & J.-P. Lachaud ..... p. 101
17. Learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae).  
by S. Chaméron, B. Schatz, G. Beugnon & T.S. Collett ..... p. 105
18. Spatial learning and reference memory in the honeybee.  
by M. Gauthier, D. Guez, P. Deglise & M. Lambin ..... p. 113
19. Cholinergic antagonists action on the cytochrome oxidase histochemistry in the honeybee brain.  
by C. Armengaud, J. Aït-Oubah & M. Gauthier ..... p. 121
20. Influence of octopamine on trophallaxis behaviour in the ant *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae).  
by R. Boulay, J. Auger, E.J. Godzinska & A. Lenoir ..... p. 127
21. Colony foundation in the ant *Manica rubida*: production of workers and spermatozoa stock of the queens.  
by A. Lenoir, C. Bressac, A.-M. Le Guisquet & C. Chevrier ..... p. 131
22. The role of venom apparatus glands in communication in *Messor barbarus* (Hymenoptera, Formicidae).  
by A. Heredia, J.-C. de Biseau & C. Detrain ..... p. 135
23. Neurohaemal organs in ants: differences between workers and queens.  
by E. Schoeters & J. Billen ..... p. 139
24. Sexual behaviour and pheromones in two sympatric asiatic *Macrotermes*, *M. amandalei* and *M. barneyi* (Isoptera, Macrotermitinae). Involvement of new sexual glands.  
by A. Peppuy, A. Robert & C. Bordereau ..... p. 143
25. Comparative biology of *Reticulitermes santonensis* Feytaud and *Reticulitermes lucifugus* Rossi (Isoptera, Rhinotermitidae) in France: morphologic differences between soldiers, urban and forestry distribution, reproductive cycle.  
by F. Vieau ..... p. 151
26. The termites of Reunion island and their economical importance.  
by C. Bordereau, A. Peppuy, S. Connétable & A. Robert ..... p. 159
27. Ants as bioindicators: New Caledonian ant fauna example.  
by H. Jourdan & J. Chazeau ..... p. 165
28. A myrmecophilous ladybird associated with the arboricolous ant *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae).  
by B. Corbara, A. Dejean & P. Cerdan ..... p. 171

29. Symbiotic associations between termites and ants: structures and implications. by A. Sennepin .....	p. 181
INDEX TO AUTHORS .....	p. 191
INDEX DES MOTS-CLÉS .....	p. 193
KEY WORDS INDEX .....	p. 199
ACKNOWLEDGMENTS .....	p. 205

TASK PARTITIONING IN INSECT SOCIETIES: NATURAL  
HISTORY, ERGONOMICS, AND INFORMATION

Francis L.W. Ratnieks et Carl Anderson

Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield,  
Sheffield, S10 2TN, UK

et

Department of Ecology and Genetics, University of Aarhus,  
8000 C Aarhus, Denmark

**Résumé:** La récolte et l'utilisation de ressources telles que la nourriture, l'eau et les matériaux de construction sont souvent divisées en plusieurs sous-tâches au cours desquelles les matériaux sont passés d'une ouvrière à une autre. Ce phénomène est qualifié de division des tâches ("task partitioning"). Les liquides sont toujours transférés directement d'ouvrière à ouvrière, alors que les matériaux solides peuvent être transférés directement ou indirectement. Les transferts directs provoquent des files d'attentes puisque les ouvrières doivent trouver une partenaire réceptive. La simulation d'une tâche divisée en deux sous-tâches avec un transfert direct montre que le délai d'attente diminue à peu près exponentiellement quand la taille de la colonie augmente. Les abeilles domestiques et les guêpes *Polybia* recrutent des ouvrières durant ces délais, équilibrant ainsi les capacités de travail des groupes interagissant. Les ouvrières peuvent augmenter la qualité de l'information contenue dans les délais en faisant la moyenne sur plusieurs trajets ou en faisant plusieurs transferts par trajets. Les transferts multiples peuvent augmenter spectaculairement la qualité de l'information à un coût très faible, ce qui peut expliquer pourquoi ils existent chez l'abeille domestique où les fourageuses donnent fréquemment du nectar à plusieurs receveuses.

**Mots-clés:** "task partitioning", délais d'attente, ergonomiques, information

**Abstract: task partitioning in insect societies**

The collection and handling of colony resources such as food, water and nest construction material is often divided into subtasks in which the material is passed from one worker to another. This is known as task partitioning. Liquids are always transferred directly between workers whereas solids may be transferred either directly or indirectly. With direct transfer, queueing delays arise as workers search for a suitable partner. A simulation model of a two-stage partitioned task with direct transfer showed that queueing delays decrease roughly exponentially with colony size. Honey bees and *Polybia* wasps use these delays to recruit workers to balance the work capacities of the interacting groups. Workers can improve the quality of the information contained in these delays by averaging over consecutive trips or by multiple transfers per trip. Multiple transfer can dramatically improve information quality at surprisingly little cost, which may explain why multiple transfer occurs in the honey bee with foragers frequently giving nectar to several receivers.

**Key-words:** task partitioning, queueing delays, ergonomics, information

## INTRODUCTION

The evolution of societies is the most recent of several "major evolutionary transitions" in the evolution of life on earth (Maynard Smith and Szathmary 1995). In insect societies the subunits are individual organisms, whereas in multicellular organisms the subunits are cells. Viewed from the perspective of evolutionary transitions the study of insect sociality has broad relevance in biological research. Two major areas where this is especially true are in the study of conflicts among subunits and in the organisation of subunits. The organisation of insect societies is a vast topic of which the organisation of work is an important part (Oster and Wilson 1978; Pasteels and Deneubourg 1987). This article provides a brief introduction to one important aspect of work organisation: task partitioning. The article begins with basic information about task partitioning (definitions, examples). It then considers the costs and benefits of task partitioning, and finishes with a brief summary of the results of our recent simulation modelling of task partitioning with direct transfer. The modelling was carried out to investigate the effect of transfer delays on colony ergonomic efficiency and the reliability of the information content of these delays as an indicator of colony organisation.

### DEFINITION OF TASK PARTITIONING

Task partitioning is the division of a task that could be performed by one worker into two or more subtasks performed by different workers; for example, the collection and use or storage of one load of forage (Jeanne 1986a,b; reviewed in Ratnieks and Anderson, in press d). In contrast, division of labour is the division of the workforce among different tasks, with individual workers performing some subset of tasks for extended periods of time (Robinson 1992). That is, division of labour = workers / tasks and task partitioning = task / workers.

Task partitioning and division of labour are not mutually exclusive alternatives in the organisation of work. Both can occur at the same time and task partitioning can enhance division of labour (Jeanne 1986a; Ratnieks and Anderson, in press d). For example, in the honey bee division of labour occurs between nectar receivers and foragers, who are typically older bees. Division of labour between foragers and receivers can only occur because task partitioning has divided one task (collection and storage of a load of nectar) into two (collection, storage). Task partitioning can also occur without division of labour. For example, if honey bee workers performed either nectar storage or nectar collection and switched repeatedly between them there would be no division of labour but task partitioning would still occur. It seems that partitioning between builders and pulp and water foragers in the wasp *Polybia occidentalis* may fall into this category in that switching between builders and foragers is reported (Jeanne 1986b).

Implicit in the definition of task partitioning is the definition of a task. We consider a task to be a discrete unit of work that must be completed for the work to be completed. In foraging, the complete task is the collection, retrieval, and use or storage of a load of forage. Clearly, the task is incomplete if forage is collected but brought only part way to its point of use or storage. In foraging, the task is both unified and discretised from other tasks by the physical nature of the forage. In this sense the total work of foraging is composed of many tasks — the individual loads of forage being collected.

### EXAMPLES OF TASK PARTITIONING

Figure 1 gives three examples of the collection of forage. The first shows the collection and storage of pollen by honey bee foragers. The forager collects the pollen and then places it

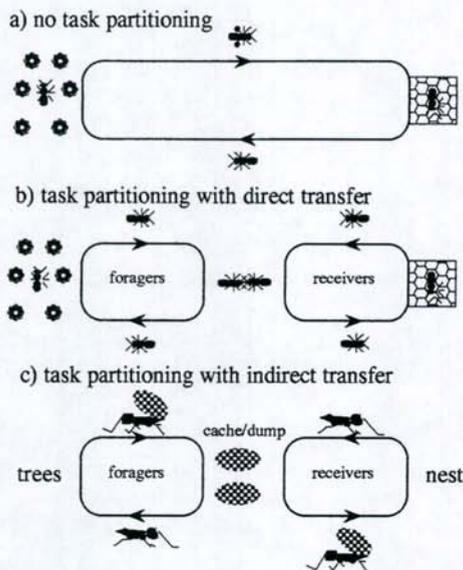


Figure 1: Three ways of organising the collection and storage of forage in insect societies, a) no task partitioning, b) task partitioning with direct transfer of material, and c) task partitioning with indirect transfer via a cache.

Figure 1: Trois manières d'organiser la collecte et le stockage de matériaux dans les sociétés d'insectes, a) pas de division des tâches, b) division de tâches avec transfert direct des matériaux, et c) division des tâches avec transfert indirect via un dépôt.

in a cell. Pollen collection in the honey bee does not show task partitioning because the complete task is performed by a single worker. The second example (Figure 1b) shows the collection and storage of nectar by honey bee foragers. Nectar is directly transferred between forager and receiver bees at the nest. The receiver then stores the nectar in a cell. Task partitioning occurs because the complete task, collection and use/storage of one load of forage, is performed by two workers. The third is also task partitioning but here transfer is indirect. The forage is placed on the ground which acts as a "cache".

#### OCCURRENCE AND BASIC FEATURES OF TASK PARTITIONING

Table 1 provides a summary of some basic features of task partitioning. Task partitioning occurs in ants, bees, wasps, and termites and our impression is that it is a common feature of foraging in insect societies. The only example of task partitioning not in foraging that we are currently aware of is in the excavation of nest chambers in *Pogonomyrmez* (D. M. Gordon, pers. comm.). This is an interesting exception, in that it still concerns material transport. Whether this is the "exception that proves the rule" and confirms that task partitioning is found only where materials are moved into and out of the nest, or whether task partitioning will also be found in tasks performed exclusively within the nest remains to be determined.

Whether transfer is direct or indirect depends on the physical properties of the forage. Liquids (water, honeydew, nectar) are always transferred directly whereas solids (prey, leaf pieces, seeds, soil) may be transferred directly or indirectly (Table 1). Wood pulp collected by wasps is also transferred directly, possibly because the small pellets collected are too easily lost if cached in the nest or blown away if cached on the outer surface of the nest, which is the transfer location in *P. occidentalis* (Jeanne 1996). Transfer can take place at the nest, at the forage site, or in between. In bees and wasps, which have

Material	Species	Mode of transfer		Location of transfer	Number of cycles
		Direct	Indirect		
Nectar	<i>Apis mellifera</i>	•		nest	2
Leaves	<i>Atta cephalotes</i>	•	•	trail	3 (L)
	<i>Atta sezdens</i>		•	trail	3 (L)
Grass stems	<i>Hodotermes mossambicus</i>		•	forage site	2
Honeydew	<i>Oecophylla longinoda</i>	•		forage site	2
Propolis	<i>Apis mellifera</i>	•		nest	2
Wood pulp	<i>Polybia occidentalis</i>	•		nest	3 (I)
Water	<i>Polybia occidentalis</i>	•		nest	3 (I)
Soil particles	<i>Lasius fuliginosus</i>		•	nest	3 (I)
Cocoons	<i>Polyergus rufescens</i>		•	nest	2
Insect prey	<i>Daceton amrigerum</i>	•		trail	2+ (L)
	<i>Megaponera foetans</i>		•	forage site	2
	<i>Ectatomma ruidum</i>	•	•	forage site	2
	<i>Lasius fuliginosus</i>	•		trail	many (L)
Seeds	<i>Polybia occidentalis</i>	•		nest	2
	<i>Messor</i>	•		trail	2+ (L)

Table 1: Some examples of foraged materials in which collection and storage or use is partitioned, and their mode of transfer, location of transfer and number of cycles (stages) involved. (L = linear arrangement, I = interlocking.)

Tableau 1: Exemples de matériaux récoltés où collecte et stockage, ou utilisation, sont divisées en phases (ou sous-tâches), avec le mode de transfert, la localisation des transferts et le nombre de cycles impliqués. (L=arrangement linéaire, I=arrangement imbriqué.)

flying workers, transfer always occurs at the nest. In ants and termites, which often have foraging trails and multiple workers at the collection site, transfer may occur at all three locations. Transfer may involve two or three groups of workers. When three groups of workers occur, transfer may be linear as in *Atta sezdens* (Figure 2) or interlocking, as in *Polybia occidentalis* in which pulp foragers transfer to builders and water foragers transfer to both builders and pulp foragers. Pulp foragers use water to moisten the piece of wood from which they remove pulp.

#### BENEFITS OF TASK PARTITIONING

The presumed major benefits of task partitioning fall into two main categories (Ratnieks and Anderson, in press d). In the first task partitioning capitalises on differences in the work ability of individuals. In the second task partitioning improves material handling efficiency.

**1. Individual differences in performance** When individuals vary in ability, task partitioning is a mechanism that can divide the task in such a way that individuals do what they are better at, thereby enhancing colony performance. For example, *Oecophylla* ants collect honeydew from scale insects. Smaller workers perform the milking and larger workers transport the honeydew back to the nest (Hölldobler 1984; Hölldobler and Wilson 1990). In *Daceton*, workers returning along a forage trail may transfer their load to other, faster walking, workers (Wilson 1971). In *Lasius fuliginosus*, some workers live in "outstations" (Dobrzańska 1966). Forage may be transferred between workers as it is retrieved. The presumed advantage is that workers familiar with the area near their outstation carry the

## Task Partitioning in *Atta sexdens*

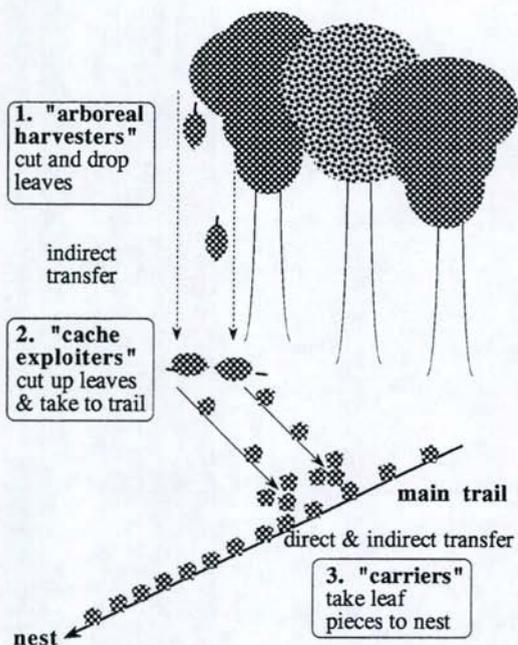


Figure 2: Task partitioning in *Atta sexdens*, an example of a three-stage partitioned task with two caches.

Figure 2: Division des tâches chez *Atta sexdens*, un exemple de tâche divisée en trois sous-tâches avec deux dépôts.

forage through their area more rapidly and safely. The first two examples depend upon morphological differences among workers and the final one on differences in worker experience.

**2. Enhanced material handling** Under some circumstances task partitioning reduces the total amount of work to be performed. In *Atta sexdens* dropping of leaves by "arboreal harvesters" and their retrieval by "cache exploiters" (Figure 2; Fowler and Robinson 1979) reduces the amount of walking needed. In *P. occidentalis* a wood pulp forager can collect sufficient pulp for approximately three builders, so that partitioning reduces the number of foraging trips needed per unit of building (Jeanne 1986b).

### COSTS OF TASK PARTITIONING

There are also numerous potential costs to task partitioning (Ratnieks and Anderson, in press d). The most obvious of these are the time costs in transfer. Time can be wasted transferring, and also in searching and queuing for a transfer partner. These time costs are especially relevant to direct transfer. With indirect transfer the cache can eliminate or greatly reduce queuing and searching time costs. An additional cost that may in some cases arise directly from transfer especially indirect transfer, is loss of material. Where task partitioning occurs there will usually be a need to adjust the relative numbers of foragers and receivers because of death of foragers and changes in the ease with which forage is collected.

By introducing a series arrangement in the organization of workers task partitioning also

reduces the reliability of an insect colony (Ratnieks and Anderson, in press d). However, the reduction in reliability is probably of insignificant magnitude especially in large colony species where literally thousands of foragers and receivers each work in parallel.

Looking at individual species and the materials they collect it can be seen that the collection of one material may be partitioned but another may not as in nectar and pollen collection in the honey bee (Table 2). This may be because of material-specific costs and benefits of transfer. Why is pollen not transferred by honey bees? Possibly because the pollen pellet would sometimes be dropped and because two receivers would be needed for each forager, assuming that the receiver would carry the pellet in her mandibles. Like pollen, honey bee foragers also transport propolis in the pollen baskets on their hind legs. But here the propolis is transferred to a receiver. It is suggested that this occurs because a propolis forager is unable to unload the sticky propolis herself (Ratnieks and Anderson, in press d).

Species	Transfer?	
	Yes	No
<i>Apis mellifera</i>	nectar, water, propolis	pollen
<i>Bombus</i>		nectar, pollen
<i>Polybia occidentalis</i>	prey, nectar, water, wood pulp	
<i>Vespula</i>	prey, nectar	water, wood pulp, nectar

Table 2: In a given species, which forage is transferred?

Tableau 2: Quels matériaux sont transférés dans une espèce donnée?

## SIMULATION MODELLING OF TASK PARTITIONING

Queueing delays in obtaining a transfer partner are inevitable when direct transfer of forage occurs. When the relative work capacities of the forager and receiver groups are out of balance the group in excess will wait longer for partners. But even when the work capacities are equal delays will still occur because of stochastic fluctuations in the arrival of receivers and foragers at the transfer area. These queueing delays are of importance. They have the potential to reduce colony efficiency. In addition, the queueing delays are used by honey bees in recruitment and by *Polybia* wasps in task switching.

### SIMULATION MODEL

Using a continuous time stochastic computer simulation we modelled a two-stage partitioned task with direct transfer, as in honey bee nectar collection and storage. Full details of the model are given in Anderson and Ratnieks (in press a). Figure 3 shows the basic schema for the model. Foragers with a full nectar load and empty receivers pair at the nest and transfer. When queueing occurs the queueing discipline is "serve in random order". Each worker then makes another foraging or storage trip before returning again to the transfer area. The durations of each foraging or storage trip were randomly taken from a distribution with specified shape, mean, and variance (typically normally distributed with mean and variance of 500 time units). Transfer durations were also randomly taken from a distribution (typically normally distributed with mean and variance of 50 time units). The number of foragers and receivers could also be varied. Queueing delays occur and these are the primary data derived from the simulation.

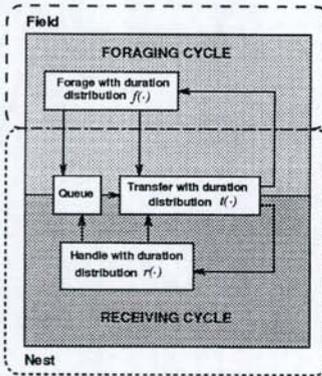


Figure 3: The foraging / receiving cycle used in the simulation model.

Figure 3: Cycle de fourrage / réception utilisé dans le modèle.

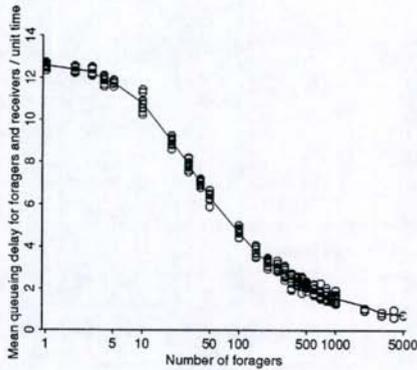


Figure 4: Effect of colony size on mean queuing delay.

Figure 4: Effet de la taille de la colonie sur la durée moyenne d'attente.

## RESULTS: ERGONOMICS

Figure 4 shows the effect of number of foragers (note: there are also an equal number of receivers) on the mean queuing delay for foragers and receivers. The amount of time lost in queuing decreases as colony size increases. This is because as colony size increases the stochastic fluctuations in arrival rates of foragers and receivers at the transfer area reduce. The results clearly show that the queuing delays in a large colony with thousands of foragers are only about 10% of the maximum. Queuing delay is halved at a colony size of approximately 50 foragers.

These data suggest that task partitioning with direct transfer is more likely to occur in large colony species, because the time cost caused by queuing delays will be relatively large in small colony species. Empirical data support this hypothesis (Figure 3). Transfer of nectar occurs in the honey bee but not in bumble bees (Tables 2 and 3). Transfer of wood pulp occurs in *Polybia* but not in Vespinae wasps. Both honey bees and *Polybia* have swarm-founded colonies, so colonies are never small. In contrast both bumble bees and Vespinae have colonies founded by a single queen. Similarly, nectar transfer occurs in large but not in small colonies of *Vespula*.

## RESULTS: INFORMATION

When the work capacities of the forager group and the receiver group are not equal the group in excess will experience longer queuing delays. If the colony could monitor all the queuing delays the optimisation of the foraging system would be simple. The group experiencing longer delays would need more recruits, or alternatively some of the group experiencing shorter delays could switch tasks. However, unlike human society, social insects probably have no mechanism for the central collecting of information. Instead, individual workers must make decisions about recruitment and task switching based on their own experience. Returning nectar foragers that experience a short queuing delay

Species	Colony size	Swarm-founded?	Transfer?	
			Yes	No
<i>Apis mellifera</i>	25,000 (max=80000)	yes	nectar	
<i>Bombus</i>	100-400 (max=2183)	no		nectar
<i>Polybia occidentalis</i>	50-400 (max=598)	yes	wood pulp	
<i>Vespula</i>	≈ 1000 (95-5207)	no		wood pulp
<i>Vespula</i> (old colonies)	large	no	nectar	
<i>Vespula</i> (young colonies)	small	no		nectar

Table 3: Colony founding method and size and whether material is transferred for a variety of species and materials.

Tableau 3: Mode de fondation des colonies, taille des colonies et existence de transferts de matériaux pour diverses espèces et matériaux

Transfer delay	Cause	Action	Recruits
Short	too few foragers	waggle dance	more foragers
Medium	close to optimum	no dance	no recruits
Long	too few receivers	tremble dance	more receivers

Table 4: Honey bee foragers: transfer delay and recruitment behaviour.

Tableau 4: Délai d'attente et comportement de recrutement chez les fourrageuses d'abeille domestique.

tend to perform a waggle dance thereby recruiting more foragers and those that experience a long delay tend to perform a tremble dance which increases the number of receivers (Seeley 1995; Table 4). Typically there is no recruitment if workers experience intermediate delays. In essence, each individual worker needs to estimate the true mean queueing delay from her own experience. However, given stochastic variation in queueing delays the information available in any single delay is quite unreliable (Ratnieks and Anderson, in press a,c). Information quality can be increased in several ways. One method is only to use the reliable portion of the queueing delay information. These are the long delays experienced by the group in excess. Short delays do not give reliable information because a short delay may come about because an excess-group-worker is simply lucky in the "serve in random order" queueing discipline. (We think it unlikely that social insects can queue, as do the English, "first come first served".) Another method is to average over trips. Nectar transfer in the honey bee typically involves multiple transfer per foraging trip (Kirchner and Lindauer 1994; Seeley 1995). That is, a forager unloads nectar to several receivers on returning to the nest. There is no satisfactory explanation for this, but we hypothesise that it is to obtain additional information about queueing delays. Essentially, a forager can obtain several estimates per return to the nest. Figure 5 shows that multiple transfer does result in more reliable information, as shown by the reduced standard deviation of mean queueing delay. Quite unexpectedly the simulation also shows that the total queueing delay is little affected by multiple transfer. Figure 5 shows that, for 500 foragers, an increase in total queueing delay per trip of only  $2\frac{1}{4}$  units as the number of transfers increases from one to six per trip. Not the 600% increase (10 units) that we initially expected. The low increase comes about because multiple transfer also increases the rate at which foragers and receivers seek partners. The data in Figure 5 are for a simulation in which the work capacities of the forager and receiver groups are matched.

When the work capacities are not equal the increase in total transfer duration due to multiple transfer reduces even more.

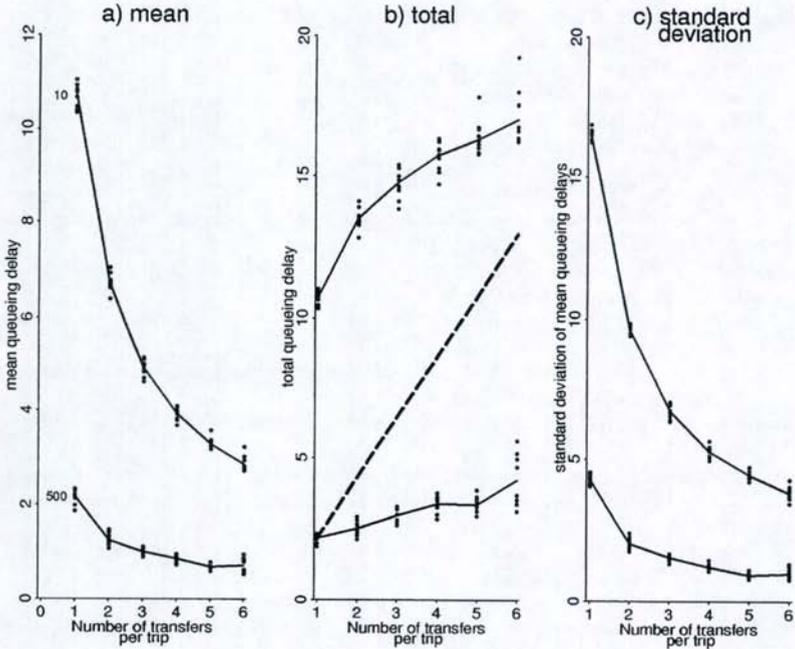


Figure 5: Effects of multiple transfer for small (10 foragers) and large (500) colonies. a) mean queueing delay for an individual trip and b) the total queueing delay (mean delay  $\times$  number of transfers). c) reduction of standard deviation of delays with number of transfers per trip. The dashed line in b) shows the expected total delay if the dynamics were unaffected by multiple transfer.

Figure 5: Effets de transfert multiples pour des petites et grandes colonies (10 et 500 fourrageuses). a) délai moyen d'attente pour un trajet et b) délai total d'attente pour un trajet (délai moyen  $\times$  nombre de transferts). c) réduction de la variation des délais (écart-type) avec l'augmentation du nombre de transferts par voyage. La ligne pointillés en b) montre le délai total attendu si la dynamique n'était pas affectée par les transferts multiples.

#### REFERENCES

- Anderson, C., and F.L.W. Ratnieks. Task partitioning in foraging: general principles, efficiency and information reliability of queueing delays. In : *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg, and J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser, Basel. In press a.

- Anderson, C., and F.L.W. Ratnieks. Task partitioning in insect societies (I): effect of colony size on queuing delay and colony ergonomic efficiency. *Am. Nat.*, in press b.
- Dobrzańska, J. 1966. The control of territory by *Lasius fuliginosus* Latr. *Acta biol. exp. (Warsaw)* 26: 193-213.
- Forsberg, H.H., and S.W. Robinson. 1979. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste, and efficiency. *Ecolog. Entomol.* 4: 239-247.
- Jeanne, R.L. 1986a. The evolution of the organization of work in social insects. *Mon. Zool. Ital.* 20: 119-133.
- Jeanne, R.L. 1986b. The organization of work in *Polybia occidentalis*: the costs and benefits of specialization in a social wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 333-341.
- Jeanne, R.L. 1996. Regulation of nest construction behavior in *Polybia occidentalis*. *Anim. Behav.* 52: 473-488.
- Hölldobler, B. 1984. The wonderfully diverse ways of the ant. *Nat. Geog. mag.* 156: 778-813.
- Hölldobler, B., and E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Harvard, Mass.
- Kirchner, W.F., and M. Lindauer. 1994. The causes of the tremble dance of the honeybee. *Apis mellifera. Behav. Ecol. Sociobiol.* 35:303-308.
- Oster, G.F., and E.O. Wilson. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton.
- Maynard-Smith J., and E. Szathmáry. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Freeman, Oxford.
- Pasteels, J.M., and J.L. Deneubourg. 1987. *From Individual to Collective Behaviour in Social Insects*. Les Treilles Workshop (J.M. Pasteels, J.L. Deneubourg, Eds.), Birkhäuser Verlag, Berlin.
- Ratnieks, F.L.W., and C. Anderson. Task partitioning in insect societies (II): use of queuing delay information in recruitment. *Am. Nat.*, in press c.
- Ratnieks, F.L.W., and C. Anderson. Task partitioning in insect societies. *Insectes soc.*, in press d.
- Robinson, G.E. 1992. Regulation of the division of labor in insect societies. *Ann. Rev. Entomol.* 37: 637-665.
- Seeley, T.D. 1995. *The Wisdom of the Hive*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

## **AUTO-ORGANISATION ET RECONNAISSANCE COLONIALE : LE MODELE DE L'AGREGATION DE LA BLATTE**

**Rivault C. (1), Theraulaz G. (2), Cloarec A. (1), Deneubourg J.-L. (3).**

(1) UMR CNRS 6552, Laboratoire d'Ethologie, Campus de Beaulieu,  
Université de Rennes I, 35042 RENNES Cédex, France.

(2) UMR CNRS 5550, LEPA, Université Paul Sabatier, 118 Route de  
Narbonne, 31062 TOULOUSE Cédex, France.

(3) CENOLI, CP 231, ULB, Bd du Triomphe, B-1060 BRUXELLES, Belgique.

**Résumé.** La blatte *Blattella germanica* présente des comportements grégaires durant la phase de repos. Des tests de choix réalisés avec des larves ont montré qu'elles ont tendance à se regrouper sur un même site, que celui-ci soit propre ou préalablement imprégné par l'odeur des larves. L'imprégnation des sites par l'odeur de souches différentes a montré que les larves ont tendance à choisir leur odeur. Lorsque les tests sont réalisés avec des larves provenant de deux souches, elles se regroupent préférentiellement sur le site imprégné par l'odeur de la souche présente en majorité. Ces résultats peuvent être reproduits par un modèle mathématique dont l'élément essentiel est la modulation du temps de séjour en fonction de la population sur un site de repos. Ce modèle, lorsque l'encombrement sur le site de repos est pris en compte, prédit qu'une ségrégation doit apparaître entre les souches, bien qu'aucun mécanisme répulsif ne soit introduit dans le modèle. Une fermeture du groupe émerge, sans modification des comportements individuels lorsque la place disponible sur les sites devient limitante.

**Mots-clés.** Grégarisme, modélisation, auto-organisation, *Blattella germanica*

**Abstract. Auto-organization and strain odour recognition: cockroach aggregation example.** *Blattella germanica* cockroaches exhibit gregarious behaviour during their resting period. Choice tests made with groups of larvae indicated a strong tendency to aggregate on a unique resting site. This could be observed either on a clean site or on a site impregnated by strain odor. Furthermore, larvae seemed to prefer their own strain odour to another one. Nevertheless when groups include cockroaches from two different strains and had the choice between the two strain odours, they still aggregated on a unique site, choice depending on the strain with the largest proportion of larvae in the groups. A mathematical model reproduced these experimental results. The main parameter of the model was given by the variation of duration of resting of each individual on a given site. The model predicted that when the resting site was overcrowded, the two strains would separate although no aggressive parameters were introduced into the model. Group closure seemed to be an emerging component of the model which has to be tested further.

**Key-words.** Aggregation, auto-organisation model, *Blattella germanica* (L.)

## INTRODUCTION

La notion d'agrégation et de groupe social ont donné lieu à de nombreuses définitions dont certaines privilégient l'importance des relations existant entre les membres du groupe. De nombreuses espèces forment des groupes qui se maintiennent grâce à l'attraction de leurs membres. Le terme de "congrégation" récemment utilisé (Parrish et al., 1997), lorsque la source d'attraction est le groupe lui-même, peut recouvrir deux types de formation : - les congrégations passives, dans lesquelles les membres du groupe sont attirés par le groupe lui-même et ne manifestent pas de comportement social. Les transferts d'information, s'ils ont lieu, se font de manière passive; - les congrégations sociales, dans lesquelles, les comportements interindividuels nécessitent un transfert actif de l'information.

Nos connaissances sur la formation des agrégats chez une espèce sub-sociale telle que la blatte *Blattella germanica* (L.) restent encore fragmentaires. Les expériences qui ont été mises en œuvre, ne cherchent pas à comprendre, pourquoi les blattes forment des groupes, mais comment elles forment des groupes. En effet, il nous a paru important d'analyser quelques-unes des règles de formation des groupes, de mettre en évidence les informations pertinentes utilisées par chaque individu lors de la formation des agrégats et enfin de s'interroger sur les mécanismes de régulation de la taille optimale des groupes. L'étude des causes proximales, c'est-à-dire des mécanismes impliqués dans la formation des groupes peut bénéficier des concepts d'auto-organisation (Deneubourg & Goss, 1989; Bonabeau et al., 1997; Camazine et al., 1998). Le comportement du groupe en tant que tel, est considéré comme un processus émergent qui naît des interactions entre les individus du groupe et entre les individus et leur environnement proche. Pour cela, la modélisation nous permet de tester un certain nombre de règles d'association basées sur des hypothèses minimales et de vérifier si les résultats des simulations générés par l'ordinateur répondent aux mêmes règles d'association que les agrégats de blattes que nous observons.

## MATERIEL ET METHODE

L'agrégation a été analysée grâce à des tests de choix (Rivault & Clorec, 1998) qui mesurent l'aptitude de lots de 20 larves à s'agréger pendant la phase de repos diurne, sur deux papiers filtres qui sont imprégnés ou non d'odeurs différentes. A la fin du test, le nombre de larves sur chacun des deux papiers, est comptabilisé. Nous n'avons retenu dans notre analyse, pour des raisons de facilités, que les tests où un minimum de 80 % de larves est présent sur les deux papiers. En effet, les larves peuvent également s'agréger ou s'arrêter en d'autres endroits du dispositif, par exemple sur les bords de la boîte où sont réalisées les expériences. Les résultats expérimentaux sont exprimés en nombre de tests en fonction de la proportion de blattes présentes sur l'un des deux papiers, (la répartition sur l'autre papier étant symétrique).

### Modèle et hypothèses d'agrégation

Les hypothèses qui sous-tendent notre modèle et qui tentent de reproduire les résultats expérimentaux font appel à un nombre minimal de règles de fonctionnement. Si nous prenons un lot de larves dans une boîte de test, les

individus peuvent présenter deux types de relations. Soit les individus s'ignorent et sont non sociaux, soit ils présentent des relations sociales entre eux.

1) Dans le cas où les individus sont non sociaux, on considère que chaque individu effectue une promenade aléatoire dans la boîte de test au cours de sa phase d'activité, c'est-à-dire qu'il a la même probabilité ( $R_i$ ) de rencontrer les deux papiers. Cette hypothèse exprime l'idée qu'il n'y a pas (ou sont négligeables) de pistes ou de signaux à longue portée pour attirer les congénères. A chaque pas de temps, il a une probabilité constante ( $Q_i$ ) de quitter le papier, probabilité qui est l'inverse du temps moyen  $\tau$  sur ce papier. S'il est face à deux papiers témoins, les probabilités de rencontrer et de rester sur l'un ou l'autre papier sont identiques. S'il est face à un papier imprégné et un papier témoin, la probabilité de rencontrer l'un ou l'autre papier reste identique, mais la probabilité de quitter le papier par unité de temps (et le temps de séjour) varie en fonction des odeurs présentes sur les deux papiers. Par exemple le temps de séjour moyen sur le papier imprégné peut être supérieur à celui passé sur le papier témoin ( $\tau_m > \tau$ ) et dès lors la probabilité de quitter correspondant est inférieure à celle du papier témoin. Si les tests sont réalisés avec deux papiers témoin, autant de larves vont sur le papier de droite que sur le papier de gauche. On obtient alors sur chacun des papiers, une distribution binomiale centrée sur 50 % (Fig. 1A). Si les tests sont réalisés avec des papiers différents, les individus vont privilégier un positionnement sur le papier le plus attractif. La distribution sur chacun des papiers n'est plus centrée sur 50 % mais se déplace en faveur du papier le plus attractif (Fig. 1B). Dans ce cas, les individus se positionnent en fonction de l'hétérogénéité du milieu, sans qu'il y ait pour autant manifestation de grégarisme.

2) Dans le cas où les individus présentent des relations sociales, une force de rétention liée à la présence de congénères s'exerce sur les individus. Plus, il y a d'individus déjà présents sur le papier, plus la tendance à rester sur celui-ci sera élevée, sans que l'odeur initiale du papier ne soit modifiée pour autant (la probabilité de quitter  $Q_i$  diminue avec le nombre d'insectes présents). Si les deux papiers sont identiques, les individus se regroupent tous ensemble, soit sur le papier de droite, soit sur le papier de gauche. La répartition des tests sur l'un des papiers présente une distribution bimodale symétrique (un pic à petit nombre et un à grand nombre) (Fig. 1C). Si les deux papiers sont différents, l'effet nombre d'individus présents s'ajoute à l'effet attractif de l'un des papiers et la différence de hauteur entre les deux pics de répartition varie en fonction de l'asymétrie présente sur les papiers (Fig. 1D).

#### **Comparaison entre résultats expérimentaux et simulation**

1) Lorsque les blattes sont soumises à un test de choix entre deux papiers témoins, la répartition des tests sur l'un des papiers présente une répartition en U avec deux pics de hauteurs quasi identiques. En fait les blattes se regroupent toutes ensemble, soit sur le papier de gauche, soit sur le papier de droite (Fig. 2A). Le résultat de la simulation, où chaque individu visite aléatoirement les deux papiers et d'autre part y reste d'autant plus longtemps que le nombre de congénères qui s'y trouvent est important, présente cette même répartition à l'état stationnaire (Rivault et al., en prep). Ces résultats signifient d'une part, que les règles de fonctionnement du modèle utilisé pour la simulation correspondent bien à notre situation expérimentale, et d'autre part, nous obtenons une répartition typique des

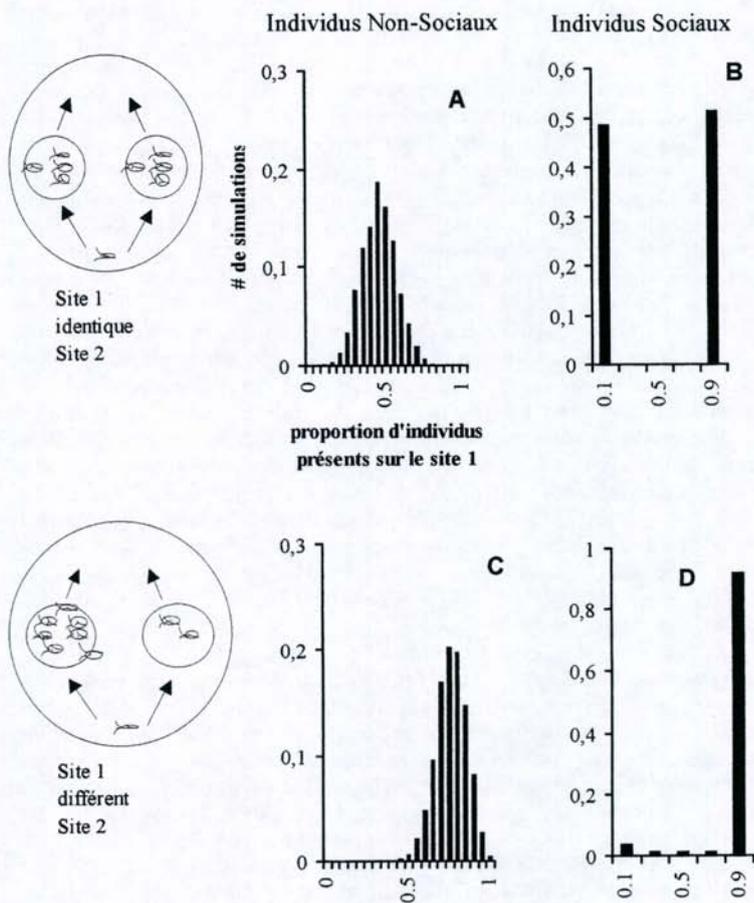


Fig.1: Proportion de simulations en fonction de la proportion d'individus présents sur le site 1, dans le cas où les individus testés sont soit non-sociaux, soit sociaux. Ils peuvent être confrontés à un choix entre deux sites identiques ou à deux sites différents.

*Fig. 1: Proportion of simulations in relation to the proportion of individuals present on site 1. Individuals tested are either non-social or social. The choice given to them is either two identical sites or two different sites.*

groupes d'individus ayant des relations sociales avec une tendance à rester davantage sur le papier où il y a déjà d'autres congénères.

2) Lorsque les blattes sont soumises à un test de choix entre un papier témoin et un papier imprégné par leur propre odeur, on obtient également une distribution en U avec une répartition inégale sur les deux branches du U (Fig.2B); la branche la plus haute correspondant au papier imprégné. Les résultats de la simulation sont en accord avec les résultats expérimentaux. Ce résultat indique que les blattes marquent non seulement leur préférence pour le papier, mais également leur tendance à rester davantage sur le papier lorsqu'il y a déjà d'autres congénères.

Résultats expérimentaux : Proportion d'individus présents sur le site 1

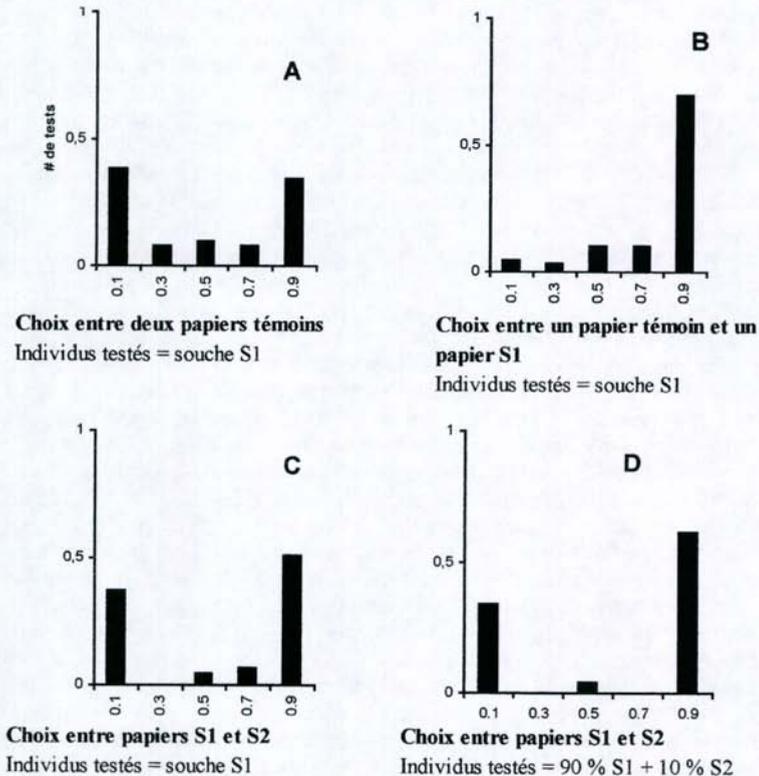


Fig. 2 : Proportion de tests en fonction de la fonction de la proportion d'individus présents sur le site 1.

Fig. 2 : Proportion of tests in relation to the proportion of individuals present on site 1.

3) Lorsque les blattes sont soumises à un test de choix entre un papier imprégné par leur propre odeur et un papier imprégné par l'odeur d'une souche étrangère (Rivault & Cloarec, 1997), on obtient une répartition en U, avec une branche plus haute correspondant au papier imprégné par leur propre odeur (Fig.2C). Ce résultat montre que les blattes testées discriminent et préfèrent l'odeur de leur souche par rapport à une odeur étrangère.

#### **Modèle à deux souches et hypothèse d'encombrement**

Dans les expériences décrites ci-dessus les blattes provenaient d'une même souche. Lorsque les blattes testées sont des lots mixtes, provenant de deux souches différentes (en faisant varier la proportion des deux souches S1 et S2 l'une par rapport à l'autre), et confrontées à deux papiers imprégnés, l'un par l'odeur S1 et l'autre par l'odeur S2, on obtient une répartition en U. Ceci signifie que les groupes sont maintenus mais les blattes des deux souches se regroupent préférentiellement sur le papier marqué par l'odeur de la souche présente en majorité (Fig.2D). Ce résultat indique que les blattes ne se séparent pas en fonction de leur souche d'origine, bien qu'elles marquent toujours une préférence pour leur propre odeur. Dans le cas où les lots sont composés d'individus provenant de deux souches, le modèle de base doit être complété par deux nouveaux paramètres d'interattraction intersouche  $\beta_{12}$  et  $\beta_{21}$  que nous supposons égaux. Les paramètres d'interattraction intrasouche ( $\beta_{11}$  et  $\beta_{22}$ ) déjà présents dans le modèle à une souche sont également considérés égaux. Pour exprimer qu'un individu S1 a davantage tendance à rester auprès d'un individu S1 que d'un individu S2 et inversement, les termes intersouches  $\beta_{ij}$  sont inférieurs aux termes intrasouches  $\beta_{ii}$ . Jusqu'à présent, ni le modèle utilisé pour les simulations, ni les expériences n'ont fait intervenir de facteur d'encombrement sur les sites d'agrégation. Nos expériences ont été faites avec des papiers imprégnés relativement grands par rapport à la surface nécessaire pour abriter tout le lot de larves. Si on introduit dans le modèle un facteur d'encombrement (un individu qui arrive sur un site a une probabilité plus faible d'y rentrer s'il n'y a plus de place), sa probabilité de rentrer sur le site ( $R_i$ ) est fonction du nombre d'individus déjà présents ( $B_i$ ) et du nombre de places potentielles ( $P$ ) du site. La forme la plus simple pour cette probabilité est  $R_i = 1 - B_i/P$ . Dans le cas où le nombre de places  $P$  est très grand par rapport au nombre de blattes, l'encombrement ne joue aucun rôle. Pour la simplicité, nous nous limiterons à la discussion de groupes composés de 50% de chacune des souches. Dans le cas où les lots sont composés d'individus qui s'ignorent s'ils appartiennent à des souches différentes ( $\beta_{ij} = 0$ ), on obtient une répartition (Fig.3A) telle, que dans environ 50% des cas, ils se répartissent également sur les deux papiers témoins, et pour le reste, elles se regroupent soit toutes sur le papier de droite, soit sur le papier de gauche. Dans le cas où les lots sont composés d'individus présentant des relations sociales intersouche ( $\beta_{ij} > 0$ ), on obtient un résultat différent en fonction de l'encombrement sur les sites. Face à deux sites identiques qui ne sont pas (ou jamais) encombrés, les individus des deux souches se mélangent et le résultat des simulations indique une répartition en U au niveau d'un site. Cette situation correspond à la quatrième série d'expériences que nous avons décrite (les individus présentent des relations sociales, deux souches sont mélangées et les sites ne sont pas encombrés, (Fig.2D)). Ces résultats sont obtenus même si le terme est relativement petit. En d'autres termes, une faible interattraction intersouche est

suffisante pour maintenir la cohésion des groupes mixtes. Signalons au passage que le modèle reproduit également les résultats obtenus pour les mélanges de souches avec des papiers prémarqués, c'est-à-dire la sélection préférentielle du site marqué par l'odeur majoritaire. Si l'encombrement augmente, le résultat de la simulation indique que les individus du lot se séparent en deux groupes, avec une partie des individus qui vont sur un site et l'autre partie sur l'autre site (Fig. 3B). On obtient pour la population totale, ce qui n'est surprenant, une répartition centrée sur 50 %. Mais sur chaque papier, s'est opérée une ségrégation en fonction des souches. Les individus qui sont allés sur un site (par exemple le site de gauche) sont majoritairement des individus d'une même souche (par exemple S1) et ceux de droite des individus S2.

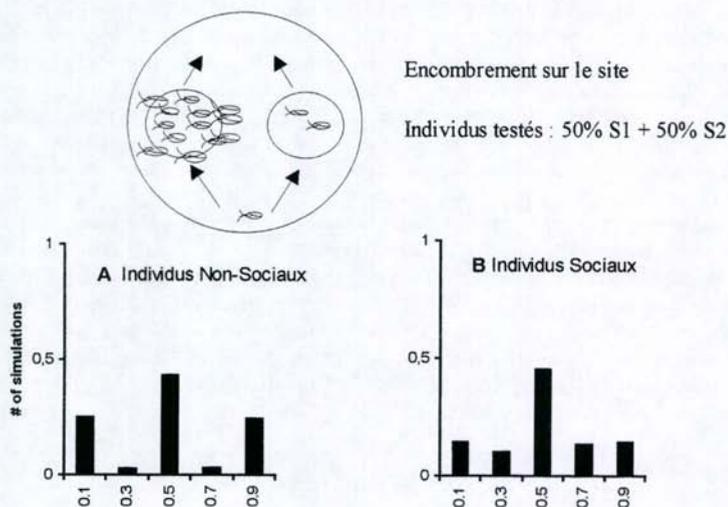


Fig. 3 : Résultat des simulations dans le cas d'un site encombré.

Fig. 3 : Simulation results with an overcrowded site.

## DISCUSSION

La concordance entre les résultats des tests expérimentaux et les résultats des simulations faites avec le modèle d'auto-organisation que nous avons testé, nous permet de conclure à certains traits comportementaux qui régulent la formation des agrégats de blattes de l'espèce *Blattella germanica*. Bien que la position d'un agrégat soit fonction de stimulations externes telles que des odeurs attractives présentes dans l'environnement, nous avons pu mettre en évidence certains traits importants concernant sa formation. La formation des agrégats résulte de stimulations d'ordre social où la présence de congénères dans un site joue un rôle de rétention sur le site. Ces congénères sont plus ou moins attractifs selon qu'ils proviennent ou non de la même souche. L'appartenance à une souche donnée va avoir des conséquences diverses en fonction de la disponibilité spatiale sur le site

où se forme l'agrégat. En effet, des individus provenant de deux souches sont capables de s'agréger sur un site tant que celui-ci n'est pas saturé. Lorsque le site où se forme l'agrégat atteint la saturation et devient une ressource limitante, le résultat des simulations révèle l'apparition d'une ségrégation entre les souches en présence. Il est à noter que les règles de fonctionnement du modèle n'ont pas été modifiées. La ségrégation apparaît dans les simulations sans qu'aucun paramètre agonistique n'ait été introduit. L'introduction dans le modèle d'un facteur d'encombrement sur le site occupé par l'agrégat, fait apparaître la possibilité de ségrégation entre souches. Le danger d'interpréter l'apparition de la ségrégation comme une modification comportementale, est évité grâce à l'utilisation du modèle dont on peut vérifier les propriétés en faisant varier l'intensité des différents paramètres. Un tel modèle de formation des agrégats présente une valeur adaptative dans la régulation des groupes en milieu naturel, où des individus même non apparentés vont se tolérer dans des abris lorsque la densité de population est faible, et vont avoir tendance à former des groupes différents lorsque la densité de population augmente. Rappelons qu'il s'agit d'une prédiction théorique qui doit être testée expérimentalement en faisant varier la taille des sites et le nombre d'individus. L'influence d'autres paramètres, important dans ce contexte, doit également être testée, telle que la différence de taille entre les abris, leur nombre ainsi que la taille des insectes. Le caractère général de ce modèle d'agrégation, nous permet d'affirmer que moyennant la prise en compte de spécificités, celui-ci peut s'appliquer à un ensemble de situations où l'activité sociale peut être vue comme un phénomène d'agrégation et est particulièrement intéressant pour l'étude de la compétition-coopération interlignées chez les eusociaux et notamment chez les polygynes ou polyandres. Le modèle proposé permet d'une part d'expliquer une diversité de réponses qui peuvent sembler adaptative et d'autre part d'établir un lien entre les expériences de reconnaissance (Sherman et al., 1997) et les relations intercoloniales ou intersouches.

## REFERENCES

- Bonabeau E., G. Theraulaz, J.L. Deneubourg, S. Aron & S. Camazine, 1997. Self-organization in social insects. *TREE*, 12: 188-193.
- Camazine S., J.L. Deneubourg, N. Franks, J. Snyed, E. Bonabeau & G. Theraulaz, 1998. Self-organized biological superstructures. Princeton University Press.
- Deneubourg J.-L. & S. Goss, 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology & Evolution*. 1: 295-311.
- Parrish J.K. & W.M. Hamner, 1997. Animal groups in three dimensions. Cambridge University Press.
- Rivault C. & A. Cloarec, 1997. Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Anim. Behav.*, 55: 177-184.
- Sherman P.W., H. K. Reeves & D. W. Pfennig, 1997. Recognition Systems. In: *Behavioural Ecology*. (J.R. Krebs & N.B. Davies, eds.), Blackwell.

## MODÈLE DE DIVISION DU TRAVAIL BASÉ SUR DES SEUILS DE RÉPONSE CHEZ UNE FOURMI PONÉRINE

SCHATZ B.<sup>1</sup>, BONABEAU E.<sup>2</sup>, THÉRAULAZ G.<sup>1</sup>  
& DENEUBOURG J.-L.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)

<sup>2</sup>Santa Fe Institute, 1399 Hyde Park Road, Santa Fe, NM 87501, USA

<sup>3</sup>Unit of Theoretical Behavioural Ecology, Service de Chimie-Physique, CP 231, Université Libre de Bruxelles, Boulevard du triomphe, 1050 Brussels, Belgium

**Résumé:** Un simple modèle à seuil de réponse est présenté ici pour expliquer le polyéthisme observé chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum*, où les prédatrices peuvent être divisées en deux catégories : les tueuses et les transporteuses. Les premières sont spécialisées dans la mise à mort des proies et les secondes dans le transport des proies mortes jusqu'au nid. Ce modèle permet de reproduire les aspects dynamiques obtenus expérimentalement suite au le changement du nombre de proies.

**Mots-clés:** Polyéthisme, prédation, modèle à seuil de réponse, succession de taches.

**Abstract: Model of division of labor based on response threshold in a ponerine ant.**

A simple response threshold model is introduced to explain the pattern of polyethism observed in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*, where hunters could be subdivided into two categories: stingers and transporters. The first group of hunters is specialized in killing live prey, and the other group in transporting dead bodies to the nest. This model can reproduce the dynamic patterns experimentally obtained by changing the number of prey initially presented to the colony.

**Key words:** Polyethism, ant predation, response threshold model, task succession.

### INTRODUCTION

Chez la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, il existe une division du travail chez les prédatrices lorsque celles-ci sont placées face à des proies petites et nombreuses (Schatz et coll., 1996). Deux catégories d'individus peuvent être distinguées : les tueuses qui se maintiennent sur le site de prédation et se chargent de la mise à mort des proies qu'elles capturent, et les transporteuses, qui prennent ces proies mortes pour les ramener une à une jusqu'au nid. Suspectée chez certaines espèces termitophages, une telle division du travail a été réellement démontrée uniquement chez une autre ponérine, *Pachycondyla caffraria* (Agbogba et Howse, 1992).

Nous nous proposons ici de reproduire certains aspects de la dynamique de prédation par un modèle basé sur l'existence de seuil de réponse (Bonabeau et coll., 1996). Nous distinguons ici deux comportements possibles - la mise à mort et le transport d'une proie - qui sont respectivement associés à un stimulus propre - le nombre de proies vivantes et celui de proies mortes. L'idée du modèle est simple : lorsque les proies sont offertes à la colonie, le comportement de mise à mort est activé. Les tueuses entrent en action, ce qui augmente le nombre de proies mortes, et stimule alors l'action des transporteuses. La comparaison entre les résultats expérimentaux et leur simulation nous permettra de discuter de la pertinence de notre modèle.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Présentation de l'espèce

*Ectatomma ruidum* une espèce terricole dominante, qui est commune en plantation de café ou de cacao où elle capture une grande variété d'arthropodes (Lachaud, 1990). Le dispositif expérimental utilisé est très simple; il se compose d'une aire de fourragement connectée d'un côté au nid et de l'autre à un site de prédation. Ce dernier correspond à une boîte de Pétri, dont la hauteur n'est que de 1cm ce qui permet de faciliter la prédation des fourmis. Les proies sont des drosophiles vivantes (*Drosophila melanogaster*). Nous avons utilisé ici deux colonies d'*Ectatomma ruidum* auxquelles nous avons proposé deux quantités différentes de proies (50 et 200 proies ont été offertes à une colonie de 60 ouvrières, 80 et 250 proies à une autre colonie de 130 ouvrières).

### Description des paramètres du modèle

Nous considérons que les prédatrices peuvent réaliser deux tâches : la mise à mort d'une proie et son transport jusqu'au nid. Le modèle de réponse (Bonabeau et coll., 1996) propose que la probabilité qu'un individu réponde à la présence perçue de  $n_1$  proies vivantes en devenant une tueuse est proportionnelle à  $n_1^2 / (n_1^2 + \theta_1^2)$ , où  $\theta_1$  correspond au seuil de réponse associé à la tâche de mise à mort. En d'autres mots, quand  $n_1 \gg \theta_1$ , l'individu est susceptible de répondre, et donc ici de devenir une tueuse. Parallèlement, la probabilité qu'un individu réponde à la présence perçue de  $n_2$  proies mortes dans le site de prédation en devenant une transporteuse est proportionnelle à  $n_2^2 / (n_2^2 + \theta_2^2)$ , où  $\theta_2$  correspond au seuil de réponse associé à la tâche de transport.

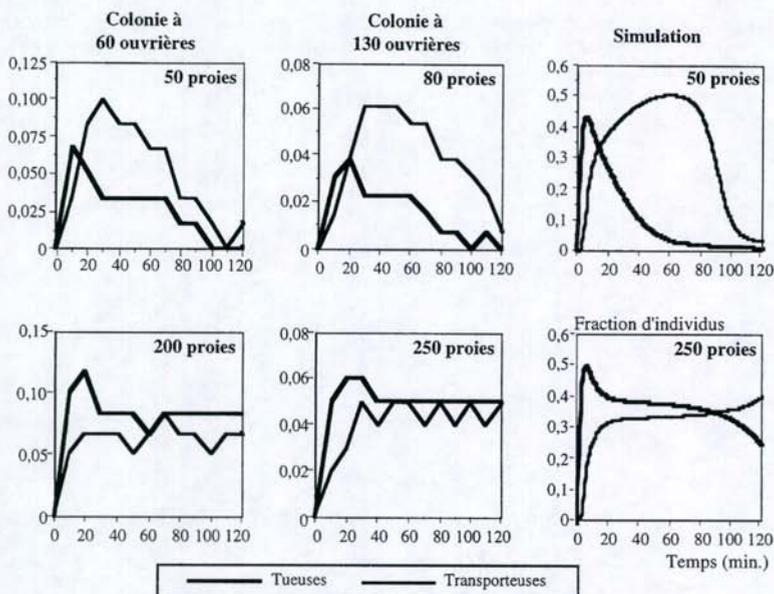
## RÉSULTATS

Nous présentons côte à côte les résultats expérimentaux obtenus pour les deux colonies et ceux obtenus par simulation. Deux paramètres ont été étudiés : la fraction d'individus impliqués dans chacune des deux catégories de prédatrices (Fig. 1) et la dynamique des proies vivantes et mortes (Fig. 2).

Dans les trois conditions où sont offertes de faibles quantités de proies (Fig. 1, en haut), la fraction des tueuses augmente dans un premier temps pour ensuite diminuer rapidement alors que celle des transporteuses augmente avec un certain délai temporel par rapport aux tueuses, puis elle diminue lentement. Parallèlement, le nombre de proies vivantes décroît rapidement alors que celui des proies mortes (disponibles pour le transport) augmente tout d'abord pour diminuer ensuite, et ceci sans jamais devenir trop important (Fig. 2, en haut).

Par contre, dans les trois conditions où sont offertes d'importantes quantités de proies (Fig. 1, en bas), la fraction des tueuses augmente rapidement pour atteindre un plateau stable, plateau également atteint par les transporteuses avec un certain délai temporel. Parallèlement, le nombre de proies vivantes décroît progressivement avec le temps alors que celui des proies mortes suit l'évolution inverse (Fig. 2, en bas); l'augmentation progressive du nombre de proies mortes s'expliquant par le fait que les transporteuses ramènent les proies au nid beaucoup moins vite que les tueuses ne les mettent à mort.

Dans ces deux conditions, l'évolution des deux paramètres est donc parfaitement reproduite par le modèle à seuil de réponse. Il est également intéressant ici de remarquer la dynamique d'évolution de ces paramètres ne semble pas dépendre de la taille de la colonie, mais varie plutôt en fonction du nombre de proies offertes.



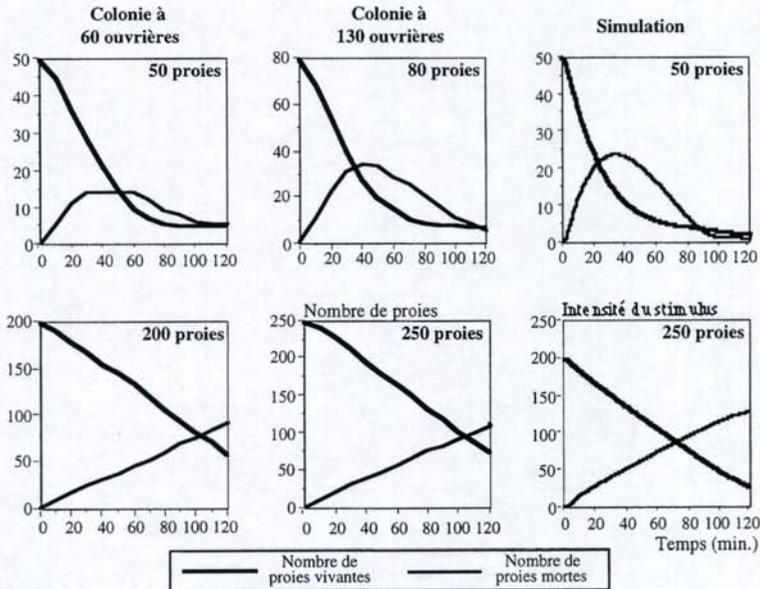
**Figure 1.** Fractions de tueuses et de transporteuses pour la colonie à 60 ouvrières, pour celle à 130 ouvrières et au cours de la simulation en fonction des quantités faibles (en haut) ou fortes (en bas) de proies présentées. Fractions of stingers and transporters for the colony with 60 workers, for the colony with 130 workers and during the simulation according low (above) or the high (under) quantities of offered prey.

## DISCUSSION

Nous avons donc montré ici avec un simple modèle de division du travail, basé sur des seuils fixes de réponse, comment une colonie peut réaliser successivement différentes tâches. Ce modèle est non seulement capable de reproduire le polyéthisme observé entre les prédatrices au niveau expérimental, mais également d'expliquer l'évolution des nombres des deux types de proies lorsque le nombre initial de proies offertes varie. L'avantage de ce modèle réside dans sa capacité à reproduire les dynamiques observées au cours de cette activité prédatrice avec une bonne précision et ceci en se basant sur un minimum d'hypothèses. Ce modèle simple pourrait être étendu à l'étude de la fidélité spatiale ou à la spécialisation des ouvrières de différentes catégories, de telle façon que la tâche associée au stimuli soit rencontrée sous différentes probabilités en fonction de la tâche et du type d'ouvrières.

Pour en revenir à la réalité biologique, ce modèle nous permet donc de montrer que l'existence de seuil de réponse au niveau individuel permet d'expliquer la division du travail au sein des prédatrices d'*Ectatomma ruidum* lorsqu'elles se trouvent face à des proies petites et nombreuses. Il est alors possible de s'interroger sur les variations de ces seuils (motivation, fatigue, apprentissage ... etc.) ou sur l'intervention de plusieurs seuils correspondant respectivement à plusieurs stimuli différents (nature de la proie, risques associés à la proie ... etc.). On peut également s'interroger sur la nature de la perception d'une proie (distance de perception, estimation de la densité en proies, catégorisation ...

etc). L'intérêt d'un modèle résidant dans les nouvelles questions qu'il permet de poser, l'étude de cette activité prédatrice promet donc de nombreux éclaircissements dans la compréhension du comportement individuel d'une ouvrière d'*E. ruidum*, et plus généralement d'un insecte.



**Figure 2.** Dynamique des nombres de proies vivantes et mortes au cours des séquences prédatrices réalisées par la colonie à 60 ouvrières, par celle à 130 ouvrières et obtenues au cours de la simulation en fonction des quantités faibles (en haut) ou fortes (en bas) de proies présentées.

Dynamic of number of live prey and dead bodies during predatory sequences performed by the colony with 60 workers, by the colony with 130 workers and obtained during the simulation according low (above) or the high (under) quantities of offered prey.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à un financement du programme TMR de la Commission Européenne.

#### RÉFÉRENCES

- Agbogba, C. and P.E. Howse, 1992. Division of labour between foraging workers of the ponerine ant *Pachycondyla cafraria* (Smith) (Hymenoptera; Formicidae). *Insectes Soc.* 39. 455-458.
- Bonabeau, E., G. Theraulaz, and J.-L. Deneubourg, 1996. Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect societies. *Proc. Roy. Soc. London B* 263. 1565-1569.
- Lachaud, J.-P. 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 78. 241-256.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, and G. Beugnon, 1996. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.* 43. 111-118.

**LA DIVISION DU TRAVAIL ENTRE RÉCOLTEUSES DE POLLEN ET  
DE NECTAR CHEZ LE BOURDON *BOMBUS TERRESTRIS* L.  
(HYMENOPTERA, APIDAE)**

**Jean-Claude VERHAEGHE<sup>1,2</sup>, Xavier SIMON<sup>1</sup>, Anne VANDEWIELE<sup>1</sup>,  
& Nickolaj R. BOGATYREV<sup>3</sup>**

1 : Laboratoire de Zoologie. Université de Mons-Hainaut. Av. Maistriau, 19. 7000  
Mons (Belgium).

2 : Laboratoires de l'Environnement de l'ULB. Rue de la gare, 81. 5670 Treignes  
(Belgium).

3 : Institute of Systematic and Ecology of Animals. Academy of Science. Russia,  
630090, Novosibirsk-90, Tereshkova, 11, apt. 1.

**Résumé.** L'observation d'une société de *Bombus terrestris* en semi-captivité a permis de calculer la récolte journalière de pollen et de nectar et de déterminer le rythme d'activité. Les règles qui gouvernent le choix de la récolte de pollen ou de nectar ont aussi pu être établies. La décision de continuer à récolter du pollen apparaît ainsi comme un processus purement stochastique. Par contre, la décision de continuer à collecter du nectar semble dépendante du succès de la récolte, ce qui suggère l'existence d'un apprentissage. Cette asymétrie dans le comportement de récolte selon qu'il s'agisse de ramener du pollen ou du nectar est discutée en terme d'optimisation de l'approvisionnement du nid.

**Mots-clés.** Hyménoptères, bourdons, butinage, division du travail.

**Summary.** **Division of labor between pollen and nectar foragers in *Bombus terrestris* L.** The foraging behaviour of a captive *Bombus terrestris* colony was observed in a suburban area in Belgium. The diurnal cycle as well as the total amount of nectar and pollen harvested per day were established. The bees were ranked according to their total activity and this distribution is best fitted by a negative exponential, a common occurrence in social insects. The specialisation for nectar or pollen collecting was weak. Observation of the behavioural sequences of individual bees allowed us to define rules that govern the decision to shift from one foraging activity to another (pollen or nectar collecting). The decision to stay in or to leave Pollen collecting appeared to be a stochastic process. Conversely, nectar collecting was affected by the success of the bee, suggesting a learning process. After the sixth foraging trip, the probability of continuing to collect nectar rose with the length of the bout, up to a point determined by the beginning of the night. This asymmetry in behavioural processes for nectar and pollen collecting is discussed in terms of colony-level optimisation of the foraging.

**Key words.** Hymenoptera, bumblebees, foraging, division of labor.

## INTRODUCTION

La plupart des études portant sur le butinage chez les bourdons portent sur le comportement individuel (Shelly et al., 1991). Les travaux qui portent sur les aspects proprement sociaux du butinage s'intéressent généralement au rythme d'activité du nid en donnant le plus souvent des données quantitatives sur les ressources (Free 1955, Allen et al., 1978, Shelly et al., 1991, Baal et Surholt, 1993). S'il est vrai que chez les bourdons, la récolte est essentiellement traitée au niveau de l'individu, il n'en reste pas moins qu'il doit nécessairement exister une intégration collective de ces actes individuels pour qu'ils soient adaptés aux besoins de la colonie et à la disponibilité des ressources.

Ce travail se propose d'étudier la division du travail au niveau du butinage et de présenter quelques éléments de réponse aux questions suivantes : quelles sont les règles qui régissent le maintien d'une activité de butinage ou le passage d'une activité à l'autre (passage de la récolte de nectar à celle de pollen et vice-versa) et quelle est leur signification de en termes de besoins de la colonie et de disponibilité des ressources.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont eu lieu entre le 5 et le 30 avril 1996, sur le campus de l'Université de Mons-Hainaut (Belgique). Deux colonies de *B. terrestris terrestris* ont été utilisées et avaient été fournies par la firme BIOBEST (Westerloo, Belgique). Les colonies étaient maintenues dans des boîtes d'élevage au laboratoire. Les ouvrières pouvaient butiner à l'extérieur en passant par un tube traversant le mur. Les nids étaient observés entre 7 et 21h (GMT + 2) et tous leurs mouvements notés ainsi que la charge transportée. Au cours d'une des journées d'expérimentation une des pelotes de pollen a été prélevée aux butineuses et pesée. Au début de l'expérimentation, toutes les ouvrières ont été marquées à l'aide de pastilles d'opalithe du même type que celles utilisées pour marquer les reines d'abeilles. Deux nids ont été observés : l'un marqué en jaune ("nid jaune" : 19 ouvrières initialement marquées) et l'autre en blanc (nid blanc : 15 ouvrières initialement marquées). Au total, 84 individus sont nés dans le nid jaune et 90 dans le nid blanc. Chaque matin, toute ouvrière nouvelle-née était marquée. Comme l'âge des ouvrières présentes au début des observations était inconnu, nous avons utilisé un Indice Relatif d'Age, les bourdons marqués le premier jour ayant l'indice 0, celle nées le jour suivant l'indice 1 et ainsi de suite.

La spécialisation pour le type de récolte a aussi été estimée par un Indice de Spécialisation établi comme suit :  $IS = NP/NP+NS$  avec NP = nombre d'entrées avec pollen et NS nombre d'entrées sans pollen. Cet indice pouvait être calculé pour une journée ou pour toute la durée des observations.

Le dernier jour, tous les animaux ont été capturés, pesés et ont vu leur taille estimée par la mesure de la cellule radiale (Morse, 1977). Le volume de nectar contenu dans le jabot a été mesuré par capillaire gradué et la concentration en sucre mesurée au microréfractomètre (Bellingham & Stanley).

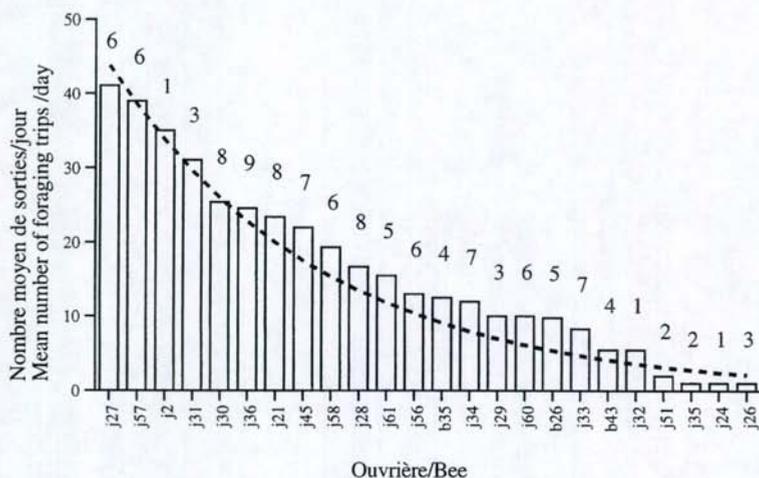
Seuls les résultats du nid jaune seront présentés ici, ceux du nid blanc étant pratiquement identiques. Pendant la période d'observation, quelques individus ont déserté le nid blanc et ont intégré le nid jaune où ils ont travaillé le reste de leur vie. Ils ont été inclus dans l'analyse des résultats du nid jaune.

Toutes les données ont été analysées au moyen de tests statistiques non-paramétriques (Siegel, 1956).

## RÉSULTATS

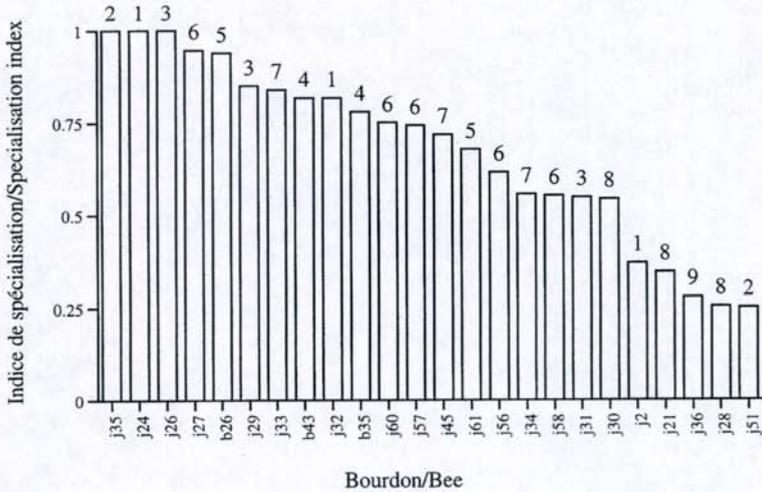
L'activité journalière de récolte ne sera pas décrite ici car elle correspond tout-à-fait à ce que d'autres auteurs ont observé (Free, 1955, Shelly et al., 1991).

La charge en pollen par individu était comprise entre 0,019 et 0,033g avec une moyenne de 0,026g (n=5). Ceci nous permet d'estimer grossièrement l'entrée de pollen



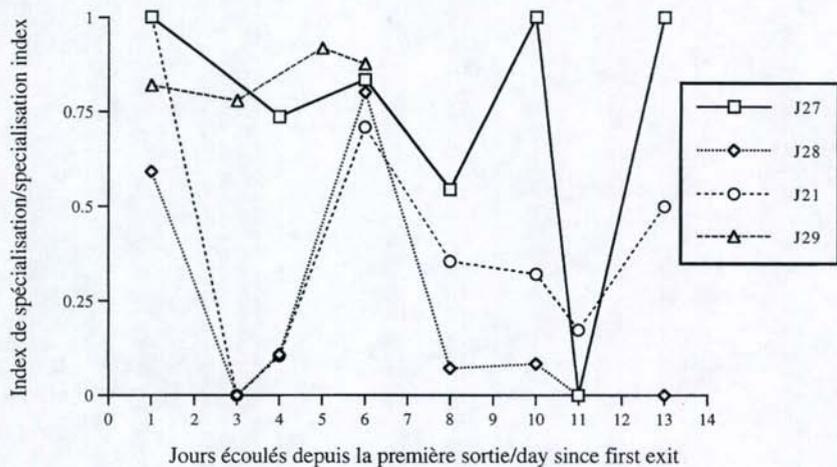
**Figure 1.** Distribution de l'activité de butinage. Les individus sont classés par ordre décroissant, d'activité. Les chiffres au-dessus des barres représentent le nombre de jours d'observation. En pointillé : courbe théorique d'équation  $Y = 50 * 10^{-0,057 * X}$  (test de Kolomogorov-Smirnov,  $P > 0,05$ ).

**Figure 1.** Distribution of foraging activity. Individuals are ranked by decreasing activity. The numbers over the bars represent the number of observation days for each bee. Dashed line : theoretical curve. Activity is best fitted (Kolmogorov-Smirnov test,  $P > 0.05$ ) by a negative exponential curve following the equation :  $Y = 50 * 10^{-0,057 * X}$



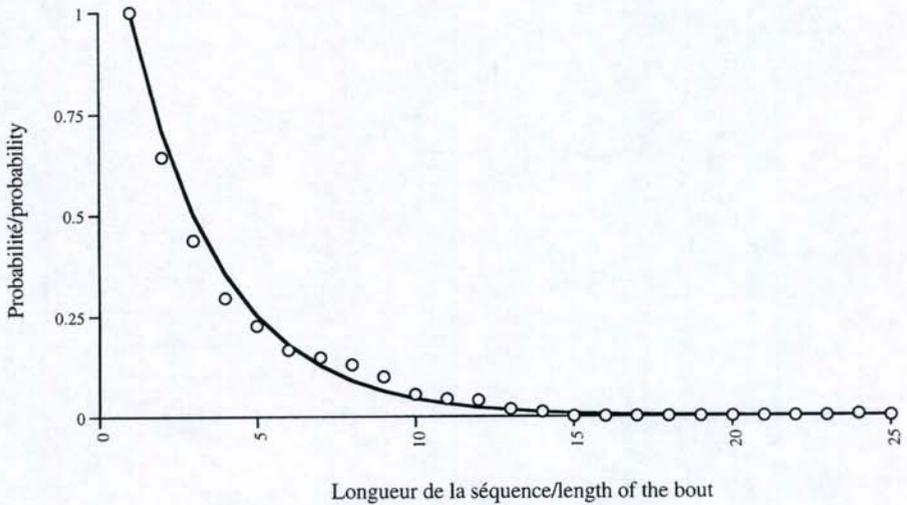
**Figure 2.** Distribution de l'indice de spécialisation.. Les individus sont rangés par ordre décroissant. Le chiffre au-dessus des barres représente le nombre de jours d'observation pour chaque ouvrière.

**Figure 2.** Distribution of the specialisation index.. Individuals are ranked by decreasing values. The number over the bars represents the number of observation days for each bee.



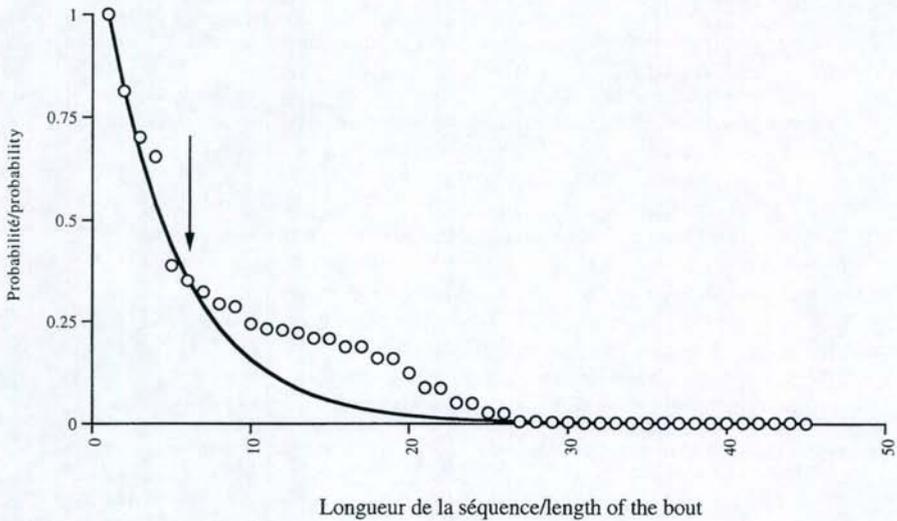
**Figure 3.** Evolution de l'indice de spécialisation pendant la période d'observation pour quelques ouvrières représentatives. J27 et J28 sont parmi les moins spécialisées, J21 et J29 parmi les plus spécialisées.

**Figure 3.** Changes in the specialisation index during the observation period for 4 representative bees. J27 and J28 are among the least specialised bees, J21 and J29 among the most specialised.



**Figure 4.** Probabilité de réaliser une série de récoltes successives de pollen en fonction de la longueur de la séquence. Cercles : données expérimentales (nombre de séquences = 274). Ligne : simulation par l'équation :  $Y = 10 - 0,15(X-1)$  où Y est la probabilité de la séquence et X sa longueur (test de Kolomogorov-Smirnov,  $P > 0,1$ ).

**Figure 4.** Probability of executing a bout of pollen collecting as a function of the length of the sequence. Dots : experimental data (number of bouts = 274). Line : simulation by the equation :  $Y = 10 - 0,15(X-1)$  where y is the probability of the bout and X the length of the bout. This fitting is confirmed by the Kolomogorov-Smirnov test ( $P > 0,1$ ).



**Figure 5.** Probabilité de réaliser une séquence de récoltes successives de nectar seul en fonction de la longueur de la séquence. Cercles : données expérimentales (nombre de séquences = 654). Ligne : simulation par l'équation :  $Y = 10^{-0.09(X-1)}$ . La flèche montre à quel moment les données ne sont plus en accord avec la simulation (test de Kolmogorov-Smirnov,  $p < 0,01$ ).

**Figure 5.** Probability to execute a bout of nectar-only collecting in function of the length of the sequence. Dots : experimental data (number of bouts = 654). Line : simulation by the equation :  $Y = 10^{-0.09(X-1)}$  where  $Y$  is the probability of the bout and  $X$  the length of the bout. The arrow shows the moment when the experimental data are no more congruent with an exponential distribution (Kolmogorov-Smirnov test,  $p < 0.01$ ).

journalière à 2,56g pour une journée ensoleillée (15 avril 1996). La quantité moyenne de nectar dans le jabot à été estimée à  $20,9 \mu\text{l} \pm 11,0$  ( $n=21$ ) avec une concentration moyenne de  $43,8\% + 7,7$  ( $n=21$ ). La quantité de nectar récoltée pour la même journée (15 avril 1996) peut être estimée à 3880  $\mu\text{l}$ . Ces données ne peuvent être qu'indicatives puisque la récolte est dépendante des conditions climatiques. La dissection a montré que toutes les ouvrières ayant récolté du pollen avaient aussi récolté du nectar (ce qui est en accord avec ce que Free (1955) avait observé chez *Bombus sylvarum* et Shelly et al (1991) chez *B. pennsylvanicus sonorus*).

24 ouvrières ont butiné sur les 84 individus observés. La figure 1 montre comment se classent les butineuses par rapport à leur activité générale moyenne de récolte (pollen + nectar seul) sur l'ensemble des observations. La distribution est bien simulée (test de Kolmogorov-Smirnov,  $P>0,05$ ) par une exponentielle négative suivant l'équation :  $Y = 50 * 10^{-0,057 * X}$  où Y est l'activité de butinage et X le rang.

La spécialisation pour la récolte de pollen a été calculée sur l'ensemble des observations et les ouvrières classées selon leur indice de spécialisation. Comme le montre la figure 2 les butineuses sont faiblement spécialisées pour une activité ou l'autre : les récolteuses exclusives de pollen ou de nectar sont rares.

Nous n'avons pas observé de corrélation entre l'activité journalière et l'indice de spécialisation (corrélation de Spearman,  $p>0,05$ ). La taille du bourdon n'a pas non plus d'influence sur son activité générale ainsi que sur la quantité moyenne de nectar ou de pollen récoltée (corrélation de Spearman,  $p>0,05$  dans tous ces cas).

La figure 3 montre l'évolution de l'indice de spécialisation depuis la première sortie chez une série de butineuses représentatives. Comme on le voit, aucune évolution n'est perceptible aussi bien pour des ouvrières peu que très spécialisées.

La figure 4 montre comment, à court terme, c'est-à-dire au cours d'une série de sorties consécutives, évolue la probabilité de continuer à récolter du pollen une fois que la butineuse s'est engagée dans cette activité. Le phénomène est bien simulé par une exponentielle négative d'équation :  $Y = 10^{-0,15(X-1)}$  où Y est la probabilité de continuer à récolter du pollen et X la longueur de la séquence. Un tel résultat suggère que la probabilité de récolter du pollen est une constante et ne dépend pas de ce qui s'est passé auparavant. Par contraste, la figure 5 montre que lorsqu'une ouvrière est engagée dans la récolte de nectar, la probabilité de continuer cette activité est seulement une constante pendant les six premiers voyages. Ensuite, la probabilité augmente avec la longueur de la séquence et la courbe ne répond plus à une équation exponentielle (test de Kolmogorov-Smirnov,  $p<0,01$ ). Il apparaît donc, après la sixième sortie, une amplification de l'activité individuelle de récolte, probablement due à un apprentissage, et qui ne cesse que parce que la journée se termine.

## DISCUSSION

La division du travail au niveau de l'activité générale moyenne de récolte (pollen + nectar seul) suit une exponentielle négative, ce qui est la règle parmi les insectes sociaux (Abraham, 1979; Lenoir, 1987).

Par contre, la spécialisation pour la récolte du pollen est faible et l'observation des individus pendant deux semaines montre que la décision de récolter du pollen se prend à court terme. En fait, à chaque sortie, la butineuse collectant du pollen a le choix entre continuer son activité ou passer à la récolte de nectar et ce choix se fait sous probabilité constante. Par contre, la probabilité d'une récolteuse de nectar de changer d'activité n'est pas constante. Après six récoltes consécutives elle augmente, suggérant l'existence d'un apprentissage.

Cette asymétrie comportementale reflète probablement une asymétrie dans la disponibilité des ressources. Le pollen est un facteur limitant pour la colonie (Galen et Plowright, 1985) mais, à l'échelle d'une journée, c'est une ressource plus dispersée et plus renouvelable que le nectar (Zimmerman, 1982). Si le pollen est une ressource essentielle mais distribuée aléatoirement, alors une stratégie stochastique est probablement le meilleur choix car elle assure un approvisionnement régulier. Inversement le nectar est rare et distribué de manière agrégative (Zimmerman, 1981). Dès lors, lorsqu'une butineuse a détecté un agrégat de fleurs nectarifères, sa meilleure stratégie est de continuer à l'exploiter jusqu'à épuisement de la ressource par le biais d'un processus d'apprentissage.

Lorsqu'elle butine du nectar ou du pollen, l'ouvrière a toujours une certaine probabilité de changer de ressource. Ceci évite aux récolteuses de rester "piégées" dans une activité (ex. l'exploitation d'un parterre de fleurs particulièrement riches en nectar) et de négliger la collecte de l'autre ressource (dans cet exemple : le pollen).

### REMERCIEMENTS

Ce travail a été partiellement subventionné par le Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique pour deux des auteurs : X. Simon et N. Bogatyrev.

### REFERENCES

- Abraham, M., 1979. Comportement individuel lors de déménagements successifs chez *Myrmica rubra* L. C.R. UIEIS sct. française - Lausanne, 17-19.
- Allen, T., S. Cameron, R. McCinley, B. Heinrich, 1978. The role of workers and new queen in the ergonomics of a bumblebee colony (Hymenoptera : Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51: 329-342.
- Baal, T., B. Surholt, 1993. Une nouvelle méthode pour déterminer l'activité de vol et la récolte de nourriture d'une colonie de bourdons (*Bombus terrestris*). *Apidologie*, 24: 521-523.
- Free, J.B., 1955. The division of labour within bumblebee colonies. *Insectes sociaux*, II n°3 : 195-212.
- Galen, C., R.C. Plowright, 1985. Contrasting movement patterns of nectar-collecting and pollen-collecting Bumblebees (*B. terricola*) on Fireweed (*Chamaenerion angustifolium*) inflorescences. *Ecological Entomology*, 10 : 9-17.
- Lenoir, A., 1987. Factors determining polyethism in social insects in *From individual to collective behavior in social insects*, (J.M. Pasteels et J.L. Deneubourg ed.), Birkäuser, 219-240.
- Morse, D.H., 1977. Estimating Proboscis Length from Wing Length in Bumblebees (*Bombus* spp.). *An. Ent. Soc. Am.*, 70 : 311-315.
- Shelly, T.E., S.L. Buchmann, E.M. Villalobos, M.K. O'Rourke, 1991. Colony ergonomics for a desert-dwelling bumblebee species (Hymenoptera : Apidae). *Ecological Entomology*, 16: 361-370.
- Siegel, S., 1956. *Non parametric statistics for the behavioural sciences*. McGraw-Hill, Kogakusha LTD, Tokyo, 312 pp.
- Zimmerman M., 1981. Patchiness in the Dispersion of Nectar Resources : Probables Causes. *Oecologia*, 49 : 154-157.
- Zimmerman M., 1982. The Effect of Nectar Production on Neighborhood Size. *Oecologia*, 52 : 104-108.

## RECONNAISSANCE INTERCOLONIALE ET NIVEAU D'AGRESSION CHEZ LA FOURMI PONERINE, *ECTATOMMA TUBERCULATUM*

Renée FENERON, Elise NOWBAHARI & Fabrice DUTROU

*Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, ES-A CNRS 7025,  
Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse (France)*

**Résumé.** Le degré de fermeture des sociétés a été étudié au sein de deux populations d'*Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae), l'une originaire du Mexique et l'autre du Brésil. Les résultats obtenus à partir de deux procédures expérimentales montrent des variations du niveau d'agression intercoloniale selon la population. Les ouvrières issues de colonies mexicaines présentent une intensité d'agression maximale envers tout intrus quelle que soit sa population d'origine. A l'opposé, les ouvrières issues de colonies brésiliennes se tolèrent entre elles et ne présentent de comportements agressifs que lors des rencontres entre populations. Ces différences observées au niveau de l'agression intercoloniale pourraient s'expliquer par des différences au niveau de la structure des colonies et des populations (densité des nids, proximité génétique entre nids...) qui moduleraient le degré de fermeture des sociétés en fonction des contingences environnementales.

**Mots-clés.** *Comportement agonistique, reconnaissance coloniale, Formicidae, Ponerinae.*

### **Summary : Intercolonial recognition and aggression level in the Ponerine ant, *Ectatomma tuberculatum***

The degree of social closure was studied in two populations of *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae) originating from Mexico and Brazil. The results based on two experimental procedures show various levels of intercolonial aggression according to the population. The workers proceeding from Mexican colonies are highly aggressive towards any intruder whatever its population origin. On the contrary, the workers proceeding from Brazilian colonies are tolerant and display aggressive behaviours only during encounters between populations. Such differences in the level of intercolonial aggression could be explained by differences in the colony and population structure (nest density, genetic proximity between nests...), which would modulate the degree of social closure to adapt the colonies to their environmental contingencies.

**Key words.** *Agonistic behavior, nestmate recognition, Formicidae, Ponerinae.*

## INTRODUCTION

La fermeture des sociétés de fourmis implique la capacité à reconnaître tout individu étranger au nid. Une telle faculté sous-entend l'existence de signaux spécifiques qui, lors de rencontres interindividuelles, sont perçus et comparés à un modèle de

référence ("template") avant de donner lieu à une réponse comportementale adaptée : réactions agonistiques face à un intrus ou réactions amicales face à un congénère (cf. revues Vander Meer & Morel, 1998; Lenoir et al., 1999).

Cette capacité de discrimination a été mise en évidence chez de nombreuses espèces (*ibid.*). Les premiers résultats obtenus sur la fourmi Ponérine *Ectatomma tuberculatum* ont montré une forte agression entre ouvrières étrangères (Fénéron, 1993; Fénéron, 1996). Cependant, cette fourmi présentant une aire de répartition relativement étendue depuis le sud du Mexique jusqu'au Brésil (Weber, 1946) et à l'Argentine (Kempf 1972, cité par Wheeler, 1986), nous avons voulu vérifier si ce niveau d'agression entre colonies était caractéristique de l'espèce ou bien s'il variait selon les populations.

## MATERIEL ET METHODES

Au total, six colonies ont été utilisées pour cette étude. Les unes ont été récoltées en 1988 dans une plantation de cacaoiers-caféiers au Mexique (Tuxtla-Chico, Chiapas), les autres ont été récoltées en juin 1997 dans le même type de plantation au Brésil (Itabuna, Bahia). Au laboratoire ( $T = 28 \pm 3^\circ\text{C}$ ; HR = 60%-80%), les colonies ont été installées dans des nids en plâtre et nourries avec la même diète (mélange de pomme-miel et de vers de farine). Le niveau d'agression intercoloniale a été évalué au moins un an après la mise en élevage des colonies, en observant les réactions comportementales d'ouvrières fourrageuses dans deux situations expérimentales.

### *Expérience 1 : Niveau d'agression au sein d'une dyade*

Les tests dyadiques ont été effectués dans une arène neutre (boîte ronde d'un diamètre de 4 cm) où deux ouvrières étaient opposées pendant 5 minutes. Ces ouvrières provenaient soit de la même colonie (groupe "Témoin"), soit de colonies différentes (groupe "Expérimental"). Les confrontations intercoloniales ont été réalisées au sein de chacune des deux populations ("Mexique/Mexique", "Brésil/Brésil") et entre populations ("Mexique/Brésil"). Chaque dyade a été caractérisée par un score correspondant au niveau d'agression maximal observé.

### *Expérience 2 : Mesure du niveau d'agression individuel*

Pour mesurer le niveau d'agression et les capacités de discrimination d'un individu indépendamment des comportements de l'opposant, nous avons utilisé un dispositif expérimental dans lequel l'ouvrière testée se trouvait face à quatre ouvrières immobilisées (Fénéron, 1996). Deux des ouvrières immobilisées provenaient de la même colonie que l'ouvrière testée (groupe "Témoin"), les deux autres provenaient d'une colonie étrangère issue ou non de la même population (groupe "Expérimental"). Pendant 5 minutes, tous les comportements de l'ouvrière testée ont été enregistrés à l'aide d'un organisateur (Pision), leur durée et fréquence étant analysées ultérieurement. L'analyse n'a porté ici que sur les fréquences des différentes interactions sociales.

## RESULTATS

### *Expérience 1 : Niveau d'agression au sein d'une dyade*

Les rencontres sont nettement plus agressives entre ouvrières étrangères qu'entre ouvrières de même nid pour la population mexicaine (test de Fisher exact,  $P < 0.0001$ ) et les confrontations entre populations (test de Fisher exact,  $P < 0.0001$ ) (Tableau 1). En revanche, au sein de la population brésilienne, les rencontres inter- et intracoloniales ne diffèrent pas significativement (test de Fisher exact,  $P = 0.072$ ), l'agression entre ouvrières étrangères se limitant à des menaces. D'autre part, le niveau d'agression observé entre les deux populations est similaire à celui observé entre colonies de la population mexicaine (test de Fisher exact,  $P = 0.404$ ).

Type de rencontre		Niveau d'agression					
		N	0	1	2	3	4
Mexique /Brésil	Témoin	21	71%	29%	0%	0%	0%
	Expérimental	24	0%	16%	21%	21%	42%
Mexique/Mexique	Témoin	26	96%	4%	0%	0%	0%
	Expérimental	26	85	11%	15%	8%	58%
Brésil/Brésil	Témoin	24	92%	8%	0%	0%	0%
	Expérimental	24	67%	33%	0%	0%	0%

**Tableau 1.** Distribution des dyades selon le niveau d'agression défini ci-dessous : 0 = aucune agression, 1 = ouverture de mandibules, 2 = morsure, 3 = piqûre, 4 = piqûre mutuelle prolongée.

**Table 1.** Distribution of dyads according to the aggression level as defined below : 0 = no aggression, 1 = mandible opening, 2 = biting, 3 = stinging, 4 = mutual prolonged stinging.

### Expérience 2 : Mesure du niveau d'agression individuel

Les ouvrières issues des colonies mexicaines réalisent des comportements agonistiques vers tout individu étranger, quelle que soit sa population d'origine (Tableau 2). A l'opposé, les ouvrières brésiliennes ne sont agressives qu'à l'égard des ouvrières de l'autre population. Dans cette situation, elles effectuent autant d'actes agonistiques que les ouvrières mexicaines (test U de Mann-Whitney, NS pour chaque comportement). Par ailleurs, les ouvrières mexicaines sont capables de distinguer l'origine des étrangères : elles présentent des réactions de fuite plus fréquentes face à une fourmi brésilienne ( $\bar{x} = 1.33 \pm 0.35$ ) que face à une fourmi étrangère mexicaine ( $\bar{x} = 0.73 \pm 0.19$ ) (test U de Mann-Whitney,  $U = 269$ ,  $P < 0.05$ ).

Type de rencontre		Contact antennaire	Ouverture des mandibules	Morsure	Piqûre	Fuite
Mexique/Brésil (N = 42)	Témoin	5.33±0.52 <sup>a</sup>	0.07±0.05 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>
	Expérimental	2.05±0.32 <sup>b</sup>	3.31±0.48 <sup>b</sup>	2.24±0.38 <sup>b</sup>	1.28±0.33 <sup>b</sup>	2.24±0.36 <sup>b</sup>
Mexique/Mexique (N = 44)	Témoin	2.45±0.34 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>
	Expérimental	3.59±0.36 <sup>b</sup>	2.20±0.35 <sup>b</sup>	1.75±0.50 <sup>b</sup>	1.20±0.38 <sup>b</sup>	0.73±0.20 <sup>b</sup>
Brésil/Brésil (N = 43)	Témoin	6.81±0.87 <sup>a</sup>	0.32±0.08 <sup>a</sup>	0.02±0.02 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.25±0.08 <sup>a</sup>
	Expérimental	7.14±0.80 <sup>a</sup>	0.51±0.16 <sup>a</sup>	0.04±0.03 <sup>a</sup>	0±0 <sup>a</sup>	0.21±0.07 <sup>a</sup>

**Tableau 2.** Fréquences d'interactions sociales (moyenne ± E.S.) dirigées vers les groupes Témoin et Expérimental. Des valeurs différentes en exposant indiquent des différences significatives entre les groupes ( $P < 0.05$ , test de Wilcoxon).

**Table 2.** Frequencies of social interactions (mean ± S.E.) directed towards the Control and Experimental groups. Means with different superscripts are significantly different ( $P < 0.05$ , Wilcoxon test).

## DISCUSSION

Chez la fourmi *E. tuberculatum*, le degré de fermeture des sociétés semble varier d'une population à l'autre. Au sein de la population mexicaine, les ouvrières présentent un niveau d'agression d'emblée maximal envers tout individu étranger conspécifique. En

revanche, dans la population brésilienne, les ouvrières sont tolérantes à l'égard des étrangères de la même localité, bien qu'elles soient capables de discriminer et d'agresser les ouvrières de l'autre population. Ces résultats montrent clairement que le degré de fermeture des sociétés doit être considéré comme une variable contextuelle. Diverses études l'ont démontré également, bien qu'à une autre échelle, en mettant en évidence l'influence de la distance géographique entre nids sur l'intensité de l'agression (Jutsum et al., 1979; Nowbahari et al., 1990).

Même s'il n'est pas exclu qu'une éventuelle dérive de l'odeur coloniale (liée à l'élevage prolongé en laboratoire) ait pu altérer les capacités de reconnaissance et niveaux d'agression entre colonies, d'autres facteurs comme la diversité de la structure sociale pourraient également expliquer les différences observées entre populations d'*E. tuberculatum*. Les colonies récoltées au Mexique sont, en effet, strictement monogynes, alors que celles récoltées sur le site d'Itabuna au Brésil peuvent contenir une ou plusieurs reines fonctionnellement reproductives (observation personnelle). Or, on sait que les sociétés monogynes présentant une moindre variabilité génétique intracoloniaire sont généralement plus fermées que les sociétés polygynes (Hölldobler & Wilson, 1977). D'autres caractéristiques au niveau de la population pourraient aussi influencer le niveau d'agression intercoloniale, comme la densité des nids ou la proximité génétique entre nids. Une étude de la variabilité génétique entre colonies nous permettra de mieux comprendre ces différences au niveau des populations.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement Dr Jacques Delabie pour la détermination des fourmis et les techniciens du CEPLAC (Itabuna, Brésil) pour leur aide lors de la récolte des nids. Nous remercions également Marie-Claire Malherbe qui a assuré l'élevage des colonies au laboratoire de Villeteuse. La mission de récolte au Brésil a été financée par l'AFFDU en juin 1997.

## REFERENCES

- Fénéron, R., 1993. Ethogenèse et reconnaissance interindividuelle. Influence de l'expérience précoce chez une Fourmi Ponérine (*Ectatomma tuberculatum* Ol.). Thèse de Doctorat d'Université, Univ. Paris XIII, 141 p.
- Fénéron, R., 1996. A new ethological test to study nestmate recognition in adult ants. *Insectes Soc.* 43: 131-135.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- Jutsum, A.R., T.S. Saunders & J.M. Cherret, 1979. Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Anim. Behav.* 27: 839-844.
- Lenoir, A., D. Fresneau, C. Errard & A. Hefetz, 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds), Birkhäuser, Basel, sous presse.
- Nowbahari, E., A. Lenoir, J.L. Clément, C. Lange, A.G. Bagnères & C. Joulie, 1990. Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hym.: Formicidae): Their use in nest and subspecies recognition. *Biochem. Syst. and Ecol.* 18: 63-73.
- Vander Meer, R.K. & L. Morel, 1998. Nestmate recognition in ants. In: *Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees and Termites*. (R.K. Van der Meer, M.D. Breed, M. Winston & C. Espelie, Eds), Westview Press, Oxford, pp. 79-103.
- Weber, N.A., 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *Ectatomma ruidum* (Roger). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 48: 1-16.
- Wheeler, D.E., 1986. *Ectatomma tuberculatum*: foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 300-303.

## LA RECONNAISSANCE DE SON ŒUF PAR LA FEMELLE DE GUÊPE POLISTE EN SOCIÉTÉ POLYGYNE

Jacques GERVET et Michel PRATTE

*Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, CNRS - UMR 5550,  
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4, France*

**Résumé :** La société polygyne de Poliste est caractérisée par l'existence d'une oophagie différentielle, selon laquelle l'individu dominant détruit les œufs pondus par les autres femelles et ne respecte que les siens propres. Ce comportement implique une discrimination entre diverses catégories d'œufs selon leur origine génétique. Plusieurs mécanismes concourent à ce respect préférentiel : certains seraient liés à des traits olfactifs présents sur l'œuf frais. Mais on montre que des mécanismes plus indirects interviennent aussi, liés notamment au territoire de ponte : la guêpe tend à considérer comme référence la catégorie d'œuf qu'elle retrouve aussitôt après la ponte dans la cellule où elle vient de pondre.

**Mots-clés :** *Polistes dominulus*, polygynie, reconnaissance, oophagie

### **Summary : Recognition of their eggs by females of Polistes wasps in polygynous colonies**

Polygynous societies in Polistes wasps are characterised by the differential oophagy, by which the dominant female eats the eggs laid by others females, and only spares its own eggs. This behaviour implies that the female can discriminate between various egg categories, according to their genetic origin. Several mechanisms are involved in this preferential egg eating. One of them is linked to olfactive characteristics of the newly laid eggs. But we showed that indirect mechanisms are also involved, more particularly linked to the laying area. The wasp tends to take as a reference the egg category that it can inspect just after the oviposition, in the cell where it laid.

**Keys-words :** *Polistes dominulus*, polygyny, recognition, oophagy

## INTRODUCTION

La spécialisation de l'individu dominant comme seul reproducteur, dans la société polygyne de Poliste (Pardi, 1942), tient pour une part à une influence inhibitrice exercée sur les subordonnées (Deleurance, 1946) ; mais l'élément le plus décisif, et le plus rapidement apparu après la fixation des relations de dominance est l'exercice d'une oophagie différentielle (Deleurance, 1950) par laquelle l'individu dominant, et lui seul, détruit les œufs qu'il n'a pas pondus lui-même. Ce comportement implique une capacité à discerner entre catégories d'œufs selon leur origine et se rapproche en cela d'une préférence de parentèle. Il a été montré qu'un extrait de la glande de Dufour placé sur un œuf peut orienter le comportement oophagique (Downing, 1991). L'œuf serait marqué dans les voies génitales de la mère par le produit glandulaire déversé dans le vagin (Landolt & Akre, 1979).

Mais repérer un indice discriminant dans un comportement établi ne suffit pas pour expliquer comment apparaît la préférence correspondante. Ainsi, les guêpes Polistes

préfèrent s'associer avec des soeurs plutôt qu'avec des nièces. Ce choix a une base olfactive, la composition phéromonale variant au sein de l'espèce. La préférence pour les apparentés se fixe peu après l'émergence par imprégnation à l'odeur du nid (Gamboa, 1988, 1996; Gamboa et al., 1986a, 1986b), odeur pour une part due aux sécrétions de la glande de Dufour de la mère (Downing, 1991; Dani et al., 1996), mais aussi aux conditions d'environnement, et notamment à la nourriture utilisée par la colonie (Gamboa, 1996). La reconnaissance des compagnes de nid passe donc par une phase d'apprentissage.

L'oophagie différentielle recouvre une catégorisation opposant les œufs de la pondeuse à tous les autres. Comment l'assignation catégorielle des diverses variantes olfactives rencontrées est-elle réalisée? Assez souvent la femelle dominante détruit ses premiers œufs. Cette auto-oophagie initiale est très provisoire. Notre hypothèse générale était donc que la guêpe apprend l'odeur de son œuf lors de la palpation qu'elle effectue aussitôt après la ponte. Pour éprouver cette hypothèse, et repérer les conditions de cet apprentissage, on a modifié les conditions de cette palpation initiale et examiné les modalités consécutives de l'oophagie différentielle.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les expériences sont réalisées en laboratoire sur des sociétés digynes de *Polistes dominulus*. Pour éviter l'apparition d'une oophagie nutritionnelle qui masquerait l'oophagie différentielle, on détruit toutes les larves sitôt écloses. Chaque jour, l'observation dure huit heures et durant seize heures les guêpes sont à l'obscurité, le nid vide étant maintenu à 8° C. Lorsque une guêpe dominante pond, un nid différent est placé contre ses antennes. En sortant de l'alvéole, après la ponte, la guêpe grimpe sur cet autre nid, qui est remis à la place du nid où elle a pondu. L'œuf qui vient d'être pondu est alors enlevé avant que ne sèche la substance qui le fixe au nid. Il est ensuite remplacé dans un nid, selon diverses procédures, et fixé par une gouttelette de colle. Un contrôle préalable a montré que la colle ne déclenche pas d'oophagie. Par contre, les colles disponibles affectent la survie de l'œuf et l'on n'a guère pu examiner que la réaction envers des œufs de moins de trois jours. Cinq interventions différentes ont été réalisées, portant sur l'origine de l'œuf rencontré, les conditions de la rencontre et l'état de la femelle oophagique. Leur détail est indiqué en même temps que l'exposé des résultats obtenus.

## RÉSULTATS

### 1. Effet de l'emplacement de l'œuf

L'hypothèse est que la guêpe reconnaîtrait la cellule où elle vient de pondre et non les caractéristiques olfactives propres de l'œuf qui y est déposé. S'il en est ainsi l'œuf de la guêpe doit être traité en œuf étranger lorsque il est changé de cellule. Pour éviter l'influence éventuelle d'une prise de connaissance préalable, l'essai est réalisé sur deux colonies digynes dont les dominantes n'ont jamais palpé leurs œufs avant la mise en expérience. Au cours de celle-ci, un œuf de la dominante sur trois est laissé en place et les deux autres sont enlevés sitôt pondus et recollés dans une cellule différente. Le nid est alors rendu à la colonie étudiée et l'on examine le comportement de la guêpe dominante. Le tableau 1 regroupe les résultats des deux colonies en un échantillon unique. Le résultat est clair : la guêpe a détruit un seul œuf laissé sur place mais détruit les œufs déplacés aussi intensément que des œufs pondus par la guêpe subordonnée. On note que le pourcentage de destruction d'œufs "déplacés" augmente de la phase 1 à la phase 2, mais même pour la phase 1 seule, la différence entre les destructions d'œufs "étrangers" et œufs "déplacés" n'est pas significative ( $\chi^2$  avec correction de Yates = 3,06; N.S.). L'emplacement de l'œuf intervient donc dans le réglage oophagique et la cellule qui vient d'être garnie jouit d'un statut particulier à cet égard.

Phase	Durée en jours	Œufs "étrangers"		Œufs "déplacés"		Œufs "laissés"	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	10	19	68	31	39	30	3
2	10	22	59	35	57	9	0

**Tableau 1.** Effet d'un déplacement d'œufs sur l'oophagie (2 colonies digynes). n : nombre total d'œufs rencontrés; % Oo : pourcentage des œufs détruits par oophagie. L'expérience se poursuit durant deux périodes successives de dix jours. Les œufs "étrangers" sont des œufs pondus par la subordonnée; les œufs "déplacés" sont des œufs de la dominante, changés expérimentalement de cellule; les œufs "laissés" sont des œufs de la dominante qui servent de témoins (seule la palpation des œufs par la pondreuse est différée de quelques minutes)

**Table 1.** Effect of eggs displacement on oophagy by the dominant female (2 digynic colonies). n : total number of eggs encountered; % Oo : percentage of eaten eggs. The experiment was run for two successive 10-day periods. "Œufs étrangers" : eggs laid by the subordinate wasp. "Œufs déplacés" : eggs laid by the dominant and displaced to other cells. "Œufs laissés" : control eggs laid by the dominant and remained in the cell they were laid; the egg antennation was only delayed for a few minutes.

## 2. Introduction d'œufs "pilotes"

S'il en est ainsi, l'introduction régulière d'un œuf étranger dans la cellule où la guêpe vient de pondre doit lui communiquer un rôle dans le pilotage du comportement oophagique. La seconde expérience consiste donc, aussitôt après la ponte, à enlever l'œuf et à le remplacer systématiquement par celui d'une autre femelle, dit œuf "pilote". On note les réactions oophagiques envers cet œuf "pilote" et les autres œufs dits "étrangers", c'est à dire les œufs d'une autre guêpe laissés dans la cellule où ils ont été pondus. Si l'emplacement de l'œuf représente l'élément décisif de la différenciation oophagique, un œuf "pilote" doit être systématiquement respecté.

Phase	Durée en jours	Œufs "étrangers"		Œufs "déplacés"		Œufs introduits		Œufs remis ou laissés	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	15	121	91			195	26		
2	10	166	78	95	32	29	3		
3	10	80	75					73	15
4	5	20	80					26	4

**Tableau 2.** Effet de l'introduction d'œufs "pilotes" sur l'oophagie (5 colonies digynes). Un œuf "pilote" est un œuf mis systématiquement à la place d'un œuf qui vient d'être pondu, avant même que celui-ci ait pu être palpé. Voir le texte pour la description des phases.

**Table 2.** Effect of the introduction of "pilot" eggs on the oophagy (5 digynic colonies). A "pilot" egg is an egg put systematically at the place of the egg which has been just laid. See text for description of stages.

L'expérience, réalisée sur cinq sociétés digynes, comporte quatre étapes :

- durant la phase 1 (15 jours) un œuf pondu sur une autre colonie sert d'œuf

"pilote", l'œuf de la guêpe oophagique étant détruit ;

- durant la phase 2 (10 jours) on garde le même œuf "pilote" et l'œuf de la guêpe oophagique est remplacé dans une cellule différente de celle où il a été pondu ;

- durant la phase 3 (10 jours) l'œuf de la guêpe oophagique sert d'œuf "pilote" : pour des raisons de symétrie avec la phase précédente il est enlevé après la ponte et aussitôt recollé à la même place ;

- durant la phase 4 (5 jours) l'œuf de la guêpe oophagique est laissé en place, et on se contente de différer la palpation antennaire de cinq minutes sans introduire d'œuf pilote étranger.

Le tableau 2 montre que tout œuf placé dans la cellule où la guêpe oophagique vient de pondre a tendance à être respecté ("œufs introduits"). Mais l'origine de l'œuf n'est pas pourtant totalement sans effet : l'oophagie est moins forte quand c'est l'œuf de la guêpe oophagique elle-même qui est utilisé en œuf "pilote" (phase 3). Cet œuf semble donc malgré tout posséder une qualité spécifique.

### 3. Utilisation simultanée de deux types d'œufs "pilotes"

Une variante, réalisée sur une seule société, visait à éprouver cette spécificité en utilisant deux œufs pilotes différents, remplacés en alternance dans la cellule où la guêpe oophagique vient de pondre : un œuf étranger et le sien propre. On pourrait s'attendre à ce que cette condition donne les meilleures conditions d'une différenciation des odeurs et assure le respect exclusif par la guêpe oophagique de son propre œuf.

L'expérience, portant sur une seule société digyne, comporte quatre étapes :

- phase 1 (20 jours) et phase 2 (20 jours) : les œufs utilisés comme "pilotes" sont de deux origines différentes : un œuf étranger et l'œuf de la guêpe en expérience. Pour des raisons techniques (arrêt de la ponte de la guêpe "étrangère") on a été conduit à utiliser successivement deux catégories d'œufs "pilotes étrangers", une seule étant utilisée à la fois.

- phase 3 (10 jours) : tous les œufs "pilotes" sont étrangers

- phase 4 (13 jours) : retour à la situation témoin ; les œufs sont laissés sur place.

Aucun œuf pilote étranger n'est rencontré.

Phase	Durée en jours	Œufs étrangers		Œufs laissés		"Pilotes" étrangers		"Pilotes" remis	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	20	8	75	12	83	17	24	14	36
2	20	56	100	9	56	29	100	51	88
3	10	4	100	4	0	19	79		
4	13	16	31	27	19				

Tableau 3. Utilisation simultanée de différents œufs "pilotes" (1 colonie digyne)

Table 3. Simultaneous use of different "pilots" eggs (1 digynic colony)

Le tableau 3 montre que l'intervention entraîne une destruction forte et persistante de toutes les catégories d'œufs, y compris ceux de la guêpe en expérience. Cette hétérogénéité du couvain de référence ne permet pas une stabilisation différentielle de la réaction oophagique. Par contre lorsque dans une phase ultérieure les œufs de la guêpe

oophagique laissés sur place, fonctionnent comme seuls œufs "pilotes", ils sont respectés après un nombre faible d'oophagies de l'ordre de celui des auto-oophagies initiales notées dans un cas témoin. Ainsi, la guêpe oophagique ne peut "apprendre" à respecter qu'une seule catégorie d'œufs à la fois.

#### 4. Effet de l'enlèvement temporaire de l'œuf

Le territoire de ponte joue un rôle dans le réglage du comportement oophagique. Mais quelle condition donne un statut particulier à l'œuf rencontré dans la cellule qui vient d'être garnie? On a supposé qu'une mémorisation temporaire de l'emplacement de ponte jouerait le rôle principal. Pour éprouver cette hypothèse, l'œuf est prélevé avant d'avoir été palpé et est replacé dans la même cellule après que la guêpe ait palpé profondément l'intérieur de celle-ci. Quelques œufs sont laissés en place à titre de témoins. Dans une phase ultérieure, on laisse la guêpe oophagique palper son œuf ; puis celui-ci est enlevé et n'est replacé que lorsque la guêpe a fait un nouvel essai de ponte dans la cellule ainsi libérée, montrant ainsi qu'elle la "considère" comme inoculée.

L'expérience, réalisée sur deux sociétés digynes, comporte quatre étapes :

- Phases 1 et 2 (10 jours chacune) : les œufs sont enlevés avant d'être palpés, et remplacés après palpation de la cellule ainsi vidée.

- Phases 3 (10 jours) et 4 (15 jours) : les œufs sont enlevés après avoir été palpés et ne sont remplacés qu'après que la femelle ait palpé l'intérieur de la cellule ainsi vidée.

Phase	Durée en jours	Enlevé avant Ipaω		Enlevé après Ipaω		Œufs étrangers		Œufs laissés	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	10	22	68			25	60	3	0
2	10	17	35			34	29	3	33
3	10	19	37	9	44	18	100	9	0
4	15			26	58	3	100	19	0

**Tableau 4.** Effet d'un enlèvement temporaire de l'œuf sur l'oophagie (2 colonies digynes). Ipaω = "Inspection par Palpation de l'œuf" : palpation antennaire de l'œuf aussitôt après la ponte.

**Table 4.** Effect of temporary egg withdrawal on oophagy (2 digynic colonies). Ipaω : egg antennation just after laying.

L'oophagie envers l'œuf enlevé puis remis est notable (proche de 50 % sur un échantillon total d'une centaine d'œufs), et très largement supérieure à une valeur courante de l'auto-oophagie initiale, alors que l'œuf laissé en place est d'emblée respecté (tableau 4). Ce résultat suggère que, juste après la ponte, la guêpe se trouve dans une phase sensible qui la prédispose à reconnaître comme sien l'œuf rencontré dans la cellule qu'elle vient de pourvoir. Cette phase prend fin lorsque la cellule a été constatée vide. Réciproquement, d'ailleurs, la rencontre d'un œuf dans une cellule qui ne vient pas d'être garnie tend à déclencher son oophagie.

#### 5. Effet d'une section de la chaîne nerveuse ventrale

Si la ponte déclenche l'apparition d'une phase sensible, on doit pouvoir supprimer celle-ci en empêchant la guêpe de "se rendre compte" qu'elle vient de pondre. Dans ce

but, on sectionne la chaîne nerveuse ventrale en avant du ganglion pré-génital bloquant ainsi les informations ascendantes venant de la partie postérieure du corps. Toutes les innervations liées au ganglion génital - et elles sont nombreuses - sont alors déconnectées des corps pédonculés, principaux centres d'intégration. Cette section ne met pas fin à la ponte mais désorganise le comportement de ponte en disjoignant l'inspection des cellules et l'oviposition (Gervet, 1964), l'œuf étant expulsé indépendamment de ce comportement par l'action autonome du ganglion génital. L'œuf est placé dans la cellule où la guêpe a exécuté les essais de ponte et on note son comportement oophagique.

Phase	Durée en jours	Œufs "étrangers"		Œufs "déplacés"	
		n	% Oo	n	% Oo
1	10	74	97	58	88
2	10	49	80	40	92
3	10	51	88	15	100

Tableau 5. Effet d'une section de la chaîne nerveuse ventrale (2 colonies digynes)

Table 5. Effect of cutting the ventral nervous chord (2 digynic colonies)

L'opération déclenche une forte oophagie, tant envers les œufs étrangers qu'envers les œufs de la guêpe oophagique remis dans la cellule qu'elle a inspectée (tableau 5). A titre d'hypothèse on pose que la cause est la disparition d'une phase sensible liée à la ponte. En toute rigueur, on ne peut non plus exclure la possibilité que l'intervention ait retenti sur le fonctionnement de la glande de Dufour et empêché le marquage de l'œuf dans les voies génitales.

## DISCUSSION

Les résultats montrent que le traitement différentiel de son œuf propre par la femelle oophagique recouvre au moins deux phénomènes:

- la prise de connaissance immédiate d'une odeur de référence, caractérisant les œufs qui échapperont à l'oophagie ; elle est liée à une palpation faite en un lieu et un moment précis, sorte de phase sensible au cours du comportement de ponte. La connaissance qui est prise ne s'étend généralement pas aux œufs rencontrés dans des cellules différentes. L'œuf qu'une guêpe trouve dans la cellule où elle vient de pondre acquiert, après inspection, un statut particulier qui incite à le respecter. La section de la chaîne nerveuse ventrale supprime toute possibilité de bloquer le comportement d'oophagie, qui représenterait la réaction de base d'une guêpe qui rencontre un œuf.
- un trait idiosyncrasique qui fait que, dans des conditions équivalentes, l'œuf pondu par la guêpe n'est pas traité comme un œuf quelconque. La sécrétion responsable de l'odeur de l'œuf pourrait s'identifier à celle des produits cuticulaires marquant le nid. En effet, Gamboa (1988, 1996) a montré que le "template" utilisé pour la "nesmate preference" ne s'acquiert pas par la propre odeur de l'animal. L'apprentissage de l'œuf à respecter passe aussi peut-être par l'exposition à l'odeur du nid en construction, lui même imprégné de celle de la femelle pondreuse. Par contre, il a été récemment montré que, chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadricaps*, les produits cuticulaires caractéristiques de la pondreuse principale se retrouvent sur ses œufs (Monnin & Peeters, 1997), sans doute par diffusion passive au moment de la ponte.

Un tel mécanisme liant apprentissage d'un lieu et d'une odeur n'est pas

généralisable à tous les Hyménoptères sociaux, et en particulier aux Fourmis dont les œufs sont groupés en tas. Par l'utilisation de deux indices différents, il représente une redondance, améliorant peut-être l'efficacité d'un système de reconnaissance encore peu performant. Le caractère approximatif de la régulation opérée est pourtant montré par le fait que l'on observe aussi des sociétés polygynes sans aucune oophagie, la guêpe dominante respectant donc des œufs (apparentés aux siens?) rencontrés dans une cellule où elle n'a pas pondu.

Enfin, sur un plan plus directement cognitif, le point qui nous semble le plus notable concerne le mode d'apparition du respect différentiel d'une catégorie d'œuf. Il paraît important de souligner que la formation d'une catégorie n'implique pas seulement des conditions liées aux traits stimulants mais aussi à la phase dans laquelle se trouve l'animal au moment où le trait stimulant est perçu. Plus qu'un stimulus simple, le percept pertinent est représenté par une forme regroupant plusieurs paramètres ayant chacun sa pertinence dans la biologie de l'espèce. Sans doute ce point constitue-t-il une caractéristique notable du comportement de l'Insecte et la réaction à un stimulus simple n'apparaît souvent telle qu'à cause du dispositif expérimental utilisé. Une analyse plus complète de la situation montre un certain nombre d'influences contextuelles qui encadrent la réaction au stimulus simple et limitent l'apparition de réponses qui seraient écologiquement par trop inappropriées.

## RÉFÉRENCES

- Dani, F. R., E. D. Morgan & S. Turillazzi, 1996. Dufour gland secretion of *Polistes* wasp : chemical composition and possible involvement in nestmate recognition (Hymenoptera, Vespidae). *J. Insect Physiol.* 42 : 541-548.
- Deleurance, Ed.-Ph., 1946. Une régulation sociale à base sensorielle périphérique : l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les *Polistes* (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, 223 : 871-872.
- Deleurance Ed.-Ph., 1950. Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les *Polistes* (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, 230 : 782-784.
- Downing, H. A., 1991. A role of the Dufour's gland in the dominance interactions of the paper wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae). *J. Ins. Behav.* 4 : 557-565
- Gamboa, G. J., 1988. Sister, aunt-niece, and cousin recognition by social wasps. *Behav. Genet.* 18 : 409-423.
- Gamboa, G.J., 1996. *Kin recognition in social wasps*. In *Natural History and Evolution of Paper-wasps* (S. Turillazzi and M.-J. West-Eberhard, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 161-177.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve & D. W. Pfennig, 1986a. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. *Ann. Rev. Entomol.* 31 : 431-454.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve, I. D. Ferguson, & T. L. Wacker, 1986b. Nestmate recognition in social wasps: the origin and acquisition of recognition odours. *Anim. Behav.* 34 : 685-695.
- Gervet, J., 1964. Essai d'analyse élémentaire du comportement de ponte chez la guêpe *Poliste* (*P. gallicus* L.). *Insectes. Soc.* 11 : 21-40
- Landolt, P. J. & R. D. Akre, 1979. Occurrence and location of exocrine glands in some social Vespidae (Hymenoptera). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 72 : 141-148.
- Monnin, T. & C. Peeters, 1997. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften* 84 : 499-502.
- Pardi, L., 1942. Ricerche sui *Polistini*. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* 14 : 1-106.

## RECONNAISSANCE ET STRUCTURE SOCIALE CHEZ LES GUÊPES *POLISTES*

Michel PRATTE

Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, CNRS - UMR 5550,  
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4, France

**Résumé :** Chez la guêpe eusociale *Polistes dominulus*, plusieurs reines potentielles peuvent s'associer lors de la fondation du nid. Entre ces fondatrices associées se développent des relations de dominance qui déterminent une hiérarchie de type linéaire. Des travaux précédents suggèrent qu'une certaine forme de reconnaissance individuelle existe entre les fondatrices. Nous avons d'abord étudié comment la reconnaissance se met en place et quels sont ses liens avec la structure hiérarchique. Puis nous avons éprouvé l'hypothèse d'une reconnaissance par odeur commune. Les résultats montrent que 1) la familiarisation entre fondatrices se fait en l'absence de nid; son mécanisme est donc différent de celui proposé pour la reconnaissance de parentèle 2) ce sont probablement des caractères individuels qui sont mémorisés 3) cette mémorisation n'a lieu qu'au moment où les fondatrices établissent des relations de dominance entre elles. Ces résultats vont dans le sens de l'hypothèse d'une reconnaissance de sous-groupes, basée sur la discrimination de caractères individuels.

**Mots-clés :** *Polistes dominulus*, polygynie, reconnaissance sociale, reconnaissance individuelle, discrimination individuelle

### **Summary : Recognition and social structure in *Polistes* wasps**

In *Polistes dominulus*, several potential queens are able of associating to found a new colony together. Dominance relationships among associated foundresses form a linear hierarchical structure. Previous studies suggest that a certain form of recognition exists among the foundresses. Firstly, we studied how the recognition is set up and how it is related to the hierarchy. Then we tested the hypothesis that recognition might be based on a group odour. We show that 1) familiarisation between foundresses was established without a nest; the mechanism is different from the one proposed to explain the kin recognition 2) the individual characteristics of each associated female are probably memorised 3) the memorisation took place only when females established dominance relationships. The results support the hypothesis of a recognition of sub-groups among conspecifics which is based on the discrimination of individual characteristics.

**Key-words :** *Polistes dominulus*, polygyny, social recognition, individual recognition, individual discrimination

## INTRODUCTION

Lors de la fondation des nids, il se forme, chez certaines espèces de guêpes *Polistes*, des associations de reines potentielles dont le nombre dépasse rarement 5 en zone tempérée (Strassmann, 1981; Turillazzi et coll., 1982). Entre ces fondatrices se développe une hiérarchie de dominance de type linéaire.

Plusieurs faits suggèrent que la persistance de la hiérarchie implique une certaine reconnaissance entre les membres du groupe de fondation :

- Les positions sociales relatives sont stables : elles se maintiennent après des séparations allant de 24 heures à 7 jours, même si une seule scène de dominance a pu avoir lieu lors de la mise en place de la hiérarchie (Röseler et coll., 1986; Pratte et Gervet, 1992).

- On a pu instaurer entre des fondatrices une hiérarchie circulaire stable (Gervet et coll., 1993), où les relations de dominance ne sont donc plus transitives. La stabilité d'une telle hiérarchie circulaire suppose que les rangs ne sont pas entièrement déterminés par une caractéristique graduable simple telle que la taille, la force, la fécondité...

- Les individus reproducteurs sont capables de reconnaître leurs propres oeufs de ceux produits par leurs compagnes de nid, ce qui conduit à une oophagie différentielle (Pardi, 1948; Gervet, 1964).

- Les interactions agressives entre femelles deviennent rares quand la hiérarchie est bien établie. Les subordonnées adoptent une attitude de soumission dès qu'elles rencontrent une de leurs dominantes. Par contre, les guêpes dominantes conservent leur agressivité envers les individus inconnus, c'est-à-dire ne faisant pas déjà partie de l'association. Ainsi il est possible d'utiliser le degré d'agressivité ou de tolérance comme indice de reconnaissance des congénères.

Une première expérience étudie la relation entre la reconnaissance et le statut hiérarchique des fondatrices. Puis on recherche quelle forme de reconnaissance (sociale ou individuelle) peut être impliquée dans le comportement hiérarchique entre les fondatrices associées. Une reconnaissance sociale est connue chez les *Polistes*. Elle permet la reconnaissance entre individus appartenant à la même colonie et elle est basée sur l'apprentissage, par chaque individu et dans les quelques jours qui suivent l'émergence, d'une odeur coloniale portée par le papier constituant le nid (Gamboa et coll., 1986; Singer et Espelie, 1992). En effet, les hydrocarbures couvrant la surface du papier (l'odeur du nid) sont similaires au mélange des hydrocarbures cuticulaires des occupants du nid (Espelie et Hermann, 1990).

Mais la reconnaissance impliquée dans les relations entre fondatrices ne relève pas du même mécanisme, puisque l'association se met en place en l'absence de nid. En fait, des études récentes ont mis en évidence des échanges d'hydrocarbures entre congénères chez les fourmis (Meskali et coll., 1995; Soroker et coll., 1995; Vienne et coll., 1995). On peut donc admettre qu'une odeur de groupe puisse se développer dans l'association de fondatrices de *Polistes* même en l'absence de nid. On a éprouvé cette hypothèse en plaçant des fondatrices subordonnées en situation de recevoir une hypothétique odeur de groupe, mais sans rencontrer effectivement la dominante de leur groupe.

## MATERIEL ET METHODES

La reconnaissance est estimée par un indice de tolérance mis au point par Pfennig et coll. (1983) dans l'étude de la reconnaissance de la parentèle chez les guêpes *Polistes*. Cet indice est calculé à partir des fréquences de dix interactions comportementales rangées dans l'ordre croissant de la tolérance : 1) pourchasser, 2) combattre (avec essai de piqure), 3) s'agripper, 4) mordre, 5) menacer (avec ouverture mandibulaire), 6) éviter ou se détourner, 7) bref (< 2s) contact antennaire mutuel, 8) bref contact antennaire unilatéral, 9) long (> 2s) contact antennaire unilatéral, 10) long contact antennaire mutuel ou repos en contact direct. L'indice de tolérance varie de 1 à 10, le niveau 7 représentant une attitude indifférente entre les deux animaux.

### 1. Relation entre reconnaissance et hiérarchie

Pour étudier l'effet du statut social sur la reconnaissance entre fondatrices associées, on constitue, à la fin de la diapause hivernale, 15 associations de 10 fondatrices de *Polistes dominulus* venant du même site d'hivernage. On laisse s'établir une hiérarchie de dominance durant 6 jours. A ce stade, il n'y a pas de nid. Puis on fait se rencontrer la dominante d'une association avec successivement deux subordonnées d'un statut faible (oméga), provenant d'une association différente puis de sa propre association. On présente ensuite à l'alpha deux subordonnées de haut statut social (bêta),

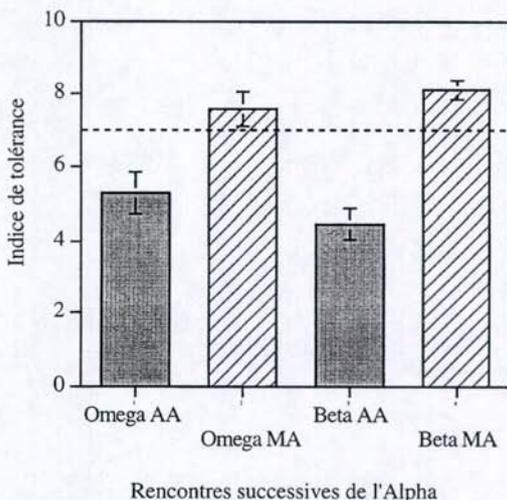
provenant ou non de son groupe d'association. Ces rencontres se font sur un nid inconnu des femelles, qui ne sert qu'à augmenter les réactions agressives de l'alpha.

## 2. Test d'une reconnaissance de groupe

A la sortie de diapause, 14 groupes de 5 fondatrices sont constitués, tandis que deux femelles lambda 1 et lambda 2 sont isolées. Toutes ces guêpes proviennent du même site d'hivernage. Après 6 jours, les relations hiérarchiques sont établies dans le groupe. A partir de ce moment, les jours 1, 3 et 5, la guêpe lambda 1 est introduite dans le groupe durant 24 heures, alors que l'alpha y est laissée. Les jours 2, 4 et 6, l'alpha et lambda 1 sont retirées du groupe et isolées l'une de l'autre, alors que lambda 2 est introduite dans le groupe pour 24 heures. Les individus lambda 1 et lambda 2 ont tous le même temps de présence dans le groupe et sont donc tous en mesure de recevoir une hypothétique odeur de présence, mais les lambda 2 n'ont jamais rencontré la dominante.

## RESULTATS

### 1. Relation entre reconnaissance et hiérarchie



**Figure 1 :** Valeur (moyenne et erreur-type) de l'indice de tolérance de dominantes de *Polistes dominulus* face à des subordonnées de divers rangs provenant de la même association (MA), ou d'une association différente (AA). ( $n = 15$ )

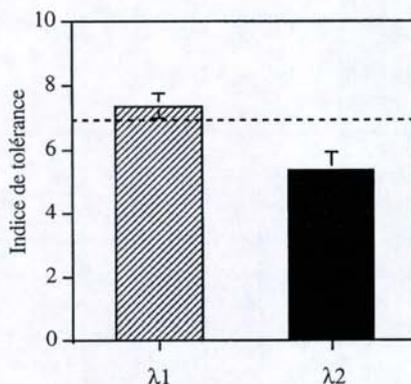
**Figure 1 :** Tolerance index (mean  $\pm$  SEM) of dominant females (*Polistes dominulus*) toward subordinates from the same association (MA) or from a different association (AA) ( $n = 15$ )

Dans les conditions indiquées, on observe (Fig. 1) que les subordonnées avec lesquelles la dominante a eu des rapports de dominance (donc appartenant à la même association) sont significativement mieux tolérées que les subordonnées provenant d'une autre association (femelles de rang bêta :  $F = 71.9$ ,  $p < 0.001$ ; rang oméga :  $F = 8.9$ ,  $p = 0.001$ ; ANOVA à mesures répétées avec test post-hoc). Toutes les guêpes mises en

présence proviennent du même site d'hivernage; donc elles ont hiverné ensemble et sont probablement apparentées. La seule différence entre deux subordonnées de même rang successivement rencontrées par l'alpha est que l'une a déjà eu des rapports de dominance avec l'alpha, après la fin de la diapause. La mémorisation des individus s'effectue donc seulement lors de l'établissement de la hiérarchie. Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés sur *Polistes gallicus* (Pratte, 1997), espèce monogyne chez laquelle des polygynies fonctionnelles peuvent être obtenues en laboratoire.

Par contre, la tolérance de l'alpha est équivalente envers les subordonnées de rangs différents qui proviennent de la même association. Puisque les réponses aux deux subordonnées "connues" ne sont pas différenciées selon leur rang, on peut supposer qu'il s'agit d'une reconnaissance de type social, et non de type individuel.

## 2. Test d'une reconnaissance de groupe



**Figure 2 :** Valeur (moyenne et erreur-type) de l'indice de tolérance de l'alpha face à des subordonnées du même 'groupe', physiquement rencontrées ( $\lambda_1$ ) ou non rencontrées ( $\lambda_2$ ). (n = 14)

**Figure 2 :** Tolerance index (mean  $\pm$  SEM) of Alpha females toward subordinates from the same group, previously met ( $\lambda_1$ ) or not met ( $\lambda_2$ ) (n = 14).

Dans ces conditions, la dominante est significativement plus tolérante envers les femelles lambda 1 qu'envers les lambda 2 (Fig. 2; test de Wilcoxon,  $p < 0.05$ ). Ce résultat ne confirme pas l'hypothèse d'une reconnaissance passant par l'établissement d'une odeur de groupe parmi les fondatrices. Il est plutôt en faveur d'une reconnaissance de type individuel.

## DISCUSSION

Les expériences décrites révèlent trois caractéristiques de la reconnaissance impliquée dans les relations sociales entre fondatrices associées :

- sa mise en place se fait en l'absence de nid; le mécanisme est donc différent de celui invoqué par Gamboa (1996) dans la reconnaissance de parentèle
- il est vraisemblable que ce sont des caractéristiques individuelles qui sont discriminées et mémorisées

- cette mémorisation n'a lieu qu'au moment où les fondatrices établissent des relations de dominance entre elles — principalement à la sortie de diapause —

Ces divers résultats indiquent donc une mémorisation par les fondatrices de *Polistes* des différences des caractéristiques idiosyncrasiques. Le fait que les subordonnées de divers rangs ne font pas l'objet d'une réponse différenciée de la part de la dominante est en accord avec l'hypothèse d'une "reconnaissance sociale individualisée" (Pratte, 1997). Ce terme exprime l'idée que l'identité d'un individu déjà rencontré serait mémorisée sous la forme de caractéristiques idiosyncrasiques (vraisemblablement olfactives). La rencontre ultérieure de ces caractéristiques entraînerait l'inclusion de l'individu qui les porte dans une catégorie fonctionnelle, celle de familier, qui par nature est largement non individualisée. D'un point de vue fonctionnel, il s'agit donc d'une reconnaissance sociale, au sens d'une discrimination entre congénères dont certains seulement sont familiers, mais cette discrimination reposerait sur la fixation mnésique de caractéristiques différant d'un individu à l'autre. La véritable reconnaissance individuelle implique la possibilité de donner des réponses différentes en face d'individus également familiers et comparables sur le plan des rapports hiérarchiques, ce qui n'est pas montré par ces résultats.

La capacité de discrimination individuelle a été rarement signalée chez les invertébrés. Des études sur des *Halictes* (Barrows, 1975) et des crevettes (Johnson, 1977), ont démontré la reconnaissance d'une classe d'individus "familiers", donc individuellement discriminés. Une véritable reconnaissance individuelle semble exister chez des crustacés, dans le cadre de la reconnaissance du compagnon dans des couples stables (Seibt, 1973; Caldwell, 1985), ou dans les réactions agressives (Caldwell, 1992). La démonstration fait appel à la capacité d'un animal de répondre à une caractéristique isolée (ou un ensemble de caractéristiques) de la même façon qu'à l'individu connu entier.

En ce qui concerne les insectes sociaux, Crozier et Dix (1979) ont proposé deux modèles de reconnaissance au niveau de la colonie. Le modèle "Gestalt" suppose la création d'une odeur de colonie par le transfert des signaux individuels à travers les échanges trophallactiques et les léchages. Le modèle "individualiste" suppose que chaque membre de la colonie garde ses caractéristiques individuelles et mémorise les odeurs individuelles des ses congénères. Certains auteurs ont supposé l'existence d'un apprentissage d'odeurs individuelles chez quelques espèces de fourmis ou d'abeilles (Buckle et Greenberg, 1981; Mintzer, 1982; Breed et coll. 1985; Mintzer et Vinson, 1985). Le principal reproche fait à ce modèle concerne les limites — supposées — de la capacité de mémorisation, dans le cas de grands groupes. De même, la reconnaissance de caractéristiques individuelles ne règle probablement pas toute la vie sociale chez les *Polistes*. Il est vraisemblable qu'une "Gestalt odeur" se met en place dans les colonies en post-émergence. Les colonies les plus peuplées peuvent regrouper quelques centaines d'individus en fin de période de production.

Par contre, une reconnaissance de type individuelle peut fonctionner dans le cas des petits groupes de fondatrices associées, sans que les limites des capacités de mémorisation soit dépassées. Le support de cette discrimination individuelle pourrait être d'origine olfactive. En effet, les profils d'hydrocarbures cuticulaires de fondatrices de *Polistes dominulus* provenant du même site d'hivernage (donc probablement apparentées) montrent des différences quantitatives dans leurs composants (Bonavita-Cougourdan et coll., 1991). A l'issue d'une Analyse Factorielle des Correspondances, il apparaît que le premier axe de l'analyse sépare les fondatrices de leur progéniture. Par contre, le deuxième axe sépare les trois jeunes colonies (fondatrice et descendance). Ceci indique des différences individuelles, dans le profil cuticulaire des fondatrices, assez importantes pour être visualisées sur un axe représentant 36% de la variance totale. D'autre part, ces différences sont assez stables (donc probablement d'origine génétique) pour être transmises aux descendantes.

En fait, des auteurs ont montré que la reconnaissance individuelle n'est pas nécessaire pour l'instauration d'une échelle de dominance (Drew, 1993). Une structure hiérarchique peut simplement se fonder sur l'asymétrie des capacités de combat. Pourtant,

deux types d'arguments amènent à penser que c'est donc dans les structures hiérarchiques que l'on doit s'attendre à trouver une reconnaissance de type individuel.

D'abord, l'hypothèse d'une mémorisation des caractéristiques individuelles permettant la discrimination des sous-groupes peut-être considérée comme étant la plus économique. En effet, à partir de la discrimination de caractéristiques individuelles, le même système permet d'obtenir à la fois la distinction entre les sous-groupes "familiers" et "non-familiers" d'une part, et entre les sous-groupes "dominants" et "dominés" d'autre part. Par contre, l'hypothèse alternative exige l'intervention de deux systèmes différents pour rendre compte du fonctionnement du groupe hiérarchisé. L'un des systèmes doit assurer l'appartenance au groupe, l'autre permet la régulation des positions hiérarchiques relatives des individus, nécessitant l'intervention d'une variable graduable réglant les rangs hiérarchiques — "modèle corrélationnel" de Chase (1974) —. Les résultats obtenus jusqu'à présent sur les associations de fondatrices de *Polistes* ne confirment pas ces hypothèses alternatives.

D'autre part, dans une perspective évolutive, Barnard et Burk (1979) ont exprimé l'idée que la discrimination d'indices permettant de distinguer plus finement les individus les uns des autres doit permettre un fonctionnement plus efficace de la dominance. Ce meilleur fonctionnement à son tour doit permettre la sélection d'une meilleure capacité à discerner ces différents indices. L'existence des rapports de dominance peut donc avoir été un élément clé pour l'apparition et l'évolution de mécanismes de reconnaissance basés sur des caractères individuels.

## REFERENCES

- Barnard, C.J. et T. Burk, 1979. Dominance hierarchies and the evolution of "individual recognition". *J. Theor. Biol.* 81 : 65-73.
- Barrows, E.M. 1975. Individually distinctive odors in an invertebrate. *Behav. Biol.* 15 : 57-64.
- Bonavita-Cougourdan, A., G. Theraulaz, A.-G. Bagnères, M. Roux, M. Pratte, E. Provost, et J.-L. Clément, 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovation development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comp. Biochem. Physiol.* 100B : 667-680.
- Breed, M.D., L. Butter et T.M. Stiller, 1985. Kin discrimination by worker honey bees in genetically mixed groups. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 82 : 3058-3061.
- Buckle, G. et L. Greenberg, 1981. Nestmate recognition in sweat bees (*Lasioglossum zephyrum*): does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates? *Anim. Behav.* 29 : 802-809.
- Caldwell, R.L., 1985. A test of individual recognition in the stomatopod *Gonodactylus festae*. *Anim. Behav.* 33 : 101-106.
- Caldwell, R.L., 1992. Recognition, signalling and reduced aggression between former mates in a stomatopod. *Anim. Behav.* 44 : 11-19.
- Chase, I.D., 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Behav. Sci.* 19 : 374-383.
- Crozier, R.H. et M.W. Dix, 1979. Analysis of two genetic model for the innate components of colony odour in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4 : 217-224.
- Drew, C., 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125 : 283-313.
- Espelie, K. E. et H. R. Hermann, 1990. Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel. *J. Chem. Ecol.* 16 : 1841-1852.
- Gamboa, G.J., 1996. Kin recognition in social wasps. In *Natural History and Evolution of Paper-wasps* (S. Turillazzi and M.-J. West-Eberhard, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 161-177.

- Gamboa, G. J., H. K. Reeve et D. W. Pfennig, 1986. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 431-454.
- Gervet, J., 1964. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Insectes Soc.* 11 : 343-382.
- Gervet, J., L. Blanc, M. Pratte et S. Semenov Tian-Chansky, 1993. Experimentally induced circular dominance relationships in a polygynous *Polistes* (*Polistes dominulus* Christ) wasp colony. *Experientia* 49 : 599-604.
- Johnson, V.R. Jr, 1977. Individual recognition in the banded shrimp *Stenopus hispidus* (Olivie). *Anim. Behav.* 25 : 418-428.
- Meskali, M., A. Bonavita-Cougourdan, E. Provost, A.-G. Bagnères, G. Dusticier and J.-L. Clément, 1995. Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (Scop.) (Hymenoptera: Formicidae): role of postpharyngeal glands. *J. Chem. Ecol.* 21 : 1127-1148.
- Mintzer, A., 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10 : 165-168.
- Mintzer, A. et S.B. Vinson, 1985. Kinship and incompatibility between colonies of the acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17 : 75-78.
- Pardi, L., 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* 21 : 1-13.
- Pfennig, D. W., H. K. Reeve et J. S. Shellman, 1983. Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus*. *Anim. Behav.*, 31 : 412-416.
- Pratte, M., 1997. Recognition and social dominance in *Polistes* wasps. *J. Ethol.* 15 : 55-59.
- Pratte, M. et J. Gervet, 1992. Effects of prior residence and previous cohabitation on the *Polistes dominulus* Christ dominance hierarchy. *Ethology* 90 : 72-80.
- Röseler P.-F., I. Röseler et A. Strambi, 1986. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp, *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 20 : 283-290.
- Seibt, U., 1973. Sense of smell and pair-bond in *Hymenocera picta* Dana. *Micronesica* 9 : 231-236.
- Singer, T. L. et K. E. Espelie, 1992. Social wasps use nest paper hydrocarbons for nestmates recognition. *Anim. Behav.* 44 : 63-68.
- Soroker, V., C. Vienne et A. Hefetz, 1995. Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.* 21 : 365-378.
- Strassman, J. E., 1981. Wasp reproduction and kin selection : reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. *Florida Entomol.* 64 : 74-88.
- Turillazzi, S., M.T. Marino Piccioli, L. Hervatin et L. Pardi, 1982. Reproduction capacity of single foundress and associated foundress females of *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 16 : 75-88.
- Vienne C., V. Soroker et A. Hefetz, 1995. Congruency of hydrocarbon patterns in heterospecific groups of ants: transfer and/or biosynthesis. *Insectes Soc.* 42 : 267-277.

## POLYGYNIE ET STRATÉGIES REPRODUCTRICES CHEZ UNE PONÉRINE NÉOTROPICALE, *Ectatomma ruidum*

LACHAUD J.-P.<sup>1,2</sup>, CADENA A.<sup>2</sup>,  
PÉREZ-LACHAUD G.<sup>2</sup> & SCHATZ B.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)

<sup>2</sup>ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

<sup>3</sup>School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9QG (U.K.)

**Résumé:** La composition de plus de 400 colonies de *Ectatomma ruidum* a été analysée et toutes les femelles désailées (n = 184) provenant d'un échantillon de 70 colonies avec une seule femelle et 37 colonies avec plus d'une femelle, ont été disséquées afin d'étudier le contenu de leur spermathèque et de préciser leur statut reproductif sur la base de divers paramètres de leur physiologie ovarienne. Dans les deux types de colonies, plus de 98% des femelles désailées présentent une spermathèque pleine, confirmant ainsi l'existence de la polygynie chez *E. ruidum*. La majorité des colonies sont monogynes, mais près de 40% contiennent un nombre de reines pouvant varier de 2 à 12. L'absence presque totale de polygynie dans les jeunes fondations et, au contraire, sa fréquence élevée dans les colonies les plus âgées, suggèrent que la polygynie serait secondaire. Bien que, dans la plupart des cas, il existe un certain degré d'inhibition fonctionnelle des reines surnuméraires, le nombre de reines par colonie est positivement corrélé à la quantité globale d'adultes et de cocons produits, ce qui est l'indice d'une capacité reproductrice supérieure dans le cas des colonies polygynes. Cette capacité, apparemment liée à la forte proportion de microgynes dans les nids polygynes et à leur rôle de "reproductrices d'appoint", tend à confirmer l'importance, chez *E. ruidum*, de la production de microgynes en tant que stratégie reproductive alternative en conditions de forte densité de population.

**Mots-clés:** *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, nombre de reines, développement colonial, microgynes.

**Abstract: Polygyny and reproductive strategies in a neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum*.**

The nest composition of more than 400 colonies of the ponerine ant *Ectatomma ruidum* was determined and all dealated females (n = 184) from a sample of 70 colonies with a single gyne and 37 colonies with several gynes were dissected. In order to verify whether they were inseminated and what was their real reproductive status, various ovarian parameters were recorded. More than 98% of dealated females were inseminated in both kind of nests which confirms the existence of polygyny in this species. The majority of colonies are monogynous but near to 40% contained 2 to 12 queens. While nearly absent in young colony foundations, polygyny was frequent in older ones which suggests a secondary polygyny mechanism. Despite some degree of functional inhibition in polygynous colonies, the reproductive capacity was higher in these colonies as shown by the very significant positive correlation between the global amount of adults and pupae produced and the number of queens in each colony. Such a capacity, linked to the high proportion of microgynes in polygynous colonies and their function as a "reproductive reserve", reinforces the importance of the production of this queen morph as an alternative reproductive strategy in natural high density conditions.

**Key words:** *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, queen number, colony growth, microgynes.

### INTRODUCTION

*Ectatomma ruidum* est une fourmi ponérine dominante dans de nombreux types de cultures d'Amérique Centrale et d'Amérique du Sud comme celles de café, de cacao et de

mais (Kugler et Hincapié, 1983; Lachaud, 1990; Perfecto, 1991). Malgré la taille réduite de ses colonies (90 à 100 individus en moyenne), elle y joue un rôle important en tant qu'agent de contrôle biologique naturel du fait de sa densité de population extrêmement élevée qui peut varier de 1400 à plus de 11000 nids à l'hectare (Levings et Franks, 1982; Lachaud, 1990; Breed et coll., 1990; Lachaud et coll., 1996; Schatz et coll., 1998).

Parmi les facteurs qui peuvent expliquer le succès écologique de cette espèce, nous nous sommes intéressés plus particulièrement, dans le cadre de cette étude, à celui de la polygynie, c'est-à-dire la présence de plus d'une femelle reproductrice à l'intérieur d'une même colonie. Au cours des dix dernières années, quelques études (Pratt, 1989; Breed et coll., 1990) ont en effet signalé l'existence, chez *E. ruidum*, de colonies caractérisées par la présence de plusieurs femelles désaillées. Toutefois, compte tenu de la quantité réduite de colonies sur lesquelles portaient ces études et de l'absence de dissection visant à vérifier l'état de la spermathèque et des ovaires des femelles, la réalité de la polygynie chez cette espèce n'a jamais été réellement démontrée.

Dans le but de lever cette ambiguïté nous avons voulu déterminer : 1) si toutes les femelles désaillées présentes dans une même colonie de *E. ruidum* sont inséminées; 2) quelle est la fréquence des colonies polygynes au sein des populations naturelles; 3) si toutes les femelles inséminées sont fonctionnelles; 4) quel bénéfice représente pour cette espèce l'utilisation d'une telle stratégie reproductive.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos études ont été réalisées à partir de récoltes effectuées pendant plus de 3 années consécutives (1994-1997) dans le sud-est du Mexique, dans la région du Soconusco, état du Chiapas. L'essentiel de ces récoltes a porté sur deux sites principaux situés près de la ville de Tapachula: l'un (Station Expérimentale de l'INIFAP à Rosario Izapa) consistant en une plantation expérimentale de café où la densité de population atteignait 11200 nids de *E. ruidum* à l'hectare (Schatz et coll., 1998), l'autre (Finca San Antonio à Izapa) en une plantation de cacao où la densité pour cette espèce n'était que de 4 à 5000 nids à l'hectare.

Après une excavation complète des nids, l'ensemble du matériel récolté a été trié au laboratoire et séparé en fonction des différentes catégories (femelles sexuées, mâles, ouvrières, cocons, larves, oeufs). Afin de vérifier le contenu de leur spermathèque, toutes les femelles désaillées ( $n = 184$ ) provenant d'un échantillon de 70 colonies avec une seule femelle et de 37 colonies avec plus d'une femelle, ont été disséquées après avoir été tuées par congélation et pesées individuellement. Quelques paramètres additionnels comme la longueur des ovaires, le nombre d'ovarioles, le nombre et la longueur des ovocytes basaux et la présence (ou absence) de corps jaunes en tant qu'indicateurs d'une récente oviposition (Peeters, 1987), ont également été enregistrés.

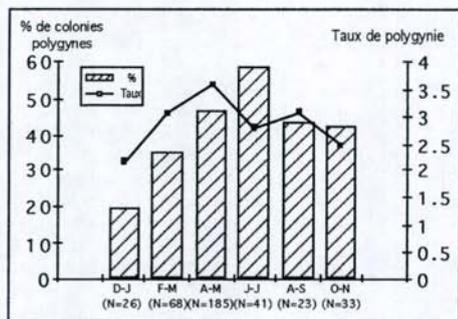
## RÉSULTATS

Au total 408 colonies complètes de *E. ruidum* ont été récoltées sur les deux sites. Ces colonies se distribuaient de la façon suivante : 8% ne présentaient pas de reine, 52% contenaient une seule femelle désaillée et 40% en contenaient plus d'une. Près de 60% des nids sans reines ont été rencontrés entre juillet et octobre, période où les nids peuvent subir d'importants dégâts dûs aux pluies torrentielles (Lachaud, données non publiées).

La dissection de 70 femelles désaillées, issues d'un échantillon de 70 colonies présentant une seule femelle, et de 114 femelles désaillées provenant de 37 colonies renfermant plus d'une femelle, nous a permis de vérifier que, dans les deux cas, la quasi totalité de ces femelles possédait une spermathèque pleine (98.6% et 98.2% respectivement). Toute femelle désaillée, présente à l'intérieur d'une colonie donnée, peut donc être considérée comme potentiellement reproductive, ce qui confirme l'existence de la polygynie chez *E. ruidum*.

Au cours de l'année, la proportion de nids polygynes dans la population, ainsi que le nombre moyen de reines dans ces sociétés polygynes, varient (Fig. 1). La proportion

de nids polygynes augmente graduellement jusqu'en juin-juillet, avec un niveau déjà très élevé en avril-mai, période où se concentre l'essentiel des vols nuptiaux chez cette espèce. Par la suite, la proportion de nids polygynes décroît. Parallèlement, on peut observer une augmentation progressive du taux de polygynie dans les sociétés concernées par ce phénomène avec un maximum de 3,6 reines / colonie polygyne en avril-mai.

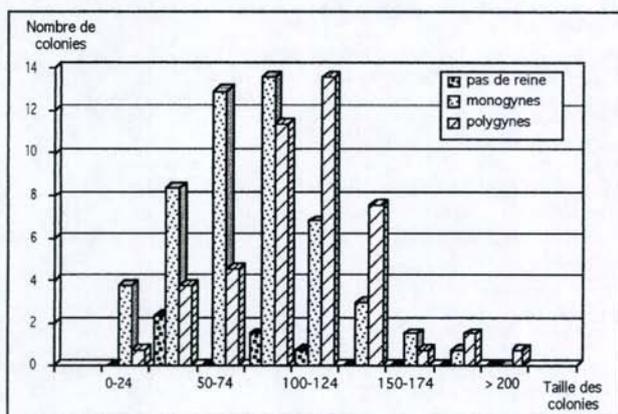


**Figure 1.** Variation saisonnière du taux et de la fréquence de polygynie.  
*Queen rate and polygyny frequency variation according to the season.*

Compte tenu de cette variabilité annuelle ainsi que de la variabilité liée au site d'étude (Lachaud, données non publiées), les résultats présentés ici se limitent à un seul site (Finca "San Antonio") et à une seule période de l'année, celle d'avril-mai où fréquence et taux de polygynie sont à leur niveau le plus élevé.

Sur un total de 132 colonies récoltées pendant cette période d'avril-mai au cours des 3 années d'étude, 59 étaient polygynes (44,7%) avec un nombre de reines pouvant varier de 2 à 12. La majorité (66,1%) consistait toutefois en colonies di- ou trigynes.

Une analyse globale de la distribution des différentes colonies "monogynes" et "polygynes" en fonction de leur taille (Fig. 2.) montre que cette répartition n'est pas homogène pour les deux types de colonies. Alors que les colonies monogynes correspondent essentiellement à des tailles de population comprises entre 50 et 100 individus, et dépassent rarement 125 individus, les colonies polygynes se rencontrent, elles, dans des gammes de taille de population plus élevées (75 à 125 individus) et pouvant dépasser 200 individus. En particulier, il apparaît tout à fait significatif que sur 40 jeunes colonies (c'est-à-dire  $\leq 25$  ouvrières, voir Lachaud et Fresneau, 1987) récoltées en 3 ans sur les deux sites, seulement 6 aient été polygynes.



**Figure 2.** Distribution des tailles de colonie ( $n=132$ ) en fonction du nombre de reines.  
*Distribution of colony sizes ( $n=132$ ) according to the number of queens.*

Afin d'analyser plus en détail les éventuelles corrélations existant entre certains paramètres de la population et le nombre de reines, nous avons reconsidéré nos résultats non plus sur la base de classes de tailles de population et de classes de colonies (monogynes ou polygynes), mais en fonction de la taille moyenne des effectifs globaux (ouvrières + sexués + cocons) correspondant aux colonies renfermant 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, ou plus de 6 reines (Fig. 3).

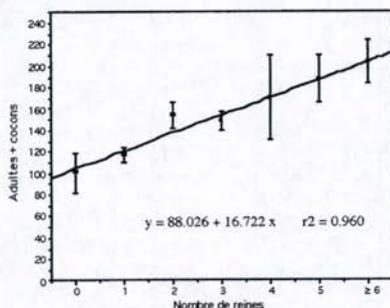


Figure 3. Corrélation entre le nombre de reines et la taille des colonies (adultes + cocons). Les barres correspondent aux erreurs standards. Correlation between queen number and colony size (adults + pupae). Standard errors are indicated by the bars.

gétique global des colonies est d'autant plus important que le taux de polygynie est plus fort. Une telle corrélation suggère que toutes les femelles (ou, au moins, la plupart), présentes dans une colonie donnée, participent effectivement à la ponte.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons comparé (test *t* de Student ou  $\chi^2$  suivant le cas) 69 reines inséminées provenant de 69 colonies monogynes et 111 reines inséminées provenant de 37 colonies polygynes (Tableau 1). La comparaison a porté sur divers paramètres dont nous ne présentons ici que trois des plus intéressants : le poids frais, le nombre d'ovarioles et la présence ou absence de "corps jaunes" utilisés comme indicateurs d'une ponte récente.

	Monogynie (69 colonies)	Polygynie (37 colonies)
Nb. de reines inséminées disséquées	69	111
Poids (mg) ( <i>t</i> de Student: $P < 0.001$ )	$16.8 \pm 0.4$	$13.7 \pm 0.4$
Nb. d'ovarioles ( <i>t</i> de Student: $P < 0.001$ )	$5.9 \pm 0.1$	$4.8 \pm 0.1$
Présence de corps jaunes ( $\chi^2$ : $P < 0.001$ )	78.3%	50.5%
% de colonies avec au moins une femelle ayant pondu récemment	n = 54 (78.3%)	n = 37 (100%)

Tableau 1. Comparaison entre les reines de colonies monogynes et polygynes.  
Table 1. Comparison between queens from monogynous and polygynous colonies.

Quel que soit le paramètre considéré, les reines de colonies monogynes présentent toujours, en moyenne, des valeurs significativement supérieures à celles obtenues pour les reines de colonies polygynes : 1) le poids frais est nettement plus important; 2) le nombre d'ovarioles est en moyenne supérieur de 1; 3) et surtout, alors que près de 80%

Ces effectifs globaux permettent de rendre compte d'une manière assez fidèle de l'investissement énergétique réel que représente non seulement la production d'adultes mais aussi le développement du couvain, et plus particulièrement celui des sexués, d'autant que la période d'avril-mai, considérée ici, correspond à la période principale de développement des colonies de *E. ruidum* (Lachaud, données non publiées). Les résultats indiquent clairement (Fig. 3) que la taille des effectifs rencontrés dans les colonies est globalement proportionnelle au nombre de reines présentes dans ces colonies. La corrélation positive obtenue est de type linéaire, avec un coefficient de corrélation très élevé ( $r^2 = 0.96$ ). L'investissement éner-

de reines monogynes présentent des signes d'une ponte récente, seulement la moitié des reines polygynes présentent de tels signes, ce qui est l'indice d'un phénomène d'inhibition au moins partielle de la ponte (Cadena et coll., en prép.).

Ces résultats, apparemment contradictoires par rapport à ceux espérés sur la base de la corrélation positive obtenue entre le nombre de reines et la taille des colonies, ne le sont qu'en apparence. Comme c'est le cas chez la majorité des Ponerinae (Peeters, 1993, 1997), le taux de ponte dans les sociétés de *E. ruidum* est, d'une façon générale, relativement bas. Si l'on considère [dernière ligne du tableau 1] les colonies dans leur ensemble et non chaque reine prise individuellement, on se rend compte que seulement près de 80% des colonies monogynes présentent des signes de ponte récente, alors que ces signes se rencontrent dans 100% des colonies polygynes où il existe toujours au moins une femelle avec des corps jaunes. Ceci semblerait indiquer une plus grande "régularité" de la ponte dans ces sociétés polygynes, peut-être du fait d'un relais dans l'activité reproductrice des différentes reines.

Un autre aspect important réside dans le fait que les différences observées entre colonies monogynes et polygynes au niveau des valeurs obtenues pour les trois paramètres considérés, sont essentiellement dues à un artefact lié : 1) à l'existence d'un polymorphisme au sein de la caste reine, avec présence simultanée de macrogynes et de microgynes; et 2) au fait que, alors que les sociétés monogynes sont essentiellement constituées de macrogynes, les microgynes sont proportionnellement plus nombreuses dans les colonies polygynes au fur et à mesure que le taux de polygynie augmente (Fig. 4). Or on a pu démontrer dans un travail précédent que ces microgynes non seulement présentent un poids plus faible que les macrogynes mais que, de plus, elles présentent un nombre d'ovarioles plus réduit et un taux de ponte plus faible (Schatz et coll., 1997; Lachaud et coll., accepté).

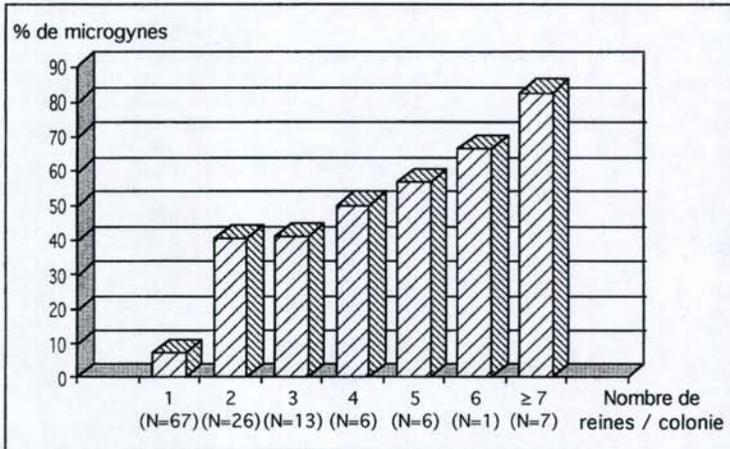


Figure 4. Variation de la proportion de microgynes en fonction du nombre de reines.  
Variation of the proportion of microgynes according to queen number.

Ces différences entre colonies monogynes et polygynes se traduisent par une différence importante dans la vitesse de développement et de fondations initiées par ces deux types de reines, la fondation par les microgynes étant toujours beaucoup plus lente (Schatz et coll., 1997). Ces différences, qui tendent à se manifester dès l'émergence de la première larve, se font plus nettes à partir de l'apparition du 3ème cocon et deviennent très importantes à l'émergence des premières ouvrières jusqu'à atteindre plus du double de temps nécessaire

pour obtenir le stade à 7 ouvrières. Toutefois, malgré ce handicap, il n'en reste pas moins que les microgynes sont parfaitement capables de mener à bien une fondation et que leur participation aux soins au couvain est importante (Schatz et coll., données non publiées).

## DISCUSSION

Nos résultats confirment la réalité de la polygynie chez *Ectatomma ruidum*. Cette polygynie se manifeste dans près de 40% des deux populations étudiées mais ne serait que facultative, la majorité des colonies restant monogynes. Le fait que la fondation des colonies de *E. ruidum* soit généralement haplomérotique (Lachaud et Fresneau, 1987) et que les jeunes colonies présentant plus d'une reine soient très rares, indique que la polygynie serait secondaire, c'est-à-dire résulterait de l'adoption de nouvelles reines par des colonies présentant déjà un certain degré de développement. La forte proportion de microgynes dans les sociétés présentant les plus forts taux de polygynie suggère de plus que cette adoption concernerait essentiellement ce type de reines.

Bien que la quasi totalité des femelles désaillées soient inséminées et puissent être considérées comme de véritables reines potentiellement reproductives, toutes ne semblent cependant pas fonctionnelles notamment dans les colonies polygynes où à peine plus de la moitié des reines rencontrées dans l'ensemble de ces sociétés présentaient des traces indiquant une ponte récente. Il existerait une inhibition, au moins partielle, de la ponte, mais qui n'apparaît pas de façon systématique et, de plus, ne semble pas agir de façon identique sur les microgynes et les macrogynes (Cadena et Lachaud, données non publiées). Malgré cette inhibition, il existe une corrélation positive significative entre le nombre de reines et la taille des colonies (adultes + cocons) et toutes les colonies polygynes présentent au moins une femelle montrant des signes de ponte récente, ce qui semblerait indiquer une plus grande "régularité" de la ponte dans les colonies polygynes et donc un taux de reproduction supérieur à celui des colonies monogynes.

La forte production de microgynes qui caractérise les 2 populations étudiées (un tiers de l'ensemble des femelles sexuées de la population, Lachaud et coll., accepté) et leur intégration au sein de colonies en cours de développement, permettraient d'assurer une réserve de femelles reproductrices d'appoint pour un coût énergétique réduit par rapport à la production uniquement de macrogynes (MacInnes et Tschinkel, 1995, Lachaud et coll., accepté). La polygynie et la proportion croissante de microgynes au fur et à mesure que les sociétés contiennent un nombre plus grand de reines, tendraient ainsi à confirmer l'importance, chez *E. ruidum*, de la production de microgynes en tant que stratégie reproductive alternative en conditions de forte densité de population (Lachaud et coll., accepté).

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à un financement du CONACYT, au Mexique (Projet 0574P-N). Nous remercions chaleureusement S. ARON pour ses commentaires et suggestions sur ce manuscrit. Nous remercions également J.A. LÓPEZ-MÉNDEZ, J.A. GARCÍA BALLINAS et C. SALVADOR, pour leur aide lors de la récolte et du tri des colonies.

## RÉFÉRENCES

- Breed, M.D., P. Abel, T.J. Bleuze and S.E. Denton, 1990. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. *Oecologia* 84: 117-121.
- Kugler, C. and M.C. Hincapié, 1983. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: Distribution, abundance, nest structure, and diet. *Biotropica* 15: 190-198.
- Lachaud J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 78: 241-256.

- Lachaud, J.-P., A. Cadena, B. Schatz, G. Pérez-Lachaud G. and G. Ibaara-Núñez (accepté). Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. *Oecologia*.
- Lachaud, J.-P. and D. Fresneau, 1987. Social regulation in ponerine ants. *Experientia Suppl.* 54: 197-217.
- Lachaud, J.-P., J.A. López-Méndez, B. Schatz, P. De Carli and G. Beugnon, 1996. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 10: 67-74.
- Levings, S.C. and N.R. Franks, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63: 338-344.
- McInnes, D.A. and W.R. Tschinkel, 1995. Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 367-375.
- Peeters, C., 1987. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes Soc.* 34: 75-86.
- Peeters, C., 1993. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In: *Queen number and sociality in insects*. L. Keller (Ed.), Oxford University Press, Oxford, pp 234-261.
- Peeters, C., 1997. Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. J.C. Choe and B.J. Crespi (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp 372-391.
- Perfecto, I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.* 84: 65-70.
- Pratt S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, C. Peeters, G. Pérez-Lachaud and G. Beugnon, 1997. Existence de microgynes chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 10: 169-173.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, V. Fourcassié and G. Beugnon, 1998. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux* 11: 103-107.

## TROPHALLAXIE PROCTODEALE CHEZ LA FOURMI ESCLAVAGISTE *POLYERGUS RUFESCENS*

Patrizia D'ETTORRE & Christine ERRARD

*Laboratoire d'Ethologie et Pharmacologie du Comportement, Université François Rabelais, Faculté des Sciences et Techniques, Parc de Grandmont 37200 Tours.*

**Résumé.** Au laboratoire, des cocons de l'espèce esclavagiste *Polyergus rufescens* ont été adoptés et soignés par différentes espèces de *Formica* (*F. selysi*, *F. fusca*, *F. rufibarbis*, *F. gagates*). Dès leur éclosion, les jeunes esclavagistes ont présenté de nombreuses interactions (trophallaxies orales, toilettes) avec les ouvrières matures des *Formica*. Pour la première fois dans la sous-famille des Formicinae, nous avons observé des trophallaxies proctodéales, dans lesquelles les donneurs étaient les jeunes esclavagistes. Différentes hypothèses sur la finalité de ce comportement sont présentées et discutées.

**Mots clés.** Fourmis esclavagistes, trophallaxie proctodéale.

**Abstract.** Abdominal trophallaxis in the slave-making ant, *Polyergus rufescens*. In laboratory, workers' cocoons of the slave-making ant *Polyergus rufescens* were introduced into artificial nests of different *Formica* species (*F. selysi*, *F. fusca*, *F. rufibarbis*, *F. gagates*). They were adopted and cared by *Formica* workers. Soon after eclosion *P. rufescens* callows interacted actively with *Formica* adult workers and oral trophallaxis occurred during which *Formica* workers were the donors. For the first time in a Formicinae species we observed abdominal trophallaxis (passage of fluid from the abdominal tip of one individual to the mouthparts of another) in which the *P. rufescens* callows were the donors. The abdominal secretion of slave-making workers appeared to be very attractive for *Formica* workers.

**Key words.** Slave making ants, abdominal trophallaxis.

La trophallaxie proctodéale correspond au transfert d'un liquide par un individu de son cloaque à la bouche d'un second individu. C'est un phénomène très commun chez les termites qui est à l'origine de la transmission des protozoaires flagellés symbiotes entre individus.

Ce comportement est assez rare chez les fourmis et l'origine du liquide sécrété est en partie inconnue. Chez *Eciton*, il pourrait s'agir d'un liquide d'origine ovarienne

car ce comportement est observé pendant l'oviposition de la reine (Rettenmeyer, 1963). Ce phénomène est aussi observé chez certaines *Dolichoderus*, *Tapinoma* et *Iridomyrmex* (Torossian, 1959 ; 1960 ; 1961) ainsi que chez *Procryptocerus* (Wheeler, 1984) et *Zacryptocerus* (Wilson, 1976), toujours en association avec l'émission d'œufs. Parmi les espèces parasites, l'unique référence de trophallaxie proctodéale a été faite chez l'esclavagiste obligatoire *Harpagoxenus americanus* (Stuart, 1981). Chez cette espèce, les ouvrières comme les reines sont capables de pondre et peuvent être donneuses. Ceci suggère que l'origine de la sécrétion puisse être effectivement ovarienne. La goutte de liquide sécrétée chez *H. americanus* n'est apparemment pas sollicitée par les ouvrières esclaves, ni redistribuée entre celles-ci par trophallaxie classique.

Nos observations ont été réalisées en août 1998 au laboratoire à partir de matériel biologique récolté en Touraine. Il s'agit de l'espèce *Polyergus rufescens*, esclavagiste obligatoire de fourmis du sous-genre *Serviformica*. Après l'accouplement, la reine *P. rufescens* pénètre dans le nid de *Formica* spp. où elle tue la reine hôte, s'approprie le couvain, se fait adopter par les ouvrières adultes et commence à pondre (Mori et al., 1995 ; D'Ettoire et al., 1997). Les ouvrières *Formica* adultes doivent donc, pour la première fois, soigner du couvain de l'espèce esclavagiste bien que celui-ci leur soit inconnu.

L'adoption de cocons de *P. rufescens* par des ouvrières de différentes espèces de *Formica* (*F. selysi*, *F. fusca*, *F. rufibarbis*, *F. gagates*) a été réalisée dans des nids en plâtre de type « Janet » (2 colonies différentes par type d'association et 2 colonies contrôles). Le but de l'expérimentation était d'étudier l'ontogenèse de l'odeur des esclavagistes en faisant varier l'espèce potentiellement esclave. Les comportements des individus ont été enregistrés à l'aide d'une caméra vidéo digitale pendant 5 minutes, 2 fois par jour, pendant 5 jours consécutifs à partir de l'éclosion de la première ouvrière de *P. rufescens*.

D'une manière inattendue, nous avons observé au cours de ces enregistrements des trophallaxies proctodéales où les donneurs étaient les jeunes *Polyergus*. Ainsi, peu après l'émergence, plusieurs jeunes esclavagistes ont été observées prenant une posture tout à fait caractéristique (abdomen bien étiré), et émettant, après quelques secondes, une goutte de liquide par l'extrémité abdominale. Dès son émission, la sécrétion s'est révélée très attractive pour les ouvrières hétérospecificques. En effet, la jeune *P. rufescens* s'est trouvée rapidement entourée de nombreuses ouvrières de *Formica* qui ont prélevé la goutte et l'ont partagée entre elles.

Ce comportement n'a pu être observé que chez les jeunes ouvrières de *P. rufescens*, et jamais chez les ouvrières matures, ni chez la reine esclavagiste, ou chez les ouvrières hôtes. Il ne dépend pas non plus de l'espèce parasitée car il a été observé dans tous les cas d'adoption. Il nous a semblé intéressant de comprendre la fonction de ce comportement car il pourrait jouer un rôle critique lors de la fondation de la colonie, au moment de l'acceptation des jeunes esclavagistes par les ouvrières adultes de l'espèce hôte. Ainsi, plusieurs hypothèses peuvent être formulées :

- a) émission d'une substance « pacificatrice » destinée à faciliter l'adoption de l'ouvrière parasite par les esclaves (Lenoir et al., 1992) ;

- b) émission d'une substance de type miellat, qui pourrait permettre l'apprentissage (associatif) de l'odeur individuelle de l'esclavagiste par l'hôte ;
- c) comportement destiné à déclencher une succession de trophallaxies chez les ouvrières hôtes afin de s'imprégner d'une allomone qui pourrait être incorporée à l'odeur coloniale, via la glande postpharyngienne (Soroker et al., 1995) ;
- d) ou bien, développant une idée émise par Hölldobler & Wilson, (1990), cette gouttelette pourrait hiérarchiser les comportements de cohabitation entre les deux espèces.

Les jeunes ouvrières n'ayant pas d'ovaires fonctionnels, l'hypothèse de l'origine ovarienne de ces gouttes trophallactiques ne peut être retenue. Par contre, sachant que le genre *Polyergus* est le seul de la sous famille des Formicinae à posséder une glande pygidiale dont le rôle n'est pas encore connu (Hölldobler, 1984), il est possible que cette glande intervienne dans la formation de la gouttelette.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions Jacques Delabie et Raphaël Boulay pour leurs suggestions.

## REFERENCES:

- D'Etorre P., Mori A. & Le Moli F., 1997. Haplometrotic colony founding by the slave-making ant *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Ital. J. Zool. 64 : 49-53.
- Hölldobler B., 1984. A new exocrine gland in the slave raiding ant genus *Polyergus*. Psyche 91 : 225-235.
- Hölldobler B. & Wilson E.O., 1990. The Ants. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.
- Lenoir A., Errard C., Francoeur A. & Loiselle R., 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hym. Formicidae). Ins. Soc. 39 : 81-97.
- Mori A., D'Etorre P. & Le Moli F., 1995. Host nest usurpation and colony foundation in the European amazon ant, *Polyergus rufescens* (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc. 42 : 279-286.
- Rettenmeyer C.W., 1963. Behavioral studies of army ants. Kan. Univ. Sci. Bull. 44: 281-465.
- Soroker V., Vienne C. & Hefetz A., 1995. Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger*. J. Chem. Ecol. 21 : 365-378.
- Stuart R.J., 1981. Abdominal trophallaxis in the slave-making ant, *Harpagoxenus americanus* (Hymenoptera : Formicidae). Psyche 88 : 331-334.
- Torossian C., 1959. Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* (Hyménoptère-Formicoidea) Ins. Soc. 6 : 369-374.

- Torossian C., 1960. Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi *Tapinoma erraticum*. Ins. Soc. 7 : 174-175.
- Torossian C., 1961. Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi d'Argentine : *Iridomyrmex humilis* (Hym. Form. Dolichoderidae) Ins. Soc. 8 : 189-191.
- Wheeler D.E., 1984. Behavior of the ant, *Procryptocerus scabriusculus* (Hymenoptera : Formicidae), with comparisons to other cephalotines. Psyche 91 : 171-192.
- Wilson E.O., 1976. A social ethogram of the Neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). Anim. Behav. 24 : 354-363.

## CHASSE EN EMBUSCADE CHEZ LA FOURMI NÉOTROPICALE *ECTATOMMA RUIDUM* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

SCHATZ B.<sup>1,2</sup>, LACHAUD J.-P.<sup>1,3</sup> & WCISLO W.T.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)

<sup>2</sup>Tropical Research Institute, Unit 0948, APO AA 34002-0948 Balboa (Panama)

<sup>3</sup>ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

**Résumé:** Observées en zone montagneuse au Panama, les prédatrices de la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* emploient une stratégie d'embuscade individuelle pour capturer des abeilles haliictides (*Lasioglossum umbripenne*). Des ouvrières, employant cette stratégie et originaires d'une colonie A située au centre d'une agrégation de nids de cette abeille haliictide, capturent quatre fois plus de proies que des ouvrières d'une colonie B dont l'aire de fourragement n'inclut pas ce type de nids. Les abeilles haliictides constituent 48% des proies de la colonie A, démontrant l'importance locale de cette stratégie prédatrice chez *E. ruidum*, habituellement plus éclectique dans son régime alimentaire. Une description détaillée de la séquence comportementale de prédation a permis de déterminer que la chasse en embuscade n'est couronnée de succès que dans 4,8% des cas (dans 76 des 1591 cas observés), soit un très faible taux de succès par rapport aux autres stratégies prédatrices décrites chez cette espèce. Toutefois, si l'on tient compte de la persévérance des ouvrières lors de ce type de stratégie, qui se traduit par la forte répétition (en moyenne  $16,1 \pm 5,9$  fois) de phases d'attente courtes jusqu'à la capture d'une proie, le taux de succès réel (c'est-à-dire par rapport au nombre de sorties individuelles) atteint 80%. Une revue de la chasse en embuscade parmi les fourmis permet de distinguer les approches de saut, les approches lentes et les embuscades réelles. Les processus d'apprentissage et de "prévision" suggérés par ce type de prédation sont également discutés.

**Mots-clés:** *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, chasse en embuscade, flexibilité comportementale, prédation.

**Abstract:** Ambush predation by the neotropical ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

An ambush predation is individually used by hunters of the ponerine ant *Ectatomma ruidum* to capture halictid bees (*Lasioglossum umbripenne*) in the Panamanian mountains. Workers which use this strategy and originate from a colony A situated within a nest aggregation of halictid bees, capture four times more prey than workers from a colony B with a foraging area which does not include this type of nests. Up to 48% of prey of colony A are halictid bees, demonstrating the local importance of this predatory strategy in *E. ruidum*, which is usually more eclectic in its diet. A close examination of the behavioral sequence of predation shows that ambush is successful in only 4.8% of cases (i.e. in 76 cases of 1591), a very low success rate in comparison to other predatory strategies described in this species. Nevertheless, due to the high repetition ( $16.1 \pm 5.9$  times on average) of very short waiting phases, the real success rate (i.e. according to the number of individual trips) can reach up to 80%. A review of ambush predation among ant species allowed to distinguish approaches before jumping, long stealth approaches and real ambushes. Implications of learning and "expectation" processes are also discussed.

**Key words:** *Ponerinae*, *Ectatomma ruidum*, ambush hunting, behavioral flexibility, predation.

### INTRODUCTION

Dans le règne animal, deux types de stratégie prédatrice sont généralement distingués : la recherche intensive (le prédateur recherche activement sa proie) et la chasse en

embuscade (l'animal attend sa proie dans un endroit favorable) (Pianka, 1966). La plupart des fourmis utilisent la première stratégie, ce choix étant favorisé par la participation simultanée de plusieurs individus fourrageurs. Pourtant, un certain nombre d'espèces emploient la chasse en embuscade pour capturer leur proie, et ceci au niveau individuel comme chez les Dacétines (Dejean, 1982, 1985; Masuko, 1984; Hölldobler & Wilson, 1990) ou, plus rarement, au niveau collectif comme chez *Azteca lanuginosa* (Morais, 1994).

Nous nous sommes intéressés ici à la description de la chasse en embuscade employée par les prédatrices de la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* pour capturer des abeilles halictides de l'espèce *Lasioglossum umbripenne*. Nous avons tout d'abord tenté d'évaluer l'importance écologique de cette chasse en embuscade pour ensuite décrire la séquence comportementale de prédation.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### La proie

*Lasioglossum umbripenne* est une petite abeille halictide (4 à 6 mm de long), qui se distribue du Guatemala au Venezuela (Moure & Hurd, 1987; Wcislo, 1997). Chaque année, la fondatrice construit son nid caractérisé par un cône de terre en haut duquel se trouve l'entrée. Les nids sont généralement groupés et forment des agrégations de plusieurs centaines d'unités où la densité peut atteindre 40 nids/m<sup>2</sup>. Un nid contient généralement une dizaine d'ouvrières. Cette espèce est active pendant la saison sèche uniquement, de janvier à avril. Pendant la journée, les fourrageuses sont actives entre 10h30 et 13h30.

### La prédatrice

*Ectatomma ruidum* est une fourmi néotropicale qui se répartit du centre du Mexique jusqu'au nord du Brésil (Kugler & Brown, 1982). En conditions naturelles, l'effectif de ses colonies étudiées au Mexique est en général de 70 à 100 ouvrières (Lachaud et al., 1996) mais peut aller jusqu'à 300 au laboratoire. La plupart du temps, les ouvrières fourragent individuellement (Lachaud et al., 1984; Lachaud, 1985) mais elles peuvent aussi effectuer un recrutement gradué en fonction de la taille de la proie (Schatz et al., 1997). Leur impact prédateur en plantation de café et café-cacao est important puisqu'il a été estimé à 260 millions de proies récoltées par hectare et par an (Lachaud et al., 1996). Cet impact s'explique surtout par la forte densité de cette espèce qui peut dépasser 11 000 nids/ha (Schatz et al., 1998).

### Site d'étude

Les observations ont été effectuées au Panama, dans une zone montagneuse déforestée. Elles ont été réalisées pendant la période de mars-avril 1997, c'est-à-dire à la fin de la saison sèche. Dans un quadrat de 30 x 15 m, chaque carré de 50 cm de coté a été examiné précisément de façon à déterminer le nombre de nids de *L. umbripenne* et de *E. ruidum*. Ce quadrat contenait une agrégation de 1555 nids d'abeilles avec de fortes variations de densités (entre 0 et 40 nids/m<sup>2</sup>). Il incluait également 17 nids d'*E. ruidum*, correspondant à une densité de moins de 400 nids/ha ce qui est très faible comparé aux densités relevées ailleurs au Panama ou au Mexique (Schatz et al., 1998).

### Procédure d'observation

Afin d'évaluer l'importance écologique de cette chasse en embuscade, nous avons distingué deux catégories de colonies : un ensemble de 6 colonies situées dans l'agrégation des nids d'abeilles et capturant ce type de proies et un autre ensemble de 7 colonies situées en dehors de l'agrégation des nids d'abeilles et ignorant ce type de proies. Nous avons tout d'abord comparé le nombre de proies capturées pendant une journée par chaque colonie. Leur excavation ultérieure nous a permis d'analyser a posteriori la relation entre ce nombre de proies et l'effectif des colonies. Nous avons également comparé pendant 6 jours non consécutifs le nombre et le type (abeille ou pas) de proies capturées par deux colonies de même taille issues des deux catégories précédentes : une colonie A (86 ouvrières) capturant les abeilles halictides et une colonie B (87 ouvrières) dont l'aire de fourrage n'inclut pas ce type de nid. Toutes les observations ont été réalisées entre 8h30 et 16h30.

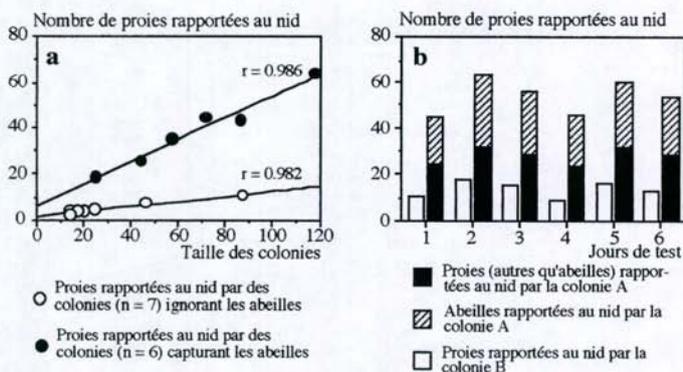
L'établissement de la séquence comportementale de prédation a été réalisé à partir de l'observation sur plusieurs jours de 16 ouvrières de la colonie A marquées individuellement. Un minimum de 40 phases d'embuscade par prédatrice a été respecté. Leur comportement de chasse en embuscade a toujours été examiné pendant le pic d'activité des abeilles, c'est-à-dire de 10h30 à 13h30.

## RÉSULTATS

### Impact écologique de la chasse en embuscade

Une première indication sur l'impact de la chasse en embuscade en tant que stratégie de prédation est donnée par la taille significativement supérieure des colonies capturant des abeilles par rapport à celles qui les ignorent (64,5 vs. 20,0 ouvrières, respectivement (valeurs médianes); test Mann-Whitney :  $U = 7$ ;  $P < 0,026$ ).

Le nombre de proies rapportées au nid, au cours d'une journée, par les deux catégories de colonies est corrélé à leurs effectifs ( $r = 0,986$ ;  $P < 0,001$  et  $r = 0,982$ ;  $P < 0,001$ ) (Fig. 1a). Cependant, les pentes de ces deux droites de régression sont significativement différentes ( $P < 0,005$ ), les colonies capturant des abeilles récoltant en moyenne 4,5 fois plus de proies que celles qui les ignorent (Fig. 1a).



**Figure 1.** Nombre de proies capturées par chaque colonie sur une journée (a), et par les colonies A (capturant des abeilles) et B (ignorant les abeilles) sur six jours non consécutifs (b).

Number of captured prey by each colony during one day (a), and by the colonies A (preying on bees) and B (unaware of bees) during six non consecutive days (b).

La prédation réalisée aux dépens des halictes peut constituer un apport alimentaire important pour les colonies de *E. ruidum*. Le nombre et le type de proies rapportées au nid par une colonie A (capturant les abeilles) et une colonie B (ignorant les abeilles) ont été comparés au cours de 6 jours non consécutifs (Fig. 1b). La colonie B capture en moyenne 13 proies par jour alors que la colonie A en capture 53, c'est-à-dire 4 fois plus ( $t = 11,6$ ;  $P < 0,001$ ), près de la moitié (48%) étant constituées par des abeilles.

### Description de la séquence prédatrice

Sur la base d'une observation de 95 séquences prédatrices, nous avons établi une séquence-type où 4 phases essentielles peuvent être distinguées : 1) recherche de la proie, 2) mise en place de l'embuscade, 3) capture de la proie, 4) piqure et transport au nid (Fig. 2).

**Recherche de la proie.** Pendant la période d'observation, lorsqu'une prédatrice sort du nid, elle s'oriente directement vers un nid d'abeilles. Elle n'est cependant pas strictement focalisée sur les abeilles, puisqu'à plusieurs reprises d'autres types de proies ont été capturés avant la première phase d'embuscade ou entre deux.

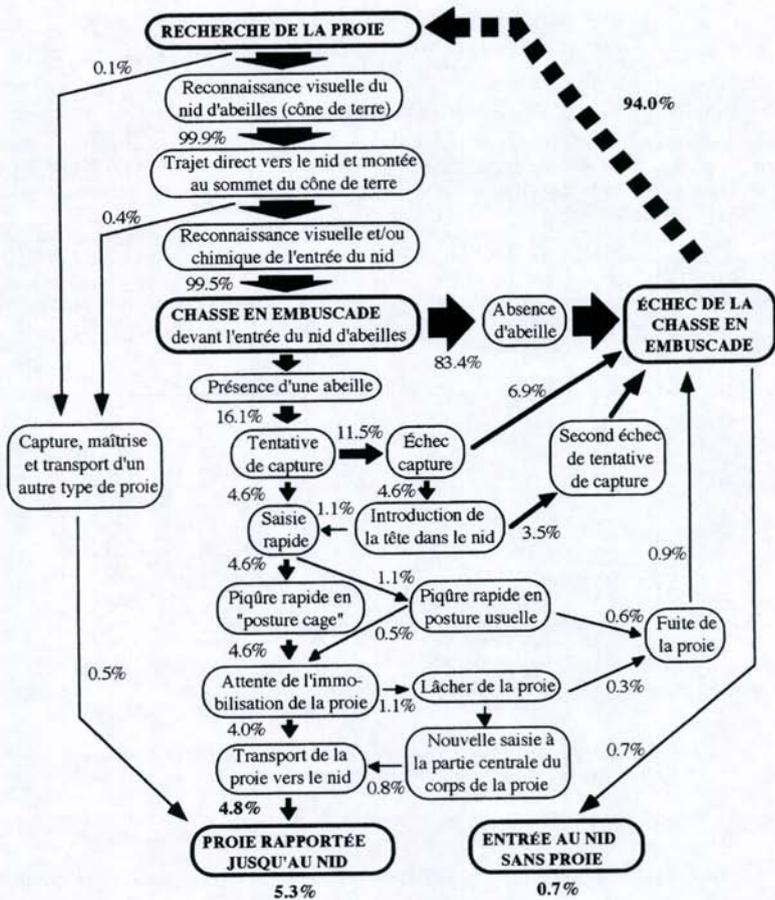


Figure 2. Diagramme de la séquence comportementale de chasse en embuscade d'*E. ruidum* (n = 1591)  
Flow-diagram of the behavioral sequence of the ambush hunting in *E. ruidum* (n = 1591)

**Mise en place de l'embuscade.** Elle débute par une reconnaissance visuelle des cônes de terre caractéristiques des nids de *L. umbripenne*. L'ouvrière monte sur un cône de terre et reconnaît l'entrée du nid d'abeilles. L'utilisation de leurres (cônes de terre artificiels de même forme que les nids d'abeilles) nous a en effet permis de démontrer que la présence de ces cônes artificiels est suffisante pour déclencher l'orientation de la prédatrice et sa montée sur l'un d'entre eux, mais qu'ensuite la fourmi ne reconnaît pas l'entrée comme étant celle d'un nid d'abeille. C'est en haut de ces cônes qu'elle réalise son embuscade : elle s'immobilise toujours à moins de 2 cm de l'entrée, parfois en se plaquant au sol, mandibules ouvertes et antennes dirigées vers l'entrée du nid dans une posture similaire à celle adoptée lors de la garde du nid (Corbara et al., 1989). Cette embuscade est caractérisée par une durée très courte, relativement constante autour d'une valeur de

6,3 ± 1,9 s (moy. ± dév. std.), les valeurs étant comprises dans une gamme de 3 à 19 s sur les 955 cas où la durée a été enregistrée.

*Capture de la proie.* Pendant cette période d'embuscade, la présence d'une abeille n'a été observée que dans 16,1% des cas et l'ouvrière n'a réussi à la capturer que dans 5,7% des cas. Suite à un premier échec lors d'une tentative de capture, certaines ouvrières introduisent leur tête dans l'entrée du nid d'abeilles, ce qui leur permet, dans environ un quart des cas, de capturer un individu qui était resté à l'entrée de son nid.

*Piqûre et le transport au nid.* L'abeille est généralement piquée dans une posture dite "posture en cage" où l'ouvrière tient sa proie entre ses mandibules et l'enferme dans une cage dont les "barreaux" sont constitués par ses pattes et son abdomen replié pour piquer la proie. La proie est rapidement transportée jusqu'au nid après une courte période d'attente de son immobilisation.

*Répétition de la phase d'embuscade.* L'absence d'une abeille pendant la période d'embuscade de la prédatrice a été observée dans 83,4% des cas. En ajoutant les cas de fuite de l'abeille avant et après capture, le comportement de chasse en embuscade est un échec dans 94,0% des cas. Cette chasse en embuscade pourrait donc paraître inefficace, puisqu'elle n'aboutit à un transport d'abeille jusqu'au nid que dans 4,8% des cas.

Il faut cependant tenir compte du fort taux de répétition de ce comportement, l'ouvrière manifestant le plus souvent une nette persévérance dans ses tentatives puisque sur 95 séquences observées, seulement 11 ont abouti au retour "à vide" de l'ouvrière. En effet, la prédatrice répète en moyenne 16,1 fois (± 5,9) cette phase d'embuscade devant un nid d'abeilles avant d'en ramener une jusqu'au nid de sorte que sur les 95 séquences observées, 76 ont en fait donné lieu à un transport d'abeille jusqu'au nid. En d'autres termes, 80% des sorties individuelles ont permis la capture d'une abeille et 8,4% la capture d'un autre type de proies alors que seulement 11,6% se sont soldées par un échec.

## DISCUSSION

### *La chasse en embuscade chez les fourmis*

Le terme d'embuscade est souvent utilisé pour décrire une stratégie prédatrice au cours de laquelle les ouvrières n'effectuent pas une approche directe vers la proie. Une revue bibliographique de ces "approches indirectes" chez les fourmis permet de distinguer trois catégories : le saut, l'approche lente et la véritable embuscade (Tab. 1). Comme dans le cas des araignées salticides, le saut permet à la fourmi prédatrice qui a perçu une proie peu éloignée de s'en rapprocher pour la saisir très rapidement. Le saut peut être horizontal comme chez *Harpegnathos venator* (Crosland, 1995), plus ou moins vertical dans le cas d'un saut réalisé depuis une branche comme chez *Myrmecia varians* (Gray, 1974), ou vertical dans le cas d'une chute délibérée depuis un support comme cela se produit chez certaines Formicines (Hölldobler & Wilson, 1990). L'approche lente semble associée aux porteuses de mandibules fonctionnant comme un piège ("trap-jaw system") que l'on rencontre principalement chez les Myrmecines de la tribu des Dacetini et les Ponérines de la tribu des Odontomachini (Tab. 1). Dans ce cas, la rencontre aléatoire d'une proie est suivie d'une approche lente de positionnement, visant à faciliter la saisie de la proie (Dejean, 1982; Masuko, 1984). Enfin, la véritable chasse en embuscade regroupe les espèces qui débute leur embuscade avant la perception de la proie par la prédatrice (ce qui n'est pas le cas des deux catégories précédentes) (Tab. 1). Les prédatrices choisissent un endroit favorable où elles vont attendre sur une longue période l'arrivée de la proie. *E. ruidum* qui présente également cette chasse en embuscade "classique" (Dejean & Lachaud, 1992; Schatz, obs. pers.), est donc capable de présenter une flexibilité comportementale adaptée à la capture des abeilles halictides en réduisant la durée d'embuscade. Chaque prédatrice passe donc assez rapidement d'un nid d'abeilles halictides à un autre, ce qui lui permet de chasser sur un ou plusieurs nids actifs pendant sa sortie, et donc d'avoir un taux important de sorties fructueuses.

Type d'approche	Sous-famille et espèces	Auteurs
Saut horizontal ou vertical vers la proie	Ponerinae : <i>Harpegnathos venator</i>	Crosland (1985)
	Myrmicinae : <i>Orectognathus versicolor</i>	Carlin (1981)
	Myrmeciinae : <i>Myrmecia varians</i>	Gray (1974)
Approche lente ou à la dérobée	Ponerinae : <i>Anochetus</i> sp., <i>Odontomachus troglodytes</i>	Brown (1976), Dejean & Bashingwa (1985)
	Formicinae : <i>Myrmoteras toro</i>	Moffett (1986)
	Myrmicinae (Dacétini) : <i>Strumigenys</i> sp., <i>Smithistruma</i> sp., <i>Serrastruma</i> sp., <i>Labidogenys</i> sp., <i>Pentastruma</i> sp.	Wesson (1936), Dejean (1982), Masuko (1984)
	Ponerinae : <i>Ectatomma ruidum</i> , <i>E. tuberculatum</i>	Dejean & Lachaud (1992), cette étude
	Dolichoderinae : <i>Azteca lanuginosa</i>	Morais (1994)
Véritable chasse en embuscade	Myrmicinae (Basicerotini) : <i>Basiceros manni</i> , <i>Octostruma</i> sp., <i>Protalaridis</i> sp.	Wilson & Hölldobler (1986)

Tableau 1. Quelques exemples des trois types d'approche.  
Table 1. Some examples of the three types of approach.

### Importance écologique

Plusieurs observations, réalisées dans différents sites d'Amérique Centrale, suggèrent que la chasse en embuscade par *E. ruidum*, signalée comme anecdotique au Mexique, peut être utilisée comme une stratégie stable, comme cela avait déjà été rapporté pour une espèce du même genre : *E. tuberculatum* (Dejean & Lachaud, 1992).

Une augmentation de l'apport alimentaire, constitué par le nombre important d'abeilles *L. umbripenne* capturé au cours de la saison sèche, pourrait être à l'origine d'une augmentation de la production d'ouvrières qui requiert une période d'environ un mois chez *E. ruidum* (Corbara & Schatz, en prép.). Cet apport reste néanmoins ponctuel puisque les nids d'abeilles sont reconstruits chaque année à des endroits différents et que l'activité de ces abeilles reste limité à environ 4 mois de l'année (Wcislo, données non publiées). Durant cette période, les proies capturées par *E. ruidum* sont constituées pour presque la moitié (48.0%) par *L. umbripenne*, démontrant ainsi l'impact important de cette stratégie dans le régime alimentaire de cette fourmi ponérine habituellement plus généraliste (Lachaud et al., 1984, 1996; Lachaud, 1990).

### Séquence comportementale de prédation

La chasse en embuscade chez *E. ruidum* est associée à la réalisation de plusieurs comportements prédateurs, dont la plupart sont identiques à ceux observés au cours des séquences employées face à des proies restant au sol (Schatz et al., 1997). Cependant, deux comportements nouveaux ont pu être décrits. Le premier est la posture d'embuscade qui est caractérisée par une attente immobile au cours de laquelle les mandibules sont ouvertes et les antennes pointées vers l'entrée du nid, cette posture se rencontrant également chez plusieurs autres espèces de fourmis réalisant des embuscades (Wesson, 1936; Dejean, 1982; Masuko, 1984; Hölldobler & Wilson, 1990). Comme dans le cas des autres espèces animales réalisant des embuscades et ne possédant pas d'adaptations morphologiques particulières au camouflage, la posture immobile et abaissée a vraisemblablement pour but de minimiser la visibilité du prédateur par rapport à la proie et de maximiser l'efficacité de l'assaut final (Curio, 1976).

Le second comportement nouveau est la piqûre "en posture en cage" qui est associée à une réduction significative du nombre de fuite des proies par rapport à la posture en position habituelle (Schatz & Wcislo, en prép.). Également observée face à des drosophiles mais jamais face à des vers de farine (Schatz, obs. pers.), la piqûre "en posture en cage" est associée à un risque de fuite de la proie que les prédatrices de *E. ruidum* seraient apparemment capables d'apprécier. Un tel comportement permet d'assurer la piqûre, comme cela a été décrit chez certaines fourmis Dacétines (Masuko, 1984). Si l'on

considère leur capacité déjà connue (Schatz et al., 1997) à percevoir un risque de mortalité associé à la capture de grosses proies, les prédatrices d'*E. ruidum* sont donc capables d'adopter trois postures de piqûre (normale, prudente et "cage") en fonction des caractéristiques des proies qu'elles rencontrent.

### Apprentissages liés à la chasse en embuscade

Jusqu'à présent chez les espèces de fourmis réalisant la chasse en embuscade, les prédatrices attendent leur proie dans un site particulier, la durée de cette attente allant de quelques dizaines de minutes comme chez *Strumigenys* spp. (Dejean, 1982), *Epitrinus hexamerus* (Masuko, 1984) ou *Azteca* cf. *lanuginosa* (Morais, 1994) à 2 ou 3 heures chez *Ectatomma tuberculatum* (Dejean & Lachaud, 1992). Le cas de la chasse en embuscade chez *E. ruidum* semble donc unique au sein des fourmis avec des périodes d'attente d'une durée courte et constante, associées à un changement régulier de site. Également observée chez deux espèces d'oiseaux (qui attendent environ 11 et 30 s avant de changer de site), une telle stratégie d'embuscade suggère que les individus sont capables d'estimer la durée de leur attente et d'apprendre à consacrer une certaine durée par site (Krebs et al., 1974; Davies, 1977). Malgré son statut d'invertébré, il est intéressant de rappeler que ces deux capacités ont déjà été démontrées chez *E. ruidum* au cours de tâches d'apprentissage temporel et spatio-temporel (Schatz et al., 1994).

Parallèlement, les trajets rectilignes entre deux sites d'attente et l'orientation des prédatrices vers les cônes artificiels suggèrent qu'elles ont appris à reconnaître la forme des cônes de terre et à l'associer à des nids d'abeilles, de telles capacités d'apprentissage visuel ayant également déjà été démontrées chez *E. ruidum* dans diverses situations de fourrageage (Jaffe et al., 1990; Schatz et al., 1994, 1995). De plus, le fait que les prédatrices débutent leur embuscade avant de percevoir une proie, indique qu'elles sont capables d'associer des sites particuliers de leur milieu à une disponibilité potentielle en proies, comme cela a été montré pour les oiseaux ou les mammifères (Krebs et al., 1974; Curio, 1976; Davies, 1977). De telles capacités d'apprentissage renforcent, une fois encore, l'importante flexibilité comportementale du comportement prédateur de *E. ruidum* (Lachaud et al., 1984; Breed et al., 1990; Schatz et al., 1997). Une telle flexibilité permet l'utilisation de sources alimentaires alternatives pour les espèces spécialisées (Dejean, 1982; Lachaud & Dejean, 1994) ou l'exploitation d'une plus large gamme d'items alimentaires pour les espèces généralistes, comme c'est le cas pour cette espèce.

### REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le Smithsonian Tropical Research Institute au Panama. Nous remercions l'organisme panaméen IN.RE.NARE pour les permis d'excavation et d'exportation. Un grand merci à Hermogenes Fernandez qui a établi la carte des nids des deux espèces étudiées.

### RÉFÉRENCES

- Breed, M.D., P. Abel, T.J. Bleuze and S.E. Denton, 1990. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. *Oecologia* 84: 117-121.
- Brown, W.L., 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. IV. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachini. Section A. Introduction, subtribal characters, genus *Odontomachus*. *Stud. Entomol.* 199: 67-171.
- Carlini, N.F., 1981. Polymorphism and division of labor in the dacetine ant *Orectognathus versicolor* (Hymenoptera; Formicidae). *Psyche* 88: 231-244.
- Corbara, B., J.-P. Lachaud and D. Fresneau, 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology* 82: 89-100.
- Crosland, M.W.J., 1985. Foraging in *Harpegnathos venator*, the jumping ant from Hong-Kong. *Mem. Hong-Kong Nat. Hist. Soc.* 20: 233-234.
- Curio, E., 1976. *The Ethology of Predation*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 250 pp.
- Davies, N.B., 1977. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.* 25: 1016-1033.

- Dejean, A., 1982. Quelques aspects de la prédation chez les fourmis de la tribu des Dacetini (Formicidae - Myrmicinae). *Thèse d'Etat*, Toulouse III, 263 pp.
- Dejean, A., 1985. Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre *Smithistruma* (Formicidae; Myrmicinae; Dacetini). III. La capture des proies chez *S. emarginata*. *Insectes Soc.* 32: 241-256.
- Dejean, A. and E.P. Bashingwa, 1985. La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae; Ponerinae). *Insectes Soc.* 32: 23-42.
- Dejean, A. and J.-P. Lachaud, 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.* 39: 129-143.
- Dejean, A. and S. Benhamou, 1993. Orientation and foraging movements in a patchy environment by the ant *Serrastruma lujae* (Formicidae; Myrmicinae). *Behav. Process.* 30: 233-244.
- Gray, B., 1974. Nest structure and populations of *Myrmecia* (Hymenoptera; Formicidae), with observations on the capture of prey. *Insectes Soc.* 21: 107-120.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Cambridge University Press, Cambridge, MA, 732 pp.
- Jaffe, K., C. Ramos, C. Lagalla and L. Parra, 1990. Orientation cues used by ants. *Insectes Soc.* 37: 101-115.
- Krebs, J.R., J.C. Ryan and E.L. Charnov, 1974. Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Anim. Behav.* 22: 953-964.
- Kugler, C. and W.L. Brown, 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search Agriculture Ithaca* 24: 1-7.
- Lachaud, J.-P., 1985. Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum*). *Sociobiology* 11: 133-142.
- Lachaud J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 78: 241-256.
- Lachaud, J.-P. and A. Dejean, 1994. Predatory behavior of a seed-eating ant *Brachyponera senaarensis*. *Entomol exp. appl.* 72: 145-155
- Lachaud, J.-P., D. Fresneau and J. García-Pérez, 1984. Étude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.* 61: 159-177.
- Lachaud, J.-P., J.A. López-Méndez, B. Schatz, P. De Carli and G. Beugnon, 1996. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 10: 67-74.
- Masuko, K., 1984. Studies on the predatory biology of oriental dacetine ants (Hymenoptera; Formicidae). I. Some Japanese species of *Strumigenys*, *Pentastruma* and *Epitritus*, and a Malaysian *Labidoge-nys*, with reference to hunting tactics in short-mandibulate forms. *Insectes Soc.* 31: 429-451.
- Moffett, M.W., 1986. Trap-jaw predation and other observations on two species of *Myrmoterus* (Hymenoptera; Formicinae). *Insectes Soc.* 33: 85-99.
- Morais, H.C., 1994. Coordinated group ambush: A new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Soc.* 41: 339-342.
- Moure, J.C. and J.P.D. Hurd, 1987. An Annotated Catalog of the Halictid Bees of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Halictidae). Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Pianka, E.R., 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
- 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., J.-P. Lachaud and 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 and 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.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, V. Fourcassié and G. Beugnon, 1998. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux* 11: 103-107.
- Wesson, L.G., 1936. Contributions towards the biology of *Strumigenys pergandei*: a new food relationship among ants (Hym.; Formicidae). *Entom. News.* 47: 171-176.
- Wilson, E.O. and B. Hölldobler, 1986. Ecology and behavior of the neotropical cryptobiotic ant *Basiceiros manni* (Hymenoptera; Formicidae; Basicerotini). *Insectes Soc.* 33: 70-84.
- Wcislo, W.T., 1997. Behavioral environments of sweat bees (Hymenoptera: Halictinae) in relation to variability in social organization. In: *Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (J.C. Choe and B. Crespi, Eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 316-332.

## INFLUENCE DU JEUNE SUR LES ACTEURS DU RECRUTEMENT CHEZ *LASIUS NIGER*.

Anne-Catherine MAILLEUX<sup>1</sup>, Claire DETRAIN <sup>\*1</sup>, Fabrice SAFFRE<sup>2</sup>,  
Jean-Louis DENEUBOURG<sup>\*2</sup>

1) *Laboratoire de biologie animale et cellulaire (C.P. 160), Université de Bruxelles,*

2) *Service de Chimie Physique II. Université de Bruxelles,  
50 avenue F.D. Roosevelt B-1050 Bruxelles, Belgium.*

\* Chercheur qualifié au Fonds National de la Recherche Scientifique

**Résumé:** Nous avons cherché à connaître l'importance relative de chaque acteur du recrutement dans l'émergence des réponses globales d'une colonie soumise à un jeûne plus ou moins prolongé. Les fourmis recruteuses ayant subi 1, 4 ou 8 jours de jeûne ne montrent pas de différences significatives, ni dans la fréquence de dépôt de la phéromone de piste, ni dans la proportion de fourmis recruteuses déposant cette phéromone. La durée du jeûne ne semble donc pas influencer leur comportement de dépôt de piste. Par contre, ces mêmes recruteuses se comportent différemment à l'intérieur du nid: la durée de leur séjour dans le nid, la distance qu'elles y parcourent, ainsi que le nombre de contacts avec leurs congénères diminuent lorsque le jeûne est prolongé. Quant aux fourmis recrutées, elles effectuent plus rapidement une trophallaxie et leur probabilité de quitter le nid augmente en cas de jeûne intense. Cette constatation suggère que la mobilisation plus élevée des ouvrières dans une colonie affamée repose essentiellement sur des différences comportementales des fourmis recrutées.

**Mots-clés:** Recrutement, jeûne, comportement de dépôt de piste, comportement d'invitation.

**Abstract:** **The influence of starvation on the actors of recruitment**  
**(*Lasius niger*)**

The relative importance of each actor of food recruitment in the emergence of the collective response was studied in *Lasius niger* colonies starved for 1, 4 or 8 days. Whatever the starvation period, the percentage of trail laying ants and the intensity of the trail laying behaviour are statistically similar. Starvation does not seem to alter trail laying behaviour of recruiting ants. However, behavioural differences are observed within the nest: the time and the distance walked inside the nest as well as the number of contacts with nestmates decrease for increasing period of starvation. As for recruited ants, they perform trophallactic exchanges more easily and their probability to leave the nest increases after prolonged starvation. This suggests that the higher rate of workers mobilised in starved colonies is mainly explained by behavioural differences at the level of recruited workers.

**Key-words:** Recruitment, starvation, trail-laying behaviour, invitation behaviour

### INTRODUCTION

L'état nutritionnel de la colonie influence la dynamique du recrutement alimentaire (Traniello, 1977; Mailloux, pers. obs). Après un courte période de jeûne, le nombre de fourmis quittant la colonie et se nourrissant une source de nourriture augmente peu et reste

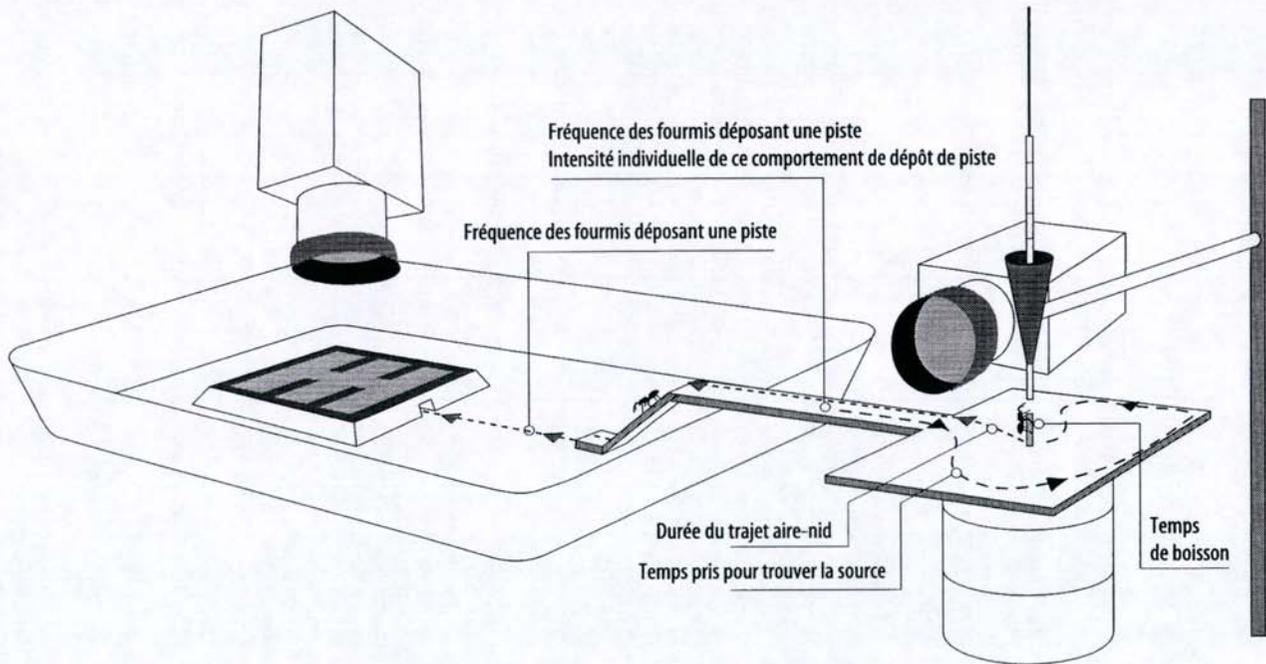


figure 1 : Dispositif expérimental — figure 1 : Experimental set-up

peu important. Après une période de jeûne plus longue, les fourmis exploitent la source plus vite et en plus grand nombre. Cette intensification de la réponse globale peut être due à une activité de recrutement accrue des recruteuses, à une augmentation de la réponse des recrutées ou à l'effet conjugué des deux phénomènes. Lors de ce travail, nous avons cherché à déterminer laquelle de ces trois hypothèses explique l'origine de l'intensification du recrutement que l'on observe dans les colonies de *Lasius niger* ayant subi un jeûne prolongé.

## MATERIEL ET METHODES

Les colonies de 1000 à 2000 ouvrières de *Lasius niger* sont placées dans des nids en plâtre de type Janet, maintenues à  $22^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$  et à une hygrométrie suffisante. Elles sont nourries avec une solution de saccharose (1M) et des blattes *Periplaneta americana*.

### Comportement des recruteuses hors du nid

Nous avons testé l'hypothèse d'une modulation de la piste par les recruteuses en fonction de la durée du jeûne en utilisant le dispositif expérimental représenté sur la figure 1. Les premières recruteuses ont la possibilité de visiter l'aire d'affouragement, de boire à satiété une goutte de solution sucrée délivrée par une micropipette (3  $\mu\text{l}$ , 0.6 M).

Divers paramètres de leur comportement sont mesurés:

- le temps mis pour découvrir la source: il débute lorsque la fourmi aborde l'aire et cesse lorsqu'elle trouve la goutte de solution sucrée.
- le temps de boisson.
- le temps mis pour rejoindre le nid après avoir bu.
- le pourcentage de fourmis déposant une piste: il prend en compte toutes les fourmis dont l'abdomen entre en contact avec le substrat au moins une fois sur la totalité du trajet de retour au nid.
- l'intensité du comportement de dépôt de piste: elle est calculée en divisant le temps total pendant lequel l'abdomen est en contact sur le substrat par la durée totale du trajet observé.

### Comportement des recruteuses dans le nid et réponse des recrutées à leurs invitations

La modulation du recrutement en fonction du degré de jeûne peut résulter de comportements différents des recruteuses et recrutées à l'intérieur du nid. Pour chaque expérience, nous avons filmé pendant vingt minutes l'ensemble des comportements de la première recruteuse à l'intérieur du nid (grossissement 2X).

Pour chaque recruteuse, ont été mesurés, les paramètres suivants:

- la durée du séjour dans le nid;
- la distance parcourue à l'intérieur du nid: le parcours effectué par la fourmi est suivi et mesuré par programme informatique.
- le nombre et la durée des trophallaxies
- le nombre et la durée des contacts antennaires.
- la probabilité pour une recrutée de quitter le nid dans les 5 minutes suivant le contact antennaire avec la fourmi recruteuse.

## RESULTATS

### Comportement des recruteuses hors du nid

Les comportements de fourmis fourrageuses ayant subi 1, 4 ou 8 jours de jeûne ne diffèrent pas significativement (table 1). Le seul paramètre variant significativement avec la durée du jeûne est le temps de boisson, celui-ci augmente de manière significative avec la période de jeûne. Cette prolongation du temps de boisson va à l'encontre de la croissance rapide du nombre de fourmis sur l'aire. Cette différence se situe entre les

résultats obtenus après 1 jour de jeûne d'une part et entre ceux obtenus après 4 et 8 jours de jeûne d'autre part (test de comparaison multiple,  $p < 0,05$ ). Ni la fréquence de dépôt de phéromone, ni la proportion de fourmis déposant leur phéromone de piste ne varient significativement (table 1). L'intensification du recrutement alimentaire lors de jeûne prolongé n'est donc pas due à une piste phéromonale plus marquée. Cela suggère que la modulation du recrutement en fonction du jeûne s'effectue plutôt au niveau du nid.

Comportement des recruteuses hors du nid						
Durée du jeûne		Temps pris pour découvrir la source (s)	Temps de boisson (s)	Pourcentage de fourmis déposant une piste	Intensité individuelle du comportement de dépôt de piste	Temps pris pour rejoindre le nid après boisson (s)
1 jour	$\bar{x} \pm \sigma$	39 ± 41	65 ± 21	85%	0,11 ± 0,09	110 ± 69
	n	68	63	67	62	25
4 jours	$\bar{x} \pm \sigma$	56 ± 66	88 ± 24	94%	0,14 ± 0,11	137 ± 86
	n	132	135	141	128	21
8 jours	$\bar{x} \pm \sigma$	59 ± 64	93 ± 23	88%	0,13 ± 0,12	156 ± 129
	n	86	92	97	84	21
test Kruskal-Wallis (excepté * = test $\chi^2$ )		NS	$p < 0,001$	NS*	NS	NS

Table 1: Comportement des recruteuses hors du nid. NS: non significatif,  $\alpha = 0,05$

Table 1: Behaviour of recruiters outside the nest. The following behaviours of scouts were measured: the time to find food, the time to drink, the percentage of trail laying ants, the intensity of individual trail laying behaviour and the time to go from the area to the nest. NS: non significant at the level  $\alpha = 0,05$ .

### Comportement des recruteuses dans le nid et réponse des recrutées à leur invitations

Toutes les recruteuses quittent le nid au cours des vingt minutes d'observation. Après un jeûne prolongé, la durée du séjour dans le nid ainsi que la distance parcourue par chaque recruteuse durant ce séjour diminuent. Le nombre moyen de contacts est réduit de 6 à 3 contacts. (table 2a). Lorsque la période de jeûne augmente, tous ces paramètres diminuent. Cette diminution, significative ou non, se situe toujours entre les résultats obtenus après 1 jour de jeûne d'une part et entre ceux obtenus après 4 et 8 jours de jeûne d'autre part (pour tous les paramètres, test de comparaison multiple,  $p < 0,05$ ).

Nous observons que la majorité des fourmis effectue une trophallaxie de durée importante précédée et/ou suivie de courtes trophallaxies. Or, le nombre de contacts de la recruteuse avec les recrutées avant cette trophallaxie principale diminue lorsque le jeûne est prolongé. Il en résulte que le nombre de contacts total (avant et après la trophallaxie principale) diminue aussi lorsque le jeûne est prolongé. Cette fois encore, la différence est significative et se situe entre les résultats obtenus après 1 jour de jeûne d'une part et entre ceux obtenus après 4 et 8 jours de jeûne d'autre part (test de comparaison multiple,  $p < 0,05$ ).

Enfin, nous constatons qu'après une longue période de jeûne, les fourmis recrutées ont une probabilité plus grande de quitter le nid. Cette probabilité augmente de 44% à 86% pour une fourmi recrutée ayant effectué une trophallaxie et de 69 à 93 % pour les autres fourmis contactées par la recruteuse mais n'ayant pas effectué de trophallaxie (table 2b). A période de jeûne égale, la tendance plus faible à sortir des ouvrières ayant effectué une trophallaxie peut s'expliquer par le fait que ces fourmis s'engagent fréquemment dans une nouvelle trophallaxie avant de sortir. La probabilité qu'elles sortent

dans un intervalle de temps déterminé est donc logiquement moins importante que la probabilité de sortie des fourmis simplement contactées par la recruteuse.

<b>Comportement des recruteuses à l'intérieur du nid</b>					
Durée du jeûne	Durée du séjour dans le nid (s)	Distance parcourue (cm)	Nombre de contacts avec les fourmis du nid	Temps total de trophallaxie (s)	Nombre de contacts avant la trophallaxie principale
1 jour $\bar{x} \pm \sigma$ n	113 ± 57 26	9,1 ± 8,2 26	6,1 ± 4,8 26	57 ± 27 26	3 ± 3 27
4 jours $\bar{x} \pm \sigma$ n	80 ± 26 25	5,9 ± 4,7 23	3,3 ± 1,9 25	66 ± 27 25	1 ± 1 28
8 jours $\bar{x} \pm \sigma$ n	82 ± 43 28	5,4 ± 6,4 26	3,3 ± 3,2 28	56 ± 22 28	1 ± 2 28
test Kruskal-Wallis	p=0.04	NS	p=0.01	NS	p=0.03

Table 2a: Comportements des recruteuses à l'intérieur du nid. NS: non significatif,  $\alpha = 0.05$

Table 2a: Behaviour of recruiting ants inside the nest. The following behaviours were measured: the time spent in the nest, the distance walked, the number of contacts with nestmates, the total duration of trophallactic exchanges and the number of contacts before the main trophallaxy. NS: non significant at the level  $\alpha = 0.05$ .

<b>Réponse des recrutées aux invitations</b>		
Durée du jeûne	Probabilité de quitter le nid après un contact trophallactique	Probabilité de quitter le nid après un contact non trophallactique
1 jour	44% n=68	69% n=63
4 jours	56% n=132	89% n=135
8 jours	86% n=82	93% n=92
test $\chi^2$	p<0.01	p<0.01

Table 2b. Réponse des recrutées aux invitations.

Table 2b. Behaviour of recruited ants to the invitations of recruiting ants. The probabilities to leave the nest after a trophallactic contact and after a non-trophallactic contact were measured.

## CONCLUSION

Vu la nature autocatalytique du processus de recrutement, toute différence de temps peut entraîner des différences dans l'intensité et la vitesse du recrutement. L'augmentation du temps de boisson consécutive à une période de jeûne prolongée peut logiquement influencer négativement le recrutement. Les variations des temps de séjour dans le nid peuvent, elles aussi, se répercuter sur la dynamique globale du recrutement.

La décroissance de ces temps de séjour dans le nid accompagnant une période de jeûne croissante peut avoir des conséquences imprévisibles et antagonistes. Ainsi, des temps de séjour brefs dans le nid peuvent déclencher un recrutement plus important en avançant le retour de la recruteuse à la source (et donc en accélérant le renforcement de la piste phéromonale). Cependant, son corollaire est la diminution des possibilités de contacts et de stimulations de congénères.

Pour rendre compte de l'intensification du recrutement suite à une période de jeûne prolongée, nous pouvons proposer le scénario suivant: une recruteuse entrant dans le nid cherche à se décharger avant de retourner à la source. Lorsque la période de jeûne est augmentée, sa probabilité d'effectuer une trophallaxie principale dès les premiers contacts avec les congénères est augmentée, ce qui semble en accord avec les observations de Howard and Tshinkel (1980, 1981). Ceci lui permet de se décharger plus rapidement et dès lors d'être disponible pour retourner à la source. Par ailleurs, la propension des fourmis contactées (ayant effectué ou non une trophallaxie) à sortir du nid augmente suite à un jeûne prolongé. Chez *Lasius niger*, la modulation du recrutement alimentaire en fonction du jeûne semble donc reposer essentiellement sur des différences comportementales à l'intérieur du nid où les recrutées semblent jouer un rôle primordial.

L'influence de l'état nutritionnel de la colonie sur le recrutement a déjà été montrée par Traniello (1977) chez *Camponotus pennsylvanicus*. et par Roces (1994) chez *Atta cephalotes*. Chez *Camponotus P.*, cette influence est liée à une augmentation du niveau d'activité de la recruteuse et le transfert de nourriture n'a pas de rôle régulateur dans le processus de recrutement. Chez *Atta c.*, un jeûne prolongé influence également le comportement des premières recruteuses. Celles-ci coupent de plus petits morceaux de feuilles, réduisent les temps de séjour et donnent ainsi priorité au transfert d'information et au déclenchement du recrutement.

Chez *Lasius niger*, le comportement des recruteuses semble par contre peu affecté par le jeûne, aucune modulation du dépôt de piste n'est observée. Contrairement aux *Atta c.*, les recruteuses n'emportent pas moins ni plus de nourriture (pers. obs.). Elles semblent jouer un rôle secondaire dans le processus d'intensification décrit dans cet article. En revanche, les fourmis recrutées semblent jouent un rôle essentiel dans la régulation de la réponse de la colonie. Suite à une période de jeûne, la réponse globale de la colonie peut s'expliquer par la réponse des recrutées face à une proposition de trophallaxie et par leur propension à quitter le nid.

Dans nos recherches futures, nous tenterons d'étayer l'hypothèse du rôle essentiel joué par les recrutées en séparant les nids de manière à mettre en contact des recruteuses affamées avec des recrutées repues et vice-versa dans le but de découpler le comportement des recruteuses et des recrutées.

## REMERCIEMENTS

Cette recherche a bénéficié du soutien du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique (projet FRFC n° 2451393) ainsi que d'une aide de la Fondation Van Buuren.

## REFERENCES

- Howard D. F. & Tshinkel W. R., 1980. The effect of colony size and starvation on flood flow in the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 293-300.
- Howard D. F. & Tshinkel W. R., 1981. The flow of food in colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. *Physiol. Entomol.* 6: 297-306.
- Roces F. & Hölldobler B., 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behaviour in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia.* 97: 1-8.
- Traniello J. F. A. 1977. Recruitment behavior, orientation and the organisation of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 61-79.

## EFFET DE LA DISTANCE SUR LE RECRUTEMENT ALIMENTAIRE CHEZ LA FOURMI *LASIVS NIGER* (L.)

Devigne Cédric et Detrain Claire\*

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire C.P. 160/12. Université Libre de  
Bruxelles. 50, avenue F.D. Roosevelt. 1050, Bruxelles, Belgique.*

*\* Chercheur qualifié au Fonds National de la Recherche Scientifique*

**Résumé :** Un choix entre deux sources de nourriture disposées simultanément mais à des distances au nid différentes est proposé à des colonies de *Lasius niger*. Leur dynamique de recrutement est influencée par ces distances mais les différences observées, essentiellement entre les dispositifs 30/30cm et 30/120cm, s'estompent vers la fin du recrutement.

Lorsque les sources sont placées, l'une à 30 cm et l'autre à 120 cm du nid, les colonies sont capables de sélectionner la plus proche. Pour de petites différences de distances, l'adaptation de la réponse de la colonie se traduit non par une sélection marquée de la branche courte mais plutôt par une diminution des "erreurs" de sélection de la branche longue.

Quel que soit le dispositif expérimental, la sélection de la source proche se fait dès les premières étapes du recrutement et se maintient durant toute l'heure d'observation.

**Mots clés :** distance, prise de décision collective, fourragement, *Lasius niger*.

**Summary :** Effect of distance on food recruitment in the ant *Lasius niger*.

A choice between two food sources simultaneously available at different distances from the nest was proposed to colonies of *Lasius niger*. Their recruitment dynamic was influenced by these distances and differed between 30/30cm and 30/120cm experiments, though these differences decreased at the end of the experiments.

When the two food sources were put at 30 cm and at 120 cm, the colonies were able to select the nearest one. For smaller differences (30/33 and 30/60cm), the colony did not adapt its strategy by a marked selection of closer food sources but rather by a decrease in the number of "wrong" choices of the remote food source.

Whatever the experimental set-up, the selection of the nearest source was already made during the first fifteen minutes and was maintained throughout the one-hour observation period.

**Key-words :** distance, collective decision making, foraging, *Lasius niger*.

## INTRODUCTION

Les stratégies de récolte, développées par une fourmilière, peuvent varier en fonction, non seulement, des caractéristiques de la colonie et de la nourriture, mais également, de l'environnement. Ainsi, la capacité pour une colonie d'"évaluer" la distance qui la sépare d'une source de nourriture et, le cas échéant, de sélectionner la source la plus proche est importante pour plusieurs raisons. L'exploitation d'une source proche située dans un territoire bien connu par les fourmis permet de limiter les risques de prédation et de compétition avec d'autres ouvrières de colonies voisines. De plus, le coût, en temps et en énergie, lié aux trajets et aux transports de nourriture est également réduit si la source est proche du nid.

Peu d'études ont montré comment la distance entre les sources de nourriture et le nid influence les décisions collectives et individuelles des fourmis. Chez *Solenopsis geminata* et *Pogonomyrmex occidentalis*, les fourrageuses recrutent plus d'ouvrières vers des sources plus proches du nid (Taylor, 1977). De plus, chez *Solenopsis geminata*, la continuité de la piste déposée par chaque fourmi diminue avec l'augmentation de la distance entre la source et le nid (Hangartner, 1969). De même, quand la distance augmente, les fourrageuses de *Paraponera clavata* ont une probabilité plus faible de recruter des congénères et moins d'ouvrières sont recrutées (Fewell *et al*, 1992). Chez *Lasius niger*, des études précédentes ont montré que les colonies étaient capables de sélectionner le chemin le plus court pour aller exploiter une source unique d'alimentation (Beckers *et al*, 1992). Par ailleurs, il est fréquent que plusieurs colonies de pucerons se trouvent aux abords d'une même fourmilière (Pontin, 1958; Sakata, 1994). C'est pourquoi, nous avons voulu vérifier si une colonie de *Lasius niger* confrontée à deux sources de sucre identiques était capable de sélectionner la plus proche. Nous nous sommes interrogés sur la sensibilité et le pouvoir de discrimination d'une fourmilière pour une gamme de distance s'étendant de 30 à 120 cm.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des colonies de 500 à 1000 individus sont élevées dans des nids de Janet (20 x 20 cm) comportant une zone d'humidification. Les nids sont installés dans un bac en plastique (48 x 34 x 7.5 cm) dans une pièce maintenue à  $23^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}$ .

Lors des expériences, les colonies sont confrontées à deux sources identiques (1,5ml de solution sucrée 1M) mais placées à des distances différentes du nid. Ces sources sont accessibles par un pont en Y à deux branches qui relie le nid aux deux aires de récolte distinctes. Le pont possède une branche de référence de 30 cm, la seconde branche mesurant 30, 33, 60 ou 120 cm. Les différents dispositifs sont présentés aux colonies dans un ordre aléatoire. Pour éviter tout biais dû à une orientation préférentielle des fourmis vers des repères visuels (Gérard, 1987), le dispositif est entouré d'une paroi de polystyrène de 50 cm de hauteur. Lors d'expériences successives sur un même nid, la position de la branche longue du pont est inversée pour qu'une mémorisation spatiale du dispositif par les fourmis soit impossible.

Lors de chaque expérience, les colonies sont privées de nourriture pendant 4 jours. A la fin du troisième jour de jeûne, le pont bifide est mis en place permettant à la colonie d'explorer les deux aires de récolte. Le quatrième jour de jeûne, les deux sources

de solution sucrée sont déposées dans chaque aire. La dynamique de recrutement est obtenue grâce à l'enregistrement vidéo des comportements des ouvrières sur le pont pendant les 15 minutes qui précèdent et pendant l'heure qui suit le dépôt des sources. Les flux de sortie de fourmis et les choix d'une piste à l'embranchement sont quantifiés.

## RESULTATS

### Dynamique de recrutement :

Un quart d'heure avant le recrutement, le flux moyen total de fourmis allant aux sources est semblable pour tous les dispositifs (Fig. 1, de l'ordre de 20 fourmis par 5 minutes).

Dans les 15 premières minutes qui suivent le dépôt des sources, on constate une croissance rapide du flux de fourmis se dirigeant vers les aires de récolte. La valeur maximale du flux moyen atteinte est significativement différente selon les dispositifs (Fig.1; Kruskal-Wallis,  $p=0,02$ ). Cette différence se situe entre le pont 30/120cm et le pont 30/30 (Test de Dunn,  $p<0,05$ ).

Ensuite, le flux de fourmis se stabilise à des valeurs situées entre 50 et 100 fourmis par 5 minutes selon les dispositifs (Fig. 1). L'exploitation a atteint son état de régime.

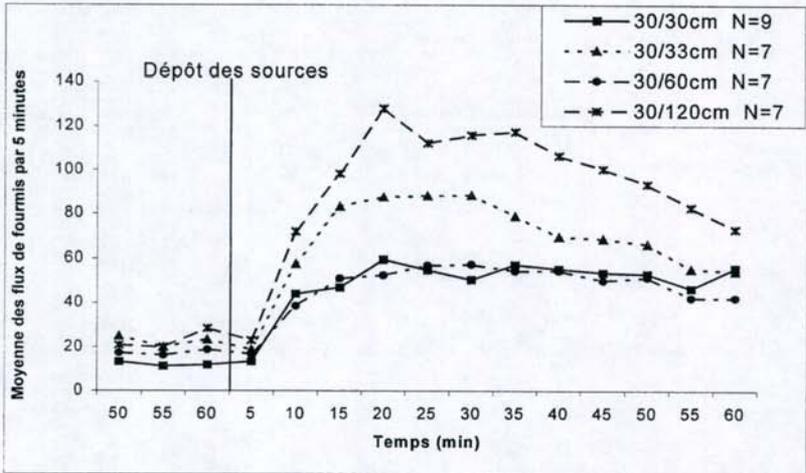


Figure 1 : Flux moyen de fourmis allant du nid vers les sources par période de 5 minutes.

Figure 1 : Average flows of ants going from the nest to the food sources during 5 minutes periods.

Dans le dernier quart d'heure de recrutement, la différence entre les flux moyens de fourmis selon les dispositifs s'atténue. Cette différence est néanmoins significative (Fig. 1, Kruskal-Wallis,  $p=0,026$ ) et se situe entre les dispositifs 30/120 et 30/30cm (Dunn,  $p<0,05$ ).

On note que ces faibles différences de flux moyens de fourmis ( $\pm$ écart type) à la fin de l'heure d'observation disparaissent complètement lorsque l'on augmente le nombre d'expériences. Ainsi, les flux moyens de fourmis dans le dernier quart d'heure sont de 170 ( $\pm$  104 ; N=25) pour le pont 30/30cm, 155 ( $\pm$  118 ; N=22) pour le pont 30/33cm, 210 ( $\pm$  159 ; N=18) pour le pont 30/60cm et 257 ( $\pm$  165 ; N=19) pour le pont 30/120cm (Kruskal-Wallis,  $p>0.05$ ).

### Choix préférentiel d'une branche :

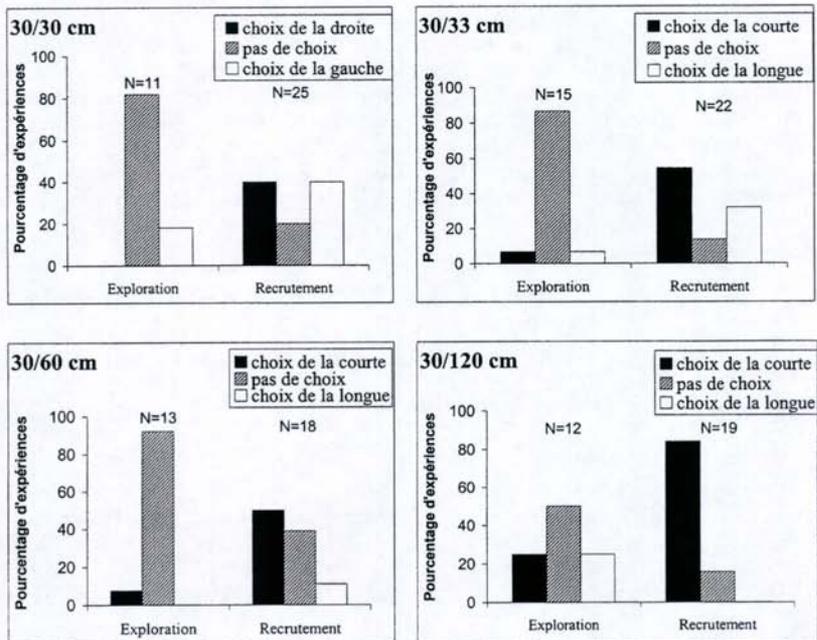


Figure 2 : Choix des colonies à l'exploration et au recrutement. Une branche est considérée comme choisie lorsque la proportion du flux de fourmis sur chaque branche du pont, pendant le dernier quart d'heure, diffère du hasard (test binomial).

Figure 2 : Colonies choices between 2 food sources during exploration and food recruitment. A branch was considered to be chosen by the colony when the proportion of ants' flow on each branch (measured during the last quarter of an hour of experiment) differed from randomness (binomial test).

La période d'exploration, juste avant le recrutement, montre, pour les dispositifs 30/30, 30/33 et 30/60cm, une proportion statistiquement plus élevée de non-choix que de choix d'une des branches ( Fig.2; Test binomial,  $p < 0,05$ ). Après une exploration du pont pendant 20 heures, les fourmis se répartissent donc, de façon équivalente, sur les deux branches de ces dispositifs.

Par contre, pour les ponts 30/120cm, les fourmis ont plus tendance à se concentrer sur une des branches (8 expériences sur 15). Cependant, ce choix n'est pas systématiquement dirigé vers la même branche des ponts (courte ou longue) (Test binomial,  $p > 0,05$ ).

Après le dépôt des sources, le recrutement des ouvrières vers les aires de récolte s'accompagne d'une bifurcation de l'activité de fourragement des fourmis sur l'une des branches des ponts 30/30cm sans orientation préférentielle vers la gauche ou vers la droite (Fig. 2; Test binomial,  $p > 0,05$ ). Bien que non significative, une tendance à focaliser les ouvrières vers la source proche se dessine pour de faibles différences de distance (ponts 30/33 et 30/60cm). En effet, les "erreurs" de sélection de la branche longue sont moins fréquentes dans le dispositif 30/60cm que dans le dispositif 30/33cm (Fig. 2; 11,1% vs 31.8% respectivement; Test exact de Fisher,  $p > 0,05$ ). Enfin, la sélection de la branche courte est significativement plus fréquente que celle de la branche longue dans le dispositif 30/120cm (Fig. 2, Test binomial,  $p < 0,001$ ).

Dans les expériences où s'effectue la sélection de la branche courte à la fin de l'heure d'observation, cette préférence est, le plus souvent, marquée dès le premier quart d'heure (Tab. 1). Ainsi, quel que soit le dispositif, la colonie est capable de sélectionner la source proche dès les premières étapes du recrutement.

	30/33cm	30/60cm	30/120cm
% d'expériences où il y a sélection de la branche courte dès le premier quart d'heure	75% ( $N_c=12$ )	100% ( $N_c=9$ )	81.25% ( $N_c=16$ )
% d'expériences où il y a ré-orientation des ouvrières	20% ( $N_l=5$ )	60% ( $N_l=5$ )	100% ( $N_l=3$ )

Tableau 1 : Précocité de la sélection de la branche courte et proportion de ré-orientation après un choix de la branche longue ( $N_c$  : nombre d'expériences où la branche courte est sélectionnée pendant le dernier quart d'heure.  $N_l$  : Nombre d'expériences où la branche longue est sélectionnée pendant le premier quart d'heure). Une ré-orientation est le passage d'un choix de la branche longue soit vers un équilibre des flux sur les 2 branches du pont, soit vers un choix de la branche courte.

Table 1 : Earliness of short branch selection and proportion of re-orientation after a first choice of the long branch ( $N_c$  : number of experiments where the short branch was selected during the last 15 minutes.  $N_l$  : number of experiments where the long branch was selected during the first 15 minutes). A re-orientation is a shift from a long branch choice towards either an equilibrium of flows on both branches or a choice of the shorter branch.

On observe, cependant, que les colonies ayant choisi dans un premier temps la branche longue, sont capables de réorienter leur effort de fourragement vers la source proche, principalement pour de grandes différences de distance entre les sources et le

nid (ponts 30/60 et 30/120cm). En effet, plus de 60% des expériences montrant le choix de la branche longue durant le premier quart d'heure n'ont plus cette sélection dans le dernier quart d'heure de recrutement (Tab 1).

## DISCUSSION

Lors de l'exploration juste avant le recrutement, quel que soit le dispositif, 30/30, 30/33 et 30/60cm, les fourmis se répartissent de façon uniforme sur les deux branches du pont ; la proportion de non-choix est plus grande que la proportion de sélection. Cependant, on note des bifurcations plus fréquentes de l'activité de fourragement des fourmis vers une branche quand la différence de distance entre les deux branches est grande (dispositif 30/120cm). Cette exploration préférentielle s'effectue indifféremment vers la branche courte ou longue. L'existence de telles bifurcations pourrait résulter d'un marquage territorial, chez *Lasius niger* lors de l'exploration. Il serait le fait d'hydrocarbures cuticulaires au niveau des pattes (Yamaoka et Akino, 1994).

Quant au recrutement proprement dit, des expériences précédentes ont montré que les sociétés de fourmis sont capables d'élaborer des stratégies de récolte de nourriture adaptées en fonction de la qualité de la source. La stratégie d'une colonie ne sera pas la même face à une grosse proie intransportable par une seule ouvrière et face à une proie transportable (*Pheidole pallidula*, Detrain et Deneubourg, 1997). Chez *Myrmica scabrinodis*, un recrutement ne sera pas initié si la source est de l'eau alors qu'il y en aura un pour l'exploitation d'eau sucrée (Cammaerts, 1980). Confrontées à un choix binaire entre une source riche et une source pauvre, les colonies de *Lasius niger* ou de *Myrmica sabuleti* sont capables de sélectionner la source riche (Beckers *et al*, 1990; de Biseau *et al*, 1991a, b). Nos résultats montrent que les colonies de *Lasius niger* sont également capables d'adapter leur stratégie alimentaire à la distance au nid des sources de nourriture.

La dynamique de recrutement diffère en fonction de la distance, principalement entre le pont 30/120cm et le pont 30/30cm. Les flux maximaux de fourmis sur le pont 30/120cm sont plus importants que sur les autres dispositifs mais ces différences s'estompent en fin d'expérience.

Quant au choix collectif des fourmières, elles exploitent, quasiment systématiquement, une source située à 30 cm plutôt qu'une source à 120 cm disposée au même moment. Pour de plus petites différences de distance, une tendance se dessine vers l'exploitation des sources proches plus fréquentes quand le rapport des distances augmente. Quand il y a sélection de la branche courte, celle-ci s'effectue le plus souvent en un quart d'heure et se maintient durant toute l'heure d'observation. Nous avons observé que pour les grandes différences de distance (dispositifs 30/60cm et 30/120cm), un "mauvais" choix de la branche longue au départ pouvait être corrigé avec le temps. Ainsi, une ré-orientation de l'activité de fourragement pourrait s'opérer pendant le recrutement soit vers la branche courte soit vers une distribution symétrique du flux sur les deux branches. A cet égard, la proportion importante de non-choix obtenue lors des expériences réalisées sur un pont 30/60cm pourrait refléter la phase de transition du choix de la source éloignée vers celui de la source proche. La vérification de cette hypothèse nécessitera d'augmenter la durée d'observation du recrutement lors des expériences 30/60cm.

Ce travail montre que, collectivement, les sociétés de *Lasius niger* sont capables de discriminer des différences de distances inférieures au mètre et de sélectionner les sources les plus proches. La prochaine étape sera d'étudier les mécanismes sous-jacents à ce choix adaptatif par une mesure comparative des temps d'exploitation ou encore de l'intensité du dépôt de piste individuel des fourmis en fonction de la distance au nid.

### REMERCIEMENTS

Cette recherche a bénéficié du soutien du Fonds National belge de la Recherche Scientifique (projet FRFC n°: 2451393F). Cédric Devigne remercie le F.N.R.S. pour son soutien financier à l'occasion du colloque.

### REFERENCES

- Beckers R., J.L. Deneubourg, S. Goss and J.M. Pasteels, 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux* 37(3) : 258-267.
- Beckers R., J.L. Deneubourg and S. Goss, 1992. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *Journal of theoretical biology* 159 : 397-415.
- Cammaerts M.C. , 1980. Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis* (Formicidae). *Insectes Sociaux* 27(4) : 328-342.
- de Biseau J.C., J.L. Deneubourg et J.M. Pasteels, 1991a. Du recrutement alimentaire aux décisions collectives : l'exemple de *Myrmica Sabuleti*. *Actes des colloques Insectes Sociaux* 7 : 35-42.
- de Biseau J.C., J.L. Deneubourg and J.M. Pasteels, 1991b. Collective flexibility during mass recruitment in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche* 98(4) : 323-336.
- Detrain C. and J.L. Deneubourg, 1997. Scavenging by *Pheidole pallidula* : a key for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behaviour* 53 : 537-547.
- Fewell J.H., J.F. Harrison, T.M. Stiller and M.D. Breed, 1992. Distance effects on resource profitability and recruitment in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Oecologia* 92 : 542-547
- Gérard V., 1987. L'orientation visuelle et chimique chez la fourmi *Lasius niger* (L). *Mémoire de licence*, Université Libre de Bruxelles. pp 79
- Hangartner W., 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 62 : 111-120.
- Pontin A.J., 1958. A preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius* (Hym. Formicidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 94 : 9-11.
- Sakata H., 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Researches on Population Ecology* 36(1) : 45-51.
- Taylor F., 1977. Foraging behavior of ants : Experiments with two species of Myrmecine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2 : 147-168.
- Yamaoka R. and T. Akino, 1994. Ecological importance of cuticular hydrocarbons secreted from the tarsus of ants. In: *Les insectes sociaux - 12ème Congrès Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux UIEIS Paris, Sorbonne, 21-27 août 1994*. (A. Lenoir, G. Arnold, M. Lepage, eds), pp 583. Pub. Université Paris-Nord.

**INFLUENCE DU NOMBRE D'INDIVIDUS SUR LES  
CARACTERISTIQUES DES DEPLACEMENTS LORS DE  
L'EXPLORATION DE L'ESPACE CHEZ LA FOURMI *MESSOR SANCTA***

**Carole BREDARD, Roussan LUCAS, Mikaël Le CALVEZ,  
Vincent FOURCASSIE, Sylvain GUERIN & Guy THERAULAZ**

*Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, UMR CNRS<sup>n</sup>550,  
Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cedex 4, FRANCE.*

**Résumé.** Le but de notre travail est d'étudier si les fourmis qui explorent collectivement une aire sont capables de coordonner leur mouvement dans le sens d'une meilleure efficacité de l'exploration, en ajustant leurs déplacements en fonction du nombre d'individus présents sur l'aire. Nous avons utilisé pour cette expérience la fourmi granivore *Messor sancta* dont les ouvrières peuvent fourrager en solitaire mais chez laquelle on observe également la formation de pistes d'exploration. Outre le nombre de participants, l'effet de l'état nutritionnel de la colonie et de l'état de l'aire sur laquelle se déplacent les ouvrières ont aussi été étudiés. Les résultats préliminaires montrent que les individus tendent à diffuser de façon plus importante lorsqu'ils explorent en groupe que lorsqu'ils explorent de façon isolée. De plus, la diffusion est plus importante sur une aire préalablement marquée que sur une aire vierge et plus importante également chez des ouvrières issues d'une colonie affamée que chez des ouvrières issues d'une colonie nourrie, le comportement de ces dernières étant en outre moins affecté par l'état de l'aire explorée.

**Mots-clés.** *Messor sancta*, fourragement, exploration, diffusion, régulation sociale

**Abstract. Influence of the number of individuals on the characteristics of displacement during exploration in the ant *Messor sancta*.**

The aim of our study is to investigate whether ants that explore collectively an area are able to coordinate their movements by adjusting the characteristics of their displacements according to the number of workers present on the area in order to increase their exploration efficiency. We used the seed-harvesting ant *Messor sancta*. In this species workers can forage solitarily but can also form exploratory trails. In addition to group size we also studied the effect of the nutritional state of the colony and of the state of the area which was being explored. Preliminary results show that workers tended to diffuse further when exploring in group than when exploring solitarily. Moreover, the diffusion was more important on a marked than on an unmarked area and for workers from a starved than from a fed colony. In addition, foragers from a fed colony were less affected by the state of the area.

**Key words.** *Messor sancta*, foraging, exploration, diffusion, social regulation

## INTRODUCTION

Chez les fourmis, il existe un continuum dans les modalités d'exploration, allant de l'exploration purement solitaire, observée par exemple chez beaucoup de Ponérines, jusqu'à l'exploration collective pratiquée sur une grande échelle par les fourmis légionnaires (Hölldobler & Wilson, 1990). La plupart des espèces présentent cependant

des stratégies mixtes et l'utilisation de l'une ou l'autre stratégie dépend de la nature et de la distribution des sources de nourriture qui sont recherchées dans le milieu. L'exploration collective peut être régulée par les interactions directes entre individus (Adler & Gordon, 1992; Gordon *et al.*, 1993; Pacala *et al.*, 1996; Lopez *et al.*, 1997) ou par l'intermédiaire des substances chimiques déposées par les ouvrières sur le substrat (Deneubourg *et al.*, 1990; Detrain *et al.*, 1991; Fourcassié & Deneubourg, 1994). Le but de notre travail est d'étudier si des fourmis qui explorent collectivement une aire sont capables de coordonner leur mouvement dans le sens d'une meilleure efficacité de l'exploration, en ajustant leurs déplacements en fonction du nombre d'individus présents sur l'aire. Dans cette étude préliminaire, nous avons volontairement choisi une situation expérimentale très simple, de façon à mieux isoler les différents facteurs qui peuvent intervenir dans l'organisation de l'activité exploratoire. Nous travaillerons ultérieurement dans des situations plus complexes et plus proches des conditions naturelles. D'autre part, bien que l'utilisation du terme "exploration" soit en général réservé dans la littérature éthologique aux déplacements qui ont lieu sur un terrain inconnu, jamais visité au préalable, nous l'étendons en ce qui nous concerne à tous les déplacements de nature non orientés, qu'ils aient lieu sur terrain connu ou inconnu.

## MATERIEL ET METHODES

Nous avons utilisé pour cette étude de laboratoire la fourmi granivore *Messor sancta* chez laquelle on observe des pistes d'exploration mais dont les ouvrières, comme chez la plupart des autres espèces de *Messor* (Hölldobler & Wilson, 1990), peuvent également se déplacer en solitaire. La même colonie a été utilisée dans toutes les expériences. Les ouvrières capturées à l'extérieur du nid (essentiellement ouvrières majors et médias) sont déposées isolément ou par groupe de 5, 10 ou 15 individus dans une boîte circulaire qui est immédiatement retournée au centre d'une arène de 80 cm de diamètre dont le sol est constitué d'aggloméré stratifié de couleur blanche. La boîte est soulevée après un temps de latence de 2 minutes et les trajectoires des ouvrières filmées pendant une minute. L'aire sur laquelle se déplacent les fourmis est soit nettoyée à l'alcool à 90° juste avant l'expérience (Aire Vierge), soit préalablement marquée par la colonie qui y a eu accès pendant un à deux jours (Aire Marquée). La colonie à laquelle appartiennent les fourmis a été régulièrement nourrie (Colonie Nourrie) ou soumise à un jeûne d'une semaine (Colonie Affamée). Pour chaque condition expérimentale, 25 individus isolés ont été testés et chaque expérience a été répliquée à 5 reprises pour des groupes de 5, 10 et 15 individus. Un digitaliseur acoustique a été utilisé pour numériser les trajectoires afin de permettre leur analyse. Deux types de caractéristiques ont été retenus pour l'analyse statistique des trajectoires : (1) caractéristiques cinétiques : vitesse linéaire (mm/s) et vitesse angulaire (°/s) des ouvrières, (2) caractéristiques spatiales : distance moyenne (mm) des ouvrières par rapport au centre de l'arène, tendance centrifuge du déplacement, surface moyenne prospectée par les ouvrières (surface totale prospectée par le groupe, divisée par le nombre d'ouvrières dans le groupe). Après avoir vérifié l'absence de différences entre les répliques de chaque expérience, les trajectoires correspondant à chaque condition expérimentale ont été réunies dans un seul groupe et on a procédé pour chaque taille de groupe à un tirage aléatoire de 25 trajets. Les caractéristiques de ces trajets ont ensuite été utilisées comme données de base dans une analyse de variance à trois facteurs principaux (taille du groupe, état de l'aire, état de la colonie).

## RESULTATS

Quelles que soient les conditions expérimentales, les fourmis isolées ont une vitesse linéaire plus importante que les fourmis en groupe (Fig. 1b; ANOVA, effet taille du groupe:  $F= 10,265$  (3, 384),  $P= 0,001$ ). Globalement, les ouvrières qui appartiennent à une colonie nourrie se déplacent plus rapidement (Fig. 1b; ANOVA, effet état de la colonie:  $F= 8,221$  (1, 384),  $P= 0,004$ ) et ont une trajectoire plus sinueuse (Fig. 1a;

ANOVA, effet état de la colonie:  $F=47,692(1, 384)$ ,  $P<0,001$ ) que celles appartenant à une colonie affamée. La tendance centrifuge est minimale pour les individus isolés et maximale pour les individus explorant en groupe de 10 (Fig. 1c; ANOVA, effet taille du groupe:  $F=10,67(3, 384)$ ,  $P<0,001$ ). Elle est plus importante pour une colonie affamée que pour une colonie nourrie (ANOVA, effet état de la colonie:  $F=6,891(1, 384)$ ,  $P=0,009$ ) et plus importante sur aire marquée que sur aire vierge (ANOVA, effet état de l'aire:  $F=5,859(1, 384)$ ,  $P=0,016$ ); ce dernier effet étant plus prononcé pour la colonie nourrie que pour la colonie affamée (ANOVA, interaction état de l'aire x état de la colonie,  $F=4,520(1, 384)$ ,  $P=0,034$ ). La distance moyenne à l'origine augmente avec la taille du groupe uniquement au cours de l'exploration d'une aire vierge (Fig. 1d; ANOVA, interaction taille du groupe x état de l'aire,  $F=7,016(3, 384)$ ,  $P<0,001$ ). Comme pour la tendance centrifuge on retrouve les valeurs maximales pour une aire marquée (ANOVA, effet état de l'aire:  $F=4,014(1, 384)$ ,  $P=0,046$ ) et pour une colonie affamée (ANOVA, effet état de la colonie:  $F=4,810(1, 384)$ ,  $P=0,029$ ) ainsi qu'une plus grande sensibilité à l'état de l'aire pour une colonie nourrie ANOVA, interaction état de l'aire x état de la colonie,  $F=4,810(1, 384)$ ,  $P=0,029$ ).

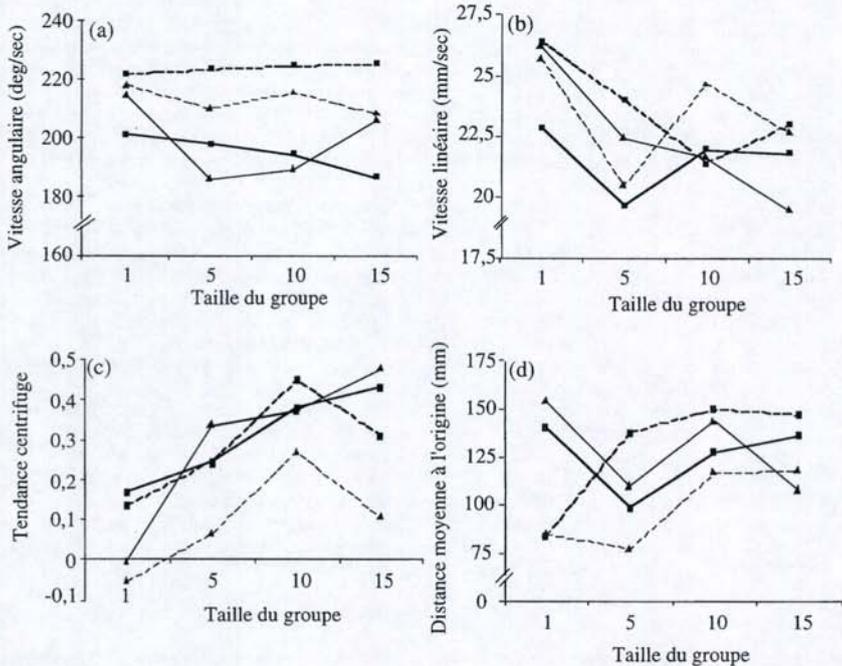


Figure 1 : Caractéristiques des trajectoires. Triangles : colonie nourrie. Carrés : colonie affamée. Traits continus : aire marquée. Traits pointillés : aire vierge. Chaque point représente la valeur moyenne calculée pour l'ensemble des fourmis du groupe.

Figure 1 : Trajectory characteristics. Triangles : colony fed. Squares : colony starved. Continuous lines : marked area. Dashed lines : unmarked area. Each point is the mean value computed for all ants of the group.

La surface moyenne prospectée par individu diminue lorsque la taille du groupe augmente (ANOVA, effet taille du groupe :  $F=20,407$  (3, 64),  $P<0,001$ ) mais cet effet n'est vraiment clair que pour les ouvrières issues d'une colonie affamée. Pour une colonie nourrie, elle est plus importante sur aire marquée que sur aire vierge ce qui n'est pas le cas cependant pour une colonie affamée (ANOVA, interaction état de la colonie x état de l'aire:  $F=6,826$ ,  $P=0,011$ ). Afin d'étudier s'il existe une coordination entre ouvrières au cours de l'exploration, allant dans le sens d'un partage de l'espace à prospecter, 200 groupes fictifs ont été créés en tirant aléatoirement un nombre de trajets identiques dans chacune des 5 répliques de chaque expérience (soit 3 trajets pour les groupes de 15 fourmis, 2 pour les groupes de 10 et 1 pour les groupes de 5). Pour chacun de ces groupes a été calculée la surface moyenne prospectée par individu. Nous avons pu ainsi vérifier que la distribution des valeurs observées pour chaque taille de groupe n'était pas statistiquement différente de celle des valeurs théoriques obtenues par un processus aléatoire (Test de Kolmogorov-Smirnov, unilatéral: Groupe 15 individus:  $\chi^2=0,615$ , NS; Groupe 10 individus:  $\chi^2=2,093$ , NS; Groupe 5 individus:  $\chi^2=3,362$ , NS).

## DISCUSSION

Effet état de l'aire : les ouvrières diffusent plus sur une aire marquée que sur une aire vierge. En milieu naturel, ce comportement pourrait correspondre à un ajustement de la pression d'exploration en fonction de la densité des sources de nourriture : sur une aire préalablement visitée, la probabilité de trouver un item alimentaire augmente lorsqu'on s'éloigne du nid. Les fourmis qui se déplacent sur une aire marquée par leur propre colonie possédant un avantage en cas de conflit intraspécifique pourraient également être plus enclins à s'exposer à un risque et donc à s'éloigner à une plus grande distance de leur nid.

Effet état de la colonie : les ouvrières appartenant à une colonie nourrie se déplacent plus rapidement mais diffusent moins que celles appartenant à une colonie affamée. La diminution de la vitesse observée chez les ouvrières affamées pourrait être due à une diminution de la vigueur des individus consécutive au jeûne. Le jeûne aurait aussi pour effet d'augmenter la prise de risque et donc l'éloignement par rapport au nid.

Effet taille du groupe : les ouvrières se déplacent plus rapidement lorsqu'elles sont isolées que lorsque elles sont en groupe. Sur une aire vierge, la distance moyenne de diffusion augmente avec la taille du groupe. Ce dernier résultat pourrait être du soit à un marquage progressif de l'aire prospectée, soit aux effets des interactions entre individus. Ces deux mécanismes seront testés par la modélisation dans une étude ultérieure. L'efficacité du comportement d'exploration, mesurée en termes de surface prospectée par individu, diminue avec la taille du groupe. L'absence de différences significatives entre les distributions des valeurs observées et celles obtenues en combinant aléatoirement des fourmis appartenant à différents groupes expérimentaux suggère qu'il n'y a pas de coordination entre ouvrières pendant l'exploration, allant par exemple dans le sens d'un partage de l'espace à prospecter. Ces résultats vont donc à l'encontre de ceux trouvés par Gordon (1995) chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé en partie par le GIS - Sciences de la Cognition.

## REFERENCES

- Adler, F.R. and D.M. Gordon, 1992. Information collection and spread by networks of patrolling ants. *Am. Nat.*, 140: 373-400.  
 Deneubourg, J.L., Aron S., Goss, S. and J.M. Pasteels., 1990. The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant. *J. Insect Behav.*, 3: 159-168.

- Detrain, C., Deneubourg, J.L., Goss, S. and Y. Quinet, 1991. Dynamics of collective exploration in the ant *Pheidole pallidula*. *Psyche*, 98: 21-31.
- Fourcassié, V. and J.L. Deneubourg, 1994. The dynamics of collective exploration and trail-formation in *Monomorium pharaonis*: experiments and model. *Physiol. Entomol.*, 19: 291-300.
- Gordon, D.M., 1995. The expandable network of ant exploration. *Anim. Behav.*, 50: 995-1007.
- Gordon, D.M., Paul, R.E. and K. Thorpe, 1993. What is the function of encounter patterns in ant colonies? *Anim. Behav.*, 45: 1083-1100.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University press, Cambridge, MA.
- Lopez, F., Fungairiño, S.G., Serrano, J.M., Acosta, F.J. and P. Reunanen, 1997. Allothetic efficiency in the patrolling networks of a polymorphic ant, *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, 10: 115-127.
- MacNamara, J.M. and Houston, A.I., 1992. Risk-sensitive foraging: a review of the theory. *Bull. math. Biol.*, 54: 355-378.
- Pacala, S.W., Gordon, D.M. and C. Godfray, 1996. Effects of social group size on information transfer and task allocation. *Evol. Ecol.*, 10: 127-165.

**MARQUAGE DES AIRES DE RECOLTE ET DES ABORDS ET ENTREES DE NIDS CHEZ *TETRAMORIUM CAESPITUM* ET *T. IMPURUM***

**Marie-Claire CAMMAERTS & Roger CAMMAERTS**

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences  
Université Libre de Bruxelles, 50, Av. F. Roosevelt, B - 1050 Bruxelles (Belgique)*

**Résumé.** Les ouvrières de *Tetramorium caespitum* et *T. impurum* marquent leur aire de récolte avec la sécrétion, propre à l'espèce, de leur glande de Dufour. Elles marquent aussi les aires situées devant les entrées de leur nid d'une manière propre à l'espèce. Ces marquages n'entraînent de défense que contre des individus hétéros spécifiques : ils sont non territoriaux, selon la conception d'Hölldobler et Wilson (1990). Les ouvrières sortant du nid sans avoir été recrutées marquent l'intérieur des entrées, d'une manière propre à la société, en y déposant au moins, à l'aide des pattes postérieures, la sécrétion des glandes métapleurales. En ces lieux, les intrus homos spécifiques sont attaqués. Le marquage des entrées des nids est donc à la fois un marquage territorial et d'entrée de nid, selon la conception d'Hölldobler et Wilson (1990).

**Mots-clés.** *Marquage, territoire, Tetramorium caespitum, T. impurum, glande de Dufour, glandes métapleurales.*

**Abstract. Marking of foraging areas, nest entrances and vicinity in *Tetramorium caespitum* and *T. impurum*.**

The workers of *Tetramorium caespitum* and *T. impurum* mark their foraging areas with the species-specific secretion of the Dufour gland. They mark the areas laying in front of their entrances also in a species-specific manner. On such marked areas, only heterospecific individuals are attacked ; the marking is thus not territorial, according to Hölldobler and Wilson (1990). The ants leaving their nest without having been recruited mark the inside of the entrances, in a colony-specific manner, by depositing with their hind legs at least some of the metapleural glands' contents. On these marked areas, alien homospecific ants are attacked. The marking is thus both a territorial and a nest-entrance marking, according to Hölldobler and Wilson (1990).

**Key words.** *Marking, territory, Tetramorium caespitum, T. impurum, Dufour gland, metapleural glands.*

## INTRODUCTION

*Tetramorium caespitum* et *T. impurum* sont deux espèces de fourmis très semblables, différant néanmoins par la nature chimique de leur phéromone de piste (Attygalle et al., 1983 ; Morgan and Ollett, 1987) et par le contenu de leur glande de Dufour (Billen et al., 1986). Jusqu'ici rien n'était connu d'un éventuel marquage des aires de récolte, des abords et de l'intérieur des entrées des nids de ces deux espèces. Ce sont ces éventuels marquages que nous avons recherchés et analysés.

## MATERIEL ET METHODES

Des sociétés de fourmis, originaires de France et de Belgique, furent maintenues au laboratoire dans des nids artificiels posés dans des bacs servant d'aires de récolte. Les stimuli, posés sur ces aires ou dans un appareil expérimental approprié, étaient soit des papiers intacts ou marqués, soit des structures anatomiques d'ouvrières, soit des extraits acétoniques des ces structures imprégnant des morceaux de papier. Diverses réactions des ouvrières à ces stimuli furent étudiées, telles que l'agrégation, l'orientation, les vitesses linéaire et angulaire, la distance minimum d'approche, la tendance à circuler et le comportement agonistique vis-à-vis d'intrus.

## RESULTATS

Le détail des résultats (et des méthodes) paraîtra dans deux articles, en préparation.

### Marquage des aires de récolte

Les aires de récolte de *Tetramorium caespitum* et *T. impurum* sont **marquées** car, chez ces deux espèces, la vitesse linéaire des premières fourmis atteignant une aire intacte est faible, et leur sinuosité élevée, alors que la vitesse des ouvrières suivantes est plus grande et leur sinuosité moindre. Ces aires de récolte sont marquées **d'une manière propre à l'espèce** pour les trois raisons suivantes. 1° Des aires marquées sont autant visitées par des congénères que par des étrangères homospécifiques, mais le sont deux fois moins par des fourmis hétérosécifiques. 2° Sur des aires marquées, des fourmis de même espèce, résidentes ou étrangères, présentent les mêmes vitesses linéaire, vitesse angulaire, orientation (positive) et distance minimum d'approche (faible). Des fourmis hétérosécifiques s'y déplacent plus vite, de manière moins sinueuse, sans s'orienter vers les aires marquées et en en restant assez éloignées. 3° Sur des aires marquées, des résidentes et des étrangères homospécifiques se déplacent tout autant et principalement au centre. Des fourmis hétérosécifiques s'y déplacent peu, et principalement en périphérie.

Sur la base des comportements des fourmis des deux espèces, on peut estimer que le marquage est effectué par *T. caespitum* en 3 minutes, et par *T. impurum*, en 3 à 6 minutes. S'il n'est pas entretenu, il disparaît en ces mêmes laps de temps.

Au sein d'une même espèce, des fourmis de sociétés différentes ne s'attaquent que rarement, même sur des aires marquées. Entre espèces, une certaine agressivité existe sur une aire non marquée. Elle est nettement plus grande sur une aire marquée, et des différences éthologiques existent entre ouvrières résidentes et intruses.

En parcourant une aire nouvelle, les fourmis des deux espèces touchent le sol de l'extrémité de leur gastre, laissant des traces médianes sur du noir de fumée.

Chez chacune des espèces étudiées, les glandes de Dufour permettent de conférer à des aires intactes les caractéristiques des aires marquées et leur évolution au cours du temps. Les glandes à poison et les derniers sternites n'ont pas cet effet.

#### Marquage des abords et de l'intérieur des entrées des nids

Les deux espèces furent étudiées séparément ; les intruses dont il est question ci-après sont donc des intruses homospécifiques. Les résultats furent identiques pour les deux espèces ; nous les relatons donc ensemble.

Quatre lots d'expériences ont permis de révéler et de caractériser les marquages des abords et de l'intérieur des entrées des nids. Deux fois moins d'intruses visitent des aires marquées aux entrées ; autant d'intruses que de résidentes s'observent sur des aires marquées aux abords. Les vitesses linéaires, vitesses angulaires, orientations et distances minimum d'approche différent entre intruses et résidentes pour les entrées des nids, mais pas pour leurs abords immédiats. La tendance à parcourir une aire marquée, et surtout sa zone centrale, est nettement plus grande pour les résidentes que pour les intruses, s'il s'agit d'une entrée ; ces tendances sont équivalentes, s'il s'agit des abords. Enfin, intruses et résidentes s'attaquent rarement sur des aires marquées aux abords. Sur des aires marquées aux entrées, les attaques, initiées par les résidentes, sont fréquentes. Les intruses écartent souvent les mandibules, principalement à l'approche d'une résidente qui s'éloigne alors. De ces quatre résultats expérimentaux, on peut déduire que, chez les deux espèces, les abords des nids sont marqués d'une manière propre à l'espèce, comme le sont les aires de récolte, tandis que les entrées des nids le sont d'une manière propre à la société. C'est ce dernier marquage qui fut l'objet d'expériences dont nous donnons les résultats ci-après.

Sur la base des comportements des intruses et des résidentes, on peut estimer que le marquage des entrées est effectué en 15 minutes par les ouvrières de *T. caespitum*, et en 30 minutes par celles de *T. impurum*. Il disparaît en 50 minutes chez *T. caespitum* et en 60 minutes chez *T. impurum*.

Les ouvrières sortant du nid sans avoir été recrutées circulent quelques secondes aux entrées, sans toucher le sol de l'extrémité de leur gastre, mais en posant une grande surface de leurs tarsi sur le sol.

Parmi les structures anatomiques testées, seules les pattes postérieures, les métathorax et les glandes métapleurales (en fait, leurs extraits acétoniques) permettent de conférer à des aires intactes, les caractéristiques éthologiques d'aires marquées en tant qu'entrées. Les autres pattes et parties du thorax, par exemple, sont sans effet.

Les glandes mandibulaires, ont sur la locomotion des ouvrières, une action propre à l'espèce et non à la société. Sur des aires marquées en tant qu'entrées de nid, des « thorax plus abdomen » isolés d'intruses sont attaqués ; des têtes isolées (contenant les glandes mandibulaires) ne le sont pas.

## DISCUSSION

*T. caespitum* et *T. impurum* marquent leur aire de récolte d'une manière propre à l'espèce en y déposant, avec l'extrémité du gastre, du contenu de leur glande de Dufour. La composition chimique de ce contenu diffère partiellement entre les deux espèces (Billen et al., 1986). Ce marquage n'induit un comportement de défense qu'à l'encontre d'individus hétérosécifiques et est donc un « home-range marking », selon la conception de Hölldobler et Wilson (1990). Les deux espèces pouvant cohabiter dans le même biotope, un tel marquage peut leur être utile.

Ces deux mêmes espèces marquent les abords de leur nid d'une manière propre à l'espèce, de la même façon qu'elles marquent leur aire de récolte. Ce fait s'accorde avec le système de recrutement utilisé par *T. impurum* (Verhaeghe, 1982), les pistes étant tracées jusqu'aux abords des entrées y compris.

Chez les deux espèces, l'intérieur des entrées est marqué d'une manière propre à la société, et le facteur permettant ce marquage est issu (principalement en tout cas) des glandes métapleurales (peut-être aussi des pattes postérieures). En fait, il y a tout lieu de croire que les ouvrières de *T. caespitum* et *T. impurum* qui quittent le nid sans avoir été recrutées, marquent l'entrée en y déposant, pendant quelques secondes, à l'aide des pattes postérieures, du contenu de leurs glandes métapleurales. Les glandes métapleurales sont connues pour émettre des antibiotiques. Le fait que les entrées des nids expérimentaux ne se couvrent jamais de moisissures, à l'encontre des aires de récolte par exemple, est en faveur du marquage de ces entrées par le contenu des glandes métapleurales. Dans les entrées, des intruses homosécifiques sont attaquées. Le marquage de ces entrées est donc, selon la conception d'Hölldobler et Wilson (1990), à la fois un « territorial » et un « nest-entrance marking ». On constate qu'en écartant les mandibules, une intruse homosécifique arrête une résidente dans son attaque. La résidente s'éloigne alors mais reste prête à attaquer tout autre intrus. L'écartement des mandibules par des intruses homosécifiques pourrait être un comportement d'intimidation ou d'apaisement.

## REFERENCES

- Attygalle, A.B. et E.D. Morgan, 1983. Trail Pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. *Naturwissenschaften*, 70 : 364-365.
- Billen, J.P.J., Evershed, R.P., Attygalle, A.B., Morgan, E.D. et D.G. Ollett, 1986. Contents of Dufour glands of workers of three species of *Tetramorium* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, 12 : 669-686.
- Hölldobler, B. et E.D. Wilson, 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Morgan, E.D. et D.G. Ollett, 1987. Methyl 6-methylsalicylate, trail pheromone of the ant *Tetramorium impurum*. *Naturwissenschaften*, 74 : 596-597.
- Verhaeghe, J-C., 1982. Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Sociaux*, 29 : 67-85.

**LOCALISATION DU NID ET DU SITE ALIMENTAIRE SUR LA BASE  
DE REPERES TERRESTRES CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS  
CURSOR* (HYMENOPTERA : FORMICIDAE)**

**Stéphane Chameron & Guy Beugnon**

*Laboratoire Ethologie et Psychologie Animale, UMR-CNRS 5550, Université  
P. Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4, France, Europe*

**Résumé :** Les modèles prédominants de navigation chez l'insecte insistent sur une représentation rétinotopique de l'espace. Afin de réaliser une étude critique de cette approche, qui devrait conduire à une utilisation rigide de l'espace, nous avons mis au point une méthodologie permettant de caractériser finement la phase de localisation d'un point non directement perceptible (site alimentaire ou nid). Nos résultats vont à l'encontre d'une interprétation purement rétinotopique, à laquelle nous préférons une approche alternative (Chameron et coll., 1997) basée sur la représentation des propriétés topologiques de l'espace.

**Mots-clés :** Représentation spatiale, modèle du *Snapshot*, localisation, rétinotopie, relations topologiques, méthodologie.

**Nest and feeding site localisation using visual cues by the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae)**

**Abstract:** The main models for navigation in insects stress a retinotopic representation of space. We have developed a methodology to analyse finely the localisation phase of a non-perceptible point (a feeding site or a nest), so as to review the retinotopic approach, which should lead to a rigid use of space. Our results don't support a strictly retinotopic approach, but rather an alternative one (Chameron et coll., 1997) based on the representation of the topological characteristics of space.

**Keywords:** Spatial representation, Snapshot model, localisation, retinotopy, topological relationships, methodology.

## INTRODUCTION

Les fourmis *Cataglyphis cursor* fourragent de façon solitaire, sans recrutement ni utilisation de pistes chimiques. Chaque ouvrière base principalement son comportement d'orientation sur des indices visuels, qu'ils soient célestes ou terrestres. Après des trajets d'approvisionnement pouvant aller jusqu'à une vingtaine de mètres (Lenoir et coll., 1990), elle doit retrouver l'emplacement de son nid, simple trou d'un à deux centimètres de diamètre. Si le trajet retour repose majoritairement sur un processus d'intégration du trajet coller, la localisation précise du nid se fait ensuite vraisemblablement grâce à l'utilisation de repères visuels terrestres.

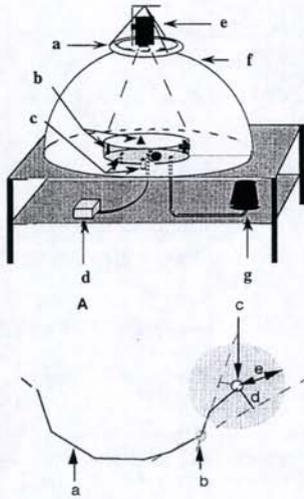
Le mécanisme d'utilisation de ces repères fait l'objet de nombreuses études. Il constitue en effet l'une des clefs de voûte du système d'orientation chez l'insecte. Le modèle dominant aujourd'hui a été développé chez l'abeille par Cartwright et Collett (1982). Basé sur une représentation imagée, il propose que l'insecte mémorise depuis les endroits importants de son domaine vital (nid, site alimentaire) des "instantanés photographiques" (*snapshots*). Ces représentations seraient ensuite morcelées en plusieurs zones lors de l'analyse, à un niveau supérieur d'intégration, suivant leurs caractéristiques de contraste, de couleur, etc. Lors du retour au nid, l'insecte chercherait à apparier l'image mémorisée à l'image perçue, en temps réel, sur la rétine. Les derniers

développements de ce modèle insistent sur l'aspect rétinotopique du mécanisme (Judd & Collett, 1998) : l'insecte chercherait à retrouver pour chaque ommatidie une zone de caractéristiques identiques à celles mémorisées.

Si le principe d'appariement entre image mémorisée et image perçue est séduisant, et soutenu par de nombreuses expériences (pour une revue voir Collett & Zeil, 1997), le mécanisme sous-tendant cette action est encore obscur. Nous avons donc élaboré une méthodologie permettant de confronter des trajets réels de fourmis aux prédictions d'un modèle d'appariement rétinotopique.

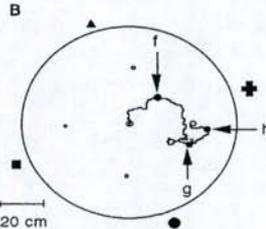
## MATERIEL ET METHODES

La recherche d'un appariement rétinotopique, entre la scène visuelle perçue et celle mémorisée, devrait avoir pour principale conséquence une certaine rigidité dans les trajets observés. Le modèle du *Snapshot* postule une règle de décision simple et itérative : à chaque instant l'insecte "calcule" la direction permettant une réduction optimale des différences entre les 2 images. Par conséquent, depuis un point donné de l'espace, l'insecte devrait toujours emprunter les mêmes routes (aux imprécisions près).



**Figure 1.** Dispositif expérimental. (a) Lumière circulaire. (b) Repères visuels. (c) Voies sans issue. (d) Site alimentaire. (e) Caméra. (f) Dôme de Plexiglas. (g) Nid.

**Figure 1.** Experimental set-up. (a) Circular light. (b) Visual cues. (c) Dead ends. (d) Feeding site. (e) Camera. (f) Plexiglas dome. (g) Nest.



**Figure 2.** A. Méthode de détermination des points de rupture. (a) Trajet d'une fourmi. (b) Point de rupture. (c) But du déplacement. (d) Distance entre la portion de trajet et le but du déplacement. (e) Précision recherchée. B. Exemple de points de rupture à différents degrés de précisions dans un trajet. (f) 15 cm. (g) 10 cm. (h) 5 cm.

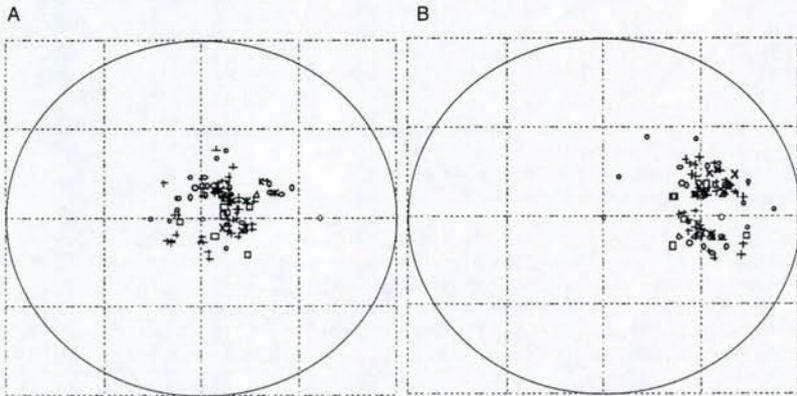
**Figure 2.** A. Determination method for breakpoints. (a) Ant's path. (b) Breakpoint. (c) Goal. (d) Distance between a bit of a path and the goal. (e) Level of accuracy. B. Example of breakpoints for several levels of accuracy in a path. (f) 15 cm. (g) 10 cm. (h) 5 cm.

Les trajets des fourmis sont enregistrés par une caméra à l'aplomb de l'arène, puis analysés automatiquement par des logiciels développés à cet effet. Les "points de rupture" constituent un indice important pour décrire la structure des trajets. Ils

correspondent aux points à partir desquels la direction du trajet est correctement orientée vers une zone de rayon donné autour du but du déplacement (Fig. 2A). Les différentes précisions présentées ici seront de 5, 10 et 15 cm. Le programme de détermination des points de rupture utilise un algorithme tolérant des déviations par rapport à cette règle, qui correspondent notamment, au niveau biologique, à des boucles dans les trajets. Un exemple de trajet observé est représenté, ainsi que les points de rupture déterminés, sur la figure 2B.

## RESULTATS

La Figure 3 représente la cartographie des points de rupture obtenus pour les trajets aller et retour successifs de différents individus (pour une précision de 5 cm). De façon générale, les points se répartissent pour chaque fourmi sur des zones assez étendues tant à l'aller (localisation du site) qu'au retour (localisation du nid). Cela illustre la possibilité pour les fourmis d'utiliser des routes très distinctes et de localiser le nid et le site alimentaire depuis des endroits de l'arène d'où la perception des cibles est très différente.



**Figure 3.** A Points de rupture pour les trajets aller de 6 fourmis (précision 5 cm). Chaque symbole représente une fourmi unique. B Points de rupture pour les trajets retour de 7 fourmis (précision 5 cm). Chaque symbole représente une fourmi unique.

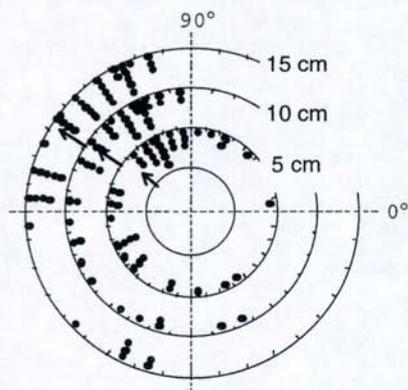
**Figure 3.** A Breakpoints for outward paths for 6 ants (level of accuracy: 5 cm). Each sign is for a single ant. B Breakpoints for homing paths for 7 ants (level of accuracy: 5 cm). Each sign is for a single ant.

La répartition angulaire des points de rupture par rapport au but des déplacements met en évidence le fait que les fourmis n'approchent pas toujours celui-ci sous le même angle. La figure 4 représente l'exemple de la répartition angulaire des points de rupture, par rapport au nid, pour les trajets retour de la fourmi AG. La superposition des distributions pour 3 degrés de précision (15, 10 et 5 cm) montre que celles-ci sont de plus en plus diffuses autour du nid à mesure que l'insecte affine la localisation. Ce qui va à l'encontre d'un mécanisme rétinotopique, qui devrait conduire à l'inverse à une concentration des points autour de l'angle correspondant à celui sous lequel la scène a été mémorisée.

## DISCUSSION

Nos résultats ne confortent pas une approche rétinotopique de la localisation du nid et du site alimentaire chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Si cette stratégie n'est pas

adoptée dans les conditions contrôlées et stable de nos expériences, on peut douter de sa pertinence dans l'environnement complexe et dynamique que constitue leur milieu naturel.



**Figure 4.** Exemple de distribution angulaire des points de rupture, par rapport au nid, pour une fourmi (42 trajets). Les cercles indiquent des précisions de 15, 10 et 5 cm.

**Figure 4.** Example of the distribution of angles, between the nest and the breakpoints, for a single ant (42 paths). Rings represent levels of accuracy of 15, 10 and 5 cm.

Sans nier l'importance d'une phase rétinotopique pour l'apprentissage des repères et les premiers trajets, nous concluons donc que les fourmis sont par la suite capables de dépasser un mécanisme strictement rétinotopique dans la localisation de leur nid (ou d'un site alimentaire). Un modèle basé sur les relations topologiques (reconnaissance de repères individualisés puis utilisation de leurs distances et positions relatives) nous paraît plus à même d'expliquer les résultats obtenus (Chameron et coll., 1997). Celui-ci, loin d'être opposé au modèle classique du *Snapshot*, pourrait au contraire en découler au cours de l'ontogénèse.

## REFERENCES

- Cartwright B.A. and T.S. Collett, 1982. How honey bees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature* 295 : 560-564.
- Chameron S., G. Beugnon and V. Fourcassié, 1997. Modes de représentation imagée chez l'insecte : l'exemple de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). In *Actes du XXIX Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA)*, Mars 29-31, Albi, France, pp. 197-208.
- Collett T.S. and J. Zeil, 1997. The selection and use of landmarks by insects. In *Orientation and communication in arthropods* (ed. M. Lehrer), pp. 41-66. Basel, Boston, Berlin : Birkäuser.
- Judd S.P.D. and T.S. Collett 1998. Multiple stored views and landmark guidance in ants. *Nature* 392 : 710-714.
- Lenoir A., E. Nowbahari, L. Querard, N. Pondicq and C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). *Acta Oecologica* 11 : 3-18.

## APPRENTISSAGE TEMPOREL CHEZ LA FOURMI MÉDITERRANÉENNE *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

SCHATZ B.<sup>1,2</sup>, BEUGNON G.<sup>1</sup> & LACHAUD J.-P.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>LEPA, CNRS-UMR 5550, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse (France)

<sup>2</sup>School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton BN1 9QG (U.K.)

<sup>3</sup>ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

**Résumé:** D'après certains auteurs, l'exploitation de ressources ponctuellement disponibles dans le temps aurait été le moteur de la sélection de la capacité d'apprentissage temporel chez les fourmis et, de fait, une telle capacité n'a été démontrée jusqu'ici que chez deux espèces de fourmis néotropicales (*Paraponera clavata* et *Ectatomma ruidum*) exploitant des ressources qui ne sont produites qu'à certains moments de la journée. Nous avons ici testé l'existence de cette capacité chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor*. Il s'avère qu'en offrant de petites quantités d'eau sucrée, les ouvrières de cette espèce paléarctique ont, elles aussi, été capables de réaliser un apprentissage temporel de la disponibilité alimentaire. En effet, après une période d'apprentissage relativement courte, plusieurs ouvrières se sont rendues de manière hautement significative au bon moment sur le site, et ceci au cours de tests effectués en l'absence de renforcement. Ces résultats suggèrent que les fourrageuses de *C. cursor* sont capables d'établir une représentation temporelle de la disponibilité de la source alimentaire, ce qui contredit l'hypothèse exposée précédemment et incite à l'extension de ce type d'études à d'autres espèces de milieu tempéré.

**Mots-clés:** *Apprentissage temporel, Cataglyphis cursor, espèce paléarctique, disponibilité alimentaire.*

**Abstract:** *Temporal learning by the Mediterranean ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae).*

Some authors have proposed that the use of food sources with restricted time availability could have been the selective force of the temporal learning ability in ants. Until now this ability has been demonstrated only in two neotropical ant species (*Paraponera clavata* and *Ectatomma ruidum*) which exploit sugary resources produced only at restricted times of the day. We tested the presence of this ability in the Mediterranean ant *Cataglyphis cursor*. Foragers of this palaeartic species were surprisingly able to perform temporal learning related to food availability when small quantities of sugar water were offered. After a short training period, they significantly visited the site at the right time in spite of the absence of reinforcement during tests. These results suggest that *C. cursor* is able to establish a temporal representation of the food availability, which contradicts the hypothesis previously presented and encourages to the extension of this type of temporal learning experiments to other temperate ant species.

**Key words:** *Temporal learning, Cataglyphis cursor, palaeartic species, food availability.*

### 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), alors qu'elle n'a jamais pu l'être chez quinze espèces de milieu tempéré (*Formica cinerea*, *F. exsecta*, *F. fusca*, *F. pratensis*, *F. rubescens*, *F. rufa*, *F. rufibarbis*, *F. sanguinea*, *F. schaufussi*, *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, *Leptothorax acervocum*, *L. nylanderi*, *Myrmica scabrinodis*, *Tetramorium caespitum*), et ceci malgré des conditions prolongées d'apprentissage

(Reichle, 1943; Dobrzanski, 1956; Fourcassié et Traniello, 1994). Ces deux espèces néotropicales exploitent des ressources qui ne sont produites qu'à certains moments de la journée (Carroll et Janzen, 1973; Jaffe et coll., 1989; Passera et coll., 1994), comme par exemple le nectar des nectaires extrafloraux d'orchidées, alors que ce n'est pas le cas pour les espèces de milieu tempéré.

Certains auteurs, comme Cruden et coll. (1983), ont émis l'hypothèse selon laquelle l'exploitation de ressources ponctuellement disponibles dans le temps aurait été le moteur de la sélection de la capacité d'apprentissage temporel chez les fourmis. Il nous a donc paru intéressant de tester si la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor*, dont les fortes capacités d'apprentissage à base visuelle ont récemment été démontrées (Pastergue et coll., 1995; Beugnon et coll., 1996; Chameron et coll., sous presse), était capable d'apprendre à exploiter une source alimentaire à disponibilité ponctuelle.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Présentation de l'espèce

*Cataglyphis cursor* est une Formicine méditerranéenne, dont les colonies monogynes et monodomes contiennent généralement entre 200 et 1500 ouvrières. 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 600 ouvrières est placée dans un nid en plâtre humide, maintenu à l'obscurité. Ce nid est connecté par des tubes en plastiques à une aire de fourrage (approvisionnée en eau et en proies), puis à une boîte de Pétri munie 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. Vingt quatre ouvrières ont été marquées individuellement par des taches de peintures placées sur le thorax. Ces ouvrières avaient précédemment été observées en train de s'approvisionner sur l'eau sucrée.

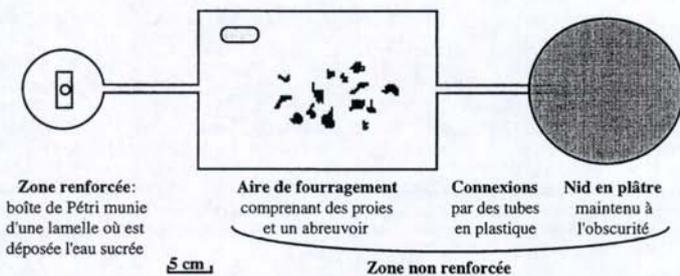


Figure 1. Schéma du dispositif avec les zones renforcées et non renforcées.  
Experimental set-up with reinforced and non-reinforced areas.

### Procédure d'apprentissage

A partir du jour  $J_0$ , une goutte d'eau sucrée est placée quotidiennement entre 11h30 et 12h30 sur la lamelle de verre dans la boîte de Pétri. A 12h30, la lamelle est remplacée par une lamelle propre. Le nombre d'ouvrières est relevé toutes les 20 minutes de 08h30 à 16h30, excepté entre 10h20 et 12h50 où il est relevé toutes les 10 minutes. Ces relevés sont effectués à  $J_2$  et  $J_1$  (avant apprentissage), et à  $J_7$  et  $J_{10}$  (après apprentissage). Aucun renforcement (eau sucrée) n'est apporté pendant ces quatre jours de tests.

### 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 à la boîte de Pétri où est apportée l'eau sucrée et la zone non-renforcée correspond au reste du dispositif (Fig. 1).

## RÉSULTATS

Au cours de la période d'observation effectuée avant apprentissage, quelques fourrageuses peuvent visiter la boîte où sera présentée l'eau sucrée lors de la phase d'entraînement, mais elles le font de façon aléatoire aussi bien à J-2 qu'à J-1 (Fig. 2).

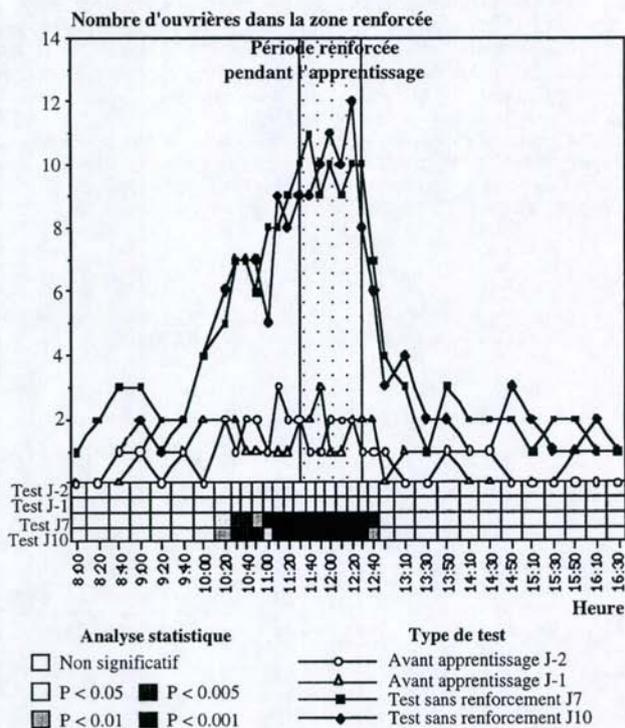


Figure 2. Fréquentations du site renforcé avant et après apprentissage (voir texte).  
Visit frequency in the reinforced site before and after the learning period (see text).

Après seulement 6 jours d'entraînement, elles apprennent à s'y rendre pendant la période correspondant à celle où le renforcement était présent au cours de l'apprentissage, la fréquentation entre 11h00 et 12h30 de la zone normalement renforcée étant très significativement supérieure ( $P < 0,001$ ), dès J7 à celle de la zone non-renforcée (Fig. 2). Les fourrageuses ont donc réalisé un apprentissage temporel de la période de disponibilité alimentaire. De plus, les différences significatives de fréquentation obtenues tant à J7 qu'à J10 à partir de 70 minutes avant l'heure normale de présentation du renforcement et jusqu'à 10 minutes après, montrent que ces fourmis sont capables d'anticiper cette période et de présenter un certain degré de persistance sur le site en l'absence de tout renforcement.

## DISCUSSION

Dans le cadre d'une optimisation du fourrageage, la capacité d'apprentissage temporel procure à l'animal un avantage important dans l'exploitation des sources ponctuellement disponibles de son milieu, en lui permettant une meilleure organisation de son activité de recherche alimentaire au cours de la journée (Bell, 1991; Beugnon et coll., 1996). Cette étude montre que les fourrageuses de la fourmi méditerranéenne *C. cursor* sont non seulement capables d'effectuer un apprentissage temporel d'une disponibilité alimentaire ponctuelle, mais également d'anticiper cette disponibilité et d'en estimer la durée, alors que cette capacité ne semblait être réservée qu'aux espèces tropicales. L'absence de renforcement pendant les tests indique même qu'elles sont capables d'établir une véritable représentation temporelle de ce type de source alimentaire.

Ces résultats contradictoires par rapport à l'hypothèse de Cruden et de ses collaborateurs (1983) suggèrent que la capacité d'apprentissage temporel chez les fourmis serait plus fréquente qu'on ne le pensait jusqu'à présent et incitent à l'application de ce type de test d'apprentissage temporel à d'autres espèces de milieu tempéré.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à un financement du programme Marie Curie de la Commission Européenne. Nous remercions Stéphane CHAMERON pour son aide ponctuelle au cours de différentes étapes de ce travail.

## 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.
- Carroll, C.R. and D.H. Janzen, 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-258.
- Chameron, S., B. Schatz, I. Pastergue-Ruiz, G. Beugnon and T. Collett, 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: sous presse.
- Cruden, R.W., S.M. Hermann and S. Peterson, 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: *The Biology of Nectaries* (B. Bentley and T. Elias, Eds.), Columbia University Press, New York, pp. 80-125.
- Dobrzanski, J., 1956. Badania nad zmyslem czasu u mrowek. *Folia Biol. Krakow.* 4: 385-397.
- Fourcassie, 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.
- Jaffe, K., C. Pavis, G. Vansuyt and A. Kermarrec, 1989. Ants visit extrafloral nectaries of the orchid *Sparganium plicata* Blume. *Biotropica.* 21: 278-279.
- Lenoir, A., E. Nowbahari, L. Quéraud, N. Pondicq and C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecol.* 11: 3-18.
- Passera, L., J.-P. Lachaud and L. Gommel L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera; Formicidae). *Ethol., Ecol. Evol.* 6: 13-21.
- Pastergue-Ruiz, I., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1995. Can the ant *Cataglyphis cursor* encode global landmark-landmark relationships in addition to isolated landmark-goal relationships? *J. Insect Behav.* 8, 115-132.
- Reichle, F., 1943. Untersuchungen über das Zeigedächtnisses der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 30: 227-256.
- 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., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum*. *Anim. Behav.* 48: 236-238.

APPRENTISSAGE D'UNE SEQUENCE VISUELLE CHEZ LA  
FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA :  
FORMICIDAE)

Stéphane Chameron<sup>1</sup>, Bertrand Schatz<sup>2</sup>, Guy Beugnon<sup>1</sup> & Thomas S.  
Collett<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire Ethologie et Psychologie Animale, UMR-CNRS 5550, Université  
P. Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4, France, Europe

<sup>2</sup>Sussex Centre for Neuroscience, School of Biological Sciences, University of Sussex,  
Brighton BN1 0QG, UK, Europe

**Résumé :** La capacité des ouvrières de *Cataglyphis cursor* à mémoriser des repères visuels terrestres le long d'une route donnée est explorée à l'aide d'un labyrinthe. Les fourmis sont entraînées individuellement à traverser un labyrinthe linéaire, constitué de 4 boîtes interconnectées, lors du retour au nid depuis un site alimentaire sucré. Chaque boîte possède une entrée et deux sorties possibles. L'une des sorties est une voie sans issue, alors que l'autre conduit à la boîte suivante. Chaque voie est identifiée par une forme géométrique particulière la surplombant. Les positions relatives de ces formes, et donc des sorties ouvertes et fermées, sont échangées dans chaque boîte entre deux passages successifs d'une même fourmi. Les fourmis se révèlent dans ces conditions capables d'apprendre à traverser le labyrinthe sans avoir recours à une stratégie motrice donnée. Ces fourmis ont non seulement appris à discriminer les repères positifs des négatifs pour chaque boîte, mais elles ont aussi associé, à chaque repère positif, la boîte dans laquelle il est rencontré en situation d'apprentissage. Ainsi quand, par exemple, le repère positif de la boîte 1 (1<sup>+</sup>) est confronté lors de tests au repère positif de la boîte 3 (3<sup>+</sup>), les fourmis préfèrent 1<sup>+</sup> dans la première boîte, mais choisissent majoritairement 3<sup>+</sup> en troisième boîte. Nous concluons que les fourmis *Cataglyphis cursor* peuvent discriminer et mémoriser différents repères terrestres, et s'attendre à les rencontrer dans un ordre correct, indépendamment de tout repère externe au labyrinthe, lorsque ceux-ci sont présentés de façon séquentielle lors de l'apprentissage.

**Mots-clés :** Discrimination de formes, séquences visuelles, apprentissage contextuel, navigation, fourmis, *Cataglyphis cursor*.

Learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*  
(Hymenoptera: Formicidae)

**Abstract:** We used a maze to explore the ability of *Cataglyphis cursor* to store multiple visual patterns presented in a fixed sequence. Ants were trained individually to negotiate a linear maze consisting of 4 boxes connected by tunnels and through which an ant travelled from a sucrose feeder back to its nest. Each box had one entrance and two possible exits. One exit led to a blocked tunnel and the other to an open tunnel leading to the entrance of the next box. The open and closed exits in each box were labelled by different solid, black shapes special to that box. Ants learnt to negotiate the maze using the shapes for guidance rather than a fixed motor strategy. Trained ants could not only discriminate positive from negative shapes, but had also learnt which positive shape belonged to which box. For example, when the positive shape appropriate to box 1 (1<sup>+</sup>) was pitted against that appropriate to box 3 (3<sup>+</sup>), ants preferred 1<sup>+</sup> over 3<sup>+</sup> in box 1, but chose 3<sup>+</sup> over 1<sup>+</sup> in box 3. We conclude that ants can identify individual positive shapes and expect to encounter them in the correct order independently of extra-maze cues.

**Keywords:** Shape discrimination, visual sequences, context learning, navigation, ants, *Cataglyphis cursor*.

## INTRODUCTION

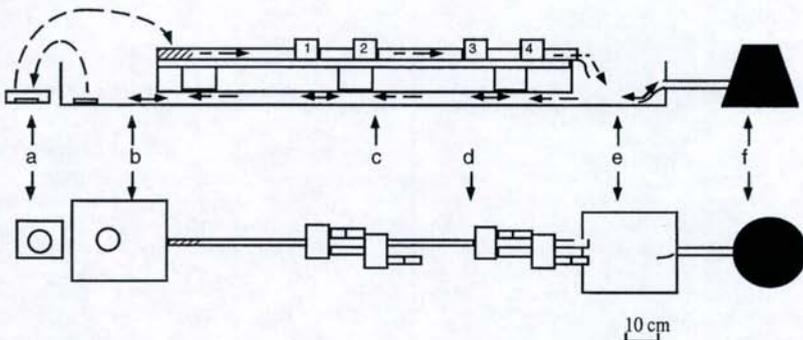
La majorité des hyménoptères suivent des routes familières entre leur nid et des sites alimentaires. Dans de nombreux cas leurs trajets sont guidés par des repères visuels terrestres (Baerends, 1941; Thorpe, 1950; Janzen, 1971; Rosengren, 1971; Heinrich, 1976; Collet et coll., 1992; Wehner, 1992; Thomson et coll., 1997; Wehner et coll., 1996). La complexité, la longueur et la constance de ces routes suggèrent que les insectes pourraient mémoriser plusieurs repères visuels, différant peu les uns des autres, et les utiliser aux endroits appropriés sur la route. S'il est difficile de tester une telle idée sur le terrain, l'utilisation de labyrinthes, au laboratoire, fournit une situation expérimentale contrôlée pour analyser cet aspect de l'apprentissage de routes.

Les fourmis et les abeilles peuvent apprendre à traverser des labyrinthes complexes pour atteindre une source de nourriture (Schneirla, 1929; Weiss, 1953; Zhang et coll., 1996). Les abeilles apprennent alors à distinguer entre des paires de stimuli visuels de différentes catégories (formes et couleurs par exemple), et elles semblent les associer à leur contexte spatial (Collet et coll., 1993; Zhang et coll., 1998). Notre étude porte sur la capacité de la fourmi *Cataglyphis cursor* à apprendre un labyrinthe qui requiert la discrimination de quatre paires de repères visuels, et sur le mode de mémorisation de ces repères.

## 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 3000 ouvrières dans l'Aude (sud de la France). Cette colonie est ensuite placée dans un nid artificiel assurant obscurité et humidité. La pièce expérimentale est maintenue à 25° C, et illuminée selon une photopériode 12L/12D.



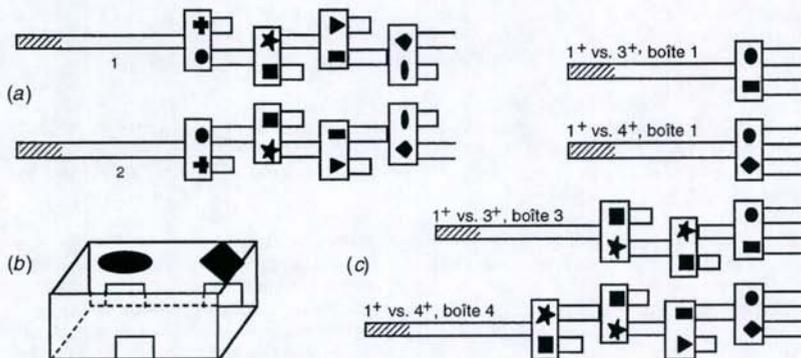
**Figure 1.** Vue du haut et de côté du dispositif. Les traits pleins indiquent le trafic des fourmis non marquées, les traits hachurés le trajet retour à travers le labyrinthe des fourmis marquées.

**Figure 1.** Top view and side view of the set-up. Plain lines indicate the traffic of unmarked ants, and dashed ones indicate the paths of marked ants.

Un schéma du dispositif d'apprentissage est présenté figure 1. Le dispositif est réalisé en Perspex transparent. La partie inférieure est un tunnel de 122 cm de long, qui mène les fourmis depuis un vestibule (à la sortie de leur nid) jusqu'à une boîte contenant

un réservoir d'eau sucrée. La partie supérieure constitue le labyrinthe, long lui aussi de 122 cm, à travers lequel les fourmis sont entraînées individuellement à retourner au nid. Il est constitué de 4 boîtes identiques, aux murs recouverts de fluon, et reliées entre elles par des tunnels (Fig. 1a). Chaque boîte possède une entrée et deux sorties, l'une ouverte et l'autre ouverte. Chacune de ces issues est repérée par une forme noire distincte (Fig. 2b).

Les huit formes utilisées sont d'aires égales, et sont imprimées sur papier blanc par imprimante laser. La plus grande dimension (hauteur ou largeur) de chaque forme sous-tend une valeur angulaire comprise entre 14 et 20° depuis l'entrée de la boîte. Des études préliminaires avec un labyrinthe plus simple ont établies que les fourmis ne montrent pas de préférences spontanées pour ces formes (Pastergue-Ruiz et Beugnon, 1994 et données non publiées). Nous désignons les formes repérant les sorties par 1<sup>+</sup>, 2<sup>+</sup>, 3<sup>+</sup> et 4<sup>+</sup>, et les formes menant aux voies sans issue par 1<sup>-</sup>, 2<sup>-</sup>, 3<sup>-</sup> et 4<sup>-</sup>. Cette terminologie ne préjuge absolument pas de la façon dont sont traitées les formes menant aux voies bloquées : notre étude ne fournit aucun argument pour savoir si elles revêtent après apprentissage un statut de stimulus négatif ou neutre.



**Figure 2.** (a) Arrangement des repères visuels pour les deux conditions d'apprentissage (1 et 2). (b) Schéma d'une boîte (longueur: 9 cm, largeur: 6 cm et hauteur: 4 cm) montrant les repères visuels de la quatrième boîte. (c) Arrangement des repères visuels pour les tests confrontant 1<sup>+</sup> vs. 3<sup>+</sup> et 1<sup>+</sup> vs. 4<sup>+</sup>. La boîte de test est toujours située dans la pièce expérimentale à l'endroit de la quatrième boîte dans les conditions d'apprentissage.

**Figure 2.** (a) Arrangement of visual patterns for the two training conditions (1 and 2). (b) Diagram of a box (length: 9 cm, width: 6 cm and height: 4 cm) showing the visual patterns belonging to the fourth box (c) Arrangement of visual patterns in tests confronting 1<sup>+</sup> vs. 3<sup>+</sup> and 1<sup>+</sup> vs. 4<sup>+</sup>. The test box was always located in the normal training position of the fourth box in the experimental room.

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.

### Phase d'apprentissage

Le nid est connecté au tunnel une semaine avant l'expérience pour habituer les ouvrières à exploiter la source sucrée. Une fois par semaine, des criquets sont fournis dans le vestibule. Durant l'expérience, l'accès au site sucré est restreint à la période d'observation quotidienne, de 8h30 à 16h30, qui couvre la phase d'activité maximale observée sur le terrain. L'expérience s'est déroulée sur 50 jours consécutifs, du 23 février

au 13 avril 1998, et 15 jours consécutifs du 1 au 15 juillet - totalisant 520 heures d'observation.

Après la semaine de familiarisation au dispositif, des ouvrières sont prélevées au site sucré et marquées individuellement par des tâches colorées sur le thorax ou l'abdomen. Une fois marquée, une ouvrière ne rentre plus au nid que par la partie supérieure du dispositif - le labyrinthe. Pour cela le site sucré est inspecté fréquemment, et toutes les fourmis marquées y sont prélevées et déposées dans une boîte d'attente contenant un réservoir d'eau sucré similaire. Après une période d'attente (de 5 minutes à 1 heure), ces fourmis sont déposées individuellement dans le labyrinthe et leur trajet retour enregistré. En moyenne, chaque fourmi marquée réalise de 3 à 10 trajets quotidiens.

Nous avons élaboré des critères d'élimination pour les fourmis au temps de trajet trop important. Les fourmis sont retirées du labyrinthe si elles n'entrent pas dans la première boîte en 10 minutes, si elles n'atteignent pas la sortie en 30 minutes, ou si elles s'immobilisent plus de 5 minutes. Elles sont alors déposées dans le vestibule. Si une même fourmi échoue sur deux trajets consécutifs, elle est alors placée en boîte d'attente jusqu'à la fin de la période d'observation, puis déposée au vestibule. Si elle échoue à nouveau lors du trajet suivant, elle n'est plus prise en compte dans l'expérience.

11 des 56 fourmis marquées ont été éliminées de cette façon. Sur ces 11 fourmis, 8 sont mortes le lendemain de leur élimination. Les 3 autres sont mortes dans les 4 jours suivants. Parmi les 10 autres fourmis marquées mortes durant l'expérience, 3 avaient échoué une fois, et 3 deux fois. Il semble donc que la majorité des fourmis éliminées du labyrinthe le furent pour des problèmes de santé.

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 (Fig. 2a) qui sont successivement présentées d'un trajet à l'autre à chaque fourmi. Cette procédure donne aux fourmis la possibilité de traverser le labyrinthe en n'apprenant que la première paire de repères, en boîte 1, puis en alternant d'un côté à l'autre le choix des issues dans chaque boîte. Des tests ont montré que les fourmis n'adoptent pas cette stratégie.

Les fourmis du genre *Cataglyphis* n'utilisent pas de pistes chimiques (Harkness, 1977), et ne réalisent des dépôts olfactifs qu'à proximité immédiate du nid (Mayade et coll., 1993). Néanmoins, nous avons souhaité exclure toute possibilité pour les fourmis de traverser le labyrinthe à l'aide d'indices olfactifs. Par conséquent, nous avons fait en sorte que les deux sorties de chaque boîte et les tunnels soient utilisés de façon égale, de telle façon que les indices olfactifs potentiels soient répartis de manière homogène dans le labyrinthe. Quand un tunnel est ouvert, l'autre est bloqué par une porte coulissante à 5 cm de la sortie (Fig. 1a). Lors de l'essai suivant, le tunnel précédemment ouvert est fermé et associé à la forme négative, le tunnel précédemment fermé est ouvert et associé à la forme positive.

Notre critère d'apprentissage consiste à réaliser deux trajets successifs sans erreur, c'est à dire sans jamais s'engager dans un tunnel bloqué. Une fois ce critère atteint, la fourmi subit un test où elle rencontre un arrangement inhabituel de formes. Après chaque test, la procédure d'apprentissage reprend jusqu'à ce que la fourmi atteigne à nouveau le critère et subisse un autre test. Chaque fourmi effectue un maximum de deux essais pour chaque catégorie de tests.

### Tests

La principale question posée par les tests est de savoir si les fourmis associent les formes à leur boîte respective. En termes expérimentaux, les fourmis préfèrent-elles 1<sup>+</sup> à 3<sup>+</sup> en boîte 1, et 3<sup>+</sup> à 1<sup>+</sup> en boîte 3. Similairement, 1<sup>+</sup> est-il préféré à 4<sup>+</sup> en boîte 1, et 4<sup>+</sup> à 1<sup>+</sup> en boîte 4?

Pour contrer l'influence des indices extra-labyrinthiques lors des tests, les quatre catégories de tests sont conduites à la position de la quatrième boîte du labyrinthe, avec les deux issues ouvertes. Quand cette boîte joue le rôle de la boîte 1, les boîtes 1 à 3 sont retirées, et le long tunnel connecté directement à celle-ci (Fig. 2c). Quand elle représente la boîte 3, seule une des boîtes intermédiaires est retirée.

Nous avons évité que les fourmis ne rencontrent l'une des formes testées (1<sup>+</sup>, 2<sup>+</sup>, ou 4<sup>+</sup>) avant d'arriver dans la boîte test, au cas où cela ait une incidence sur les choix ultérieurs. Par conséquent, nous avons utilisé lors des tests en boîte 3 et 4 la configuration 2<sup>+</sup> vs. 2<sup>-</sup> à la fois en boîtes 1 et 2 (Fig. 2c).

Enfin, nous devons nous assurer que les choix des fourmis ne sont pas influencés par l'alternance motrice droite-gauche rencontrée durant la phase d'apprentissage. Aussi, pour les tests en première boîte, 1<sup>+</sup> est certaines fois du même côté que lors du trajet précédent, et certaines fois sur le côté opposé. De façon similaire, pour la moitié des tests en boîtes 3 et 4, 3<sup>+</sup> et 4<sup>+</sup> étaient du même côté que le stimulus positif de la boîte précédente, et pour l'autre moitié ils étaient à la position inverse. Nous appelons un test où le stimulus positif est à la position prévue par la procédure d'apprentissage un test *normal*, et les autres tests des tests *inversés*. Les choix des fourmis en boîtes 3 et 4 ne sont pas comptabilisés si les fourmis ont fait des erreurs dans la boîte précédant le test, mais de telles erreurs sont rares (Fig. 3c, 3d).

Une question subsidiaire consiste à savoir si les fourmis peuvent discriminer une forme positive d'une négative à une position inhabituelle dans la séquence. Nous abordons cette question de deux façons. D'abord, nous confrontons 3<sup>+</sup> et 3<sup>-</sup> en boîte 1 lors de tests. Ensuite, nous analysons les choix pour 2<sup>+</sup> et 2<sup>-</sup> dans la première et la seconde boîte, lors des tests réalisés en boîtes 3 et 4.

La signification statistique de tous les choix a été estimée à l'aide du test du  $\chi^2$  avec correction de Yates pour la continuité, en traitant chaque choix comme indépendant.

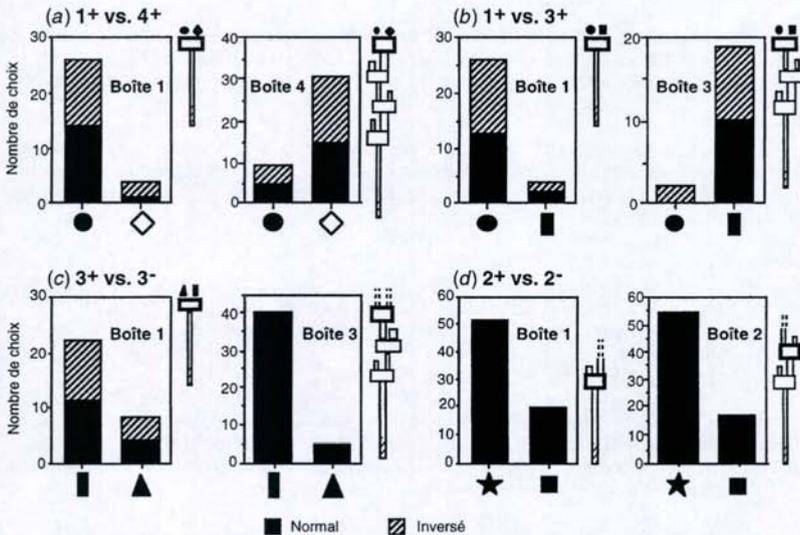
## RESULTATS

La question majeure de cette étude est de savoir si les fourmis associent les formes positives avec leur position relative dans la séquence. Les résultats de deux séries de tests démontrent qu'elles le font.

Quand les fourmis sont confrontées aux formes 1<sup>+</sup> et 4<sup>+</sup> en boîte 1, elles préfèrent 1<sup>+</sup> à 4<sup>+</sup>. Mais confrontées au même choix en boîte 4, elles préfèrent 4<sup>+</sup> à 1<sup>+</sup> (Fig. 3a). De même, les fourmis choisissent 1<sup>+</sup> plutôt que 3<sup>+</sup> en boîte 1, mais préfèrent 3<sup>+</sup> à 1<sup>+</sup> en boîte 3 (Fig. 3b). Ces résultats montrent que les choix des fourmis sont fortement influencés par le contexte. Elles préfèrent la forme qui est habituellement rencontrée dans la boîte de test.

Chose importante, les proportions des choix en conditions normales et inversées sont identiques (Fig. 3a, 3b et 3c). Si on cumule les tests en boîtes 3 et 4, la forme préférée est choisie dans 83% des cas pour les tests normaux et dans 81% des cas pour les tests inversés. De la même façon, pour les tests en boîte 1, la forme préférée est choisie dans 90% des tests normaux et 83% des tests inversés. Les résultats ne sont donc pas biaisés par la procédure d'alternance utilisée lors de l'apprentissage, démontrant ainsi que le choix des formes durant les tests n'est pas influencé par une stratégie motrice.

Les choix des fourmis montrent aussi que les formes sont reconnues dans des contextes inhabituels. Ainsi 3<sup>+</sup> est préféré à 3<sup>-</sup> en boîte 1, où il n'est pas rencontré habituellement, aussi bien qu'en boîte 3 (Fig. 3c). Nous avons aussi analysé la préférence pour 2<sup>+</sup> contre 2<sup>-</sup>, durant les tests où ces formes sont présentes à la fois en boîtes 1 et 2. 2<sup>+</sup> est préféré à 2<sup>-</sup> en boîtes 1 tout comme en boîte 2 (Fig. 3d), bien que les formes aient alors déjà été rencontrées en boîte 1. Ainsi, la répétition ne change pas significativement les choix des fourmis.



**Figure 3.** Choix des repères visuels. (a) Confrontations 1<sup>+</sup> vs. 4<sup>+</sup>: les fourmis préfèrent le cercle (1<sup>+</sup>) au losange (4<sup>+</sup>) en boîte 1 ( $\chi^2_{(1)}=7,70$ ,  $P < 0,01$ , tests sur 19 fourmis) et le losange au cercle en boîte 4 ( $\chi^2_{(1)}=5,41$ ,  $P < 0,03$ , 20 fourmis). (b) Confrontations 1<sup>+</sup> vs. 3<sup>+</sup>: les fourmis préfèrent le cercle au rectangle (3<sup>+</sup>) en boîte 1 ( $\chi^2_{(1)}=7,70$ ,  $P < 0,01$ , 21 fourmis) et le rectangle au cercle en boîte 3 ( $\chi^2_{(1)}=6,41$ ,  $P < 0,03$ , 14 fourmis). (c) Confrontations 3<sup>+</sup> vs. 3<sup>-</sup>: les fourmis préfèrent le rectangle au triangle (3<sup>-</sup>) en boîte 1 ( $\chi^2_{(1)}=5,41$ ,  $P < 0,03$ , 25 fourmis) et en boîte 3 ( $\chi^2_{(1)}=14,26$ ,  $P < 0,001$ , 21 fourmis). (d) Confrontations 2<sup>+</sup> vs. 2<sup>-</sup>: les fourmis préfèrent l'étoile (2<sup>+</sup>) au carré (2<sup>-</sup>) en boîte 1 ( $\chi^2_{(1)}=6,78$ ,  $P < 0,01$ , 27 fourmis) et en boîte 2 ( $\chi^2_{(1)}=9,99$ ,  $P < 0,003$ , 27 fourmis).

**Figure 3.** Choice of visual pattern. (a) Test 1<sup>+</sup> vs. 4<sup>+</sup>: Ants chose the circle (1<sup>+</sup>) over the diamond (4<sup>+</sup>) in box 1 ( $\chi^2_{(1)}=7.70$ ,  $P < .01$ , tests on 19 ants) and the diamond over the circle in box 4 ( $\chi^2_{(1)}=5.41$ ,  $P < .03$ , 20 ants). (b) Test 1<sup>+</sup> vs. 3<sup>+</sup>: Ants chose the circle over the rectangle (3<sup>+</sup>) in box 1 ( $\chi^2_{(1)}=7.70$ ,  $P < .01$ , 21 ants) and the rectangle over the circle in box 3 ( $\chi^2_{(1)}=6.41$ ,  $P < .03$ , 14 ants). (c) Tests 3<sup>+</sup> vs. 3<sup>-</sup>: Ants chose the rectangle over the triangle (3<sup>-</sup>) in box 1 ( $\chi^2_{(1)}=5.41$ ,  $P < .03$ , 25 ants) and box 3 ( $\chi^2_{(1)}=14.26$ ,  $P < .001$ , 21 ants). (d) Tests 2<sup>+</sup> vs. 2<sup>-</sup>: Ants chose the star (2<sup>+</sup>) over the square (2<sup>-</sup>) in box 1 ( $\chi^2_{(1)}=6.78$ ,  $P < .01$ , 27 ants) and box 2 ( $\chi^2_{(1)}=9.99$ ,  $P < .003$ , 27 ants).

## DISCUSSION

Les résultats présentés ici démontrent le potentiel du labyrinthe comme méthodologie pour étudier la reconnaissance de formes. Quand les fourmis sont forcées de rencontrer une séquence de quatre formes, elles les associent avec leur position dans la séquence, même si cette association n'est pas nécessaire pour traverser le labyrinthe. La

sensibilité des fourmis au contexte a révélé qu'elles pouvaient discriminer différentes formes positives - un résultat difficile à obtenir autrement.

Les fourmis ont rencontré un total de huit formes. Les résultats montrent formellement que 2\* est discriminé de 2', 3\* de 3', 1\* de 3\*, et 1\* de 4\* (Fig. 3). Le fait que ces fourmis puissent successivement traverser le labyrinthe sans erreur, dans deux configurations différentes, et que les préférences ne soient pas influencées par la procédure d'alternance durant l'apprentissage, indique que les fourmis discriminent aussi 1\* de 1' et 4\* de 4'. Ainsi, en toute vraisemblance, *Cataglyphis cursor* peut identifier individuellement les quatre formes positives. Ces résultats renforcent les suggestions d'études plus naturalistes sur le suivi de routes, selon lesquelles les Hyménoptères peuvent stocker un grand nombre de repères visuels. Bien que le rappel soit fortement influencé par le contexte, les repères sont reconnaissables en dehors de la séquence (voir aussi Zhang et coll., 1998).

Il est crucial pour la navigation que les repères visuels soit rappelés aux endroits adéquats le long d'une route. Lier la reconnaissance au contexte, de telle façon qu'une fourmi arrivant à un endroit s'attend à voir une forme donnée, aide à assurer ceci. Cela permet par exemple à un repère d'être utilisé quand il est vu depuis une distance différente de l'endroit où il a été mémorisé. L'apprentissage et l'identification de repères similaires est aussi simplifiée en reliant ceux-ci à un contexte qui fournit des indices supplémentaires, indépendants du panorama local. Dans notre étude, les fourmis ont appris la position de chaque forme selon qu'elle soit au début, au milieu, ou à la fin de la séquence, et ce sans l'aide de stratégie motrice.

Quelle information contextuelle les fourmis associent-elles aux repères positifs pour les reconnaître dans une séquence correcte? Dans nos expériences, les informations extralabyrinthiques sont rendues inefficaces; l'information contextuelle doit donc provenir des événements précédents dans la séquence, et être internalisée par les animaux. Il peut alors s'agir des repère(s) visuel(s) précédent(s) (Zhang et coll., 1998), du nombre de boîtes rencontrées (Chittka and Geiger, 1995), de la distance parcourue, ou d'une combinaison de ces trois indices.

## REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le MENESR pour S.C. et I.P.-R., la Commission Européenne (programme TMR) pour B.S. et T.S.C., le programme Cogniscience du CNRS pour G.B., le BBSRC et le programme Human Frontier Science pour T.S.C.

## REFERENCES

- Baerends G.P., 1941. Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. *Jur. Tijdschr. Ent.* 84 : 81-275.
- Chittka L. and K. Geiger, 1995. Can honey bees count landmarks? *Anim. Behav.* 49 : 159-164.
- Collett T. S., E. Dillmann, A. Giger and R. Wehner, 1992. Visual landmarks and route following in desert ants. *J. Comp. Physiol. A* 170 : 435-442.
- Collett T. S., S.N. Fry and R. Wehner 1993. Sequence learning by honeybees. *J. Comp. Physiol. A* 172 : 693-706.
- Harkness R.D., 1977. Quantitative observation on the foraging of nests of an ant (*Cataglyphis bicolor* F.) in Greece. *Acta Entomol. Jug.* 13 : 21-33.
- 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 and C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). *Acta Oecologica* 11 : 3-18.
- Mayade S., M.-C. Cammaerts and J.-P. Suzzoni, 1993. Home-range marking and territorial marking in *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Proc.* 30 : 131-142.
- Pastergue-Ruiz I. and G. Beugnon, 1994. Spatial sequential memory in the ant *Cataglyphis cursor*. In *Les Insectes Sociaux* (ed. A. Lenoir, G. Arnold and Lepage M.), p. 490. Paris : Publ. Univ. Paris-Nord.
- 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.
- Schneirla T. C., 1929. Learning and orientation in ants. *Comp. Psychol. Mono.* 6 : 1-143.
- Thomson J.D., M. Slatkin and 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., 1992. Arthropods. In *Animal homing* (ed. F. Papi), pp. 45-144. London : Chapman and Hall.
- Wehner R., B. Michel and P. Antonsen, 1996. Visual navigation in insects : coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol.* 199 : 129-140.
- Weiss K., 1953. Versuche mit Bienen und Wespen in farbigen Labyrinth. *Zeit. Tierpsych.* 10 : 29-44.
- Zhang S. W., K. Bartsch and M. V. Srinivasan, 1996. Maze learning by honeybees. *Neurobiol. Learn. Memory* 66 : 267-282.
- Zhang S. W., M. Lehrer and M. V. Srinivasan, 1998. Stimulus-conditioned sequence learning in honeybees. In *Proceedings of the 26th Goettingen Neurobiology Conference 1998* (ed. N. Elsner and R. Wehner), Volume II, p. 519. Stuttgart : Georg Thieme Verlag.

## APPRENTISSAGE SPATIAL ET MÉMOIRE DE RÉFÉRENCE CHEZ L'ABEILLE

GAUTHIER M.<sup>1</sup>, GUEZ D.<sup>2</sup>, DEGLISE P.<sup>1</sup>, LAMBIN M.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire de Neurobiologie et Comportement, Université Paul Sabatier,  
F - 31062 Toulouse Cedex (France)

<sup>2</sup>Station de Phytopharmacie, INRA, F - 84914 Avignon Cedex (France)

**Résumé:** Sur la base du conditionnement olfactif du réflexe d'étirement de la trompe réalisé en un essai il a été montré que les opérations de la mémoire sont similaires chez l'abeille et chez le vertébré. Selon la classification admise actuellement ce type de conditionnement solliciterait la mémoire de référence.

Dans les expériences décrites ci-dessous, la mémoire de référence chez l'abeille est testée dans une épreuve d'apprentissage spatial mettant en jeu une réponse différée. Les abeilles sont conditionnées à venir de la ruche sur un dispositif comportant deux cibles alimentaires alternativement renforcées. Les abeilles retournant systématiquement à la ruche entre chaque visite, doivent adopter un comportement automatique d'alternance gauche-droite pour obtenir le renforcement en évitant de visiter deux fois consécutives la même cible.

Les résultats obtenus lors de deux expériences réalisées respectivement avec 8 et 7 abeilles montrent que la performance s'améliore au cours d'une séance d'apprentissage (diminution du temps passé sur la mauvaise cible ou du nombre d'erreurs) mais pas nettement entre deux séances successives. Dans nos conditions expérimentales, la règle d'alternance différée semble difficile à maîtriser par l'abeille.

**Mots-clés:** *abeille, apprentissage spatial, alternance différée, mémoire de référence.*

### **Abstract: Spatial learning and reference memory in the honeybee**

In the honeybee, the mnemonic processes were studied using the one-trial olfactory conditioning of the proboscis extension reflex. Their characteristics were described as being similar to the vertebrates' ones. Following the current accepted terminology, this pavlovian conditioning is related to reference memory.

In the present experiments, reference memory is studied in the honeybee using a delayed alternation task in a spatial learning. The honeybees are taught to come back and forth between the hive and two feeders alternatively reinforced. On the first trial, only the left feeder which contains the reinforcement is accessible, the right feeder is out of reach. On the second trial, the honeybee has to choose between the two feeders but the reinforcement is on the right side. The rule to master for the honeybee is do not visit the same feeder for two consecutive times.

Two experiments were carried out with respectively 8 honeybees in one conditioning session and 7 honeybees submitted to 3 conditioning sessions. The obtained results show a slight performance enhancement during the session (decrease of the time needed to find the reinforcement during errors or decrease of the errors number) but not between sessions. In conclusion, it seems that in our experimental conditions, the delayed alternation is a difficult task to master for the honeybee.

**Key-words:** *honeybee, spatial learning, delayed alternation task, reference memory.*

## INTRODUCTION

Plusieurs auteurs ont précédemment montré que l'abeille possède d'importantes capacités d'apprentissage associatif (Bitterman, 1996, Menzel, 1990). En milieu naturel comme au laboratoire, l'abeille associe rapidement, parfois même en un essai, une odeur ou une couleur à un renforcement alimentaire. Sur la base d'un conditionnement pavlovien, les différentes opérations de la mémoire ont été définies chez l'abeille et sont tout à fait comparables à celles qui ont été définies chez le vertébré: processus d'acquisition et de consolidation de l'information (Erber, 1975, 1976; Erber et al., 1980), processus de rappel. Les différents stocks mnésiques ont été décrits et correspondent à la mémoire à court terme et à long terme.

Les nombreux conditionnements pavloviens auxquels l'abeille a été soumise et qu'elle maîtrise bien, montrent qu'elle est capable d'acquérir des automatismes. Par ailleurs, son comportement en milieu naturel, lors du butinage par exemple, montre qu'elle est aussi capable de s'adapter à des environnements complexes, dans lesquels les informations sont nombreuses et variables. Nous nous sommes donc demandé si chez l'abeille on pouvait décrire les deux formes de mémoire identifiées chez le vertébré et plus précisément chez le mammifère, la mémoire de référence et la mémoire de travail (Squire, 1987).

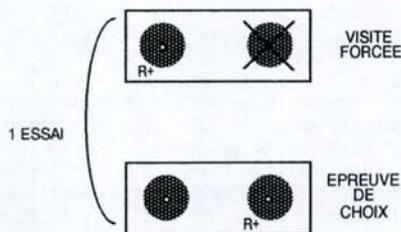
La mémoire de référence est à la base de l'acquisition des automatismes et des habitudes; elle est qualifiée de mémoire procédurale chez l'homme. C'est une mémoire phylogénétiquement ancienne (on peut la mettre en évidence chez l'aplysie) et robuste car elle est préservée dans les formes d'amnésie les plus courantes chez l'homme. La mémoire de travail chez l'homme et chez l'animal reflète la capacité à appliquer des règles générales dans des situations qui varient. Elle est à la base des capacités d'adaptation comportementale mais en contrepartie, elle est fragile et son existence n'est pas démontrée chez toutes les espèces animales.

Notre but est de rechercher l'existence de ces deux formes de mémoire chez l'abeille. Les premières expériences que nous avons réalisées ont tenté de mettre en évidence la mémoire de référence en utilisant un protocole d'apprentissage mettant en jeu une alternance différée.

## MATERIEL ET METHODES

Les expériences se déroulent sur le terrain de juin à septembre. Le dispositif de conditionnement est situé à soixante mètres environ de la ruche, différents repères visuels sont présents (haies, arbres, chemin). Dans un premier temps, les butineuses apprennent à venir se nourrir sur le dispositif de conditionnement. Lors de cette étape, elles sont marquées individuellement par des taches de couleur.

Le dispositif de conditionnement (figure 1) est composé de deux cibles identiques disposées dans un plan horizontal, censées représenter des fleurs. Ces cibles comportent une corolle jaune avec, au centre, un petit réservoir (tube Eppendorf) qui contiendra le liquide de renforcement. Les deux cibles sont distantes de 40 cm qui est la distance minimale permettant à l'abeille de ne pas confondre les deux cibles (Huber et al., 1994). Une caméra vidéo placée au-dessus du dispositif enregistre en continu chaque séance d'apprentissage ce qui permettra, en différé, une analyse détaillée des paramètres temporels.



**Figure 1:** Dispositif de conditionnement et principe de l'alternance différée (voir texte). R+ : renforcement sucré  
*Conditioning set up and principle of the delayed alternation task: one trial (1 essai) is composed of a "sample task" (visite forcée) and a "non-matching to sample task" (épreuve de choix). R+ : positive reinforcement.*

Les abeilles sont soumises à un apprentissage spatial mettant en jeu une réponse différée. Le principe de l'apprentissage est le suivant:

lors de la première visite de l'abeille sur le dispositif, seule la cible située à gauche est accessible et elle contient une solution de sucre à 60% (poids/volume). La cible de droite est obstruée par une pièce de monnaie. Lorsque l'abeille a trouvé la nourriture, ce qui est en général rapide, elle prélève l'eau sucrée à satiété puis retourne à la ruche. Cette visite pour laquelle il n'y a pas de choix possible constitue une "visite forcée". Au bout de 5 mn environ, l'abeille revient sur le dispositif sur lequel les deux cibles sont accessibles mais l'eau sucrée se trouve maintenant à droite. L'abeille doit effectuer une alternance qui est différée de 5 mn par rapport à la visite précédente pour trouver le renforcement. Cette visite constitue l'épreuve de choix. L'ensemble "visite forcée - épreuve de choix" représente un essai. Une séance de conditionnement, d'une durée de 2 heures environ, comporte 16 essais. Au cours de la séance d'apprentissage, lors de la visite forcée l'eau sucrée était toujours à gauche et lors de l'épreuve de choix, elle était toujours à droite. La maîtrise de cet apprentissage doit donc conduire l'abeille à acquérir un automatisme gauche-droite, cette acquisition étant sous-tendue par la mémoire de référence.

On considère qu'un essai est réussi lorsque, au moment de l'épreuve de choix, l'abeille se pose directement sur la cible positivement renforcée à droite. Une erreur est comptabilisée lorsque l'abeille se pose au moins une fois à gauche mais l'essai se termine toujours par l'obtention du renforcement.

Deux expériences ont été conduites. Dans la première, 8 abeilles ont effectué une séance de conditionnement dans les conditions décrites ci-dessus: lors de l'épreuve de choix, la cible gauche contenait de l'eau et la cible droite contenait la solution sucrée. Les résultats obtenus ne montrant pas une bonne performance des abeilles, une deuxième expérience a été réalisée dans laquelle l'abeille avait le choix entre la solution sucrée (à droite) et une solution amère de quinine (à gauche). Le but poursuivi dans la deuxième expérience était de renforcer négativement les erreurs afin d'améliorer la performance. Sept abeilles ont effectué cet apprentissage qui a été répété sur 3 séances espacées de 6 heures en moyenne.

## RESULTATS

L'analyse globale des résultats de la première expérience montre que le choix de la cible renforcée se fait au hasard, la répartition des réponses au moment de l'épreuve de choix étant de 52% sur la cible renforcée et de 48% sur la cible contenant de l'eau. Le temps mis pour trouver le renforcement est plus long quand l'abeille se trompe. Elle se pose plusieurs fois sur la mauvaise cible avant de changer de côté et de trouver le renforcement sucré.

Cette première observation va à l'encontre des résultats rapportés par des auteurs différents montrant que l'abeille présente soit une tendance à alterner spontanément (Brown et Demas, 1994), soit au contraire une tendance à revenir sur des cibles déjà connues (Burmeister et al., 1995; Isnec et al., 1997)

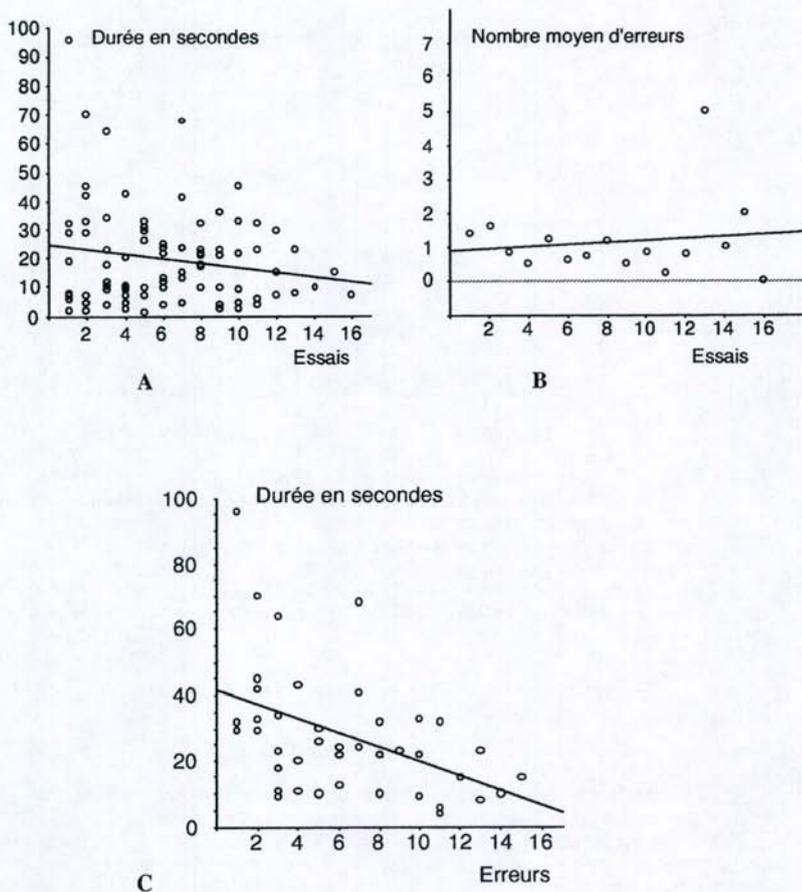
L'analyse des films vidéo nous a permis d'étudier l'évolution des réponses au cours de la séance d'apprentissage et de rechercher une éventuelle amélioration de la performance en cours de séance. Nous avons mesuré la durée des épreuves de choix (du moment où l'abeille arrive sur le dispositif jusqu'au moment où elle trouve le renforcement sucré) de façon globale puis en dissociant les réussites des échecs. Globalement, le temps mis pour trouver le renforcement diminue tout au long de la séance. Cette amélioration est due à une diminution du temps passé à faire des erreurs: quand l'abeille se trompe, elle reste moins de temps sur la mauvaise cible. Par contre, le nombre d'erreurs au cours de la séance ne diminue pas (Figure 2).

En conclusion, cette première expérience ne permettait pas de montrer une maîtrise de la règle d'alternance différée dans les conditions expérimentales initialement définies.

Nous avons donc réalisé une deuxième expérience en remplaçant l'eau par une solution aversive de quinine dans le réservoir gauche au moment de l'épreuve de choix. Il s'agissait de renforcer négativement les erreurs afin de faciliter l'apprentissage.

Sept abeilles ont effectué 3 séances de conditionnement comportant 16 essais; l'intervalle entre les séances était en moyenne de 6 heures. La performance réalisée au cours de chaque séance est représentée par tranche de 4 essais (Figure 3).

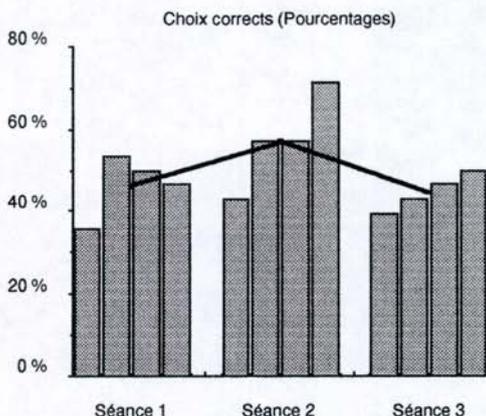
Les résultats de la 2ème expérience montrent une augmentation de la performance entre la 1ère et la 2ème séance (respectivement 48% et 60% de choix corrects) mais cette amélioration ne se poursuit pas au-delà de la 2ème séance (45% de choix corrects à la 3ème séance). Les meilleurs résultats sont dus à une diminution du nombre des erreurs entre les séances 1 et 2 et à l'intérieur des séances 2 et 3 comme le montre la représentation par tranches de 4 essais.



**Figure 2:** A Evolution de la durée des épreuves de choix au cours des essais successifs - Duration of the choice task related to the rank order the task inside the session;

B: Evolution du nombre d'erreurs au cours des essais successifs - Evolution of the number of errors during the learning session;

C: Evolution de la durée des épreuves de choix correspondant à des échecs au cours de la séance - Evolution of the duration of the choice tasks corresponding to errors during the learning session



**Figure 3:** Comparaison de la performance (pourcentage de choix corrects) entre les 3 séances de conditionnement et évolution de la performance à l'intérieur de chaque séance (par tranches de 4 essais). La performance moyenne obtenue à chaque séance est représentée en noir.  
*Performance comparison (percentage of correct choices) between the 3 learning sessions and performance evolution inside each learning session (4 blocks of 4 trials). In black, the mean-value performance for each session*

## DISCUSSION

Les résultats de ces expériences montrent que la règle invariante d'alternance différée est difficile à maîtriser pour l'abeille même après trois séances de conditionnement. Il n'est pas exclu qu'un apprentissage s'opère puisque dans la 1ère expérience, nous observons que l'abeille persévère moins longtemps dans ses erreurs bien que le nombre d'erreurs dans la séance ne varie pas; dans la 2ème expérience, le nombre d'erreurs diminue, soit entre les séances, soit au sein d'une même séance mais cette amélioration reste faible.

Ces résultats ne permettent pas cependant de conclure que l'abeille ne possède pas de mémoire de référence, il aurait fallu pour cela la soumettre à une série d'épreuves différentes. Nous avançons deux hypothèses pour expliquer l'échec que nous observons dans nos expériences:

- au plan de l'économie, il est peut-être moins coûteux pour l'abeille de parcourir une distance de 40 cm quand elle se trompe que d'apprendre et de retenir une règle abstraite d'alternance;

- ou bien le problème n'est pas suffisamment bien posé et une modification du protocole pourrait faciliter l'apprentissage. Nous pourrions par exemple placer des indices visuels supplémentaires à proximité des cibles alimentaires pour faciliter leur localisation. Nous pourrions également placer le dispositif dans un plan vertical ce qui limiterait les erreurs de localisation des deux cibles si l'abeille utilise un repérage spatial égocentré: quel que soit son angle d'arrivée de la ruche, elle trouverait toujours les deux cibles face à elle ce qui faciliterait la discrimination droite-gauche.

En guise de conclusion, on peut cependant remarquer que des expériences se rapprochant des nôtres et destinées à tester la mémoire de travail chez l'abeille ont rapporté des performances bien plus faibles que celles qui sont obtenues chez le rongeur dans le même type d'épreuves (Brown et al, 1997). Il semblerait donc que ce type d'apprentissage spatial soit difficile à maîtriser par l'abeille.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à une subvention de la Région Mdi-Pyrénées (N° 9609592 )

## REFERENCES

- BITTERMAN, M.E. 1996. Comparative analysis of learning in honeybees. *Animal Learning and Behavior*. **24**, 123-141.
- BROWN, M.F & DEMAS, G.E. 1994. Evidence for spatial working memory in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology*. **108**, 344-352.
- BROWN, M.F., MOORE, J.A., BROWN, C.H. & LANGHELD, K.D. 1997. The existence and extent of spatial working memory ability in honeybees. *Animal Learning and Behavior*. **25**, 473-484.
- BURMEISTER, S., COUVILLON, P.A. & BITTERMAN, M.E. 1995. Performance of honeybees in analogues of the rodent radial maze. *Animal Learning and Behavior*. **23**, 369-375.
- ERBER, J. 1975 The dynamics of learning in the honeybee (*Apis mellifica carnica*). I. The time-dependance of the choice reaction. *Journal of Comparative Physiology*. **99**, 231-242.
- ERBER, J. 1976. Retrograde amnesia in honeybees (*Apis mellifera carnica*), *Journal of Comparative Physiological Psychology*. **90**, 41-46.
- ERBER, J., MASHUR, T. & MENZEL, R. 1980. Localization of short-term memory in the brain of the bee, *Apis mellifera*, *Physiological Entomology*. **5**, 343-358.
- HUBER, B., COUVILLON, P.A. & BITTERMAN, M.E. 1994. Place and position learning in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology*. **108**, 213-219.
- ISNEC, M.R., COUVILLON, P.A., BITTERMAN, M.E. 1997. Short-term spatial memory in honeybees. *Animal Learning and Behavior*. **25**, 165-170.
- MENZEL, R. 1990. Learning, memory, and "cognition" in honeybees, In: *Neurobiology of Comparative Cognition*.. R.P. Kesner & D.S. Olton (Eds.), Laurence Erlbaum Associates Publishers, pp. 237-292.
- SQUIRE, L.R. 1987. *Memory and Brain*. Oxford: Oxford University Press.

## EFFETS D'ANTAGONISTES CHOLINERGIQUES SUR L' HISTOCHEMIE DE LA CYTOCHROME OXYDASE DANS LE CERVEAU D'ABEILLE.

Catherine ARMENGAUD, Jamila AÏT-OUBAH & Monique GAUTHIER

*Laboratoire de Neurobiologie et Comportement, Université Paul Sabatier,  
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse.*

**Résumé:** Dans le cerveau d'abeille l'activité de la cytochrome oxydase (CO) a été étudiée en relation avec l'activité neuronale afin d'établir une carte fonctionnelle des structures cérébrales cholinergiques impliquées dans l'apprentissage et la mémoire. L'histochemie de la CO a été réalisée selon la méthode de Wong-Riley et l'intensité de la coloration quantifiée par un système d'analyse d'images. Nous avons étudié les variations de l'activité CO, 20 ou 30 min après une injection d'un antagoniste cholinergique (hexamétonium, mécamylamine,  $\alpha$ -bungarotoxine, scopolamine, pirenzepine), induisant ou pas des effets amnésiants. Pour ces délais nous avons montré en effet que l'hexamétonium, la mécamylamine et la scopolamine perturbent les processus de rappel mis en jeu dans un conditionnement pavlovien. Ces antagonistes induisent bien une baisse (-20% en moyenne) de la coloration du lobe alpha des corps en champignon (structure particulièrement impliquée dans le rappel de l'information). Aucune diminution de la coloration histochemie n'est observée dans cette structure pour les injections d' $\alpha$ -bungarotoxine et de pirenzepine. Ces résultats suggèrent qu'une baisse du métabolisme neuronal dans le lobe alpha est associée à une perturbation des processus mnésiques. Ces résultats préliminaires seront complétés en comparant la cinétique d'action des antagonistes nicotiniques et muscariniques sur le rappel à la cinétique d'action des antagonistes cholinergiques sur l'activité enzymatique.

**Mots-clés:** Abeille, cerveau, antagonistes cholinergiques, cytochrome oxydase.

**Summary:** In the honeybee brain cytochrome oxidase (CO) activity was studied in relation to neural activity of the cholinergic brain area involved in learning and memory processes. Cytochrome oxidase histochemistry was performed according to the method of Wong-Riley and the intensity of the staining quantified with a computer image analysis. We studied the variations of CO activity, 20 or 30 min after an injection of a cholinergic antagonist (hexametonium, mecamlamine,  $\alpha$ -bungarotoxine, scopolamine, pirenzepine) which induced or not amnesic effects. For these delays we have indeed shown that hexametonium, mecamlamine and scopolamine impair recall processes, of a pavlovian conditioning. These antagonists also induce a decrease (-20% in mean) of the staining in the  $\alpha$ -lobe of the mushroom bodies ( a structure particularly involved in information retrieval). No reduction of the histochemical staining is observed for  $\alpha$ -bungarotoxine and pirenzepine injections. These results suggest that a decrease of neural metabolism in  $\alpha$ -lobe is linked to an impairment of memory processes. These preliminary results will be completed in comparing the cinetic of the nicotinic and muscarinic antagonists action on retrieval to the one observed on enzymatic activity.

**Key words:** *Honeybee, brain, cholinergic antagonists, cytochrome oxidase.*

## INTRODUCTION

Nous essayons d'obtenir une carte fonctionnelle du cerveau d'abeille en relation avec un apprentissage olfactif en utilisant le marquage histochimique d'une enzyme mitochondriale de la chaîne respiratoire: la cytochrome oxydase (CO). Lors de la mise au point de la méthode chez l'abeille nous avons montré que l'intensité de la coloration dépend de la concentration en potassium extracellulaire, qu'elle est augmentée par des concentrations croissantes de cytochrome c et qu'elle est inhibée par l'azide de sodium. Nous en avons conclu que l'histochimie de la cytochrome oxydase du cerveau d'abeille constitue un marqueur de l'activité neuronale comme chez le vertébré. Par ailleurs nous avons précédemment montré par des études comportementales, que des antagonistes cholinergiques injectés dans le cerveau induisent une perturbation des processus de rappel. Nous faisons l'hypothèse que ces mêmes antagonistes induisent une diminution de l'activité neuronale et donc de l'activité CO dans les structures impliquées dans le rappel.

## MATERIEL ET METHODES

### Injection des antagonistes

Pour chaque antagoniste testé, les expériences ont compris un groupe d'abeilles témoins (Ringer) et un groupe traité (7 à 9 individus par groupe). Des abeilles butineuses sont placées individuellement en contention et reçoivent des injections intracrâniennes (0,5 µl) d'antagonistes nicotiniques et muscariniques ou de Ringer. Les concentrations des drogues et le délai entre l'injection de la drogue et le sacrifice de l'abeille sont choisis en fonction des effets comportementaux précédemment observés. Au bout de 20 ou 30 min les abeilles sont décapitées, les cerveaux prélevés et fixés par le paraformaldéhyde (PAF 4%) puis cryoprotégés (sucrose 25%, une nuit). Le cerveau est congelé dans les vapeurs d'azote puis coupé avec un microtome à congélation.

### Histochimie de la CO

L'histochimie de la CO développée par Wong-Riley (1989) chez le vertébré a été adaptée au cerveau d'abeille. Les coupes de cerveau (16 µm) sont lavées avec du PB 0,1M puis incubées à 33°C pendant 30 min dans une solution de PB (0,1M) pH 7,4 contenant de la DAB (0,06%), du cytochrome c (0,02%) et du saccharose (4,5%). Les lames deshydratées dans des bains successifs d'éthanol sont montées dans de l'Eukitt.

L'intensité de la coloration est quantifiée grâce à un logiciel d'analyse d'images (Visilog 5, Noesis) sur 255 niveaux de gris; puis les résultats exprimés en niveaux de gris sont comparés à ceux obtenus après injection de Ringer. Les résultats sont également exprimés en pourcentage, la référence 100% correspond au niveau de gris des contrôles (Ringer) de chaque expérience.

## RESULTATS

### Effets des antagonistes nicotiniques.

Un fort marquage est présent dans les glomérules des lobes antennaires et le lobe alpha des corps en champignon. Après comparaison (Mann-Withney) de la moyenne des niveaux de gris correspondant aux coupes de cerveaux traités par les antagonistes à celle des groupes Ringer, une diminution significative de la coloration est observée pour les bandes B1 ( $p=0,01$ ) et B3 ( $p=0,05$ ) du lobe alpha 20 min après l'injection de mécamylamine ( $10^{-2}M$ ) ou 30 min après l'injection d'hexamétinium ( $10^{-6}M$ ) pour la bande B3 uniquement ( $p=0,09$ ). Par contre 20 min après l'injection d' $\alpha$ -bungarotoxine

( $10^{-3}$ M) une augmentation significative de la coloration est observée pour les bandes B1 ( $p=0,02$ ) et B3 ( $p=0,03$ ). Ces effets, exprimés en pourcentage par rapport au lot Ringer, sont représentés par la figure 1.

#### Effets des antagonistes muscariniques.

L'injection de scopolamine ( $6 \cdot 10^{-4}$ M), induit une baisse significative du marquage du lobe  $\alpha$  ( $p=0,04$ ) mais aussi de la couche interne des glomérules ( $p=0,04$ , Mann-Whitney). Après 20 min et 2h les injections de pirenzepine ( $10^{-2}$ M) n'ont provoqué aucune modification de la coloration dans les structures analysées (Fig2).

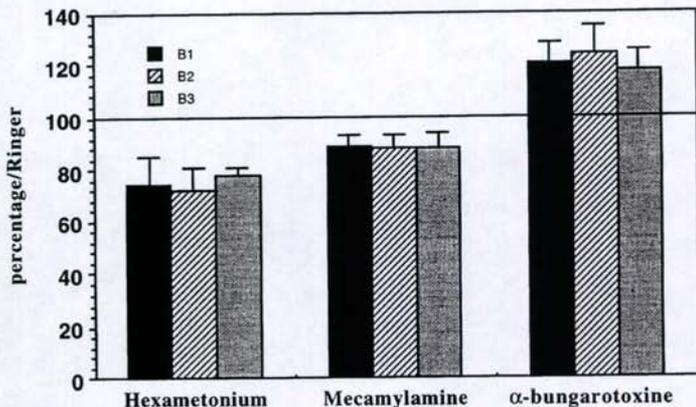


Figure 1: Effets des injections d'hexametonium de mécamylamine et d' $\alpha$ -bungarotoxine sur l'histochemie de la CO dans les 3 neuropiles B1, B2, B3 du lobe  $\alpha$ . Pour chaque expérience les résultats ont été exprimés en pourcentage/Ringer; les valeurs représentées sont les moyennes (+erreur standard) de ces pourcentages.

Figure 1: Effect of hexametonium, mécamylamine or  $\alpha$ -bungarotoxine injection on CO histochemistry in the 3 neuropiles B1, B2, B3 of the  $\alpha$ -lobe. For each experiment results were calculated as the percentage/Ringer; the values shown are means (+sem) of these percentages.

## DISCUSSION

Chez le vertébré il a été montré que les traitements par les inhibiteurs de la CO (azide de sodium) provoquent des déficits cognitifs (Bennett et al. 1992). De plus des perturbations de la fonction mnésique, induites par des traitements pharmacologiques ou liées à une pathologie, pouvaient s'accompagner de modifications de l'activité cytochrome oxydase (Mutisya et al. 1994, Rubio et al. 1996). L'objectif de ce travail était de vérifier si les antagonistes cholinergiques connus pour leurs propriétés amnésiantes, pouvaient induire une diminution du marquage histochemie de la CO dans le cerveau d'abeille. Cette hypothèse s'est vérifiée pour l'hexametonium et la mécamylamine (antagonistes nicotiniques) et pour la scopolamine (antagoniste muscarinique). Par contre les drogues

( $\alpha$ -bungarotoxine et pirenzepine) n'ayant entraîné aucun effet sur l'apprentissage et la mémoire n'ont pas provoqué de baisse de l'intensité de coloration. De plus la diminution de l'activité CO est particulièrement marquée dans le lobe  $\alpha$  et donc l'hypothèse de l'implication de cette structure dans le rappel est renforcée. Cependant il faut noter que l'injection d' $\alpha$ -bungarotoxine semble induire une augmentation de l'activité CO sans pour autant s'accompagner, à la dose et au délai utilisés, d'effets visibles sur l'apprentissage. Il semble donc nécessaire de suivre au cours du temps l'évolution du rappel et de l'histochimie de la CO; ceci nous permettra entre autres d'observer d'éventuels décalages entre les effets comportementaux et biochimiques.

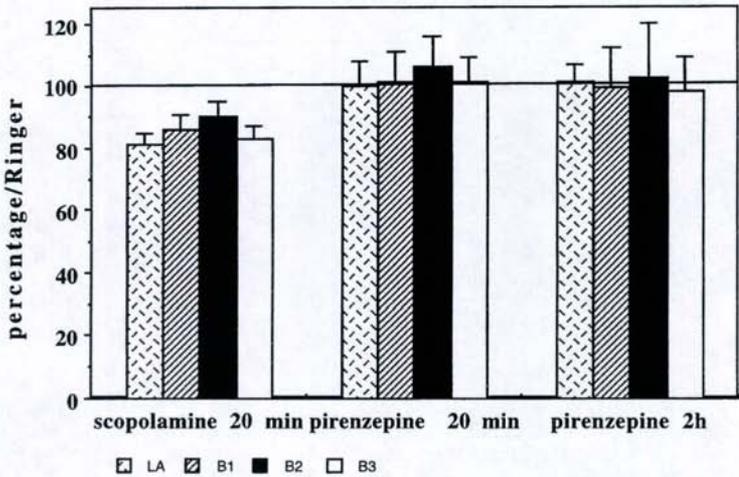


Figure 2: Effet des injections de scopolamine et de pirenzepine sur l'histochimie de la CO dans les 3 neuropiles du lobe alpha. Pour chaque expérience les résultats ont été exprimés en pourcentage/Ringer; les valeurs représentées sont les moyennes (+erreur standard) de ces pourcentages.

Figure 2: Effect of scopolamine and pirenzepine injection on CO histochemistry in the 3 neuropiles of the  $\alpha$ -lobe. For each experiment results were calculated as the percentage/Ringer; the values shown are means (+sem) of these percentages.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à une subvention de la région Midi-Pyrénées (N°9609592).

#### RÉFÉRENCES

BENNETT M.C., DIAMOND D.M., STRYKER S.L., PARKER W.D.JR 1992, Cytochrome oxidase inhibitor: a novel animal model of Alzheimer disease. *Geriatr. Psychiatry* 5, 93-101.

- CANO LOZANO V., BONNARD E., GAUTHIER M., RICHARD D.** 1996, Mecamylamine-induced impairment of acquisition and retrieval of olfactory conditioning in the honeybee. *Behavioural Brain Research*, 81,215-222.
- CANO LOZANO V., GAUTHIER M.** 1998, Effects of the muscarinic antagonists atropine and pirenzepine on olfactory conditioning in the honeybee. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 59,903-907..
- GAUTHIER M., CANO LOZANO V., ZAOUJAL A., RICHARD D.** 1994, Effects of intracranial injections of scopolamine on olfactory conditioning retrieval in the honey bee. *Behavioural Brain Research*, 63, 145-149.
- MUTISYA E.M., BOWLING A.C., FLINT BEAL M.**1994, Cortical cytochrome oxidase activity is reduced in Alzheimer's disease. *J. Neurochem.*63,2179-2184.
- RUBIO S., BEGEGA A., SANTIN L.J., ARIAS J.L.**1996 Ethanol-and diazepam-induced cytochrome oxidase activity in mammillary bodies. *Pharmacol Biochem Behav* 55(2) 309-314.
- WONG-RILEY M.T.T.** 1989, Cytochrome oxidase: an endogenous metabolic marker of neuronal activity. *Trends Neurosci.* 12, 94-101

**INFLUENCE DE L'OCTOPAMINE SUR LE COMPORTEMENT  
TROPHALLACTIQUE DE LA FOURMI *CAMPONOTUS FELLAH*  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

**BOULAY R.<sup>1</sup>, AUGER J.<sup>2</sup>, GODZINSKA E.J.<sup>3</sup> et A. LENOIR<sup>1</sup>**

*1 Laboratoire d'Éthologie et Pharmacologie du Comportement (LEPCO), Faculté des Sciences et Techniques, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France.*

*2 Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI), Faculté des Sciences et Techniques, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France.*

*3 Laboratory of Ethology, Department of Neurophysiology, Nencki Institute of Experimental Biology, 3 Pasteur St., 02-093 Warsaw, Poland.*

**Résumé :** Chez les formicines les trophallaxies permettent les transferts de nourriture et d'hydrocarbures entre tous les membres de la colonie et assurent le maintien d'un lien social. Chez *Camponotus fellah*, nous avons démontré qu'une période d'isolement social provoquait une augmentation des durées des trophallaxies lorsque les ouvrières étaient réunies (Boulay et coll., sous presse). Ceci nous a conduit à rechercher l'existence de substances agissant au niveau du cerveau et pouvant moduler le déclenchement du comportement de trophallaxie. Nous nous sommes particulièrement intéressés à l'octopamine qui semble impliquée dans les processus de motivation et d'éveil (Menzel, 1990). Les travaux présentés ici combinent donc des données pharmacologiques et comportementales qui montrent que chez *C. fellah*, une injection d'octopamine atténue l'augmentation de la durée des trophallaxies observées après une période d'isolement social de 5 jours.

**Mots-clés:** Octopamine, Amines biogènes, Trophallaxies, HPLC

**Summary:** Influence of octopamine on trophallaxis behaviour in the ant *Camponotus fellah* (Hymenoptera: Formicidae).

In species of the Formicinae sub-family, trophallaxis allow food and recognition cues exchange. It was demonstrated in *Camponotus fellah* that a prolonged isolation period induced an increase of the trophallaxis duration when workers were reunited (Boulay *et al.*, in press). On the basis of this observation, we studied the effect of neurochemical compounds on trophallaxis behaviour. We were mainly interested by octopamine which is implicated in arousal and motivation processes (Menzel, 1990). Here, we present pharmacological and behavioural results showing that an octopamine administration can reduce trophallaxis duration in individuals isolated for 5 days.

**Key-words:** Octopamine, Biogenic amines, Trophallaxis, HPLC

## INTRODUCTION

Le comportement et la physiologie des animaux sont influencés par de nombreuses substances produites par l'organisme (hormones, neurotransmetteurs...).

Chez les insectes, le système nerveux central synthétise plusieurs monoamines, dont l'octopamine (OA), souvent présentée comme l'analogue de la noradrénaline des vertébrés. Divers travaux ont montré qu'elle était impliquée dans de nombreux comportements, comme les réactions de fuite et d'alarme (Orchard, 1982). Bien que certaines études aient été effectuées chez l'abeille (*Apis mellifera*) (Menzel, 1990), peu d'entre elles se sont encore intéressées aux comportements sociaux.

Nous présentons ici la première partie d'une étude mettant en évidence le rôle de l'OA sur le comportement d'une fourmi, *Camponotus fellah*. Dans un premier temps nous avons mesuré le taux d'OA dans le cerveau des ouvrières à la suite d'une administration d'OA dans l'abdomen. Cela nous a permis de connaître le laps de temps optimal pour étudier les effets comportementaux d'une injection d'OA dans l'abdomen. Nous avons ensuite recherché son influence sur les trophallaxies, qui chez les formicines constituent des comportements sociaux essentiels aux échanges entre les membres de la colonie (Soroker et coll., 1994), et dont les durées peuvent être augmentées à la suite d'une période d'isolement social (Boulay et coll., sous presse).

## MATERIEL ET MÉTHODES

### Expérience 1 : Évolution de la quantité d'octopamine après une administration abdominale de cette hormone

Des ouvrières (non isolées) ayant reçu une injection abdominale d'octopamine (0,5µl ; 2µg / mg de masse corporelle de fourmi) ou de sérum physiologique étaient congelées instantanément dans de l'acétone à -80°C, 5, 30, 60 ou 120 minutes après l'administration. Les cerveaux étaient ensuite prélevés par dissection à sec sur de la glace carbonique. L'extraction des monoamines était ensuite réalisée par sonication des tissus dans de l'acide perchlorique. Enfin, la séparation et la quantification des différentes monoamines était effectuée grâce à la technique HPLC couplée à un détecteur électrochimique.

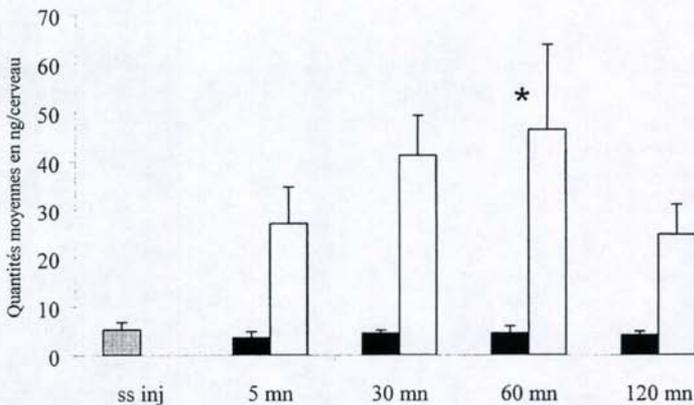
### Expérience 2 : Influence de l'octopamine sur le comportement

Des fourmis étaient placées en condition d'isolement total pendant 5 jours. Une heure avant d'être replacées en contact avec une congénère soumise au même traitement, elles recevaient une injection de 0,5µl d'OA à la dose de  $2 \text{ à } 2.10^{-3} \text{ µg / mg}$ . L'administration était réalisée à l'aide d'un microcapillaire inséré entre le 6<sup>ème</sup> et le 7<sup>ème</sup> tergite abdominal. La durée totale des trophallaxies était alors enregistrée au cours d'un test comportemental de 15 mn. Toutes les ouvrières utilisées étaient des média nées en élevage au laboratoire.

## RÉSULTATS

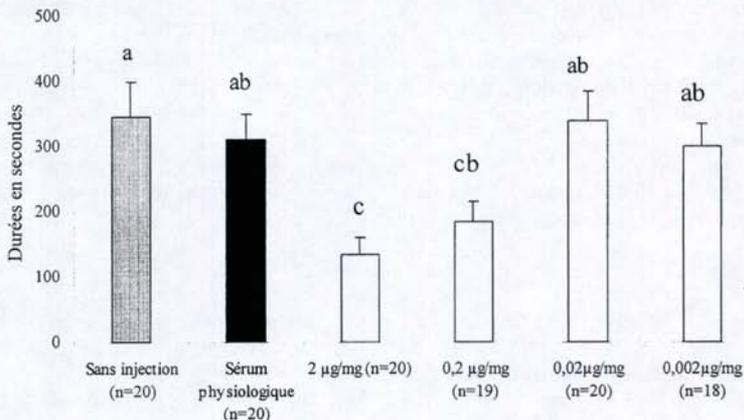
### Expérience 1

Sur la figure 1 on peut constater qu'une injection d'octopamine (0,5µl ; 2µg/mg) provoque une augmentation importante du taux d'octopamine dans le cerveau



**Figure 1.** *Quantité moyenne d'octopamine ( $\pm$  erreur type) dans le cerveau des fourmis après une injection d'octopamine (blanc), de liquide physiologique (noir) ou chez les individus ne recevant aucun traitement (gris = ss inj, sans injection).*

*Mean quantity of brain octopamine ( $\pm$  sem) after an injection of octopamine (0.5  $\mu$ l ; 2  $\mu$ g/mg of body weight) (white bars), an injection of 0.5  $\mu$ l of physiological serum (black bars) or in individuals that received no treatment (grey bar = ss inj).*



**Figure 2.** *Moyenne ( $\pm$  erreur type) des durées totales des trophallaxies lors de rencontres dyadiques de 900 secondes entre deux fourmis isolées depuis 5 jours. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (ANOVA,  $p < 0,05$ ).*

*Mean value ( $\pm$  sem) of the total duration of trophallaxis between ants isolated for 5 days in a 900 seconds behavioural test. Grey bars: ants without any treatment. Black bars: ants receiving physiological serum (0.5  $\mu$ l). White bars: ants receiving octopamine (0.5  $\mu$ l).*

des ouvrières après 5 minutes. Cette augmentation est significative (ANOVA,  $p < 0.001$ ) et maximum une heure après l'injection (Test post hoc de Neuman Keuls,  $p < 0,05$ ). L'administration de sérum physiologique ne provoque au contraire aucune modification du taux d'octopamine

## Expérience 2

La durée totale des trophallaxies enregistrée entre les fourmis ayant reçu une administration d'octopamine était plus faible que celle des fourmis ayant reçu seulement une injection de sérum physiologique ou n'ayant reçu aucun traitement (fig. 2). Cette diminution était dose-dépendante et maximum pour  $2\mu\text{g}/\text{mg}$  (ANOVA,  $p < 0,05$ ).

## DISCUSSION

Comparée aux autres monoamines, l'OA est présente en grande quantité dans le cerveau des fourmis ( $4,5 \pm 1,7$  ng/cerveau) comme c'est le cas chez de nombreux insectes (Evans, 1978). Avant de rechercher l'effet comportemental, il était important d'estimer l'évolution du taux d'OA au niveau du cerveau après l'injection d'une dose élevée dans l'abdomen. Une heure après l'injection, le taux d'OA cérébral est maximal ( $46,4 \pm 17,5$  ng). L'abdomen des fourmis présente une grande quantité de corps gras, et donc certainement beaucoup d'enzymes, notamment des monoamines oxydases (MAO) responsables de la dégradation des amines biogènes. L'augmentation observée peut résulter soit du passage direct de l'OA dans le cerveau des fourmis, soit de la stimulation, par l'OA injectée, du catabolisme de synthèse de l'OA.

Une telle dose provoque une diminution de 50 % de la durée des trophallaxies. Cette diminution de la durée des trophallaxies après une injection d'OA pourrait correspondre à une diminution du stress provoqué, chez les insectes sociaux, par un isolement social prolongé.

Afin de savoir si l'effet observé est spécifique, cette étude sera prolongée par l'analyse des effets des antagonistes (phentolamine) et des agonistes (synéphrine) de l'octopamine sur le comportement des ouvrières.

## RÉFÉRENCES

- Boulay R., Quagebeur, M., Godzińska, E. J. & A. Lenoir, 1999, *sous presse*. - Social isolation in ants: evidence of its impact on survivorship and behavior in *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, 34.
- Evans, P.D., 1978. - Biogenic amines in the insect nervous system. In Berridge M. J., Treherne J. E. & V. B. Wigglesworth (Eds.) *Adv. Insect Physiol.*, 15 : 317-473. New York Academic Press.
- Menzel, R., 1990. - Learning, memory and cognition in honey bees. In Kesner R. P. & D. S. Olten, (Eds.) *Neurobiology of Comparative Cognition*, 237-292. Hillsdale, N. J. Erlbaum Inc.
- Orchard, I., 1982. - Octopamine in insects: neurotransmitter, neurohormone, and neuromodulator. *Can. J. Zool.*, 60: 659-668.
- Soroker, V., Vienne, C., Hefetz, A. & E. Nowbahari, 1994. - The postpharyngeal gland as a "gestalt" organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. *Naturwissenschaften*, 81: 510-513.

## ÉTUDE SUR LES FONDATIONS DES COLONIES CHEZ *MANICA RUBIDA* : PRODUCTION D'OUVRIÈRES ET STOCK DE SPERMATOZOÏDES DES REINES

A. Lenoir<sup>1</sup>, C. Bressac<sup>2</sup>, A.-M. Le Guisquet<sup>1</sup> et C. Chevrier<sup>2</sup>

<sup>1</sup> LEPKO Laboratoire d'Éthologie et Pharmacologie du Comportement

<sup>2</sup> IRBI Institut de Recherches sur la Biologie de l'Insecte  
Faculté des Sciences et Techniques, Université de Tours

**Résumé :** La fondation des nouvelles colonies chez *Manica rubida* est très lente. En laboratoire, à la fin de la deuxième saison, les colonies comportent en moyenne seulement 5 ouvrières. La quantité de spermatozoïdes stockés dans la spermatheque correspond à la norme habituelle chez les reines de fourmis (500 000 spermatozoïdes pour une trentaine d'ovarioles) et n'est donc pas un facteur limitant la fécondité.

**Mots-clés :** *Manica*, fondation, spermatozoïdes, spermatheque, vésicules séminales.

**Abstract:** Colony foundation in the ant *Manica rubida*: production of workers and spermatozoa stock of the queens.

In the ant *Manica rubida*, the foundation is a very slow process. In laboratory conditions, at the end of the second breeding season, colonies have only a mean of 5 workers. The number of spermatozoa stored in the spermathecae corresponds to that of other ant queens (500 000 spermatozoa for 30 ovarioles). Sperm storage does not limit the fecundity of the queen.

**Key-words:** *Manica*, fondation, spermatozoa, spermatheca, seminal vesicles.

### INTRODUCTION

Chez les insectes sociaux, la reine doit faire provision de sperme pour toute sa vie car elle n'est fécondée qu'au moment du vol nuptial. Nous avons eu l'occasion d'élever des fondatrices de *Manica rubida*, espèce montagnarde, et constaté que le développement des colonies était très lent. Nous avons émis l'hypothèse que cette stratégie de reproduction particulière pouvait être liée à la physiologie de la reine fondatrice, par exemple que le stock initial de spermatozoïdes des reines pouvait avoir une influence limitante sur leur fécondité.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des reines de *M. rubida* ont été récoltées à Morillon (Haute-Savoie, 700m) lors d'un essaimage le 17 mai 1996 ; une centaine de fondatrices ont été mises en élevage à

24-25°C, l'évolution de la composition des jeunes colonies a été suivie pendant deux saisons (avec une hibernation à 10°C pendant 5 mois) et en parallèle la quantité de spermatozoïdes stockés dans la spermathèque des reines a été évaluée sur d'autres fondations. La quantité de spermatozoïdes dans les vésicules séminales des mâles a aussi été comptée.

Technique de comptage des spermatozoïdes : la spermathèque (ou une vésicule séminale chez le mâle) est isolée, le contenu est dilué et homogénéisé dans 5ml de Ringer. Le comptage est effectué sur 3 gouttes de 2µl chacune après coloration au DAPI (4',6'-pheyindole-dihydrochloride). Le DAPI engendre une fluorescence de la tête des spermatozoïdes, en lumière ultra violette. Un microscope à épifluorescence avec filtre UV est utilisé.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

Dès le début de la fondation les reines pondent. Au bout de 15 jours chaque reine a pondu en moyenne  $28,2 \pm 5,52$  œufs ( $n = 100$ ), puis ce nombre décroît rapidement ; à la fin du mois d'août il n'y a plus en moyenne que  $0,76 \pm 1,55$  œufs pondus par reine ( $n = 95$ ). Au bout de 3 mois (fin du mois d'août), les premières ouvrières apparaissent en petit nombre (en moyenne  $1,06 \pm 0,98$  ouvrière par colonie), et 82% des colonies survivent. Le développement des colonies est très lent, puisqu'à la fin du second été, il n'y a que 5 ouvrières en moyenne par colonie ( $5,14 \pm 4,49$ ). A la fin de cette période seulement 33% des colonies initiales ont survécu, ceci pourrait être lié à un problème d'élevage. La fondation d'une colonie par une femelle restée ailée et fécondée est possible, mais sur les 4 cas observés, une seule a produit une ouvrière.

La spermathèque des reines contient environ 500 000 spermatozoïdes ( $524\ 000 \pm 82\ 350$ ,  $n = 32$ ) et ce chiffre ne varie pas significativement à la fin de la deuxième saison (Fig. 1). Il n'y a pas de corrélation entre le nombre d'ouvrières produites à la fin de la 1<sup>ère</sup> année et le stock de spermatozoïdes de la reine ( $r^2 = 0,21$ ,  $n = 11$ ). On sait par ailleurs que chez la fourmi de feu il y a une diminution du stock sur les 5 à 7 ans de la vie d'une reine (Tschinkel 1987), il aurait fallu pouvoir continuer l'expérience sur plusieurs années.

La quantité de spermatozoïdes stockés correspond en général aux besoins reproducteurs de la femelle pour sa vie reproductrice, même quand ceux-ci sont faibles ; c'est ainsi que Tschinkel (1987) a montré une corrélation entre le nombre d'ovarioles et la quantité de spermatozoïdes. *M. rubida*, avec 30 ovarioles, est censé avoir environ 500 000 spermatozoïdes selon la courbe de Tschinkel et se situe donc dans le cas général. Cela confirme l'hypothèse selon laquelle les reines stockent les spermatozoïdes en fonction de leur besoins.

Chez les fourmis mâles, les testicules dégèrent rapidement après l'émergence et les spermatozoïdes migrent dans les vésicules séminales. Chez *M. rubida* elles contiennent plus de 2 millions de spermatozoïdes ( $2\ 360\ 000 \pm 615\ 000$ ,  $n = 9$ ). Le stock des femelles correspond donc à 20-50% du contenu des vésicules séminales d'un mâle. Cela permettrait potentiellement 2 à 5 accouplements par mâle, mais on sait qu'en général les mâles ne s'accouplent qu'une fois en libérant la quasi totalité de leur sperme. En fait la plupart des reines de fourmis sont polyandres, et comme il y a souvent correspondance entre la quantité de spermatozoïdes stockés dans la spermathèque et la production d'un mâle (voir tableau 1), cela signifierait une compétition spermatique importante

entre les mâles pendant la migration des spermatozoïdes de la bourse copulatrice vers la spermathèque : Seule une fraction de spermatozoïdes (variable selon le nombre d'accouplements de la reine) est finalement stockée dans la spermathèque et une toute petite partie de celle-ci sera utilisée pour la production des descendants. On peut donc se demander ce que devient le sperme non transmis à la gyne ? si le mâle ne s'accouple qu'une seule fois que fait-il des 1,5 millions de spermatozoïdes qui ne se retrouvent pas chez la reine ?

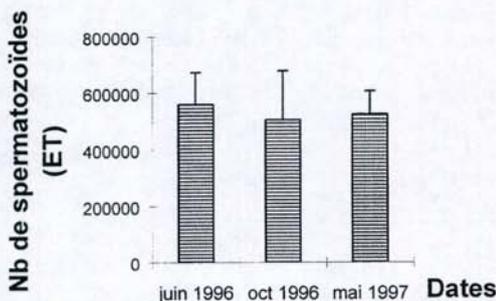


Figure 1 : Nombre moyen ( $\pm$  écart-type) de spermatozoïdes stockés dans la spermathèque des reines pendant la fondation des colonies.

Figure 1: Mean sperm number ( $\pm$  sd) stored in the queen spermathecae during colony foundation

Espèce <sup>(réf.)</sup>	Reine	Mâle
<i>Manica rubida</i>	500 000	2 millions
<i>Linepithema humile</i> <sup>(3)</sup>	172 000	200 000
<i>Atta colombica</i> <sup>(1)</sup>	124 millions	130 millions
<i>Solenopsis invicta</i> <sup>(2,5)</sup>	7 millions	8 millions
<i>Hypoponera sp</i> <sup>(5)</sup>	11 000	
<i>Atta sexdens</i> <sup>(Kerr 1962, dans réf 4)</sup>	200-310 millions	40-80 millions

Tableau 1 : Nombre de spermatozoïdes trouvés dans la spermathèque des reines en début de ponte et dans les vésicules séminales des mâles de quelques espèces de fourmis.

Table 1: Sperm number in the spermathecae of queens and seminal vesicles of males in some ant species.

## CONCLUSION

Ce type de développement n'est pas habituel pour des fondations autonomes (haplomérose), on observe couramment une cinquantaine d'ouvrières en 2 mois pour une fondation de *Lasius niger*. Notre hypothèse initiale de limitation de la fécondité par le nombre de spermatozoïdes disponibles ne semble donc pas vérifiée ; au moins au début de la fondation. Cette stratégie est peut-être liée au mode de fondation partiellement claustral de cette fourmi (Le Masne et Bonavita 1989). On retrouve un développement lent chez les ponérines partiellement claustrales comme *Ectatomma tuberculatum* (Fresneau et Lachaud 1984). Il peut s'agir aussi d'une adaptation au climat septentrional ou montagnard. La stratégie de développement particulièrement lent de la colonie observée chez *M. rubida* semble donc correspondre plus à une pression écologique liée aux conditions de milieu qu'à une limitation physiologique au niveau de la spermathèque.

## RÉFÉRENCES

Les numéros renvoient au tableau 1.

(1) Fjerdinstad, E.J and J.J. Boosma, 1997. Variation in size and sperm content of sexuals in the leafcutter ant *Atta colombica*. *Insectes Soc.* 44: 209-218.

Fresneau, D. and J.-P. Lachaud, 1984. Résultats préliminaires sur l'ontogénèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym. Formicidae). In *Processus d'acquisition précoce*. Les communications, A. de Haro et X. Espadaler eds, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et SFECA, 437-444.

(2) Glancey, B.M. and C.S. Lofgren, 1985. Spermatozoons counts in males and inseminated queens of the imported fire ants, *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri* (Hymenoptera : Formicidae). *Fl. entomol.* 68: 162-168.

(3) Keller, L. and L. Passera, 1992. Mating system, optimal number of matings, and sperm transfert in the argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 359-366.

(4) Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The ants*. Belknap Press, Harvard.

Le Masne, G. and A. Bonavita, 1989. La fondation des sociétés selon un type archaïque par une fourmi appartenant à une sous-famille évoluée. *C. R. Acad. Sc. Paris* 269: 2373-2376.

(5) Tschinkel, W.R., 1987. Relationship between ovariole number and spermathecal sperm count in ant queens: a new allometry. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 80: 263-266.

**ROLE DES GLANDES DE L'APPAREIL A VENIN DANS LA  
COMMUNICATION CHEZ *MESSOR BARBARUS*  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

**Ana HEREDIA, Jean-Christophe de BISEAU et Claire DETRAIN**

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire C.P. 160/12, Université Libre de Bruxelles, 50, avenue  
F.D. Roosevelt, 1050, Bruxelles, Belgique.*

**Résumé:** Le rôle éthologique de la glande à venin et de la glande de Dufour a été étudié chez *Messor barbarus*. Les ouvrières s'orientent préférentiellement et parcourent de plus longues distances sur les pistes réalisées avec la glande de Dufour. Cette glande est aussi impliquée dans la mobilisation des ouvrières vers l'extérieur du nid. La glande à venin provoque un comportement d'alarme caractéristique chez les ouvrières. Le mélange des 2 glandes n'a pas d'effet synergique ou additif.

**Mots-clés:** Recrutement, suivi de piste, alarme, glandes abdominales, fourmi moissonneuse.

**Abstract:** The role of venom apparatus glands in communication in *Messor barbarus*. The ethological role of poison's and Dufour's glands was studied in *Messor barbarus*. Media foragers orient themselves and follow longer distances on trails laid with Dufour's gland extracts. This gland also enhances the mobilisation of workers within the nest and their exit towards the foraging area. The poison gland elicits a characteristic alarm behaviour. The blend of both glands does not have any synergic or additive effect.

**Key-words:** Recruitment, trail-following behaviour, alarm, abdominal glands, harvester ant.

## INTRODUCTION

Les ouvrières du genre *Messor* peuvent fourrager individuellement ou, lorsque les ressources sont abondantes et/ou stables dans l'espace et dans le temps, mettre en place un système de recrutement, où les congénères sont guidés à la source de nourriture par l'intermédiaire de phéromones. Les glandes à venin et de Dufour sont fréquemment évoquées comme source des substances de piste, mais elles peuvent également être impliquées dans l'alarme et la défense de la colonie. Le rôle éthologique de ces glandes semble cependant être très variable selon l'espèce de fourmi moissonneuse (Grasso et al., 1998; Jackson et al., 1991; Coll et al., 1987; Hahn et Maschwitz, 1980, 1985; Blum, 1974; Hölldobler et Wilson, 1970). Le présent travail a pour objectif de préciser le rôle de ces deux glandes exocrines dans la communication chez l'espèce européenne *Messor barbarus*.

## MATERIEL ET METHODES

Des ouvrières media de 2 colonies d'effectifs comparables (environ 2400 ouvrières -dont 32% de minor, 59% de media et 9% de major- 1 reine et du couvain) sont disséquées afin d'extraire leurs

glandes à venin et de Dufour. Ces glandes sont transférées séparément dans du dichlorométhane bidistillé (solvant) et homogénéisées aux ultrasons. Chaque solution stock est constituée de 45 glandes à venin ou 45 glandes de Dufour mises dans 450  $\mu$ l de solvant et est conservée à -30° C. Plusieurs dilutions sont effectuées afin d'obtenir les concentrations testées de 0,1 et de 1,5 glandes, selon l'expérience. Les extraits glandulaires sont testés sur les ouvrières des colonies dont ils proviennent. Les comportements des ouvrières sont observés et enregistrés par un système vidéo. Excepté pour l'expérience 2b, nous avons testé les 4 substances suivantes: solvant pur, extrait de glande à venin, extrait de glande de Dufour et une solution mixte des extraits des 2 glandes en proportion égale. Pour l'ensemble des expériences, les tests réalisés avec les différentes substances sont séparés de 30 minutes les uns des autres et les répétitions avec une même colonie sont séparées d'au moins 1 jour.

**1. Comportement des ouvrières au contact des extraits glandulaires.** Des morceaux de papier-filtre de 5 x 5 mm sont imprégnés de 30  $\mu$ l (équivalent à 0,1 glande) de chacune des substances à tester ou de 60  $\mu$ l (équivalent à 0,1 glande à venin+0,1 glande de Dufour) de la solution mixte. Chaque expérience consiste à déposer le papier au centre d'un bac de 20 x 20 cm dans lequel 20 ouvrières media ont été préalablement séparées du nid. Les comportements des ouvrières s'approchant à moins de 5 cm du papier sont observés pendant les 5 minutes qui suivent son dépôt, à savoir: ouverture des mandibules, morsure du papier et morsure entre congénères. Six répétitions sont effectuées pour chaque substance testée.

## **2. Identification de la source glandulaire de la phéromone de piste**

**2a. Suivi de pistes artificielles.** L'origine glandulaire de la phéromone de piste est localisée grâce à des pistes artificielles circulaires de 10 cm de diamètre, divisées en arcs de 1 cm et tracées sur du papier Bristol à l'aide d'une plume de normographe. Les pistes sont tracées avec 30  $\mu$ l (équivalent à 1,5 glandes) de chacune des substances à tester ou 60  $\mu$ l (équivalent à 1,5 glandes à venin+1,5 glandes de Dufour) de la solution mixte. Ces pistes sont présentées à un groupe de 20 ouvrières media préalablement séparées du nid, sur une aire de 30 x 20 cm. Le nombre d'arcs suivis par chaque ouvrière abordant la piste est relevé, jusqu'à l'obtention de 60 suivis individuels. Trois répétitions sont effectuées pour chaque substance testée.

**2b. Attractivité relative de la glande à venin et de la glande de Dufour.** Le nid est relié, par un pont, à une aire de 30 x 20 cm, sur laquelle sont déposées quelques graines. Dès que le flux d'ouvrières se dirigeant vers l'aire atteint 5 individus/minute, les graines sont enlevées et les ouvrières sont confrontées à une piste en « V », dont la base est placée à l'extrémité du pont. Chaque branche (15 cm) porte 30  $\mu$ l (équivalent à 1,5 glandes) d'une solution glandulaire différente déposée avec une plume de normographe. Le nombre d'ouvrières arrivant à l'embranchement et empruntant l'une des branches jusqu'à son extrémité est noté. Entre chacune des 8 répétitions, la position respective de chaque extrait glandulaire est inversée.

**3. Effet recruteur des contenus glandulaires.** Des morceaux de papier-filtre de 5 x 5 mm ont été imbibés avec 2  $\mu$ l (équivalent à 0,1 glande) de chacune des substances à tester ou 4  $\mu$ l (équivalent à 0,1 glande à venin+0,1 glande de Dufour) de la solution mixte. Afin de minimiser la perturbation des fourmis, le papier n'est pas introduit directement par l'entrée du nid, mais par un orifice préalablement percé dans la plaque en verre recouvrant celui-ci. Chaque expérience consiste à introduire un papier dans un nid et à comparer le nombre d'ouvrières quittant le nid 5 minutes avant et 5 minutes après le dépôt du papier. Six répétitions sont effectuées pour chaque substance testée.

## **RESULTATS**

**1. Comportement des ouvrières au contact des extraits glandulaires** (Tableau 1). Chaque extrait glandulaire suscite une attraction des ouvrières différente du solvant. Les 2 extraits d'un seul type de glande, ainsi que le mélange incitent un nombre équivalent d'ouvrières à mordre le papier imbibé de la substance ( $\chi^2$ , NS). Par contre, la présence de la glande à venin (isolée ou en solution mixte) provoque,

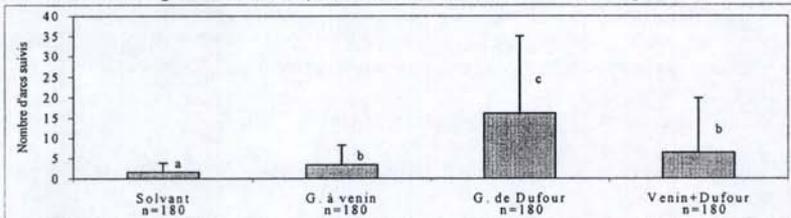
chez les ouvrières, un nombre d'ouvertures de mandibules significativement différent du solvant ou de la glande de Dufour ( $\chi^2$ ,  $p < 0,001$ ). En outre, lors du contact avec l'extrait de glande à venin et le mélange, 36,5% et 24% (respectivement) des rencontres entre 2 ouvrières se soldent par une morsure entre congénères (0 morsure/4 rencontres pour le solvant et 0 morsure/53 rencontres pour la glande de Dufour).

	Solvant	Glande de Dufour	Glande à venin	Venin+Dufour
Mandibules ouvertes	4 <sup>a</sup>	7 <sup>a</sup>	26 <sup>b</sup>	28 <sup>b</sup>
Morsure sur le papier	2 <sup>a</sup>	38 <sup>b</sup>	74 <sup>b</sup>	50 <sup>b</sup>
Morsure entre congénères	0 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	31 <sup>b</sup>	9 <sup>b</sup>
Ouvrières observées	149	225	314	245

**Tableau 1** - Comportement des ouvrières confrontées à une source ponctuelle d'extraits glandulaires. Valeurs cumulées sur 6 répétitions. a, b: pour chaque ligne du tableau les valeurs partageant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 0,05 (Test bilatéral de  $\chi^2$ ). **Table 1** - Behaviour of workers faced with a localized source of different glandular extracts. Pooled values for 6 replicates. a, b: for each row of the table values sharing the same letter are not significantly different at the level of 0.05 (Two-tailed  $\chi^2$  Test).

## 2. Identification de la source glandulaire de la phéromone de piste

**2a. Suivi de pistes artificielles** (Figure 1). Les ouvrières suivent sur une plus longue distance les pistes tracées avec la solution de glande de Dufour (Test de Dunn (Zar, 1996), Dufour vs. solvant et Dufour vs. venin,  $p < 0,001$ ). Les pistes tracées avec l'extrait de glande à venin ne provoquent qu'un faible suivi. Aucun effet synergique du mélange des extraits des glandes à venin et de Dufour n'est mis en évidence. Au contraire, ce mélange provoque une décroissance du suivi de piste par rapport à celles tracées avec la seule glande de Dufour (Test de Dunn, Dufour vs. venin+Dufour,  $p < 0,001$ ).



**Figure 1** - Suivi de pistes artificielles circulaires. Moyennes ( $\pm$  écarts-type) du nombre d'arcs suivis. a, b, c: les valeurs moyennes partageant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 0,05 (Test bilatéral de Dunn). **Figure 1** - Trail following on circular artificial trails. Means ( $\pm$  standard-deviations) of the number of arcs followed. a, b, c: mean values sharing the same letter are not significantly different at the level of 0.05 (Two-tailed Dunn's Test).

**2b. Attractivité relative de la glande à venin et de la glande de Dufour.** Face au choix de deux branches, l'une tracée avec une solution de glande à venin et l'autre avec une solution de glande de Dufour, 110 ouvrières sur les 132 testées ont emprunté celle tracée avec les extraits de glande de Dufour (Test binomial,  $p < 0,001$ ).

**3. Effet recruteur des contenus glandulaires** (Tableau 2). On observe une différence dans l'effet recruteur des substances testées. Les extraits des glandes à venin et de Dufour, ainsi que le mélange de ces deux extraits provoquent une augmentation du nombre d'ouvrières sortant du nid de 6 à 9 fois supérieure à la réponse observée pour le solvant. Cette augmentation n'est significativement différente de celle provoquée par le solvant que dans le cas de l'extrait de la glande de Dufour (Test de Dunn,  $p < 0,05$ ), bien que l'on observe un nombre important de sorties pour la glande à venin (Test de Dunn,  $0,2 < p < 0,1$ ). Soulignons que le mélange des deux glandes ne change pas significativement le nombre de sorties par rapport aux deux extraits de glandes isolés (Test de Dunn, NS).

	Nap - Nav ( $\bar{x} \pm s$ )	n
Solvant	5,67 $\pm$ 9,20	6
Glande à venin	33,67 $\pm$ 14,75	6
Glande de Dufour	45,33 $\pm$ 19,77	6
Venin + Dufour	28,33 $\pm$ 22,11	6

*Tableau 2 - Effet recruteur des extraits glandulaires. Nap=nombre d'ouvrières sortant du nid pendant les 5 min. suivant la pose du papier; Nav=idem pendant les 5 min. précédant la pose du papier.*

*Table 2 - Recruitment effect of glandular extracts. Nap=number of workers leaving the nest during the 5 min. after laying the paper; Nav=idem during the 5 min. before laying the paper.*

## DISCUSSION

Nos résultats montrent que la sécrétion de la glande de Dufour joue un rôle essentiel dans l'orientation des ouvrières de *Messor barbarus* le long des pistes. La glande de Dufour est également impliquée dans la mobilisation des ouvrières vers l'extérieur du nid et pourrait participer directement au recrutement des ouvrières vers des sources de nourriture. A cet égard, cette espèce se rapproche de *Messor capitatus* (Grasso et al., 1998) et de *Messor structor* (Hahn et Maschwitz, 1980, 1985). Quant à la glande à venin, le nombre d'ouvrières quittant le nid lorsque l'on y introduit un papier imbibé d'un extrait de cette glande, ainsi que le comportement agressif des ouvrières lors du contact avec cette sécrétion, suggèrent qu'elle participerait à l'alarme ou au recrutement dans un contexte agonistique, comme cela a été montré chez *M. capitatus*, *M. structor* et *M. ebeninus* (Grasso et al., 1998; Hahn et Maschwitz, 1980, 1985; Coll et al., 1987). Le mélange des deux extraits glandulaires n'a pas d'effet synergique, mais, au contraire, provoque chez les ouvrières un abandon rapide des pistes. Ces deux substances ne semblent pas avoir, chez *M. barbarus*, de rôle complémentaire favorisant l'orientation le long des pistes comme cela a été suggéré chez *Pogonomyrmex spp.* (Hölldobler et Wilson, 1970).

## REMERCIEMENTS

Nous remercions le Fonds National pour la Recherche Scientifique (FRFC: 2451393F) et la Fondation Van Buuren.

## REFERENCES

- Blum, M.S., 1974. Myrmicine trail pheromones: specificity, source and significance. *J. New York Entomol. Soc.* 82: 141-147.
- Coll, M., A. Hefetz and H. A. Lloyd, 1987. Adnexal glands chemistry of *Messor ebeninus* Forel (Formicidae: Myrmicinae). *Z Naturforsch.* 42c: 1027-1029.
- Grasso, D.A., A. Mori and F. Le Moli, 1998. Chemical communication during foraging in the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 45: 85-96.
- Hahn, M. and U. Maschwitz, 1985. Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant *Messor rufitarsis* (F.). *Oecologia* 68: 45-51.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1970. Recruitment trails in the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Psyche* 77: 385-399.
- Jackson, B.D., P. J. Wright and E. D. Morgan, 1991. Chemistry and trail following of a harvester ant. In: *Proc. Conf. Insect Chem. Ecol.* (Academia Prague and SPB Acad. Publ.), Tabor, The Hague. pp. 109-112.
- Zar, J. H., 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International Editions, Upper Saddle River, N.J. 662 pp.

## LES ORGANES NEUROHEMAUX PERISYMPATHIQUES DES FOURMIS ET DIFFERENCES ENTRE LES CASTES FEMELLES

Eric SCHOETERS et Johan BILLEN

*Laboratorium voor Entomologie, KU.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, Belgique*

**Résumé :** Des organes neurohémaux métamériques ont été décrits déjà chez quelques Hyménoptères, surtout chez les Vespidae. Dans notre étude, nous décrivons la morphologie générale des organes chez quelques Formicidae et leur distribution par rapport aux ganglions abdominaux, les derniers étant souvent fusionnés. Les organes appartiennent soit au type médian sphérique soit au type d'organes latéraux longitudinaux. Un seul type d'organe périsympathique prédomine chez les fourmis (le type médian sphérique). On peut distinguer dans l'organe médian abdominal deux régions d'aspect différent, la partie centrale de l'organe, et sa périphérie. Selon la littérature, la plupart des études histophysiologiques montre que les variations de fonctionnement sont liées au cycle reproducteur femelle. La liaison avec ce cycle reproducteur est surtout intéressante chez les fourmis ponélines.

**Mots-clés :** *organes neurohémaux, organe médian abdominal, organe périsympathique, fourmis, ouvrière, reine*

### **Abstract : Neurohaemal organs in ants : differences between workers and queens**

Neurohaemal organs have already been described in a variety of insects, including a few Hymenoptera, especially social wasps. In our study we describe the general morphology in ants of the median unpaired neurohaemal organs of the abdomen, and especially those of the terminal ganglia. This is the first report emphasizing differences concerning the development of these organs in female castes. The organs investigated belong to the median type, whereas also a second type exists, the longitudinal lateral neurohaemal organs. According to literature data, most histophysiological studies in other groups studied show that in general the functioning of the organ is linked with the female reproductive cycle. This aspect is particularly interesting with regard to the reproduction mechanisms in ponerine ants.

**Key words :** *neurohaemal organs, median abdominal organs, perisymphatic organs, ants, worker, queen*

## INTRODUCTION

Les structures neurosécrétrices des insectes sont connues depuis longtemps et sont situées en association avec le cerveau. Leurs sécrétions sont accumulées dans les corpora cardiaca. Chez la plupart des insectes, les différents ganglions de la chaîne nerveuse ventrale possèdent

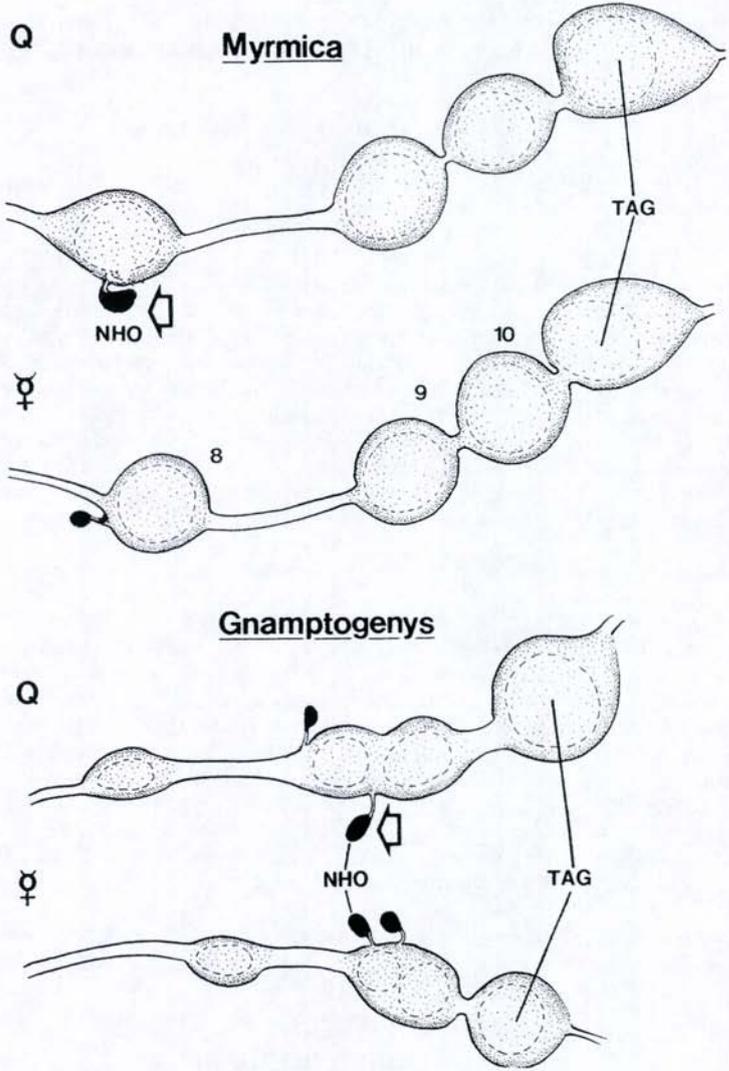


Fig. 1. Dissections d'une partie des ganglions abdominaux chez *Myrmica rubra* et chez *Gnamptogenys costata* avec comparaison entre reines (Q) et ouvrières. La flèche indique la position différente de l'organe chez les reines. TAG = ganglion abdominal terminal

Fig. 1. Dissections showing some of the last abdominal ganglia in *Myrmica rubra* and in *Gnamptogenys costata* with comparison of queens (Q) and workers. The arrow indicates the different position of the neurohaemal organs in queens. TAG = terminal abdominal ganglion

également des éléments neurosécréteurs qui contrôlent différents phénomènes, qui ne sont pas toujours bien compris. La structure des organes neurohémaux présente une ressemblance avec les corpora cardiaca, c'est-à-dire des traits caractéristiques pour la formation, pour le stockage et ensuite la décharge de leur neurosécrétion. La répartition est surtout métamérique, comme par exemple chez les guêpes sociales (Provansal, 1968).

Il est remarquable qu'il existe une diversité chez les ordres d'insectes les plus évolués: les organes se dédoublent, en s'associant aux nerfs somatiques ou aux ganglions nerveux, ce qui est lié à la concentration du système nerveux central et à l'absence d'individualisation que l'on trouve dans le système nerveux sympathique impair, et probablement aussi à l'anatomie générale de l'espèce (Provansal, 1971; 1972).

Très peu d'études morphologiques et ultrastructurelles existent sur le sujet, à l'exception des études de Provansal *et al.* (1970) et de Raabe *et al.* (1970). Un des premiers auteurs qui a mentionné l'existence des organes neurohémaux est Janet (1902).

## MATERIEL ET METHODES

Les fourmis du genre *Myrmica rubra* ont été récoltées en Belgique (St.-Joris-Weert), tandis que les espèces du genre *Gnamptogenys* proviennent de Sulawesi (*G. menadensis*) et de l'Indonésie (*G. costata*). Les dissections ont été faites sous une loupe binoculaire.

## RESULTATS

Les organes neurohémaux contiennent des fibres nerveuses clairement ramifiées et souvent beaucoup de neurosécrétion. Une trachéisation développée est souvent présente et indique une activité métabolique assez importante. Une partie de la trachéisation est indiquée dans la Fig. 1. (voir Q (reine) de *Myrmica* près du NHO).

Il est clair d'après nos observations que les organes périsymphatiques présentent des différences de structure, en relation avec leur position anatomique et leur forme. Il y a certainement des modifications concernant les modalités de décharge de la neurosécrétion dans le milieu environnant.

De plus, nous avons constaté qu'il existe une différence entre un des organes périsymphatiques externes au niveau du ganglion abdominal terminal chez quelques espèces de fourmis ponérines (*Gnamptogenys costata* et *G. menadensis*), quand on compare les sexués et les ouvrières.

Chez les *Myrmica*, un organe neurohémal médian, c'est-à-dire le dernier et le seul dans le gaster, se situe au niveau du ganglion VIII (comme décrit par Janet, 1902). Remarquable est la présence d'autres organes neurohémaux sur d'autres ganglions chez les espèces ponérines. L'importance de cette position anatomique ne peut pas encore être expliquée. Il semblerait qu'au cours de l'évolution une différenciation bien établie soit apparue.

## DISCUSSION

Nous avons constaté qu'il existe des différences selon le sexe et les castes des fourmis étudiées. De plus la position par rapport aux ganglions n'est pas toujours la même, comme cela a été montré pour *Myrmica* et *Gnamptogenys*.

### *Conséquences physiologiques des différences observées*

Chez les dictyoptères, les phasmes, et les criquets, une activité cardio-accélétratrice a été rapportée (Maddrell, 1966). Une intervention dans la diurèse comme pour les corpora cardiaca est aussi connue, ce qui a été montré in vitro sur les tubes de Malpighi de *Rhodnius* (même auteur), et chez d'autres espèces. Un rôle dans le contrôle du tannage cuticulaire est aussi établi pour *Tenebrio molitor*.

Les substances sont aussi capables d'influer sur d'autres phénomènes physiologiques, comme la diapause, et une liaison au cycle reproducteur femelle notamment des variations de charge de neurosécrétion. La liaison avec ce cycle reproducteur est surtout intéressante chez les fourmis ponérines, comme cela est montré ici pour les fourmis du genre *Gnamptogenys*.

Dans notre étude, nous avons montré qu'un des derniers organes périsympathiques abdominaux près du ganglion terminal de la chaîne nerveuse ventrale est caractérisé par une position anatomique variable, liée à la position sociale d'un individu et son état reproducteur, reine ou ouvrière par exemple. A notre avis, cette modification a beaucoup à voir avec les modalités de décharge et l'activité de la neurosécrétion dans le milieu environnant tout près des parties génitales femelles internes.

### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le F.W.O.-Vlaanderen pour le support financier à la réalisation de notre recherche. Nous remercions aussi F. Ito pour la collecte des *G. costata* et B. Gobin pour celle des *G. menadensis*.

### REFERENCES

- Janet C., 1902. Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*. (G. Carré et C. Naud, Eds.)(Paris), pp. 1-68.
- Maddrell S.H.P., 1966. The site of release of the diuretic hormone in *Rhodnius*. A new neurohaemal system in Insects. *J. Exp. Biol.*, 45, 499-508.
- Provansal A., 1968. Mise en évidence d'organes neurohémaux métamériques associés à la chaîne nerveuse ventrale chez *Vespa crabro* L. et *Vespula germanica* Fabr. (Hyménoptères, Vespidae). *C.-R. Acad. Sc., Paris*, 267, 864-867.
- Provansal A., 1971. Caractères particuliers des organes périsympathiques de la larve de *Diprion pini* L. (Hyménoptères, Symphyte, Diprionidae). *C.-R. Acad. Sc., Paris*, 272, 855-858.
- Provansal A., 1972. Les organes périsympathiques des Lépidoptères. *C.-R. Acad. Sc., Paris*, 274, 97-100.
- Provansal A., N. Baudry et M. Raabe, 1970. Recherches sur l'ultrastructure des organes neurohémaux périsympathiques des Vespidae (Hyménoptères). Les organes médians sphériques. *C.-R. Acad. Sc., Paris*, 271, 1115-1118.
- Raabe M., N. Baudry et A. Provansal, 1970. Recherches sur l'ultrastructure des organes neurohémaux périsympathiques des Vespidae (Hyménoptères). Les organes latéraux longitudinaux. *C.-R. Acad. Sc., Paris*, 271, 1210-1213.

**COMPORTEMENT SEXUEL ET PHEROMONES CHEZ DEUX  
ESPECES SYMPATRIQUES DE *MACROTERMES* ASIATIQUES,  
*M. ANNANDALEI* ET *M. BARNEYI* (ISOPTERA, MACROTERMITINAE)  
MISE EN EVIDENCE DE NOUVELLES GLANDES SEXUELLES**

**A. Peppuy, A. Robert, C. Bordereau**

"Développement-Communication chimique", UMR CNRS n° 5548,  
Université de Bourgogne, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France)  
e-mail : christian.bordereau@u-bourgogne.fr

**Résumé.** *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi* sont deux termites champignonnistes sympatriques du nord Viet-Nam. L'étude de leur comportement sexuel a révélé l'existence de glandes sternales postérieures qui n'avaient jamais été observées chez les termites supérieurs. Les tests biologiques montrent clairement que nous sommes en présence d'un comportement sexuel tout à fait original où la glande sternale 5 ne joue strictement aucun rôle et où seules des glandes propres aux sexués, les glandes tergales et les glandes sternales postérieures, interviennent. Ces glandes sécrètent une phéromone sexuelle qui permet à la femelle d'attirer un mâle à plusieurs mètres de distance. Chez ces deux espèces de *Macrotermes*, la phéromone de piste et la phéromone sexuelle sont deux molécules bien distinctes et sécrétées par des glandes différentes, la glande sternale 5 pour la phéromone de piste et les glandes tergales et sternales postérieures pour la phéromone sexuelle. Les phéromones sexuelles sont spécifiques et participent ainsi à l'isolement reproducteur des deux espèces.

**Mots-clés.** *Comportement sexuel, Macrotermes, phéromone de piste, phéromone sexuelle, glande sternale postérieure.*

**Abstract. Sexual behaviour and pheromones in two sympatric asiatic *Macrotermes*, *M. annandalei* and *M. barneyi* (Isoptera, Macrotermitinae). Involvement of new sexual glands.**

*Macrotermes annandalei* and *M. barneyi* are two northern Vietnamese sympatric fungus-growing termites. By studying their sexual behavior, posterior sternal glands have been discovered. This type of gland has never been reported in higher termites. Sex attraction bioassays clearly point out that only peculiar alate glands (tergal glands and posterior sternal glands) are involved in *Macrotermes annandalei* and *M. barneyi* sexual behavior. Sex pheromone secretion from tergal glands and posterior sternal glands perform long-range male attraction by females. In *Macrotermes annandalei* and *M. barneyi*, the sex pheromone, which is secreted by tergal glands and posterior sternal glands, and the trail-following pheromone, which is secreted by the sternal gland of the fifth sternite, are different molecules. Sexual pheromones are species-specific and could participate in reproductive isolation of both *Macrotermes* sympatric species.

**Keywords.** *Macrotermes, sexual behavior, sex pheromone, posterior sternal glands, trail-following pheromone.*

## INTRODUCTION

Les essaimages permettent à la grande majorité des espèces de termites d'assurer leur reproduction. Bien que l'on puisse observer quelques variations spécifiques, le comportement sexuel des termites est considéré depuis longtemps comme étant très stéréotypé. Après le vol d'essaimage, les ailés tombent au sol et se désaient. Afin de former un couple, la femelle adopte alors une posture d'appel et émet une phéromone sexuelle qui attire les mâles. Seuls deux types de glandes ont été impliqués dans le comportement sexuel des termites, la glande sternale qui produit la phéromone sexuelle (Buchli, 1960 ; Wall, 1969) et les glandes tergaux, quand elles existent, dont les sécrétions interviendraient pour le maintien du tandem (Pasteels, 1972).

Nos recherches se sont focalisées sur l'étude de deux espèces sympatriques de termites champignonnistes du nord Viet-Nam, *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi*. Ces recherches s'intègrent à une action menée par le Ministère des Affaires Etrangères Français et le Programme des Nations Unies pour le Développement (PNUD) du Viet-Nam, "Bio-ecology and termite control", dont le but vise à une meilleure connaissance des espèces nuisibles de termites asiatiques. Ces études ont été menées grâce à l'implantation en milieu rural d'une station de recherche dans la province de Vinh Phu, au pied des hautes collines du parc naturel de Tam Dao à environ 75 km de la capitale HàNôi.

Nous avons tout particulièrement étudié la communication chimique chez ces deux espèces dans le but de déterminer le rôle des phéromones par rapport aux autres facteurs, notamment comportementaux, dans l'isolement spécifique de ces deux espèces sympatriques dont la biologie est très proche.

*Macrotermes annandalei* et *M. barneyi* se sont révélés particulièrement intéressants quant aux différents types de glandes impliquées dans leur comportement sexuel, avec la découverte de glandes sternales postérieures. C'est la première fois que des glandes sternales postérieures sont observées chez des termites supérieurs. Elles ont été mentionnées chez certains termites inférieurs sans avoir fait jusqu'ici l'objet d'aucune étude fonctionnelle (Ampion et Quennedey, 1981).

## MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique :

*Macrotermes annandalei* et *M. barneyi* sont deux espèces de termites champignonnistes qui forment des nids épigés par la construction de dômes de terre irréguliers pouvant atteindre jusqu'à 2m de diamètre et 1m50 de hauteur. Ces termites récoltent leur nourriture à l'air libre, très généralement de nuit. Les colonnes de récoltants se composent de plusieurs milliers d'individus à la recherche de toutes matières végétales mortes sur le sol (herbes sèches, feuilles, brindilles et bois mort...), les plantes vivantes ne sont que très rarement attaquées. Il n'y a pas de territoire spécifique propre, les zones de récoltes des deux espèces se recouvrent largement. Le cycle reproducteur des colonies débute fin décembre avec l'apparition des premières nymphes du premier stade au sein des termitières. Les mues imaginaires s'effectuent en avril et les essaimages ont lieu à la saison des pluies pendant le mois de juin.

Tous les individus, ouvriers et sexués, utilisés pour les tests proviennent de prélèvements effectués sur le terrain quelques heures avant expérimentation.

Tests biologiques :

-Préparation des extraits glandulaires : Les extraits biologiques sont préparés extemporanément à partir des différentes glandes : glandes tergaux, glande sternale 5, glandes sternales postérieures. Les glandes sont prélevées par dissection et extraites pendant 24h à 4°C dans des solvants de polarité différente (pentane, hexane, dichlorométhane, acétone, méthanol, eau).

-Tests de suivi de pistes : Le test utilisé pour déterminer l'activité d'un extrait glandulaire est le test de "suivi de piste en Y". A partir des extraits et des solvants (témoin) des pistes artificielles de 10 cm sont tracées sur du papier filtre (selon ABD et ABC, figure 1). Des individus pisteurs (grands ouvriers) sont déposés dans une enceinte

de plexiglass possédant une ouverture vers la base des pistes. La distance parcourue (en cm) par l'ouvrier sur la piste imprégnée de l'extrait à tester est mesurée. Le seuil d'activité a été fixé à  $X > 3$  cm. Le termite, le papier et les pistes sont renouvelés à chaque réplicat du test ( $n=30$ ).

-Tests d'attraction sexuelle. Deux types de tests ont été utilisés :

Tests d'attraction sexuelle "de contact".

Ces tests se déroulent dans une boîte de Pétri de 15 cm de diamètre (figure 2) dont le fond est recouvert de papier filtre, sur lequel sont disposés des leurres en papier filtre imprégnés d'extrait ou de solvant (témoins) renouvelés à chaque réplicat du test ( $n=5$  à 30). Le temps passé par les essaimage (2 à 3 ailés par test) sur chacun des papiers-tests est mesuré pendant les 300 secondes de la durée du test.

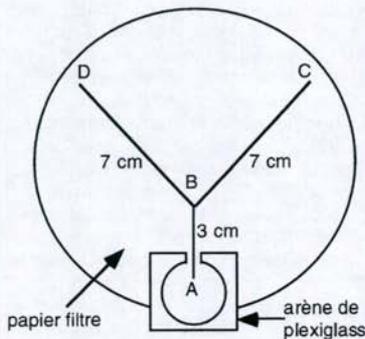


Figure 1. Dispositif utilisé pour les tests de suivi de piste. Voir le texte pour les détails.

Figure 1. Apparatus for trail-following bioassay.

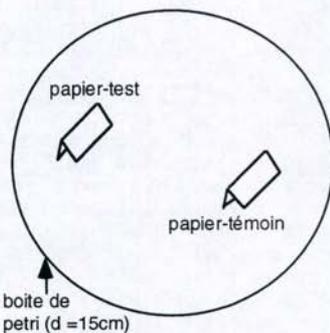


Figure 2. Dispositif utilisé pour les tests d'attraction sexuelle "de contact". Voir le texte pour les détails.

Figure 2. Apparatus for "contact" sexual attraction bioassay.

Tests d'attraction sexuelle "à distance".

L'attraction à distance d'un extrait glandulaire est testé grâce à l'utilisation d'un olfactomètre en "Y" en plaçant aux extrémités des deux branches terminales (2 et 3, figure 3) des morceaux de papier filtre imprégnés d'extrait ou de solvant (témoins) dans des petites boîtes plastiques. Un courant d'air de très faible intensité est mis en circulation au sein de l'olfactomètre. L'essaimage placé dans la boîte de l'extrémité basale du Y (1, figure 3) de l'olfactomètre est libre de remonter le courant d'air et d'emprunter l'une ou l'autre des voies après avoir parcouru les 15 cm de tronc commun. Une analyse statistique des résultats (simulation de Monte-Carlo pour un choix binaire) permet de déterminer si le déplacement des essaimage est aléatoire ou s'il y a attraction par l'extrait testé.

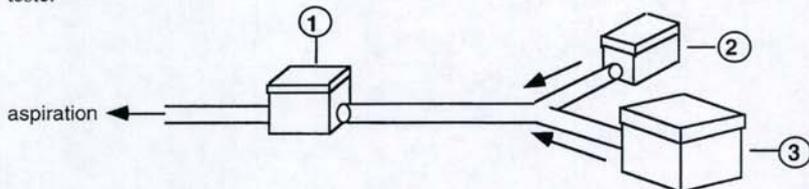


Figure 3. Schéma de l'olfactomètre utilisé pour les tests d'attraction sexuelle "à distance". L'essaimage placé dans la boîte plastique (1) est libre de remonter le courant d'air (sens d'aspiration selon les flèches) et de rejoindre les papiers-tests en (2) ou en (3).

Figure 3. Diagram of the olfactory-device used for "long-range" sexual attraction. Alates put in the plastic box (1) is free to move through draught (suction direction is given by arrows) and reach test-papers in (2) or (3).

## RESULTATS

Essaimages et comportements sexuels :

Les essaimages de *Macrotermes annandalei* ont lieu au mois de juin, le lendemain d'une forte pluie. Les fentes d'essaimage sont ouvertes dès la tombée de la nuit aux environs de 19h00 mais l'essaimage qui ne dure qu'une dizaine de minutes n'aura lieu qu'aux environs de 04h30 du matin, juste avant le lever du jour. Ce moment correspond aux minima des températures journalières (26-28°C en moyenne) alors que les températures sont généralement très élevées à cette période de l'année, atteignant en moyenne 38-40°C à l'ombre pour les maxima. Après un vol lourd de quelques minutes, de 1 à 3 mètres au-dessus du sol, la femelle se pose sur un substrat vertical (plante, tronc...) et adopte alors une position d'appel très particulière. Elle reste immobile, la tête en bas, les ailes écartées et immobiles. Les cinq premiers segments abdominaux sont contractés alors que les cinq derniers sont activement distendus et bien écartés les uns des autres, les membranes intersegmentaires bien visibles. Les bords antérieurs des tergites 6 à 10 et des sternites 6 et 7 sont ainsi bien dégagés (figure 4). En revanche la glande sternale "classique" du 5ème sternite, commune à toutes les castes de quasiment toutes les espèces de termites, n'est pas exposée. Le mâle est attiré par la femelle à plusieurs mètres de distance et se pose directement à quelques dizaines de centimètres de celle-ci. Il se met alors fébrilement à la recherche de sa partenaire se déplaçant jusqu'à entrer en contact antennaire avec elle mais pouvant passer très près, à moins de deux centimètres, sans la repérer. Dès que le mâle a rejoint la femelle, le couple se met en marche et se désaille (promenade nuptiale). Lors du tandem, le mâle garde le contact en permanence avec sa partenaire grâce à ses palpes buccaux et ses antennes et lèche activement et uniquement les derniers tergites de la femelle. Celle-ci ne frotte pas son abdomen sur le substrat et ne dépose donc pas de piste. Si le couple est séparé pendant le tandem la femelle stoppe immédiatement sa marche et reprend sa position d'appel. Le mâle n'est pas capable de retrouver directement sa partenaire et il doit de nouveau se mettre à sa recherche.

Le comportement sexuel de *M. barneyi* ne diffère que très peu de celui de *M. annandalei*. Il existe un décalage temporel de 24h00 entre les essaimages des deux espèces car ceux-ci n'ont lieu que le surlendemain d'une forte pluie pour *M. barneyi*. Les essaimages se déroulent de façon strictement identique pour les deux espèces, seule la position d'appel de la femelle diffère légèrement. Les femelles distendent un tergite supplémentaire exposant le bord antérieur des tergites 5 à 10 et des sternites 6 et 7. De même que pour *M. annandalei*, la glande sternale 5 des femelles de *M. barneyi* n'est jamais exposée.

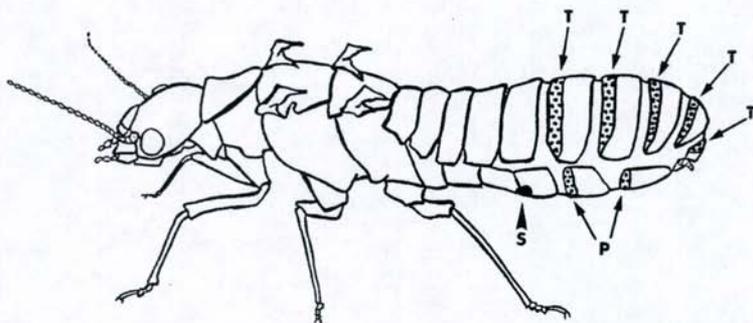


Figure 4. Schéma de la posture d'appel d'une femelle de *M. annandalei*. P : glandes sternales postérieures, T : glandes tergaes, S : glande sternale 5.

Figure 4. Diagram of female-calling posture of *M. annandalei*. P : posterior sternal glands, T : tergal glands, S : sternal gland of the fifth sternite.

L'étude anatomique des différentes parties abdominales dégagées par les femelles lors du comportement sexuel nous a permis d'observer qu'elles correspondent à des zones glandulaires. *M. annandalei* possède des glandes tergales le long du bord antérieur des tergites 6 à 10. Pour *M. barneyi*, les glandes tergales se situent le long du bord antérieur des tergites 5 à 10. Les deux espèces de *Macrotermes* possèdent aussi le long du bord antérieur des sternites 6 et 7 des glandes sternales postérieures. L'étude anatomique des glandes de ces *Macrotermes* fera l'objet d'une publication ultérieure.

Nous avons testé l'activité biologique des trois types de glandes des sexués, la glande sternale du 5ème sternite, les glandes tergales et les glandes sternales postérieures.

#### Tests biologiques :

##### -Tests de suivis de pistes :

Les glandes tergales et sternales postérieures des imagos femelles n'induisent aucun suivi de piste de la part des grands ouvriers quels que soient les solvants ou les concentrations utilisés. Seuls des extraits de la glande sternale 5 dans des solvants apolaires (hexane, dichlorométhane) induisent des suivis de pistes. L'activité d'un extrait de glande sternale 5 d'un ailé est comparable à l'activité d'un extrait de glande sternale 5 d'un grand ouvrier (elles sont par ailleurs de taille équivalente).

##### -Tests d'attraction sexuelle :

L'étude du comportement sexuel a mis en évidence que seuls les individus mâles ayant effectué leur vol d'essaimage sont capables de répondre positivement aux tests d'attraction sexuelle. Cette réceptivité sexuelle disparaît en quelques jours.

Pour les tests d'attraction sexuelle "de contact", quels que soient les solvants utilisés, les extraits de glandes sternales 5 n'attirent pas les mâles (tableau 1, colonne 1). Les extraits de glandes tergales et de glandes sternales postérieures peuvent induire une grande excitation et une forte attraction sexuelle des mâles (tableau 1, colonnes 2 et 3), sauf pour les extraits réalisés dans l'hexane qui n'induisent aucune excitation ni attraction des mâles.

solvant	glandes		
	sternale 5	tergales	sternales postérieures
eau	11,6 / 6,8 (ns)	172,0 / 3,3 (s)	192,8 / 3,1 (s)
dichlorométhane	20,2 / 9,2 (ns)	119,3 / 4,9 (s)	187,0 / 2,0 (s)
acétone	3,0 / 1,0 (ns)	108,5 / 2,8 (s)	96,2 / 4,6 (s)
hexane	16,0 / 4,8 (ns)	18,3 / 7,3 (ns)	18,0 / 4,0 (ns)

**Tableau 1.** Tests d'attraction sexuelle "de contact" pour *M. annandalei*. La première valeur est le temps moyen (en secondes) passé par les mâles sur les papiers-tests qui est significativement (S) ou non-significativement (NS) différent du temps moyen passé par les mâles sur les papiers-témoins (seconde valeur) pendant les 300 secondes des tests. Les papiers-tests sont imprégnés d'extraits de glandes à 1/2 équivalent-femelle dans différents solvants.

**Table 1.** *M. annandalei*. "contact" sexual attraction bioassays. First number is mean length of times (in seconds) males had spent on test-papers which is significantly different (S) or not significantly different (NS) from mean length of times they had spent on control-papers (second number) during the 300-second test duration. Gland extract concentration is 1/2 female-equivalent.

L'attractivité d'un extrait d'une seule glande tergale se révèle à peu près identique à l'attractivité d'un extrait d'une seule glande sternale postérieure. Cette attractivité est variable en fonction de la concentration des extraits (tableau 2).

concentration	1	5.10 <sup>-1</sup>	10 <sup>-1</sup>	10 <sup>-2</sup>
test / témoin	270,4 / 1,8	172,0 / 3,3	96,2 / 6,0	64,0 / 9,4

**Tableau 2.** Attractivité des glandes tergales en tests d'attraction sexuelle "de contact" pour *M. annandalei*. Le premier chiffre est le temps moyen (en secondes) passé par les mâles sur les papiers-tests, imprégnés d'extraits de glandes tergales de différentes concentrations dans l'eau par rapport au temps moyen qu'ils ont passé sur les papiers-témoins (second chiffre) pendant les 300 secondes des tests. Les concentrations des extraits glandulaires sont données en équivalent-femelle.

**Table 2.** *M. annandalei*. Tergal gland activity in "contact" sexual attraction bioassays. First number is mean length of times (in seconds) males had spent on test-paper in comparison with mean length of times they had spent on control-paper (second numbers) during the 300-second test duration. Tergal gland extracts are performed in water, concentrations are given in female equivalent.

Les tests d'attraction sexuelle "à distance" donnent des résultats similaires et sont résumés dans le tableau 3. Les extraits de glandes sternales 5 n'induisent jamais d'excitation ni d'attraction des mâles. Seuls des extraits de glandes tergales et de glandes sternales postérieures peuvent induire une attraction sexuelle chez les mâles et seulement pour des extraits réalisés au moyen de solvants polaires (eau, acétone, dichlorométhane). Les extraits réalisés dans des solvants apolaires (hexane) se révèlent biologiquement inactifs.

solvant	glandes		
	sternale 5	tergales	sternales postérieures
eau	-	+++	+++
dichlorométhane	-	++	++
acétone	-	++	++
hexane	-	-	-

**Tableau 3.** Réponses très positives (+++), positives (++) ou négatives (-) des mâles de *M. annandalei* aux tests d'attraction sexuelle "à distance".

**Table 3.** *M. annandalei* males very positive (+++), positive (++) or negative (-) responses to "long-range" sexual attraction bioassays.

En situation de choix, quel que soit le test, les mâles ne montrent pas d'attraction sexuelle préférentielle pour un type de glande particulier, pour des extraits de même concentration de glandes tergales et de glandes sternales postérieures. Il n'y a pas non plus d'effet synergique (ou antagoniste) des extraits des différentes glandes. Avec ces tests, on ne peut donc mettre en évidence une activité biologique qui soit différente pour les glandes tergales et les glandes sternales postérieures. Tous les extraits de ces glandes dans des solvants polaires sont attractifs pour les mâles.

Spécificité des phéromones sexuelles :

Les tests d'attraction sexuelle croisée entre *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi* révèlent qu'il existe une spécificité très nette des phéromones sexuelles de ces espèces, les extraits des glandes sexuelles des femelles d'une espèce de *Macrotermes* n'induisant ni excitation ni attraction sexuelle chez les mâles de l'autre espèce (tableau 4).

glandes tergales (1/2 equivalent femelle)	mâles testés	
	M. annandalei	M. barneyi
M. annandalei	172,0 / 3,3	18,4 / 10,8
M. barneyi	24,4 / 13,0	112,2 / 8,8

**Tableau 4.** Tests d'attraction sexuelle croisée entre *M. annandalei* et *M. barneyi*. Le premier chiffre est la moyenne des temps (en secondes) passé par les mâles sur les papiers-tests. Le second chiffre est la moyenne des temps qu'ils ont passé sur les papiers-témoins pendant les 300 secondes de durée des tests.

**Table 4.** Interspecific sexual attraction bioassays between *M. annandalei* and *M. barneyi*. First number is mean length of times (in seconds) males had spent on test-paper. Second number is mean length of times they had spent on control-paper during the 300-second test duration.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez toutes les espèces où elles ont été isolées, les phéromones sexuelles sont émises par les femelles, sauf chez *Hodotermes mossambicus* où c'est le mâle qui expose sa glande sternale et attire la femelle (Grassé, 1984). Jusqu'à présent, on ne connaissait que deux types de glandes impliquées dans le comportement sexuel des termites, la glande sternale "classique" du 5ème sternite commune à toutes les castes et espèces de termites et les glandes tergales, présentes uniquement chez certaines espèces. On considérait donc qu'il n'existait que deux grands types de comportement sexuel chez les termites :

- Les femelles ne possèdent pas de glandes tergales, la phéromone sexuelle est alors émise par leur glande sternale 5. Cette glande est très généralement hypertrophiée et présente une dualité de fonctions. La phéromone sexuelle est identique à la phéromone de piste produite par la glande sternale des ouvriers mais elle est sécrétée en beaucoup plus grande quantité (Mac Dowell & Oloo, 1984 ; Bordereau et al., 1991 ; Laduguie et al, 1994).

- Les femelles possèdent des glandes tergales : la phéromone sexuelle est aussi émise par leur glande sternale 5 (action attractive) mais elle est associée à des sécrétions des glandes tergales dont le rôle principal paraît être de renforcer la cohésion du couple pendant la promenade nuptiale. Néanmoins, selon Leuthold (1975) les sécrétions de la glande sternale de la femelle de *Trinervitermes bettonianus* sont plus attractives en test d'attraction sexuelle "de contact", et joueraient un rôle plus important dans le maintien du tandem, que les sécrétions des glandes tergales.

Les deux seules phéromones sexuelles isolées et identifiées chez les termites sont le n-tetradecyl propionate chez *Reticulitermes flavipes* (Clément et al., 1986) et le (Z,Z,E)-3,6,8-dodécatrien-1-ol chez *Pseudacanthotermes spiniger* (Bordereau et al., 1991) et *Reticulitermes santonensis* (Laduguie et al., 1994). Ces phéromones sont uniquement sécrétées par la glande sternale 5 des femelles.

Chez *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi*, les tests biologiques montrent clairement que nous sommes en présence d'un modèle tout à fait original où la glande sternale 5 ne joue strictement aucun rôle et où seules les glandes propres aux sexués interviennent. C'est la première fois que le rôle de ces glandes dans le comportement sexuel des sexués est ainsi établi. Les glandes tergales et les glandes sternales postérieures sécrètent une ou des phéromones sexuelles qui permettent à la femelle d'attirer un mâle à plusieurs mètres de distance. Lors de la promenade nuptiale, le mâle lèche activement les sécrétions très attractives des tergites de la femelle. Les phéromones sexuelles des femelles de *M. annandalei* et *M. barneyi* agissent donc sur les mâles à la fois à distance et par contact. Dans le cas de ces deux espèces de *Macrotermes*, la phéromone de piste et la phéromone sexuelle sont deux molécules bien distinctes et sécrétées par des glandes différentes, respectivement la glande sternale 5 pour la phéromone de piste et les glandes tergales et sternales postérieures pour la phéromone sexuelle.

Les phéromones sexuelles et les phéromones de pistes des termites semblaient jusqu'à présent présenter peu de spécificité puisque ces molécules sont communes à plusieurs espèces, le ZZE-dodécatrienol étant par exemple à la fois la phéromone de piste et la phéromone sexuelle de plusieurs espèces de termites appartenant même à des genres

différents (Pasteels et Bordereau, 1998). Le cas de *M. annandalei* et *M. barneyi* se révèle là encore original puisque chacune des deux espèces, pourtant biologiquement très proches, possède une phéromone sexuelle qui lui est spécifique, participant ainsi à son isolement reproducteur.

La nature même des phéromones sexuelles de *M. annandalei* et *M. barneyi* apparaît aussi comme étant particulière puisque ces molécules sont très polaires (l'eau étant le solvant qui donne des extraits présentant la plus forte activité biologique) alors que les phéromones identifiées jusqu'à présent sont relativement apolaires.

Le comportement sexuel des termites pourrait finalement s'avérer bien moins homogène que prévu chez ces insectes et mériterait donc d'être étudié plus avant chez d'autres espèces de différents degrés évolutifs.

## REFERENCES

- Ampion M. and A. Quennedeu, 1981. The abdominal epidermal glands of termites and their phylogenetic significance. In: *Biosystematics of social insects*. Howse P. E. et Clément J. L. Eds. Academic Press, London : 249-261.
- Buchli H., 1960. Les tropismes lors de la parade des imagos de *Reticulitermes lucifugus*. *Vie et milieu* 11: 308-315.
- Bordereau C., A. Robert, O. Bonnard and J.L. Le Quéré, 1991. (3Z,6Z,8E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol : sex pheromone in a higher fungus-growing termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol.* 17 : 2177-2191.
- Clément J.L., Lloyd H., Nagnan P. and M.S. Blum, 1986. Le n-tétradécyl propanoate, la phéromone d'attraction sexuelle de *Reticulitermes flavipes*. *Act. Coll. Ins. Soc.* 3 : 87-95.
- Grassé P.P., 1984. *Termitologia* T2, Masson Ed. 613p.
- Laduguie N., A. Robert, O. Bonnard, F. Vieau, J.L. Le Quéré, E. Sémon and C. Bordereau, 1994. Isolation and identification of (3Z,6Z,8E)-dodecatrien-1-ol in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera : Rhinotermitidae) : Roles in worker trail-following and in alate sex-attraction behavior. *J. Insect Physiol.* 40 : 781-787.
- Leuthold R. H., 1975. Orientation mediated by pheromones in social insects. In: *Pheromones and defensive secretions in social insects*. Noirot C., Howse P.E. and Le Masne G. *Symposium IUSSI*, Dijon : 197-211.
- Mac Dowell P.G. and G.W. Oloo, 1984. Isolation, identification and biological activity of trail following pheromone of termite *Trinervitermes bettonianus* (Sjöstedt) (Termitidae : Nasutitermitidae). *J. Chem Ecol.* 10 : 835-851.
- Pasteels J.M., 1972. Sex specific pheromone in a termite. *Experientia* 28 : 105-106.
- Pasteels J.M. and C. Bordereau, 1998. Releaser pheromones in Termites. In : *Pheromone communication in social insects*, R. K. Vander Meer, M. D. Breed, M. L. Winston and K. E. Espelie editors. Westview Press, Boulder : 368p.
- Wall M., 1969. Untersuchungen über die Tergaldrüse der Termiten *Kaloterмес flavicollis* (Fabr.) (Isoptera). *Proc. VIth Congress IUSSI* : 295-297.

**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**

**Florent Vieau**

Laboratoire de Biologie animale Faculté des Sciences et Techniques 2 Rue de La Houssinière 44322 Nantes Cedex 3

**Résumé:** Les deux espèces sont séparables par l'examen des soldats (mandibule gauche, labre). *R. santonensis* a des caractères d'espèce introduite: distribution spatiale agrégée à partir des environnements humains, cycle reproducteur produisant beaucoup de néoténiques, sans essaimage viable; *R. lucifugus (grassei)* est distribué de manière aléatoire avec essaimage viable et possibilité de bouturage plus faible (% de néoténiques inférieur).

**Mots clés:** soldats, distribution spatiale, cycle reproducteur, néoténiques.

**Summary:** Comparative biology of *Reticulitermes santonensis* Feytaud and *Reticulitermes lucifugus* Rossi (Isoptera, Rhinotermitidae) in France: Morphologic differences between soldiers, urban and forestry distribution, reproductive cycle.

Both species are to notice by the examination of the soldiers (left mandible, labrum); *R. santonensis* shows introduced species characters (spatial distribution in aggregated way from human environments, reproductive cycle giving rise to many neotenic without available swarming; *R. lucifugus (grassei)* is distribute at random, with available swarming and smaller budding potentiality (lower rate of neotenic).

**Key words:** soldiers, spatial distribution, reproductive cycle, neotenic.

### Introduction

Buchli (1958) souvent cité pour ses études fondamentales sur ces termites, les confond: ils ont en effet de grandes ressemblances morphologiques; *R. santonensis* Feytaud (Charente et Charente-Maritime) est pour cet auteur, une variété régionale nordique de *R. lucifugus* Rossi. Clément (1978) les a séparés et défini 4 sous-espèces dans l'espèce *lucifugus* Rossi: *grassei* (Sud-ouest, forêt des Landes), *banyulensis* (Languedoc-Roussillon), *corsicus* (Corse), *lucifugus* (Sud-est). La connaissance des caractères distinctifs de chaque caste est cependant incomplète; les soldats n'ont fait l'objet que d'une étude préliminaire (Vieau, 1993). La distribution territoriale (Clément, 1977) est restée tributaire des études de Buchli, notamment pour *R. santonensis* dont le statut en milieu naturel doit être revu afin de tester l'hypothèse, souvent avancée (Bagnères et al., 1990), mais jamais démontrée, de son origine introduite, alors que *R. lucifugus* serait une espèce indigène (Feytaud, 1924); les cycles reproducteurs doivent être étudiés séparément et non fusionnés comme chez Buchli (1958), les Rhinotermitidae introduits produisant beaucoup de reproducteurs secondaires (néoténiques) (Lenz et Barrett, 1982).

## Matériel et méthodes

**Les soldats:** on a comparé les labres et six mesures: mesure mandibulaire (Vieau, 1993), largeur de la tête, longueur et largeur du prothorax, longueurs des tibias 2 et 3.

**La distribution territoriale :** en milieu naturel, *R. santonensis* et *R. l. grassei* ont été comparées à partir de sites (Clément, 1977, Vieau, 1993) qui ont été classés en 3 aires: une aire à *R. santonensis* au nord (forêts de, La Baule, St Jean de Monts, Olonne, et des Saumonards dans l'île d'Oléron), une aire de sympatrie (Forêts de La Coubre et des Combots d'Ansoine près de Royan), une aire à *R.l. grassei* (forêt des Landes: Hourtin, Carcans, Lacanau, La Teste, Mimizan, Vielle St Girons, Bazadais).

Dans ces forêts de pins maritimes, on a échantillonné des souches (20 choisies au hasard) à l'intérieur de n carrés d'approximativement 100 m de côté pour chacun des sites; un coefficient de distribution des colonies de termites, D, résultant du nombre de souches contaminées, a été affecté à chaque carré: D0 (0), D1 (1 à moins de 5), D2 (5 à moins de 10), D3 (10 à 20). La moyenne (m) de D, comparée à sa variance (v), permet de classer les biotopes en 3 catégories:  $v > m$  (sur-dispersion),  $v = m$  (dispersion au hasard),  $v < m$  (sous-dispersion) (Frontier et Pichod-Viale, 1991). La simple répartition des deux espèces en milieu urbain a aussi été étudiée, sans le calcul de D.

**Les cycles reproducteurs:** chez ces termites, les stades post-embryonnaires s'organisent en deux lignées divergentes après un tronc commun larvaire à deux stades: la lignée neutre, ouvrière et la lignée nymphale, sexuée (Noirot, 1985); ici, seules les lignées sexuées ont été comparées chez *R. santonensis* et *R.l. grassei*: elles commencent donc à partir du stade post-embryonnaire 3, N3 (premier stade nymphal). La succession des stades a été établie à partir de la largeur de la tête et de la longueur du tibia 3 qui augmentent à chaque stade.

La lignée sexuée produit chaque année (au printemps), à la fois des reproducteurs primaires (essaimage, ailés, Al1) et secondaires (néoténiques, Neo)); par échantillonnage (Vieau, 1994, 1996), on a comparé le % d' Al par rapport à l'ensemble des reproducteurs (Al+Neo) chez *R. santonensis* et *R.lucifugus (grassei et banyulensis)* 1 à 2 mois avant l'essaimage, des prélèvements trop rapprochés d'essaimage étalés comme le sont ceux de ces espèces (Buchli, 1958) risquant de provoquer des pertes d'individus.

Le logiciel de statistiques Stat View 02 a servi pour ces études.

## Résultats

### A ) Les soldats

#### 1) Comparaison des mesures:

La sous-espèce *corsicus* n'a pas été étudiée et dans la sous- espèce *banyulensis*, les populations de Banyuls ont été séparées après examen des résultats car elles présentaient des mesures différentes des populations voisines.

Sur les six mesures prises une seule s'est avérée discriminante pour séparer *R.santonensis* de l'ensemble *R. lucifugus*: la mesure mandibulaire (Mes. mand.) (tabl.1, fig.1) (distance, en mm, entre le sommet de la mola et l'extrémité de la mandibule, sur la mandibule gauche), les autres se recouvrant plus ou moins.

Pour cette mesure, *R.santonensis* (1) (0,969+0,033) est bien séparé de l'ensemble *R. lucifugus* (2,3,4,5) d'où ressortent les soldats de *banyulensis* (3) (0,883+0,021), à l'exception de la population de Banyuls même (4) (0,824+0,028); les populations des deux autres sous-espèces, *R.l.grassei* (2) (0,809+0,20) et *R.l.lucifugus* (5) (0,816+0,019), sont semblables.

Esp/ss.Esp	1,2	1,3	1,4	1,5	2,3	2,4	2,5	3,4	3,5	4,5
t	26,38	15,12	16,98	20,49	-16,62	-2,31	-1,2	9,49	12,92	1,16
p	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	0,024	0,234	<,0001	<,0001	0,252

Tabl. 1- Test t pour les mesures mandibulaires; comparaison par espèces-ss.espèces  
Tabl. 1- Mandibular measures t test; compared by species- sb. species.

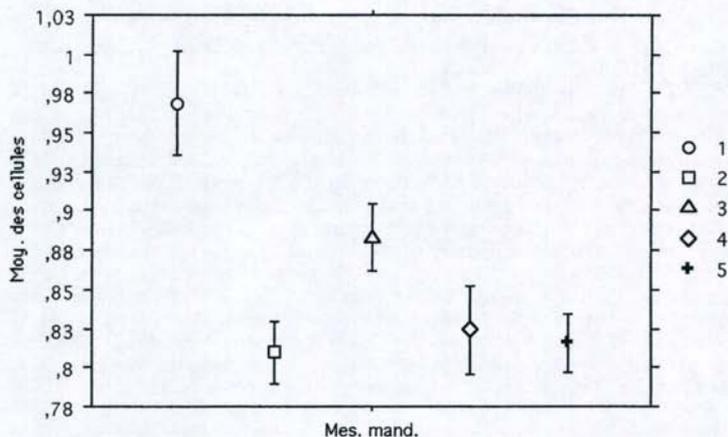


Fig. 1 - Moyennes des mesures mandibulaires (mm)

Barres d'erreurs:  $\pm 1$  Déviation(s) standard(s)

1 *R. santonensis* (n=44); 2 *R.l. grassei* (n=40);

3 *R.l. banyulensis* (n=50); 4 *R.l. banyulensis* (Banyuls) (n=20)

5 *R.l. lucifugus* (n=23)

Fig. 1 - Average mandibular measures (mm)

Error bars :  $\pm$  standard (s) deviation (s)

## 2) Examen des labres: fig.2.

Les mesures de longueur et de largeur ne sont pas discriminantes, seule la forme permet de différencier les labres de *santonensis* (apex arrondi) des labres de l'ensemble *lucifugus* (apex pointu); la forme générale de la moitié apicale peut être variable surtout chez *R.santonensis*.

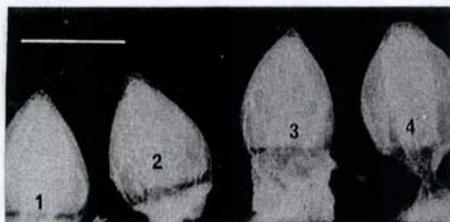


Fig.2- Série de labres: *R.l. lucifugus* 1, *banyulensis* 2, *grassei* 3

*R. santonensis* 4 ; trait= 0,4 mm.

Fig.2-Labrum range: *R.l. lucifugus* 1, *banyulensis* 2, *grassei* 3

*R.santonensis* 4 ; bar= 0,4 mm.

## B) La distribution spatiale

### 1) En milieu naturel:

Le Tableau 2 montre que les deux espèces ne sont mélangées dans aucun carré; les échantillons de *R. santonensis* sont, à une exception près, de valeur D3.

La moyenne  $m$  de  $D$  des 52 carrés de l'aire à *R. santonensis* (1,2,3,4), est de 0,750 ( $v= 1,721$ ), et celle de l'aire à *R.l.g.* (50 carrés) (7,8,9,10,11,12,13) de 0,740 ( $v=0,849$ ).

Dans l'aire où il y a sympatrie (65 carrés) (5,6): *R.s.*,  $m=0,292$  ( $v=0,773$ ); *R.l.g.*,  $m=1,323$  ( $v=1,378$ ).

Pour *R. santonensis*, la moyenne de D est donc très inférieure à sa variance: la distribution est de type agrégé (sur-dispersion); pour *R.l.g.*, on est plus près d'une dispersion de type aléatoire: la variance est proche de la moyenne. Chez *R. santonensis*, les sites sont soit périphériques à la forêt et contigus à des zones habitées (maximum d'extension observée en forêt, environ 2 ha, avec pénétration d'une centaine de mètres en forêt à partir des sites urbanisés), soit sous forme de taches en forêt dont la présence s'explique par une implantation humaine actuelle (ex: Maison forestière) ou passée; dans ce dernier cas on constate que les sites répertoriés par Clément (1977) au sein de la forêt de La Coubre, correspondent à l'emplacement d'un ancien terminal ferroviaire aujourd'hui disparu (documents de l'Office National des Forêts); de même on peut expliquer la présence du seul carré de *R. santonensis* qui ait été trouvé (pour 25 *R.l.g.*) dans la forêt des Combots d'Ansoine (sud de la forêt de La Coubre) par la présence d'un village forestier où, il y a quelques décennies, une importante scierie générait de nombreux transports (enquête auprès des habitants).

Forêts	Total Carrés	DO	Répartition des carrés terminés par valeurs D		
			D1	D2	D3
1 La Baule 44	6	4			2 Rs
2 St J. de Monts 85	6	5			1 Rs
3 Olonne 85	15	12			3 Rs
4 Saumonards (Oléron) 17	25	18			7 Rs
5 La Coubre 17	32	9	1 Rs		5 Rs
			5 Rlg	10 Rlg	2 Rlg
6 Combots d'Ansoine 17	33	7			1 Rs
			7 Rlg	6 Rlg	12 Rlg
7 Hourtin 33	4	2	1 Rlg	1 Rlg	
8 Carcans 33	12	7	4 Rlg		1 Rlg
9 Lacanau 33	10	5	4 Rlg	1 Rlg	
10 La Teste 33	3	2	1 Rlg		
11 Mimizan 40	10	5	4 Rlg		1 Rlg
12 Vielle St Girons 40	6	0	2 Rlg	2 Rlg	2 Rlg
13 Landes Bazadais 33	5	4	1 Rlg		

Tabl.2- Echantillonnage en forêt de 13 sites (voir flèches Fig.3) localisés par leur numéro de département - total carrés= nombre de carrés échantillonnés pour chaque forêt; valeurs D= coefficient (voir texte) mesurant le nombre de souches contaminées par carré; espèces : *Rs* = *R. santonensis*; *R.l.g.* = *R. lucifugus grassei*.

Tabl.2- Forestry samples of 13 sites (see arrows Fig.3) located thanks to their department number - total squares = total of sampled squares in each forest; D values= coefficient (see text) measuring the number of contaminated stumps in each square; species : *Rs*= *R. santonensis*; *R.l.g.*= *R. lucifugus grassei*.

## 2) En milieu urbain

Aucune agglomération au nord du département de la Charente-Maritime, sur les 20 échantillonnées (Fig.3), n'est touchée par *R.l.grassei*: la contamination provient de *R.santonensis*; par contre ce dernier s'étend largement vers le sud dans les cités de la rive droite de la Garonne (8 échantillons), surtout le long de la vallée du Tarn, alors que les cités de la rive gauche ne sont que peu concernées par le termite de Saintonge.

(4 échantillons, dans des agglomérations côtières, périphériques à la forêt landaise, du nord au sud: Soulac, Andernos, Arcachon et Anglet): les villes et villages des Landes sont parasités par *R.l.grassei* ; pour la ville d' Albi , au bord du Tarn, tous les prélèvements examinés, plus d'une trentaine, sont constitués par *R. santonensis*, par contre à Bordeaux et dans sa banlieue, il y a un mélange de *R. santonensis* et de *R. l. grassei*.



Fig. 3- Distribution urbaine de *R. santonensis* (étoiles noires)(n= 44 agglomérations échantillonnées) et de *R. lucifugus* (étoiles claires)(n=59), dans les départements français (moins la Corse)- Flèches numérotées: forêts échantillonnées (voir paragraphe B, 1)

Fig.3- Urban distribution of *R. santonensis* (black stars) (n=44 sampled towns) and of *R. lucifugus* (clear stars) (n=59) , in french departments (excepted for Corse)- Numbered arrows: sampled forests (see paragraph B, 1)

### C) La lignée nymphale et les sexués dans les cycles reproducteurs:

#### 1) les stades

Dans la lignée nymphale de *R.l.grassei* (fig.4, 1) il y a 5 stades de nymphes brachyptères et un stade de nymphes à longs fourreaux alaires (Nifa), ce dernier précédant la mue imaginale d'où sortent les individus ailés; les quatre premiers stades brachyptères se succèdent régulièrement du stade 3, N3 (les premières nymphes) jusqu'au stade 6, N6; par la suite et de façon saisonnière dans la nature, au mois d'août, les populations de N6 évoluent pour donner soit un dernier stade brachyptère (Nb), soit le stade Nifa: les mesures de ces deux stades se recouvrent; au printemps de l'année suivante, les Nifa muent en sexués ailés (sexués primaires) et les Nb en néoténiques brachyptères, sexués secondaires, Neob, les seules formes néoténiques observables; les néoténiques fonctionnels aptères, issus d'ouvriers, n'ont pas été vus ; les Nb sont des stades pré-

néoténiques déviants et non des N7 comme établi par Buchli (1958), les N7 étant les Nlfa. Dans la lignée nymphale de *R. santonensis* (fig.4,2), les stades N3 sont distinguables, alors que les autres, vraisemblablement les N456, forment un ensemble; pour le reste, c'est le même déroulement que chez *R.l.grassei*, mais les Nb se différencient 1 mois plus tôt et sont mieux séparés des autres stades brachyptères que chez *R.l.grassei*: ils proviennent de nymphes dont les tibia3 se situent entre 0,8 et 0,9 mm, c'est à dire des nymphes les plus âgées de l'ensemble N456.

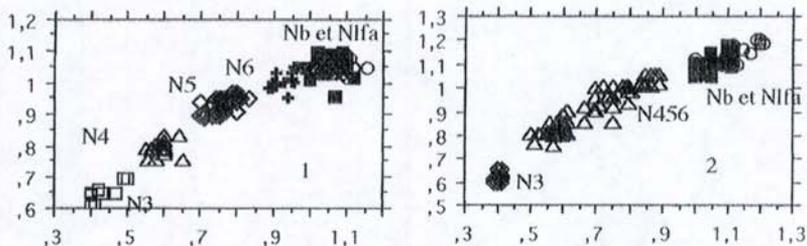


Fig.4 - Stades des lignées nymphales de *R. l.grassei* (1) et *R. santonensis* (2); longueur Tibia3 (x), largeur de la Tête (y) (mm); Nb=cercles clairs, Nlfa=carrés noirs. Nombre d'individus mesurés par espèce et par stade ou ensemble de stades:

(1) N3,4,5,6=100; Nb=31; Nlfa=30; (2) N3=14; N456=89; Nb= 50; Nlfa= 40  
 Fig.4 -Stages in the nymphal lines of *R. l.grassei* (1) and *R. santonensis* (2): Tibia3 length (x), head width (y) (mm) ; Nb=clear circle, Nlfa=black squares; numbers of measured individuals in each stages or grouped stages for each species:

(1) N3,4,5,6 =100; Nb=31; Nlfa=30; (2) N3 =14; N456 = 89; Nb = 50; Nlfa= 40

Le tableau 3 montre d'autre part que pour les dimensions considérées, les sexués secondaires (2), et les sexués primaires (1) sont significativement plus grands (voir légende) chez *R. santonensis* (n=40) que chez *R.l.grassei* (n=40).

	2, Tête	2, Tibia	1, Tête	1, Tibia
<i>R. santonensis</i>	1,203+0,16	1,289+0,40	1,118+0,28	1,193+0,26
<i>R.l.grassei</i>	1,068+0,23	1,107+0,42	1,056+0,27	1,131+0,37
Test t	t=29,709	t=18,964	t=8,137	t=7,644

Tabl. 3 -Mesures moyennes (mm) (+-sd) de la largeur de la tête et de la longueur du tibia3 des sexués secondaires (2) et primaires (1); les différences sont significatives (p<0,0001).  
 Tabl. 3 -Secondary (2) and primary (1) reproductives average head width and average tibia 3 length (mm) (+-sd); the differences are significant (p<0,0001).

## 2) pourcentages attendus d'aîlés 1 à 2 mois avant l'essaimage : Tabl.4

Les nymphes Nb et Nlfa se rassemblent près de la surface des souches 1 à 2 mois avant l'essaimage (Vieau, 1994); la population de Nb mue progressivement en néoténiques brachyptères (Neob) et les Nlfa en sexués aîlés (Al); en additionnant d'une part les individus Nb et Neob (potentiel de néoténiques, Neo) et d'autre part les individus Nlfa et Al (potentiel de sexués aîlés, Al), dans des échantillons comportant au moins 100 insectes ou plus de ces stades (Vieau 1994), on peut calculer le % attendu de reproducteurs aîlés (% Al) produit par colonie par rapport à la totalité des reproducteurs attendus.

On verra alors que la moyenne des % potentiels d'aîlés chez *R. santonensis* (27,68 + 26,85) (Tabl.4 A) est faible par rapport à celle de *R.lucifugus* (Tabl.4 B) ( 82,7+ 17,76); il peut y avoir dans un biotope des variations importantes, conséquences d'expositions, de températures et d'état du bois (dégradation plus ou moins avancée) différents.

Sites: A	Dp	Neo-Al	% Al
La Baule	44f	128-8	5,9
		115-15	11,54
		150-16	9,64
		120-300	71,43
		120-198	62,26
		138-390	73,86
Nantes	44v	704-115	14,04
St J.de Monts	85f	413-69	14,32
Sables d'Olonne		178-69	27,94
Olonne		230-5	2,13
Ile d'Oléron	17f	705-80	10,19
		91-200	68,72
		181-9	4,74
		123-0	0
		150-14	8,54
		127-27	17,53
		125-113	47,48
		182-314	63,31
		161-239	59,75
		228-8	3,39
La Coubre	17f	102-0	0
StMédard en J.	33v	76-36	32,14
<b>Moyenne % Al : 27,68 +-26,85</b>			

Sites: B	Dp	Neo-Al	% Al
Ile d'Oléron	17f	64-122	65,59
La Coubre	17f	20-111	84,73
		30-250	89,28
		0-150	100
C.d'Ansoine	17f	50-82	62,12
		29-115	79,86
Les Landes	33v	1-127	99,21
	33f	86-59	40,68
	33v	10-95	90,47
	40f	16-144	90
	40f	6-106	94,64
	40f	20-196	89,82
	40f	42-370	89,8
	33f	4-100	96,15
	40f	34-300	89,82
Roussillon	11b	100-76	43,8
	11b	14-126	90
	11b	8-100	92,59
<b>Moyenne % Al: 82,7 +-17,76</b>			

Tabl.4 - Pourcentages attendus de reproducteurs primaires (aîlés, % Al) par rapport à l'ensemble des reproducteurs attendus (primaires+secondaires), chez *R. santonensis* (A) (8 sites, 22 échantillons) et *R. lucifugus* (B) (5 sites, 18 échantillons), 1 à 2 mois avant l'essaimage ; Dp: numéro du département de prélèvement; f=forêt, v=ville, b=bois; Neo-Al: nombre de néoténiques-nombre d'aîlés, prévisibles par échantillon

Tabl.4 - Primary reproductives expected percentages (alates, % Al) in comparison with the whole expected reproductives (primary+secondary), in *R. santonensis* (A) (8 sites, 22 samples) and *R. lucifugus* (B) (5 sites, 18 samples), 1 to 2 months before swarming time; Dp: sampling department number; f= forest, v=town, b=wood; Neo-Al: neoténics number- alates number, expected by sample.

### Conclusions

L'examen des soldats permet de séparer les deux espèces; les critères retenus complètent ceux (couleur des tibias, forme du post-clypeus) déjà connus pour différencier les autres castes; la forme du labre, qui sert pour séparer des *Reticulitermes* américains (Hostettler et al., 1995), peut néanmoins présenter quelques variations et les deux critères, labre et mandibule, devront être examinés; dans la sous-espèce *banyulensis*, les mesures significativement plus faibles des soldats de Banyuls sont le fait de petites colonies (sujets plus petits) (Thorne and al., 1997), confinées dans des ceps de vigne.

La distribution territoriale de *R. santonensis*, son cycle reproducteur, argumentent en faveur d'une origine introduite; sa distribution, en sympatrie avec *R.l.g.* ou en condition allopatrique, est la même, de type agrégé, liée à l'environnement humain et correspondant à l'occupation spatiale d'une espèce introduite: elle s'éloigne peu du lieu d'introduction (Gay, 1968); sa répartition urbaine de part et d'autre de la Garonne est différente: dense par endroit (Tarn) sur la rive droite, l'espèce est encore absente dans les agglomérations de la forêt landaise (parasitées par *R.l.g.*) sauf à la périphérie côtière. L'explication réside

peut-être dans l'histoire des échanges économiques, plus intenses à partir de la rive droite, les Landes, sur la rive gauche, ayant été longtemps peu pénétrables (Sargos, 1997). La difficulté à séparer des stades dans la lignée nymphale, chez *R. santonensis*, peut être due à une hétérochronie (Vieau, 1994) dans le développement post-embryonnaire des organes, correspondant à une inadéquation avec le climat qui se traduit, à la fin de la lignée, par une néoténie élevée et seule la reproduction par bouturage semble viable ; chez *R. lucifugus* par contre, les reproducteurs fonctionnels primaires peuvent fonder des colonies (% potentiel d'aîlés voisins de 80%) et ils ont été récoltés à l'état physogastre (Feytaud, 1955) : l'espèce se propage par bouturage et essaimage, en milieu naturel. Il faut modifier les conclusions de Buchli (1958), selon lequel *R. lucifugus* (c'est à dire, pour cet auteur, *R. lucifugus* Rossi var. *santonensis* Feytaud et *R. lucifugus* Rossi) " n'a presque pas de chance de se propager sous des conditions naturelles à l'aide des imagos ailés " et les restreindre à *R. santonensis*.

### Remerciements

A Mr. M. Tussac de la Société Dow AgroSciences et, à Mrs G. Estève et F. Veneau.

### References

- 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
- Bagnères, A. G., Clément, J. L., Blum, M. S., Severson, R. F., Joulie, C., Lange, C., 1990. Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* Feytaud: Polymorphism and chemotaxonomy. *J. Chem. Ecol.*, 16, 3213-3224.
- Clément, J. L., 1977. Ecologie des *Reticulitermes* (Holmgren) français (Isoptères). Position systématique des populations. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 102, 169-185.
- Clément, J. L., 1978. Nouveaux critères taxonomiques dans le genre *Reticulitermes* (Holmgren) (Isoptera). Description de nouveaux taxons français. *Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 14, 131-139.
- Feytaud, J., 1924. Le Terme de Saintonge. *C.R.Acad. Sci.*, 171 : 203-205.
- Feytaud, J., 1955. L'extension du péril des termites en France. *Naturalia* 19 : 32-38.
- Frontier, S. et Pichod-Viale, D., 1991. *Ecosystèmes: structures, fonctionnement, évolution* 1 vol., 392 pp., Masson ed., Paris.
- Hostettler, N.C., Hall D.W., Scheffrahn R.H., 1995. Intracolony morphometric variation and labral shape in Florida *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) soldiers: significance for identification. *Florida Entomologist*, 78, 1, 119-129.
- Lenz, M. and Barrett, R. A., 1982. Neotenic formation in field colonies of *Coptotermes lacteus* (Froggatt) in Australia, with comments on the role of neotenicis in the genus *Coptotermes* (Isoptera Rhinotermitidae). *Sociobiol.* 7 : 47-59.
- Noiroi, Ch., 1985. Pathways of caste development in the lower termites. In : *Caste differentiation in Social Insects*, Watson, J.A.L., Okot-Kotber, B. M. & Noiroi, Ch. (eds), Oxford: Pergamon Press, 1 vol., 41-57
- Sargos, J. 1997. *Histoire de la forêt landaise. Du désert à l'âge d'or*. L'Horizon chimérique, Bordeaux, 1 vol. 559 pp.
- Thorne, B. L., Breisch, N. L., Traniello, F. A., 1997. Incipient colony development in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera Rhinotermitidae). *Sociobiol.* 30 (2), 145-159.
- Vieau, F., 1993. Le terme de Saintonge *Reticulitermes santonensis* Feytaud: Terme urbain. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 118 (2): 125-133.
- Vieau, F., 1994. Les stades nymphaux 7 et 8 chez *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae), *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 9, 61-66.
- Vieau, F., 1996. Les variations saisonnières des castes chez le terme *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae) dans un biotope de l'ouest de la France. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 32 (2) : 207-216.

## LES TERMITES DE L'ILE DE LA RÉUNION ET LEUR IMPORTANCE ÉCONOMIQUE

Christian BORDEREAU, Alexis PEPPUY,  
Sophie CONNÉTABLE & Alain ROBERT

"Développement-Communication Chimique", CNRS UMR 5548,  
Université de Bourgogne, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France)  
e-mail : christian.bordereau@u-bourgogne.fr

**Résumé:** Les termites de la Réunion n'ont jamais fait l'objet d'un inventaire détaillé. Quatre espèces seulement ont été signalées jusqu'ici dans cette île: *Cryptotermes pallidus* Rambur, *Neotermes reunionensis* Emerson, *Procryptotermes falcifer* Krishna et *Coptotermes havilandi* Holmgren. La Réunion est une petite île volcanique apparue il y a 3 millions d'années, située à 800 km à l'Est de Madagascar et à 2.000 km des côtes africaines. Son climat est typiquement tropical avec une saison sèche et une saison humide bien marquées. Une collecte a été réalisée en 1996 et 1997 au début de la saison humide, dans les différentes parties de l'île, en milieu naturel et urbain. Neuf espèces ont été identifiées, six Kalotermitidae: *Neotermes reunionensis* Emerson, *Postelectrotermes howa* Wasmann, *Procryptotermes falcifer* Krishna, *Cryptotermes brevis* Walker, *C. dudleyi* Banks, *C. pallidus* Rambur, deux Rhinotermitidae: *Coptotermes havilandi* Holmgren, *Prorhinotermes canalifrons* Sjöstedt, un Termitidae: *Microcerotermes subtilis* Wasmann. *P. falcifer*, *C. pallidus* et *N. reunionensis* sont endémiques à l'archipel des Mascareignes, toutes les autres sont des espèces introduites soit cosmopolites soit présentes à Madagascar avec qui la Réunion entretient de nombreux échanges commerciaux depuis le 19ème siècle. Le termite de bois sec *Cryptotermes brevis* et le termite souterrain *Coptotermes havilandi* causent de très importants dégâts aux habitations en milieu urbain.

**Mots-clés :** termites, île de la Réunion

### **Abstract : The termites of Réunion island and their economical importance**

The termite fauna of Réunion island has never been thoroughly studied. Only four species have been reported from this island of the Mascareignes archipelago, *Cryptotermes pallidus* Rambur, *Neotermes reunionensis* Emerson, *Procryptotermes falcifer* Krishna, and *Coptotermes havilandi* Holmgren. Réunion island, a 3 millions years old volcanic island, is situated 800 km at the east from Madagascar and 2,000 km from the african coastline. The climate is clearly tropical with two well contrasted dry and rainy seasons. A survey of termites was carried out in 1996 and 1997 at the beginning of the rainy season when dispersal flights of most of the species occurred. Nine species were collected, six Kalotermitidae: *Neotermes reunionensis* Emerson, *Postelectrotermes howa* Wasmann, *Procryptotermes falcifer* Krishna, *Cryptotermes brevis* Walker, *C. dudleyi* Banks, *C. pallidus* Rambur, two Rhinotermitidae: *Coptotermes havilandi* Holmgren, *Prorhinotermes canalifrons* Sjöstedt, one Termitidae: *Microcerotermes subtilis* Wasmann. *P. falcifer*, *C. pallidus*, and *N. reunionensis* are endemic species of the Mascareignes archipelago, all the others being introduced species present in Madagascar or cosmopolitan. *Cryptotermes brevis* and *Coptotermes havilandi* are pests causing severe damages to buildings.

**Keywords:** termites, Réunion island

## INTRODUCTION

L'île de la Réunion forme avec les îles Maurice et Rodrigues l'archipel des Mascareignes, situé dans l'océan Indien, près du tropique du Capricorne, à 800 km à l'Est de Madagascar et 2.000 km des côtes africaines. Alors que les termites de l'île Maurice ont été recensés dès 1936 (Moutia) et ceux de Madagascar en 1949 (Cachan), les termites de la Réunion n'ont jamais fait l'objet d'un inventaire précis. Quatre espèces seulement ont été identifiées jusqu'ici, *Cryptotermes pallidus* (Moutia, 1936), *Neotermes reunionensis* Emerson in litt., *Coptotermes havilandi* (Paulian, 1957) et *Procryptotermes falcifer* (Krishna, 1962).

Nous présentons ici les résultats d'une collecte réalisée en 1996 et en 1997.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Méthodes d'échantillonnage

Les termites ont été collectés dans les différentes parties de l'île, en milieu naturel, anthropisé et urbain, de même que dans les divers biotopes s'étagant entre le niveau de la mer et 2.000 mètres d'altitude. La recherche s'est faite à la fois dans les maisons, les arbres dépérissants, les branches mortes tombées à terre et dans le sol. Des échantillons récoltés par des professionnels du traitement anti-termites et des entomologistes ont également été examinés.

Tous nos échantillons ont été comparés aux collections de référence du Natural History Museum de Londres.

### Données géographiques et historiques (guide Arthaud, 1994)

La Réunion est une petite île volcanique d'environ 50 km de diamètre, apparue il y a 3 millions d'années. Le relief s'organise en 3 parties principales avec au Nord la région des anciens volcans transformés en vastes cirques, au Centre une région de hauts plateaux et au Sud-Est le volcan en activité. Le plus haut sommet atteint 3.069 mètres. La zone cultivée (canne à sucre) et habitée est avant tout localisée à la périphérie de l'île jusqu'à 850 mètres d'altitude.

Le climat est nettement tropical avec une saison sèche (15-25°C, Mai-Octobre) et une saison humide plus chaude (27° C de moyenne, Novembre-Avril). Les reliefs peuvent recevoir jusqu'à 3 mètres de pluies annuellement.

Au début de sa colonisation, vers le début du 17<sup>ème</sup> siècle, la Réunion était entièrement boisée, les forêts actuelles occupent encore les 4/10<sup>èmes</sup> de la superficie de l'île et sont présentes jusqu'à 1800 m d'altitude.

Depuis le 19<sup>ème</sup> siècle, la Réunion entretient de nombreux échanges commerciaux avec Madagascar, mais aussi avec l'Inde et la Chine.

## RÉSULTATS

Nous avons recensé en tout 9 espèces, dont 6 espèces de Kalotermitidae, termites de bois sec, 2 espèces de Rhinotermitidae, termites souterrains, 1 seule espèce de Termitidae, termite arboricole xylophage (tableau 1).

1. *Procryptotermes falcifer* Krishna. Ce termite de bois sec est très abondant dans l'île, aussi bien en agglomération urbaine que dans la nature. On le trouve généralement dans les parties mortes d'arbres sur pied. Il ne semble pas avoir un rôle économique important, même s'il peut être à l'origine de dégâts notables dans les forêts de tamarins et de vacoas. Selon Krishna (1962), cette espèce est propre à la Réunion et à l'île Maurice.

2. *Cryptotermes brevis* Rambur. Ce termite cosmopolite originaire des Caraïbes est connu dans le monde entier comme le termite de bois sec le plus destructeur. Il est très largement répandu dans l'île où il est responsable de dégâts importants autant pour les

bois d'oeuvre que pour les archives. Il n'a été récolté que dans les agglomérations et uniquement dans les habitations, jusqu'à 1.200 mètres d'altitude.

3. *Cryptotermes pallidus* Rambur. Aussi abondante que *C. brevis*, cette espèce en revanche ne joue pas de rôle économique important. On la trouve essentiellement dans les parties mortes d'arbres vivants (eucalyptus, saules, tamarins...). On ne l'a pas observée dans les maisons. Elle n'est connue qu'à la Réunion et à l'île Maurice (Moutia, 1936).

4. *Cryptotermes dudleyi* Banks. (récolte J.L. Pellegrin). Cette espèce originaire d'Indomalaisie est abondante à Madagascar, à l'île Maurice et aux Seychelles où elle est considérée comme espèce nuisible. Elle est rare à la Réunion, elle n'a été récoltée que deux fois, dans les parties mortes d'un badamier vivant en bordure de mer.

5. *Neotermes reunionensis* Emerson. Cette espèce n'a été récoltée qu'une seule fois, dans la nature, dans un arbre dépérissant, à 750 mètres d'altitude. Il est vraisemblable que ce Kalotermitidae correspond à l'échantillon déterminé par Emerson *in litteris* pour Paulian (1957) comme *N. reunionensis*. Toutefois aucun échantillon de référence n'a pu être comparé.

Espèces	Abondance	Biotope
Kalotermitidae		
<i>Procryptotermes falcifer</i>	+++	naturel/urbain
<i>Cryptotermes brevis</i>	++	urbain
<i>Cryptotermes pallidus</i>	++	naturel/urbain
<i>Cryptotermes dudleyi</i>	+	urbain
<i>Neotermes reunionensis</i>	+	naturel
<i>Postelectrotermes howa</i>	++	naturel
Rhinotermitidae		
<i>Coptotermes havilandi</i>	+++	naturel/urbain
<i>Prorhinotermes canalifrons</i>	+	urbain
Termitidae		
<i>Microcerotermes subtilis</i>	+	urbain

**Tableau 1** : Liste des espèces de termites présentes à l'île de la Réunion

(+ : peu fréquente, ++ : fréquente, +++ : très fréquente)

**Table 1** : List of termite species in Réunion island

(+ : scarce, ++ : frequent, +++ : very frequent)

6. *Postelectrotermes howa* Wasmann. Ce termite originaire de Madagascar, aux individus de grande taille, forme des colonies peuplées qui ont été récoltées aussi bien en agglomération qu'en milieu naturel, dans des troncs ou des branches d'arbres morts, jusqu'à 1.100 mètres d'altitude. Cette espèce fréquente à la Réunion paraît jouer un rôle écologique important dans le recyclage de la matière organique.

7. *Coptotermes havilandi* Holmgren. Ce termite souterrain originaire d'Indomalaisie est sans aucun doute le termite le plus répandu et le plus nuisible à la Réunion. Ses dégâts sont considérables en agglomération urbaine au niveau des habitations et des arbres de boulevard. Ses nuisances s'observent également au niveau de certaines cultures (vigne) en zone peri-urbaine. Il est beaucoup plus rare, mais pas absent, en milieu naturel.

A la Réunion, *Coptotermes havilandi* forme des colonies extrêmement peuplées que l'on peut évaluer à plusieurs dizaines de millions d'individus. Son nid est polycalique, les calies étant souvent éloignées les unes des autres de plusieurs mètres, voire plusieurs dizaines de mètres, et très fréquemment appliquées contre des planches en sapin dans les sous-sols, les doubles cloisons ou les faux plafonds. Les calies recouvertes d'une fine enveloppe terreuse ont une structure alvéolaire irrégulière, faite en carton de bois friable. Aucun reproducteur fonctionnel n'a été observé jusqu'ici dans ces calies récoltées à l'intérieur des maisons. Seuls des néoténiques non fonctionnels ont pu être observés.

L'essaimage de cette espèce a lieu de Septembre à Novembre, à l'arrivée des premières pluies.

8. *Prorhinotermes canalifrons* Sjöstedt. Cette espèce considérée comme nuisible à Madagascar est peu fréquente à la Réunion, mais elle peut former des colonies importantes souterraines et causer des dégâts à certains arbres fruitiers tels les manguiers. Ce termite caractéristique du biotope insulaire est également présent aux Seychelles et à l'île Maurice.

9. *Microcerotermes subtilis* Wasmann. Le seul représentant des termites supérieurs présents à la Réunion est relativement rare mais est responsable de dégâts importants aux arbres de bordures en agglomération urbaine. Le nid est construit à l'intérieur des troncs d'arbres malades et non accroché aux branches. Cette espèce a le statut de termite nuisible à Madagascar en raison de ses nuisances sur les cocotiers.

## DISCUSSION

Exceptée la zone entourant le volcan de la Fournaise, toujours en activité, toute l'île de la Réunion abrite des termites sans que l'on puisse observer de distribution particulière entre le Nord et le Sud, entre la côte Est humide et la côte Ouest plus sèche. La plupart des échantillons de termites ont été récoltés en dessous de 600 mètres d'altitude, mais les termites sont présents jusqu'à 1.200 mètres. En revanche, au-dessus de cette altitude, nous n'avons observé ni termites ni traces d'activité de termites. Aucune présence de termite n'a pu être établie dans les plantations de canne à sucre, principale culture de l'île où, en revanche, les fourmis abondent. Il est plus surprenant que les termites ne soient pas non plus présents dans les forêts de *Cryptomeria*, résineux plantés en abondance depuis quelques années dans l'île.

Il est à noter qu'aucun termite humivore, aucun termite champignoniste et aucun Nasutitermitinae arboricole n'a été récolté, alors qu'ils peuvent être très abondants dans les îles voisines ou à Madagascar.

Parmi les 9 espèces de termites recensées à la Réunion, 6 dont 3 endémiques à l'archipel des Mascareignes appartiennent à la famille des Kalotermitidae (tableau 2). Ces termites de bois sec forment des colonies généralement peu peuplées et sont capables de produire rapidement des sexués de remplacement ce qui les rend très aisément transportables et capables de coloniser de nouveaux biotopes. Ils ont été très

probablement introduits au cours d'échanges commerciaux ou après accostage de bois flottants terminés sur les rivages de l'île. Pour certaines espèces, leur présence dans les milieux les plus éloignés des sites d'accès de l'île suggère une introduction très ancienne. Par exemple, *Procryptotermes falcifer* est présent dans toute l'île aussi bien en milieu urbain qu'en milieu naturel. En revanche, d'autres espèces semblent d'introduction plus récente. Par exemple, *Cryptotermes dudleyi* n'a été observé qu'à un seul endroit de l'île, en bord de mer, alors qu'il possède une distribution très large à l'île Maurice. Chez ces

Espèces	Ile de la Réunion	Ile Maurice
<b>Kalotermitidae</b>		
<i>Procryptotermes falcifer</i>	+	+
<i>Cryptotermes brevis</i>	+	-
<i>Cryptotermes pallidus</i>	+	+
<i>Cryptotermes dudleyi</i>	+	-
<i>Neotermes reunionensis</i>	+	-
<i>Postelectrotermes howa</i>	+	+
<b>Rhinotermitidae</b>		
<i>Coptotermes havilandi</i>	+	-
<i>Coptotermes intermedius</i>	-	+
<i>Prorhinotermes canalifrons</i>	+	+
<i>Heterotermes philippinensis</i>	-	+
<b>Termitidae</b>		
<i>Microcerotermes subtilis</i>	+	-
<i>Nasutitermes voeltzkowi</i>	-	+

**Tableau 2 :** Comparaison des espèces de termites présentes dans l'archipel des Mascareignes (île de la Réunion et île Maurice)

(+ : présent, - : absent)

**Table 2 :** Comparison of termite species in Mascareignes archipelago (Réunion and Mauritius islands)

(+ : present, - : absent)

termites de bois sec, *Postelectrotermes howa* et *Procryptotermes falcifer* ont maintenant une distribution suffisamment importante dans les forêts de l'île pour jouer un rôle écologique significatif dans la transformation et le renouvellement de la matière organique végétale. En revanche, seul le termite cosmopolite *C. brevis* a un impact économique. Ses dégâts aux bois d'oeuvre (charpentes, parquets, cloisons de bois, poteaux...) sont en effet spectaculaires en agglomération dans les habitations.

Deux seules espèces de termites souterrains ont été recensées à la Réunion, *P. canalifrons* et *C. havilandi*. Le termite souterrain *Heterotermes philippinensis* présent à l'île Maurice et à Madagascar ne s'est pas introduit jusqu'ici à la Réunion. Le *Coptotermes* présent à l'île Maurice a été identifié comme étant *C. intermedius* (Moutia, 1936), celui de Madagascar comme étant *C. truncatus* (Cachan, 1950). En réalité, ces déterminations mériteraient certainement d'être revues, les caractéristiques morphologiques de *C. havilandi* et *C. truncatus* en particulier semblant très proches, voire identiques. Il ne fait pas de doute qu'au niveau économique, *C. havilandi* est de loin le termite le plus important à la Réunion. Non seulement, il prolifère dans toutes les parties de l'île, mais il forme aussi des colonies extrêmement populeuses de plusieurs millions d'individus capables de dégrader toutes sortes de matériaux pour atteindre et prélever leur nourriture. L'importante urbanisation actuelle de l'île et l'absence de mesures préventives de protection contre les termites souterrains peuvent expliquer la forte prolifération de cette espèce qui a probablement été introduite au cours d'échanges commerciaux.

Le seul termite arboricole de l'île, *Microcerotermes subtilis*, est loin jusqu'ici d'être aussi agressif qu'il peut l'être à Madagascar (Cachan, 1950), ou que *Nasutitermes voeltzhowi* à l'île Maurice (Moutia, 1936). Ceci pourrait signifier une introduction récente.

Pour conclure, on peut souligner le nombre relativement important d'espèces de termites de bois sec présents à la Réunion, l'importance des dégâts occasionnés actuellement par le termite de bois sec *Cryptotermes brevis* et le termite souterrain *Coptotermes havilandi*, la probable introduction récente d'une ou deux espèces et donc la nécessité d'une surveillance rigoureuse de la faune termitique de l'île.

## RÉFÉRENCES

- Cachan P., 1949. Les termites de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar* 3: 177-275.  
 Cachan P., 1950. Les termites de Madagascar et leurs dégâts. *Publ. Inst. Rech. Sci., Madagascar*, 1-28.  
 Krishna K., 1962. New species of the genera *Allotermes* Wasmann, *Bicornitermes* Krishna, *Epicalotermes* Silvestri, and *Procryptotermes* Holmgren (Isoptera, Kalotermitidae). *Amer. Mus. Novitates*, n° 2119, 1-25.  
 Moutia A., 1936. Termites in Mauritius. *Bull. Dept. Agr. Mauritius* 21:1-30.  
 Paulian R., 1957. Isoptera. *Mém. Inst. Sci. Madagascar* 8:1.

## REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre sincère gratitude à Eliana Canello du Museu de Zoologia de Sao Paulo (Brésil) et à l'équipe de P. Eggleton du Natural History Museum pour leur aide dans la détermination des espèces. Nous remercions la Chambre des Métiers de la Réunion et l'Association des villes pour la lutte contre les insectes xylophages et les insectes en particulier (Arles) pour leur soutien financier. Nous tenons à remercier également Monsieur Christian Guillermet, Directeur de l'insectarium du Port à la Réunion, Monsieur Jean-Luc Pellegrin et les professionnels du traitement anti-termites de l'île qui ont participé à la récolte des échantillons.

## LES FOURMIS COMME BIO-INDICATEURS : L'EXEMPLE DE LA MYRMECOFAUNE NEO-CALEDONIENNE

Hervé Jourdan (1), Jean Chazeau (2)

(1) *Laboratoire Ethologie et Psychologie Animale, UMR-CNRS 5550, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cedex 4*

(2) *Laboratoire de Zoologie Appliquée, ORSTOM, BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie*

**Résumé.** Des observations réalisées lors de l'étude de l'invasion de milieux naturels par la fourmi *Wasmannia auropunctata*, montrent que les Formicidae offrent des caractéristiques de bio-indicateurs. Des études plus approfondies sont nécessaires pour affiner la précision du diagnostic, mais l'étude des communautés de fourmis offre déjà des éléments nouveaux pour l'évaluation des écosystèmes néo-calédoniens.

**Mots-clés :** *Wasmannia auropunctata*, indicateurs biologiques, conservation des milieux, tramp species

### **Abstract. Ants as bioindicators: New Caledonian ant fauna example.**

Studies of the ongoing invasion of the ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia have allowed to evaluate the use of ants as bioindicators. Though further studies are required to strengthen the diagnosis, we emphasize on the usefulness of information provided by ants in a context of high habitat destruction where only botanical data have been used.

**Key-words:** *Wasmannia auropunctata*, bioindicators, tramp species, habitat conservation

## INTRODUCTION

L'origine Gondwanienne de la Nouvelle-Calédonie, son long isolement et sa couverture ultrabasique ont conduit au développement d'une faune et d'une flore exceptionnelles. L'archipel est reconnu comme un "hot-spot" de biodiversité compte tenu de sa contribution importante à la diversité des forêts tropicales de la planète. Or, comme pour la plupart des zones tropicales, on y observe une régression et une fragmentation rapide des habitats naturels (Myers 1988). Ces phénomènes s'accompagnent de l'arrivée d'espèces pionnières envahissantes qui accentuent la pression sur les milieux naturels,

comme par exemple la fourmi *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Jourdan 1997a). Pour préciser ces altérations et pour tenter de conserver cette biodiversité, il est nécessaire de disposer d'indicateurs biologiques efficaces. Actuellement, les données botaniques sont seules utilisées en Nouvelle-Calédonie, puisque l'inventaire de sa flore au taux d'endémisme élevé (76 %) est quasi-exhaustif. La faune est beaucoup plus mal connue avec moins de 5000 espèces recensées pour tout le règne animal (Chazeau 1993). Des indicateurs faunistiques complémentaires sont pourtant nécessaires, puisque des études sur la fragmentation des milieux, menées en diverses zones du globe, ont montré que l'appauvrissement des communautés animales est plus rapide que celui des communautés végétales (Turner 1996, Andersen 1997a).

### UN POINT SUR LA MYRMECOFAUNE NEO-CALEDONIENNE

On peut considérer cette myrmécofaune comme l'une des plus originales de la planète compte tenu de sa diversité et de sa richesse, rapportées à la surface du territoire qui la supporte. On compte au moins 155 espèces réparties en 45 genres et 6 sous-familles (Jourdan in prep.). Le taux d'endémisme est proche de 75%, bien que 23 espèces aient été introduites par les activités humaines, dont 14 "tramp species" selon les critères de Passera (1994). Cette faune présente des caractères "primitifs", avec la présence d'une cinquantaine d'espèces de Ponerinae et Cerapachyinae, ainsi que de la seule Myrmeciinae connue hors d'Australie. Le micro-endémisme est très élevé : certaines espèces sont très localisées et ne sont quelquefois connues que d'une localité, parfois même par le seul spécimen type (Taylor 1987, Jourdan in prep.). De ce fait, la myrmécofaune montre une diversité représentative de la variété des habitats néo-calédoniens.

Malgré cette diversité et contrairement au reste des tropiques, les fourmis participent peu aux peuplements de la canopée en forêt dense humide et en forêt sclérophylle, où elles représentent au mieux 5% des guildes (Jourdan in prep.). Cette disharmonie laisse supposer que les niches écologiques occupées ailleurs par les Formicidae sont utilisées par d'autres organismes, qui ne sont pas forcément les mieux adaptés pour les exploiter, ou alors que ces niches sont vacantes. Ces spécificités permettent de penser que les fourmis jouent un rôle d'"espèces clés de voûte" dans les communautés, et de ce fait sont particulièrement sensibles aux perturbations des milieux, comme l'arrivée d'invasisseurs compétitifs ou la destruction des habitats.

### QUELQUES RESULTATS OBTENUS A PARTIR DE L'ETUDE DE L'INVASION DE *WASMANNIA AUROPUNCTATA*

A partir des observations botaniques, on considère que le domaine ultrabasique offre une résistance aux invasions biologiques puisque aucune plante exogène ne peut s'y installer durablement. Or un échantillonnage de la myrmécofaune au moyen de pièges d'interception (pièges de Barber) a permis de montrer que plusieurs fourmis introduites sont capables de se maintenir naturellement sur ce type de substrat (Jourdan 1997b).

L'étude de l'invasion de *Wasmannia auropunctata* en forêt dense humide sur roches ultramafiques permet d'observer non seulement une transformation de la

myrmécofaune, mais aussi une modification de la structure fonctionnelle de la communauté (Figures 1, 2).

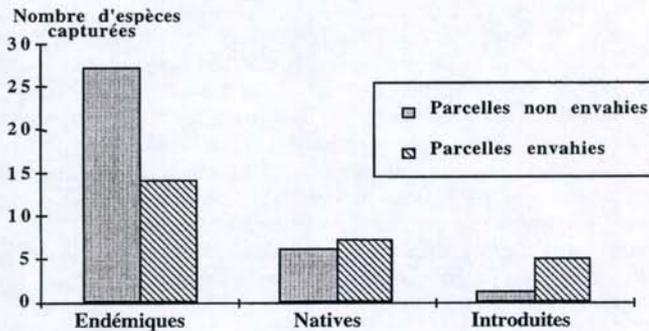


Figure 1 : Comparaison de la diversité des peuplements de fourmis entre parcelles envahies et non envahies par *W. auropunctata* en forêt dense humide sur roches ultrabasiques.

*Ant diversity between invaded and non invaded plots in a rain forest on ultramafic soils.*

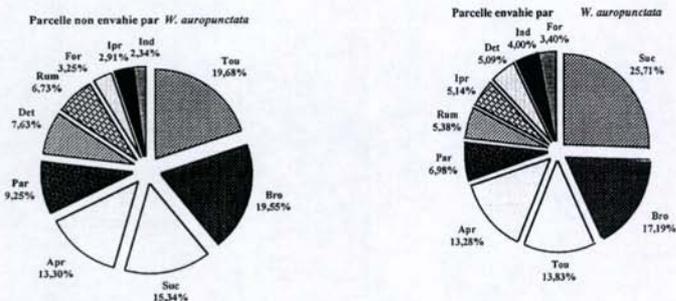


Figure 2 : Différences de structure des guildes trophiques en canopée entre parcelles de forêt dense humide envahies et non envahies par *W. auropunctata*.

*Differences in canopy guild structure between invaded and non invaded rain forest plots on ultramafic soils*

Abréviations : Det: détritivores/scavengers, Bro: brouteurs d'épiphytes/epiphytic grazers, Tou: touristes/tourists, Par: parasites/parasitoids, Ipr: prédateurs insectes/insect predators, Apr: prédateurs arthropodes/other predators, Rum: ruminants/chewers, For: fourmis/ants, Suc: suceurs/suckers, Ind: Indéterminés/Unidentified (pour la plupart des larves/mainly insect larva)

On observe une réduction de la diversité du peuplement de Formicidae et une modification de la contribution des différentes guildes trophique à la communauté. Ces guildes trophiques ont été définies en suivant Stork (1987), qui considère que les

Formicidae forment une guilde à part entière. En forêt dense sur roches ultrabasiques, la transformation de la myrmécophage apparaît donc comme un indice de la transformation globale de la communauté.

Dans le domaine sclérophylle, les conditions favorables à la progression de *Wasmannia auropunctata* ont été étudiées dans une série de 8 milieu correspondant à différents régimes d'incendies. Les communautés de Formicidae ont été échantillonnées au moyen de pièges d'interception (pièges de Barber). Une analyse des correspondances montre que chaque formation de la succession est caractérisée par un assemblage particulier de Formicidae (Figure 3). Au cours de la succession, les espèces endémiques disparaissent les premières, alors que les fourmis introduites tolèrent des milieux dégradés, à l'exception de *Wasmannia auropunctata*, qui se rencontre plutôt dans les milieux les moins dégradés de la succession. Cette observation souligne le fait que les milieux les plus intéressants sur le plan botanique peuvent abriter une faune très altérée.

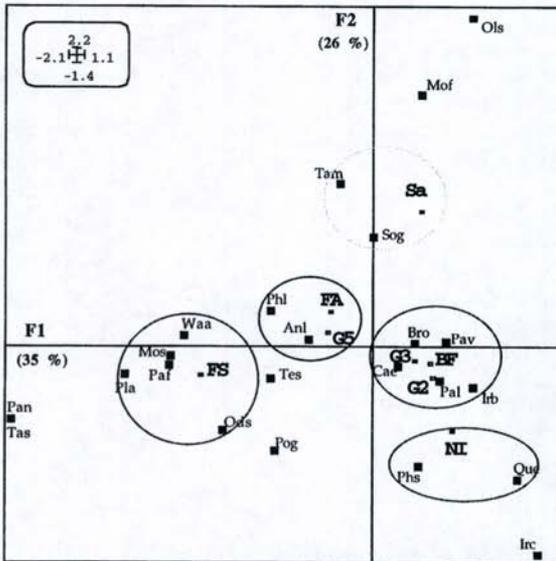


Figure 3 : Analyse factorielle des correspondances entre espèces de fourmis et milieux (projection dans le premier plan factoriel)

Correspondence analysis between ant species and fire succession (first factorial plan).

**Abréviations :** FS : Forêt sclérophylle, G5 : Fourré à Gaiacs >5ans après le feu, G3 : Fourré à Gaiacs <3 ans après le feu, Ga2 : Fourré à Gaiacs <2ans après le feu, BF : Fourré à Casuarina, Ni : Savane à niaoulis, SA : Savane herbeuse, FA : Fourré anthropique. Anl : *Anoplolepis gracilipes*, Bro : *Brachymyrmex obscurior*, Cae : *Cardiocondyla emeryi*, Inc : *Iridomyrmex calvus*, Irb : *Iridomyrmex sp.*, Mof : *Monomorium floricola*, Mos : *Monomorium sp.*, Ods : *Odontomachus similimus*, Ols : *Oligomyrmex sodalis*, Paf : *Paratrechina foreli foreli*, Pan : *P. foreli nigriiventris*, Pal : *P. longicornis*, Pav : *P. vaga*, Phl : *Pheidole lutipes*, Phs : *Pheidole sp.*, Pla : *Plagiolepis alluaudi*, Pog : *Polyrhachis guerini*, Que : *Quadristrumma emmae*, Sog : *Solenopsis geminata*, Tam : *Tapinoma melanocephalum*, Tas : *Tapinoma sp.*, Tes : *Tetramorium simillimum*, Waa : *Wasmannia auropunctata*

Dans les deux domaines explorés, l'analyse des myrmécofaunes révèle donc des perturbations que les données botaniques seules ne permettent pas de percevoir.

### CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Ces différents résultats soulignent le caractère marqueur des Formicidae dans les écosystèmes néo-calédoniens : des différences dans les assemblages de fourmis reflètent des modifications plus globales de la biodiversité. Ainsi, l'association des fourmis natives aux communautés végétales les plus diversifiées en fait des marqueurs sensibles de dégradation : leur disparition apparaît comme un indice d'altération du milieu, alors que la présence de "tramp species" indique une détérioration du milieu, qu'elles soient ou non la cause de cette détérioration.

Dans d'autres régions du monde (Australie, Brésil, Etats-Unis), les communautés de Formicidae sont déjà utilisées pour l'évaluation et la conservation des habitats (Andersen 1997a, b) : pour la définition de réserves naturelles, l'évaluation de la réhabilitation de sites miniers, l'évaluation de la contamination des milieux par des produits chimiques ou de l'utilisation des sols ou encore pour le suivi de la succession après incendies.

En Nouvelle-Calédonie, les communautés de Formicidae répondent au critère principal de définition d'un indicateur biologique : interagir fortement avec les autres composantes de l'écosystème. L'utilisation des Formicidae comme bio-indicateurs présente en outre trois avantages : la simplicité de la mise en œuvre des dispositifs de piégeage (pièges de Barber / "pitfall traps"), une certaine abondance du groupe indicateur dans les milieux, et l'accessibilité de l'identification taxinomique (bien que l'usage de la notion de « morphospécie » soit souvent nécessaire, l'identification spécifique n'étant pas immédiatement possible). Ce dernier critère n'est pas négligeable, puisque les connaissances taxinomiques de base sont très fragmentaires pour la plupart des groupes de la faune.

Nos observations restent préliminaires et certaines caractéristiques écologiques et taxinomiques des espèces néo-calédoniennes doivent être précisées pour affiner la sensibilité des informations fournies. Mais on peut déjà raisonnablement estimer que l'inventaire des communautés de Formicidae, sur la base de leur appartenance ou non à la faune native, constitue un outil simple d'évaluation des milieux, en apportant des informations sur la structure des communautés complémentaires de celles qu'apporte la botanique. Cet apport d'information n'est pas à négliger, dans un contexte tropical insulaire où le diagnostic doit être rapide compte tenu des pressions de dégradation.

### REFERENCES

- Andersen, A. N. 1997a Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Cons. Ecol.* 1 : 8 p.
- Andersen, A. N. 1997b Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *J. Biogeogr.*, 24: 433-460.

- Chazeau J. 1993 Research on new caledonian terrestrial fauna: achievements and prospects *Biodiversity letters 1*: 123-129.
- Jourdan, H. 1997a Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Cons. Biol.* 3: 61-64.
- Jourdan, H. 1997b Are serpentine biota free from successful biological invasions? Example of southern New Caledonian ant community. in "Ecologie des milieux sur roches ultramafiques et sols métallifères", *Doc. Sci. & Tech., ORSTOM Nouméa*, 3: 107-108.
- Jourdan, H. (in prep.) Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* Roger (Hymenoptera : Formicidae) *Thèse doctorat de l'Université Paul Sabatier, Toulouse*.
- Myers, N. 1988 Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist* 8: 187-208.
- Passera, L. 1994 Characteristics of tramp species. In: *Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species* (Ed. D.F. Williams), Westview Press, Boulder. pp. 23-43.
- Turner, I.M. 1996 Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33: 200-219.
- Stork, N. 1987 Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecol. Entomol.* 12: 69-90.
- Taylor R.W. 1987 A checklist of the ants of Australia, New Caledonia and New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). *CSIRO, Div. Entomol. Report 41*: 1-92.

UNE COCCINELLE MYRMECOPHILE  
ASSOCIEE A LA FOURMI ARBORICOLE *DOLICHODERUS BIDENS*  
(DOLICHODERINAE).

Bruno Corbara <sup>1</sup> Alain Dejean <sup>2</sup> & Philippe Cerdan <sup>3</sup>

<sup>1</sup> LAPSCO, UPRESA CNRS 6024  
Université Blaise Pascal, 34 Av. Carnot, 63037, Clermont-Ferrand Cedex, France.  
corbara@lapsco.univ-bpclermont.fr

<sup>2</sup> LET, UMR CNRS 5552  
Université Paul Sabatier, 118 Rte de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.  
dejean@cict.fr

<sup>3</sup> Laboratoire HYDRECO, Petit Saut, BP 823  
97388 Kourou Cedex, Guyane Française.

**Résumé :** Nous présentons ici les premières observations sur l'écologie d'une coccinelle, *Thalassa (Monoscelis) saginata* (Coccinellidae, Hyperaspinae), de Guyane Française, dont le cycle de développement se déroule à l'intérieur du nid polycalique de la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). Nous discutons de la nature encore hypothétique des relations qu'entretiennent ces deux espèces.

**Mots-clés :** coccinelle, Dolichoderinae, myrmécophilie.

**Abstract :** A myrmecophilous ladybird associated with the arboricolous ant *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae).

We present here the first observations on the ecology of a ladybird *Thalassa (Monoscelis) saginata* (Coccinellidae, Hyperaspinae) from French Guiana, whose developmental cycle occurs inside the polydomous nest of the arboricolous ant *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). The hypothetical relationships between the two species are discussed.

**Key-words :** ladybird, Dolichoderinae, myrmecophily.

## INTRODUCTION

Les espèces associées aux sociétés de fourmis, dites myrmécophiles, sont très nombreuses au sein de l'Ordre des Coléoptères. Parmi ces derniers, on n'a signalé que de rares coccinelles, dont les relations avec leur hôte social sont souvent mal connues (Hölldobler & Wilson, 1990). Au mieux, des adultes ou des larves de coccinelles, se

nourrissant des pucerons élevés par les fourmis, sont tolérés dans le nid de ces dernières ou à proximité de celui-ci (Belicek, 1976; Chapin, 1966; Donisthorpe, 1919; Mac Kay, 1983; Majerus, 1989; Mann, 1911; Pontin, 1959; Schwartz, 1890; Silvestri, 1903; Völkl, 1905; Wheeler, 1911). Il semble néanmoins que des associations plus étroites entre coccinelles et fourmis puissent exister, comme le signale Cammaerts (comm. pers.), à propos d'une coccinelle Scymninae de Nouvelle-Guinée dont les larves sont associées à une Dolichoderinae. De même, Berti *et coll.* (1983) rapportent qu'ils ont observé, en 1973 en Guyane Française, quelques ouvrières de la fourmi *Hypoclinea bidens* (Dolichoderinae) construisant un abri de carton autour de deux nymphes de la coccinelle *Thalassa saginata*. Ces auteurs ne fournissent aucune explication satisfaisante à ce comportement qu'ils qualifient d'« insolite ». Nous présentons ici des observations qui éclairent d'un jour nouveau les relations entre ces deux espèces.

### MATERIEL ET METHODES

En Guyane Française, *Dolichoderus bidens* (= *Hypoclinea bidens*; MacKay, 1993) fait partie des fourmis arboricoles dominantes dans les zones de forêt secondarisée (voir Dejean *et coll.*, 1998). C'est une Dolichoderinae de taille moyenne (env. 1cm) connue pour construire, dans les arbres, des nids polycaliques (voir Delabie *et coll.*, 1991), les ouvrières utilisant les feuilles de leur arbre-support pour la construction des calies.

Au cours d'une mission de terrain réalisée en Juillet 1994 et dans le but (1) d'étudier la dynamique des mosaïques de fourmis arboricoles et (2) d'étudier l'organisation spatiale dans les sociétés de *D. bidens*, nous avons respectivement (1) recensé les nids de cette espèce sur une lisière de forêt sur la piste de St Elie, commune de Sinnamary, et (2) sélectionné le nid le plus développé de cette espèce (nid Db94-1), sur cette zone d'étude. Ce nid, composé de 42 calies, occupait quelques branches d'un arbre de l'espèce *Vismia sessilifolia* (Hypericaceae). Nous avons prélevé, une par une, les différentes calies renfermant la société en coupant les feuilles qui les maintenaient attachées à l'arbre. Les calies étant recueillies dans des sacs en plastique contenant de l'alcool éthylique à 70%, les fourmis (et les hôtes potentiels) de la calie ont immédiatement été tués. La position de chaque calie a été reportée sur un plan décrivant la disposition des branches et des feuilles de l'arbre support (Figure 1). Lorsque la totalité du nid a été récoltée, les calies ont été ouvertes ce qui nous a permis d'y découvrir, outre les fourmis, divers stades de développement de la coccinelle *Thalassa (Monoscelis) saginata* (Mulsant) (Coccinellidae, Hyperaspinae).

Pour mieux comprendre les relations existants entre ces deux espèces et afin de retrouver des échantillons vivants de la coccinelle, nous avons inspecté tous les nids de *D. bidens* présents sur la zone étudiée en Juillet 1994 (nids Db94) et sur d'autres sites voisins situés sur le territoire des communes de Sinnamary et de Kourou, en Novembre 1996 (nids Db96), en Décembre 1997/Janvier 1998 (nids Db97 et Db98A) et en Juillet 1998 (nids Db98B). D'autre part, au cours de ces mêmes missions où nous étudions la dynamique de la mosaïque des fourmis arboricoles, nous avons inspecté plusieurs centaines de nids appartenant à plusieurs espèces de fourmis arboricoles (Dejean *et coll.*, 1998a; Dejean *et coll.*, 1998b), cartonnières (en particulier de très gros nids de *Dolichoderus atelaboides*), ou construisant des nids de soie comme

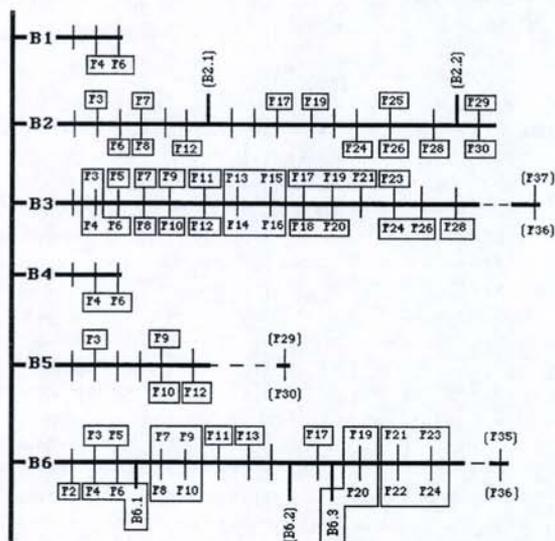
*Camponotus (Myrmobrachys) senex*, ainsi que plus de 500 jardins de fourmis (Dejean et coll., 1997; Orivel et coll., 1998; Corbara et coll., accepté).

## RESULTATS

La Figure 1 décrit la disposition des calies du nid Db94-1 dans son arbre-support, par rapport aux branches B1 à B6 et à leurs feuilles. Les feuilles de *Vismia sessilifolia*, opposées, présentent généralement un limbe grossièrement elliptique (20 x 10 cm environ) et légèrement concave. Les calies sont construites à l'aide d'un carton-feutre fin et lisse et recouvrent le plus souvent 80 à 100 % de la surface inférieure du limbe d'une feuille; dans certains cas elles sont construites sur plusieurs feuilles voisines. La feuille, exposée aux intempéries, constitue un abri, le carton servant alors de plancher à la calie. Les calies ne comportent généralement qu'une seule sortie (de 0,25 cm<sup>2</sup> en moyenne), située au niveau du pétiole ou de la nervure centrale de la feuille.

Nous avons reporté, dans le Tableau I, la composition de chaque calie en fourmis (ouvrières, oeufs, petites larves, grandes larves et nymphes) et en coccinelles (petites larves, grandes larves, nymphes, adultes et exuvies nymphales). La société Db94-1 était composée d'au moins 5500 fourmis (5120 dénombrées dans les calies et 350 récoltées sur les branches-supports après prélèvement des calies). Pour ce qui concerne le couvain des fourmis, les 130 oeufs étaient tous localisés dans la même calie (B2/F17) abritant la reine. Les 610 petites larves étaient présentes dans sept calies - dont celle renfermant les oeufs - sur les 42 constituant le nid (17%); ces calies étaient réparties sur trois branches différentes. Les 863 grosses larves étaient distribuées dans 25 calies sur 42 (60%), réparties sur quatre branches. Les 1386 nymphes étaient présentes dans 34 calies sur 42 (81%), réparties sur les six branches qu'occupe le nid. Cette société de *D. bidens* abritait 19 adultes, 30 nymphes, 43 grosses larves, et 13 petites larves de la coccinelle *T. saginata*, ainsi que 75 exuvies nymphales toujours fixées sur les limbes foliaires. L'ensemble des stades observés se rencontrait essentiellement dans les branches B2 et B6 (voir Tableau I). Les grandes larves (prénymphes), les nymphes et les exuvies nymphales des coccinelles demeuraient fixées au limbe foliaire par leur partie postérieure. Le grand nombre de coccinelles présentes à différents stades dans la société Db94-1 laisse supposer qu'il existe un lien étroit entre *T. saginata* et *D. bidens*.

L'inspection systématique des nids de *D. bidens* sur les zones étudiées nous a permis de confirmer cette hypothèse (Tableau II). Sur les 65 sociétés inspectées (y compris Db94-1) - soit un total de 2583 calies ouvertes - 20 d'entre elles (24,6%) - totalisant 1263 calies - renfermaient un des stades de développement de *T. saginata*. Au total, nous avons trouvé 21 petites larves, 80 grosses larves, 69 nymphes, 21 adultes et 173 exuvies nymphales de *Thalassa saginata*.



**Figure 1.** Représentation schématique du nid *Db94-1* de *D. bidens* montrant la position respective des différentes calies sur les branches et les feuilles de l'arbre.

**Figure 1.** Schematical representation of the nest of *D. bidens* *Db94-1* showing the position of the different calies in the branches and leaves of the tree.

BRANCHE	CALIE	<i>Dolichoderus bidens</i>					<i>Thalassa saginata</i>					total	exuv.
		adulte	ny.	grande larve	petite larve	oeuf	adulte	ny.	grande larve	petite larve			
B 1	F4/F6	15	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B 2	F3	15	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3	
	F6	55	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F7	130	15	15	0	0	0	1	0	1	2	1	
	F8	60	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F12	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F17	330	5	10	120	130	0	0	0	1	1	0	
	F19	10	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F24	90	15	20	0	0	0	0	0	0	0	1	
	F25	45	3	20	20	0	0	0	0	0	0	0	
	F26	40	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F28	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F29	55	75	2	0	0	0	0	0	0	0	1	
F30	50	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	(total)	925	179	70	140	130	1	1	0	2	4	6	
B 3	F3/F4/F6	90	20	15	0	0	6	4	3	0	13	10	
	F5	160	20	50	0	0	0	0	0	0	0	5	
	F7	70	10	15	0	0	1	1	3	0	5	6	
	F8	50	0	5	0	0	0	1	2	0	3	6	
	F9	55	0	0	90	0	0	2	0	0	2	1	
	F10	110	2	10	70	0	2	7	3	0	12	9	
	F11	95	85	0	0	0	1	0	0	1	2	1	
	F12	75	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F13 à F16	240	50	30	0	0	7	10	4	2	23	21	
	F17/F19/F21	80	10	40	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F18/F20	450	340	380	0	0	0	0	1	1	2	0	
	F23	30	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F24/F26	110	1	3	180	0	0	0	0	1	1	0	
F28	35	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0		
	(total)	1650	598	568	430	0	17	25	16	5	63	59	
B 4	F4/F6	120	5	0	0	0	0	1	0	0	1	0	
B 5	F3	115	25	5	0	0	0	1	2	0	3	0	
	F9	60	30	15	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F10	80	0	15	0	0	0	0	3	0	3	0	
	F12	25	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
	(total)	280	56	35	0	0	0	1	6	0	7	0	
B 6	F2	35	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	
	F3/F5	330	45	20	0	0	0	1	9	2	12	4	
	F4/B6.1	20	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F7 à F10	1550	320	150	0	0	1	0	4	4	9	4	
	F11	5	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	F13	95	115	6	0	0	0	0	3	0	3	0	
	F17	50	20	10	0	0	0	1	0	0	1	0	
	F19/F20/B6.4	30	0	0	40	0	0	0	4	0	4	0	
	F21 à F24	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	(total)	2130	523	190	40	0	1	2	21	6	30	10	
<b>TOTAL</b>		5120	1386	863	610	130	19	30	43	13	105	75	

**Tableau I.** Répartition des différents stades de développement des fourmis et des coccinelles dans les calies du nid Db94-1.

**Table I.** Spatial distribution of the different ant and ladybird developmental stages in the nest Db94-1.

Nid	Localisation	Arbre-support	Nb de calies	Coccinelles
Db94-1	St-Elie	<i>Vismia sessilifolia</i> (Hypericaceae)	42	13pl,43GL,30Ny,75Ex,19 Ad
Db94-4	Petit Saut	<i>Vismia latifolia</i>	7	5 Ny,10Ex
Db94-9	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	8	5 Ny ,3 Ex
Db96-1	Paracou	<i>Licania alba</i> (Rosaceae)	53	4 GL,1Ex
Db96-2	Paracou	<i>Vismia sessilifolia</i>	1	3 GL ,3Ex
Db96-12	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	178	3pl, 4 GL, 22 Ex
Db97-5	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	124	1GL,4 Ex
Db98A-2	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	22	3GL, 2Ny, 20Ex
Db98B-1	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	76	1 Ex
Db98B-2	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	86	1 Ex
Db98B-3	RN1/PK97	<i>Vismia sessilifolia</i>	31	1GL, 2Ny, 5Ex, 2Ad
		+ Zingiberaceae		
Db98B-7	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	42	1pl, 1GL,1 Ny
Db98B-11	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	136	5 Ex
Db98B-12	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	76	2 pl, 2GL, 7Ny, 8Ex
Db98B-13	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	38	5 GL, 7 Ny, 3 Ex
		+ feuille morte de <i>Cecropia</i>		
Db98B-14	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	16	1 Ny
Db98B-15	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	169	5GL, 4Ny, 2 Ex
Db98B-16	Petit saut	<i>Ficus</i> sp.	103	2 Ny, 7 Ex
Db98B-17	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	42	2pl, 8GL, 3 Ny
		+ feuille morte de <i>Cecropia</i> + <i>Passiflora coccinea</i> (Passifloraceae)		
Db98B-20	Petit Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	13	3 Ex

**Tableau II.** Taux de fréquentation des nids de *D. bidens* par les différents stades de développement de la coccinelle *T. saginata* (pl = petite larve, GL = grosse larve, Ny = nymphe, Ad = adulte, Ex = exuvie nymphale).

**Table II.** Rate of frequentation of nests of *D. bidens* by the different developmental stages of the ladybird *T. saginata* (pl = small larva, GL = big larva, Ny = nymph, Ad = adult, Ex = nymphal exuvia).

Le taux de présence des coccinelles est très variable; à noter que sur ce plan la société Db94-1 s'est révélée exceptionnelle. De plus, à deux reprises, nous avons pu observer un adulte de coccinelle (non comptabilisés dans le Tableau II) en dehors des calies de *D. bidens*, sur une des branches porteuses de ces dernières (nids Db98A-2 et Db98B-3).

L'inspection systématique des autres nids de fourmis arboricoles présents sur les mêmes zones d'étude s'est révélée infructueuse quant à la présence de *T. saginata*.

## DISCUSSION

Bien que préliminaires, ces observations montrent que nous avons affaire chez les deux espèces considérées, à une relation étroite, sans doute la plus étroite qui soit rapportée (à l'exception du cas signalé par Cammaerts en Nouvelle Guinée, comm. pers.), entre des coccinelles et des fourmis.

Il ne semble pas y avoir de corrélation particulière, dans l'ensemble des calies ouvertes, concernant les effectifs respectifs des divers stades de développement des coccinelles et ceux des fourmis, qui puisse nous mettre sur la piste de la nature de cette relation.

Nous n'avons pas trouvé d'oeuf de coccinelle; le lieu de ponte reste donc hypothétique; la présence des oeufs est sans doute très discrète et elle aura pu échapper à nos investigations. Deux scénarii sont possibles, qui impliquent, l'un comme l'autre, une relation étroite entre les deux espèces : (1) la coccinelle pond dans le nid des fourmis; (2) elle pond à l'extérieur des calies et les oeufs ou les jeunes larves sont déplacé(e)s dans le nid par les fourmis (les jeunes larves pourraient aussi se déplacer activement vers l'intérieur des calies).

En dehors des oeufs (et peut-être du premier stade larvaire), l'ensemble du développement post-embryonnaire de *T. saginata* se déroule donc à l'intérieur du nid des fourmis.

Les petites larves sont mobiles et fortement attractives pour les fourmis. Lorsque la société est perturbée, les ouvrières de *D. bidens* transportent les larves de *T. saginata* de la même façon qu'elles le font pour leurs propres larves et/ou nymphes.

Les grosses larves et les nymphes de coccinelles sont également très attractives pour les fourmis. Elles sont constamment léchées et explorées, parfois par plusieurs fourmis à la fois. Les grosses larves ont le corps recouvert d'une pilosité dressée; de même, les nymphes présentent, sur la capsule qui les protège, des soies rigides. Ces structures pourraient être reliées à des glandes produisant des substances attractives pour les fourmis.

Nous ignorons tout du régime alimentaire des larves de *T. saginata*. Les coccinelles, dont les Hyperaspinae, sont généralement aphido-coccidophages. Dans le cas présent, nous n'avons trouvé aucune trace d'insecte à miellat à l'intérieur ou à proximité immédiate des calies; les ouvrières de *D. bidens* exploitent cependant de nombreux insectes à miellat sur des branches éloignées de leur nid. Les larves de coccinelles pourraient être nourries par les fourmis : ce phénomène a été observé chez de nombreux insectes myrmécophiles capables de solliciter des échanges trophallactiques. Les grosses larves des coccinelles qui peuvent adhérer au support par l'apex de leur abdomen, possèdent des pattes antérieures qui pourraient être adaptées à ce type de comportement que nous n'avons pour l'instant jamais observé. Une autre possibilité serait que les larves de coccinelles se nourrissent du couvain (larves et/ou nymphes) des fourmis; les tests effectués semblent infirmer cette hypothèse (Corbara & Dejean, en préparation).

En élevage, les coccinelles adultes, contrairement aux stades pré-imaginaux, sont fréquemment attaquées par les fourmis : dès qu'elles passent à proximité d'une ouvrière, elles reçoivent de violents coups de mandibules. Les coccinelles fuient si elles le peuvent; sinon elles se mettent en position de défense : elles s'aplatissent contre le substrat, leurs pattes et antennes repliées contre leur corps, ne laissant ainsi aucune prise aux fourmis dont les mandibules glissent sur la surface lisse des élytres.

Les observations de Berti *et coll.* (1983) laissent supposer que *T. saginata* peut se développer en dehors d'une société de fourmis, les *D. bidens* construisant un abri de fin carton autour des nymphes. Ces auteurs ne donnant aucune précision sur le niveau de proximité du nid des fourmis impliquées dans ce comportement, nous ne pouvons intégrer aisément leurs observations aux nôtres.

D'après l'ensemble des données parcellaires qui précèdent, il existe de fortes présomptions pour que la relation *D. bidens/T. saginata* soit, sinon obligatoire pour les coccinelles, du moins très fréquente. Sur le plan éthologique, nous ignorons encore tout de la nature des interactions entretenues par les deux espèces. L'intérêt de l'association est manifeste pour les coccinelles : elles trouvent dans le nid de *D. bidens* un site protégé favorable à leur développement. En Guyane Française, ces fourmis arboricoles hébergent également d'autres hôtes bénéficiant de leur protection à l'intérieur de leur calies : des nids de guêpes de l'espèce *Protopolybia emortualis* (Corbara *et coll.*, 1998). Il est fort vraisemblable que outre « le gîte », les fourmis assurent « le couvert » aux coccinelles qu'elles hébergent. Nos investigations futures auront comme premier objectif de déterminer si cela est bien le cas, et ainsi de clarifier la nature de cette association, qui d'ores et déjà, semble être une des plus étroites parmi celles qui existent entre une fourmi et une coccinelle.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Jacques Delabie (CEPLAC, Itabuna, Brésil) pour l'identification de la fourmi et Nicole Berti (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) pour l'identification de la coccinelle. Un grand merci à l'ORSTOM de Cayenne pour son aide logistique. Merci à Roger Cammaerts (Université Libre de Bruxelles), pour ses informations sur la coccinelle Scymninae myrmécophile de Nouvelle-Guinée (« la bête d'Oksapmin »).

## REFERENCES

- Belicek, J., 1976. Coccinellidae of western Canada and Alaska with analyses of the transmontane zoogeographic relationships between the fauna of British Columbia and Alberta (Insecta : Coleoptera : Coccinellidae). *Quaest. Ent.* 12, 283-409.
- Berti, N., Boulard M. & Duverger C., 1983. Fourmis et coccinelles : revue bibliographique et observations nouvelles. *Bull. Soc Entomol. France* 88, 271-274.
- Chapin E.A., 1966. A new species of myrmecophilous Coccinellidae, with notes on other Hyperaspini (Coleoptera). *Psyche* 73, 278-283.
- Corbara B., Dejean A., Orivel J., 1998 (sous presse). A social wasp nesting inside ant nests. Proc. XIII International Congress IUSI, Adelaide, Australia.
- Corbara B., Dejean A., Orivel J. (accepté). Epiphytes et fourmis arboricoles : le cas des « jardins de fourmis ». *L'Année Biologique*.

- Dejean A., Corbara B., Orivel J., 1998a. Ant-plants relationships : comparing canopies of two tropical Atlantic forests. In : Forest canopies 1998 : global perspectives. F. Hallé & M. Lowman (eds), p.33..
- Dejean, A., Corbara, B., Snelling, R.R. & Belin-Depoux, M., 1997. - Les jardins de fourmis de Guyane Française : relations entre arbres-soutiens, épiphytes et fourmis. *Acta Botanica Gallica*, 144, 333-345.
- Dejean A., Orivel J., Corbara B., Delabie J. & Teillier L. 1998b. La mosaïque des fourmis arboricoles. In : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale - III. Rapport de la mission d'exploration scientifique de la canopée de Guyane, Octobre-Décembre 1996*, F. Hallé (ed.), Pro-Natura International, 140-153.
- 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.
- Donisthorpe, H., 1919. The myrmecophilous lady-bird, *Coccinella distincta* Fald., its life-history and association with ants. *Ent. Rec. London* 31, 214-222.
- Mac Kay, W.P. 1983. Beetles associated with the harvester ants, *Pogonomyrmex montanus*, *P. subnitidus* and *P. rugosus* (Hymenoptera : Formicidae). *Coleop. Bull.* 37 : 237-246.
- Mac Kay, W.P. 1993. A review of the new world ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 22, 1-148.
- Mann, W.M., 1911. On some north western ants and their guests. *Psyche* 18, 102-109.
- Majerus M.E.N., 1989. *Coccinella magnifica* (Redtenbacher) : a myrmecophilous ladybird. *Br. J. Ent. Nat. Hist.*, 2, 97-106.
- Pontin, A., 1959. Some records of predators and parasites adapted to attack aphids attended by ants. *Ent. month. Mag.* 95, 154-155.
- Schwartz, E.A., 1890. Myrmecophilous Coleoptera found in temperate North America. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 1, 237-247.
- Silvestri F., 1903. Contribuzioni alla conoscenza dei mirmecofili. I. Osservazioni su alcuni mirmecofili dei dintorni di Portici. *Ann. Mus. Napoli (n.s.)* 1, 13, 5 pp.
- Völkl W., 1995. Behavioral and morphological adaptations of the coccinellid, *Platynaspis luteorubra* for exploiting ant-attended resources (Coleoptera : Coccinellidae). *J. Ins. Behav.*, 8, 653-670.
- Wheeler, W.M., 1911. An ant nest Coccinellid (*Brachyacantha quadripunctata* Mels.). *J. N.Y. Entomol. Soc.* 19, 169-174.

## SYMBIOSES ENTRE TERMITES ET FOURMIS: STRUCTURES ET IMPLICATIONS.

Alain SENNEPIN

Rathier, 42830 Saint Priest La Prugne (FRANCE)  
Mairie.Saint.nicolas@wanadoo.fr

**Résumé.** Les symbioses entre termites et fourmis interviennent habituellement dans une termitière, ou, beaucoup moins souvent, dans une fourmilière. Les fourmis ont le plus souvent l'initiative de telles associations: il y a vraisemblablement beaucoup plus de fourmis termitophiles que de termites myrmécophiles.

On peut distinguer deux modalités fonctionnelles principales pour de telles symbioses: des parasitismes et des mutualismes, plus ou moins solides et durables, qui peuvent intervenir alternativement ou consécutivement dans la vie d'une même association. Les deux peuvent s'exprimer aussi bien par des relations antagonistes, qu'indifférentes ou même symphiles, d'intensités différentes et changeantes.

Très peu étudié jusqu'à présent, le niveau de myrmécophilie chez les isoptères fait ici l'objet d'une réévaluation. L'existence d'associations induites par des mécanismes non conventionnels est soulignée. Des transferts, liés à ces associations, d'organismes, dont des termites et fourmis minuscules, entre colonies des deux groupes, sont brièvement mentionnés.

Enfin, la possibilité d'un lien entre les capacités de résistance de complexes de nidification à associations multiples et leur conformation fonctionnelle similaire à celle d'un organisme, est rapidement évoquée.

**Mots-clés.** *Symbioses, Isoptera, Formicidae, parasitismes, mutualismes, transferts, complexes de nidification.*

### **Abstract : Symbiotic associations between termites and ants: structures and implications.**

Symbiotic associations between termites and ants ordinary take place in a termitary or, far less often, in a formicary. Ants seem to be, for the greatest part, initiators of such associations: there are probably many more termitophilous ants than myrmecophilous termites.

Two principal functional modes are distinguished in such associations: parasitisms and mutualisms, more or less strong and durable for each of them, which can occur alternatively or successively in the life of the same association. Twice can be expressed through different relationships like antagonism, indifference or symphyly, of various and changing intensity degrees.

Poorly studied up to now, level of myrmecophily in Isoptera is here reevaluated. Associations with non conventional initiators are also emphasized. Implicated transfers

by these associations, of organisms, among them minute termites and ants, between colonies of the two groups, are briefly mentioned.

Finally, the possibility of a link, between ability to self-protection of nesting site complexes with numerous different associations, and which seems to be their adoption of a functional organism-like architecture, is shortly noted.

**Key-words.** *Symbiotic associations, Isoptera, Formicidae, parasitisms, mutualisms, transfers, nesting site complexes.*

## INTRODUCTION

La présence simultanée de termites et de fourmis au sein d'une même structure de nidification (commensalisme *sensu lato*) est un phénomène banal (Wheeler, 1936; Mill, 1984), aussi répandu que des associations homologues entre fourmis d'une part (Forel, 1923), entre termites d'autre part (Grassé, 1984). Par contre, les symbioses proprement dites, impliquant des interactions stables et durables entre partenaires, sont habituellement considérées comme très nombreuses chez les fourmis (Forel, 1923), assez peu fréquentes chez les termites (Grassé, 1984), et très rares entre isoptères et hyménoptères (Wheeler, 1936). Après une première révision très sommaire du sujet (Sennepin, 1996), l'objet de la présente étude tend à une réévaluation synthétique des symbioses entre termites et fourmis, tant en ce qui concerne leur fréquence que leurs modalités fonctionnelles. Dans ce cadre, l'accent est mis sur des aspects de la question négligés à ce jour tels que la myrmécophilie chez des isoptères et l'induction de symbioses par des agents catalyseurs non conventionnels, aux côtés d'autres éléments rapidement évoqués. L'introduction de ces nouveaux paramètres ouvre la voie à une reconfiguration et donc à une réinterprétation de la dynamique associative chez ces insectes eusociaux, et au delà, des écosystèmes telluriques ou arboricoles dans lesquels ils sont partie prenante.

## MATERIEL ET METHODES

Travail de synthèse effectué à partir de la consultation de la littérature scientifique et d'une correspondance avec les auteurs.

## RESULTATS

### *Des systèmes parasites/hôtes supposés rares et fragiles.*

Les symbioses entre insectes sociaux en général, entre termites et fourmis en particulier, relèvent de l'interaction continue et durable entre deux superorganismes (Combes, 1995).

Dans ce cadre, l'établissement d'un lien solide et viable entre colonies semble fréquemment plus difficile à élaborer que dans le cas de systèmes parasites/hôtes plus "classiques", faisant intervenir un endoparasite chez un organisme (Combes, 1995).

Si les différents parasitismes sociaux chez les fourmis sont souvent à la fois d'une grande solidité et d'une grande intimité, il ne semble pas en aller de même dans les associations closes impliquant les termites. Les isoptères inquilins obligatoires d'autres animaux du même ordre ne sont que rarement répertoriés comme entretenant des rapports très étroits avec leurs hôtes; il semble bien y avoir une grande solidité de l'association elle-même, mais une certaine lâcheté dans les relations. La question reste ouverte à l'heure actuelle, et nécessite des recherches spécifiques approfondies (Grassé, 1984). Entre termites et fourmis, l'affaire se complique encore car d'une part, une société de fourmis est généralement plus ouverte qu'une colonie de termites: les clés d'accès à une acceptation par les hôtes sont assez nettement plus nombreuses pour un organisme étranger chez les hyménoptères que chez les isoptères (Howard et al. 1982); et pourtant, il est généralement admis que ce sont néanmoins des fourmis qui, en majorité, ont l'initiative dans la mise en place des associations closes avec des isoptères (Wheeler, 1936). De ceci, semble résulter l'existence de symbioses à la fois relativement rares (Wheeler, 1936) et fragiles. Les fluctuations y sont souvent importantes, aussi bien en ce qui concerne la balance parasitisme/mutualisme, qu'à propos des modalités d'expression des relations symbiotiques: antagonisme avec degré variable de virulence, indifférence avec degré variable d'évitement, symphilie avec degré variable d'intimité. Cette labilité des rapports interdit tout verrouillage véritable, les phases de mutualisme perdent en qualité et leur espérance de vie est raccourcie. Les ruptures d'association sont relativement fréquentes.

#### *Des termites à l'origine des symbioses.*

Les faits mentionnés ci-après, négligés ou ignorés par Wheeler, dans son travail synthétique publié en 1936, tendent à modifier l'approche présentée précédemment. De nouvelles recherches de terrain sont nécessaires pour préciser les niveaux de compatibilité réelles entre termites et fourmis des genres (ou genres affins) mentionnés, de même que le degré d'initiative des termites, et les mécanismes d'établissement et de viabilisation des associations. Rappelons ici la dimension "culturelle" de la question: l'histoire d'une colonie est irréductible à toute autre; un savoir-faire qui lui est propre, acquis lors d'une situation particulière, n'est pas nécessairement reproductible par des congénères de nids différents. Les colonies sont aussi différentes entre elles que le sont les organismes (Lenoir, 1979).

En premier lieu, il apparaît que des termites "myrméco-compatibles" s'associent à diverses fourmis. Les nids actifs de *Solenopsis geminata* peuvent être partiellement occupés par des "termites" non identifiés (Trager, 1991). On ignore les raisons d'une telle cohabitation vraisemblablement pauvre en contacts directs. Ceci étant, en zone néotropicale, ce type d'association est vraiment très fréquent (Trager, comm.pers. 1996). Plusieurs espèces de termites sont concernées. Trager suppose que ces isoptères ont l'habitude de la coexistence avec ces fourmis, ce qui réduit ou annule les conflits. Il constate un certain degré d'évitement mutuel quand des membres des deux colonies sont en présence.

Combes, en 1995, montre que le mutualisme est, en quelque sorte, un parasitisme inversé: l'hôte devient le parasite du parasite. On peut illustrer cette notion à travers les exemples suivants. Des *Nasutitermes corniger*, au Venezuela, profitent de la présence dans leurs nids de fourmis *Monacis* pour dévorer les carcasses des individus morts de la colonie myrmécéenne (Jaffe et al. 1995). Les associations entre ces deux insectes sont fréquentes (Wheeler, 1936, entre autres auteurs). Des recherches sont à

engager sur l'attitude de certains isoptères vis-à-vis des fourmis qui aménagent des déchetteries, des salles à provisions, ou qui regroupent leurs œufs et couvain. En effet, le cas qui vient d'être cité pourrait n'être qu'un parmi beaucoup d'autres (Sennepin, 1998).

Des *Amitermes laurensis*, en Australie, ont parfois des colonies plus vigoureuses en présence de fourmis qu'en leur absence. De petites fourmis timides, n'attaquant jamais les termites mais n'apportant aucune protection à la termitière, sont généralement impliquées. On peut citer *Paratrechina braueri*, *Tapinoma minutum*, *Iridomyrmex glaber* (Holt and Greenslade, 1979), *Brachyponera lutea* (Higashi and Ito, 1989). Des cas plus incertains existent aussi. Il est possible que les *Amitermes*, dont certaines colonies agissent en nécrophages réguliers (Mjöberg, 1920), se comportent à l'égard de ces fourmis comme les *Nasutitermes* à l'endroit des *Monacis* (Sennepin, 1998).

Par ailleurs, certaines fourmis jouent le rôle de protectrices des termitières d'*Amitermes laurensis*. On connaît le cas de deux espèces de *Camponotus* (Higashi and Ito, 1989). Celles-ci repoussent les assauts des fourmis prédatrices telles que *Iridomyrmex sanguineus*. Les auteurs considèrent comme vraisemblables la mise en place de tels systèmes en Afrique, qui pourraient contrecarrer l'action de certaines dorylines souterraines (Higashi and Ito, 1989). Les *Amitermes* ont aussi à se protéger d'un termite, qui peut totalement détruire leurs colonies, *Invasitermes inermis* (Miller, 1984).

La littérature mentionne aussi des cas de termites sans soldat (africains et neotropicaux) apparemment protégés par des fourmis. Wasmann (dans Wheeler, 1936) constate l'association d' "*Anoplotermes*" (*Speculitermes*) *ater* et "*A*" (*S.*) *morio* avec de nombreuses fourmis brésiliennes, notamment plusieurs espèces de *Camponotus*, dans leur nid comme dans celui de la fourmi. Les *Speculitermes* sont connus pour leurs tendances à l'inquinilisme (Mill, 1983). De même, des *Anoplotermes cingulatus* et *A. tenebrosus* sont fréquemment présents dans les structures d'une *Camponotus* (Silvestri, dans Wheeler, 1936) et chez des *Nasutitermes*, à forte efficacité défensive. Fontes trouve deux espèces de termites sans soldat dans un nid de fourmis (Fontes, 1986). En Afrique, des termites sans soldat sont parfois trouvés étroitement associés à des *Tetramorium simillimum*, sans hostilité (dans Sands, 1972). D'étranges relations se nouent entre ces termites et une "féroce fourmi carnivore" qui vit régulièrement parmi ceux-ci en contact direct et permanent. Les nids où elle est absente sont rarissimes. Elle n'agit pas en prédatrice vis-à-vis de ses hôtes (Marais, 1938).

Une forme de symbiose similaire semble exister entre des *Nasutitermes* et une fourmi (Hubbard, 1877). De nombreux *Nasutitermitinae*: *Nasutitermes*, *Velocitermes*, *Diversitermes*, *Trinervitermes*, *Tumulitermes* (Wheeler, 1936; Fontes, 1986; San Jose et al., 1989; Jaffe et al., 1995, Monica Swartz, comm. pers., 1993/1996) semblent fréquemment associés à des fourmis.

Des représentants des genres neotropicaux semblent entretenir des relations privilégiées avec des fourmis champignonnistes des genres *Atta* et *Acromyrmex* (San Jose et al., 1989; M. Swartz, comm. pers., 1993/1996). Leurs relations font actuellement l'objet d'une nouvelle étude menée par Solange Issa, une collaboratrice de Klaus Jaffe à l'Université Simon Bolivar de Caracas.

Les *Reticulitermes* et *Heterotermes* entretiennent des relations très importantes et de tous types avec différentes fourmis. Dans d'assez nombreux cas, ces relations semblent atteindre un degré certain d'intimité. Des *Reticulitermes* peuvent s'associer à des *Solenopsis*, *Lasius*, *Camponotus*, *Tapinoma* dans leur nid ou en terrain neutre

(expériences menées au laboratoire) avec un degré significatif de compatibilité (Smythe and Coppel, 1976). Aussi bien en Europe qu'en Amérique, ces insectes paraissent s'associer préférentiellement à des *Lasius* (Forbes, 1879; King, 1897; Smythe and Coppel, 1964; Maistrella, comm.pers., 1994; Seifert, comm. pers., 1996) avec lesquelles ils peuvent aller très loin dans la symphilie (King, 1897). Il en va de même avec des *Formica* (Fitch, 1858; Mc Cook, 1877/1879; King, 1897). En Europe, des expériences associant des *Reticulitermes lucifugus* et des *Lasius myops* seraient sans aucun doute fort opportunes.

Des *Heterotermes* sont fréquemment associés, en Australie, aux structures des *Iridomyrmex* (Hill, 1941) et des *Myrmecia* (Gray, 1974). Il ne s'agit vraisemblablement pas de symbioses proprement dites. On peut noter toutefois que Smythe a découvert chez *Reticulitermes flavipes* (*Heterotermitinae* néarctique) la même ketone insaturée induisant un suivi de piste chimique que chez *Iridomyrmex detectus* (Smythe, 1966). Peut-être est-elle aussi présente chez les *Heterotermes* associés aux *Iridomyrmex*.

D'autres *Heterotermes* sont parfois les principaux inquilins des nids d'*Amitermes laurensis* (Spain and Brown, 1980) et de *Nasutitermes* (Hubbard 1877). Connaissant la fréquence des symbioses de leurs hôtes avec des fourmis, il n'est pas exclu que les *Heterotermes* soient plus ou moins impliqués dans de tels partenariats.

#### **Associations à partenariats multiples et transferts prosymbiotiques**

La présence d'un nombre élevé de colonies d'insectes sociaux terrioles dans une même structure de nidification est un phénomène habituel. On compte fréquemment plusieurs dizaines de sociétés vivant en contiguïté (Mill, 1984) voire plusieurs centaines (Grassé, 1986). Ces véritables écosystèmes aux échelons relationnels complexes et polymorphes constituent des matrices propices à l'établissement d'associations à géométrie variable, générées notamment par des mécanismes de transfert. Nous ne pouvons, dans le cadre du présent travail, évoquer en détail la multiplicité d'organismes (dont des fourmis et des termites minuscules) intervenant dans ces assemblages, leur niveau d'implication dans les transferts prosymbiotiques (générateurs d'une symbiose) ou induits par celle-ci, et d'autres conséquences de cette implication, particulièrement sur la dynamique fonctionnelle des sites de nidification où ces partenariats s'établissent. Une publication ultérieure permettra de traiter la question en profondeur. Notons simplement ici que la mésofaune et la macrofaune d'arthropodes termitophiles et myrmécophiles nécessite à elle seule un immense travail. Les listes impressionnantes dressées par Grassé, en 1986, d'animaux associés à certains termites dont les interactions durables avec des fourmis sont clairement identifiées montrent l'étendue des possibilités d'établissement de noyaux symbiotiques à plusieurs partenaires au sein d'une structure de nidification.

#### **Symbioses d'expression symphile à mécanismes d'initiation et de renforcement non conventionnels**

Wheeler, en 1936, évoque l'association de *Tumulitermes peracutus* avec un petit nombre d'individus *Stigmatocros*. Les ouvrières comme la reine ergatoïde présentent une physogastrie comparable à celle de leurs hôtes. Les conditions habituelles permettant la réalisation d'une symbiose symphile paraissent ici pleinement réalisées: l'invasion d'une partie d'un réseau - nid par des usurpateurs en petit ou très petit nombre, pendant un temps suffisamment long pour l'établissement d'une harmonie chimique avec leurs hôtes. Le dernier aspect est crédibilisé par la tendance aux fourmis de ce genre à

pénétrer dans les termitières sans provoquer de réactions des propriétaires (Eisner et al., 1976). Si l'on attribue la physogastrie des fourmis à une consommation de l'aliment stomodéal des termites sur offre de ces derniers, on est en présence d'une relation symphile classique, aussi bien concernant ses mécanismes d'initiation, que de renforcement (trophallaxie). Mais il ne s'agit là que d'un cas de figure parmi d'autres.

Certaines fourmis *Lasius* prennent volontiers en charge des aphides et des coccides, dont elles s'occupent avec autant de soin que leurs propres larves (Hölldobler and Wilson, 1990). C'est le cas de *Lasius claviger*, qui peut également héberger des *Reticulitermes* immatures, aux côtés de centaines d'œufs du termite (King, 1897). Il est possible que les habitudes de comportement acquises dans les soins aux homoptères puissent faciliter l'adoption viable d'autres organismes au sein de la fourmière. *Tapinoma sessile*, elle aussi éleveuse d'homoptères (Mallis, 1941) peut vivre sans conflit avec *Reticulitermes flavipes* (Smythe and Coppel, 1976). De plus, certaines ouvrières des *Tapinoma* rappellent un peu les individus-réservoirs des fourmis à miel (Mallis, 1941) ce qui peut faciliter l'induction d'une trophallaxie envers les termites associés. King, en 1897, émet l'hypothèse que les *Lasius* et les *Tapinoma* rechercheraient d'éventuelles sécrétions chez les termites qu'elles hébergent, comme elles le font avec les homoptères.

Les œufs et larves des termites semblent jouer un rôle fréquemment déterminant dans la constitution d'une symbiose à modalité symphile avec des fourmis. Fitch, en 1858, trouve des "*Termes frontalis*" chez une *Formica rufa*. Selon lui, les fourmis s'occupent des termites comme de leurs propres larves ("nursed"). Les termites se laissent transporter sans difficulté par les fourmis. Adoptent-ils une posture de transport, comme le font de nombreuses fourmis commensales? De même, une *Lasius flavus* prend soin de centaines d'œufs de *Reticulitermes* (King, 1897). Cette fourmi s'occupe aussi des œufs de pucerons et les mène à terme. D'autres fourmis stockent les œufs des termites (Smythe and Coppel, 1976). Il est probable que l'œuf ou la larve du premier stade constituent en eux-mêmes des stimuli suffisamment puissants pour susciter une démarche d'adoption par les fourmis. Lenoir, en 1979, montre que, chez une *Lasius niger*, les fourmis sont très motivées à ramener au nid des œufs trouvés à l'extérieur (de fourmis de colonies étrangères ou de pucerons, en l'occurrence). Elles le font préférentiellement à de la nourriture! Cette attitude fonctionne aussi à l'endroit des œufs des termites (King, 1897; Smythe and Coppel, 1976). Il existe une claire asymétrie entre l'adoption très facile du couvain et l'agression entre membres de colonies étrangères.

Smythe et Coppel, en 1976, notent un cas paraissant constituer une association intermédiaire (ni prédation ni symphilie) entre parabiontes commensaux: des *Solenopsis molesta* prennent soin des œufs des *Reticulitermes* pendant les 3 jours où les expérimentateurs les laissent libres de leurs actes, mais délaissent la jeune larve lors de son émergence, entraînant la mort du jeune termite. Il n'est toutefois pas exclu que le transfert artificiel de l'œuf soit à l'origine d'un tel échec. Les fourmis ne s'emparent que d'œufs non gardés par les termites, en même temps qu'elles mettent à l'abri leurs propres œufs et larves, puis prennent soin des œufs des termites. De même, on connaît le cas d'un stockage important d'œufs de *Constrictotermes* par une *Solenopsis laeviceps* dans la chambre à couvain de celle-ci (Wheeler, 1936).

La présence simultanée d'un *Reticulitermes flavipes* chez une *Formica fusca* et son parasite dulotique *F. integra* (King, 1897) induit peut-être une capture non discriminée par cette dernière des larves de *F. fusca* et du lors *Reticulitermes* d'une

razzia. L'adoption des jeunes d'une colonie vaincue par une société victorieuse existe chez les termites (Shelton and Grace, 1996).

Le cas le plus extraordinaire concerne des observations effectuées par Monica Swartz au Venezuela en 1987 (Wetterer, comm.pers., 1992; Swartz, comm.pers. 1993 & 1996). Des major *Atta* utilisent des soldats nasutis comme des fusils vivants, entre leurs mandibules, contre des *Nomamyrmex* prédatrices.

Ces combattants auxiliaires doivent être parfaitement intégrés à la société des fourmis champignonnistes. Ont-ils été adoptés "fortuitement" au stade larvaire, provenant d'une colonie de nasutis présente dans le nid des *Atta*? Ont-ils appris une posture de transport facilitant la tâche des ouvrières major?

## DISCUSSION

A l'exception de certains milieux holarctiques septentrionaux, il est très difficile de reconnaître une valeur à la notion de "site à fourmis" et impossible d'avaliser celle de "site à termites". L'immense majorité des complexes de nidification d'insectes sociaux terricoles sont peuplés, en proportions variables, à la fois par termites et fourmis (Lévieux, comm.pers., 1990). Les dynamiques complémentaires de l'inquinisme et des transferts jouent sans doute un rôle significatif dans l'établissement de telles biochories. Les relations dominantes entre colonies paraissent peu ou pas antagonistes (Peeters, comm.pers., 1993; Paulian, comm.pers., 1995; Corbara, comm.pers., 1996). Les associations entre termites et fourmis sont tellement répandues qu'il est très probable que les associations à haut degré d'intimité soient beaucoup plus nombreuses que ce que l'on supposait jusqu'à présent. Les multiples hésitations des auteurs cités par Wheeler (dont lui-même) en 1936, face au comportement interprété comme étant de "prélèvement" de termites par les fourmis qui leur sont associées ramènent, dans bien des cas, aux situations où des motivations antinomiques de prédation et de protection peuvent interagir (Lenoir 1979). Ceci élargit considérablement les possibilités d'établissement secondaire d'une symbiose symphile à partir d'une simple activité de fourragement. Par ailleurs, des parabioses intermédiaires entre nids juxtaposés et parasitismes, telles que les ont décrites Orivel et al., 1996, entre fourmis, sont vraisemblablement aussi fréquentes que les cas de voisinage sans contact direct. De plus, on peut se demander si une structure où cohabitent plusieurs colonies exprimant une complémentarité synergique ne tend pas à constituer un système biodynamique cohérent, qui s'alimente, s'immunise, se reproduit. Au delà des exemples cités dans la présente publication, tous les complexes de nidification sont potentiellement concernés par un tel jeu de conformation biodynamique, qui tend à apparenter le nid lui-même à un organisme adaptable et résistant, muni d'organes spécialisés. D'autre part, les systèmes où le mutualisme est à la fois le plus fréquent et où il est poussé le plus loin semblent s'exprimer dans les milieux les plus difficiles (Braithwaite, 1990). Cet auteur montre que l'Australie est le plus aride de tous les continents et qu'il héberge des systèmes mutualistes très inattendus: *Coptotermes* et *Eucalyptus* par exemple. Wheeler, en 1936, donne de nombreux exemples de fourmis et termites australiens étroitement associés. On ne peut donc pas exclure que les perturbations humaines de ces dernières décennies auxquelles sont soumis notamment des milieux tels que les forêts ombrophiles neotropicales, orientales et africaines, puissent commencer à provoquer

l'émergence, par des mécanismes réactionnels impliquant des mutualismes inédits, de véritables souches résistantes de complexes telluriques de nidification.

Une prochaine publication prenant en compte les différents organismes intervenant au sein d'un nid et les variables relationnelles auxquelles ils sont soumis, déjà mentionnée dans le paragraphe concernant les transferts prosymbiotiques, s'efforcera d'illustrer par quels mécanismes de telles architectures pourraient devenir des sanctuaires fonctionnels.

## REMERCIEMENTS

Je remercie le Pr Daniel Lebrun pour ses encouragements et sa gentillesse qui n'ont pas peu contribué à me faire poursuivre l'étude des modalités relationnelles entre Formicidae et Isoptères, les chercheurs avec qui j'ai pu entretenir des relations épistolaires et qui m'ont apporté de précieuses informations, ainsi que mon épouse Isabelle, qui a su créer les conditions propices à la réalisation d'un travail aussi exigeant.

## REFERENCES

- Braithwaite, R.W., 1990. Australia's unique biota: implications for ecological processes. *J. of Biogeography* 17: 347-354.
- Combes, C., 1995. *Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme*. Masson, 524 pp.
- Eisner, T., Kriston, J. and D.J. Anehanlsley, 1976. Defensive behaviour of a termite (*Nasutitermes exitosius*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 83-125.
- Fitch, A., 1858. Fourth Report on the noxious and the other insects of the state of New-York. *Trans. N-Y State Agr. Soc.*, 17: 688-814.
- Fontes, L.R., 1986. Two new genera of soldierless *Apicotermitinae* from the Neotropical Region (Isoptera, Termitidae). *Sociobiology* 12: 285-297.
- Forbes, H.O., 1879. Termites kept in captivity by ants. *Nature* 19: 4-5.
- Forel, A., 1923. *Le monde social des fourmis*. 5 volumes. Editions Kundig, Genève.
- Grassé, P.P., 1984. *Termitologia, II*: Fondation des sociétés, constructions. Fondation Singer-Polignac, Masson, 613 pp.
- Grassé, P.P., 1986. *Termitologia III*: comportement, socialité, écologie, systématique. Fondation Singer-Polignac, Masson, 715 pp.
- Gray, B., 1974. Associated fauna found in nests of *Myrmecia* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 21: 289-300.
- Higashi, S and F.Ito, 1989. Defense of termitaria by termitophilous ants. *Oecologia*, 80: 145-147.
- Hill, G.F., 1941. *Termites (Isoptera) from the Australian Region*. Government Printer, Melbourne : 479 pp.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge (U.S.A.), 732 pp.
- Holt, J.A. and P.J.M. Greenslade, 1979. Ants in mounds of *Amitermes laurensis*. *J. Aust. entom. Soc.* 18: 349-361.

- Howard, R.W., Mc Daniel, C.A. and G.J. Blomquist, 1982. Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche* 89: 157-167.
- Hubbard, H.G., 1877. Notes on the tree nests of termites in Jamaica. *Proc. Boston. Soc. Nat. Hist.* 19: 267-274.
- Jaffe, K., Ramos, C. and C.Issa, 1995. Trophic interactions between ants and termites that share common nests. *Ann. entomol. Soc.* 88: 328-333.
- King, G.B., 1897. *Termes flavipes* Kollar and its association with ants. *Ent. News* 8: 193-196.
- Lenoir, A., 1979. le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger* (L.). *Bull. Biol. Fr. Belg.* 113: 79-374.
- Mallis, A., 1941. A list of the ants of California with notes on their habits and distribution. *Bull. Soc. Calif. Ac. Sci.* 40: 61-100.
- Marais, E., 1938. *Moeurs et coutumes des termites. Etude de la fourmi blanche de l'Afrique du Sud.* Editions Payot, 196 pp.
- Mc Cook, H.C., 1877. Mound-making ant of th Alleghenies, their architecture and habits. *Trans. Amer.ent.Soc.* 6: 253-296.
- Mc Cook, H.C., 1879. Note on mound-making ants. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 54-156.
- Mill, A.E., 1983. *Foraging and defensive behaviour in Neotropical Termites.* Thèse non publiée, Université de Southampton, 264 pp.
- Mill, A.E., 1984. Termitarium cohabitation in Amazonia. In: *Tropical rain Forest*, (Chadwick, A.C. and S.L. Sutton Ed. The Leeds symposium, pp. 129-137,
- Miller, L.R., 1984. *Invasitermes*, a new genus of soldierless termites from northern Australia (Isoptera : Termitidae). *J.Aust. ent. Soc* 23: 33-37.
- Mjöberg, E., 1920. Results of Dr Mjöbergs swedish scientific expedition to Australia, 1910-1913. *Isoptera. Ark. F. Zool.* 12: 1-128.
- Orivel, J., Errard, C. et A. Dejean, 1996. La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes Coll. Ins.Soc* 10: 11-20.
- Sands, W.A., 1972. The soldierless termites of Africa. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Entomol. Suppl.*, 18: 1-244.
- San Jose, J.J., Montes, R., Stansly, P. and B.L. Bentley, 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building nasute termites in Trachypogon savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21: 353-358.
- Sennepin, A., 1996. Fonction synergique des interactions termites/fourmis. *Actes Coll. Ins. Soc.* 10: 133-142.
- Sennepin, A., 1998. Comportement carnivore chez les termites: du cannibalisme à la prédation. *Actes Coll. Ins. Soc.* 11: 9-17.
- Shelton, T.G. and J.K. Grace, 1996. Review of agonistic behaviors in the Isoptera. *Sociobiology* 28: 155-176.
- Smythe, R.V., 1966. *The behavior of the eastern subterranean termite Reticulitermes flavipes (Kollar) with notes on other species.* Thèse non publiée, Université du Wisconsin, 206 pp.
- Smythe, R.V. and H.C. Coppel, 1964. Preliminary studies on ant-termite relationships in Wisconsin. *Ent.Soc.Amer. Proc. North. Centr.Br.* 19: 133-135.
- Smythe, R.V. and H.C. Coppel, 1976. The eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and the common thief ant *Solenopsis molesta* (Say) in the

- laboratory, with notes on other associated species. *Wisc. Acad. Sci. Letters.* 61: 95-102.
- Trager, J.C., 1991. A revision of the fire ants *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera, Formicidae: Myrmicinae). *J. N-Y. entom. Soc.* 99: 141-198.
- Wasmann, E., 1915. *Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten.* Münster. 413 pp.
- Wheeler, W.M., 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.* 71: 159-243.

**INDEX DES AUTEURS  
INDEX TO AUTHORS**

Aït-Oubah J. ....	pp. 121
Anderson C. ....	pp. 1
Armengaud C. ....	pp. 121
Auger J. ....	pp. 127
Beugnon G. ....	pp. 97-101-105
Billen J. ....	pp. 139
Bogatyrev N. ....	pp. 23
Bonabeau E. ....	pp. 19
Bordereau C. ....	pp. 143-159
Boulay R. ....	pp. 127
Bredard C. ....	pp. 87
Bressac C. ....	pp. 131
Cadena A. ....	pp. 53
Cammaerts M.-C. ....	pp. 93
Cammaerts R. ....	pp. 93
Cerdan P. ....	pp. 171
Chameron S. ....	pp. 97-105
Chazeau J. ....	pp. 165
Chevrier C. ....	pp. 131
Cloarec A. ....	pp. 11
Collett T.S. ....	pp. 105
Connétable S. ....	pp. 159
Corbara B. ....	pp. 171
D'Ettoire P. ....	pp. 61
de Biseau J.-C. ....	pp. 135
Deglise P. ....	pp. 113
Dejean A. ....	pp. 171
Deneubourg J.-L. ....	pp. 11-19-73
Detrain C. ....	pp. 73-79-135
Devigne C. ....	pp. 79
Dutrou F. ....	pp. 33
Errard C. ....	pp. 61
Fénéron R. ....	pp. 33
Fourcassié V. ....	pp. 87
Gauthier M. ....	pp. 113-121
Gervet J. ....	pp. 37

Godzinska E.J. ....	pp. 127
Guérin S. ....	pp. 87
Guez D. ....	pp. 113
Heredia A. ....	pp. 135
Jourdan H. ....	pp. 165
Lachaud J.-P. ....	pp. 53-65-101
Lambin M. ....	pp. 113
Le Calvez M. ....	pp. 87
Le Guisquet A.-M. ....	pp. 131
Lenoir A. ....	pp. 127-131
Lucas R. ....	pp. 87
Mailleux A.-C. ....	pp. 73
Nowbahari E. ....	pp. 33
Peppuy A. ....	pp. 143-159
Pérez-Lachaud G. ....	pp. 53
Pratte M. ....	pp. 37-45
Ratnieks F.L.W. ....	pp. 1
Rivault C. ....	pp. 11
Robert A. ....	pp. 143-159
Saffre F. ....	pp. 73
Schatz B. ....	pp. 19-53-65
Schoeters E. ....	pp. 139
Sennepin A. ....	pp. 181
Simon X. ....	pp. 23
Théraulaz G. ....	pp. 11-19-87
Vandewiele A. ....	pp. 23
Verhaeghe J.-C. ....	pp. 23
Vieau F. ....	pp. 151
Wcislo W.T. ....	pp. 65

## INDEX DES MOTS-CLES

- Acromyrmex*, 181  
 Alarme, 135  
 Alternance différée, 113  
 Amines biogènes, 127  
*Anitermes laurensis*, 181  
*Anochetus* sp., 65  
*Anoplolepis gracilipes*, 165  
*Anoplotermes cingulatus*, 181; *tenebrosus*, 181  
*Anoplotermes (Speculitermes) ater*, 181; *morio*, 181  
 Antagonistes cholinergiques, 121  
 Apidae, 1, 23, 113, 121  
*Apis mellifera*, 1, 113, 121, 127  
 Apprentissage, 23, 37, 45, 97; contextuel, 105; spatial, 113; temporel, 101  
*Atta*, 181; *cephalotes*, 1, 73; *colombica*, 131; *sexdens*, 1, 131  
 Auto-organisation, 11  
*Azteca lanuginosa*, 65  
*Basiceros manni*, 65  
 Biologie comparée, 151  
*Blattella germanica*, 11  
*Bombus*, 1; *terrestris*, 23  
*Brachymyrmex obscurior*, 165  
*Brachyponera lutea*, 181  
 Brésil, 33  
 Butinage, 23  
*Camponotus*, 181; *fellah*, 127; *pennsylvanicus*, 73  
*Camponotus (Myrmobrachys) senex*, 171  
*Cardiocondyla emeryi*, 165  
*Cataglyphis cursor*, 97, 101, 105  
*Cecropia*, 171  
 Cerveau, 121  
 Chasse en embuscade, 65  
 Coccinelle, 171  
 Coleoptera, 171  
 Communication, 135  
 Complexe de nidification, 181  
 Comportement agonistique, 33; dépôt de piste, 73; invitation, 73; prédation, 65; suivi de piste, 135; sexuel, 143  
 Conditionnement pavlovien, 121  
 Conservation des milieux, 165  
 Coordination, 87  
*Coptotermes*, 181  
 Coûts et bénéfiques, 1  
*Cryptotermes havilandi*, 159; *intermedius*, 159; *truncatus*, 159  
 Cycle reproducteur, 139, 151  
 Cytochrome oxydase, 121  
*Daceton armigerum*, 1  
 Délais d'attente, 1  
 Densité de population, 11, 53

- Déplacements, 87  
 Diffusion, 87  
 Discrimination des formes, 105; individuelle, 45  
 Disponibilité alimentaire, 101  
 Distribution des sources alimentaires, 87; spatiale, 151  
*Diversitermes*, 181  
 Division des tâches, 1; du travail, 19, 23  
*Dolichoderinae*, 171  
*Dolichoderus*, 61; *attelaboides*, *bidens*, 171  
 Echanges alimentaires, 1, 61, 73, 127  
*Eciton*, 61  
*Ectatomma ruidum*, 1, 19, 53, 65, 101; *tuberculatum*, 33, 65, 131  
 Effet attractif, 19; de la distance, 79; synergique, 135  
*Epitritus hexamerus*, 65  
 Ergonomie sociale, 1  
 Espèce paléarctique, 101; "vagabondes", 165  
 Etat nutritionnel, 73, 87  
*Eucalyptus*, 181  
 Exploitation des ressources, 101  
 Exploration, 87  
 Fermeture des sociétés, 33; du groupe, 11  
*Ficus* sp., 171  
 Flexibilité comportementale, 65  
 Fondations, 45, 131  
*Formica*, 181; *cinerea*, 101; *exsecta*, 101; *fusca*, 61, 101, 181; *gagates*, 61; *integra*, 181; *pratensis*, 101; *rubescens*, 101; *rufa*, 101, 181; *rufibarbis*, 61, 101; *sanguinea*, 101; *schaufussi*, 101; *selysi*, 61  
 Formicidae, 1, 19, 33, 53, 61, 65, 73, 79, 87, 93, 97, 101, 105, 127, 131, 135, 139, 165, 171, 181  
 Fourmis esclavagistes, 61; moissonneuses, 87, 135  
 Fourrageage, 1, 53, 79, 87  
 France, 151  
 Glande(s) abdominale, 135; (de) Dufour, 93, 135; métapleurales, 93; pygidiale, 61; sternale postérieure, 143; tergaes, 143; (à) venin, 135  
*Gnamptogenys costata*, 139; *menadensis*, 139  
 Grégarisme, 11  
 Guyane Française, 171  
*Halictidae*, 65  
*Harpagoxenus americanus*, 61  
*Harpegnathos venator*, 65  
*Heterotermes*, 181; *philippinensis*, 159  
 Histochimie, 121  
*Hodotermes mossambicus*, 1, 143  
 Hymenoptera, 1, 19, 23, 33, 53, 61, 65, 73, 79, 87, 93, 97, 101, 105, 113, 121, 127, 131, 135, 139, 165, 171, 181  
 Hyperaspinae, 171  
 Hypericaceae, 171  
*Hypoclinea bidens*, 171  
*Hypoponera* sp., 131  
 Histophysiologie, 139  
 Ile de La Réunion, 159  
 Impact de prédation, 65  
 Importance économique, 159  
 Indicateurs biologiques, 165  
 Information, 1, 11

- Interactions sociales, 61  
*Invasitermes inermis*, 181  
*Iridomyrmex*, 61, 165, 181; *calvus*, 165; *detectus*, 181; *glaber*, 181; *sanguineus*, 181  
 Isolement reproducteur, 143; social, 127  
 Isoptera, 143, 151, 159, 181  
 Jeûne, 73  
 Kalotermitidae, 159  
*Labidogenys* sp., 65  
 Labyrinthe, 105  
*Lasioglossum umbripenne*, 65  
*Lasius*, 181; *claviger*, 181; *fuliginosus*, 1, 101; *myops*, 181; *niger*, 73, 79, 101, 131, 181  
*Leptothorax acervorum*, 101; *nylanderi*, 101  
*Licania alba*, 171  
*Linepithema humile*, 87, 131  
 Localisation du nid, 97; de la source de nourriture, 97  
*Macrotermes annandalei*, 143; *barneyi*, 143  
 Macrotermitinae, 143  
*Manica rubida*, 131  
 Marquage d'aire de fourragement, 87, 93; de l'entrée du nid, 93  
*Megaponera foetens*, 1  
 Mémoire de référence, 113  
*Messor*, 1; *barbarus*, 135; *capitatus*, 135; *ebeninus*, 135; *sancta*, 87; *structor*, 135  
 Méthodologie, 97  
 Mexique, 33, 53  
*Microcerotermes subtilis*, 159  
 Microgynes, 53  
 Modèle de "l'instantané photographique", 97  
 Modélisation, 1, 11, 19, 23  
*Monacis*, 181  
*Monomorium* sp. 165; *floricola*, 165  
 Morphologie, 151  
 Mutualisme, 181  
*Myrmecia*, 181; *varians*, 65  
 Myrmécophilie, 171, 181  
*Myrmica rubra*, 139; *sabuleti*, 79; *scabrinodis*, 79, 101  
*Myrmoteras* sp., 65  
*Nasutitermes*, 181; *corniger*, 181; *voeltzkowi*, 159  
 Navigation, 105  
 Néoténiques, 151  
*Neotermes reunionensis*, 159  
 Néotropiques, 53, 65  
*Nomamyrmex*, 181  
 Nombre de proies, 19  
 Nouvelle-Calédonie, 165  
 Octopamine, 127  
*Octostruma* sp., 65  
*Odontomachus*, 65; *simillimus*, 165  
*Oecophylla longinoda*, 1  
 Olfaction, 37  
*Oligomyrmex sodalis*, 165  
 Oophagie, 37  
 Optimisation, 23, 65  
*Orectognathus* sp., 65  
 Organe(s) neurohémaux, 139; médian abdominal, 139; périsympathiques, 139  
 Ouvrières, 139

- Pachycondyla caffraria*, 19  
 Panama, 65  
*Paraponera clavata*, 79, 101  
 Parasitisme, 181  
*Paratrechina braueri*, 181; *foreli foreli*, 165; *foreli nigriventris*, 165; *longicornis*, 165; *vaga*, 165  
*Passiflora coccinea*, 171  
 Passifloraceae, 171  
*Pentastruma* sp., 65  
 Performance individuelle, 1, 23  
*Pheidole* sp., 165; *luteipes*, 165; *pallidula*, 79  
 Pheromone de piste, 143; sexuelle, 143  
 Physiologie ovarienne, 53  
 Piste d'exploration, 87  
*Plagiolepis alluaudi*, 165  
*Pogonomyrmex*, 1, 135; *occidentalis*, 79  
*Polistes dominulus*, 37, 45  
*Polybia occidentalis*, 1  
*Polyergus rufescens*, 1, 61  
 Polyéthisme, 1, 19  
 Polygynie, 33, 37, 53  
*Polyrachis guerini*, 165  
 Ponerinae, 19, 33, 53, 65, 139  
*Postelectrotermes howa*, 159  
 Prédation, 19, 65  
 Prise de décision, 23; collective, 79  
*Procryptocerus*, 61  
*Prorhinotermes canalifrons*, 159  
*Protalaris* sp., 65  
*Protopolybia emortualis*, 171  
*Pseudacanthotermes spiniger*, 143  
*Quadristruma emmae*, 165  
 Reconnaissance coloniale, 33; individuelle, 45; (de l') oeuf, 37; sociale, 45; (de la) souche, 11  
 Recrutement, 1, 93; alimentaire, 73, 79, 135  
 Régulation sociale, 87  
 Reines, 139  
 Relation de dominance, 37, 45; topologiques, 97  
 Repères terrestres, 97; visuels, 97, 101, 105  
 Représentation spatiale, 97  
 Reproduction, 37, 53  
*Reticulitermes*, 181; *flavipes*, 143, 181; *lucifugus*, 151, 181; *lucifugus grassei*, 151; *lucifugus banyulensis*, 151; *lucifugus corsicus*, 151; *lucifugus lucifugus*, 151; *santonensis*, 143, 151  
 Rétinotopie, 97  
 Rhinotermitidae, 151, 159  
 Rosaceae, 171  
 Rythme d'activité, 23  
 Séquence comportementale, 65; visuelle, 105  
*Serrastruma* sp., 65; *lujae*, 65  
*Serviformica*, 61  
 Seuil de réponse, 19  
*Smithistruma* sp., 65  
 Soldats, 151  
*Solenopsis*, 181; *geminata*, 79, 165, 181; *invicta*, 131; *laeviceps*, 181; *molesta*, 181

- Spécialisation, 19, 23, 53  
Spermathèque, 131  
Spermatozoïdes, 131  
*Stigmacros* spp., 181  
Stratégie alternative de reproduction, 53; individuelle de chasse, 65  
Structure des populations, 33; sociale, 33, 45, 53  
*Strumigenys* sp., 65  
Succession des tâches, 1, 19  
Symbioses, 181  
*Tapinoma* sp., 61, 165, 181; *melanocephalum*, 165; *minutum*, 181; *sessile*, 181  
Technique HPLC, 127  
*Termes frontalis*, 181  
Termites champignonnistes, 143  
Termitidae, 143, 159  
Territoire, 93  
*Tetramorium caespitum*, 93, 101; *impurum*, 93; *simillimum*, 165, 181  
*Thalassa (Monoscelis) saginata*, 171  
Transfert, 1, 181; direct, 1; indirect, 1  
*Trinervitermes*, 181; *bettonianus*, 143  
Trophallaxie, 1, 61, 73, 127; proctodéale, 61  
*Tumulitermes*, 181; *peracutus*, 181  
*Velocitermes*, 181  
Vésicules séminales, 131  
Vespidae, 1, 37, 45  
*Vespula*, 1  
Viet-Nam, 143  
*Vismia sessilifolia*, 171  
*Wasmannia auropunctata*, 165  
*Zacryptocerus*, 61  
Zingiberaceae, 171

## KEY WORDS INDEX

- Acromyrmex*, 181  
 Activity rhythm, 23  
 Aggregation, 11  
 Alarm, 135  
 Alternative reproductive strategy, 53  
 Ambush hunting, 65  
*Amitermes laurensis*, 181  
*Anochetus* sp., 65  
*Anoplolepis gracilipes*, 165  
*Anoplotermes (Speculitermes) ater*, 181; *morio*, 181  
*Anoplotermes cingulatus*, 181; *tenebrosus*, 181  
 Apidae, 1, 23, 113, 121  
*Apis mellifera*, 1, 113, 121, 127  
*Atta*, 181; *cephalotes*, 1, 73; *colombica*, 131; *sexdens*, 1, 131  
 Auto-organization, 11  
*Azteca lanuginosa*, 65  
*Basicros manni*, 65  
 Behavior: agonistic, 33; invitation, 73; predatory, 65; sexual, 143; trail-following, 135;  
     trail-laying, 73  
 Behavioral flexibility, 65; sequence, 65  
 Biogenic amines, 127  
 Bioindicators, 165  
*Blatella germanica*, 11  
*Bombus*, 1; *terrestris*, 23  
*Brachymyrmex obscurior*, 165  
*Brachyponera lutea*, 181  
 Brain, 121  
 Brazil, 33  
*Camponotus (Myrmobrachys) senex*, 171  
*Camponotus*, 181; *fellah*, 127; *pennsylvanicus*, 73  
*Cardiocondyla emeryi*, 165  
*Cataglyphis cursor*, 97, 101, 105  
*Cecropia*, 171  
 Cholinergic antagonists, 121  
 Closure: group, 11; society, 33  
 Co-ordination, 87  
 Coleoptera, 171  
 Communication, 135  
 Comparative biology, 151  
*Coptotermes*, 181  
 Costs and benefits, 1  
*Cryptotermes havilandi*, 159; *intermedius*, 159; *truncatus*, 159  
 Cytochrome oxidase, 121  
*Daceton armigerum*, 1  
 Decision making, 23; collective, 79  
 Delayed alternation task, 113  
 Diffusion, 87  
 Discrimination: individual, 45; shape, 105  
 Displacements, 87

- Distance, 79; synergetic effect, 135  
 Distribution: food sources, 87; spatial, 151  
*Diversitermes*, 181  
 Division of labor, 19, 23  
 Dolichoderinae, 171  
*Dolichoderus*, 61; *attelaboides*, *bidens*, 171  
 Dominance relationships, 37, 45  
*Eciton*, 61  
 Economical importance, 159  
*Ectatomma ruidum*, 1, 19, 53, 65, 101; *tuberculatum*, 33, 65, 131  
*Epitritus hexamerus*, 65  
 Ergonomics, 1  
*Eucalyptus*, 181  
 Exploration, 87  
 Exploratory trails, 87  
*Ficus* sp., 171  
 Foundations, 45, 131  
 Food availability, 101  
 Food exchange, 1, 61, 73, 127  
 Food resources exploitation, 101  
 Food starvation, 73, 87  
 Foraging, 1, 23, 53, 79, 87  
*Formica*, 181; *cinerea*, 101; *exsecta*, 101; *fusca*, 61, 101, 181; *gagates*, 61; *integra*, 181; *pratensis*, 101; *rubescens*, 101; *rufa*, 101, 181; *rufibarbis*, 61, 101; *sanguinea*, 101; *schaufussi*, 101; *selysi*, 61  
 Formicidae, 1, 19, 33, 53, 61, 65, 73, 79, 87, 93, 97, 101, 105, 127, 131, 135, 139, 165, 171, 181  
 France, 151  
 French Guiana, 171  
 Fungus-growing termites, 143  
 Gland(s): abdominal, 135; Dufour, 93, 135; metapleural, 93; poison, 135; posterior sternal, 143; pygidial, 61; tergal, 143  
*Gnamptogenys costata*, 139; *menadensis*, 139  
 Habitat conservation, 165  
 Halictidae, 65  
*Harpagoxenus americanus*, 61  
*Harpegnathos venator*, 65  
*Heterotermes*, 181; *philippinensis*, 159  
 Histochemistry, 121  
 Histophysiology, 139  
*Hodotermes mossambicus*, 1, 143  
 HPLC technique, 127  
 Hymenoptera, 1, 19, 23, 33, 53, 61, 65, 73, 79, 87, 93, 97, 101, 105, 113, 121, 127, 131, 135, 139, 165, 171, 181  
 Hyperaspinae, 171  
 Hypericaceae, 171  
*Hypoclinea bidens*, 171  
*Hypoponera* sp., 131  
 Individual hunting strategy, 65  
 Individual performance, 1, 23  
 Information, 1, 11  
 Interindividual attraction, 19  
*Invasitermes inermis*, 181  
*Iridomyrmex*, 61, 165, 181; *calvus*, 165; *detectus*, 181; *glaber*, 181; *sanguineus*, 181  
 Isolation: reproductive, 143; social, 127

Isoptera, 143, 151, 159, 181  
 Kalotermitidae, 159  
*Labidogenys* sp., 65  
 Ladybird, 171  
*Lasioglossum umbripenne*, 65  
*Lasius*, 181; *claviger*, 181; *fuliginosus*, 1, 101; *myops*, 181; *niger*, 73, 79, 101, 131, 181  
 Learning, 23, 37, 45, 97; context, 105; spatial, 113; temporal, 101  
*Leptothorax acervorum*, 101; *nylanderi*, 101  
*Licania alba*, 171  
*Linepithema humile*, 87, 131  
 Localisation: food site, 97; nest site, 97  
*Macrotermes annandalei*, 143; *barneyi*, 143  
 Macrotermitinae, 143  
*Manica rubida*, 131  
 Marking: foraging area, 87, 93; nest entrance, 93  
 Maze, 105  
*Megaponera foetens*, 1  
*Messor*, 1; *barbarus*, 135; *capitatus*, 135; *ebeninus*, 135; *sancta*, 87; *structor*, 135  
 Methodology, 97  
 Mexico, 33, 53  
*Microcerotermes subtilis*, 159  
 Microgynes, 53  
 Modelling, 1, 11, 19, 23  
*Monacis*, 181  
*Monomorium* sp. 165; *floricola*, 165  
 Morphology, 151  
 Mutualism, 181  
*Myrmecia*, 181; *varians*, 65  
 Myrmecophily, 171, 181  
*Myrmica rubra*, 139; *sabuleti*, 79; *scabrinodis*, 79, 101  
*Myrmoteras* sp., 65  
*Nasutitermes*, 181; *corniger*, 181; *voeltzkowi*, 159  
 Navigation, 105  
 Neotenic, 151  
*Neotermes reunionensis*, 159  
 Neotropics, 53, 65  
 Nesting sites complexes, 181  
 New Caledonia, 165  
*Nomamyrmex*, 181  
 Nutritional state, 73, 87  
 Octopamine, 127  
*Octostruma* sp., 65  
*Odontomachus*, 65; *simillimus*, 165  
*Oecophylla longinoda*, 1  
 Olfaction, 37  
*Oligomyrmex sodalis*, 165  
 Oophagy, 37  
 Optimization, 23, 65  
*Orectognathus* sp., 65  
 Organs: neurohaemal, 139; median abdominal, 139; perisympatic, 139  
 Ovarian physiology, 53  
*Pachycondyla caffraria*, 19  
 Palearctic species, 101  
 Panama, 65

- Paraponera clavata*, 79, 101  
 Parasitism, 181  
*Paratrechina braueri*, 181; *foreli foreli*, 165; *foreli nigriventris*, 165; *longicornis*, 165; *vaga*, 165  
*Passiflora coccinea*, 171  
 Passifloraceae, 171  
 Pavlovian conditioning, 121  
*Pentastruma* sp., 65  
*Pheidole* sp., 165; *luteipes*, 165; *pallidula*, 79  
 Pheromone: sexual, 143; trail-following, 143  
*Plagiolepis alluaudi*, 165  
*Pogonomyrmex*, 1, 135; *occidentalis*, 79  
*Polistes dominulus*, 37, 45  
*Polybia occidentalis*, 1  
*Polyergus rufescens*, 1, 61  
 Polyethism, 1, 19  
 Polygyny, 33, 37, 53  
*Polyrachis guerini*, 165  
 Ponerinae, 19, 33, 53, 65, 139  
 Population density, 11, 53  
*Postelectrotermes howa*, 159  
 Predation, 19, 65  
 Predatory impact, 65  
 Prey number, 19  
*Procryptocerus*, 61  
*Prorhinotermes canalifrons*, 159  
*Protalaris* sp., 65  
*Protopolybia emortualis*, 171  
*Pseudacanthotermes spiniger*, 143  
*Quadristruma emmae*, 165  
 Queens, 139  
 Queuing delays, 1  
 Recognition: eggs, 37; individual, 45; nestmate, 33; social, 45; strain, 11  
 Recruitment, 1, 93; food recruitment, 73, 79, 135  
 Reference memory, 113  
 Reproduction, 37, 53  
 Reproductive cycle, 139, 151  
 Response threshold, 19  
*Reticulitermes*, 181; *flavipes*, 143, 181; *lucifugus*, 151, 181; *lucifugus grassei*, 151; *lucifugus banyulensis*, 151; *lucifugus corsicus*, 151; *lucifugus lucifugus*, 151; *santonensis*, 143, 151  
 Retinotopy, 97  
 Reunion Island, 159  
 Rhinotermitidae, 151, 159  
 Rosaceae, 171  
 Seed-harvesting ants, 87, 135  
 Seminal vesicles, 131  
*Serrastruma* sp., 65; *lujae*, 65  
*Serviformica*, 61  
 Slave-making ants, 61  
*Smithistruma* sp., 65  
 Snapshot model, 97  
 Social interactions, 61  
 Social regulation, 87  
 Soldiers, 151

- Solenopsis*, 181; *geminata*, 79, 165, 181; *invicta*, 131; *laeviceps*, 181; *molesta*, 181  
Spatial representation, 97  
Specialization, 19, 23, 53  
Spermatheca, 131  
Spermatozoa, 131  
*Stigmacros* spp., 181  
Structure: population, 33; social, 33, 45, 53  
*Strumigenys* sp., 65  
Symbiosis, 181  
*Tapinoma* sp., 61, 165, 181; *melanocephalum*, 165; *minutum*, 181; *sessile*, 181  
Task partitioning, 1  
Tasks succession, 1, 19  
*Termes frontalis*, 181  
Termitidae, 143, 159  
Territory, 93  
*Tetramorium caespitum*, 93, 101; *impurum*, 93; *simillimum*, 165, 181  
*Thalassa (Monoscelis) saginata*, 171  
Topologic relationships, 97  
Tramp species, 165  
Transfert, 1, 181; direct, 1; indirect, 1  
*Trinervitermes*, 181; *bettonianus*, 143  
Trophallaxis, 1, 61, 73, 127; abdominal, 61  
*Tumulitermes*, 181; *peracutus*, 181  
*Velocitermes*, 181  
Vespidae, 1, 37, 45  
*Vespula*, 1  
Viet-Nam, 143  
*Vismia sessilifolia*, 171  
Visual cues, 97, 101, 105  
Visual sequence, 105  
*Wasmannia auropunctata*, 165  
Workers, 139  
*Zacryptocerus*, 61  
Zingiberaceae, 171

## REMERCIEMENTS

La réalisation de ce volume n° 12 des "Actes des Colloques Insectes Sociaux" a été rendue possible grâce à la collaboration de Catherine ARMENGAUD, Serge ARON, Raphaël BOULAY, Roger CAMMAERTS, Bruno CORBARA, Patrizia D'ETTORE, Jean-Christophe DE BISEAU, Alain DEJEAN, Jacques DELABIE, Renée FÉNERON, Jacques GERVET, Sun Heat HAN, Pierre JAISSON, Alain LENOIR, Maurice LEPONCE, Charles NOIROT, Luc PASSERA, Eric PROVOST, Colette RIVAULT, Yves ROISIN, Guy THÉRAULAZ et Jean-Claude VERHAEGHE qui ont accepté de relire et commenter l'essentiel des manuscrits présentés ici. Nous les en remercions vivement.

Dessin de couverture : " Fig. 2. — *Myrmica rubra* ouvrière. Coupe sagittale montrant les régions du corps." (d'après : Janet C. 1902. Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*. Ed. G. Carre et C. Naud, pp. 3-68)

Page 4 : Couverture de la même édition de 1902 de "Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*." par Charles Janet.



Université Paul Sabatier

118, route de Narbonne 31062 TOULOUSE CEDEX 4  
Tél. 05.61.55.66.12 - Fax 05.61.55.64.31

JANET Charles

---

Anatomie  
du  
GASTER  
de la  
MYRMICA RUBRA

---

PARIS  
GEORGES CARRÉ ET C. NAUD, ÉDITEURS  
3, Rue Racine, 3  
1902

F. 22.