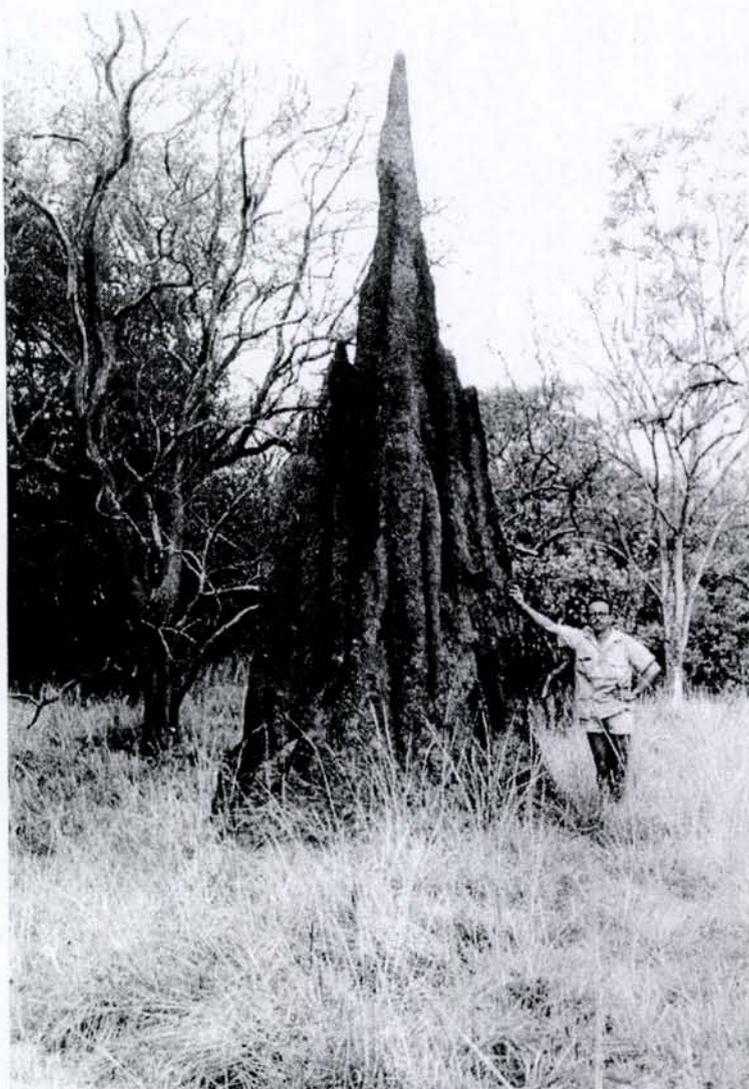


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Bertrand SCHATZ)

**VOL.14 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
Dijon 6-8 Septembre 2000**



(d'après P.P. Grassé & Ch. Noirot, 1961)

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Bertrand SCHATZ)

**VOL.14 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
Dijon 6-8 Septembre 2000**

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-13-9

Dépôt légal : 2^{ème} trimestre 2001
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

Jean-Paul LACHAUD
Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale
FRE CNRS 2382
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex

Prix : 100 Francs

J.-P. LACHAUD :

Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale (LECA)
FRE CNRS 2382
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex (France)
Tél. : (33).05.61.55.65.72
Fax : (33).05.61.55.61.54
e-mail : lachaud@cict.fr

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

B. SCHATZ :

Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale (LECA)
FRE CNRS 2382
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex (France)
Tél. : (33).05.61.55.62.35
Fax : (33).05.61.55.61.54
e-mail : schatz@cict.fr

COLLOQUE INSECTES SOCIAUX

DIJON - 6-8 Septembre 2000

LISTE DES PARTICIPANTS

- | | |
|---|--|
| ABED-VIEILLARD Dehbia (Dijon, France) | GROSJEAN Yaël (Dijon, France) |
| AFFOLTER Jürg (Bern, Suisse) | GROSSIORD Elise (Dijon, France) |
| AME Jean-Marc (Tours, France) | HAN Sun-Heat (Créteil, France) |
| ARON Serge (Bruxelles, Belgique) | HARRY Myriam (Créteil, France) |
| BAGNERES Anne-Geneviève (Marseille, France) | HERVIER Blanca (Bruxelles, Belgique) |
| BEUGNON Guy (Toulouse, France) | IRIBARNE Michel (Montpellier, France) |
| BORDEREAU Christian (Dijon, France) | JAISSON Pierre (Villetaneuse, France) |
| BOULAY Raphaël (Tours, France) | JEANSON Raphael (Toulouse, France) |
| BRANDÃO Roberto (São Paulo, Brésil) | JEQUEL Marc (Bordeaux, France) |
| BRAUMANN Alain (Dakar, Sénégal) | JERMANNAUD Alain (Soulac-sur-Mer, France) |
| BROSSUT Rémy (Dijon, France) | JONES Susan (Columbus, USA) |
| BUHL Jérôme (Toulouse, France) | JOSENS Guy (Bruxelles, Belgique) |
| CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique) | JOUQUET Pascal (Paris, France) |
| CANCELLO Eliana (São Paulo, Brésil) | JOURDAN Hervé (Orléans, France) |
| CAZENEUVE Eric (Lyon, France) | KAIB Manfred (Bayreuth, Allemagne) |
| CHAFFIOL Antoine (Toulouse, France) | KAMINSKI Gwenaël (Vandœuvre-les-Nancy, France) |
| CHAGNE Philippe (Toulouse, France) | LACHAUD Jean-Paul (Toulouse, France) |
| CHERIX Daniel (Lausanne, Suisse) | LAINE Laetitia (Ascot, Grande-Bretagne) |
| CLÉMENT Jean-Luc (Marseille, France) | LE ROUX Anne-Marie (Tours, France) |
| CONNETABLE Sophie (Dijon, France) | LE ROUX Guy (Tours, France) |
| CORNETTE Richard (Dijon, France) | LEBRETON Julien (Toulouse, France) |
| COURRENT Annie (Dijon, France) | LEBRUN Daniel (Nantes, France) |
| D'ETTORRE Patrizia (Tours, France) | LECA Jean-Louis (Sophia Antipolis, France) |
| DALY-SCHVEITZER Sébastien (Toulouse, France) | LECONTE Yves (Avignon, France) |
| DE BISEAU Jean-Christophe (Bruxelles, Belgique) | LENOIR Alain (Tours, France) |
| DECHAUME-MONTCHARMONT François Xavier
(Bures-sur-Yvette) | LEPAGE Michel (Paris, France) |
| DELIGNE Jean (Bruxelles, Belgique) | LEUTHOLD Rheinard (Bern, Suisse) |
| DELSINNE Thibaut (Nouméa, Nouvelle-Calédonie,
France) | LIAUTARD Cathy (Lausanne, Suisse) |
| DEPICKÈRE Stéphanie (Bruxelles, Belgique) | MAEDER Arnaud (Lausanne, Suisse) |
| DRONNET Stéphanie (Saint Selve, France) | MARLIER Jean-François (Bruxelles, Belgique) |
| EGGLETON Paul (London, Grande-Bretagne) | MARSAULT Delphine (Tours, France) |
| ERRARD Christine (Tours, France) | MARTINET Pascal (Chasse-sur-Rhône, France) |
| EVANS Theodore (Canberra, Australie) | MATSUMOTO Tadeo (Tokyo, Japon) |
| EVERAERTS Claude (Dijon, France) | MERCIER Jean-Luc (Tours, France) |
| FARINE Jean-Pierre (Dijon, France) | MICKALA Patrick (Franceville, Gabon) |
| FERVEUR Jean-François (Dijon, France) | MIURA Toru (Tokyo, Japon) |
| FORSCHLER Brian Athens, USA) | MONNIN Thibaud (Sheffield, Grande-Bretagne) |
| FOURCASSIÉ Vincent (Toulouse, France) | MORA Philippe (Créteil, France) |
| FREITAG Anne (Lausanne, Suisse) | NALEPA Christine (Raleigh, USA) |
| GENECQUE Evelyne (Bures-sur-Yvette, France) | NEVERS Gils (Gardonne, France) |
| | NICULITA Hélène (Gif-sur-Yvette, France) |
| | NOIROT Charles (Dijon, France) |

PARMENTIER Dominique (Bruxelles, Belgique)
PASSERA Luc (Toulouse, France)
PASTEELS Jacques (Bruxelles, Belgique)
PAULMIER Ivan (Bordeaux, France)
PEARCY Morgan (Bruxelles, Belgique)
PEETERS Christian (Paris, France)
PEPPUY Alexis (St-André, La Réunion, France)
PERU Laurent (Orléans, France)
PHAM-DELEGUE Minh-Hà (Bures-sur-Yvette, France)
PROST Monique (Dijon, France)
QUENNEDEY André (Dijon, France)
QUINTANA Alexandre (Marseille, France)
REINHARDT Judith (Marseille, France)
RENUCCI Marielle (Marseille, France)
RICHARD Freddie-Jeanne (Toulouse, France)
RIPART Ludovic (Bruxelles, Belgique)
RIVAULT Colette (Rennes, France)
RIVIÈRE Stéphane (Dijon, France)
ROBERT Sylvie (Marseille, France)
ROBERT Alain (Dijon, France)
ROISIN Yves (Bruxelles, Belgique)
ROOSE-AMSALEG Céline (Créteil, France)
ROULAND-LEFEVRE Corinne (Dakar, Sénégal)
RUELLE Jean (Namur, Belgique)
RUELLE Andrée (Namur, Belgique)
SCHATZ Bertrand (Toulouse, France)
SCHWAMMBERGER Karl-Heinz (Bochum, Allemagne)
SEMPO Gregory (Bruxelles, Belgique)
SILLAM David (Dijon, France)
TARRAGO David (Estillac, France)
THERAULAZ Guy (Toulouse, France)
UVA Paolo (Marseille, France)
VIEAU Florent (Nantes, France)
VON AESCH Leila (Lausanne, Suisse)
VON PLANTA Ursina (Bern, Suisse)
WHEELER Diana (Tucson, USA)
WOBST Birgit (Berlin, Allemagne)
WÜRGLER Anna (Bern, Suisse)
ZAREMSKI Alba (Montpellier, France)

TABLE DES MATIÈRES

1. Premières données sur la monopolisation de ressources par l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* (Roger) au sein d'une myrmécofaune de forêt sèche néo-calédonienne.
par T. Delsinne, H. Jourdan & J. Chazeau p. 1
2. Recrutement alimentaire et recrutement exploratoire chez la fourmi fantôme *Tapi-noma melanocephalum* : une seule et même stratégie ?
par L. von Aesch & D. Cherix p. 7
3. Modes de navigation chez une fourmi néotropicale : *Gigantiops destructor*.
par P. Chagné, C. Lacassagne & G. Beugnon p. 13
4. Problèmes posés par *Formica paralugubris*, une nouvelle espèce de fourmis des bois.
par A. Maeder & D. Cherix p. 21
5. Application d'un échantillonnage aléatoire stratifié pour l'étude de la distribution des fourmis des bois.
par A. Freitag, A. Guisan & D. Chérix p. 27
6. Ultrastructure du "Système Malpighien" de *Microcerotermes* (Insecta Isoptera).
par L. De Vos & J. Deligne p. 33
7. Morphologie fonctionnelle des nids de *Noditermes aburiensis* (Insecta Isoptera).
par P. Iniesto, J. Deligne, G. Josens & J. Verbanck p. 39
8. Étude des structures internes des nids de termites par analyse d'image.
par B. Hervier, G. Josens, J. Deligne, E. Terwinghe & J. Verbanck p. 45
9. Morphogenèse des réseaux de galeries chez la fourmi *Messor sancta*.
par J. Buhl, J.-L. Deneubourg, A. Grimal & G. Théraulaz p. 51
10. Dynamique d'agrégation chez *Blattella germanica* (L.).
par R. Jeanson, C. Rivault, J.-L. Deneubourg & G. Théraulaz p. 57
11. Apprentissage spatial et temporel chez la fourmi *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae).
par M.-C. Cammaerts p. 61
12. Le conditionnement classique chez la fourmi *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae).
par M.-C. Cammaerts p. 65
13. Comportement de recherche de nourriture après recrutement chez la fourmi *Lasius niger*.
par J. Le Breton & V. Fourcassié p. 69
14. Flexibilité réduite dans le comportement prédateur d'une espèce de fourmi arboricole dominante au Cameroun.
par F.-J. Richard, A. Fabre & A. Dejean p. 75

15. Écologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini).
par S. Daly-Schweitzer, B. Schatz, A. Cadena & J.-P. Lachaud p. 81
16. Inhibition de la ponte dans les sociétés polygynes de *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).
par A. Cadena, G. Pérez-Lachaud, B. Schatz & J.-P. Lachaud p. 87
17. Diversité de la myrmécofaune (Ponerinae et Cerapachyinae) dans les agrosystèmes de café et cacao au Mexique.
par J.-P. Lachaud & J.A. García Ballinas p. 95
18. Fourmis ponérines associées aux parasitoïdes du genre *Kapala* Cameron (Hymenoptera, Eucharitidae).
par J.-P. Lachaud & G. Pérez-Lachaud p. 101
19. *Reticulitermes santonensis* en Touraine : étude en milieu urbain.
par J.-L. Mercier, A.-M. Le Roux, G. Le Roux & P. Cardin p. 107

INDEX DES AUTEURS	p. 113
INDEX DES MOTS-CLÉS	p. 115
KEY WORDS INDEX	p. 119
REMERCIEMENTS	p. 123

CONTENTS

1. First data on the resource monopolisation by the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) in a New Caledonian dry forest ant community.
by T. Delsinne, H. Jourdan & J. Chazeau p. 1
2. Food and exploratory recruitment by the ghost ant *Tapinoma melanocephalum*: a constant strategy?
by L. von Aesch & D. Cherix p. 7
3. Navigational mechanisms in a Neotropical ant: *Gigantiops destructor*.
by P. Chagné, C. Lacassagne & G. Beugnon p. 13
4. Problems arising from *Formica paralugubris*, a new red wood ant species.
by A. Maeder & D. Chérix p. 21
5. Random-stratified sampling design for the study of red wood ants distribution.
by A. Freitag, A. Guisan & D. Chérix p. 27
6. Ultrastructure of the "Malpighian System" of *Microcerotermes* (Insecta Isoptera).
by L. De Vos & J. Deligne p. 33
7. Functional morphology of *Noditermes aburiensis* nests (Insecta Isoptera).
by P. Iniesto, J. Deligne, G. Josens & J. Verbanck p. 39
8. Study of inner structures of termite mounds by image processing.
by B. Hervier, G. Josens, J. Deligne, E. Terwinghe & J. Verbanck p. 45
9. Morphogenesis of galleries networks in the ant *Messor sancta*.
by J. Buhl, J.-L. Deneubourg, A. Grimal & G. Théraulaz p. 51
10. Dynamics of aggregation in *Blattella germanica* (L.).
by R. Jeanson, C. Rivault, J.-L. Deneubourg & G. Théraulaz p. 57
11. Spatial and temporal learning in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae).
by M.-C. Cammaerts p. 61
12. Classical conditioning in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae).
by M.-C. Cammaerts p. 65
13. Food searching behavior after recruitment in the ant *Lasius niger*.
by J. Le Breton & V. Fourcassié p. 69
14. Low flexibility in predatory behavior in a dominant arboreal ant species from Cameroon.
by F.-J. Richard, A. Fabre & A. Dejean p. 75
15. Behavioral ecology of the ant *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini).
by S. Daly-Schveitzer, B. Schatz, A. Cadena & J.-P. Lachaud p. 81

16.	Reproductive inhibition in polygynous colonies of <i>Ectatomma ruidum</i> (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). by A. Cadena, G. Pérez-Lachaud, B. Schatz & J.-P. Lachaud	p. 87
17.	Biodiversity of the ant fauna (Ponerinae and Cerapachyinae) in Mexican coffee and cocoa agroecosystems. by J.-P. Lachaud & J.A. García Ballinas	p. 95
18.	Ponerine ants associated with parasitoid wasps of the genus <i>Kapala</i> Cameron (Hymenoptera, Eucharitidae). by J.-P. Lachaud & G. Pérez-Lachaud	p. 101
19.	<i>Reticulitermes santonensis</i> in Touraine: a study in urban environment. by J.-L. Mercier, A.-M. Le Roux, G. Le Roux & P. Cardin	p. 107
INDEX DES AUTEURS		p. 113
INDEX DES MOTS-CLÉS		p. 115
KEY WORDS INDEX		p. 119
REMERCIEMENTS		p. 123

PREMIÈRES DONNÉES SUR LA MONOPOLISATION DE RESSOURCES PAR L'ENVAHISSEUR *WASMANNIA AUROPUNCTATA* (ROGER) AU SEIN D'UNE MYRMÉCOFAUNE DE FORÊT SÈCHE NÉO-CALÉDONIENNE

Thibaut DELSINNE¹, Hervé JOURDAN^{1,2} & Jean CHAZEAU¹

¹ Laboratoire Zoologie Appliquée, IRD, BP A5, 98948 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

² Laboratoire ERMES, IRD, Technoparc, 5 Rue du Carbone, 45062 Orléans Cedex

Résumé: Afin de mieux comprendre le succès envahisseur de *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie, nous avons étudié la colonisation d'appâts de thon, déposés selon un gradient d'invasion dans une forêt sèche. Lorsque *W. auropunctata* est présente, elle monopolise rapidement et durablement les appâts, la cohabitation avec d'autres espèces est furtive. En absence de l'envahisseur, la myrmécofaune est plus diversifiée et on observe des coexistences et des successions d'espèces, en particulier en fonction de la période de la journée. Ces résultats soulignent la capacité de *W. auropunctata* à rompre le "trade off" (corrélation négative) entre capacité à découvrir une ressource et capacité à l'exploiter, classiquement exprimé par les Formicidae. Le système unicolonial lui permet d'exercer une domination exclusive. Le partage de ressources n'est plus possible. Cette caractéristique se rencontre chez d'autres "tramp species" et apparaît comme une convergence, qui permet de comprendre le succès colonisateur de ce groupe fonctionnel.

Mots-clés: Invasion biologique, fourmi vagabonde, communauté de fourmis, compétition, succession, partage de ressources.

Abstract: First data on the resource monopolisation by the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) in a New Caledonian dry forest ant community

Here we present the results of an assessment of tuna baits colonisation through time, along an invasive gradient involving *Wasmannia auropunctata*. When the invasive ant is present, it demonstrates a fast and durable conquest of baits. We seldom observed very short cohabitations with rare specimens of few species. When *W. auropunctata* is absent, a more diverse myrmecofauna can be observed, with the cohabitation of various species and their succession on the baits. These results point out the little fire ant ability to break down the classical trade-off between resource discovering and resource monopolisation, expressed by most ant species. The unicolonial system gives an exclusive domination capability to *W. auropunctata*. Resource sharing is no more allowed. This capability appears as a convergence with other tramp species. These observations contribute to a better understanding of the invasive success of the tramp species functional group.

Key words: Biological Invasion, tramp ant, ant community, trade off, competition, succession, monopolisation, resource sharing.

INTRODUCTION

Depuis son introduction au cours des années 60, *Wasmannia auropunctata* n'a cessé d'accroître la gamme des milieux envahis en Nouvelle-Calédonie. À ce jour, les travaux menés ont permis d'établir les conséquences sur la biodiversité tant d'un point de vue de son maintien que de sa dynamique (Jourdan, 1999). La guilde des Formicidae apparaît plus particulièrement affectée par l'envahisseur. La réussite rapide et la dominance importante de *W. auropunctata* en forêt sclérophylle (Jourdan, 1999) incitent à s'interroger sur les mécanismes proximaux de ce succès. Or, la cohabitation entre Formicidae est contrôlée par un équilibre complexe d'interactions, notamment les stratégies d'exploitation des ressources. De façon générale, on considère qu'il existe une corrélation négative ("trade off") entre le temps nécessaire à la découverte d'une source de nourriture et la dominance exercée sur celle-ci. On distingue alors classiquement 3 catégories en fonction de la succession observée (Wilson, 1971 ; Fellers, 1987 ; Davidson, 1998) :

1) les "opportunistes" qui sont capables de localiser et d'exploiter rapidement une ressource, mais qui sont incapables de la monopoliser durablement lorsque les espèces de la 2^{ème} catégorie se manifestent.

2) les "extirpatrices" qui sont moins efficaces pour prospecter le milieu, elles découvrent plus tardivement la ressource mais dès lors elles la dominent très agressivement.

3) les "insinuatrices" qui s'insèrent furtivement près de la ressource pour en dérober une partie aux autres catégories.

Ces stratégies d'exploitation permettent une cohabitation entre espèces. Dans ce contexte, pour mieux comprendre le succès envahisseur de *W. auropunctata*, nous avons évalué ses capacités de domination et de monopolisation d'une ressource par un suivi temporel de la colonisation d'appâts au sein d'une guilda de Formicidae en forêt sclérophylle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les travaux ont été conduits dans une relique sclérophylle située à proximité de Pouembout, à 270 kilomètres au nord de Nouméa, entre le 17 avril 2000 et 26 avril 2000. Nous avons utilisé du thon en conserve comme source de nourriture. Le volume d'une cuillère à café est déposé sur un carré de papier aluminium (5 ou 6 cm de côté). Ces appâts sont installés le long de 2 lignes parallèles, distantes de 10 mètres. Chaque ligne compte 10 appâts, séparés de 10 mètres les uns des autres. Ces lignes sont orientées perpendiculairement au front d'invasion du milieu par *W. auropunctata* (5 appâts côté colonisé, 5 coté non infesté). En effet, l'unicolonialité caractéristique des "tramp species" permet d'observer des fronts discrets d'invasion : en quelques mètres, on passe de fortes densités à l'absence d'individu. Chaque appât est visité toutes les 15 minutes, pendant 2 heures. Au cours de ces 8 passages successifs (P1 à P8), les espèces présentes sont identifiées à vue et le nombre d'ouvrières est évalué selon 6 classes d'abondance : 1 : [1; 5] ; 2 :]5; 15] ; 3 :]15; 30] ; 4 :]30; 50] ; 5 :]50; 100] ; 6 > 100. Les observations portent sur 22 transects, soit un total de 220 appâts. Trois périodes de la journée ont été étudiées : la "matinée" (entre 9h00 et 12h00), l'"après-midi" (entre 15h00 et 18h00) et la "soirée" (entre 21h00 et 23h00) afin de tenir compte d'éventuelles différences de comportement en fonction du moment de la journée.

RÉSULTATS

Parmi les dix neuf espèces recensées dans ce massif forestier, onze ont été observées sur les appâts (tableau 1). La myrmécofaune apparaît altérée, dominée largement par un cortège d'espèces introduites. Parmi celles observées sur les appâts, seules *P. guerini* et *O. simillimus* sont natives. Le contexte apparaît donc très compétitif, car la majorité des espèces sont capables d'envahir des communautés qui leur sont étrangères.

La figure 1 est une illustration synthétique des profils moyens de colonisation des appâts au cours des 3 périodes de la journée, en présence et en absence de l'envahisseur. Dans la zone envahie, *W. auropunctata* est présente sur tous les appâts dès le premier passage. Dès ce premier passage (P1), les ouvrières sont observées en densité élevée (par comparaison aux autres espèces) et elles se maintiennent en nombre jusqu'à la fin des observations (2 heures). Il y a donc une monopolisation très rapide de la ressource. En outre, *W. auropunctata* est active à toutes les périodes de la journée, même si son activité de fourragement apparaît plus réduite en "soirée" alors qu'elle est maximale l'"après-midi" (Fig. 1). En présence de l'envahisseur, la cohabitation avec d'autres Formicidae apparaît très furtive : au cours de la période diurne, 7 espèces ont été ponctuellement observées sur les mêmes appâts contre 4 la nuit. Pour toutes ces espèces, les effectifs sont toujours très faibles. En outre, des observations qualitatives réalisées au cours de l'expérimentation indiquent que *W. auropunctata* défend très agressivement les appâts découverts : elle agresse beaucoup plus qu'elle ne subit d'agression. Cependant, *B. obscurior* et *P. vaga* paraissent capables de se maintenir en faible effectif, grâce à une vitesse de déplacement plus rapide et leur aptitude à monter sur l'appât (alors que *W. auropunctata* se dispose sur le pourtour).

Liste des espèces recensées	Statut*	Présence sur appât
DOLICHODERINAE		
<i>Ochetelus glaber</i> (Mayr) 1862	N	
<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius) 1793	I	+
FORMICINAE		
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Smith, F.) 1857	I	+
<i>Brachymyrmex obscurior</i> Forel 1893	I	+
<i>Camponotus</i> sp. 2	N	
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille) 1802	I	+
<i>Paratrechina vaga</i> (Forel) 1901	I ?	+
<i>Plagiolepis alluaudi</i> Emery 1894	I	+
<i>Polyrhachis guerini</i> Roger 1863	N	+
MYMICINAE		
<i>Cardiocondyla emeryi</i> Forel 1881	I	
<i>Crematogaster</i> sp.	E	
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon) 1851	I	+
<i>Monomorium</i> sp.	N	
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius) 1804	I	
<i>Tetramorium simillimum</i> (Smith, F.) 1851	I	+
<i>Tetramorium</i> sp.	N ?	
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger) 1863	I	+
PONERINAE		
<i>Odontomachus simillimus</i> Smith, F. 1858	N	+
<i>Rhytidoponera fulgens</i> (?) (Emery) 1883	E	

*Statut de l'espèce : N : Native ; I : Introduite ; E : Endémique

Tableau 1. Liste des espèces recensées dans le massif forestier de Tiéa

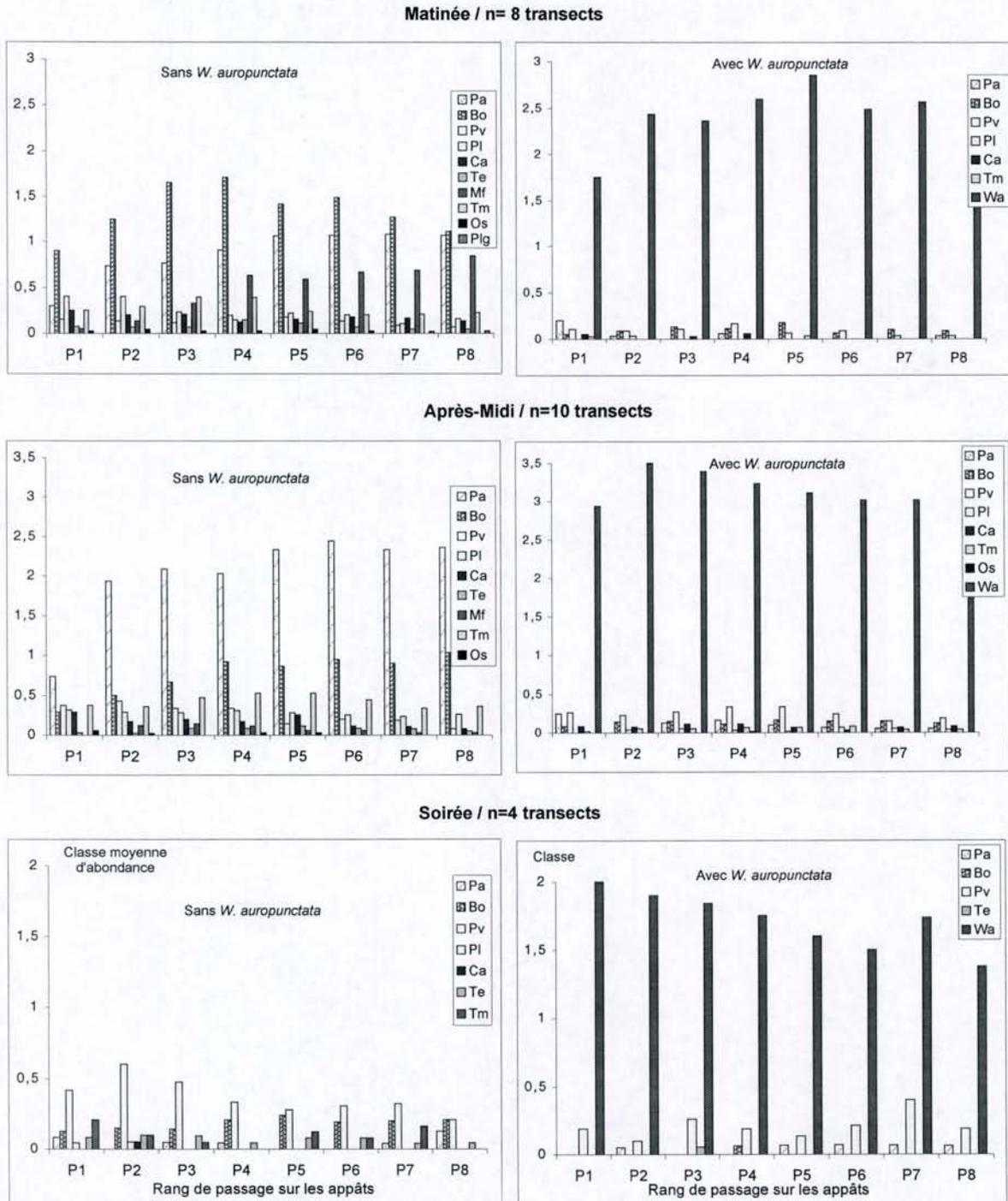
Table 1. List of monitored ant species in Tiéa sclerophyll forest

En absence de l'envahisseur, la situation est beaucoup plus complexe : pendant la journée, entre 9 et 10 espèces sont observées sur les appâts contre 7 espèces la nuit (Fig. 1). À la différence de *W. auropunctata*, aucune espèce n'exerce une domination exclusive, ni une activité continue pendant toute la journée. Il existe des variations en fonction du cortège d'espèces présent et de leur ordre d'arrivée sur la ressource (ce qui est masqué par notre représentation synthétique de colonisation des appâts). Cependant, on s'aperçoit qu'il y a une cohabitation plus grande entre espèces et surtout un partage temporel sur la ressource (les niveaux d'activité de chaque espèce varient au cours de la journée). Le matin les pièges sont dominés majoritairement par *B. obscurior*, l'après midi par *P. alluaudi* et le soir par *P. vaga*. La plupart des espèces sont diurnes avec une réduction d'activité très nette la nuit, sauf *P. vaga* et *T. simillimum* qui semblent plus crépusculaires. Aucune des espèces observées ne semble être en mesure de briser le "trade-off".

DISCUSSION-PERSPECTIVES

Dans le contexte étudié, *W. auropunctata* se montre extrêmement compétitive et exclusive pour l'exploitation des appâts alors que la guildes présente est constituée d'espèces introduites, supposées très compétitives. Lorsque *W. auropunctata* est présente, on observe une monopolisation rapide et durable des appâts, avec un recrutement qui semble explosif. La cohabitation avec d'autres espèces apparaît furtive, leurs effectifs restent toujours faibles. Par contre, en absence de l'envahisseur, la myrmécophage observée sur la ressource est plus diversifiée avec des coexistences et des successions d'espèces, qui varient selon la période de la journée considérée.

Ces résultats restent préliminaires, mais ils soulignent la capacité de *W. auropunctata* à rompre le "trade-off" (corrélation négative), classiquement exprimé par les Formicidae, entre la capacité à découvrir une ressource et la capacité à l'exploiter (Fellers, 1987 ; Davidson, 1998). *W. auropunctata* se comporte à la fois comme une opportuniste (elle arrive très rapidement) mais aussi comme une extirpatrice (elle exclue les autres espèces pendant toute l'expérience). Cette caractéristique se rencontre chez d'autres "tramp species" en particulier *Linepithema humile* (Holway et Suarez, 1999 ; Holway et



Pa : *Plagiolepis alluaudi* ; Bo : *Brachymyrmex obscurior* ; Pv : *Paratrechina vaga* ; Pl : *Paratrechina longicornis* ; Ca : *Cardiocondyla emeryi* ; Te : *Tetramorium simillimum* ; Mf : *Monomorium floricola* ; Tm : *Tapinoma melanocephalum* ; Os : *Odontomachus simillimus* ; Plg : *Polyrhachis guerini* ; Wa : *Wasmannia auropunctata*

Figure 1. Evolution de la colonisation moyenne des appâts en présence et en absence de l'invasseur, au cours des 3 périodes de la journée.
Mean bait colonisation through time, with or without the invader, during the 3 daily periods.

Case, 2000) et *Pheidole megacephala* (Hoffmann et coll., 1999). L'observation de cette convergence permet de mieux comprendre leur succès colonisateur et de préciser les caractéristiques fonctionnelles du groupe des "tramp species". Il nous est également possible de dégager les caractéristiques qui semblent contribuer au succès envahisseur : une dominance numérique (qu'autorise le système unicolonial) et une agressivité interspécifique exacerbée qui rendent le partage de ressources impossible. Ainsi, Human et Gordon (1999), ont montré chez *L. humile* que les effectifs mobilisés par une espèce unicoloniale amplifiait l'occurrence d'interactions neutres conduisant à la fuite et à l'exclusion des autres espèces. Cette caractéristique pourrait être amplifiée par l'existence d'une substance répulsive utilisée par *W. auropunctata* (Howard et coll., 1982). Dans cette perspective, des expérimentations complémentaires restent à mener.

L'existence d'une activité nocturne constitue également un avantage à long terme vis-à-vis des autres espèces, qui n'ont pas une activité continue mais plutôt diurne : cette caractéristique permet d'amplifier sa capacité à monopoliser des ressources.

Enfin, à l'image d'autres Formicidae introduites (Porter et coll., 1997), *W. auropunctata* bénéficie sans aucun doute d'un avantage compétitif : loin de son aire d'origine, elle est libérée de ses prédateurs, compétiteurs et parasites naturels. Dans cette perspective, il serait intéressant de réaliser des études expérimentales comparatives entre aire d'origine et région envahie, pour déterminer les causes proximales du succès envahisseur. De la même façon, il serait intéressant de tester l'influence de la qualité des ressources sur l'intensité de la compétition.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont bénéficié d'un soutien du MATE (financement GIP ECOFOR) dans le cadre de l'appel d'offres "Ecosystèmes tropicaux : 1999-2002".

RÉFÉRENCES

- Davidson, D.W., 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.* 23: 484-490.
- Fellers, J.H., 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 69: 1466-1478.
- Hoffmann, B.D., A.N. Andersen and G.J. Hill, 1999. Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia* 120: 595-604.
- Holway, D.A. and A.V. Suarez, 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *TREE* 14: 328-330.
- Holway, D. and T.J. Case, 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of Argentine ant. *Anim. Behav.* 59: 433-441.
- Howard, D.F., M.S. Blum, T.H. Jones and M.D. Tomalski, 1982. Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. *Ins. Soc.* 29: 369-374.
- Human, K.G. and D.M. Gordon, 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Ins. soc.* 46: 159-163.
- Jourdan, H., 1999. *Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste Wasmannia auropunctata (Roger) 1863 (Hymenoptera : Formicidae)*. Thèse doctorat Université Paul Sabatier, Toulouse. 376 pp.
- Porter, S.D., D.F. Williams, R.S. Patterson and H.G. Fowler, 1997. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera : Formicidae) : Escape from natural enemies? *Environ. Entomol.* 26: 373-384.
- Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge. 738 pp.

RECRUTEMENT ALIMENTAIRE ET RECRUTEMENT EXPLORATOIRE CHEZ LA FOURMI FANTÔME *TAPINOMA MELANOCAPHALUM* : UNE SEULE ET MÊME STRATÉGIE ?

Leïla VON AESCH¹ & Daniel CHERIX^{1,2}

¹ Institut d'Écologie - Zoologie et Écologie Animale,
Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie, 1015 Lausanne. Suisse
leila.vonaesch@ie-zea.unil.ch

² Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17. Suisse
daniel.cherix@SERAC.vd.ch

Résumé: Chez la fourmi vagabonde *T. melanocephalum* l'exploitation d'une source d'eau sucrée ou l'exploration d'un nouveau territoire sont des phénomènes collectifs. Ils se traduisent par un recrutement de masse induisant une augmentation explosive du nombre d'individus mobilisés. La vitesse très élevée de déplacement des individus joue probablement un rôle essentiel dans l'efficacité du recrutement. Lors du recrutement la majorité des ouvrières participent au dépôt d'une piste chimique, y compris celles qui quittent le nid.

Mots-clés: *Espèces vagabondes, recrutement de masse, dépôt de piste, Tapinoma melanocephalum.*

Abstract: **Food and exploratory recruitment by the ghost ant *Tapinoma melanocephalum*: a constant strategy ?**

The tramp species *T. melanocephalum* uses collective phenomena for the exploitation of newly discovered food sources and exploration of unknown territories. Mass recruitment induces an explosive increase in number of ants mobilized. The high speed of workers probably increases the efficiency of recruitment. During recruitment, most of the workers participate in the trail-laying, even those departing from the nest to the food source or to the exploratory area.

Key words: *Tramp species, mass recruitment, trail-laying, Tapinoma melanocephalum.*

INTRODUCTION

Tapinoma melanocephalum ou « fourmi fantôme » est une petite Dolichoderinae à large distribution tropicale et subtropicale, considérée comme une espèce vagabonde (Bustos et Cherix, 1998). Passera (1994) a défini cette notion à l'aide des caractéristiques suivantes : unicolonialité, capacité de migrer très rapidement, polygynie, petite taille et monomorphisme des ouvrières, apparition de nouvelles colonies par bouturage, grande agressivité interspécifique et faculté de s'adapter à l'environnement humain.

Considérée comme une peste domestique sous nos latitudes (Dorn et coll., 1997) depuis quelques dizaines d'années, elle établit ses colonies dans des lieux chauds et humides (serres, chaufferies, sanitaires).

Tapinoma melanocephalum qui vit en colonies très peuplées, pratique le recrutement de masse (Bustos et Cherix, 1998). Sa dispersion récente en dehors de son aire de distribution initiale et sa grande capacité d'adaptation suggèrent des stratégies de fourragement et d'exploration tout à fait originales qui la distinguent des autres espèces. Ce sont ces aspects qui sont traités ici, par le biais de l'étude des dynamiques de recrutement et du comportement de marquage de piste.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dynamique du recrutement alimentaire et exploratoire

Les fourmis sont collectées dans une serre à Zurich (Suisse) et les expériences sont menées à partir de colonies élevées en laboratoire.

Pour l'étude du recrutement alimentaire, trois colonies sont affamées pendant trois jours. Au cours de cette période elles ont librement accès à une deuxième arène au moyen d'un pont au revêtement plastifié long de huit centimètres et large de cinq millimètres. Au début de l'expérience une goutte d'eau sucrée (saccharose 1M) est déposée dans la deuxième arène. A partir de cet instant le trafic par minute est mesuré dans un sens comme dans l'autre sur une période totale de 60 minutes.

Pour l'exploration d'une aire nouvelle, quatre colonies sont privées de nourriture pendant une même période de trois jours. Au début de l'expérience, elles ont accès via un pont à une deuxième arène vide. La pose du pont correspond au temps zéro. A partir de cet instant le nombre de fourmis qui empruntent le pont dans un sens comme dans l'autre à chaque minute est comptabilisé sur une période totale de 60 minutes.

Comportement de marquage

Les mesures de marquage se font au cours du recrutement alimentaire et du recrutement exploratoire, à des instants choisis. Les fourmis sont filmées latéralement sur une section de cinq centimètres du pont à l'aide d'une caméra (Sony DV 3CCD) à raison de 25 images/seconde. On considère qu'il y a dépôt d'une piste lorsque l'abdomen entre en contact avec la surface du pont.

Les mesures ne sont pas effectuées dans les mêmes phases de la cinétique pour les deux phénomènes car ils ne sont pas réellement comparables. Dans le cas du recrutement alimentaire, les points de mesure sont choisis de façon standard et illustrés dans la première colonne du tableau 1. Ils se situent à 25% (1), 75% (2, 3) de la valeur maximum du trafic et après 60 minutes (4). Pour le recrutement exploratoire, les mesures sont faites sur les premiers individus qui parviennent sur le pont ainsi que les premiers qui regagnent l'aire du nid.

Deux paramètres sont mesurés : le pourcentage **P** d'individus marqueurs et l'intensité **I** de marquage des individus marqueurs, qui correspond à la proportion de chemin parcourue avec l'abdomen abaissé. Ils permettent de calculer un indice global de marquage **M** ($P \times I \times \text{constante}$). Des tests non paramétriques de Wilcoxon permettent de savoir s'il existe une différence significative pour chaque indice entre les valeurs à l'aller et au retour.

RÉSULTATS

Les trois cinétiques de fourragement et les quatre cinétiques d'exploration obtenues sont visibles dans la figure 1. Dans les deux cas la mise en place d'une activité intense est un processus extrêmement rapide comme le montrent les pentes fortement ascendantes de chaque graphe. On observe en général un pic de trafic suivi d'une diminution jusqu'à un plateau.

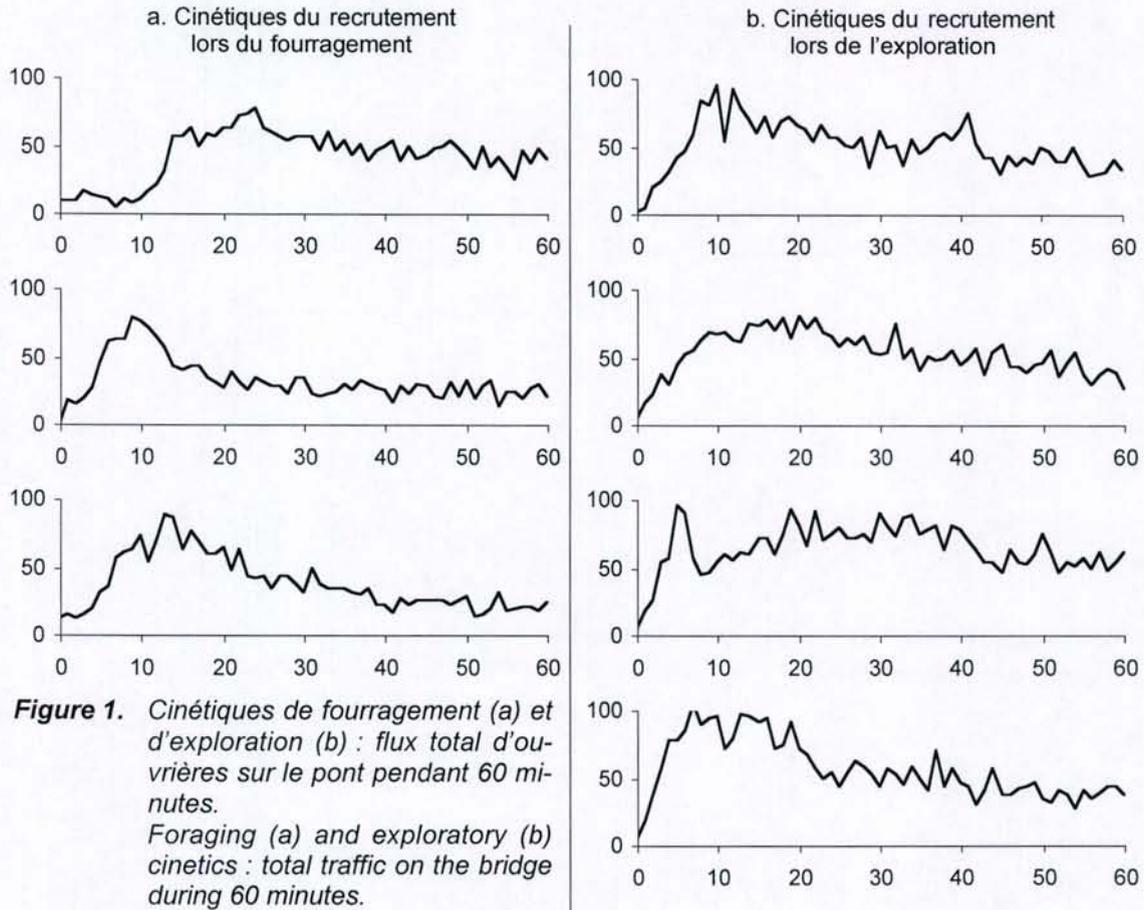


Figure 1. Cinétiques de fourragement (a) et d'exploration (b) : flux total d'ouvrières sur le pont pendant 60 minutes.
Foraging (a) and exploratory (b) cinetics : total traffic on the bridge during 60 minutes.

Comportement de marquage

Les moyennes des valeurs de **P**, **I** et **M** obtenues aux différents points de mesure pour les trois colonies testées dans le cas du recrutement alimentaire figurent dans le tableau 1.

		P ± SE (%)	Wilcoxon	I ± SE (%)	Wilcoxon	M ± SE	Wilcoxon
1	aller (n=60)	55.0 ± 0.0	p = 0.028	19.0 ± 19.9	p > 0.05	0.22 ± 0.23	p = 0.05
	retour (n=60)	91.7 ± 5.8		35.8 ± 18.0		0.69 ± 0.35	
2	aller (n=60)	61.7 ± 15.3	p = 0.038	9.8 ± 13.4	p = 0.038	0.13 ± 0.04	p = 0.05
	retour (n=60)	91.7 ± 2.9		24.3 ± 14.1		0.47 ± 0.27	
3	aller (n=60)	60.0 ± 13.2	p > 0.05	11.4 ± 11.0	p = 0.05	0.14 ± 0.14	p = 0.05
	retour (n=60)	71.7 ± 2.9		22.8 ± 12.3		0.34 ± 0.18	
4	aller (n=60)	51.7 ± 7.6	p = 0.038	12.6 ± 10.7	p > 0.05	0.14 ± 0.12	p > 0.05
	retour (n=60)	33.3 ± 2.9		15.6 ± 12.8		0.11 ± 0.09	

Tableau 1. Moyennes et erreurs standards du pourcentage **P** d'individus marqueurs, de l'intensité de marquage **I** et de l'indice global **M** lors du recrutement alimentaire (tests de Wilcoxon, $p > 0.05$).

Table 1. Means and standard errors of the percentage **P** of trail-laying workers, the intensity **I** of trail-laying and the global factor **M** during food recruitment (Wilcoxon tests, $p > 0.05$).

De manière générale, au cours du recrutement alimentaire, le dépôt de phéromone sur la piste concerne la majorité des individus, en particulier dans la

phase initiale du recrutement pour les ouvrières qui rentrent au nid (Tableau 1, points 1 et 2). En revanche, la proportion de marqueuses **P** est significativement inférieure pour les ouvrières qui quittent le nid. La variance très élevée des valeurs obtenues pour **I** est due aux grandes différences de comportement entre les individus : certains marquent de manière intensive alors que d'autres n'abaissent qu'une seule fois leur abdomen dans le champ de la caméra. Toutefois **I** est plus élevé dans la phase initiale du recrutement et tend à diminuer au cours du temps. Comme dans le cas du pourcentage **P**, les valeurs sont nettement plus élevées au retour pour les points 1 à 3.

En ce qui concerne le recrutement exploratoire (Tableau 2), le pourcentage **P** des premières ouvrières marqueuses est extrêmement élevé, en particulier à l'aller, ce qui semble les distinguer du cas du recrutement alimentaire. De plus il n'y a pas de différence significative entre l'aller et le retour dans cette phase. Par contre l'intensité **I** de marquage est significativement plus élevée chez les individus qui rentrent au nid, alors que l'indice global **M** n'est pas différent entre l'aller et le retour.

	P ± SE (%)	Wilcoxon	I ± SE (%)	Wilcoxon	M ± SE	Wilcoxon
aller (n=40)	87.5 ± 12.6	p > 0.05	15.1 ± 12.9	p = 0.029	0.03 ± 0.23	p > 0.05
retour (n=40)	70.0 ± 29.4		24.2 ± 15.1		0.09 ± 0.35	

Tableau 2. Moyennes et erreurs standards du pourcentage **P** d'individus marqueurs, de l'intensité de marquage **I** et de l'indice global **M** lors de l'exploration d'un nouveau territoire (tests de Wilcoxon, p>0.05).

Table 2. Means and standard errors of the percentage **P** of trail-laying workers, the intensity **I** of trail-laying and the global factor **M** during exploration of a newly discovered territory (Wilcoxon tests, p>0.05).

Les vitesses moyennes mesurées sont de 2,3 cm/s lors du fourragement (n = 120) et de 1,9 cm/s lors de l'exploration (n = 80).

DISCUSSION

Les phénomènes de fourragement et d'exploration du territoire chez *Tapinoma melanocephalum* ont un caractère extrêmement dynamique, d'autre part ils présentent une certaine similarité.

Cette ressemblance de comportement face à un élément nouveau, que ce soit une source de nourriture ou un terrain inexploré, suggère qu'il existe des mécanismes sous-jacents de même nature, ce qui la distingue de *T. erraticum* (Meudec et Lenoir, 1982). Ceci se traduit dans les deux cas par la mise en place d'une piste chimique et un comportement de marquage similaire. *Tapinoma melanocephalum* a visiblement adopté une stratégie globale de comportement collectif qui consiste à explorer le territoire de manière intensive pour découvrir de nouvelles ressources puis à exploiter ces dernières de manière opportuniste. C'est un comportement adapté à une espèce de petite taille qui vit dans des milieux dans lesquels elle doit probablement faire face à la compétition et où les ressources sont éphémères (Cherix, non publié). La grande vitesse de déplacement des ouvrières compte tenu de leur petite taille (~1.6 mm)

renforce cette hypothèse puisqu'elle accélère le processus de recrutement et permet un temps de réaction très court.

Les ouvrières participent au dépôt de piste aussi bien lorsqu'elles quittent le nid que quand elles y retournent comme chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Van Vohris Key et Baker, 1986).

En revanche on rencontre une stratégie très différente chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Wilson, 1962) ou chez les fourmis champignonnistes *Atta cephalotes* (Jaffe et Howse, 1979) où seuls les individus qui rentrent au nid renforcent la piste en fonction de la qualité et la quantité de nourriture. Chez la fourmi moissonneuse *Messor capitatus* (Grasso et coll., 1998) des tests biologiques montrent que des pistes établies artificiellement à partir d'extraits de la glande de Dufour incitent les individus à quitter le nid. Chez ces espèces, la piste semble donc jouer un rôle de recrutement des individus.

Par contre chez *Formica fusca* (Möglich et Hölldobler, 1975) la piste n'a qu'un rôle d'orientation strict lors du recrutement alimentaire et la sollicitation a lieu dans le nid ou aux abords du nid par les fourmis recruteuses qui agitent leur corps et offrent de la nourriture à leur congénères. Chez *T. melanocephalum*, si l'on empêche les premières exploratrices de rentrer au nid, le recrutement de masse ne se met pas en place (obs. pers.). Cette observation suggère que les mécanismes de recrutement pourrait être similaires à ce que l'on observe chez *F. fusca*.

Si le recrutement de masse est un phénomène de groupe largement représenté chez de nombreuses espèces de fourmis, les mécanismes responsables de la mise en place de ce comportement peuvent présenter des différences notables.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par l'Institut d'Ecologie de l'Université de Lausanne.

RÉFÉRENCES

- Bustos, X. and D. Cherix, 1998. Contribution à la biologie de *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) (Hymenoptera : Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux* 11: 95-101.
- Dorn, K., I. Landau and D. Cherix, 1997. Einschlepfung von *Tapinoma melanocephalum* (Formicidae) in der Schweiz. *Mitt. Schweiz Ent. Ges.* 70: 242-243.
- Grasso, D.A., A. Mori and F. Le Moli, 1998. Chemical communication during foraging in the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc.* 45: 85-96.
- Jaffe, K. and P.E. Howse, 1979. The mass recruitment system of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Anim. Behav.* 27: 930-939.
- Meudec, M. and A. Lenoir, 1982. Social responses to variation in food supply and nest suitability in ants (*Tapinoma erraticum*). *Anim. Behav.* 30: 284-292.
- Möglich, M. and B. Hölldobler, 1975. Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.* 101: 275-288.
- Passera, L., 1994. Characteristics of tramp species. In : *Exotic Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Studies in Insect Biology, Westview Press, Boulder. pp. 23-24.
- Van Vohris Key, S.E. and T.C. Baker, 1986. Observations on the trail deposition and recruitment behaviors of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 79: 283-288.
- Wilson, E.O., 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). *Anim. Behav.* 10: 134-164.

MODES DE NAVIGATION CHEZ UNE FOURMI NÉOTROPICALE : *GIGANTIOPS DESTRUCTOR*

Philippe CHAGNÉ, Cécile LACASSAGNE & Guy BEUGNON

Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale, FRE CNRS 2382,
Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse

Résumé: Les fourmis *Gigantiops destructor* parcourent régulièrement des routes familières lors de leurs déplacements. Afin de préciser la nature des informations spatiales utilisées lors du retour au nid par cette espèce de formicine, nous avons réalisé une série d'expériences en conditions de laboratoire (compensation d'un détour, rôle des repères visuels) et dans son milieu naturel en Guyane française (suivi de routes familières, masquage de repères visuels).

Mots-clés: *Compensation de détour, orientation, Gigantiops destructor, repères terrestres, navigation.*

Abstract: **Navigational mechanisms in a Neotropical ant: *Gigantiops destructor*.**

The ants *Gigantiops destructor* forage along familiar routes. The learning of such routes requires the acquisition of motor sequences and/or views of the surrounding landscape. Several experiments were performed both in the laboratory (detour compensation, use of visual landmarks) and in the field in French guiana (following of familiar routes, hiding of visual cues) to investigate which cues *Gigantiops destructor* ants use during their homing trips.

Key-words: *Detour compensation, orientation, Gigantiops destructor, landmarks, navigation.*

INTRODUCTION

Lors de leurs déplacements les insectes peuvent utiliser plusieurs modes de navigation. Ces mécanismes d'orientation peuvent être séparés en 2 catégories : les indices visuels ou non-visuels. Parmi ces derniers, on peut citer : les pistes chimiques (plus de 90% des espèces de fourmis y ont recours), le champ magnétique terrestre, la direction du vent (Wolf et Wehner, 2000), la gravité (Kermarrec, 1981).

Les indices visuels sont classiquement dissociés en repères célestes et terrestres (Able, 1980). La lune, les étoiles, la lumière polarisée ainsi que le soleil constituent des repères célestes. Ainsi, Wehner (1976) a montré que *Cataglyphis fortis* utilise la lumière polarisée lors du retour au nid. Grâce à ce compas céleste, les fourmis connaissent à tout moment la direction et la distance qui les séparent de leur nid (mécanismes d'intégration du trajet).

Gigantiops destructor présente un champ de vision quasi panoramique (300°). Elle peut donc *a priori* utiliser tous les repères terrestres présents dans son champ visuel

fronto-latéral. Certaines espèces de fourmis tropicales utiliseraient, en outre, des repères situés dans leur champ visuel dorsal. Hölldobler (1980) a ainsi démontré chez *Pachycondyla tarsata* (= *Paltothyreus tarsatus*) que la canopée peut être utilisée lors de la navigation.

Avant de réaliser une étude de l'apprentissage de formes chez *Gigantiops*, il a été nécessaire de s'assurer que cette espèce utilise bien des repères terrestres lors de ses déplacements orientés avant d'en préciser les caractéristiques fonctionnelles (utilisation dans les champs visuels fronto-latéraux ou dorsaux).

Au laboratoire, ces informations sont obtenues à partir d'expériences de compensation de détour et de lâchers effectués en présence ou en l'absence de repères terrestres placés dans les champs visuels frontal et dorsal de l'insecte. Sur le terrain, la perturbation des différents indices directionnels détectés au laboratoire nous permet d'en préciser les caractéristiques et de valider nos résultats sur le plan écologique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le modèle biologique

Gigantiops destructor est une fourmi néotropicale d'Amérique du Sud mesurant en moyenne 1 cm. Son aire de répartition se situe dans la zone comprise entre 10° nord et 10° sud, de part et d'autre de l'équateur (Wheeler, 1922). Chasseuse solitaire, elle ne recrute jamais, quelle que soit la source de nourriture et son abondance, et n'utilise pas de pistes chimiques (Beugnon et coll., 2000). Les yeux de *G. destructor* sont les plus importants parmi les 10000 espèces de fourmis répertoriées (Bolton, 1994). Ils occupent environ 1/3 du volume de la tête et possèdent 4000 ommatidies par œil (Gronenberg et Hölldobler, 1999). Tous ces caractères uniques laissent penser que *Gigantiops destructor* pourrait être un modèle biologique bien adapté à l'étude de la cognition spatiale visuelle.

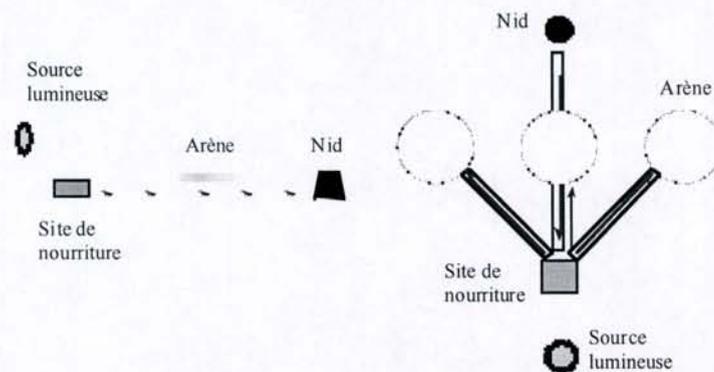


Figure 1. Dispositif expérimental utilisé pour les expériences de compensation de détour en laboratoire. À gauche : vue en coupe du tunnel aller ; à droite : vue de dessus des trois emplacements des arènes où sont relâchées les fourmis après capture à la sortie du tunnel de retour (placé soit au-dessus du tunnel aller soit dévié à sa gauche ou à sa droite).

Experimental set-up used during detour experimentation in the lab. On the left: cross section of the tunnel; on the right: above view of the three positions of the arena release site after capture of the ants at the end of the return maze.

Compensation de détour

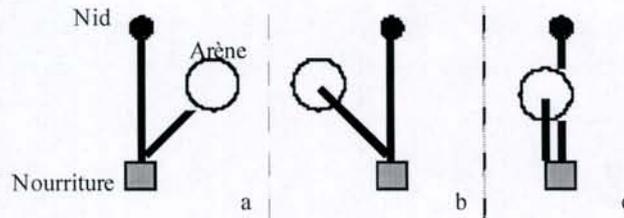
Une colonie d'environ 200 individus est entraînée à se déplacer librement dans un tunnel de 1,5 m de long. Ce tunnel aller relie le nid au site de nourriture, derrière lequel est placée une lampe halogène de 150 W à 1,5 m de hauteur. Cette lampe joue le rôle de repère céleste. Tous les objets de la pièce (étagè-

res, mobilier, etc) ainsi que les poutrelles en bois du plafond (5 tasseaux parallèles, de 8 cm de large et 4 m de long, espacés l'un de l'autre de 50 cm) peuvent être utilisés comme des repères visuels terrestres. Les fourmis retournant au nid sont déplacées dans un autre tunnel disposé au dessus du tunnel aller. L'orientation variable de ce tunnel retour permet de dévier le trajet des fourmis (Dispositif Fig. 1).

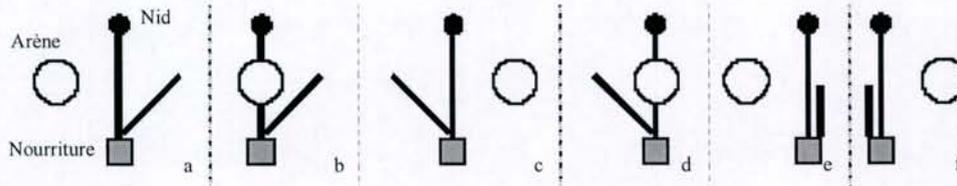
A la sortie du tunnel retour, la fourmi est placée au centre d'une arène. La direction de fuite prise par la fourmi est notée une première fois à 10 cm puis à 20 cm du centre de l'arène. La nature des parois de l'arène ainsi que sa position sont modifiées en fonction des expériences.

Chaque série expérimentale est réalisée après avoir effectué les déviations suivantes : tunnel retour dévié de 45° à gauche, tunnel retour dévié de 45° à droite, tunnel retour parallèle au tunnel aller. Les directions sont indiquées en prenant comme référence l'axe nourriture - nid.

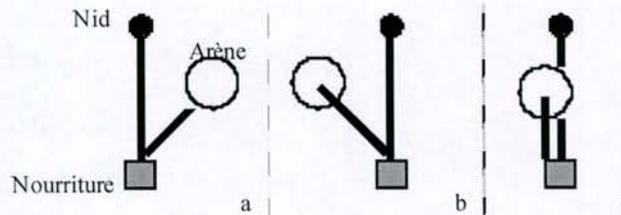
Expérience 1 : Le bord de l'arène est transparent ($h = 5$ cm). L'arène est placée directement à l'extrémité du tunnel retour selon les 3 configurations suivantes :



Expérience 2 : La même arène que celle de l'expérience 1 est placée selon les 6 configurations suivantes indépendantes de la position du tunnel retour :



Expérience 3 : Le bord de l'arène est opaque ($h = 20$ cm). L'arène est placée, comme dans l'expérience 1, à la fin du tunnel retour selon les configurations suivantes :



Sur le terrain

Les études ont été menées en Guyane française, près du barrage de petit Saut, durant le mois de juillet 2000. Le site d'étude se trouve en lisière à l'intérieur de la forêt primaire.

- Dans un premier temps, le travail a consisté en un relevé des routes spontanées empruntées par les fourrageuses. Chaque fourmi a été marquée et son ou ses trajets journaliers relevés.
- Dans un deuxième temps, deux types de perturbations ont été introduits lors du retour effectué après un après trajet aller actif de la fourmi :

Expérience 4 : Un écran frontal (dimension : 1,5 m x 1,5 m), placé sur le trajet retour d'une ouvrière, masque la végétation en direction du nid sans gêner la vue des repères terrestres présents sur les côtés.

Expérience 5 : Durant le trajet retour, un écran dorsal (1.5 m x 1 m), maintenu au-dessus de la fourmi (à environ 50 cm au-dessus), masque la vue de la canopée surplombant la totalité du trajet retour. Les repères terrestres disposés dans les champs visuels frontal et latéral sont perceptibles.

Dans les deux cas, le trajet retour de la fourmi est relevé.

RÉSULTATS

Compensation de détour au laboratoire

Expérience 1 : Les lâchers sont effectués directement à l'extrémité des tunnels retours empruntés par les fourmis. Les 90 fourmis testées s'orientent significativement dans la direction du nid. A titre d'exemple, la figure 2a. présente les résultats obtenus dans le cas d'une déviation forcée de 45° à droite du retour habituel. Pour un relevé des directions de fuites effectué à 10 cm du centre de l'arène, le vecteur moyen a un angle de 289° (direction théorique : 315°) et une longueur de 0.58. Pour le relevé effectué à 20 cm, ces valeurs sont respectivement de 288° et 0.53.

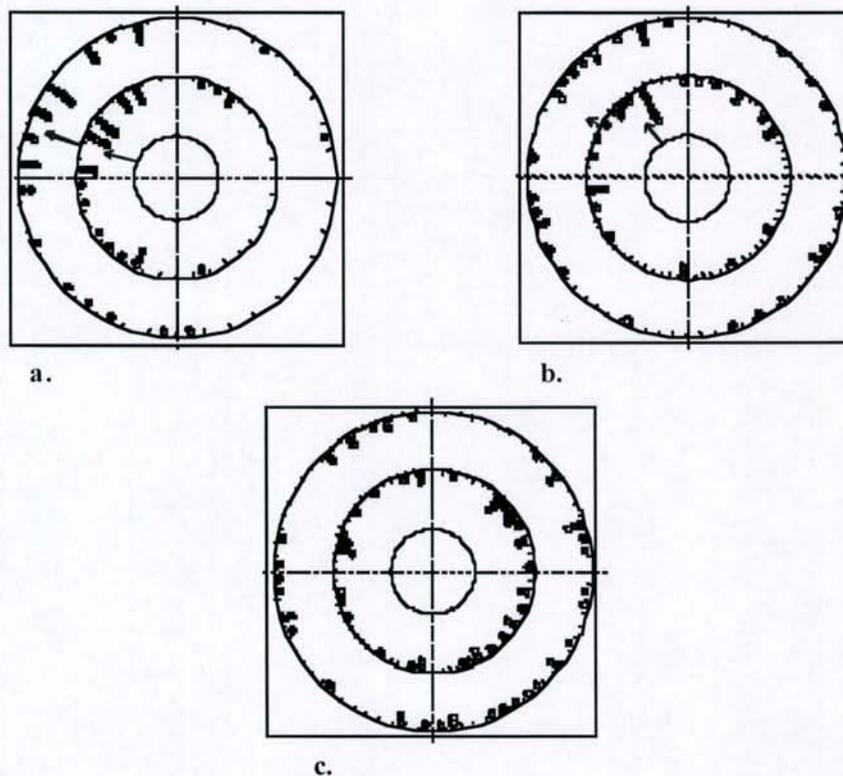


Figure 2. Directions de fuite après un détour forcé sur la droite du retour habituel. Chaque point correspond à une fourmi. Le premier cercle est la direction relevée à 10 cm, le second à 20 cm. a. Expérience 1 ; b. expérience 2 ; c. expérience 3.

Escape directions after a forced detour on the right side of the normal return path. Each dot indicates the position of a single ant. First circle is the direction at 10cm, the second at 20 cm. a. experiment 1 ; b. experiment 2 ; c. experiment 3. Inner and outer circle respectively stand for observed flight distributions after 10 and 20 cm

Expérience 2 : Les 30 fourmis relâchées dans les arènes en différents endroits de la pièce expérimentale s'orientent dans la direction du nid, indépendamment de la direction de la déviation imposée lors de leur trajet retour, malgré de faibles valeurs du vecteur moyen (322° ; 0,44 à 10 cm et 300° ; 0,25 à 20 cm). La figure 2b est obtenue à partir des résultats obtenus lorsque le tunnel retour est parallèle au trajet aller et que le lâcher est effectué dans l'arène placée à 1,5 m sur la droite (direction théorique : 315°).

Expérience 3 : Les lâchers sont effectués, à l'extrémité des tunnels retours empruntés par les fourmis, dans des arènes dont les parois opaques masquent la vue des repères situés dans le champ visuel horizontal des fourmis (frontal et latéral). Sur les 120 fourmis testées, aucune orientation préférentielle n'apparaît (Fig. 2c), les longueurs du vecteur moyen étant proches de zéro (0,08 à 10 cm, 0,07 à 20 cm).

Dans chacune de ces trois expériences, toutes les configurations de déviation du tunnel retour (déviation parallèle, à droite ou à gauche du tunnel aller) ont été testées.

Sur le terrain

Expérience 4 : L'utilisation d'un écran frontal masquant la vue des repères visuels terrestres lors trajet retour perturbe grandement l'itinéraire suivi par la fourmi (Fig. 3b). La durée du trajet (13 min. 45 s.) est 4,5 fois supérieure à celle du trajet contrôle (3 min.). La trajectoire décrite change devant l'écran, la fourmi faisant plusieurs aller-retour avant de contourner l'obstacle. Une fois l'obstacle franchi, l'ouvrière reprend un itinéraire dont la rectitude est comparable à celle d'un trajet contrôle (Fig. 3a, b).

Expérience 5 : Lorsqu'un écran dorsal est déplacé au dessus de la fourmi tout le long de son trajet retour, le parcours décrit est similaire à celui du trajet contrôle (Fig. 3c). La trajectoire est parallèle et seule la durée du parcours est un peu affectée en passant à 5 min. au lieu de 3 min.).

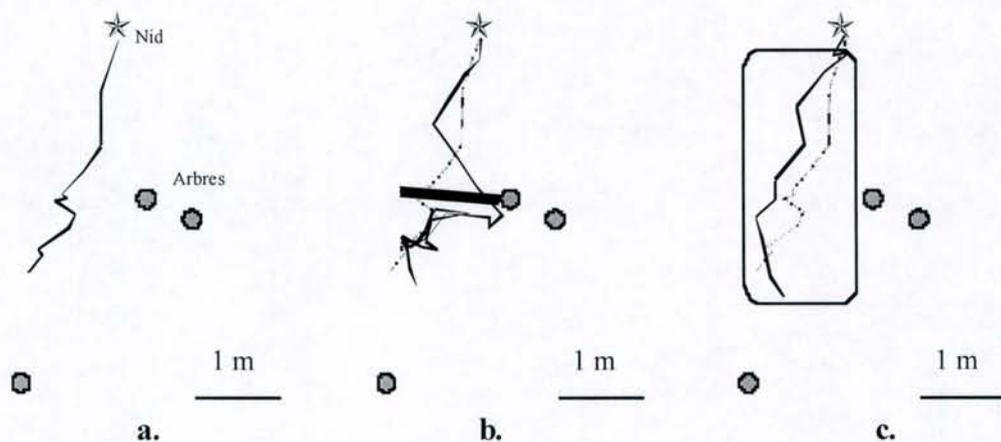


Figure 3. Trajet familier d'une fourmi. a. trajet retour habituel ; b. trajet retour avec perturbation frontale - l'obstacle est figuré par la barre noire ; c. trajet retour avec perturbation dorsale - l'écran dorsal est représenté par le rectangle. Le trajet habituel est rappelé en b. et c. par des pointillés.

Ants' daily usual path. a. control path; b. path with frontal screen; c. path with dorsal screen.

DISCUSSION

Après une déviation forcée au laboratoire, les fourmis vont utiliser préférentiellement les repères visuels terrestres présents dans la pièce d'expérimentation pour localiser la position de leur nid (exp. 1, 2). Il semble donc que l'information directionnelle fournie par l'ampoule ne soit pas utilisée par les fourmis pour estimer, à chaque instant de leur parcours, la valeur correspondante du vecteur d'intégration de leur trajet aller (direction et distance les séparant exactement du nid). Cependant, il est possible que dans nos conditions expérimentales, les fourmis ne considèrent pas la lumière de l'ampoule comme un repère céleste, en raison de son déplacement relatif trop important comparé à celui d'un astre distant, mais l'utilisent plutôt comme un repère terrestre. Dans ce cas, il est alors probable que la source de lumière serve simplement à indiquer la direction de retour à l'opposé de l'axe nid-nourriture.

Plusieurs travaux effectués sur des fourmis tropicales indiquent que certaines espèces peuvent utiliser les repères terrestres présents dans leur champ visuel dorsal, comme la canopée, afin de s'orienter (Hölldobler, 1980 ; Oliviera et Hölldobler, 1989). L'absence de perturbation dans la trajectoire décrite lors d'un retour au nid, accompli en présence d'un écran dorsal dans le milieu naturel de *G. destructor* (exp. 5), et la distribution aléatoire des directions de fuite obtenues au laboratoire, lorsque les lâchers sont réalisés dans une arène aux parois opaques ne laissant accessible que la vision des repères situés au plafond (exp. 3), montrent que *Gigantiops* ne semble pas utiliser prioritairement ces repères terrestres présents dans le champ visuel dorsal.

En revanche, *G. destructor* est fortement perturbée dans son retour au nid après masquage des repères situés dans son champ visuel frontal. La vue des repères présents latéralement au déplacement de l'insecte sur le terrain (exp.4) ne suffit pas à le guider dans la direction de son nid.

Dans le but de mieux appréhender les mécanismes de navigation spatiale chez *G. destructor*, et notamment le rôle éventuel des repères célestes en milieu naturel, il sera nécessaire de poursuivre l'étude de l'utilisation de ces repères visuels lors du retour au nid et lors de la recherche de nourriture (foraging), aussi bien sur le terrain qu'au laboratoire.

REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants envers Philippe Cerdan (HYDRECO, Laboratoire Environnement de Petit-Saut, BP823, 97388 Kourou Cedex) pour son accueil dans les locaux du laboratoire, et Mathias Beugnon pour son aide sur le terrain. Les fonds pour ces travaux sont fournis par "CEE ERBCHBICT 94" et "Programme Cognitique : Cognition spatiale 1999".

RÉFÉRENCES

- Able, K.P., 1980. Mechanisms of orientation, navigation and homing. In: *Animal Migration, Orientation and Navigation* (S.A. Gauthreaux Jr, Ed.), Academic Press, New-York. pp. 288-373.
- Beugnon, G., P. Chagné and A. Dejean, 2000. Is *Gigantiops destructor* (Formicidae: Formicinae) a relic ant species? (soumis pour publication).

- Bolton, B., 1994. *Identification Guide to Ant Genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 224 pp.
- Bolton, B., 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 504 pp.
- Gronenberg, W. and B. Hölldobler, 1999. Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain. *J. Comp. Neurol.* 412: 229-240.
- Hölldobler, B., 1980. Canopy orientation: a new kind of orientation in ants. *Science* 210: 86-88.
- Kermarrec, A., 1981. Sensibilité à un champ magnétique artificiel et réaction d'évitement chez *Acromyrmex octospinosus*. *Insectes soc.* 28: 40-46.
- Oliveira, P.S. and B. Hölldobler, 1989. Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology* 83: 154-166.
- Wehner, R., 1976. Polarized-light navigation by insects. *Sci. Am.* 235: 106-114.
- Wheeler, W.M., 1922. Observations on *Gigantiops destructor* Fabricius and other leaping ants. *Biol. Bull.* 42: 185-201.
- Wolf, H. and R. Wehner, 2000. Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.* 203: 857-868.

PROBLÈMES POSÉS PAR *FORMICA PARALUGUBRIS* UNE NOUVELLE ESPÈCE DE FOURMIS DES BOIS

Arnaud MAEDER¹ & Daniel CHERIX^{1,2}

¹ Institut d'Écologie, Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie, 1015 Lausanne, Suisse
arnaud.maeder@ie-zea.unil.ch

² Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse
daniel.cherix@SERAC.vd.ch

Résumé: Les nombreux travaux liés à la découverte d'une super-colonie de fourmis des bois dans le Jura suisse à partir des années 70 ont abouti à la description d'une nouvelle espèce : *Formica paralugubris* Seifert. Cette dernière est une espèce jumelle sympatrique de *Formica lugubris* en Suisse. Les auteurs résument les connaissances actuelles, notamment les aspects relatifs à la distribution et aux stratégies de reproduction de ces deux espèces jusqu'alors confondues en Europe.

Mots-clés: *Formica lugubris*, sympatrie, espèce jumelle, polygynie, polycalie.

Abstract: Problems arising from *Formica paralugubris* a new red wood ant species.

Since the seventies many papers related to the discovery of a red wood ant super-colony in the Swiss Jura led to the description of a new species: *Formica paralugubris* Seifert. The latter is a sympatric sibling species of *Formica lugubris* in Switzerland. The authors summarize current knowledges, in particular the aspects related to the distribution and the reproductive strategies of these two species hitherto confused in Europe.

Key words: *Formica lugubris*, sympatry, sibling species, polygyny, polydomy.

1. DEUX ESPÈCES JUMELLES SYMPATRIQUES DANS LE JURA SUISSE ?

Les fourmis des bois du groupe *Formica rufa* font l'objet de nombreuses études depuis des décennies que ce soit dans les domaines de l'écologie appliquée ou dans ceux de la recherche fondamentale en biologie évolutive (voir Gösswald, 1989 ; Bourke et Franks, 1995). La découverte de systèmes hautement polygynes et polycaliques chez *Formica lugubris* Zetterstedt (Gris et Cherix, 1977) a stimulé de nombreuses recherches. L'un de ces systèmes étudié en détail par G. Gris et D. Cherix (Jura vaudois-Suisse) est caractérisé par une structure comprenant 1200 fourmilières reliées entre elles par plus de 100 km de pistes sur une surface de 70 hectares (Cherix, 1980, 1981). L'une des techniques utilisées pour la mise en évidence des limites de la super-colonie est basée sur les tests d'agressivité et le relevé des réseaux de pistes (Cherix et Gris, 1978). De plus les colonies périphériques sont fréquemment l'objet d'attaques par les ouvrières de la super-colonie. Il s'avère que les ouvrières de la super-colonie et

les ouvrières des colonies périphériques se distinguent par leurs phéromones d'alarme (Cherix, 1983). A cette époque dans un travail plus général sur la taxonomie du groupe *rufa* Rosengren et Cherix (1981) montrent que des ouvrières de *F. lugubris* de Suisse et d'Italie sont capables de distinguer leurs cocons de ceux de *F. lugubris* de Finlande.

Les fourmis des bois du groupe *Formica rufa* comprennent sans doute un ensemble de plusieurs espèces jumelles pouvant s'hybrider (Collingwood, 1987). Certains auteurs décrivent mêmes différents phénotypes ou écotypes au sein de ce groupe complexe (Seifert, 1991 ; Höfener et coll., 1996). C'est en essayant de clarifier ces différences que Pamilo et coll. (1992) ont pu établir deux types génétiques (A et B) sur la base d'allozymes au sein de *F. lugubris* du Jura suisse. Cette distinction est confirmée plus tard par de nouveaux tests comportementaux de transports de cocons. Selon les résultats obtenus chaque type de *F. lugubris* est capable de discriminer son propre type, indépendamment de sa provenance (Rosengren et coll., 1994).

Génétiquement les fourmis de la super-colonie, appartiennent aux type B de *F. lugubris* et sont plus proches de *F. aquilonia* que du type A (Pamilo et coll., 1992). De plus on note une polygynie et une polycalie élevées chez *F. lugubris* type B comme chez *F. aquilonia* alors que *F. lugubris* type A présente des colonies de plus petites tailles (Cherix et Maeder, non publié) ainsi qu'une polygynie faible (B. Seifert, com. pers.). Il est intéressant de relever qu'en 1967 Kutter avait déjà décrit deux types chez *F. lugubris* basés sur une analyse des sexués.

Ces différents travaux laissent clairement supposer l'existence de deux espèces jumelles et sympatriques dans le Jura suisse. Il faut attendre 1996 pour que Seifert décrive *F. lugubris* type B comme une nouvelle espèce : *Formica paralugubris*. Les deux espèces se distinguent par des critères de pilosité chez les ouvrières et chez les reines (Seifert, 1996). De plus, Chapuisat (1996) caractérise les loci microsattellites chez les *F. lugubris* type B de la super colonie apportant cette fois-ci un complément génétique à l'existence de *F. paralugubris* et *F. lugubris*.

Dès lors il est important de reconsidérer tous les travaux publiés sur *F. lugubris* avant 1996 (mais aussi après, peu de chercheurs ayant fait l'effort de vérifier leur détermination !) avec précaution car ils peuvent se rapporter à l'une ou l'autre des espèces. Par exemple Fortelius (1994) compare des populations monocaliques finlandaises de *F. lugubris* à la super-colonie du Jura suisse (devenue *F. paralugubris*) en pensant étudier une variation intra-spécifique !

2. DONNÉES SUR LA RÉPARTITION

a. Avant 1996 : *F. lugubris* et *F. paralugubris* confondues

Formica lugubris est une espèce boréo-alpine présente de 600 à plus de 2200 m d'altitude (Gösswald et coll., 1965 ; Gösswald, 1989) avec une dominance à partir de 800 m dans le Jura vaudois (Cherix et Rosengren, 1979). La représentation cartographique de Ronchetti (1980), à partir de données bibliographiques disponibles, indique la présence de *F. lugubris* dans les Pyrénées,

le Jura, les Alpes, la Pologne, la Roumanie, la Bulgarie, la Russie, la Finlande, la Norvège, la Suède et le Royaume Uni. En Suisse, cette espèce est présente dans le Jura, les Préalpes et l'ensemble des Alpes suisses du Valais aux Grisons (Kutter, 1975, 1977). Dans les forêts du Jorat au nord-est de Lausanne (Suisse) la moitié des nids inventoriés en 1988 appartiennent à l'espèce supposée *F. lugubris* (Cherix et Maddalena Feller, 1988).

b. Après 1996 : *F. lugubris* et *F. paralugubris* distinguées

F. paralugubris a été découverte en Autriche, dans le Jura suisse et français, dans les Alpes suisses (Seifert, 1996) mais aussi dans les Alpes françaises et les Pyrénées (Maeder, non publié),

Dans les Alpes suisses (Parc national suisse, canton des Grisons) *F. lugubris* domine (Devenoges, 1999) alors que dans les forêts du Jorat et le Jura vaudois c'est *F. paralugubris* qui domine (Gleyre, 1999 ; E. Vermeille, com. pers.). L'Europe du Nord, et la Russie restent des zones à étudier.

3. DONNÉES SUR LES STRATÉGIES DE REPRODUCTION

Plusieurs hypothèses ont été émises afin d'expliquer la polygynie chez les fourmis des bois. L'une d'entre elles fait appel à la compétition existant entre espèces ou entre populations, une autre étant basée sur l'existence d'un polymorphisme dans la dispersion (Rosengren et Pamilo, 1983). Chez *F. paralugubris*, espèce fortement polygyne, la dispersion peut être inexistante ou s'effectue à courte ou à moyenne distance (Chapuisat, 1998). En effet les sexués femelles perdent facilement leurs ailes comparés à d'autres espèces oligogynes ou monogynes comme *Formica rufa* ou *Formica pratensis*, même avant l'accouplement (Fortelius, 1987 ; Rosengren et coll., 1993). Notons que ce polymorphisme de dispersion peut aussi s'observer entre des populations monogynes et polygynes de la même espèce (Gösswald et Schmidt, 1960).

Les arguments avancés par Rosengren et coll. (1993) pour expliquer la sélection de la polygynie sont d'une part, un risque dans la dispersion et d'autre part, une faible probabilité de réussite de la fondation par parasitisme social temporaire. Ces conditions peuvent découler d'un milieu très pauvre et très rude comme celui de la super-colonie de *F. paralugubris* dans le Jura suisse. Chez cette espèce on a mis en évidence différentes stratégies de dispersion (Cherix et coll., 1993) : notamment l'existence de places d'accouplements sur lesquelles les femelles vierges émettent une phéromone sexuelle pour attirer les mâles (Walter et coll., 1993). Cette stratégie correspond à une dispersion à moyenne distance. Cependant la croissance de la colonie peut aussi se faire par bouturages suite à des accouplements intra-nidaux. Cette option est probablement la plus répandue dans la super colonie (Cherix et coll., 1991 ; Chapuisat, 1998 ; Chapuisat et Keller, 1999). A ce jour nous ne disposons guère d'informations sur les stratégies de reproduction de *F. lugubris*. Aucun hybride n'ayant été découvert, la recherche de barrières pré- ou post-zygotiques est en cours. Plusieurs éléments nous indiquent déjà un décalage temporel dans les vols nuptiaux ainsi qu'un taux différent de perte des ailes illustrant des stratégies de reproduction et de dispersion différentes.

D'un point de vue général les espèces de fourmis des bois mono(-oligo)-gynes ont un taux d'extinction mais aussi un taux de recolonisation plus élevé que les espèces polygynes. De plus elles sont moins vulnérables à la fragmentation de l'habitat pour autant que les habitats fragmentés soient de bonne qualité (Mabelis, 1994). Ces deux points pourraient être des éléments permettant d'expliquer la présence simultanée de *F. lugubris* et *F. paralugubris*. Ainsi *F. lugubris* serait une espèce à fort pouvoir de recolonisation capable de s'adapter à des milieux divers à condition que la compétition avec *F. paralugubris* ne soit pas trop importante. Ainsi lorsque les deux espèces vivent en sympatrie il est fort probable qu'elles développent des stratégies différentes permettant leur coexistence. Nos recherches portent sur les comportements reproducteurs mais aussi les modes de dispersion et de fondation de ces deux espèces jumelles de fourmis des bois.

RÉFÉRENCES

- Bourke, A.F.G. and N.R. Franks, 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press.
- Chapuisat, M., 1996. Characterization of microsatellite loci in *Formica lugubris* B and their variability in other ant species. *Mol. Ecol.* 5: 599-601.
- Chapuisat, M., 1998. Mating frequency of ant queens with alternative dispersal strategies, as revealed by microsatellite analysis of sperm. *Mol. Ecol.* 7: 1097-1105.
- Chapuisat, M. and L. Keller, 1999. Extended family structure in the ant *Formica paralugubris*: the role of the breeding system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 405-412.
- Cherix, D., 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Insectes soc.* 27: 226-236.
- Cherix, D., 1981. *Contribution à la biologie et à l'écologie de Formica lugubris Zett. (Hymenoptera, Formicidae). Le problème des super-colonies*. Thèse (non publiée), Univ. Lausanne.
- Cherix, D., 1983. Intraspecific variations of alarm pheromones between two populations of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 56: 57 - 65.
- Cherix, D., D. Chautems, D.J.C. Fletcher, W. Fortelius, G. Gris, L. Keller, L. Passera, R. Rosengren, E.L. Vargo and F. Walter, 1991. Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. *Ethol. Ecol. Evol., Special Issue 1*: 61-66.
- Cherix, D., D.J.C. Fletcher, D. Chautems, W. Fortelius, G. Gris, L. Keller, R. Rosengren, E.L. Vargo and F. Walter, 1993. Attraction of the sexes in *Formica lugubris* Zett (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc.* 40: 319-324.
- Cherix, D. and G. Gris, 1978. Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura (Hymenoptera, Formicidae). In: *Competition in Social Insects (Proceedings of the Eighth Meeting)* (B. Pisarski and E. Krzyzanowska, Eds), Pulawy: Social Insects Section of the Polish Entomological Society. pp. 7-12.
- Cherix, D. and C. Maddalena Feller, 1988. De la fourmi domestique à la fourmi des bois. *Les cahiers de la forêt lausannoise* 3: 1-42.
- Cherix, D. and R. Rosengren, 1979. Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura suisse par la méthode de coloration au spray. *C.R. UIEIS Sect. française, Lausanne*: 61-69.
- Collingwood, C.A., 1987. Taxonomy and zoogeography of the *Formica rufa* L. species group. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder and H. Rembold, Eds), München: Verlag J. Peperny. pp. 65-67.
- Devenoges, A., 1999. *Distribution des fourmis des bois (groupe rufa) au Parc national suisse, PNS. Applications à l'aide d'un système d'information géographique, SIG*. Diplôme de biologie, Univ. de Neuchâtel.

- Fortelius, W., 1987. Different patterns of female behaviour in mono and polydomous *Formica* populations. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder and H. Rembold, Eds), München: Verlag J. Peperny. pp. 293-294.
- Fortelius, W., 1994. Mating and phototaxis in the wood ant, *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Mem. Zool.* 48: 69-80.
- Gleyre, M., 1999. *Bilan du programme Jorlog : état des connaissances faunistiques dans les forêts de la Ville de Lausanne (Jorat). Approche globale de la biodiversité : application d'un SIG. Evolution dans le temps : exemple du groupe Formica rufa.* Diplôme d'études supérieures en sciences naturelles de l'environnement. Mémoire n°38. Univ. Genève & Univ. Lausanne.
- Gösswald, K., 1989. Die Waldameise : Biologie, Oekologie und forstliche Nutzung. Wiesbaden: Aula.
- Gösswald, K., G. Kneitz and G. Schirmer, 1965. Die geographische Verbreitung der hügelbauenden *Formica*-Arten (Hymenoptera: Formicidae) in Europa. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere* 92: 369-404.
- Gösswald, K. and G.H. Schmidt, 1960. Neue Wege zur Unterscheidung der Waldameisenformen (Hymenoptera, Formicidae). *Entomophaga* 5: 13-31.
- Gris, G. and D. Cherix, 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Mitt. Schweiz Entomol. Ges.* 50: 249-250.
- Höfener, C., B. Seifert and T. Krüger, 1996. A genetic model for disruptive selection on colony social organisation, reproduction, and ecotype distribution in wood ants inhabiting different woodland habitats. *Insectes soc.* 43: 359-373.
- Kutter, H., 1975. Über die Waldameisenfauna der Türkei. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 48: 159-163.
- Kutter, H., 1977. Hymenoptera, Formicidae. *Insecta Helv. Fauna* 6: 1-298.
- Mabelis, A.A., 1994. Flying as a survival strategy for wood ants in a fragmented landscape (Hymenoptera, Formicidae). *Mem. Zool.* 48: 147-170.
- Pamilo, P., D. Chautems and D. Cherix, 1992. Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe. *Insectes soc.* 39: 15-29.
- Ronchetti, G., 1980. Distribution des fourmis du groupe *Formica rufa* en Europe (5 cartes). Deuxième édition. Pavia: Institut d'entomologie de l'université de Pavie (Italie).
- Rosengren, R., D. Chautems, D. Cherix, W. Fortelius and L. Keller, 1994. Separation of two sympatric sibling species of *Formica* L. ants by a behavioural choice test based on brood discrimination. *Mem. Zool.* 48: 237-249.
- Rosengren, R. and D. Cherix, 1981. The pupa-carrying test as a taxonomic tool in the *Formica rufa* group. In: *Biosystematics of Social Insects. Systematics Association Special Volume No. 19* (P.E. Howse and J.L. Clément, Eds), London: Academic Press. pp. 263-281.
- Rosengren, R. and P. Pamilo, 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fenn.* 42: 65-77.
- Rosengren, R., L. Sundström and W. Fortelius, 1993. Monogyny and polygyny in *Formica* ants: the results of alternative dispersal tactics. In: *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller, Ed.), Oxford: Oxford University Press. pp. 308-333.
- Seifert, B., 1991. The phenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* 65: 1-27.
- Seifert, B., 1996. *Formica paralugubris* nov. spec. - a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). *Reichenbachia Mus. Tierkd. Dresden* 31: 193-201.
- Walter, F., D.J.C. Fletcher, D. Chautems, D. Cherix, L. Keller, W. Francke, W. Fortelius, R. Rosengren and E.L. Vargo, 1993. Identification of the sex pheromone of an ant *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Naturwissenschaften* 80: 30-34.

APPLICATION D'UN ÉCHANTILLONNAGE ALÉATOIRE STRATIFIÉ POUR L'ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION DES FOURMIS DES BOIS

Anne FREITAG¹, Antoine GUISAN² & Daniel CHERIX^{1,3}

¹ Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse
Anne.Freitag@serac.vd.ch

² Centre suisse de Cartographie de la Faune, Terreaux 14, 2000 Neuchâtel, Suisse
Antoine.Guisan@cscf.unine.ch

³ Institut d'Écologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse
Daniel.Cherix@serac.vd.ch

Résumé: Dans les études écologiques, la planification de la collecte des données sur le terrain est une étape déterminante. Une stratégie d'échantillonnage bien planifiée permet une analyse optimale des données et leur modélisation par des outils statistiques performants (p. ex. modèles linéaires généralisés). Pour étudier la distribution de 4 espèces de fourmis des bois (*Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*, *F. paralugubris*) dans le canton de Vaud, en Suisse, nous avons mis en place un échantillonnage aléatoire stratifié. L'échantillonnage des stations à visiter est stratifié selon 4 gradients environnementaux susceptibles d'affecter la distribution des espèces étudiées: (i) l'altitude (<800 m, 800-1200 m, >1200 m), (ii) la pente (1-20°, 25-45°), (iii) l'exposition (tendance sud-est, tendance nord-ouest) et (iv) la position par rapport à la forêt (en forêt, en lisière). La combinaison de ces variables permet de définir 24 situations environnementales (= strates). Pour chaque strate environnementale, 10 stations de 1 ha sont choisies aléatoirement. Le plan d'échantillonnage est réalisé au moyen d'un système d'information géographique (SIG). Sur le terrain, chaque station est soigneusement explorée selon un parcours standard pour recenser les espèces présentes et la densité de fourmilières. L'analyse des données collectées permettra de tester quelles variables environnementales ont une influence sur la distribution des différentes espèces de fourmis des bois, puis d'ajuster un modèle statistique permettant de prédire leur domaine potentiel de distribution.

Mots-clés: SIG, échantillonnage aléatoire-stratifié, *Formica s.str.*, fourmis des bois.

Abstract: Random-stratified sampling design for the study of red wood ants distribution.

Designing the sampling of data in the field is a very important stage in ecological studies. A well-designed sampling strategy allows an optimal use of the data collected and their modeling through powerful statistical analyses. We developed a random-stratified sampling to study the distribution of four red wood ant species (*Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*, *F. paralugubris*) in the Canton de Vaud, Switzerland. The stations are sampled according to four environmental gradients considered *a priori* as important for explaining the distribution of the species: (i) elevation (<800 m, 800-1200m, >1200 m), (ii) slope angle (1-20° or 25-45°), (iii) slope aspect (south-east trend or north-west trend) and (iv) location considering the forest structure (forest or edge). Twenty-four different environmental situations (= strata) are defined by combining these variables. Ten samples of 1 ha are randomly selected from each environmental stratum. The random-stratified sampling is performed using a geographic information system (GIS). In the field, each station is carefully inspected to locate and identify all wood ant nests. The analysis of the data will allow to test which environmental factor has an influence on the distribution of the species, and then to fit a predictive habitat distribution model for each species.

Key words: GIS, random-stratified sampling, *Formica s.str.*, red wood ants.

INTRODUCTION

Malgré les nombreuses études dont les fourmis des bois (*Formica* sensu stricto) sont l'objet depuis des décennies (Gösswald, 1989, 1990), l'auto-écologie des différentes espèces reste encore mal connue. La description récente d'une nouvelle espèce, *Formica paralugubris* (Seifert, 1996), autrefois confondue avec *Formica lugubris*, ajoute encore à l'incertitude qui règne sur l'écologie de ce groupe. Les informations disponibles sur la répartition des fourmis des bois, les facteurs écologiques expliquant leur distribution ou la densité des colonies sont lacunaires (pour la Suisse, voir Kutter, 1977). Cette situation est la conséquence d'un problème récurrent en écologie: les études détaillées nécessitent un grand investissement en temps. Dès lors, la qualité des observations et la quantité de données collectées s'opposent souvent: les études détaillées ne concernent que de petites populations locales (Sudd et coll., 1977 ; Cherix, 1981 ; Gleyre, 1999) et les études à grande échelle manquent souvent de précision (Ronchetti, 1966 ; Otto, 1968 ; Klimetzek et Wellenstein, 1970 ; Kutter, 1977 ; Travan, 1998). A cela s'ajoute un autre problème : l'absence de planification précise de l'échantillonnage lors des travaux menés à grande échelle. Les données collectées dans de telles conditions sont difficiles à analyser et l'information obtenue reste purement descriptive. Cette situation n'est pas inéluctable. L'apparition de nouveaux outils informatiques, comme les systèmes d'information géographique (SIG), et le développement de méthodes statistiques adaptées aux problématiques écologiques rendent possible la réalisation d'études performantes à grande échelle (voir Maggini, 1999 ; Guisan et Zimmermann, 2000 par exemple).

Nous avons ainsi entrepris une importante étude de la distribution des fourmis des bois dans une vaste région de Suisse occidentale pour combler les lacunes de nos connaissances sur la répartition de ces insectes. Grâce à une planification rigoureuse de l'échantillonnage, ce travail nous apportera de précieuses informations descriptives sur l'écologie de différentes espèces de *Formica* s.str., mais surtout nous permettra de tester quantitativement l'influence de diverses variables environnementales sur leur distribution. Nous présentons ici le plan d'échantillonnage élaboré.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Zone d'étude

Cette étude a été menée dans le canton de Vaud (Suisse occidentale). Par sa situation géographique, ce canton représente une région idéale pour l'étude des fourmis des bois. A cheval sur le Jura, le Plateau et les Alpes, il offre une grande diversité de milieux et d'habitats forestiers échelonnés de 380 m d'altitude (bord du Léman) jusqu'à la limite supérieure des forêts (1900-2100 m). Environ un tiers du canton (soit 94'000 ha) est recouvert de massifs forestiers susceptibles d'abriter des fourmis des bois. Six des huit espèces de *Formica* s.str. présentes en Europe se rencontrent ainsi dans le canton de Vaud : *Formica lugubris* Zett., *F. paralugubris* Seifert, *F. polyctena* Förster, *F. pratensis* Retzius, *F. rufa* L., *F. truncorum* Fabr. (Kutter, 1977 ; Seifert, 1996). *Formica aquilonia* Yarrow 1955, présente en Engadine (Kutter, 1977), n'est pas connue de Suisse occidentale mais sa présence n'y est pas exclue (B. Seifert et A. Maeder comm. pers.).

Stratégie d'échantillonnage

Nous avons réalisé un échantillonnage aléatoire-stratifié (Cherix et coll., 1998 ; Wessels et coll., 1998) dont le principe est le suivant : a) l'échantillonnage des stations à visiter est stratifié à l'aide de variables environnementales dont nous considérons *a priori* qu'elles ont une grande influence sur la distribution des fourmis, b) au sein de chaque

strate les stations à échantillonner sont choisies au hasard, et c) plusieurs "réplicats" sont échantillonnés dans chaque strate (mais à des localisations bien distinctes de la zone d'étude).

Choix des variables environnementales

Parmi les nombreux facteurs susceptibles d'influencer la distribution des fourmis des bois (conditions climatiques, durée de la période de végétation, ensoleillement du nid, ressources en nourriture, ...), nous avons retenu quatre variables qui déterminent les conditions climatiques de la station et les possibilités d'ensoleillement de la fourmilière. Ces paramètres, en influençant le microclimat régnant à l'intérieur de la fourmilière, jouent un rôle important dans le développement du couvain et donc des sociétés de fourmis (Gösswald, 1989). Nous avons émis l'hypothèse que la distribution géographique des fourmis des bois dépend dans une large mesure de ces paramètres et que les différentes espèces ne présentent pas les mêmes besoins microclimatiques.

Ne disposant pas à l'heure actuelle de mesures spatiales suffisamment fines et fiables des conditions climatiques sur l'ensemble du terrain d'étude, nous avons utilisé 3 variables topographiques en remplacement: altitude, exposition, pente. L'ensoleillement potentiel du nid a été évalué en prenant en compte une quatrième variable, à savoir la localisation de la station par rapport à la forêt (en lisière ou en pleine forêt).

Ce choix est également basé sur nos connaissances actuelles de l'influence de ces variables sur la distribution des fourmis des bois. L'altitude, qui détermine entre autres la durée de la période d'activité, la température et l'intensité de la radiation solaire affecte la répartition des différentes espèces (Kneitz et coll., 1962 ; Klimetzek, 1970 ; Cherix et Burgat, 1979 ; Travan, 1998). L'exposition de la station influence également le microclimat (température). Elle joue de plus un rôle dans l'ensoleillement direct des fourmilières auquel les fourmis des bois sont très sensibles : elles recherchent souvent une exposition est ou sud (Klimetzek, 1970 ; Cherix, 1981). Le facteur pente, en plus de son influence sur l'insolation, peut être déterminant pour l'installation des fourmilières. Si le terrain est trop pentu, l'établissement des nids est impossible en raison de l'instabilité du matériel de construction (Travan, 1998). Le choix de l'emplacement des nids en lisière ou en pleine forêt, qui conditionne dans une certaine mesure l'ensoleillement direct du dôme, varie d'une espèce à l'autre (Otto, 1968).

Stratification des variables environnementales

Chaque variable environnementale a été divisée en catégories. Sur la base de nos connaissances sur la distribution altitudinale des fourmis des bois en Suisse (Cherix et Higashi, 1979), nous avons défini trois tranches d'altitude: bord du lac (380 m) à 800 m, 801 à 1200 m, au-delà de 1200 m. L'exposition a été divisée en deux classes: exposition "favorable" (nord-est à sud-ouest en passant par est et sud), exposition "défavorable" (sud-ouest à nord-est en passant par ouest et nord). Deux types de pentes ont été pris en compte: pente faible de 1 à 20° et pente forte de 25 à 45°. Les pentes nulles (0°) ont été éliminées car aucune exposition ne pouvait y être attribuée. Ceci n'a pas posé de problème de biais dans l'échantillonnage car ces zones sont très rares dans notre zone d'étude et ne concernent que des plaines presque complètement dévolues à l'agriculture et donc dépourvues de forêts. Au-dessus de 45°, la pente a été considérée comme trop importante pour permettre l'installation des fourmilières. Les stations de pente comprise entre 20 et 25° ont été exclues pour bien distinguer les pentes faibles et fortes. L'emplacement des stations dans la forêt a été divisé en deux catégories: en lisière et en pleine forêt (à plus de 50 m d'une lisière).

Réalisation des cartes

Quatre cartes thématiques ont été réalisées dans un SIG à partir de différentes sources de données. Le modèle numérique d'altitude (à résolution de 25 m) a été utilisé pour générer les cartes d'altitude, d'exposition et de pente. Les zones de lisière et de forêt ont

été définies à partir du plan d'ensemble (cadastre) au 1:10'000. Les cartes thématiques ont été réalisées avec une résolution à l'hectare.

Pour l'échantillonnage, nous avons créé une carte synthétique en additionnant les quatre cartes thématiques dans le SIG. La combinaison des 4 variables environnementales et de leurs différentes catégories nous a permis de définir 24 situations environnementales (3 altitudes x 2 expositions x 2 pentes x 2 emplacements dans la forêt = 24) qui constituent autant de strates. Sur la carte synthétique, chaque hectare est identifié par l'une de ces combinaisons (ou par la combinaison nulle des stations hors échantillonnage, c'est-à-dire les zones sans forêt et les zones à pente différente de 1-20° et 25-45°).

Ces 24 combinaisons ont été utilisées pour stratifier l'échantillonnage. Un nombre équivalent de réplicats, dans notre cas 10, ont été choisis aléatoirement au sein de chaque combinaison. Au total, 240 stations de 1 hectare ont été échantillonnées sur l'ensemble du territoire vaudois.

Prospection des stations

Sur le terrain, chaque station a été explorée en suivant un parcours standard (transects parallèles espacés de 15 m). Toutes les fourmilières de *Formica* s.str. observées ont été recensées (Gleyre et Freitag, 2000). Dans chaque nid, 10 ouvrières ont été prélevées pour identification ultérieure de l'espèce.

Analyse ultérieure des données

Grâce à cet échantillonnage strictement planifié, il nous sera possible de tester, parmi les variables environnementales de stratification choisies, celles qui ont une influence sur la distribution des différentes espèces de fourmis des bois dans le canton de Vaud. Sur la base de ces données, nous pourrons ensuite calibrer un modèle linéaire généralisé (GLM) pour chaque espèce, comme utilisé par Maggini et coll. (1999) et Guisan et Hofer (sous presse), pour prédire leur distribution potentielle (voir Guisan et Zimmermann, 2000 pour une synthèse générale).

REMERCIEMENTS

Ce travail de recherche est financé par la fondation MAVVA (Dr L. Hofmann, Montricher, Suisse) et par le Service des forêts, de la faune et de la nature du canton de Vaud (Dr C. Neet). Nous tenons à leur exprimer ici nos remerciements.

RÉFÉRENCES

- Cherix, D., 1981. *Contribution à la biologie et à l'écologie de Formica lugubris Zett. (Hymenoptera, Formicidae) - Le problème des super-colonies*. Thèse de Doctorat, Université de Lausanne.
- Cherix, D. and M. Burgat, 1979. A propos de la distribution verticale des fourmis du groupe *rufa* dans les parties centrale et occidentale du Jura suisse. *Bulletin SROP II-3*: 37-48.
- Cherix, D. and S. Higashi, 1979. Distribution verticale des fourmis dans le Jura vaudois et recensement préliminaire des bourdons (Hymenoptera, Formicidae et Apidae). *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 356: 316-324.
- Cherix, D., R. Maggini, A. Guisan, M.-A. Schneider and Y. Gonseth, 1998. Échantillonner, oui mais comment ? 2^e Conférence sur les espaces protégés alpins, Aosta (Italia).
- Gleyre, M., 1999. *Bilan du programme Jorlog : état des connaissances faunistiques dans les forêts de la Ville de Lausanne (Jorat). Approche globale de la biodiversité : application d'un SIG. Évolution dans le temps: exemple du groupe Formica rufa*. Diplôme, Universités de Genève et Lausanne.
- Gleyre, M. and A. Freitag, 2000. *Approche comparative de 3 techniques de recensement des fourmis des bois (groupe Formica rufa) dans les forêts lausannoises*. Rapport non publié, Lausanne.

- Gösswald, K., 1989. *Die Waldameise. Band 1: Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten*. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Gösswald, K., 1990. *Die Waldameise. Band 2: Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege*. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Guisan, A. and U. Hofer, sous presse. Modélisation du domaine de distribution potentielle des espèces. In: *Les Reptiles de Suisse. Répartition - Habitats - Protection* (U. Hofer, J.-C. Monney and G. Dusej, Eds). Birkhäuser Verlag, Basel.
- Guisan, A. and N.E. Zimmermann, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135: 147-186.
- Klimetzek, D., 1970. Zur Bedeutung des Kleinstandorts für die Verbreitung hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe (Hymenoptera: Formicidae). *Z. ang. Ent.* 66: 84-95.
- Klimetzek, D. and G. Wellenstein, 1970. Vorkommen und Verbreitung hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe (Hymenoptera: Formicidae) in Baden-Württemberg. *Allg. Forst- u. J.-Ztg* 141: 172-178.
- Kneitz, G., W. Gernert and H. Rammoser, 1962. Hügelbauende Waldameisen (Formicidae, Gen. *Formica*) in den Vogesen. *Waldhygiene* 4: 203-219.
- Kutter, H., 1977. *Insecta Helvetica Fauna. 6: Hymenoptera Formicidae*. Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, Zürich.
- Maggini, R., 1999. *Etude de la distribution de Formica exsecta Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) au Parc National Suisse à l'aide d'un Système d'Information Géographique (SIG)*. Diplôme, Université de Lausanne.
- Maggini, R., A. Guisan and D. Cherix, 1999. Étude de la distribution de *Formica exsecta* Nyl. à l'aide d'un système d'information géographique. *Cratschla* 2: 20.
- Otto, D., 1968. Zur Verbreitung der Arten der *Formica rufa* Linnaeus-Gruppe. I. Häufigkeit, geographische Verteilung und Vorzugsstandorte der Roten Waldameisen im Gebiet der Deutschen Demokratischen Republik. *Beitr. Ent.* 18: 671-692.
- Ronchetti, G., 1966. Le formiche del gruppo *Formica rufa* sulle Alpi orientali italiane. *Boll. Soc. Entomol. ital.* 46: 123-137.
- Seifert, B., 1996. *Formica paralugubris* nov. spec. - a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). *Reichenbachia* 31: 193-201.
- Sudd, J.H., J.M. Douglas, T. Gaynards, D.M. Murray and J.M. Stockdale, 1977. The distribution of wood-ants (*Formica lugubris* Zetterstedt) in a northern English forest. *Ecol. Entomol.* 2: 301-313.
- Travan, F., 1998. Über den Einfluss von Standortfaktoren auf die Besiedlung des bayerischen Hochgebirges durch Waldameisen (*Formica* spp.) (Hymen., Formicidae). *Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz* 71: 105-109.
- Wessels, K.J., A.S. Van Jaarsveld, J.D. Grimbeek and M.J. Van der Linde, 1998. An evaluation of the gradsect biological survey method. *Biodiv. Conserv.* 7: 1093-1121.

ULTRASTRUCTURE DU "SYSTÈME MALPIGHIIEN" DE *MICROCEROTERMES* (INSECTA ISOPTERA)

Louis DE VOS & Jean DELIGNE

Département de Biologie animale (CP 160/11), Université Libre de Bruxelles
50 av. Roosevelt, B-1050 Bruxelles, Belgique. Courriel : ldevos@ulb.ac.be

Résumé: Des auteurs ont observé que contrairement à ce qui constitue la règle chez les Insectes, les tubes de Malpighi de *Cephalotermes rectangularis* sont virtuellement fermés à leur extrémité proximale. Nos observations en coupes semi-fines et en microscopie électronique montrent des faits comparables chez *Microtermes edentatus*. Dans cette espèce les 2 tubes de Malpighi de chaque paire confluent en un tube commun entouré d'un manchon musculaire et formant avec lui un « nodule malpighien ». Ce tube se transforme progressivement en un massif cellulaire plein, formé d'amas de cellules enroulées les unes autour des autres et obstruant tout passage vers l'intestin. Les caractéristiques cytologiques des cellules du nodule et de l'endoderme, semblables à celles observées chez *C. rectangularis*, suggèrent l'existence de voies alternatives pour le passage des produits d'excrétion vers l'intestin.

Mots-clés: Tubes de Malpighi, ultrastructure, Termites, Termitidae, Isoptères.

Abstract: Ultrastructure of the "Malpighian System" of *Microcerotermes* (Insecta Isoptera).

Authors have observed that the Malpighian tubules of *Cephalotermes rectangularis* are virtually blind at the proximal end. In *Microcerotermes edentatus* we observed that each pair of Malpighian tubules unite into a single common tubule surrounded by a muscular sleeve, the Malpighian nodule. Semi-thin sections and electron micrographs showed that the common tubule progressively transforms into a cell mass, made of clusters of concentric cells blocking the passage towards the intestine. The cytological characteristics of the cells of the nodule and the endoderm are similar to those observed in *C. rectangularis* and suggest the possible existence of alternate pathways for the excretory products to reach the intestine.

Key words: Malpighian tubules, ultrastructure, Termites, Termitidae, Isoptera.

INTRODUCTION

Noirot et coll. (1967) ont décrit chez *Cephalotermes rectangularis* et *Microcerotermes edentatus*, des particularités inhabituelles dans la morphologie des tubes de Malpighi et dans la cytologie du "segment mixte" du tube digestif : ils montrent notamment que les tubes de Malpighi sont virtuellement fermés dans leur partie proximale, à proximité de leur attache avec le tube digestif. C'est du moins ce qu'ils observent clairement chez *Cephalotermes*

rectangularis, le cas de *Microcerotermes edentatus* appelant une étude complémentaire. La fermeture des tubes de Malpighi s'opposant au flux normal de l'urine les auteurs postulent l'existence d'une voie de transit alternative : les substances sortiraient des tubes de Malpighi en diffusant à travers leur paroi puis seraient pompées par l'épithélium endodermique du segment mixte vers la cavité du tube digestif. Dans ce travail nous poursuivons l'étude de *Microcerotermes edentatus* en nous attachant principalement à décrire l'ultrastructure des tubes de Malpighi au niveau de leur jonction avec le tube digestif.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des tubes digestifs avec leurs tubes de Malpighi attachés d'ouvriers de *M. edentatus* ont été disséqués et isolés dans le fixateur (glutaraldéhyde) puis traités de manière classique pour la microscopie électronique. Les organes prélevés ont subi une double fixation à la glutaraldéhyde (2%) dans un tampon cacodylate Na (0.1 M. pH 7,4) et à l'OsO₄ 1% dans le même tampon. Après déshydratation à l'alcool et enrobage dans la résine selon Spurr, les coupes semi-fines et ultra-fines ont été obtenues à l'aide d'un ultratome Reichert. Avant observation les coupes semi-fines ont été colorées au bleu de toluidine tandis que les coupes ultra-fines ont été contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de Pb. Les observations ont été réalisées à l'aide d'un microscope Philips EM 300.

RÉSULTATS

Topographie générale

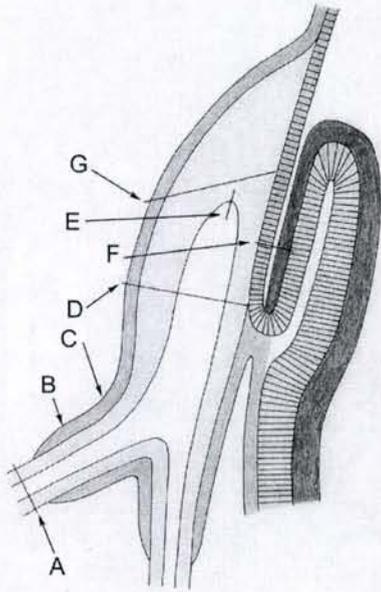
Dans leur partie proximale les 4 tubes de Malpighi se rassemblent en deux paires qui s'attachent respectivement de chaque côté du segment mixte du tube digestif, à l'extrémité d'une avancée latérale du mésenteron vers le proctodeum. En coupe transversale on observe que l'attache se situe au niveau de replis de l'épithélium proctodéal qui forment la partie latérale de la valvule proctodéale. La jonction entre les tissus malpighiens et digestifs forme un massif cellulaire complexe que nous appellerons ici "nodule malpighien". Ce massif est entouré par un manchon musculaire qui est en continuité avec le revêtement musculaire du tube digestif. Du côté mésial le nodule est bordé par un épithélium dont l'origine proctodéale est attestée par la cuticule qui le recouvre.

Histologie et cytologie

Le schéma de la figure 1 synthétise l'organisation du nodule malpighien telle qu'elle a pu être reconstituée sur la base de coupes semi-fines sériées et de nombreuses micrographies électroniques. On peut y distinguer les régions et les caractéristiques suivantes.

1/ Avant la confluence des tubes de Malpighi (Fig. 1, A), les cellules des tubes montrent du côté apical de nombreuses microvillosités qui bordent le canal malpighien tandis que du côté opposé, sous la lamelle basale, on observe de grandes vacuoles et de profondes digitations de la membrane plasmique. Les mitochondries sont également réparties entre les deux régions.

2/ A proximité de la zone de confluence des tubes de Malpighi (Fig. 1, B), les cellules malpighiennes montrent les mêmes caractéristiques générales. Toutefois le réseau des digitations et des vacuoles de la région basale est nettement plus développé. En outre les tubes s'entourent d'un manchon musculaire d'épaisseur croissante.



3/ A leur entrée dans le « nodule malpighien » (Fig. 1, C) les deux tubes de Malpighi d'une même paire fusionnent en un tube commun et leurs lumières confluent en une large lumière commune (Fig. 2).

4/ Au sein du nodule malpighien (Fig. 1, D) les cellules conservent de longues microvillosités apicales et, à leur base, un dense réseau de profondes digitations. Vers le milieu du nodule (Fig. 1, E) la lumière du tube se rétrécit progressivement jusqu'à devenir indiscernable (Fig. 3).

5/ Au sein du nodule malpighien (Fig. 1, D) les cellules conservent de longues microvillosités apicales et, à leur base, un dense réseau de profondes digitations. Vers le milieu du nodule (Fig. 1, E) la lumière du tube se rétrécit progressivement jusqu'à devenir indiscernable (Fig. 3).

Figure 1. Représentation schématique de la zone d'insertion des tubes de Malpighi ; A à G : localisation de différents niveaux étudiés.
Schematic drawing of the connecting region of Malpighian tubules; A to G: letters indicate the levels of observation.

Du côté mésial (Fig. 1, F), le nodule est bordé par un repli de l'épithélium proctodéal revêtu de sa cuticule. Tout au long de ce repli on peut également ob-

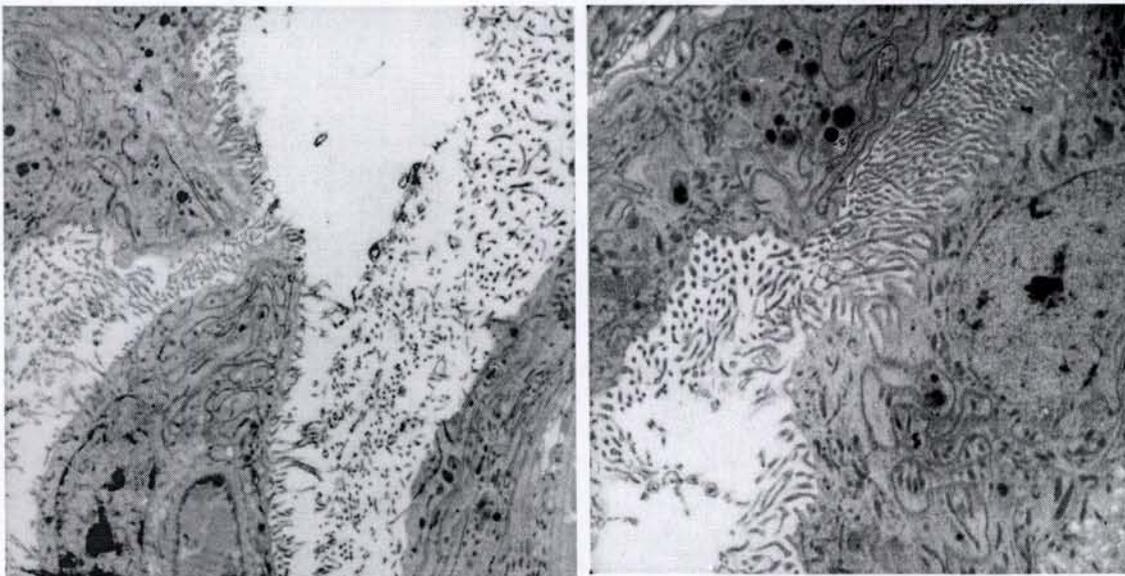


Figure 2. Coupe longitudinale au niveau de la confluence de 2 tubes de Malpighi (en C de la Fig. 1).
Longitudinal section at the level where 2 Malpighian tubules unite (C Fig. 1).

Figure 3. Coupe longitudinale dans l'extrémité du tube commun (en E de la Fig. 1).
Longitudinal section at the end of the common tubule (E Fig. 1).

server le feuillet endodermique du segment mixte: il est intimement appliqué contre la cuticule proctodéale et montre localement des microvillosités apicales caractéristiques.

La région proximale du nodule (Fig. 1, G) est occupée par un massif complexe où les cellules sont enroulées de façon pseudo-concentrique. En périphérie, du côté mésial, elles sont bordées par un dense réseau de digitations (Fig. 4).



Ni dans la région mésiale ni dans la région proximale du nodule aucune communication n'a pu être décelée entre le canal malpighien et le tube digestif.

5/ Dans l'épithélium de la portion endodermique du segment mixte on retrouve des différenciations remarquables semblables à celles décrites par Noirot et coll. (1967) : la membrane plasmique de la base des cellules produit de très nombreuses inflexions qui forment des canalicules ou des chapelets de petites vésicules, accompagnés d'un grand nombre de mitochondries.

Figure 4. Coupe transversale (oblique) dans la région proximale du nodule malpighien (en G de la Fig. 1).
Cross section (oblique) of the proximal region of the Malpighian tubule (G Fig. 1).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Ce travail conforte l'hypothèse de Noirot et coll. (1967) relative à l'occlusion des tubes de Malpighi chez *M. edentatus*. En effet, dans l'état actuel de nos observations, nous n'avons pu déceler aucune communication entre la lumière des tubes de Malpighi et celle du tube digestif.

Entre *C. rectangularis* et *M. edentatus* on peut cependant noter des différences dans les modalités de l'occlusion. Chez *Cephalotermes*, décrit par Noirot et al., les 4 tubes de Malpighi sont obstrués dans leur partie proximale. En revanche, chez *Microcerotermes* nous constatons que les 4 tubes sont toujours creux lorsqu'ils confluent 2 à 2 et que les 2 deux canaux communs sont eux-mêmes largement ouverts dans leur partie proximale. Ils se rétrécissent ensuite progressivement et se terminent en cul-de-sac au sein des nodules malpighiens.

Le grand développement des inflexions de la membrane plasmique dans certaines cellules des tubes de Malpighi et du nodule malpighien ainsi que dans celles de l'endoderme du segment mixte suggère l'existence d'échanges intenses entre ces cellules et leur milieu, mais ces premières données morphologiques doivent encore être complétées avant de pouvoir étayer une hypothèse sur les voies du transit de l'urine. Il est par ailleurs vraisemblable que la contraction du manchon musculaire du nodule doit entraîner la compression du tube malpighien commun contre la languette cuticulaire du nodule et par conséquent activer mécaniquement les mouvements de l'urine.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Professeur Charles Noirot pour les spécimens disséqués et fixés de *Microcerotermes* qu'il nous a communiqués ainsi que pour ses avis judicieux et ses encouragements lors de la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- Noirot, C., C. Noirot-Thimothée & J. Koor, 1967. Revêtement particulière de la membrane plasmique en rapport avec l'excrétion dans une région spécialisée de l'intestin moyen des Termites supérieurs. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 264: 722-725.
- Koor, J., 1959. Anatomie du tractus intestinal dans le genre *Microcerotermes* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae). *Bull. Soc. Zool. France* 84: 445-457.

MORPHOLOGIE FONCTIONNELLE DES NIDS DE *NODITERMES ABURIENSIS* (INSECTA ISOPTERA)

Pilar INIESTO, Jean DELIGNE, Guy JOSENS & Jacques VERBANCK

Département de Biologie animale (CP 160/11), Université Libre de Bruxelles,
50, av. Roosevelt, B-1050 Bruxelles, Belgique. Courriel : jdeligne@ulb.ac.be

Résumé: La structure et le plan de circulation internes des nids de *Noditermes aburiensis* sont analysés sur la base de coupes sériées. Ces coupes sont obtenues soit par tomographie informatisée soit par usure progressive à l'aide d'une scie diamantée. Les chambres du nid sont disposées en étages et communiquent soit par des orifices calibrés soit par des tubes étroits. Le nombre des communications verticales (entre étages) et celui des communications horizontales (entre chambres du même étage) varient fortement d'une région à l'autre du nid. La valeur adaptative de ces caractéristiques pour la défense du nid est discutée.

Mots-clés: *Structure du nid, défense, construction, termites, Termitidae.*

Abstract: **Functional morphology of *Noditermes aburiensis* nests (Insecta Isoptera).**

The internal structure and network of circulation in the nests of *Noditermes aburiensis* are studied by means of serial sections. These sections are got by either computerized tomography or by a diamond blade. In the nests chambers are arranged in more or less regular storeys and communicate with each other through calibrated openings or narrow tubes. The number of vertical communications (between storeys) and that of horizontal ones clearly vary from one region of the nest to another. The adaptive value of these features in relation to defence is discussed.

Key words: *Nest structure, defence, construction, termites, Termitidae.*

INTRODUCTION

Ce travail s'inscrit dans une étude morphologique des nids de termites basée sur l'utilisation de coupes sériées. Cette étude, entamée par Deligne et coll. en 1995, vise à décrire et à comparer l'organisation interne des nids avec deux objectifs principaux, celui de rechercher si les structures mises en évidence peuvent être interprétées de façon fonctionnelle, notamment en relation avec la défense, et celui de recueillir des indices morphologiques qui permettent de mieux comprendre les étapes et les mécanismes de la construction.

Les nids de *Noditermes aburiensis* étudiés ici appartiennent au type alvéolaire (Grassé, 1984) mais la répartition des communications et le schéma de la circulation entre les chambres n'ont pas encore été décrits.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Plusieurs nids de *Noditermes aburiensis* (Sjöstedt) ont été récoltés dans la forêt galerie du Bandama (Lamto, Côte-d'Ivoire). Ils étaient accolés à un tronc d'arbre et constitués de plusieurs parties disposées côte à côte ou superposées (Fig. 1). Chaque partie a la forme approximative

d'un demi-ellipsoïde dont la surface bombée est exposée à l'air libre et la face plate appliquée contre l'arbre.

Deux parties (A et B) d'un nid ont été entièrement débitées en coupes sériées de 1 mm d'épaisseur soit par tomographie informatisée (scanner Toshiba X-Press) pour la partie A, soit à l'aide d'une scie diamantée (partie B). Les photographies de ces coupes ont été ensuite analysées comme suit.

- La position de toutes les chambres est notée. On distingue les chambres périphériques (situées le long du bord libre du nid), les chambres centrales (dont le bord extérieur est entièrement appliqué contre l'arbre support) et les chambres intermédiaires.
- Le nombre, la forme et la position de toutes les communications entre les chambres sont relevés. On distingue notamment les "communications horizontales" reliant des chambres du même étage et les "communications verticales" reliant des chambres d'étages différents.
- Pour chaque chambre toutes les chambres voisines immédiates sont dénombrées et l'"indice de connexité" est calculé. Cet indice est défini comme le rapport entre le nombre de communications (horizontales ou verticales) d'une chambre et le nombre de ses voisines. Il mesure la facilité plus ou moins grande de circulation installée par les termites dans une région donnée du nid. Cet indice est préférable à un simple dénombrement des orifices parce qu'il élimine l'effet de bord qui fait que pour des raisons purement géométriques une chambre de la périphérie du nid a moins de voisines et par conséquent moins de communications potentielles que les chambres plus intérieures.

RÉSULTATS

Etages

Des tomographies réalisées dans un plan vertical (Fig. 2) montrent que le nid est formé de chambres disposées en étages dont la régularité est parfois localement altérée par la pente ou par la sinuosité des planchers.



Fig. 1

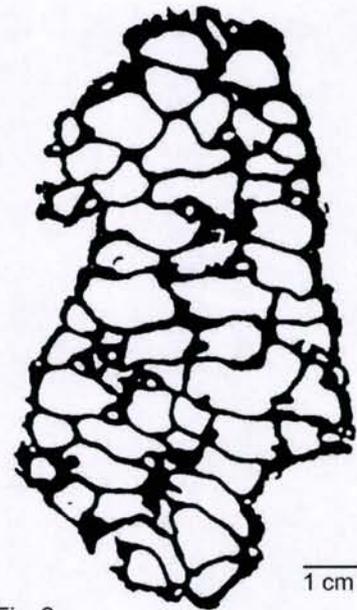


Fig. 2

Figure 1. *Nid de Noditermes aburiensis construit contre le pied d'un d'arbre.*
Nest of Noditermes aburiensis built on the base of a tree trunk.

Figure 2. *Tomographie computerisée d'un fragment de nid de N. aburiensis : coupe verticale parallèle au plan de contact avec l'arbre, montrant les étages de chambres.*
Computerized tomography of part of a nest of N. aburiensis: vertical section parallel to the plane of contact with the tree, showing the storeys of chambers.

Cet étagement se traduit à l'extérieur du nid par la présence de bourrelets de la paroi, alignés dans des plans proches de l'horizontale (Fig. 1).

Communications entre chambres

Lorsque deux chambres communiquent elles le font généralement par un seul orifice calibré ; plus rarement (dans moins de 3% des cas), elles communiquent par deux orifices mais jamais davantage. Le diamètre des orifices est d'environ 1,3 mm, c'est-à-dire à peine plus que la plus grande largeur de la tête des soldats (1,2 mm).

Les orifices de communication ont généralement un bord épaissi. Ils sont même souvent prolongés par un véritable tube qui fait saillie dans la lumière des chambres et qui installe entre elles un étroit couloir de passage (Fig. 3, t). Ces tubes mesurent en moyenne 7 mm de longueur (soit plus de 5 fois leur diamètre intérieur). Ils peuvent réunir des chambres voisines appartenant au même étage (communications horizontales) ou à des étages successifs (communications verticales).

Certains tubes verticaux particulièrement longs franchissent un ou plusieurs étages et font communiquer des chambres distantes l'une de l'autre (Fig. 4, t l).

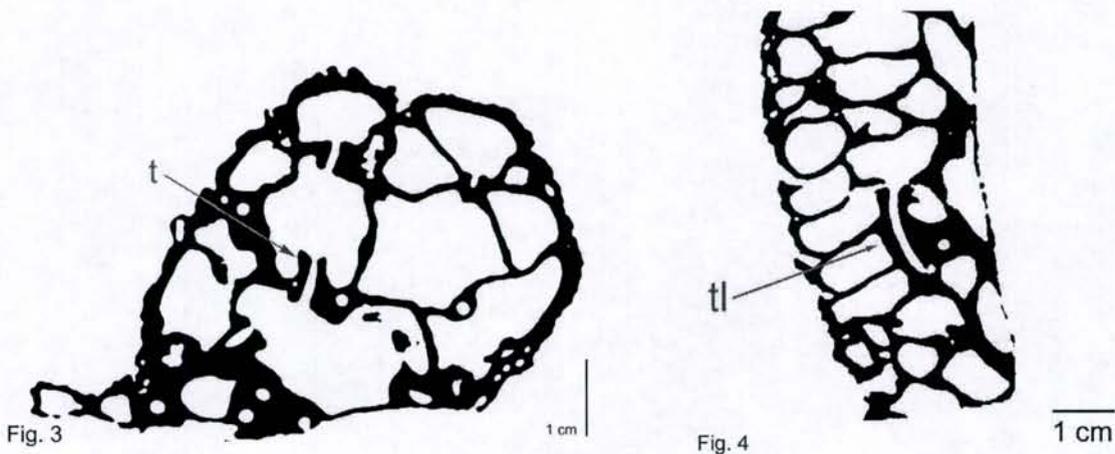


Figure 3. Tomographie computerisée d'un nid de *N. aburiensis* : coupe horizontale transversale ; t : tube de communication.

Computerized tomography of a nest of N. aburiensis: horizontal transverse section; t: communicating tube.

Figure 4. Tomographie computerisée d'un nid de *N. aburiensis* : coupe verticale perpendiculaire au plan de contact avec l'arbre ; t l : long tube de communication franchissant 3 étages.

Computerized tomography of a nest of N. aburiensis: vertical section perpendicular to the plane of contact with the tree; t l: long communicating tube going through 3 storeys.

Circulation dans le nid

Une analyse de la variance sur la connexité montre qu'il n'y a pas de différence entre les deux parties (A et B) du nid étudié mais bien entre ses régions centrale, intermédiaire et périphérique (Tableau 1).

Région	Connexité			Nb de chambres	Nbm de voisines
	horizontale	verticale	totale		
- centrale	0,18 (a)	0,24 (c) (d)	0,42 (e)	40	8,3
- intermédiaire	0,24 (a) (b)	0,15 (c)	0,39 (f)	52	8,8
- périphérique	0,18 (b)	0,10 (d)	0,28 (e) (f)	118	7,0
- toutes régions	0,19	0,14	0,34	210	7,8

Tableau 1. Valeur moyenne de l'indice de connexité des chambres centrales, intermédiaires et périphériques, pour les communications horizontales (entre chambres du même étage), les communications verticales (entre chambres d'étages différents) et pour l'ensemble de toutes les communications (horizontales et verticales). Les moyennes suivies de la même lettre diffèrent de façon statistiquement significative au seuil de $p < 0.05$ (a, b, c, e) ou $p < 0.01$ (d, f) (test de comparaison des moyennes multiples de Tukey).

Le tableau donne en outre le nombre de chambres dans chaque région du nid (Nb) et le nombre moyen de leurs voisines (Nbm).

Table 1. Mean value of the connection indices of central, intermediary and peripheral chambers for horizontal communications (between chambers of same storey), vertical ones (between chambers of different storeys) and for all communications. The values followed by the same letter are statically different at the level of confidence of $p < 0.05$ (a, b, c, e) or $p < 0.01$ (d, f) (Tukey test of multiple means comparison).

The table also shows the numbers of chambers in the 3 regions of the nest (Nb) and the mean numbers of their neighbouring chambers (Nbm).

DISCUSSION

Comme dans d'autres nids de type alvéolaire les chambres communiquent par des orifices calibrés qui ne livrent passage qu'à un seul termite à la fois (Deligne et coll., 1981 ; Deligne et Pasteels, 1982). Ces orifices étroits sont bien adaptés à une défense de position puisqu'ils limitent la taille des envahisseurs potentiels et qu'un soldat peut les bloquer avec sa tête.

Chez *N. aburiensis*, nous observons en outre que les orifices du nid présentent non seulement des bords épaissis ("bords ourlés" de Grassé, 1984) mais se prolongent souvent par des tubes, encore mieux adaptés à la défense que de simples orifices calibrés. Ils permettent à un soldat de prendre position plus fermement entre deux cellules pour s'opposer à la progression d'un prédateur. Par ailleurs, des prédateurs peuvent errer dans le cul-de-sac qui entoure le tube avant de découvrir l'orifice situé à son extrémité.

Plusieurs caractéristiques du réseau de circulation semblent également faciliter la défense.

Le réseau de circulation dans le nid est relativement peu développé puisque les chambres ne communiquent en moyenne qu'avec 1/3 de leurs voisines (connexité générale : 0,34), ce qui limite les voies d'invasion à l'intérieur du nid.

Parmi toutes les chambres, ce sont les chambres périphériques qui communiquent le moins avec leurs voisines (connexité 0,28). Si une brèche accidentelle (par érosion, chute d'une branche...) est ouverte dans la paroi du nid, cette pauvreté relative des orifices périphériques limite donc les possibilités d'entrée d'un prédateur et facilite la défense.

Les chambres centrales communiquent nettement plus avec des chambres d'autres étages (connexité verticale : 0,24) que les chambres périphériques (0,10) et intermédiaires (0,15) qui communiquent principalement avec des chambres du même étage. Pour des prédateurs pénétrant dans le nid à partir d'une brèche ouverte dans la paroi, la plupart des communications verticales sont donc éloignées de leur point d'entrée, ce qui diminue les risques d'une invasion généralisée de tous les étages.

Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Deligne & al. (1995) pour les nids de *Thoracotermes macrothorax*.

CONCLUSIONS

Les nids de *Noditermes aburiensis* montrent plusieurs caractéristiques morphologiques qui paraissent favorables à la défense. Les principales sont :

- la présence d'orifices et de tubes calibrés qui limitent la taille des envahisseurs potentiels et permettent de mieux s'opposer à leur progression dans le nid ;
- le faible nombre de communications entre chambres dans l'ensemble du nid, qui freine la circulation d'ennemis potentiels ;
- la connexité particulièrement faible des cellules périphériques, qui limite les voies d'entrées dans le nid à partir d'une brèche accidentelle dans la paroi ;
- le rassemblement de la majorité des communications verticales dans les parties intérieures du nid, qui rend moins aisé l'envahissement des étages.

RÉFÉRENCES

- Deligne, J. and J. M. Pasteels, 1982. Nest structure and soldier defence: an integrated strategy in Termites. In: *The biology of social insects* (M. D. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans, Eds), pp. 288-289, Westview Press, Boulder.
- Deligne, J., A. Quennedey and M. S. Blum, 1981. The enemies and defense mechanisms of termites. In: *Social insects*, vol 2 (H. R. Hermann, Ed.), pp. 1-76, Academic Press, New York.
- Deligne, J., K. Soki and J. Verbanck, 1995. Morphologie fonctionnelle du nid de *Thoracotermes macrothorax* étudié par tomographie RX (Isoptères Termitidae). In: *Résumés du Colloque de la section française de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux* (Y. Roisin and C. Detrain, Eds), p. 16, ULB, Bruxelles.
- Grassé, P.-P., 1984. *Termitologia* (vol II), Masson, Paris, 676 pp.

ÉTUDE DES STRUCTURES INTERNES DES NIDS DE TERMITES PAR ANALYSE D'IMAGE

Blanca HERVIER, Guy JOSENS, Jean DELIGNE,
Eddy TERWINGHE & Jacques VERBANCK

Département de Biologie Animale, Université Libre de Bruxelles, CP 160/13,
Av. F. D. Roosevelt, 50, B – 1050 Bruxelles
gjosens@ulb.ac.be

Résumé: Les images de nids de termites obtenues par tomographie informatisée sont soumises à une analyse d'image par ordinateur. Dans cet article nous comparons la proportion de vide (ou volume utile) et de plein (ou volume des matériaux de construction) de nids occupés par 13 espèces.

Deux hypothèses sont testées et discutées :

- les nids en carton offrent plus de volume utile que les nids en terre ;
- les nids arboricoles contiennent moins de matériaux que les nids terrioles.

Mots-clés: *Nid de termites, structure interne, Termitidae, Isoptera.*

Abstract: **Study of inner structures of termite mounds by image processing.**

Pictures of termite mounds got by computerized tomography are analysed with a computer image processor. In this paper we compare the proportions of void (useful volume) and solid (volume of building material) that are available to the termites within their mounds.

Two hypotheses have being tested and discussed :

- the useful volume is larger in carton than in earth mounds;
- arboreal nests hold less material than terrestrial mounds.

Key words: *Termite, mounds, nests, inner structure, Termitidae, Isoptera.*

INTRODUCTION

L'architecture interne des termitières doit permettre des activités ayant des exigences parfois contradictoires comme la circulation des termites et la défense de la société (Deligne et Pasteels, 1982). Elle doit également intégrer les contraintes imposées par les matériaux utilisés (propriétés mécaniques, poids spécifique...) et par les facteurs de l'environnement. Elle est en général assez mal connue en raison de la difficulté d'obtenir suffisamment d'images internes et de pouvoir ensuite reconstituer les structures tridimensionnelles. L'usage de la tomographie (Deligne et coll., 1995) et du traitement d'images à l'ordinateur offrent la possibilité de comparer les nids de diverses espèces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les nids construits par 13 espèces de termites ont été récoltés en Côte-d'Ivoire (*Cubitermes crenulatus*, *C. fungifaber*, *Noditermes aburiensis*, *Proculitermes sjoestedti*, *Astalotermes quietus*, *Microcerotermes parvulus*, *M. fuscotibialis*, *Cephalotermes rectangularis* et *Trinervitermes*

geminatus), au Congo (*Noditermes cristifrons*, *Procupitermes undulans*, et *Acnidotermes praus*) et au Cameroun (*Nasutitermes arborum*).

Les nids ont été photographiés en coupes sériées d'un millimètre d'épaisseur par tomographie informatisée (scanner Toshiba X-Press).

Les volumes occupés respectivement par les matériaux de construction et par les cellules et autres espaces internes (ou volume utile) sont estimés par leurs surfaces occupées sur les coupes. Ces surfaces sont mesurées sur quatre à huit coupes tirées au sort par analyse d'image à l'ordinateur (logiciel IT-Tools).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Pour l'ensemble des espèces étudiées, l'espace intérieur ou volume utile, varie entre 34 et 73,5 % du volume total de la termitière. Les résultats sont présentés dans le tableau 1 par ordre croissant du pourcentage de volume utile ainsi que dans la figure 1.

Espèce	Nombre de coupes	% de volume utile	Rapport vol. utile / vol. parois	Type de nid
<i>Acnidotermes praus</i>	7	34,1 ± 5,5	0,5 ± 0,2	Nid en terre terricole épigé
<i>Procupitermes sjoestedti</i>	8	36,5 ± 5,9	0,6 ± 0,2	Nid en terre terricole épigé
<i>Cephalotermes rectangularis</i>	16	41,3 ± 3,9	0,7 ± 0,1	Nid en carton terricole épigé
<i>Cubitermes crenulatus</i>	4	43,8 ± 0,2	0,8 ± 0,0	Nid en terre terricole épigé
<i>Trinervitermes geminatus</i>	8	44,4 ± 5,5	0,8 ± 0,2	Nid en terre terricole épigé
<i>Procupitermes undulans</i>	6	45,4 ± 4,2	0,8 ± 0,1	Nid en terre terricole épigé
<i>Noditermes aburiensis</i>	8	46,8 ± 3,1	0,9 ± 0,1	Nid en terre terricole épigé
<i>Cubitermes fungifaber</i>	8	48,4 ± 1,6	0,9 ± 0,1	Nid en terre terricole épigé
<i>Noditermes cristifrons</i>	8	51,2 ± 6,9	1,1 ± 0,3	Nid en terre terricole épigé
<i>Microcerotermes parvulus</i>	7	56,7 ± 3,4	1,3 ± 0,2	Nid en carton terricole hypogé
<i>Microcerotermes fuscotibialis</i>	8	58,4 ± 3,5	1,4 ± 0,2	Nid en carton arboricole
<i>Astalotermes quietus</i>	8	64,1 ± 1,7	1,8 ± 0,1	Nid en terre arboricole
<i>Nasutitermes arborum</i>	8	73,5 ± 1,8	2,8 ± 0,3	Nid en carton arboricole

Tableau 1. Pourcentage de volume utile et rapport du volume utile sur le volume occupé par les parois (moyenne ± écart type) dans les nids de 13 espèces de termites.

Table 1. Percentage of useful volume and ratio of this useful volume on the volume of the building material (mean ± standard deviation) in the mounds of 13 termite species.

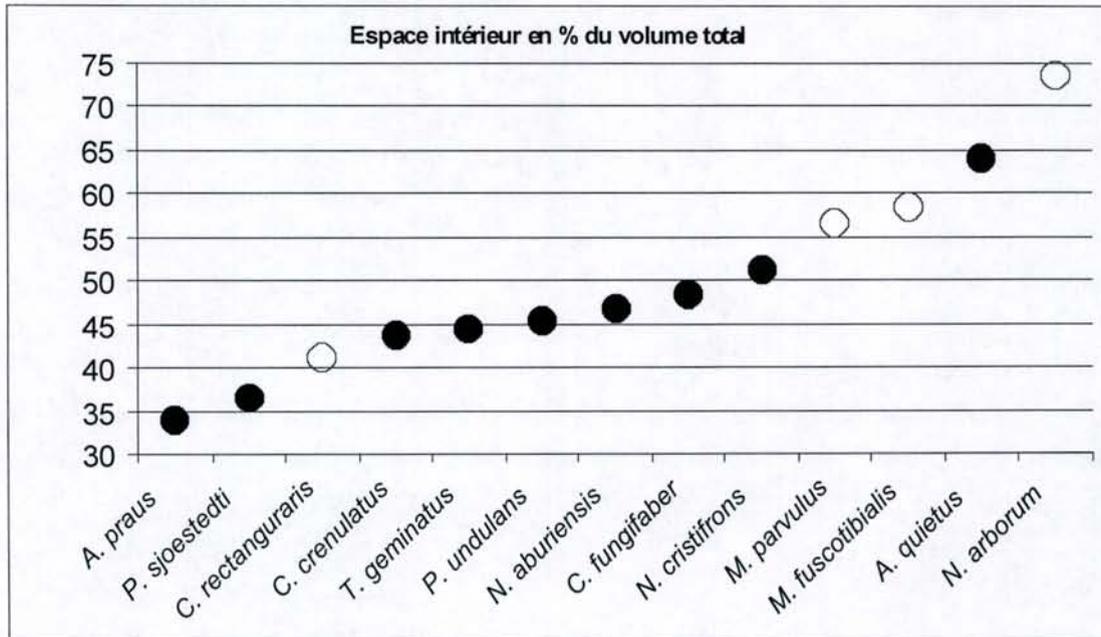


Figure 1. *Pourcentage de volume utile par rapport au volume total dans les nids de 13 espèces de termites ; cercles noirs : nids en terre, cercles clairs : nids en carton.*
Percentage of useful volume versus total volume in the mounds of 13 termite species ; black circles : earth mounds, light circles : carton mounds.

Nids en terre

De manière générale, les nids en terre (Fig. 2) présentent moins de volume utile que les nids en carton et sont donc plus massifs. Sur les neuf espèces étudiées, huit n'allouent que 34 à 51 % du volume du nid au volume utile (Tableau 1 et Fig. 1).



Figure 2. *Tomographie d'un nid en terre de Procuitermes sjoestedti : coupe horizontale.*
Tomography of a earth mound of Procuitermes sjoestedti : horizontal section.

La neuvième espèce parvient cependant à réserver 64 % du volume de ses constructions à l'espace interne utile : il s'agit d'*Astalotermes quietus*, dont les pseudoécies sont construites autour de fins rameaux à faible distance au-dessus du sol. Il s'agit de constructions fragiles dont la fonction et l'occupation sont probablement temporaires, ce qui expliquerait un investissement relativement faible dans l'effort de construction.

L'espèce qui se réserve le moins de volume utile est *Acnidotermes praus*, qui n'a pas la réputation de construire des nids épigés mais plutôt d'occuper secondairement des nids fabriqués par d'autres espèces (Sands, 1972), ce qui expliquerait un colmatage partiel des espaces internes. Toutefois Soki (1994) signale une densité de près de 90 nids par ha de cette espèce en forêt primaire (Kisangani, Congo) et lui attribue la construction du nid.

Nids en carton

Pour trois des quatre espèces étudiées, les nids en carton (Fig. 3) offrent de 57 à 73,5 % de volume utile (Tableau 1 et Fig. 1).

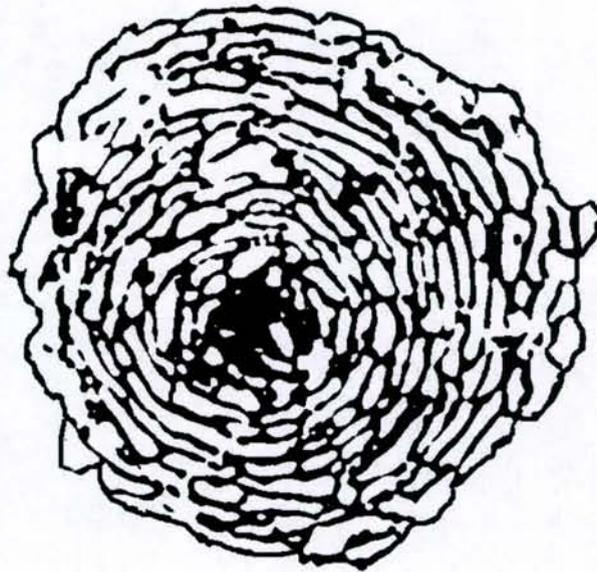


Figure 3. Tomographie d'un nid en carton de *Microcerotermes parvulus* : coupe horizontale.
Tomography of a carton mound of *Microcerotermes parvulus* : horizontal section.

La quatrième espèce se singularise en ne réservant que 41 % du volume du nid à l'espace interne utile : il s'agit de *Cephalotermes rectangularis*. Ses nids de grande taille et terricoles comportent une zone corticale particulièrement dure et une zone centrale de matériaux plus tendres. Il est remarquable que les volumes utiles dans ces deux zones ne diffèrent pas significativement (respectivement 40 et 42 %).

Nids terricoles et arboricoles

De manière générale, les nids terricoles sont plus massifs que les nids arboricoles ; on peut aisément comprendre l'intérêt de construire sur les arbres des

nids qui soient légers, et le nid d'*Astalotermes quietus*, bien qu'il soit en terre, ne déroge pas à cette logique (Tableau 1 et Figure 1).

Toutefois, le nid de *Microcerotermes parvulus*, qui est hypogé et affleure à la surface du sol est pratiquement aussi spacieux que celui de *Microcerotermes fuscotibialis* qui est arboricole. Ces deux espèces, phylogénétiquement proches, construisent leurs nids en carton avec des architectures qui présentent beaucoup de ressemblances, malgré des habitats très différents.

CONCLUSIONS

L'étude par tomographie informatisée et par analyse d'image des nids de termites montre que la proportion d'espace interne utile par rapport au volume total des nids varie fortement d'une espèce à l'autre. Ces différences peuvent s'expliquer par les matériaux différents utilisés ainsi que par des facteurs écologiques et phylogénétiques.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. Didier Salmon pour la récolte du nid de *N. arborum*.

RÉFÉRENCES

- Deligne, J. and J. M. Pasteels, 1982. Nest structure and soldier defence: an integrated strategy in Termites. In: *The biology of social insects* (M. D. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans, Eds), pp. 288-289, Westview Press, Boulder.
- Deligne, J., K. Soki and J. Verbanck, 1995. Morphologie fonctionnelle du nid de *Thoracotermes macrothorax* étudié par tomographie RX (Isoptères Termitidae). In: *Résumés du Colloque de la section française de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux* (Y. Roisin and C. Detrain, Eds), p. 16, ULB, Bruxelles.
- Sands, W. A., 1972. The soldierless termites of Africa (Isoptera, Termitidae). *Bull. brit. Mus. Nat. Hist (Ent.) Suppl.* 18: 1-244.
- Soki K., 1994. *Biologie et écologie des Termites (Isoptera) des forêts ombrophiles du Nord-Est du Zaïre (Kisangani)*. Thèse es Sciences, Université Libre de Bruxelles.

MORPHOGENÈSE DES RÉSEAUX DE GALERIES CHEZ LA FOURMI *MESSOR SANCTA*

Jérôme BUHL¹, Jean-Louis DENEUBOURG²,
Anne GRIMAL¹ & Guy THERAULAZ¹

¹ Laboratoire d'Ethologie et Cognition Animale, CNRS - FRE 2382, Université Paul Sabatier, 118
route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France

² CENOLI, CP 231, Université Libre de Bruxelles, Boulevard du Triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique

Résumé: La morphogenèse des réseaux de galeries a été étudiée chez la fourmi *Messor sancta* à deux niveaux d'observation. Au niveau global nous avons caractérisé la dynamique de croissance des réseaux; au niveau individuel nous avons recherché les caractéristiques du comportement de creusement et déterminé le rôle des interactions entre fourmis. Le lien existant entre ces deux niveaux d'observation a ensuite été étudié au moyen d'un modèle incorporant tous les paramètres des comportements individuels mesurés expérimentalement. Cette étude montre que la croissance des réseaux de galeries est le résultat d'un processus auto-organisé.

Mots-clés: *Messor sancta*, réseaux de galeries, auto-organisation, modélisation

Abstract: **Morphogenesis of galleries networks in the ant *Messor sancta*.**

We studied the processes that take place during the morphogenesis of galleries networks in the ant *Messor sancta* at two levels of description : (1) At the global level, we analyzed the growth dynamics of the networks. (2) At the individual level the digging behaviour and the consequences of ants' interactions were quantified. We incorporate both the qualitative and quantitative behavioural rules that workers employ during building into a model that helped us to understand the link that exists between individual and collective behaviour. This study shows that subterranean galleries networks result from a self-organized process.

Key words: *Messor sancta*, subterranean galleries networks, self-organization, multi-agent modeling

INTRODUCTION

Toute espèce sociale crée ou utilise des structures en réseaux. Les exemples les plus spectaculaires de telles structures sont les réseaux construits chez les insectes sociaux (Bonabeau et coll., 1997 ; Camazine et coll., 2001). Le rapport d'échelle entre les individus et les structures qu'ils produisent y est tellement grand que chaque individu ne dispose que d'une perception très locale du processus qui conduit à la production de la structure. Dans le cas de la construction d'un réseau, celle-ci progresse simultanément sur plusieurs sites distincts ; au niveau de chacun de ces sites un ensemble d'individus coopère pour produire une structure qui n'est pas la simple répétition d'un même motif. Ces phénomènes soulèvent depuis longtemps de nombreuses questions : comment les insectes sont-ils capables de coordonner leur activité ? Quel lien existe-t-il entre les comportements et les interactions au niveau individuel et la forme globale produite ? Existe-t-il des principes généraux à l'œuvre dans la production des réseaux que l'on observe à différentes échelles du vivant ?

Dans cette étude, notre objectif était, d'une part, à un niveau global, de caractériser la dynamique de croissance de ces réseaux, d'autre part d'identifier les mécanismes impliqués par la quantification des comportements individuels impliqués et leur implémentation dans un modèle informatique de type multi-agents.

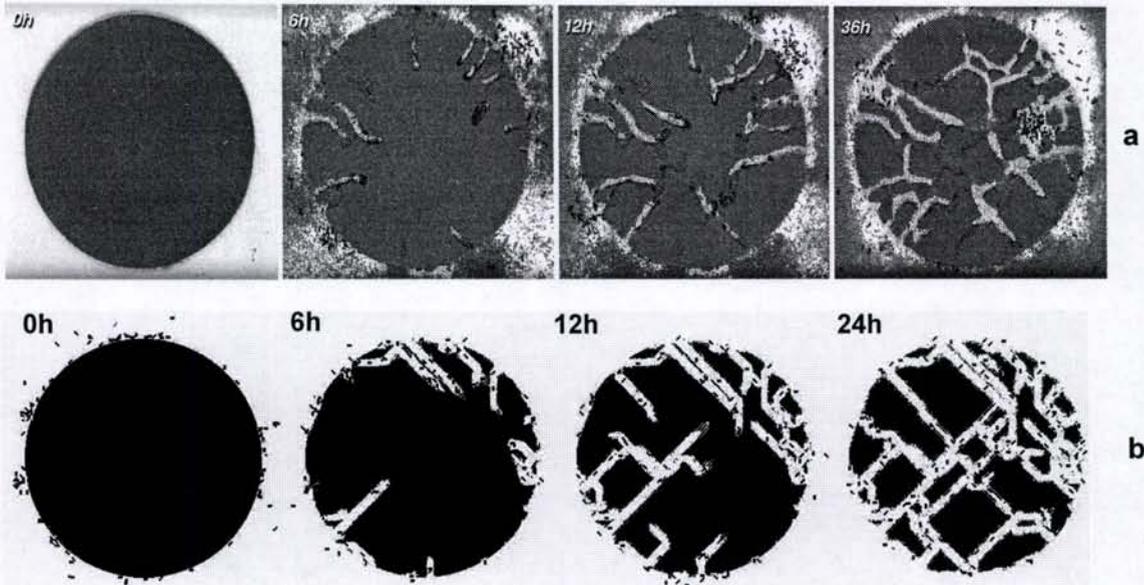


Figure 1. Exemple de séquence de creusement expérimentale (a) et simulée (b) avec 200 fourmis.

Example of tunneling pattern in an experiment (a) and in a simulation (b) with 200 ants.

MATERIEL ET METHODES

Le dispositif expérimental se compose d'un disque de sable humidifié (diamètre : 20 cm, épaisseur : 5mm) recouvert d'une vitre. L'espace est clos par une arène circulaire. Les fourmis sont dispersées aléatoirement autour du disque. On utilise des effectifs de 50, 100 et 200 fourmis. Cinq expériences d'une durée de 3 jours sont réalisées par classe d'effectif. Le dispositif est filmé (Fig.1) à intervalles réguliers (2 s toutes les 20 minutes) avec une caméra numérique permettant, après analyse des images, l'estimation du volume excavé, de la proportion de fourmis actives et inactives et de la longueur totale du réseau de galerie sur chaque image. Des expériences utilisant le même dispositif et d'une durée de 3 heures ont été réalisées dans le but de quantifier le comportement individuel de creusement des fourmis

RESULTATS

Dynamique de croissance des réseaux

La dynamique de creusement (Fig.2) est de type logistique (modèle de Hill : $r^2 > 0,9$). Elle comporte une phase de croissance exponentielle suivie d'une phase de saturation conduisant à l'arrêt de l'activité. Le volume final excavé obtenu est proportionnel au nombre de fourmis (Tableau 1).

Effectif	Volume total Excavé (cm ³)	Poids excavé (mg/fourmi /h)	Longueur du réseau (cm)	Nombre de galeries
50	25,25	10,4	79,8	23,6
100	37,49	7,7	115,6	40,2
200	60,9	6,4	199,3	85,4

Tableau 1. Quelques caractéristiques des réseaux de galeries obtenus.
Some characteristics of the galleries networks.

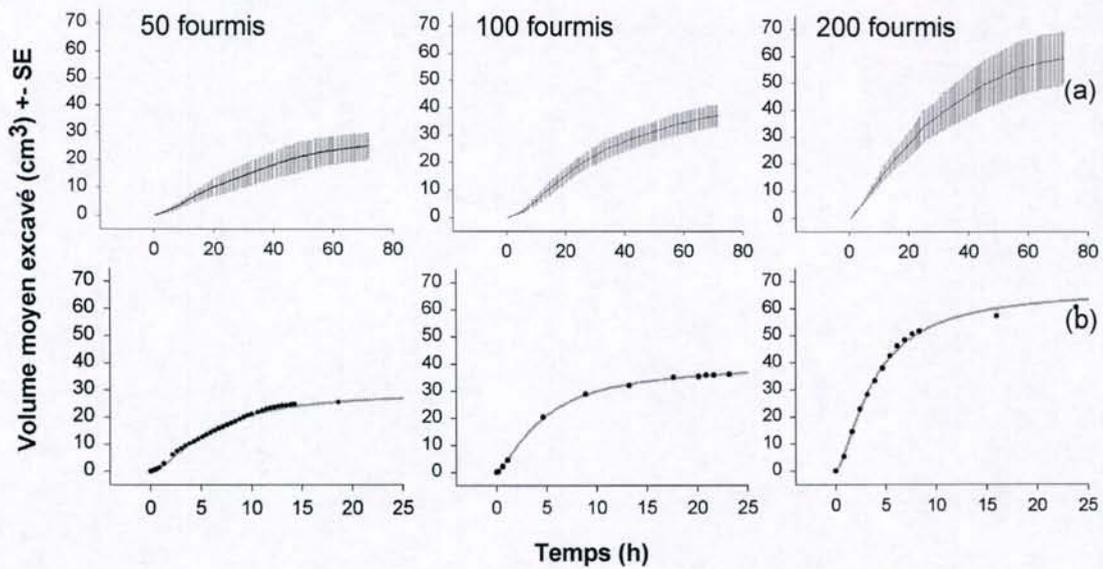


Figure 2. *Dynamiques creusement expérimentales (a) et simulées (b)*
Experimental (a) and simulated (b) tunneling dynamics

Comportement individuel

Des courbes de survie (Fig.3) ont permis de déterminer les probabilités individuelles d'exécuter 3 types d'actions : quitter le bord du disque de sable, creuser le bord du disque de sable et déposer une boulette de sable. Ces probabilités sont constantes au cours du temps. Les probabilités de creuser une anfractuosité dans le sable, de ramasser une boulette ont été calculées à partir de la proportion d'individus réalisant ces différentes actions (voir aussi Fig. 4).

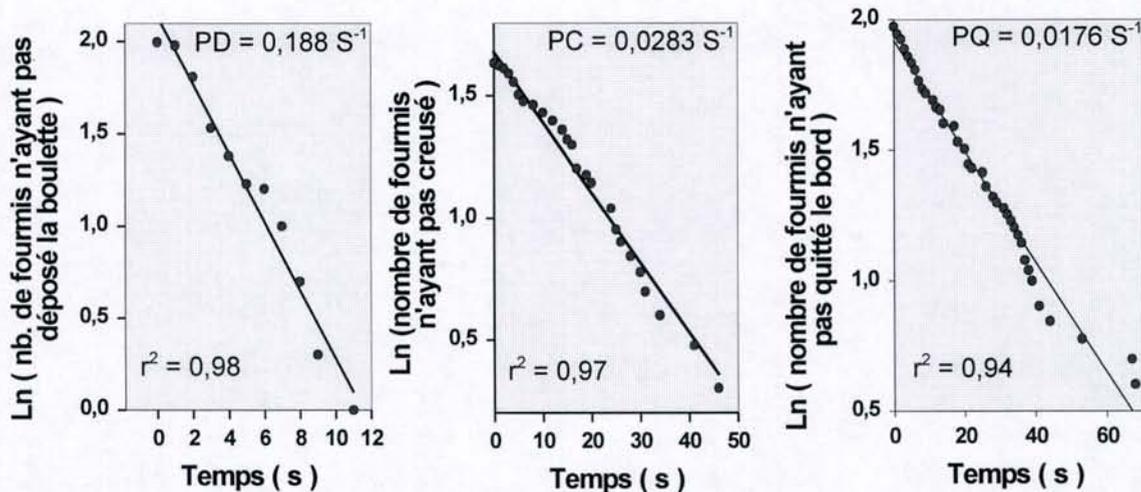


Figure 3. *Détermination de probabilités de réaliser une action.*
Leurs valeurs de probabilités indiquées correspondent à la pente de la droite de régression linéaire appliquée aux courbes de survie.

Determination of probabilities to execute an action.
Probabilities values correspond to the slope of the linear regression model applied to the survey curves

Modélisation

Le modèle a été testé sous la forme d'une simulation multi-agents en 2 dimensions dans laquelle sont implémentées les propriétés des comportements individuels mesurés expérimentalement (Fig. 4). Dans le modèle, chaque fourmi peut se trouver dans trois états différents. Elle peut passer d'un état à un autre selon les probabilités de réaliser une action mesurées expérimentalement. Lorsqu'une fourmi creuse, elle marque le site au moyen d'une phéromone, et lorsqu'elle transporte une boulette de sable, elle marque son trajet par une piste en gradient. Ces phéromones sont soumises à des phénomènes d'évaporation et de diffusion. Seule la prise en compte de ces marquages a permis de reproduire la croissance des réseaux de galeries. Ces paramètres étant difficiles à quantifier expérimentalement, ceux-ci ont été déterminés par une exploration des valeurs des paramètres du modèle.

La dynamique de croissance obtenue est de type logistique (Fig. 2) et la phase de saturation se produit à des valeurs de volumes de volumes identiques à celles obtenues dans les expériences. Le phénomène est cependant beaucoup plus rapide, ce qui pourrait s'expliquer par l'absence d'implémentation d'agrégation des individus, alors que celle-ci atteint 85,3% (SD ± 12.6) à la fin des expériences.

Probabilités

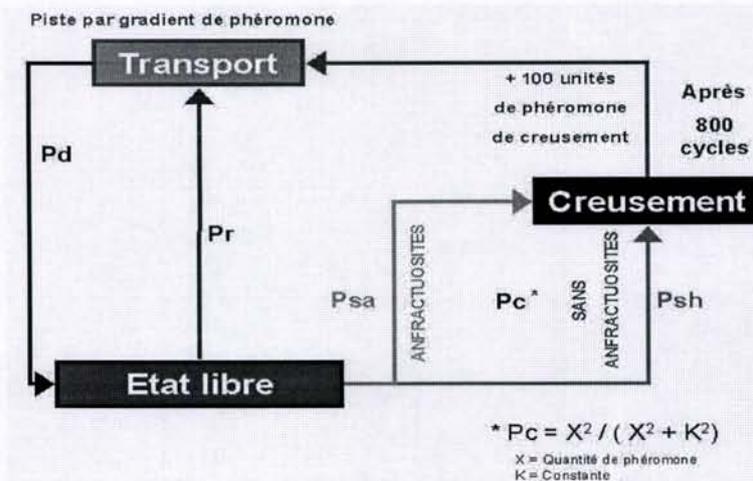
Pd: déposer une boulette	0,188 s ⁻¹
Pr: ramasser une boulette	0,102 / contact
Ps : creuser en l'absence de phéromone	
-Psa : creuser en présence d'anfractuosités	0,054 / contact
-Psh : creuser en absence d'anfractuosités	2,83.10 ⁻² s ⁻¹
Pc : creuser en présence de phéromone	
$Pc = X^2 / (X^2 + K^2)$	
-en présence d'anfractuosités	K = 200
-en absence d'anfractuosités	K = 3500



Figure 4.

Représentation schématique du modèle, paramètres du comportement individuel et exemple de réseau de creusement obtenu par simulation (100 fourmis, 3 jours).

Schematic representation of the model, individual behavior parameters and example of simulated galleries network (100 ants, 3 days).



DISCUSSION

La dynamique de creusement est de type logistique. Elle comporte une phase de croissance exponentielle reposant sur des mécanismes de type feed-back positif et résulte d'un marquage du front de creusement et de l'utilisation par les fourmis de pistes de phéromones. Elle est suivie par une phase de saturation reposant sur des mécanismes

feed-back négatif qui ont pour conséquence l'arrêt du creusement lorsque le volume du réseau atteint une valeur critique proportionnelle à la taille de la population. Cette phase a pu être reproduite dans le modèle même en l'absence d'implémentation de processus d'agrégation. Ce mécanisme de régulation de la taille du réseau pourrait impliquer à la fois la baisse de la densité des individus et un processus d'agrégation des fourmis au cours du temps.

Dans le règne animal, de nombreux types de réseaux semblent suivre les mêmes propriétés de croissance, chez les insectes, où l'on a déjà pu montrer que les réseaux de fourragement étaient le résultat de processus auto-organisés (Franks et coll., 1991), mais aussi chez le rat-taupe (Davies et Jarvis, 1986), qui construit réseaux de galeries des complexes.

RÉFÉRENCES

- Bonabeau, E., G. Theraulaz, J.L. Deneubourg, S. Aron and S. Camazine, 1997. Self-organization in social insects. *TREE 12*: 188-193.
- Camazine, S., J.L. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz and E. Bonabeau, 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press.
- Davies K.C. and J.U.M. Jarvis, 1986. The burrow systems and burrowing dynamics of the mole rats *Bathyergus suillus* and *Cryptomys hottentotus* in the fynbos of the south-western Cape, South Africa. *J. Zool., Lond.* 209: 125-147
- Franks, N.R., N. Gomez, S. Goss and J.L. Deneubourg, 1991. The blind leading the blind in army ant raid patterns: testing a model of self-organization. *J. Insect Behav.* 4: 583-607.

DYNAMIQUE D'AGRÉGATION CHEZ *BLATTELLA GERMANICA* (L.)

Raphaël JEANSON¹, Colette RIVAULT²,
Jean Louis DENEUBOURG³ & Guy THERAULAZ¹

¹ Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale, CNRS FRE 2382, Université Paul Sabatier,
118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4, France – jeanson@cict.fr

² UMR CNRS 6552, Laboratoire d'Éthologie-Écologie-Évolution, Campus de Beaulieu,
Université de Rennes I, 35042 Rennes Cedex, France

³ CENOLI, CP 231, ULB, Bd du Triomphe, 1060 Bruxelles, Belgique

Résumé: Afin de déterminer l'influence de la composante sociale dans la dynamique d'agrégation des blattes, des expériences ont été réalisées dans un dispositif expérimental homogène en utilisant différentes densités d'individus. Parallèlement à la description du niveau collectif, nous nous sommes intéressés à l'analyse des comportements individuels. Cette démarche nous permet de comprendre le lien existant entre les comportements individuels et la dynamique collective d'agrégation résultant de processus d'interattraction et d'amplification.

Mots-clés: *Blattella germanica*, agrégation, auto-organisation, organisation spatiale.

Abstract: **Dynamics of aggregation in *Blattella germanica* (L.).**

The influence of interactions taking place between individuals on the dynamics of aggregation in groups of cockroaches of increasing size was investigated with an homogenous experimental setup. The collective dynamics of aggregation was studied in parallel with the individual behaviors. Using this procedure it was then possible to understand the link that exist between individual and collective levels. We show that the features of the dynamics of aggregation could be explained in terms of amplification and interattraction mechanisms.

Key words: *Blattella germanica*, aggregation, self-organization, spatial organization.

INTRODUCTION

Il existe toute une gamme de mécanismes pouvant conduire à des phénomènes d'agrégation dans des groupes ou sociétés animales (Allee, 1931). Ces phénomènes peuvent se produire de manière passive sous l'influence de facteurs abiotiques aboutissant par exemple à la formation d'agrégats denses de zooplanctons obtenus en réponse aux contraintes physiques (Okubo, 1980). L'agrégation active résulte de déplacements vers une source commune d'attraction, les hétérogénéités de l'environnement agissant comme un *gabarit* spécifiant l'organisation spatiale finale des individus. Mais les phénomènes d'agrégation ne résultent pas exclusivement des hétérogénéités présentes dans l'environnement et peuvent également reposer sur l'interattraction entre individus. De nombreux auteurs, comme Grassé (1952), ont souligné l'importance de cette tendance à réaliser un groupement sous l'influence de

l'attraction réciproque. L'agrégation par interattraction présente au niveau des mécanismes mis en jeu dans sa production toutes les caractéristiques d'un processus auto-organisé (Bonabeau et coll., 1997 ; Camazine et coll., 2001). Dans ces processus collectifs, un feed-back positif implémenté au niveau individuel contribue à l'émergence de la structure finale et à la diversité des réponses collectives.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Des larves de stade 1 (âgées de 12 à 24 heures, 3 mm de longueur) de *Blattella germanica* (L.) sont déposées sous narcose au CO₂ par lots de 10 ou 20 individus au centre d'une arène de 11,5 cm de diamètre et de 3 mm de hauteur. Un ordinateur couplé à une caméra permet la saisie d'images toutes les 10 secondes pendant 60 minutes et détermine les coordonnées cartésiennes des individus (Fig. 1).

Deux individus sont considérés comme agrégés si leur distance interindividuelle est égale ou inférieure à 1 cm (distance pour établir un contact antennaire).

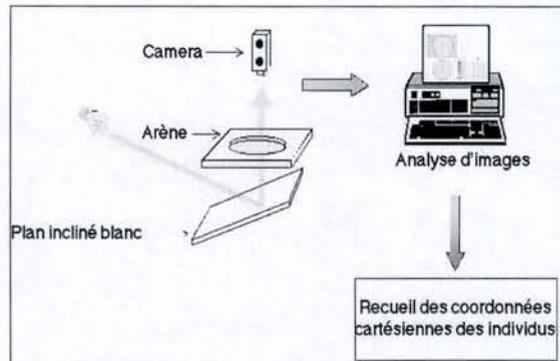


Figure 1. Dispositif expérimental.
Experimental set-up.

RÉSULTATS

Dynamique collective

Évolution temporelle du nombre moyen d'agrégats

À partir des coordonnées cartésiennes recueillies, pour chaque expérience et conditions expérimentales, nous pouvons déduire pour chaque minute le nombre et la taille des agrégats, indépendamment de leur localisation spatiale (Fig. 2). Les résultats montrent que le niveau d'agrégation est d'autant plus marqué que la densité d'individus est importante.

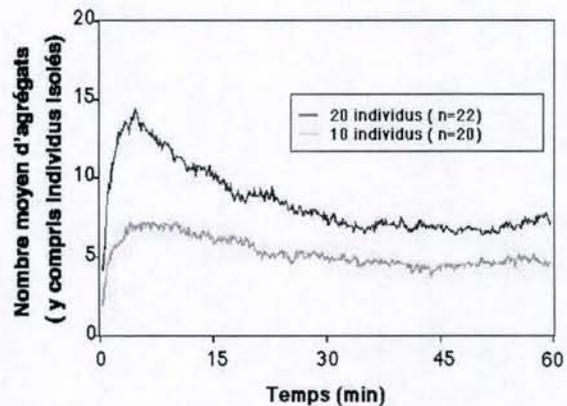


Figure 2. Évolution temporelle du nombre moyen d'agrégats.
Evolution of mean numbers of clusters.

Historique d'agrégation

Le secteur angulaire de 30° regroupant le maximum d'individus est repéré à 60 minutes en fin d'expérience. L'évolution temporelle du nombre d'individus localisés dans ce secteur "cible" au cours du temps suit une loi de type logistique : une phase de croissance impliquant un feed-back positif suivi d'une phase de saturation (Fig. 3). La phase de croissance est d'autant plus marquée que la densité est importante. Cette méthode nous renseigne également sur la stabilité spatiale de l'agrégat.

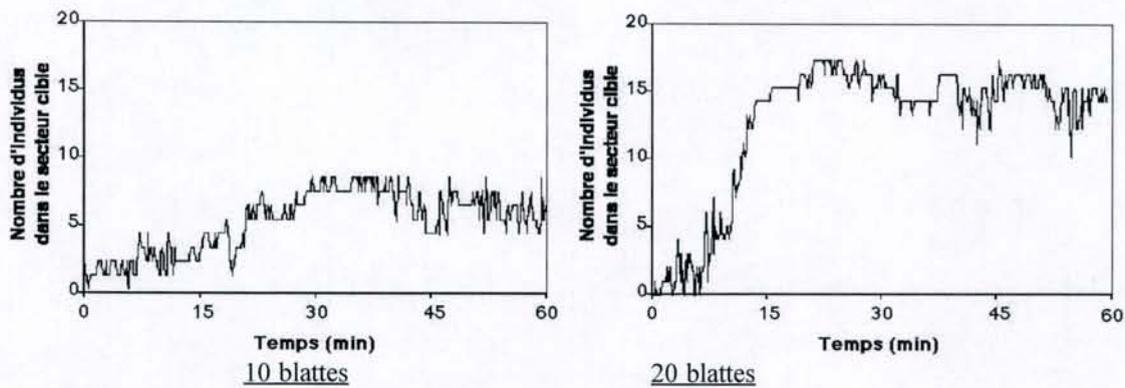


Figure 3. *Évolution temporelle du nombre d'individus dans le secteur de 30° regroupant le maximum de larves à 60 minutes.*
Evolution of the numbers of cockroaches in the sector (30°) gathering the maximum number of larvae at 60 minutes.

Dynamique spatio-temporelle

L'agrégation comprend 3 phases (Fig. 4) :

- Une phase initiale de dispersion radiale consécutive à l'introduction des larves au centre de l'arène, qui entraîne une répartition homogène des individus à la périphérie (thigmotactisme).
- Une phase de réorganisation angulaire des individus conduisant à la formation d'agrégats labiles de faible effectif.
- Une phase de compétition entre agrégats aboutissant à la formation d'un agrégat principal regroupant la majorité des individus.

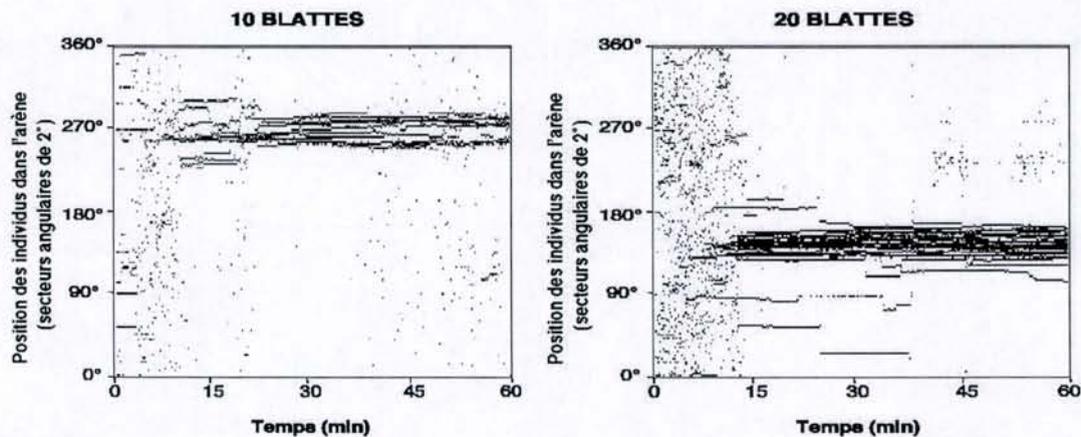


Figure 4. *Évolution de l'organisation spatiale des individus au cours du temps par secteur de 2°.*
Evolution of the spatial organization of individuals in 2° sectors.

Comportements individuels

Parallèlement à la description de la dynamique d'agrégation au niveau collectif, nous nous sommes intéressés aux comportements individuels qui contribuent à la formation des agrégats. Nous avons calculé pour cela, la probabilité pour un individu agrégé de

quitter un agrégat ainsi que la probabilité pour un individu isolé de s'arrêter dans un agrégat en fonction de la taille de l'agrégat considéré (Fig. 5).

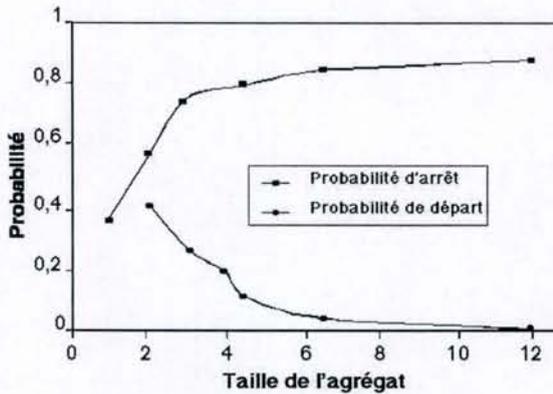


Figure 5. Probabilités de s'arrêter et de quitter un agrégat en fonction de sa taille.
Probability to stop or to leave a cluster as a function of its size.

Plus la taille d'un agrégat est importante plus la probabilité pour un individu de s'arrêter à proximité est élevée. Réciproquement, la probabilité de quitter un agrégat est d'autant plus faible que l'agrégat est de taille importante. Ces deux processus conduisent à l'amplification rapide et à la stabilisation des agrégats.

CONCLUSION

Dans le système étudié, le signal conduisant à l'agrégation est porté par les individus et n'est pas dû aux hétérogénéités présentes dans l'environnement. Les interactions entre individus aboutissent à une amplification sociale du signal par le jeu de feed-back positifs : plus l'agrégat est de taille importante plus la probabilité que des individus isolés s'y arrêtent est élevée. Dans de tels systèmes auto-organisés, la cinétique d'agrégation est sensible aux conditions initiales en l'occurrence à la densité d'individus.

Une classe de mécanismes généraux reposant sur des feed-back positifs semblent impliqués dans les phénomènes d'agrégation à toutes les échelles du vivant. Ils ont été décrits notamment chez les larves de *Dendroctonus micans* (Deneubourg et coll., 1990) et chez les fourmis *Lasius niger* (Ripart, comm. pers). Les mécanismes auto-organisés mis en œuvre conduisent également à la structuration spatiale des individus.

RÉFÉRENCES

- Allee, W.C., 1931. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. University of Chicago, Chicago.
- Bonabeau, E., G. Théraulaz, J.L. Deneubourg, S. Aron and S. Camazine, 1997. Self-organization in social insects. *TREE* 12: 188-193.
- Camazine, S., J.L. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz and E. Bonabeau, 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press.
- Deneubourg, J.L., J.C Grégoire, E. Le Fort, 1990. Kinetics of the larval gregarious behaviour in the bark beetle *Dendroctonus micans*. *J. Insect Behav.* 3: 169-182.
- Grassé, P.P., 1952. Le fait social : ses critères biologiques, ses limites. In: *Structure et Physiologie des Sociétés Animales* (P.P Grassé, Ed.), CNRS Editions, Paris. pp. 7-17.
- Okubo, A., 1980. Diffusion and ecological problem: mathematical models, lecture note in biomathematics, Springer Verlag, New York.

APPRENTISSAGE SPATIAL ET TEMPOREL CHEZ LA FOURMI *MYRMICA SABULETI* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Marie-Claire CAMMAERTS

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

Résumé: En 12 jours de renforcements, les ouvrières de *Myrmica sabuleti* apprirent à venir s'alimenter à un moment précis. Cet apprentissage disparut en 3 séances d'extinction. Il fut réacquis en 5 renforcements et ce second apprentissage supérieur au premier, disparut en 7 séances d'extinction. Les ouvrières de *M. sabuleti* apprirent aussi, en 12 renforcements, à venir s'alimenter soit vers la droite ou la gauche de leur nid, soit à l'étage inférieur ou supérieur d'une plate-forme à deux étages, soit devant ou derrière leur nid. Ces apprentissages s'éteignirent en 4 (droite, gauche), 1 et 4 (étages inférieur et supérieur) et 7 (devant, derrière) séances d'extinction. Des seconds apprentissages, effectués de 5 renforcements, donnèrent de meilleurs résultats et ne s'éteignirent qu'après 6, 2 et 7, et 10 séances d'extinction s'ils concernaient respectivement la droite et la gauche du nid, l'étage inférieur et supérieur de la plate-forme, l'avant et l'arrière du nid.

Mots-clés: *Apprentissage spatial, apprentissage temporel, Myrmica sabuleti.*

Abstract: **Spatial and temporal learning in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae).**

After 12 daily reinforcements, workers of *M. sabuleti* were able to come to food at a precise time. This learning extinguished in 3 days. A second learning needed only 5 reinforcements, was of better value than the first one, and extinguished in 7 experiments. Workers of *M. sabuleti* were also able, after 12 reinforcements, to come to a food source placed either to the right or to the left from the nest entrance, or on the lower or the upper stage of a platform with two stages, or in front of or behind the nest. These learnings extinguished in 4 (right, left), 1 and 4 (lower, upper stages), 7 (in front of, behind) experiments without reinforcement. Second learnings, obtained thanks to only 5 reinforcements, were of better quality and extinguished after 6, 2 and 7, 10 experiments when the learning concerned respectively the right and the left from the nest entrance, the lower and the upper stages of the platform, an area laying before and one behind the nest.

Key words: *Spatial learning, temporal learning, Myrmica sabuleti.*

INTRODUCTION

Un apprentissage temporel a pu être obtenu chez deux espèces de fourmis néotropicales (*Paraponera clavata*, *Ectatomma ruidum*), ainsi que chez une espèce méditerranéenne (*Cataglyphis cursor*), mais n'a pu être obtenu chez des espèces de milieux tempérés plus froids (telles diverses espèces de *Formica*, de *Lasius*, de *Leptothorax*, *Myrmica scabrinodis*, *Tetramorium caespitum*) (Schatz et coll., 1999a). Par ailleurs, des études concernant des apprentissages à base visuelle réalisées chez *Cataglyphis cursor* (Pastergue et coll., 1995 ; Chameron et coll., 1999), montrent que certaines fourmis peuvent effectuer un apprentissage spatial. Nous avons donc tenté d'effectuer un apprentissage temporel et un apprentissage spatial chez une fourmi de climat tempéré assez froid, *Myrmica sabuleti*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une société de *M. sabuleti*, provenant de Lorraine, fut divisée en fragments maintenus dans des tubes en verre posés dans des bacs servant d'aire de récolte. Chaque semaine, ces fragments de société recevaient une blatte morte coupée en deux. Lors des séances d'apprentissage, une goutte d'une solution nutritive sucrée était présentée comme renforcement sur une lame en verre, à l'heure ou à l'endroit faisant l'objet de l'apprentissage. Les divers endroits choisis, brièvement décrits au début du paragraphe « Apprentissage spatial » seront détaillés dans une prochaine et plus complète publication. Des méthodes de quantification sont expliquées plus loin dans le texte, dans les alinéas appropriés.

RÉSULTATS

Apprentissage temporel

Durant 12 jours, deux fragments (nommés simple et prime) d'une même société reçoivent, pendant 15 min, une solution sucrée, à un moment précis, toujours le même, de la journée (1 h du matin). Chaque fois, nous avons compté les fourmis venant sur la lame en 1 min, successivement, 3 fois avant la présentation de la solution nutritive (soit a1, a2, a3, a'1, a'2, a'3), 3 fois pendant sa présentation (soit n1, n2, n3, n'1, n'2, n'3) et 3 fois après sa présentation (soit b1, b2, b3, b'1, b'2, b'3). Pour chaque présentation, nous avons calculé l'indice d'apprentissage I tel que :

$$I = \frac{2 \times (n1 + n2 + n3 + n'1 + n'2 + n'3)}{a1 + a2 + a3 + a'1 + a'2 + a'3 + b1 + b2 + b3 + b'1 + b'2 + b'3}$$

Ces indices furent respectivement de 0,46 ; 0,97 ; 1,48 ; 1,77 ; 2,35 ; 3,33 ; 3,45 ; 3,83 ; 4,00 ; 4,00 ; 3,82 ; 4,00 pour les 12 jours d'observation. Juste avant de réaliser la douzième et dernière présentation, l'indice calculé (sans donner de solution sucrée) fut de 3,45. Il est donc probable que les fourmis aient appris à venir s'alimenter à un moment précis. Cette hypothèse fut testée en comptant au cours du temps (toutes les heures, pendant une minute) les fourmis de chaque fragment de société venant en 1 min sur les lames en verre exemptes de solution sucrée. Ces nombres varièrent de 0 à 5, mais furent de 14 à l'heure choisie pour l'apprentissage, de 9 à cette heure plus une, et de 6 à cette heure plus deux. Ces résultats sont statistiquement significatifs. Les fourmis ont donc bien appris.

La première journée passée sans donner de solution sucrée fut la première expérience d'extinction. Le jour suivant, 12 fourmis vinrent à l'heure adéquate ; le surlendemain, 6 ; et le quatrième jour, 3. Nous avons alors effectué un second apprentissage fait de 6 renforcements. L'indice fut au départ plus grand (1,40 au lieu de 0,46), puis augmenta plus vite (il valut successivement 2,43 ; 3,09 ; 3,75 ; 4,25 ; 4,00). Les différences entre les indices obtenus lors du premier et du second apprentissage sont statistiquement significatives. Le nombre de fourmis venant ensuite, en 1 min, sur les lames dépourvues de nourriture, à l'heure adéquate, furent au cours de 8 jours consécutifs, de 28, 18, 11, 8, 6, 4, 4, 2. Le second apprentissage fut donc meilleur que le premier, et son extinction plus longue ; ces deux observations étant statistiquement significatives.

Apprentissage spatial

En travaillant sur 3 groupes de 2 fragments d'une même société, nous avons présenté, 12 fois de suite, à raison de 2 fois en 24 heures, une solution nutritive, la lame en verre étant placée soit à droite ou à gauche à 10 cm de l'entrée du nid, soit à l'étage inférieur ou supérieur d'une plate-forme à deux étages, soit 10 cm devant ou derrière le nid. En général, les nombres moyens d'ouvrières s'alimentant à un moment donné des 15 min de présentation augmentèrent au cours des 12 présentations successives (résultats non illustrés). Nous avons ensuite compté, lors de 3 min, les fourmis venant en 1 min sur deux lames placées soit à droite et à gauche à 10 cm de l'entrée du nid, soit à l'étage inférieur et supérieur de la plate-forme, soit devant et derrière le nid. Les pourcentages d'ouvrières venant sur la lame ayant fait l'objet de l'apprentissage s'échelonnèrent de

75% à 92% (Tableau 1), ce qui diffère statistiquement de 50% : les fourmis ont donc appris à venir s'alimenter en un lieu précis.

I	À gauche ou à droite du nid		À l'étage inférieur ou supérieur		Devant ou derrière le nid	
	1	88.9	85.7	75.0	87.5	78.1
2	75.0	85.7	50.0	77.8	65.9	81.0
3	50.0	77.8		71.4	65.3	76.7
4		57.1		66.7	63.2	67.5
5				50.0	54.0	58.3
6					52.6	58.3
7					52.0	52.2
II						
1	88.9	87.0	75.0	90.9	81.8	90.9
2	72.2	76.2	60.0	87.5	75.0	89.7
3	68.0	69.2	50.0	83.3	72.0	77.8
4	66.7	61.5		80.0	65.6	72.0
5	64.3	57.1		71.4	59.7	64.5
6	50.0	57.1		60.0	53.5	55.1
7				58.3	54.1	54.8
8				50.0	50.8	55.8
9					50.0	55.3
10						53.4
11						51.9

Tableau 1. Pourcentages d'ouvrières venant en 1 min aux lieux ayant fait l'objet d'un premier (I) puis d'un second (II) apprentissage, au cours d'expériences successives d'extinction (1 à 7, 1 à 11).

Table 1. Percentages of ants coming, in 1 min, onto places for which a first (I) then a second (II) learning have been pursued, during successive sessions of extinction (1 to 7, 1 to 11).

Cette expérience fut répétée jusqu'à l'extinction des apprentissages, puis de seconds apprentissages furent effectués en 5 renforcements. Les nombres moyens d'ouvrières s'alimentant augmentèrent plus vite que la première fois (résultats non illustrés mais statistiquement significatifs). Les seconds apprentissages (quantifiés comme les premiers) furent en général quelque peu supérieurs aux premiers et s'éteignirent plus lentement (Tableau 1 ; résultats statistiquement significatifs).

CONCLUSION - DISCUSSION

Nos expériences montrent que la fourmi *Myrmica sabuleti* sait apprendre à venir s'alimenter à un moment précis, ainsi qu'en un lieu précis de son aire de récolte. Des apprentissages successifs donnent de meilleurs résultats et s'éteignent plus lentement, deux caractéristiques usuelles de tout apprentissage.

Il serait intéressant de voir si l'espèce étudiée pourrait effectuer un apprentissage spatio-temporel (cela fut tenté avec succès chez *Ectatomma ruidum* (Schatz et coll., 1999b), mais en vain chez *Cataglyphis cursor* (Schatz et coll., 2000)) ce qui permettrait, par le biais de marquages d'ouvrières, de préciser si l'apprentissage est individuel ou social.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier sincèrement Roger Cammaerts pour son aide au comptage des fourmis et Bertrand Schatz pour sa correction du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Chameron, S., B. Schatz, I. Pastergue-Ruiz, G. Beugnon and T. Collet, 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 2309-2313.
- 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.
- Schatz, B., G. Beugnon and J.-P. Lachaud, 1999a. Apprentissage temporel chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux* 12: 101-104.
- Schatz B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1999b. Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum*. *J. Exp. Biol.* 202: 1897-1907.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 2000. Tentative d'apprentissage spatio-temporel chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux* 13: 157-161.

LE CONDITIONNEMENT CLASSIQUE CHEZ LA FOURMI *MYRMICA SABULETI* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Marie-Claire CAMMAERTS

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

Résumé: Le conditionnement classique a été observé chez *Myrmica sabuleti* en présentant un stimulus conditionnel (visuel : triangle vert ; olfactif : oignon) et un stimulus inconditionnel (solution nutritive sucrée) simultanément, ou successivement, ou de manière différée, 5 min séparant les deux présentations. Cependant, le conditionnement fut impossible à mettre en place quand les stimuli conditionnels et inconditionnels furent présentés de manière différée, 15 min s'écoulant entre les deux présentations, et quand ils furent présentés en ordre inverse. Les ouvrières de *M. sabuleti* ont discriminé le jaune et le bleu du vert, mais ont généralisé leur réponse au triangle à un carré et à un rectangle; elles ont généralisé leur réponse à l'oignon à du poireau et à de l'ail, mais ont discriminé le chou et l'endive de l'oignon. Dans les trois cas où il y eut conditionnement, ceux-ci furent éteints, puis les fourmis conditionnées à nouveau, et leur second conditionnement éteint. Les seconds conditionnements furent meilleurs que les premiers et leur extinction plus longues. Des différences d'efficacité existent entre le stimulus conditionnel visuel et l'olfactif.

Mots clés: Conditionnement classique, *Myrmica sabuleti*

Abstract: **Classical conditioning in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae).**

Classical conditioning could be obtained in *Myrmica sabuleti* by presenting a conditioned stimulus (visual : green triangle ; olfactive : onion) and an unconditioned stimulus (liquid sugared food) either simultaneously, or successively, or with a delay of 5 min between the two presentations. Conditioning failed when the unconditioned stimulus was presented 15 min after the conditioned one, and when the unconditioned stimulus was presented before the conditioned one. The ants discriminated yellow and blue from green, but generalized their response to the triangle to a square and a rectangle ; they generalized their response to onion to leek and garlic but discriminated cabbage and witloof from onion. In the three cases where conditioning occurred, the ants' responses were extinguished, then second conditionings performed, and the ants' responses extinguished a second time. The second conditionings were of better quality than the first ones and their extinction took longer. Differences exist between the efficacy of the visual and the olfactive conditioned stimulus.

Key-words: Classical conditioning, *Myrmica sabuleti*

INTRODUCTION

L'apprentissage le plus élémentaire est celui par association, et sa forme la plus simple est le conditionnement classique aussi appelé de type Pavlovien. Le but de ce travail est de tenter un tel conditionnement classique chez une fourmi, et, le cas échéant, d'en préciser les caractéristiques.

MATÉRIEL ET METHODES

L'étude fut réalisée sur 5 groupes de 2 fragments de société de *Myrmica sabuleti* comprenant une reine, 250 ouvrières et du couvain, et maintenus dans des tubes en verre posés dans des bacs servant d'aires de récolte. Chaque semaine, ces fragments de société recevaient une blatte morte coupée en deux.

Le stimulus inconditionnel (SIC) fut une goutte d'une solution nutritive sucrée posée sur une lame en verre placée à 15 cm devant l'entrée du nid. Les stimuli conditionnels (SC) furent d'une part un triangle vert posé verticalement (en fait, un tétraèdre dont deux faces étaient à angle droit l'une de l'autre) 3 cm après la lame en verre, et d'autre part deux morceaux d'oignon posés 3 cm avant la lame en verre, l'un à droite, l'autre à gauche.

Pendant les expériences de renforcements (au nombre de 12 pour les premiers conditionnements et de 5 pour les seconds), les ouvrières s'alimentant furent dénombrées à la fin de chaque minute, puis les moyennes des nombres obtenus établies. Lors des expériences d'extinction (présentation du SC seul), les ouvrières venant en 10 min sur la lame en verre exempte de solution sucrée furent comptées, les SC étant posés sur les aires de récolte. Les comptages contrôles furent ceux des ouvrières venant sur la lame sans que les SC ne soient présentés.

RÉSULTATS

Présentation simultanée des stimuli conditionnels et inconditionnels

Les nombres moyens d'ouvrières s'alimentant augmentèrent quelque peu au cours des 12 présentations successives. Quatre comptages contrôles furent ensuite effectués : 0, 1, 0, 1 fourmis furent dénombrées. Puis, 25 (triangle vert) et 10 (oignon) fourmis furent comptées en présence des SC (Tableau 1) : il y a donc eu conditionnement. Cinq et 2 expériences d'extinction furent nécessaires pour éteindre les réponses des fourmis (Tableau 1). Des seconds conditionnements, bien qu'établis avec 5 renforcements seulement, donnèrent des scores quelque peu supérieurs aux premiers, et leur extinction fut un peu plus longue (Tableau 1). Des troisièmes conditionnements, faits de 5 renforcements, furent ensuite réalisés afin d'évaluer la discrimination et la généralisation effectuées par les fourmis (voir le paragraphe suivant).

Discrimination - Généralisation

Aucune fourmi conditionnée au triangle vert ne répondit à un triangle jaune et à un triangle bleu : les ouvrières de *M. sabuleti* discriminent donc le jaune et le bleu du vert. Par contre, 22 et 23 fourmis conditionnées au triangle vert répondirent respectivement à un carré vert et à un rectangle vert : les ouvrières de *M. sabuleti* généralisent donc leur réponse au triangle à un carré et à un rectangle. Quatre fourmis conditionnées à l'oignon répondirent au poireau, et 4 répondirent à l'ail : elles ont donc généralisé leur réponse à l'oignon à du poireau et à de l'ail. Mais aucune ne répondit à du chou ni à de l'endive : elles ont donc discriminé ces deux derniers éléments de l'oignon.

Types de présentation des stimuli conditionnels (SC) et inconditionnels (SIC)		SC = triangle vert		SC = oignon	
		Ouvrières répondant (1)	Extinctions (2)	Ouvrières répondant (1)	Extinctions (2)
Simultanée	1 ^{ère} fois	25	5	10	2
	2 ^{nde} fois	27	8	10	3
Successive	1 ^{ère} fois	34	7	9	5
	2 ^{nde} fois	41	8	11	6
Différée de 5 min	1 ^{ère} fois	22	7	22	7
	2 ^{nde} fois	24	8	20	9
Différée de 15 min		4		2	
En ordre inverse		1		3	

Tableau 1. Estimation des conditionnements. (1) = nombre d'ouvrières venant en 10 min au lieu de présentation du SIC, en l'absence de ce SIC et en présence de SC. (2) = nombre d'expériences nécessaires pour éteindre le conditionnement des fourmis.

Table 1. Evaluation of the conditionings. (1) = numbers of ants coming in 10 min onto the place where the ICS had been presented, in the absence of the ICS, and in the presence of the CS. (2) = numbers of experiments necessary for extinguishing the ants' conditioning.

Présentation successive des stimuli conditionnels et inconditionnels

Les nombres moyens d'ouvrières s'alimentant augmentèrent au cours des 12 présentations successives. Les comptages contrôles furent par la suite de 4 et 0 ouvrières. Comme 34 et 9 fourmis (Tableau 1) vinrent ensuite en présence des stimuli conditionnels, on peut affirmer qu'il y a eu conditionnement. Sept et 5 expériences d'extinction (Tableau 1) durent être faites pour éteindre ces conditionnements. Des seconds conditionnements, bien que basés sur moins de renforcements que les premiers, donnèrent de meilleurs résultats, et leur extinction furent un peu plus longues (Tableau 1). Dans ce cas-ci, comme lors de la présentation simultanée des stimuli conditionnels et inconditionnels, le stimulus visuel fut plus efficace que le stimulus olfactif.

Présentation du stimulus inconditionnel 5 min après la fin de la présentation du stimulus conditionnel

Les nombres moyens d'ouvrières s'alimentant augmentèrent au cours des 12 présentations successives. Les comptages contrôles qui suivirent furent de 0, 5, 1 et 3 fourmis, et ceux en présence des stimuli conditionnels de 22 et 22 fourmis (Tableau 1). Il y a donc eu conditionnement, et 7 expériences furent nécessaires pour les éteindre (Tableau 1). Les seconds conditionnements, bien que faits de 5 renforcements seulement, eurent une extinction un peu plus longue (Tableau 1). Dans ce cas-ci, les stimuli visuel et olfactif se sont avérés être de même efficacité.

Présentation du stimulus inconditionnel 15 min après la fin de la présentation du stimulus conditionnel

Les nombres moyens d'ouvrières s'alimentant varièrent sans vraiment augmenter lors des 12 présentations successives. Les comptages contrôles furent ensuite de 4 et 3 fourmis. Quatre et 2 fourmis seulement répondirent ensuite aux stimuli conditionnels (Tableau 1) : il n'y a donc eu aucun conditionnement.

Présentation du stimulus conditionnel après la fin de la présentation du stimulus inconditionnel

Au cours des 12 présentations « inverses » successives, les nombres moyens d'ouvrières s'alimentant n'augmentèrent pas de façon évidente. Les comptages contrôles ayant ensuite été de 1 et 3 fourmis, et ceux en présence des stimuli conditionnés aussi de 1 et 3 fourmis (Tableau 1), on peut affirmer que la présentation inverse des stimuli conditionnels et inconditionnels n'a permis aucun conditionnement.

CONCLUSION - DISCUSSION

Chez *M. sabuleti*, le conditionnement classique est possible à condition que le stimulus conditionnel soit présenté peu de temps avant (5 min), juste avant, ou en même temps que le stimulus inconditionnel. Un stimulus visuel est plus efficace s'il est présenté juste avant ou en même temps que la récompense ; un stimulus olfactif est plus efficace s'il est présenté un peu avant cette récompense.

Ces résultats permettent de penser que les ouvrières de *M. sabuleti* mémorisent un lieu précis (pourvu de nourriture, par exemple) en l'associant à des éléments (devenant des repères) optiques et/ou chimiques perçus un peu avant ou juste avant ou en même temps que ce lieu.

Des expériences précises de conditionnement classique permettraient de préciser les perceptions visuelles et olfactives des fourmis testées, c'est-à-dire de préciser les couleurs, formes, dimensions d'objets, odeurs etc... qu'elles distinguent (de tels travaux ont été réalisés (voir Wiggelsworth, 1967) et le sont encore, chez l'abeille).

Enfin, l'apprentissage spatial étant possible chez *M. sabuleti* (Cammaerts, ce volume), on pourrait tenter chez cette espèce, un conditionnement classique spatial, c'est-à-dire leur apprendre à associer un stimulus conditionnel à un lieu précis, et un autre sti-

mulus conditionnel à un autre lieu de l'aire de récolte. Ce conditionnement classique complexe permettrait, par le biais de marquages d'ouvrières, de savoir si le conditionnement est individuel ou individuel et social.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier sincèrement David Cammaerts et Blanca Hervier-Martinez pour leurs encouragements et leurs idées constructives.

RÉFÉRENCES

- Cammaerts, M.-C., 2001. L'apprentissage spatial et temporel chez la fourmi *Myrmica sabuleti*. *Actes Coll. Insectes Sociaux 14*: sous presse.
- Wigglesworth, U. B., 1967. *The Principles of Insect Physiology*. Methuen and Co., Ltd., London, 741 pp.

COMPORTEMENT DE RECHERCHE DE NOURRITURE APRÈS RECRUTEMENT CHEZ LA FOURMI *LASIUS NIGER*

Julien LE BRETON & Vincent FOURCASSIÉ

LECA, CNRS-FRE 2382, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4 (France)

Résumé: Chez *Lasius niger*, le recrutement alimentaire se fait par l'intermédiaire d'une piste chimique tracée vers le nid par l'ouvrière qui a découvert une source de nourriture. L'objectif de notre travail était double : 1) vérifier si, comme chez l'espèce *Formica schaufussi*, les trajectoires de recherche des ouvrières recruteuses retournant sur un site alimentaire après retrait de la nourriture sont corrélées aux types et à la qualité de la source de nourriture qu'elles ont découvertes ; 2) mettre en évidence si une telle relation existe aussi chez les ouvrières recrutées, ce qui signifierait qu'un transfert d'information relative aux caractéristiques de la nourriture a lieu au moment du recrutement. Les résultats montrent que les trajets de recherche des ouvrières recruteuses dépendent plus du type que de la qualité de la source de nourriture découverte. Les ouvrières recrutées vers une source de sucre ont quant à elles un trajet plus sinueux que celles recrutées vers une source de protéine.

Mots-clés: *Lasius niger*, recrutement de masse, communication, comportements de recherche.

Abstract: Food searching behavior after recruitment in the ant *Lasius niger*.

When a *Lasius niger* worker discovers a new food source, it lays down a chemical trail on its way back to its nest. The aim of our work was twofold. First, we wanted to investigate whether, as in the species *Formica schaufussi*, the search trajectory of a recruiting worker returning to a prior food location after the withdrawal of the food depends on the type and quality of the source it has discovered. Second, we wanted to examine whether such a correlation also exists in recruited workers. This would indicate that some kind of information relating the characteristics of the food is conveyed during recruitment. Our results show that the search trajectories of recruiting workers depend more on the type than on the quality of the food they have discovered: the search is more concentrated around the prior food location when the food is a solution of sugar than when it is a prey. As for the recruited workers, their trajectories were more sinuous when the food they were recruited to was a source of sugar than when it was a source of protein. In this latter case they behaved in the same way as control workers spontaneously exploring the foraging area.

Key words: *Lasius niger*, mass recruitment, communication, searching behavior.

INTRODUCTION

Le recrutement alimentaire est une activité de groupe très importante chez les insectes sociaux. La fourmi *Lasius niger* effectue un type de recrutement alimentaire considéré comme un des plus évolués : le recrutement de masse (Lenoir, 1979 ; Beckers et coll., 1987, 1992, 1993 ; Aron et coll., 1993). Dans

cette technique, l'acte principal est le dépôt d'une piste chimique par la pourvoyeuse (Lenoir et Jaisson, 1982 ; Passera, 1984). La question que nous posons dans ce travail est de savoir si la piste chimique et les contacts qui ont lieu entre les recruteuses et les recrutées, codent pour des caractéristiques particulières de la source de nourriture qui vient d'être découverte. Nous avons choisi de montrer chez les ouvrières recrutées une éventuelle prise en compte des caractéristiques de la nourriture ramenée par la recruteuse, à travers l'étude de son **comportement de recherche** après que cette nourriture ait été retirée.

La première étape de ce travail consistera, par une analyse fine des déplacements, à mettre en évidence chez les recruteuses de *L. niger* des stratégies de recherche différentes en fonction des caractéristiques de la nourriture découverte, comme cela a été montré pour des ouvrières de *Formica schaufussi* (Traniello, 1989 ; Fourcassié et Traniello, 1993, 1994). Pour cela, nous ferons varier le type et la qualité des sources de nourriture. Dans une deuxième étape, nous examinerons si les fourmis recrutées se comportent de la même façon que les recruteuses.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A partir de deux colonies souches (orphelines) de *L. niger*, composées de 2000 à 3000 ouvrières, nous avons formé cinq petites colonies de travail. Chacune contient une centaine de fourrageuses, ainsi que du couvain en même quantité. Les expériences ont été réalisées entre novembre 1999 et juin 2000.

Chaque colonie est installée dans un dispositif représenté sur la figure 1. Les cinq dispositifs sont disposés en parallèle sur une plaque et chacun est amené sous la caméra au moment des expériences. Tous les trajets sont enregistrés sur une bande vidéo. Pour extraire des données quantitatives des trajets filmés, nous avons utilisé le logiciel de trajectométrie ETHOVISION® (Noldus Information Technology b.v., Casterweg 5, P.O Box 268 6700 AG Wageningen, Pays Bas)

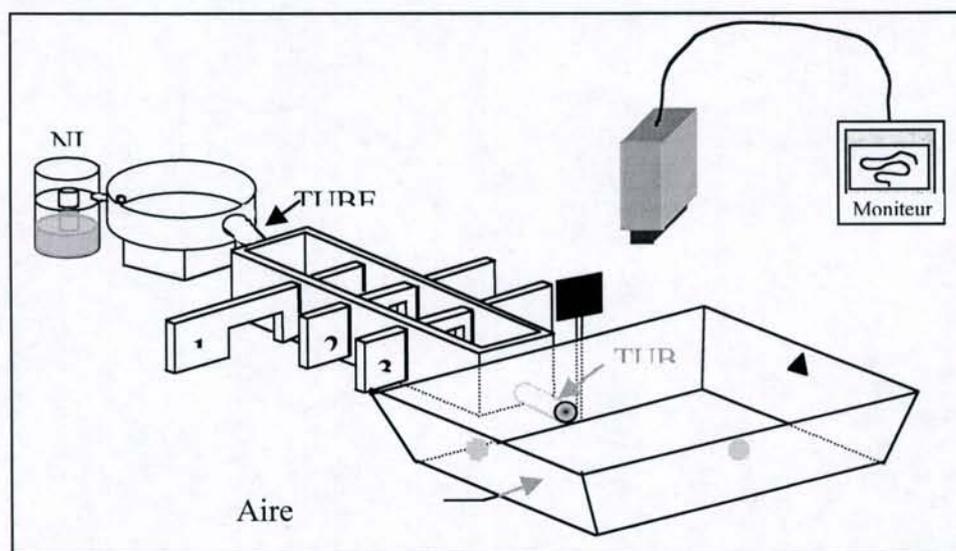


Figure 1. Dispositif expérimental.
Experimental set-up.

Pour chaque colonie, une expérience consiste à filmer les trajets d'un couple de fourrageuses dans l'aire expérimentale. Ce couple est constitué d'une ouvrière 1 et d'une ouvrière 2. Le protocole est expliqué sur la figure 2. Il y a deux types de groupes : le groupe témoin et les groupes expérimentaux et deux catégories d'ouvrières pour chacun d'eux.

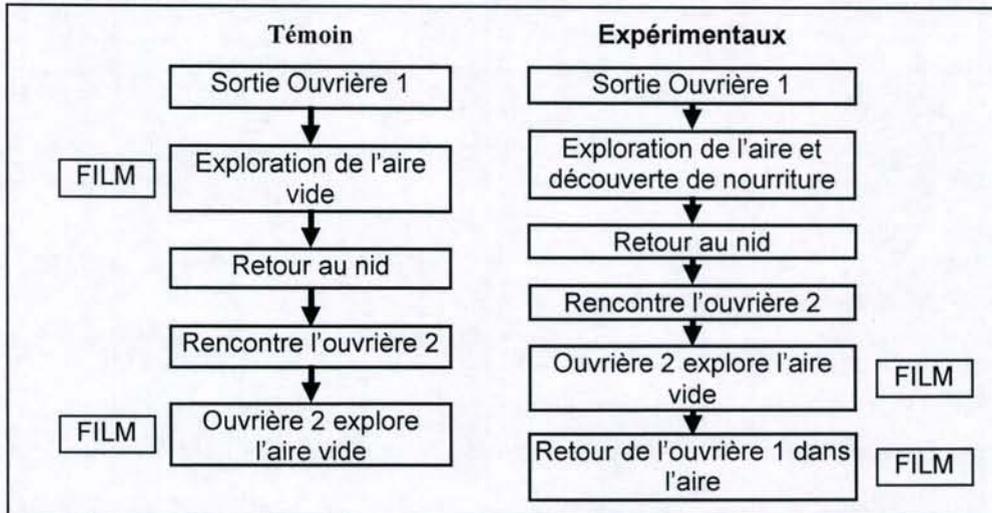


Figure 2. Protocole expérimental pour le groupe Témoin et pour les groupes expérimentaux.
Experimental protocol for the control group and the experimental groups.

Les caractéristiques des différents groupes testés sont présentées sur le tableau 1.

Groupes	Nourriture	Qualité	Quantité	Aire expérimentale	Code
Témoin	Sans	-	-	Nettoyée	Témoin
Expérimentaux	Eau sucrée	20 g/l	3 ml	Nettoyée	20 g
		100 g/l	3 ml	Nettoyée	100 g
		200 g/l	3 ml	Nettoyée	200 g
			3 ml	Non-Nettoyée	200 gP
	Grillons	Stade 1	4	Nettoyée	Grillon

Tableau 1. Conditions expérimentales (nourriture, état de l'aire expérimentale après le passage de l'ouvrière 1) pour les différents groupes.

Table 1. Experimental conditions (food, state of experimental area after the passage of worker 1) for the different groups.

L'analyse d'un trajet est relativement complexe dans le sens où plusieurs types de paramètres (spatiaux, cinétiques) sont à prendre en compte. Nous avons donc choisi d'utiliser une Analyse en Composantes Principales (ACP) qui permet de prendre en compte l'ensemble des paramètres et de mieux comparer les performances des fourmis dans les différents groupes.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Notre analyse (Fig. 3) s'est limitée aux deux premières composantes de l'ACP qui résument 65 % de la variabilité totale observée entre les trajets. La composante 1 traduit la cinétique des trajets, alors que la composante 2 prend en compte l'occupation de l'espace au cours de ces trajets.

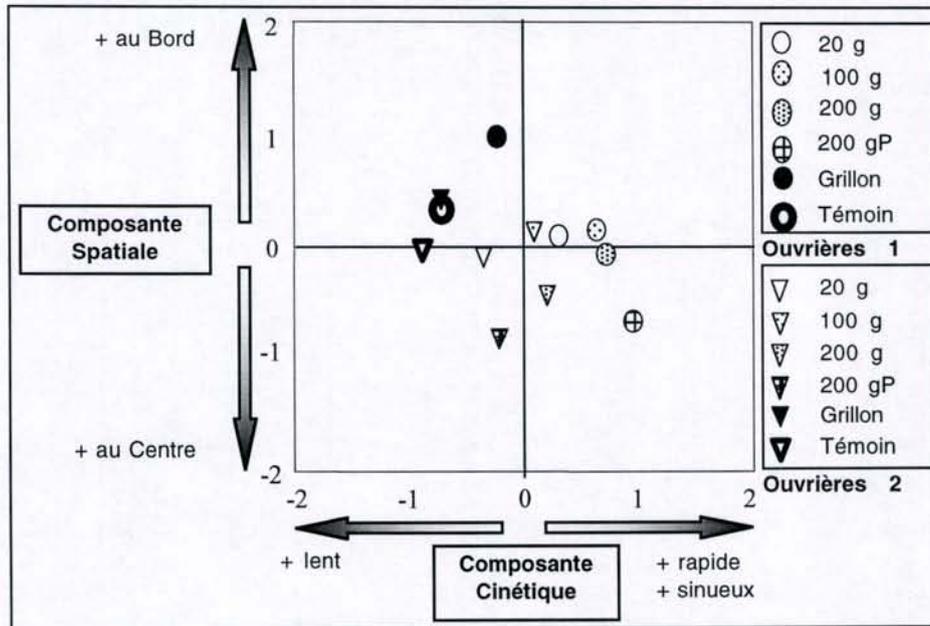


Figure 3. Représentation des ouvrières 1 et 2 des six groupes sur l'axe principal de l'ACP, chaque symbole est placé au centre de gravité des différents points d'un même groupe expérimental (N = 20 pour chaque groupe).
Representation of workers 1 and 2 of the six groups on the principal axis of the PCA, Each symbol is placed in the center of gravity of the various points of the same experimental group (N = 20 for each group).

Trajets des Ouvrières 1

Les individus ayant trouvé une source nourriture dans l'aire expérimentale reviennent au nid afin de recruter des congénères puis retournent vers l'aire au bout de quelques minutes pour exploiter à nouveau la source. Les trajets de ces fourmis sont différents de trajets d'individus explorant l'aire expérimentale de façon spontanée. Ces différences se manifestent aussi bien au niveau cinétique (les ouvrières qui ont découvert une source de nourriture se déplacent plus rapidement et de façon plus sinueuse) qu'au niveau spatial (répartition spatiale différente de l'effort de recherche) et mettent en évidence un comportement de recherche de nourriture. Le type de nourriture découverte va entraîner des trajets de recherche différents. Les fourmis qui ont trouvé une source d'eau sucrée vont chercher de manière plus centrée alors que celles qui ont trouvé des petits grillons sont plus présentes dans la zone de bord. Elles vont également se déplacer plus rapidement. Dans tous les cas les ouvrières du groupe sucre ont des trajets plus sinueux que celles du groupe grillon.

Trajets de recherche des Ouvrières 2

Mis à part le groupe avec piste chimique, aucune différence n'a été observée entre les ouvrières des groupes expérimentaux et celles du groupe témoin au niveau de l'occupation de l'espace. Sur le plan cinétique, seules les ouvrières des groupes qui ont trouvé du sucre se démarquent du groupe témoin par des trajets plus sinueux.

Dans une prochaine étape nous nous proposons d'étudier l'importance relative de la piste chimique et des contacts entre les ouvrières dans l'origine des différences obtenues.

RÉFÉRENCES

- Aron, S., R. Beckers, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, 1993. Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes soc.* 40: 369-380.
- Beckers, R., J.L. Deneubourg & S. Goss, 1992. Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Insectes soc.* 39: 59-72.
- Beckers, R., J.L. Deneubourg & S. Goss, 1993. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *J. Insect Behav.* 6: 751-759.
- Beckers, R., J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, 1987. Le recrutement de masse : un exemple de communication trop efficace ? *Actes Coll. Ins. Soc.* 4: 219-226.
- Fourcassié, V.J.L. & J.F.A. Traniello, 1993. Effects of experience on food-searching behavior in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* 6: 287-299.
- Fourcassié, V.J.L. & J.F.A. Traniello, 1994. Food searching behavior in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae): response of naïve foragers to protein and carbohydrate food. *Anim. Behav.* 47: 69-79.
- Lenoir, A., 1979. Le comportement alimentaire et la division du travail chez la Fourmi *Lasius niger* (L.). *Bull. Biol. Fr. Belg.* 103: 78-314.
- Lenoir, A. & P. Jaisson, 1982. Évolution et rôle des communications antennaires chez les insectes sociaux. In: *Social Insects in the Tropics* (P. Jaisson, Ed.), Université Paris Nord, Paris. Vol. 1, pp. 157-180.
- Passera, L., 1984. *L'Organisation Sociale des Fourmis*. Privat, Toulouse. 360 pp.
- Traniello, J.F.A., 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 191-210.

FLEXIBILITÉ RÉDUITE DANS LE COMPORTEMENT PRÉDATEUR D'UNE ESPÈCE DE FOURMI ARBORICOLE DOMINANTE AU CAMEROUN

Freddie-Jeanne RICHARD^{1,2}, André FABRE¹, and Alain DEJEAN¹

¹LET (UMR-CNRS 5552), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne,
31062 Toulouse cedex, France. E-mail : richfr22@etu.univ-tours.fr

²LECA (FRE 2382), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne,
31062 Toulouse cedex, France.

Résumé: La fourmi arboricole *Crematogaster* sp. est une Myrmicinae dominante dans les forêts camerounaises. La technique de fourragement collectif utilisée par les ouvrières leur permet de capturer et de ramener au nid des proies jusqu'à cinq fois plus grosses qu'elles (maximum testé ici). Les fourmis ont été confrontées soit à des termites soit à des sauterelles appartenant à 5 ou 3 classes de taille, respectivement. La séquence comportementale, établie à partir d'observations directes, varie peu quelle que soit la proie ou la taille de celle-ci. L'extrémité des pattes des ouvrières présente un arolium développé. Cette caractéristique leur assure une bonne adhésion au substrat et est utile pour la capture et le transport des proies en milieu arboricole. Ces résultats sont comparés avec ceux connus chez une autre fourmi arboricole dominante : *Oecophylla longinoda*.

Mots clés: *Crematogaster* sp., comportement prédateur, flexibilité comportementale.

Abstract: **Low flexibility in predatory behavior in a dominant arboreal ant species from Cameroon.**

The arboreal ant *Crematogaster* sp. is a dominant Myrmicinae found in Cameroonian rain forests. The collective foraging behavior allows the capture and retrieval of prey up to five times larger than the workers (maximum tested here). We compared the behavior of the workers when confronted with termites and grasshoppers of five and three ranges of sizes, respectively. The behavioral sequence observed showed a limited behavioral flexibility whatever the kind of prey or its size. The extremities of the worker legs show well developed arolia. This characteristic permits the workers to adhere well to the substrate and has crucial importance for the success in prey capture and retrieval in an arboreal habitat. These results are compared with those known for another arboreal-dwelling dominant predatory ant species: *Oecophylla longinoda*.

Key words: *Crematogaster* sp., predatory behavior, behavioral flexibility

INTRODUCTION

Les fourmis ont développé une grande variété de stratégies de fourragement en fonction de leur répertoire comportemental et de paramètres relatif à leur source de nourriture (Traniello, 1989 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Schmid-Hempel, 1991 ; Lachaud et Dejean, 1994). La flexibilité comportementale des ouvrières leur permet d'ajuster l'approvisionnement des colonies en fonction des changements environnementaux. Par exemple, les ouvrières fourrageuses adaptent leur comportement selon les caractéristiques des proies (Dejean, 1987a, b ; Dejean et coll., 1993 ; Schatz et coll., 1997 ; Daly-Schweitzer et coll., 2001).

Dans cette étude nous nous intéressons au comportement prédateur de *Crematogaster* sp., fourmi arboricole dominante. Jusqu'à présent, le comportement prédateur d'une

fourmi arboricole dominante n'avait été étudié que dans le cas de *Oecophylla longinoda* (Dejean, 1990 ; Wojtusiak et coll., 1995). Lorsqu'une ouvrière de *O. longinoda* saisit une proie, elle émet une phéromone d'alarme qui attire les congénères proches. Les ouvrières recrutées vont saisir un appendice de la proie et tirer chacune dans leur direction. La proie est ainsi écartelée, puis tuée sans l'utilisation de venin.

Nous avons cherché à savoir si les caractéristiques du comportement prédateur de *O. longinoda* pouvaient être extrapolées à une autre espèce de fourmi arboricole dominante *Crematogaster* sp.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude du comportement prédateur de *Crematogaster* sp. a été réalisée à Yaoundé au Cameroun. Le dispositif consistait en une planche (80 x 40 cm) fixée à 80 cm de hauteur sur le tronc d'un arbre occupé par une colonie. Ce dispositif a été mis en place une semaine avant les premières expériences afin de permettre aux fourrageuses de marquer ce nouveau territoire.

Nous avons comparé le comportement des fourrageuses vis-à-vis de deux types de proies : des termites et des sauterelles de tailles variables (Tableau 1), les pattes postérieures sauterelles ayant été amputées de leur tibia.

	Espèces	Castes	Tailles (longueur en mm)
Termites	<i>Microcerotermes fuscotibialis</i>	Ouvriers	4 - 4,7
		Soldats	4,7 - 5
	<i>Macrotermes bellicosus</i>	Ouvriers	5 - 7,2
		Petits soldats	7,5
		Grands Soldats	13
Sauterelles	Tettigonides (<i>Homorocoryphus</i> sp.)	Petites	3 - 5
		Moyennes	6 - 11
		Grandes	12 - 19

Tableau 1. Nature et taille des proies utilisées

Table 1. Nature and size of the prey

La séquence comportementale des ouvrières prédatrices a été relevée par observation directe, depuis l'introduction de la proie au centre de l'arène jusqu'à son transport au nid. La représentation des résultats sous forme de diagrammes de flux a permis de mettre en évidence les fréquences de transition des différents actes comportementaux et de suivre les modifications éventuelles de la séquence comportementale en fonction du type de proie et de sa taille.

RÉSULTATS

Les proies sont toujours détectées par contact, puis elles sont attaquées et saisies (Figs 1 et 2). Si la proie est de petite taille (cas des sauterelles d'environ 3 mm, Fig. 2), elle est directement transportée par une seule ouvrière. Pour des proies de taille supérieure, un recrutement intervient, l'ouvrière immobilisant la proie jusqu'à l'arrivée des congénères grâce à des griffes et des pelotes adhésives développées (Fig. 3).

L'ouvrière qui a découvert la proie agite son gastre en le fléchissant dorsalement vers son thorax, probablement pour libérer une phéromone d'alarme. Les ouvrières des environs arrivent alors immédiatement.

La proportion de proie arrivant à s'échapper diminue lorsque le recrutement se met en place. Chaque ouvrière recrutée saisit la proie par un appendice et tire en arrière pour écarteler la proie.

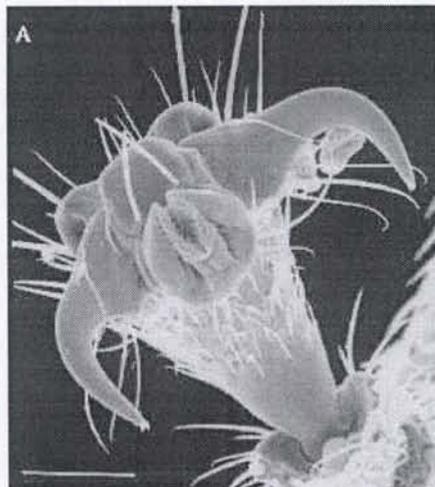
Catégories de proies Actes comportementaux	<i>Microcerotermes fuscotibialis</i>		<i>Macrotermes bellicosus</i>		
	Ouvriers 4-4.7mm long	Soldats 4.7 à 5 mm long	Ouvriers 5 à 7.2 mm long	Petits soldats 7.5 mm long	Grands soldats 13 mm long
Détection par contact	D 100% 21.7% PE	D 100% 21.3% PE	D 100% 35.2% PE	D 100% 43.6% PE	D 100% 55.5% PE
Attaque/ Saisie	A-S 7.9% PE	A-S 2.3% PE	A-S 5.6% PE	A-S 3.6% PE	A-S 7.9% PE
Recrutement	R 1.8% PE	R	R	R	R
Ecartèlement	E 1.8% PE	E	E	E	E 1.6% PE
Découpage	D 3.7%	D 2.3%	D	D	D
Transport au nid	T 66.7%	T 76.4%	T 59.3%	T 52.7%	T 34.9%
Nombre de cas	52	42	54	55	63

Figure 1. Séquences des actes comportementaux observés chez *Crematogaster* sp. durant les tentatives de capture de termites. P.E. = proies échappées.
Sequences of behavioral events observed in *Crematogaster* sp. during attempts to capture various termites. PE = prey escape.

Catégories de proie Actes comportementaux	Sauterelles		
	3.5 à 5 mm long	6 à 11 mm long	12 à 19 mm long
Détection par contact	D-P 100% PE 11.1%	D-P 100% PE 26.7%	D-P 100% PE 39.5%
Attaque/ Saisie	A-S 88.9% PE 16.7%	A-S 6.7% PE	A-S 7.9% PE
Recrutement	R 72.3%	R	R
Ecartèlement	E 38.9% PE 16.7%	E	E
Découpage	D	D	D
Transport au nid	T 88.9%	T 66.7%	T 52.6%
Nombre de cas	18	30	38

Figure 2. Séquences des actes comportementaux observés chez *Crematogaster* sp. durant les tentatives de capture des sauterelles de différentes tailles. D-P: Détection par contact et palpation. Sequences of behavioral events observed in *Crematogaster* sp. during attempts to capture grasshoppers of different sizes. D-P: detection by contact and palpation.

Figure 3. Photo au microscope électronique à balayage du prétarse d'une ouvrière de *Crematogaster* sp. montrant un arolium développé et des griffes en forme de cornes. (Échelle : barre = 50 μ m).
Electron micrograph of the pretarsa of a *Crematogaster* sp. worker showing a developed arolium and horn-shaped claws. (Scale bar = 50 μ m).



DISCUSSION

Chez *Crematogaster* sp., comme chez *O. longinoda*, l'arolium très développé et les griffes semblent jouer un rôle important pour l'écartèlement et la capture des proies. Ces caractéristiques morphologiques leur assurent une bonne adhésion sur les feuilles et beaucoup d'autres substrats.

Crematogaster sp. détecte sa proie par contact. Ce type de détection explique certainement la forte proportion de proies parvenant à fuir dès cette étape. La détection de la proie par contact a été notée pour deux autres fourmis arboricoles (mais non dominantes) : *Polyrhachis laboriosa*, une formicine diurne, et *Pachycondyla goeldii*, une ponérine nocturne (Dejean et coll., 1994 ; Orivel et coll., 2000). En revanche, les ouvrières de *O. longinoda* détectent leur proies à distance même s'il s'agit des proies de petite taille) (Dejean, 1990).

Chez *Crematogaster* sp., seules les petites proies sont capturées par une seule ouvrière. Dans les autres cas, la stratégie de chasse est « collective ». En effet, sur leur territoire, les ouvrières prédatrices sont en densité suffisamment élevée pour permettre un recrutement à courte distance efficace. Parmi les ouvrières recrutées, celles qui ne participent pas à l'écartèlement badigeonnent la proie de venin avec leur aiguillon spatulé. Ce venin contient probablement une phéromone d'alarme permettant de faciliter le recrutement des congénères. Les séquences de prédation sont homogènes entre les différents types de proies, seul le pourcentage de réussite varie. À taille égale de proie, ce pourcentage s'avère plus important chez les sauterelles que chez les termites. De plus, il diminue lorsque la taille de la proie augmente et ce quel que soit le type de proie.

En conclusion, les ouvrières de *Crematogaster* sp. montrent une séquence comportementale très similaire en dépit de la variabilité de taille des proies testées. Les exceptions concernent l'absence de certains actes (le recrutement, l'écartèlement et le découpage), principalement pour les petites proies. Les ouvrières présentent une faible flexibilité dans leur comportement prédateur comme *O. longinoda* (Dejean, 1990).

REMERCIEMENTS

Nous remercions Jean-Paul Lachaud pour ses suggestions.

RÉFÉRENCES

- Daly-Schweitzer, S., B. Schatz, A. Cadena and J.-P. Lachaud, 2000. Ecologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini). *Actes Coll. Insectes Sociaux*. 14: 81-85.
- Dejean, A., 1987a. Behavioral plasticity of hunting workers of *Serrastruma serrula* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae) presented with different arthropods. *Sociobiology* 13: 191-208.
- Dejean, A., 1987b. Effect of prey size on predatory behavior of *Serrastruma serrula* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Sociobiology* 13: 295-306.
- Dejean, A., 1990. Prey capture strategy of the African weaver ant. In *Applied myrmecology, a world perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno, Eds), Westview Press, Boulder. pp. 472-481.
- Dejean, A., J.-P. Lachaud and G. Beugnon, 1993. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.* 11: 43-53.
- Dejean, A., A. Lenoir and E.J. Godzinska, 1994. The hunting behavior of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology* 23: 293-313.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Lachaud, J.-P. and A. Dejean, 1994. Predatory behavior of a seed-eating ant *Brachyponera senaarensis*. *Entomol. Exp. Appl.* 72: 145-155.
- Orivel, J., A. Souchal, P. Cerdan and A. Dejean, 2000. Prey capture behavior of the arboreal ponerine ant *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35: 131-140.
- 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.
- Schmid-Hempel, P., 1991. The ergonomics of worker behavior in social Hymenoptera. *Adv. Stud. Behav.* 20: 87-134.
- Traniello, J.F.A., 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 191-210.
- Wojtusiak, J., E.J. Godzinska and A. Dejean, 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Trop. Zool.* 8: 309-318.

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE DE LA FOURMI *GNAMPTOGENYS SULCATA* (PONERINAE, ECTATOMMINI)

Sébastien DALY-SCHVEITZER¹, Bertrand SCHATZ¹,
Alex CADENA² & Jean-Paul LACHAUD^{1,2}

¹ Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale, FRE-CNRS 2382, Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex, France ; ² ECOSUR, Apdo Postal 36, Tapachula, Mexique

Résumé : *Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith) est une fourmi ponérine néotropicale terricole, fréquente dans les plantations de café et de cacao du sud du Mexique. La taille des colonies, en moyenne d'un peu plus d'une centaine d'individus, peut aller jusqu'à 400. Dans 82% des colonies avec reine (n = 61), plusieurs femelles désailées (de 2 à 14) étaient présentes. L'analyse des différents paramètres ovariens enregistrés lors de la dissection de 38 reines provenant de 10 colonies polygynes a montré qu'il s'agissait bien de polygynie fonctionnelle : toutes possédaient une spermathèque pleine, 16 d'entre elles avaient pondu récemment (présence de corps jaunes) et, au total, au moins 28 étaient physiologiquement fonctionnelles. L'observation détaillée, en laboratoire, du comportement social d'une colonie adulte (1 reine, 60 ouvrières) a fait apparaître des caractéristiques originales par rapport à ce qui avait été décrit pour d'autres espèces de ponérines étudiées dans les mêmes conditions : a) le niveau d'activité général est très élevé, l'inactivité représentant à peine 4 % du profil comportemental de la colonie ; b) l'investissement de la colonie est massivement orienté sur le couvain et concerne tous les individus de la colonie et pas seulement les spécialistes de cette tâche ; c) l'investissement dans le fourrage est extrêmement réduit et ne concerne que des individus-élites très fortement spécialisés. Le comportement prédateur fait appel à deux types de stratégies en fonction de la taille des proies : une stratégie individuelle pour des proies dont le poids ne dépasse pas 12 à 16 fois celui de la chasseuse, une stratégie collective pour des proies de poids supérieur, impliquant alors une phase de recrutement avec dépôt d'une piste chimique.

Mots-clés : *Gnamptogenys sulcata*, biologie reproductrice, division du travail, prédation.

Abstract: Behavioral ecology of the ant *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini).

Gnamptogenys sulcata (Fr. Smith) is a ground-dwelling Neotropical ponerine ant common in coffee and cocoa plantations in southern Mexico. Colony size can reach up to 400 individuals but averages 114,6 (SE: ± 11.2). Most queenright colonies (82%, n = 61) contained several dealated females (range: 2-14). All dealated females (n = 38) from ten polygynous colonies were dissected and the analysis of some ovarian variables showed that functional polygyny was concerned: all females had a full spermatheca, 16 had laid recently (yellow bodies present) and at least 28 were reproductively functional. Carefully laboratory observation of the social behavior of an adult colony (1 queen, 60 workers) showed original characteristics compared to what had been described for other ponerine ant species studied under the same experimental conditions: a) the general level of activity is very high, immobility accounting for only 4% of the colony behavioral profile; b) the behavioral investment of the colony is strongly focused on brood care activities that are performed, more or less, by all members of the colony and not only by a group specialized on that task; c) the investment in foraging is dramatically reduced and only performed by elite-specialists. According to prey size, two predatory strategies may be used: a solitary strategy for prey weighing up to 12-16 times the forager weight, or a collective strategy for heavier prey. In this case, a recruitment phase occurs involving a chemical trail laying.

Key words: *Gnamptogenys sulcata*, reproductive biology, division of labor, predation.

INTRODUCTION

De nombreuses études sur le comportement des fourmis ont été centrées, entre autres, sur la division du travail entre les individus d'une même colonie et sur l'établissement de stratégies de fourrage. D'une façon générale, la reproduction est monopolisée par un ou quelques individus alors que le reste des membres du groupe est impliqué dans des activités telles que les soins au couvain, la maintenance du nid, la défense du nid et le fourrage (voir revue par Hölldobler et Wilson, 1990). Ce polyéthisme se traduit par l'existence d'un répertoire comportemental spécifique et d'un niveau variable de spécialisation individuelle (Jaisson et coll., 1988). L'adaptation au milieu passe

également par la mise en place de stratégies de fourragement suffisamment flexibles et efficaces pour assurer une alimentation suffisante (voir revue par Hölldobler et Wilson, 1990).

Dans ce cadre, les fourmis ponérines du genre *Gnamptogenys* ont été, jusqu'ici, relativement peu étudiées, même si certaines d'entre elles sont assez communes en milieu tropical. C'est notamment le cas de *Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith), une fourmi ponérine néotropicale fréquente dans les plantations de café et de cacao du sud du Mexique (Lachaud et García Ballinas, 2001) et dont les colonies, relativement petites, se rencontrent au sol ou dans la litière à l'intérieur de branches mortes (Lattke, 1995).

Notre étude a porté sur trois aspects : la biologie reproductive, la structure sociale des colonies et le comportement prédateur. Nous avons surtout caractérisé l'ensemble des comportements de la société et précisé comment la division du travail était réalisée entre les différents membres de la colonie en mettant l'accent sur l'intérieur du nid. Ensuite, l'analyse détaillée du comportement prédateur des fourrageuses a permis la mise en évidence de deux types de stratégies en fonction du poids de la proie. L'ensemble de ces résultats est mis en relation avec le mode de vie de cette espèce.

RÉSULTATS

Biologie reproductive

L'analyse de 61 colonies, récoltées dans des plantations de café et de cacao du Soconusco (État du Chiapas au sud du Mexique) et possédant toutes au moins une femelle désailée, montre que leur taille moyenne est de 114,6 individus (erreur type : $\pm 11,2$) mais peut aller jusqu'à 400 individus. Les ouvrières sont monomorphes et de petite taille (5 à 6 mm ; 2,0 à 2,8 mg).

Dans 82% des colonies récoltées, plusieurs femelles désailées (de 2 à 14) étaient présentes. La dissection de 38 reines issues de 10 colonies polygynes a montré que non seulement toutes possédaient une spermathèque pleine mais que, au total, 28 étaient physiologiquement fonctionnelles (ovaires bien développés, au moins 3 ovarioles de chaque côté, présence de plus de 2 ovocytes mûrs à la base des ovaires). De plus, 16 d'entre elles avaient pondu récemment (présence de corps jaunes parfaitement visibles, voir Peeters, 1987). La polygynie chez cette espèce est donc fonctionnelle.

Division du travail

La division du travail a été suivie au laboratoire sur une colonie adulte (1 reine, 60 ouvrières, environ 80 cocons, de nombreuses larves et des œufs). Tous les individus ont été marqués et la colonie, placée dans un nid en plâtre, a été installée dans une pièce expérimentale ($25 \pm 1^\circ\text{C}$; $60 \pm 5\%$ d'humidité). L'enregistrement a été réalisé par balayage visuel (Altmann, 1974) à raison de 8 à 10 par jour sur une semaine. Treize catégories comportementales, obtenues à partir de 41 comportements, ont été croisées pour la construction d'un sociogramme avec huit groupes fonctionnels d'individus, obtenus par une analyse de classification hiérarchique (SPSS 10 Windows) (pour plus de détails, voir Corbara et coll., 1989). Trois grands groupes fonctionnels ont ainsi été déterminés (Fig. 1) : le groupe A (nombre d'individus : $n = 20$), spécialisé dans les activités orientées vers le couvain ; le groupe B ($n = 34$), légèrement spécialisé dans des activités non spécifiques (garde à l'intérieur du nid, toilette individuelle et nettoyage du nid) ; le groupe C ($n = 7$), avec une spécialisation marquée pour les activités orientées vers l'extérieur.

Le niveau d'activité général est très élevé, l'inactivité représentant à peine 4 % du profil comportemental de la colonie. L'investissement de la colonie est massivement orienté sur le couvain (40% de l'activité globale de la colonie) et concerne tous les individus et pas seulement les spécialistes de cette tâche. En dehors d'un taux important de comportements de garde à l'intérieur du nid, *G. sulcata* présente également un comportement original, lié aux soins aux œufs, qui se caractérise par le maintien quasi permanent "hors-sol" des œufs. Ceux-ci sont portés successivement durant de longues périodes par différents individus qui adoptent pour cela une posture particulière, dite "en anneau", maintenant les œufs entre leurs mandibules et leurs pattes en un amas compact.

D'une façon générale, même si toutes les tâches sont réalisées au moins une fois par tous les individus, *G. sulcata* présente des spécialistes, voire des hyper-spécialistes, d'une catégorie comportementale donnée (comme l'individu du groupe 8). L'investissement dans les activités orien-

tées vers l'extérieur du nid est extrêmement réduit (à peine 2,7%) et ne concerne que des individus-élites très fortement spécialisés.

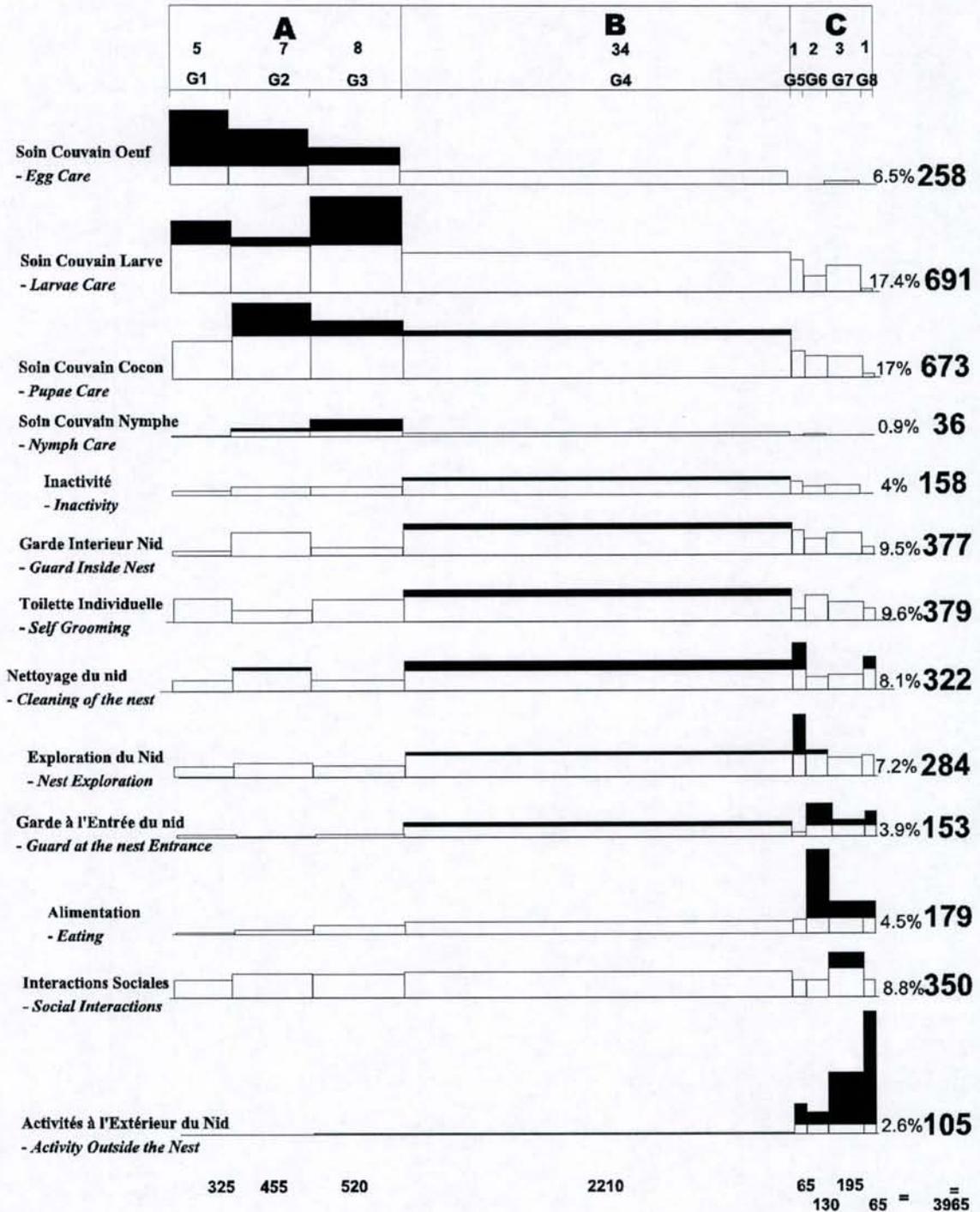


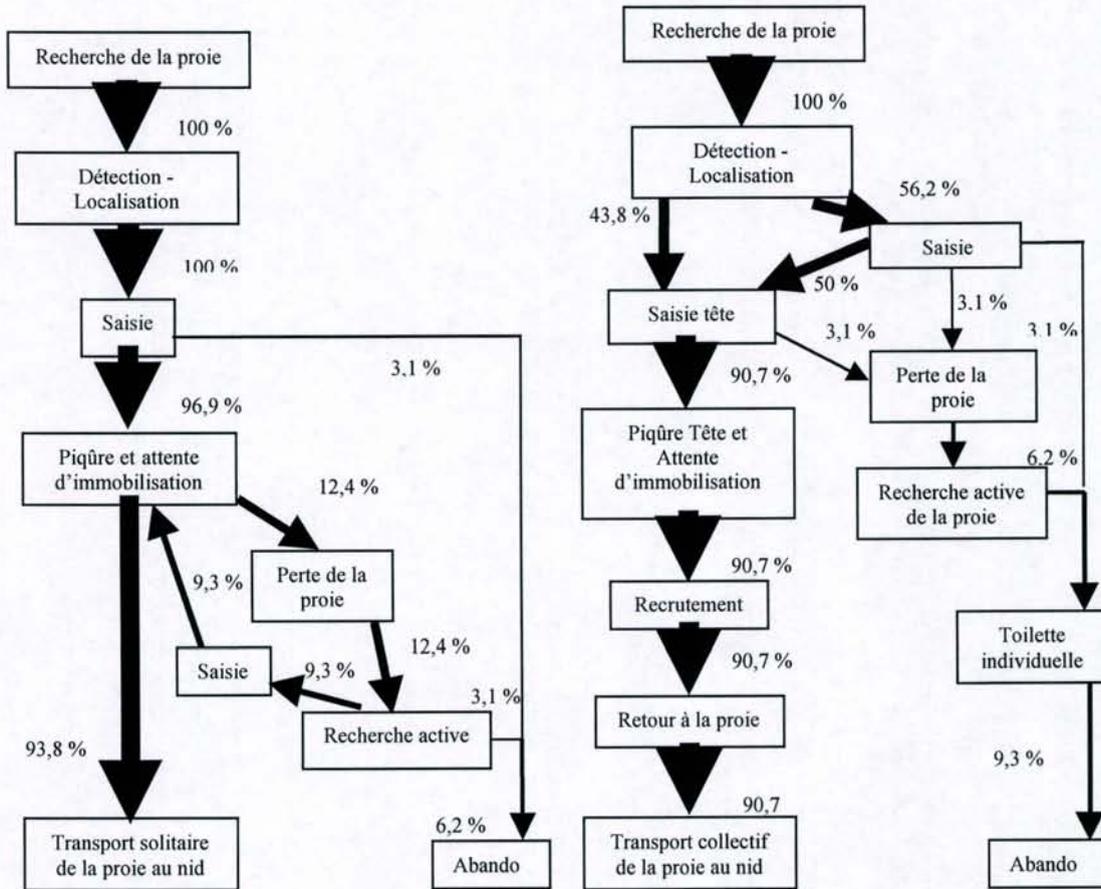
Figure 1. Sociogramme de la colonie (pour plus détails, voir Corbara et coll., 1989)
Colony sociogram (for more details, see Corbara et al., 1989)

Prédation

Deux grands types de stratégie prédatrice ont été définis en fonction du poids des proies vivantes capturées (larves de *Gryllus assimilis*) : la stratégie solitaire (proies de 7,0 à 27,7mg) et la chasse collective (proies de 23,7 à 168,0 mg). Il existe une gamme de poids déclenchant l'une ou l'autre des stratégies, ce qui met en évidence la flexibilité comportementale de la prédatrice découvreuse

de la proie. Le poids des proies peut atteindre jusqu'à 16 fois le poids de la prédatrice pour la stratégie solitaire, et jusqu'à 60 fois pour la stratégie collective.

Les phases communes aux deux stratégies correspondent à la recherche, la détection (par contact ou à une distance ≤ 1 cm), la localisation (orientation des antennes vers la proie et ouverture des mandibules), et même la maîtrise de la proie. Celle-ci débute par la saisie de la proie, qui est rapidement piquée une ou plusieurs fois. La prédatrice attend ensuite son immobilisation en réalisant un ensemble d'actes très ritualisés (mordillements des pattes, de la tête et des antennes) permettant de tester la réactivité de la proie. Le transport jusqu'au nid de la proie par un seul individu correspond à la chasse en solitaire qui est, au total, très efficace (93,8 % des proies) (Fig. 2).



Au cours de la chasse collective (Fig. 3), la fourrageuse laisse la proie immobilisée sur le lieu de capture et retourne au nid pour recruter des congénères (présentes à l'entrée du nid) en traînant l'abdomen, marquant apparemment le substrat d'une piste chimique comme cela a été observé chez d'autres espèces de *Gnamptogenys* (Pratt, 1994 ; Lattke, 1995 ; Gobin et coll., 1998). Elle retourne vers la proie en suivant sa piste, suivie des fourmis recrutées. Une fois que les recrutées débutent le transport de la proie, la recruteuse repart à la recherche d'une nouvelle proie. Cette stratégie est également très efficace puisqu'elle permet de ramener au nid plus de 90% des proies.

DISCUSSION

Par rapport à ce qui a été décrit pour d'autres espèces de ponérines étudiées dans les mêmes conditions, le profil comportemental obtenu pour *G. sulcata* fait apparaître des caractéristiques originales tant en ce qui concerne le niveau général d'activité (l'inactivité représente à peine 4 % du profil comportemental de la colonie au lieu de 11 à 42% chez les autres espèces) que le faible pourcentage des activités orientées vers l'extérieur du nid. Le fort investissement de l'ensem-

ble de la colonie sur les soins au couvain et sa protection (plus de 40% des actes réalisés) apparaît toutefois comme le trait le plus spécifique. Cette hypothèse semble confortée par l'existence, chez cette espèce, d'un comportement original consistant en un maintien quasi permanent "hors-sol" des œufs dans la posture "en anneau". L'ensemble de ces particularités est certainement à mettre en relation avec l'écologie de l'espèce, notamment son mode de nidification (litière, cavités du sol, branches mortes) lié à des zones souvent inondables et facilement accessibles à d'éventuels intrus.

Le faible nombre d'individus investis dans le fourragement implique que les quelques ouvrières spécialisées dans cette fonction effectuent un grand nombre de sorties. Elles ont ainsi l'occasion d'améliorer d'autant leur expérience du milieu et des proies, ainsi que leur capacité à ajuster le choix de la stratégie à adopter (Duncan, 1999). Le choix entre les deux stratégies est vraisemblablement réalisé grâce à la flexibilité comportementale de la fourrageuse en relation avec la perception individuelle des caractéristiques de la proie, notamment de son poids, comme cela a été montré chez une autre Ectatommini (Schatz et coll., 1997). De plus, cette espèce démontre des capacités surprenantes concernant la taille des proies qu'elle est capable de maîtriser (de 16 à 60 fois plus importante que celle d'une ouvrière). Bien que les résultats présentés ici n'aient été obtenus qu'en situation expérimentale de laboratoire, il est probable qu'il en soit de même dans leur milieu naturel où elles peuvent rencontrer un large choix de proies de différentes espèces et donc de taille variable. Ces résultats suggèrent un régime alimentaire prédateur généraliste, voire opportuniste, ce qui semble être le cas de plusieurs espèces de *Gnamptogenys* (Lattke, 1990).

L'ensemble de ces particularités ouvre des perspectives intéressantes en ce qui concerne l'étude de plusieurs aspects du comportement de *G. sulcata*, comme la flexibilité de son polyéthisme et de son mode de recrutement, ou l'analyse du marquage chimique employé au cours de la stratégie collective. De plus, une étude détaillée sur le terrain de son régime alimentaire devrait permettre de préciser ses potentialités en tant qu'agent de contrôle biologique dans les agrosystèmes (notamment café et cacao) néotropicaux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions A. Lenoir pour ses commentaires constructifs sur une version antérieure de ce manuscrit. Ce travail a été réalisé, en partie, grâce à l'appui financier du CONACyT (Projet 28869N).

RÉFÉRENCES

- Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 221-267.
- 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.
- Duncan, F.D., 1999. The ponerine ant *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi* Forel carries loads economically. *Physiol. Biochem. Zool.* 72: 71-77.
- Gobin, B., C. Peeters and J. Billen, 1998. Colony reproduction and arboreal life in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Neth. J. Zool.* 48: 53-63.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Jaisson P., D. Fresneau and J.-P. Lachaud, 1988. Individual traits of social behavior in ants. In: *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects* (R.L. Jeanne, Ed.), Westview Press, Boulder, Colorado. pp. 1-51.
- Lachaud, J.-P. and J.A. García Ballinas, 2001. Diversité de la myrmécofaune (Ponerinae et Cerapachyinae) dans les agrosystèmes de café et cacao au Mexique. *Actes Coll. Ins. Soc.* 14: 95-99.
- Lattke, J.E., 1990. Revisión del género *Gnamptogenys* Mayr en Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Terram.* 2: 1-47.
- Lattke, J.E., 1995. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *J. Hym. Res.* 4: 137-193.
- Peeters, C., 1987. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes soc.* 34: 75-86.
- Pratt, S.C., 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes soc.* 41: 255-262.
- 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.

INHIBITION DE LA PONTE DANS LES SOCIÉTÉS POLYGYNES DE *Ectatomma ruidum* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

Alex CADENA¹, Gabriela PÉREZ-LACHAUD¹,
Bertrand SCHATZ² & Jean-Paul LACHAUD^{1,2}

¹ ECOSUR, Tapachula, Mexique

² L.E.C.A., FRE-CNRS 2382, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France

Résumé: Chez la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, la polygynie touche de 17 à 32% des colonies dans les populations ne présentant que des macrogynes et de 40 à 44% des colonies dans les populations présentant également des microgynes. Dans deux populations du sud du Mexique où coexistent macro- et microgynes, 226 colonies (143 monogynes et 83 polygynes) ont été analysées. Les 376 reines rencontrées dans ces nids ont été disséquées et l'état de leur spermathèque ainsi que divers paramètres ovariens ont été relevés. Plus de 96% des femelles possédaient une spermathèque pleine mais, alors que 90,1% des reines fécondées provenant de colonies monogynes (n = 142) présentaient les caractéristiques ovariennes de femelles reproductrices, de telles caractéristiques n'ont été retrouvées que dans 63,2% des reines fécondées de colonies polygynes (n = 220). Cette différence résulte de l'existence d'un degré plus ou moins prononcé d'inhibition de la ponte : dans la majorité des colonies polygynes, une seule femelle (42,1% des cas, n = 76) ou bien une partie seulement des femelles (de 2 à 4 : 21,1% des cas) assure réellement la reproduction. Ce phénomène est deux fois plus important dans les colonies renfermant des microgynes que dans les colonies ne contenant que des macrogynes (84,6% des cas *versus* 40,5%). Par ailleurs, dans les colonies renfermant simultanément des macro- et des microgynes, l'inhibition est essentiellement assurée par des macrogynes (78,9% des cas, n = 19). L'analyse d'expériences de regroupement de plusieurs reines dans un même nid artificiel et l'étude de la division du travail entre femelles dans des fondations pléométriques artificielles ne semblent pas indiquer cependant que cette inhibition soit due à un comportement agressif entre les reines.

Mots-clés: Fourmis, reproduction, polygynie, monogynie fonctionnelle, comportement.

Abstract: Reproductive inhibition in polygynous colonies of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

In the Neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum*, polygyny affects 17 to 32% of the colonies in populations where only macrogynes are known, and up to 40-44% in populations where the microgyne morph is also present. In a population from southern Mexico where both queen morphs coexist, 226 colonies were analyzed (143 monogynous and 83 polygynous) and all dealated females (n = 376) were dissected. The spermatheca was looked for insemination and some ovarian variables were recorded. More than 96% of the females had a full spermatheca. However, only 63.2% of the fecundated females from polygynous colonies (n = 220) showed ovarian characteristics in accordance with those of functional reproductives, while 90.1% of the fecundated females from monogynous colonies (n = 142) did so. Such a difference results from the existence of a more or less marked reproductive inhibition: in most of the polygynous colonies, only one female (42.1% of the cases, n = 76) or only some of the females (2 to 4: 21.1% of the cases) are really involved in egg laying. In colonies including microgynes, this phenomenon is twice as important as that observed in colonies having only macrogynes (84.6% of the cases *vs.* 40.5%). Moreover, in colonies where both queen morphs are present, reproductive inhibition is mainly governed by the macrogynes (78.9% of the cases, n = 19). Tests were performed in order to analyze the ability of the queens from polygynous colonies to get together in artificial tube-nests. We also studied the division of labor among queens in artificial pleometrotic colony foundations. The results indicate that queen aggressive behavior is unlikely to explain the establishment of the reproductive inhibition.

Key words: Ants, reproduction, polygyny, functional monogyny, behavior.

INTRODUCTION

Bien que facultative, la polygynie est fréquente chez la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger où l'on a pu recenser jusqu'à 34 femelles inséminées dans une même colonie (Pratt, 1989 ; Breed et coll., 1990 ; Lachaud et coll., 1999a et données non publiées). De plus, ce phénomène se complique du fait de l'existence d'un dimorphisme au sein de la caste reine qui se traduit par la présence, souvent simultanée dans une même colonie, de macrogynes et de microgynes (Schatz et coll., 1997 ; Lachaud et coll., 1999b). La polygynie touche de 17 à 32% des colonies dans les populations ne présentant que des macrogynes et de 40 à 44% des colonies dans celles présentant également des microgynes (Lachaud et Cadena, non publié).

Toutefois, ainsi que le montrent divers exemples connus chez d'autres fourmis (*Lepthorax* : Buschinger, 1968 ; Buschinger et coll., 1980 ; *Formicoxenus* : Buschinger, 1979 ; *Solenopsis* : Tschinkel et Howard, 1978), la présence d'une spermathèque pleine chez une femelle n'implique pas forcément une activité de ponte : certaines femelles peuvent présenter une inhibition ovarienne, et une polygynie apparente peut en fait cacher une monogynie fonctionnelle.

Afin d'essayer de déterminer si la polygynie rencontrée chez *E. ruidum* est réellement fonctionnelle et de préciser le niveau de participation des reines à la reproduction, nous avons analysé différentes variables ovariennes des reines provenant de colonies monogynes et polygynes, et observé les interactions comportementales entre reines lors d'expériences de regroupement, dans un même nid artificiel, de plusieurs femelles fécondées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les analyses ont porté sur 226 colonies complètes de *E. ruidum* (143 monogynes et 83 polygynes) provenant de deux populations dans lesquelles coexistent les deux formes de reines, macro- et microgynes. Ces deux populations correspondent à deux biotopes représentatifs des agrosystèmes du Soconusco (au sud du Mexique, état du Chiapas) : 1) des parcelles expérimentales de café de la Station Expérimentale de l'INIFAP de Rosario Izapa (district de Cacahoatan) ; 2) une plantation de cacao "Rancho San Antonio" (Izapa, district de Tuxtla Chico).

Les 376 femelles désailées rencontrées dans ces colonies ont été disséquées et nous avons vérifié si elles étaient inséminées. Nous avons également relevé les différentes variables ovariennes suivantes : longueur maximale de l'ovaire, nombre total (droit + gauche) d'ovarioles, nombre total (droit + gauche) d'ovocytes basaux mûrs (longueur $\geq 0,2$ mm), présence de corps jaunes (en tant qu'indicateur d'une récente oviposition, voir Peeters, 1987). Sur la base des valeurs minimales obtenues chez les reines de colonies monogynes présentant des ovaires développés, nous avons pu établir, pour chacune de ces variables, les critères minimaux qui pouvaient être utilisés comme indicateurs de l'état reproducteur. Chez les femelles inséminées provenant de colonies polygynes, la reproduction a été considérée comme fonctionnelle lorsqu'au moins 3 de ces 4 critères étaient réunis. Afin de vérifier la capacité réelle des femelles de sociétés polygynes à pondre en l'absence d'une éventuelle action inhibitrice, 39 nids expérimentaux constitués d'une femelle isolée avec 15 ouvrières ont été réalisés à partir de femelles désailées (4 microgynes, 35 macrogynes) provenant de 13 colonies polygynes supplémentaires, et ont été suivis pendant un mois.

Par ailleurs, nous avons réalisé une étude comportementale afin d'une part d'analyser les interactions agonistiques entre reines et, d'autre part, de vérifier l'existence éventuelle d'une relation de dominance entre elles. Onze fondations pléométriques artificielles ont été réalisées et suivies, en utilisant des macrogynes et des microgynes inséminées en laboratoire : 5 fondations avec 3 macrogynes, 1 avec 2 microgynes et 1 macrogyne, 3 avec 2 macrogynes, 2 avec 1 microgyne et 1 macrogyne. Afin de confirmer les résultats de ces observations, d'autres tests ont été réalisés avec des colonies polygynes adultes naturelles (2 colonies avec 2 macrogynes et 1 avec 3 macrogynes) pour lesquelles nous avons enregistré le degré de regroupement des reines à l'intérieur de chaque nid. Après installation de chaque colonie au laboratoire dans un nid disposant de trois zones de nidification (tubes opacifiés munis d'une réserve d'eau), la

distribution des reines entre les 3 tubes-nids disponibles a été relevée chaque 2 jours sur une période de 15 jours.

RÉSULTATS

Au total, 376 femelles désailées ont été examinées, 143 provenant de colonies monogynes (136 macrogynes et 7 microgynes) et 233 provenant de 83 colonies polygynes. Sur ces 83 colonies polygynes, 40 ne renfermaient que des macrogynes et 6 ne contenaient que des microgynes ; dans les 37 autres colonies, les deux formes de reines étaient présentes simultanément (Tableau 1).

Type de colonie (n = nombre de colonies)	Nb. de femelles désailées	Nb. de femelles inséminées	Nb. de femelles inséminées non fonctionnelles	Nb. de femelles inséminées à ovaires totalement dégénérés
1 ♀ macro (n = 136)	136	135 (99,3%)	11 (8,1%)	10 (7,4%)
1 ♀ micro (n = 7)	7	7 (100%)	3 (42,9%)	1 (14,3%)
Total colonies monogynes (n = 143)	143	142 (99,3%)	14 (9,9%)	11 (7,7%)
> 1 ♀ macro (n = 40)	103	98 (95,1%)	21 (21,4%)	3 (3,1%)
> 1 ♀ micro (n = 6)	17	16 (94,1%)	8 (50,0%)	1 (6,3%)
≥ 1 ♀ macro + 1 ♀ micro (n = 37)	113	106 (93,8%)	52 (49,1%)	13 (12,3%)
Total colonies polygynes (n = 83)	233	220 (94,4%)	81 (36,8%)	17 (7,7%)

Tableau 1. *Présentation des différentes caractéristiques liées à l'état reproductif des femelles de E. ruidum en fonction de la nature monogyne ou polygyne de la colonie d'origine.*

Table 1. *Presentation of various traits linked to the reproductive status of E. ruidum females according to the monogynous or polygynous nature of their nest of origin.*

Qu'elles proviennent de colonies monogynes ou polygynes, la quasi totalité (96,3%) des femelles désailées possédaient une spermathèque pleine. Toutefois, alors que 90,1% des reines fécondées issues de colonies monogynes (n = 142) présentaient les caractéristiques ovariennes de femelles reproductrices (ovaires bien développés d'une taille supérieure ou égale à 1,4 mm, au moins 5 ovarioles, présence d'au moins 1 ovocyte mûr à la base des ovaires, corps jaunes parfaitement visibles), de telles caractéristiques n'ont été retrouvées que chez 63,2% des reines fécondées (n = 220) provenant de colonies polygynes (Tableau 1). Le pourcentage de femelles inséminées non fonctionnelles est plus de deux fois plus important dans les colonies polygynes contenant des microgynes (colonies avec uniquement des microgynes + colonies mixtes) que dans celles qui ne contiennent que des macrogynes (49,2% versus 21,4%).

Que les colonies soient monogynes ou polygynes, le pourcentage de femelles inséminées présentant des ovaires totalement dégénérés est identique (7,7%) (Tableau 1). Les autres femelles fécondées mais non fonctionnelles (3 dans le cas des colonies monogynes, 64 dans celui des colonies polygynes) présentaient toutes des ovaires plus ou moins régressés combinant seulement un ou deux des critères de fonctionnalité préalablement établis.

Au total, 57,9% des colonies polygynes renferment plus d'une reine fonctionnelle avec une moyenne globale de 1,8 reines fonctionnelles par colonie pour l'ensemble des colonies polygynes. Dans la majorité des cas cependant, une seule femelle (42,1% des cas, n = 76) ou bien une partie seulement des femelles (de 2 à 4 : 21,1% des cas) assure réellement la reproduction (Tableau 2). Ce phénomène est deux fois plus important dans les colonies renfermant des microgynes que dans celles ne contenant que des macrogynes

(84,6% des cas *versus* 40,5%). Par ailleurs, dans les colonies renfermant simultanément des macro- et des microgynes, l'inhibition est essentiellement assurée par des macrogynes (78,9% des cas, $n = 19$).

Type de colonie fonctionnelle	Pas d'inhibition	Inhibition partielle	Inhibition totale	Nb. de reines fonctionnelles / colonie
> 1 ♀ macro ($n = 37$)	59,5%	10,8%	29,7%	2
> 1 ♀ micro ($n = 5$)	20,0%	40,0%	40,0%	1,6
≥ 1 ♀ macro + 1 ♀ micro ($n = 34$)	14,7%	29,4%	55,9%	1,6
Total ♀ polygynes ($n = 76$)	36,8%	21,1%	42,1%	1,8

Tableau 2. Variabilité du degré d'inhibition de la reproduction rencontrée au sein des colonies polygynes de *E. ruidum* possédant au moins une reine fonctionnelle.

Table 2. Variability of the reproductive inhibition level found in polygynous colonies of *E. ruidum* containing at least one functional queen.

Les résultats obtenus à partir des 39 nids expérimentaux constitués d'une femelle provenant d'une colonie polygyne maintenue avec 15 ouvrières montrent cependant que la quasi totalité des femelles polygynes conservent leur capacité reproductrice : isolées de toute éventuelle influence inhibitrice pendant un mois, 92,3% ont pondu et des larves étaient présentes dans 84,6% des nids ($n = 33$; moyenne : $13,5 \pm 9,8$ larves).

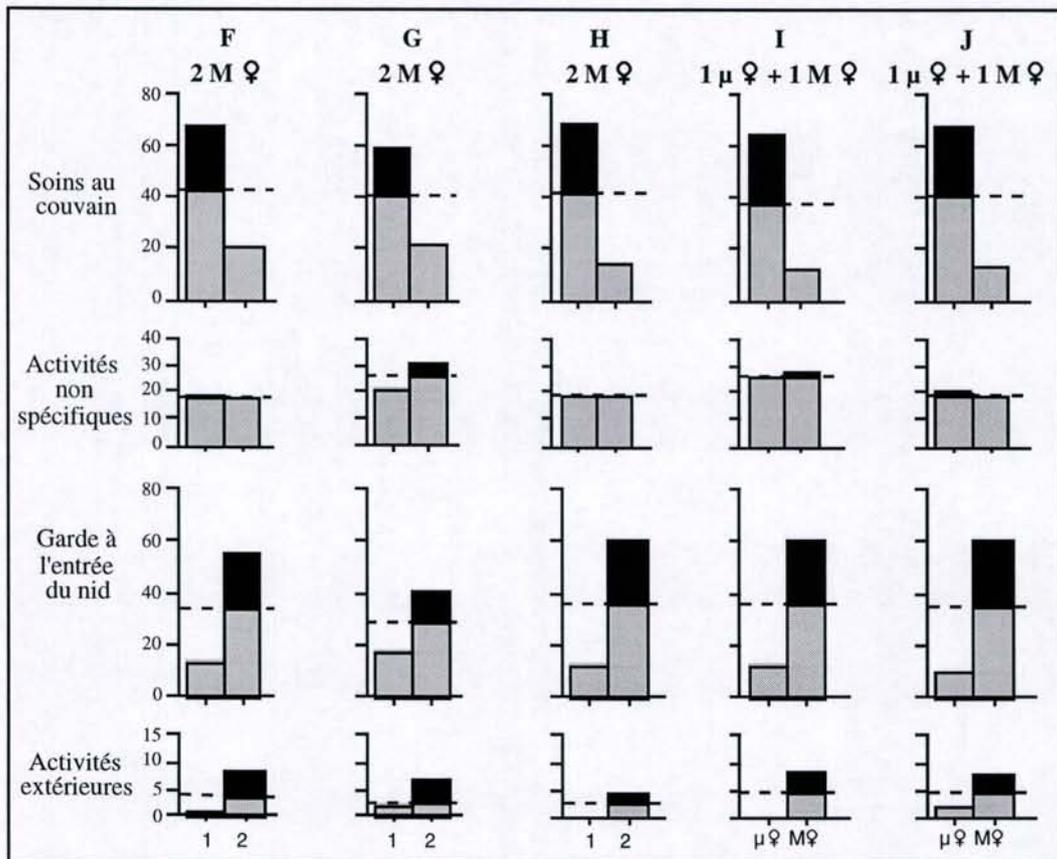


Figure 1. Profils comportementaux des reines de fondations pléométriques artificielles associant 2 femelles. M♀ : macrogyne ; μ♀ : microgyne (pour plus de détails sur la construction des profils comportementaux, voir Corbara et coll., 1989).

Behavioral profile of founding queens from artificial pleometrotic colonies involving 2 females. M♀ : macrogyne ; μ♀ : microgyne (for more details about the construction of the behavioral profiles, see Corbara et al., 1989).

Dans les différentes fondations pléométriques artificielles réalisées, et indépendamment du type des femelles mises en association, il apparaît une claire division du travail entre ces dernières. Ceci est particulièrement net dans le cas des fondations digynes où, dans toutes les colonies, une femelle se spécialise dans les soins au couvain et ne sort pratiquement jamais du nid tandis que l'autre se spécialise dans la garde à l'entrée du nid et dans les activités à l'extérieur du nid (Fig. 1). Dans le cas des fondations trigynes, à une exception près (cas de la colonie D) on retrouve le même type de dichotomie dans la répartition des tâches (Fig. 2) mais, de plus, une des femelles occupe une position intermédiaire avec une participation relativement importante dans les soins au couvain, son activité se situant à un niveau moyen par rapport à celle des deux autres femelles. Dans les fondations associant les deux types de reines (colonies I et J Fig. 1, colonie K Fig. 2), ce sont les microgynes qui se spécialisent de façon très nette dans les soins au couvain tandis que les macrogynes centrent leurs activités sur la garde et le fourragement.

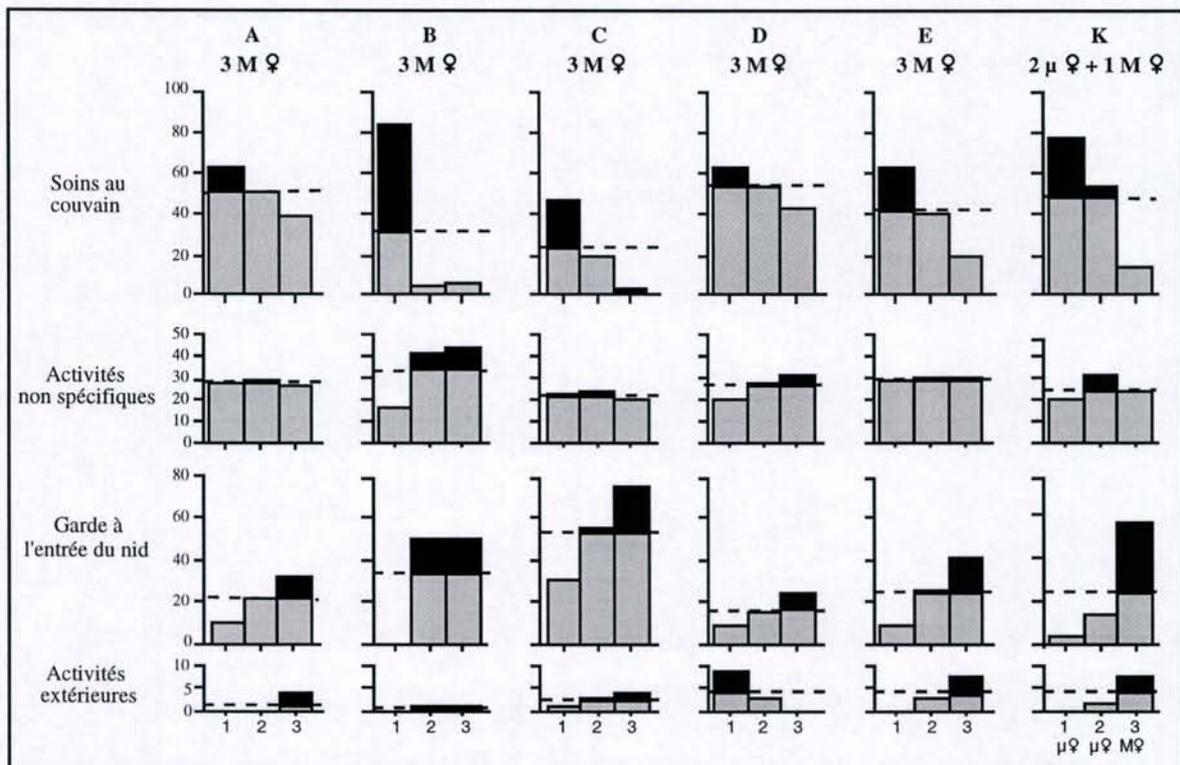


Figure 2. Profils comportementaux des reines de fondations pléométriques artificielles associant 3 femelles (légende : voir figure 1).
Behavioral profile of founding queens from artificial pleometrotic colonies involving 3 females (legend: see figure 1).

Quel que soit le type d'association, aucune manifestation d'un quelconque comportement agonistique n'a été enregistrée. Cette absence d'agressivité entre les femelles a pu être confirmée par la distribution des reines à l'intérieur des colonies polygynes naturelles : dans les trois cas observés, les reines ont été retrouvées ensemble dans une seule zone à peine deux jours après installation et sont restées groupées pendant les 15 jours correspondant à la durée du test.

DISCUSSION

Le fait que la majorité des femelles désaillées (94,4%) rencontrées dans les colonies polygynes de *E. ruidum* possèdent une spermathèque pleine et que près de 58% des colonies

polygynes présentent plus d'une femelle fonctionnelle, confirme la réalité d'une polygynie fonctionnelle chez cette espèce. Toutefois, comme cela avait été suggéré précédemment (Lachaud et coll., 1999a et b), cette polygynie fonctionnelle est loin d'être la règle. D'une part, la majorité des nids (de 56% à 83% selon les populations) ne renferment qu'une seule reine ; d'autre part, près des deux tiers des colonies polygynes présentent un phénomène plus ou moins marqué d'inhibition de la reproduction qui se traduit, dans plus de 40% des colonies polygynes, par une monogynie fonctionnelle.

L'existence de cette inhibition reproductrice est clairement établie du fait de la différence importante de degré de fonctionnalité entre femelles fécondées provenant de colonies monogynes et polygynes (90,1% et 63,2%, respectivement). Même s'il est vraisemblable qu'une partie des femelles inséminées non fonctionnelles puisse correspondre à des reines sénescences dont l'activité reproductrice a régressé, l'existence de telles femelles ne peut expliquer un tel niveau de différence puisque leur proportion devrait être la même dans les colonies polygynes et dans les colonies monogynes. Ceci semble d'ailleurs confirmé par le fait que le pourcentage de femelles inséminées dont les ovaires sont totalement dégénérés (et que l'on peut raisonnablement assimiler à de telles reines sénescences) est identique dans les deux types de colonies (7,7%).

Cette inhibition se manifeste davantage (plus de deux fois plus) chez les microgynes que chez les macrogynes. Elle est cependant réversible puisqu'en l'absence de tout contact avec d'autres femelles, l'essentiel des femelles désailées (quel que soit son type) provenant de colonies polygynes récupèrent leur capacité à pondre des œufs et à élever des larves.

Si le contact avec d'autres femelles est nécessaire à l'établissement de cette inhibition, il ne semble pas toutefois qu'elle dépende de l'établissement d'une quelconque hiérarchie de dominance entre elles. Aucune manifestation agonistique n'a pu être observée entre femelles provenant d'une même colonie polygyne, ces dernières restant groupées même si elles ont la possibilité de s'isoler. Ce résultat semble corroboré par le fait que, lors des récoltes, il est commun de trouver plusieurs reines dans une même chambre (Lachaud et Cadena, données non publiées). De même, dans tous les cas étudiés, la division du travail constatée entre les femelles constituant des fondations pléométriques artificielles, s'est établie pacifiquement. Une telle division du travail, sans interactions agonistiques entre reines fondatrices non apparentées n'avait, jusqu'ici, été rapportée que dans le cas de la myrmicine *Acromyrmex versicolor* (Rissing et coll., 1989) qui présente une fondation de type semi-claustral comme c'est la règle chez l'ensemble des ponérines (Jaisson et coll., 1988 ; Lachaud et Dejean, 1991). Chez cette espèce, contrairement aux prédictions de la théorie de la compétition sociale (Fletcher et Ross, 1985 ; Keller, 1993), certaines femelles se spécialisent dans le fourragement et perdent ainsi le bénéfice d'assurer leur reproduction, ceci indépendamment de toute éventuelle aptitude intrinsèque à pouvoir dominer d'autres femelles (comme celle dérivant d'une taille plus grande, par exemple). C'est apparemment le même type de phénomène que l'on retrouve dans le cas des fondations pléométriques mixtes étudiées chez *E. ruidum*, puisque ce sont les macrogynes qui se spécialisent dans le fourragement alors que les microgynes, malgré leur taille plus réduite, assurent les soins au couvain. Toutefois, compte tenu du fait que dans près de 80% des sociétés polygynes mixtes naturelles l'inhibition est assurée par des macrogynes, il est possible que, contrairement à *A. versicolor*, la spécialisation des macrogynes dans le fourragement ne soit pas forcément liée à une perte de leur capacité reproductrice. Cette dichotomie entre les spécialisations développées par les deux types de reines de *E. ruidum* pourrait en fait simplement traduire la difficulté des microgynes à assurer le développement correct d'une fondation (cf. Schatz et coll., 1997), peut-être en relation avec une plus faible efficacité du comportement prédateur des microgynes.

Bien que cela reste encore à établir expérimentalement, le plus probable est que l'inhibition de la reproduction mise en évidence ici chez *E. ruidum* soit d'origine phéromonale. En conditions de haute densité de population, comme celles rencontrées dans la zone d'étude (Schatz et coll., 1998), un tel mécanisme d'inhibition de la reproduction permettrait d'offrir à cette espèce une stratégie reproductrice alternative en assurant le maintien

d'une réserve de femelles reproductrices capables de pallier une diminution de la fécondité de la reproductrice fonctionnelle (ou la disparition de cette dernière) tout en limitant l'augmentation de la variabilité génétique à l'intérieur des colonies. Le fait que cette réserve soit en grande partie constituée de microgynes pourrait s'expliquer, au moins en partie, par le faible coût énergétique de production de cette catégorie de femelles et par leur capacité de dispersion supérieure à celle des macrogynes (Lachaud et coll., 1999b), deux facteurs susceptibles de pouvoir compenser leur capacité reproductrice plus faible.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Luc Passera pour ses commentaires et suggestions lors de la révision de ce manuscrit. Nous remercions également J. Antonio López Méndez et J. Alvaro García Ballinas pour leur aide lors de la récolte et du tri des nids. Ce travail a été réalisé grâce à l'appui financier du CONACyT (Projet 28869N).

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.
- Buschinger, A., 1968. Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera Formicidae). *Insectes soc.* 15: 217-226.
- Buschinger, A., 1979. Functional monogyny in the American Guest ant *Formicoxenus hirticornis* (Emery) (= *Leptothorax hirticornis*), (Hym. Form.). *Insectes soc.* 26: 61-68.
- Buschinger, A., A. Francoeur and K. Fisher, 1980. Functional monogyny, sexual behavior, and karyotype of the guest ant, *Leptothorax provancheri* Emery (Hymenoptera Formicidae). *Psyche*. 87: 1-12.
- 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.
- Fletcher, D.J.C. and K.G. Ross, 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 30: 319-343.
- Jaisson, P., D. Fresneau and J.-P. Lachaud, 1988. Individual traits of social behavior in ants. In: *Inter-individual behavioral variability in social insects* (R.L. Jeanne, Ed.). Westview Press, Boulder, Colorado. pp. 1-51
- Keller, L. (Ed.), 1993. *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford University Press, Oxford. 439 pp.
- Lachaud, J.-P., A. Cadena, G. Pérez-Lachaud and B. Schatz, 1999a. Polygynie et stratégies reproductrices chez une ponérine néotropicale, *Ectatomma ruidum*. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 12: 53-59.
- Lachaud, J.-P., A. Cadena, B. Schatz, G. Pérez-Lachaud and G. Ibarra-Núñez, 1999b. Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Oecologia* 120: 515-523.
- Lachaud J.-P. and A. Dejean, 1991. Étude critique de la fondation des colonies en claustration totale chez les ponérines du genre *Brachyponera*. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 7: 59-66.
- Peeters, C., 1987. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes soc.* 34: 75-86.
- Pratt S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- Rissing, S.W., G.B. Pollock, M.R. Higgins, R.H. Hagen and D.R. Smith, 1989. Foraging specialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens. *Nature* 338: 420-422.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, V. Fourcassié and G. Beugnon, 1998. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 11: 103-107.
- 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.
- Tschinkel, W.R. and D.F. Howard, 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 297-310.

DIVERSITÉ DE LA MYRMÉCOFAUNE (PONERINAE ET CERAPACHYINAE) DANS LES AGROSYSTÈMES DE CAFÉ ET CACAO AU MEXIQUE

Jean-Paul LACHAUD^{1,2} & J. Alvaro GARCÍA BALLINAS¹

¹ L.E.C.A., FRE-CNRS 2382, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France

² ECOSUR, Tapachula, Mexique

Résumé: Bien que la myrmécofaune tropicale présente une grande diversité d'espèces, elle a été jusqu'ici très peu étudiée au Mexique. Ainsi, pour le Chiapas, le plus vaste état de la zone néotropicale du sud du Mexique, la plus récente étude sur le sujet (1996) ne fait mention que de 18 espèces appartenant aux sous-familles Ponerinae et Cerapachyinae, sur les 55 rapportées pour l'ensemble du Mexique. Un grand nombre de récoltes, réalisées essentiellement dans des agrosystèmes de café et cacao du Chiapas au cours des cinq dernières années, nous ont conduit à présenter une liste plus actualisée des espèces de ces deux sous-familles. Au total, 30 espèces de Ponerinae et de Cerapachyinae ont pu être séparées, dont 28 en plantations de café et de cacao. Ces 28 espèces, réparties en 12 genres, représentent 72% des espèces (n = 39) de ces deux sous-familles connues actuellement pour l'ensemble de l'état. Près de la moitié sont rapportées pour la première fois pour le Chiapas. Bien que l'on ne puisse avoir une idée exacte de la richesse de la myrmécofaune en zone de forêt du fait du manque de données pour ce type de biotope, la diversité en espèces de Ponerinae et de Cerapachyinae dans les agrosystèmes de café et de cacao, apparaît exceptionnellement importante par rapport à ce qui est connu dans d'autres régions d'Amérique Centrale. Ces données semblent renforcer l'hypothèse selon laquelle, dans les zones tropicales fortement perturbées par l'activité humaine, certains agrosystèmes pourraient jouer le rôle de «réservoirs» de la biodiversité du fait de l'utilisation de techniques agricoles traditionnelles, moins dommageables pour l'environnement.

Mots-clés: Biodiversité, fourmis, café, cacao, Chiapas.

Abstract: Biodiversity of the ant fauna (Ponerinae and Cerapachyinae) in Mexican coffee and cocoa agroecosystems

Despite the great diversity of species reported for tropical regions, ant fauna was poorly studied in Mexico. In Chiapas, the largest Mexican State of the Neotropical southern zone, the most recent review in 1996 reported only 18 species of ponerine and cerapachyine ants out of 55 known for Mexico. Numerous field collections were performed, merely in coffee and cocoa agroecosystems, during the five last years. They allowed us to bring up to date a more representative list of species for both subfamilies. Out of 30 ponerine and cerapachyine ant species recognized 28, distributed in 12 genera, were found in coffee and cocoa plantations. Nearly half of them are reported for the first time for Chiapas. They account for 72% of all species (n = 39) of both subfamilies reported for Chiapas at the present time. Even if the species richness of the ant fauna in Southern Mexican rain forests remains almost unknown, species diversity in coffee and cocoa agroecosystems looks exceptionally high by comparison with what is known for other agroecosystems of Central America. These data tend to support the hypothesis that, in tropical zones strongly disturbed by human activity, some agroecosystems may serve as 'biodiversity reservations' due to the use of traditional agricultural practices, less damaging for the environment.

Key words: Biodiversity, ants, coffee, cocoa, Chiapas.

INTRODUCTION

Du fait de leur comportement prédateur et de l'action stabilisatrice et/ou régulatrice qui en résulte sur les populations d'insectes ravageurs, de nombreuses espèces de fourmis présentent un intérêt évident dans divers agrosystèmes comme agents potentiels de contrôle biologique (Room, 1973 ; Carroll et Risch, 1990 ; Way et Khoo, 1992). Les fourmis des sous-familles Ponerinae et Cerapachyinae, notamment, présentent un intérêt

tout particulier dans les agrosystèmes tropicaux du fait que toutes les espèces connues ont un régime essentiellement carnivore (Hölldobler, 1982 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Lachaud et Dejean, 1994).

Afin d'estimer l'impact de prédation de ces fourmis dans les agrosystèmes pérennes du Soconusco (principale région agricole du Chiapas au Mexique) et afin d'évaluer l'influence du biotope et des pratiques agricoles sur la diversité des espèces de ces deux sous-familles, de nombreuses récoltes ont été réalisées en plantations de café et de cacao au cours des dernières années. La quantité d'espèces nouvellement signalées pour cette région tant dans nos propres récoltes qu'en ce qui concerne les rapports d'autres auteurs, nous ont incité à établir une liste actualisée des Ponerinae et Cerapachyinae du Chiapas qui puisse rendre compte, mieux que par le passé, à la fois de la réelle diversité de ces deux sous-familles pour l'état du Chiapas et de l'importance des agrosystèmes de café et cacao comme "réservoirs naturels" de la biodiversité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les récoltes, échelonnées sur différentes périodes au cours des 5 dernières années, ont été réalisées dans plusieurs plantations : diverses parcelles expérimentales de café et de cacao de la Station Expérimentale de l'INIFAP de Rosario Izapa (district de Cacahoatan), plantation de cacao du "Rancho San Antonio (Izapa, district de Tuxtla Chico), plantations de café des "Fincas" : Hamburgo, Irlanda, San José la Victoria, Santa Elena et El Zapote (district de Tapachula).

Trois méthodes de récoltes ont été utilisées principalement : 1) aspirateur D-Vac ; 2) pièges avec appât ou miel ; 3) méthode directe ou manuelle. De plus, on a pris en compte l'ensemble du matériel constitué par les fourmis utilisées comme proies par deux espèces de ponérines du genre *Ectatomma*, particulièrement abondantes et actives dans ces plantations (cf. Lachaud et coll., 1996).

Après séparation du matériel au laboratoire, les fourmis récoltées ont été conservées dans de l'alcool à 80% puis déterminées à l'aide des clés taxonomiques correspondant à chaque genre ou envoyées dans d'autres laboratoires pour identification.

RÉSULTATS

Au total, près de 15 000 spécimens ont été récoltés dont plus des deux tiers ont pu être examinés et déterminés à ce jour. Trente espèces ont pu être séparées : 28 Ponerinae et 2 Cerapachyinae. En se limitant aux seuls cas des Ponerinae et des Cerapachyinae présentes dans les agrosystèmes de café et cacao, 28 espèces ont pu être différenciées, distribuées en 12 genres : *Anochetus*, *Cerapachys*, *Discothyrea*, *Leptogenys*, *Platythyrea* et *Prionopelta* avec une seule espèce chacune ; *Ectatomma*, *Hypoponera* et *Proceratium* avec 2 espèces chacune ; *Odontomachus* avec 4 espèces ; *Pachycondyla* y *Gnamptogenys* avec 6 espèces chacune. Sur ces 28 espèces, au moins 13 sont rapportées pour la première fois pour le Chiapas et l'une d'elles (*Gnamptogenys haenschi* Emery) est signalée pour la première fois au Mexique (Tableau 1). Ces 13 espèces sont réparties en 8 genres dont 6 sont rapportés pour la première fois pour le Chiapas (*Anochetus*, *Cerapachys*, *Discothyrea*, *Leptogenys*, *Prionopelta* et *Proceratium*).

Par ailleurs, il convient de signaler qu'une espèce de Cerapachyinae, pour le moment encore indéterminée, appartenant au genre *Acanthostichus* (Tableau 1), a été récoltée dans un autre type de biotope (près de la localité de Morelos, district de Tapachula) et constitue la première mention de ce genre pour le Chiapas. Cette dernière espèce, ainsi que les rares exemplaires de *Cerapachys* sp. rencontrés en plantation de cacao, sont les premiers représentants de la sous-famille des Cerapachyinae rapportés pour le Chiapas.

Les échantillonnages réalisés au Chiapas, notamment en zone de forêt humide, par d'autres auteurs ont été, jusqu'à présent, beaucoup trop réduits pour permettre d'avoir une idée exacte de la richesse véritable de la myrmécofaune dans ce type de biotope. Toutefois, si l'on considère le nombre d'espèces de Ponerinae et de Cerapachyinae rencontrées dans les agrosystèmes de café et de cacao, la diversité en espèces dans ce type d'agrosystème apparaît particulièrement importante puisqu'elles représentent près de

72% des 39 espèces de ces deux sous-familles actuellement rapportées (cf. cette étude, Tableau 1) pour l'ensemble de l'état du Chiapas.

Café - Cacao	<p><i>Anochetus mayri</i> Emery (c) <i>Cerapachys</i> sp. (c) <i>Discothyrea</i> sp. (c) <i>Ectatomma ruidum</i> Roger <i>E. tuberculatum</i> (Olivier) <i>Gnamptogenys continua</i> (Fr. Smith) (c) <i>G. haenschi</i> Emery (m) <i>G. hartmani</i> (Wheeler) (c) <i>G. regularis</i> Mayr (c) <i>G. striatula</i> Mayr <i>G. sulcata</i> (Fr. Smith) (c) <i>Hypoponera</i> sp. 1 <i>H.</i> sp. 2 <i>Leptogenys</i> sp. (c) <i>Odontomachus brunneus</i> (Patton) (c) <i>O. laticeps</i> Roger <i>O. opaciventris</i> Forel <i>O. yucatecus</i> Brown <i>Pachycondyla apicalis</i> (Latreille) <i>Pa. stigma</i> (Fabricius) <i>Pa. unidentata</i> Mayr <i>Pa. villosa</i> (Fabricius) <i>Pa.</i> sp. 1 (peut-être <i>P. crenata</i> ou <i>P. lineaticeps</i>) <i>Pa.</i> sp. 2 (peut-être <i>P. crenata</i> ou <i>P. lineaticeps</i>) <i>Platythyrea punctata</i> Fr. Smith <i>Prionopelta modesta</i> Forel (c) <i>Proceratium</i> sp. (c) <i>Pr.</i> sp. 2 (c)</p>
Autre (essentiellement la zone de forêt humide)	<p><i>Acanthostichus</i> sp. (c) <i>Belonopelta deletrix</i> Mann <i>Cryptopone</i> sp. <i>Gnamptogenys mordax</i> (Fr. Smith) <i>G. strigata</i> (Norton) <i>Hypoponera nitidula</i> (Emery) <i>H.</i> sp. 3 <i>Odontomachus</i> sp. (c) <i>Pachycondyla crenata</i> (Roger) <i>P. harpax</i> (Fabricius) <i>P. lineaticeps</i> Mayr <i>P. obscuricornis</i> Emery <i>Typhlomyrmex rogenhoferi</i> Mayr</p>

Tableau 1. Liste des Ponerinae et Cerapachyinae du Chiapas. (c): espèce nouvelle pour le Chiapas d'après nos données. (m): espèce nouvelle pour le Mexique d'après nos données.

Table 1. Ponerine and cerapachyine ants list from Chiapas. (c): first report for Chiapas from our data. (m): first report for Mexico from our data.

DISCUSSION

Bien que la myrmécophage tropicale soit réputée pour présenter une grande richesse et une grande diversité d'espèces (Kempf, 1972 ; Brandão, 1991 ; Bolton, 1994), cette fau-

ne a été jusqu'ici très peu étudiée. Ceci est notamment le cas pour la zone néotropicale du Mexique (avec cependant une exception notable pour l'état de Veracruz, voir Quiroz-Robledo et Valenzuela-González, 1995), ce qui conduit à sous-estimer l'état réel de la biodiversité dans ces régions. Cette lacune est plus particulièrement évidente pour les états de grande superficie et présentant une forte diversité géophysique comme c'est le cas pour le Chiapas.

Dans la synthèse la plus récente réalisée sur la biodiversité des fourmis au Mexique (Rojas, 1996), seulement 85 espèces (toutes sous-familles confondues) avaient été rapportées pour la totalité de l'état du Chiapas. Sur ces 85 espèces, seulement 17 espèces de Ponerinae avaient été relevées et aucune de Cerapachyinae soit, au total, un peu moins du tiers de l'ensemble des espèces de ces deux sous-famille rapporté pour tout le pays (Rojas, 1996). Actuellement, et en dépit du fait que nos récoltes se soient limitées à une zone extrêmement réduite, à seulement deux types d'agrosystèmes et essentiellement aux espèces terricoles diurnes, le nombre d'espèces de Ponerinae et de Cerapachyinae présentes dans le Chiapas peut être estimé à un peu plus de la moitié des 72 espèces de ces deux sous-familles connues pour l'ensemble du Mexique (Tableau 2).

Origine de la récolte	Estimation antérieure (1996)	Estimation actuelle (2000)
Mexique	55 espèces (19 genres)	72 espèces (20 genres)
Chiapas	17 espèces (9 genres)	39 espèces (16 genres)
Café et cacao	??	28 espèces (12 genres)

Tableau 2. *Évolution des estimations de diversité en espèces et en genres pour les Ponerinae et les Cerapachyinae, dans le Mexique et dans le Chiapas. Estimation antérieure d'après les données de P. Rojas (1996). Estimation actuelle d'après nos propres données et la bibliographie récente.*

Table 2. *Changes in the estimated species and genera diversity of ponerine and cerapachyine ants from Mexico and Chiapas. Previous estimation from P. Rojas (1996). Actual estimation from our data and recent reports.*

Compte tenu du fait que Ponerinae et Cerapachyinae sont loin d'être les sous-familles les plus importantes (en termes de richesse en espèces) parmi les 8 sous-familles présentes en zone néotropicale (Bolton, 1994, 1995), un tel accroissement du nombre d'espèces rapportées pour le Chiapas ($\approx 130\%$) permet raisonnablement d'avancer un chiffre de plus de 200 espèces de fourmis pour l'ensemble de l'état. Dans la mesure où elle serait confirmée, cette estimation placerait le Chiapas au premier rang parmi les états mexicains quant à la biodiversité de la myrmécofaune.

Des études récentes réalisées au Costa Rica et au Nicaragua et portant sur l'analyse des effets des techniques agricoles sur la biodiversité (Perfecto et Snelling, 1995 ; Perfecto et coll., 1996, 1997) ont suggéré que certains agrosystèmes comme ceux de café pourraient favoriser la conservation de la biodiversité, en particulier en ce qui concerne les fourmis, du fait de l'utilisation de techniques agricoles traditionnelles associées à l'utilisation de la polyculture et d'une grande variété d'arbres assurant l'ombrage. Nos résultats permettent de confirmer cette hypothèse pour le Mexique et de l'étendre à d'autres agrosystèmes traditionnels, comme ceux de cacao, relativement peu perturbés en comparaison avec la couverture végétale d'origine. L'importante diversité spécifique rencontrée en plantations de café et cacao, permet de conforter l'idée que de tels agrosystèmes puissent fonctionner comme des "réservoirs naturels" de biodiversité.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Luis Quiroz (Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz, Mexique) pour son aide dans la détermination des espèces des genres *Anochetus*, *Odontomachus* et *Gnamptogenys*. Nous

remercions également J. Antonio López Méndez et Alex Cadena pour leur aide lors des récoltes. Ce travail a été réalisé grâce à l'appui financier du CONACyT (Projet 28869N).

RÉFÉRENCES

- Bolton, B., 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge Mass., 222 pp.
- Bolton, B., 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge Mass., 504 pp.
- Brandão, C. R. F., 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Rev. Bras. Entomol.* 35: 319-412.
- Carroll, C. R. and S. J. Risch, 1990. An evaluation of ants as possible candidates for biological control in tropical annual agroecosystems. In: *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture* (S.R. Gliessman, Ed.), Springer-Verlag, New York. Ecological Studies and Synthesis, vol. 78, pp. 30-46.
- Hölldobler, B., 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys*. *Psyche* 89: 3-24.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Harvard, Mass., 732 pp.
- Kempf, W. W., 1972. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Stud. Entomol. (N.S.)* 15: 3-344.
- 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., 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.
- Perfecto, I., P. Hansen, J. Vandermeer and V. Cartín, 1997. Arthropod diversity loss and the technification of a tropical agroecosystem. *Conserv. Biodiv.* 6: 935-945.
- Perfecto, I., R.A. Rice, R. Greenber and M.E. Van der Voort, 1996. Shade coffee as refuge of biodiversity. *BioScience* 46: 598-608.
- Perfecto, I. and R. Snelling, 1995. Biodiversity and tropical ecosystem transformation: ant diversity in the coffee agroecosystem in Costa Rica. *Ecol. Applic.* 5: 1084-1097.
- Quiroz-Robledo, L. and Valenzuela-González J., 1995. A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Southwest. Entomol.* 20: 203-213.
- Rojas Fernández, P., 1996. Fornicidae (Hymenoptera). In: *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento* (J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete and E. González Soriano, Eds), UNAM: México. pp 483-500.
- Room, M.P., 1973. Control by ants of pest situations in tropical tree crops: A strategy for research and development. *Papua New Guin. Agric. J.* 24: 98-104.
- Way, M.J. and K.C. Khoo, 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 479-503.

FOURMIS PONÉRINES ASSOCIÉES AUX PARASITOÏDES DU GENRE *KAPALA* CAMERON (HYMENOPTERA, EUCHARITIDAE)

Jean-Paul LACHAUD^{1,2} & Gabriela PÉREZ-LACHAUD²

¹ L.E.C.A., FRE-CNRS 2382, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France

² ECOSUR, Tapachula, Mexique

Résumé: Les guêpes eucharitides de la sous-famille des Eucharitinae sont des parasitoïdes spécifiques de diverses espèces de fourmis. Bien que le genre *Kapala* Cameron soit le plus fréquent des 7 genres d'Eucharitinae connus en Amérique Centrale, les informations concernant sa biologie et son comportement restent très réduites et les deux seuls hôtes connus se réfèrent à des fourmis ponérines de grande taille : *Odontomachus insularis* et *Pachycondyla crassinoda*. Au cours de plusieurs campagnes de récolte de colonies de ponérines, menées pendant 3 ans dans le sud du Mexique, la dissection de tous les cocons rencontrés et l'examen sous loupe binoculaire d'un échantillon ou de la totalité des larves ont été réalisés de façon systématique. Huit nouvelles espèces hôtes ont pu être mises en évidence : trois du genre *Odontomachus* Latreille (*O. brunneus*, *O. laticeps* et *O. opaciventris*), une du genre *Pachycondyla* Fr. Smith (*P. stigma*) et quatre autres appartenant à deux genres nouveaux en tant qu'hôtes, *Gnamptogenys* Roger (*G. regularis*, *G. striatula* et *G. sulcata*) et *Ectatomma* Fr. Smith (*E. ruidum*). Le taux de parasitisme est faible dans la plupart des cas. Mais pour certaines associations, comme celle concernant *K. sulcifacies* et *E. ruidum*, il peut atteindre des valeurs très importantes (jusqu'à deux tiers des nids d'une population). À la différence des autres genres d'eucharitides qui présentent une gamme réduite d'hôtes potentiels, la diversité des genres hôtes rencontrée pour *Kapala* est très importante. Cette diversité, associée au fait que ces genres hôtes sont parmi ceux de ponérines du continent américain qui présentent la distribution la plus importante, pourrait expliquer, au moins en partie, la prédominance du genre *Kapala* Cameron parmi les Eucharitinae d'Amérique Centrale.

Mots-clés: Fourmis hôtes, parasitoïdes, associations, Mexique.

Abstract: Ponerine ants associated with parasitoid wasps of the genus *Kapala* Cameron (Hymenoptera, Eucharitidae).

Eucharitid wasps of the subfamily Eucharitinae are specific parasitoids of various ant species. Although genus *Kapala* Cameron is the most common of the seven eucharitine wasp genera known for Central America, information dealing with both its biology and behavior is very scarce. The only host species reported until now concerned two large ponerine ant species: *Odontomachus insularis* and *Pachycondyla crassinoda*. Various field collections of ponerine ant colonies were performed over 3 years in Southern Mexico. Dissection of all the cocoons collected and examination through a dissecting microscope of the totality or of a sample of larvae were systematically realized. Eight new associations are reported, all involving ponerine ant species: three of the genus *Odontomachus* Latreille (*O. brunneus*, *O. laticeps* and *O. opaciventris*), one of the genus *Pachycondyla* Fr. Smith (*P. stigma*), four other belonging to two new host genera, *Gnamptogenys* Roger (*G. regularis*, *G. striatula* and *G. sulcata*) and *Ectatomma* Fr. Smith (*E. ruidum*). The rate of parasitism is generally reduced but, for some associations like that concerning *K. sulcifacies* and *E. ruidum*, it can reach considerable values (up to two thirds of all the nests in a population). In contrast with other eucharitid genera which present a limited range of potential hosts, the diversity of ant host genera found for *Kapala* is very high. Combined with the fact that these ant genera are the most widely distributed among New World ponerine ants, it could account for the dominant status of the genus *Kapala* Cameron among the eucharitine wasps of Central America.

Key words: Ant hosts, parasitoids, associations, Mexico.

INTRODUCTION

A la différence de la plupart des hyménoptères parasitoïdes, les Eucharitidae, tout comme les Trigonalysidae ou les Perilampidae, ne pondent pas directement sur ou à pro-

ximité de leur hôte mais à une certaine distance, sur certaines plantes qui servent d'hôte primaire (Quicke, 1997). C'est le premier stade larvaire, appelé "planidium", qui va chercher activement son hôte, en l'occurrence le plus souvent une fourmi, profitant du passage d'une ouvrière venant fourrager pour s'accrocher sur elle et se faire transporter par phorésie jusqu'au nid-hôte. Là, le planidium change de support pour s'accrocher à une larve dont il va attendre la nymphose pour commencer à s'alimenter à ses dépens et à se développer (Clausen, 1941 ; Johnson et coll., 1986 ; Heraty, 1994b). Les adultes, une fois éclos, cherchent à quitter rapidement le nid, parfois aidés en cela par les ouvrières qui, dans un premier temps, ne sont jamais agressives vis-à-vis du parasitoïde (vraisemblablement du fait de l'existence d'un camouflage chimique chez ce dernier) mais le deviennent au bout de quelques dizaines d'heures (Vander Meer et coll., 1989 ; Lachaud et coll., 1998a, b ; Howard et coll., soumis).

En Amérique Centrale, il existe seulement deux sous-familles d'Eucharitidae (Heraty, 1995) : les Oraseminae avec un seul genre (*Orasema* Cameron) et les Eucharitinae avec sept genres (*Dilocantha* Shipp, *Isomerula* Cameron, *Kapala* Cameron, *Lophyrocera* Cameron, *Obeza* Heraty, *Pseudochalcura* Ashmead et *Pseudometagea* Ashmead). Les différentes espèces de cette sous-famille des Eucharitinae sont toutes des parasitoïdes exclusifs de fourmis et plus particulièrement des sous-familles Formicinae, Myrmeciinae et Ponerinae dont les nymphes tissent un cocon (Clausen, 1941 ; Heraty et Darling, 1984 ; Heraty, 1994a). Bien que *Kapala* soit le genre d'Eucharitinae le plus communément récolté en zone néotropicale, la taxonomie de ce groupe est délicate et peu d'espèces ont pu être identifiées formellement (à peine une vingtaine sur les 50 espèces estimées) du fait d'une variabilité morphologique très élevée tant au sein d'une même espèce qu'entre espèces différentes (Heraty et Woolley, 1993). Par ailleurs, l'information disponible sur le comportement des espèces de ce genre, ainsi que sur leur biologie et leur écologie, est extrêmement réduite. Jusqu'à présent seulement deux espèces de fourmis-hôtes ont pu être rapportées pour ce genre. Toutes les deux concernent des fourmis ponérines de grande taille : *Odontomachus insularis* (en association avec *K. terminalis*, Clausen, 1941) et *Pachycondyla crassinoda* (en association avec *K. cuprea*, Myers, 1931).

Depuis 1994, le développement au Mexique d'un programme de recherche centré sur l'étude de l'impact de prédation des fourmis ponérines dans les agrosystèmes pérennes du Soconusco (principale région agricole du Chiapas au Mexique), nous a conduit à réaliser un grand nombre de récoltes (cf. Lachaud et García Ballinas, ce volume). L'analyse détaillée de la composition des nids récoltés nous a permis de mettre en évidence huit nouvelles associations impliquant différentes espèces de *Kapala* et leurs hôtes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Plusieurs centaines de nids de Ponerinae ont été récoltés dans la région du Soconusco, dans le sud du Mexique (état du Chiapas), au cours de plusieurs campagnes échelonnées sur différentes périodes entre juillet 1997 et août 2000. Ces récoltes ont été réalisées dans différents biotopes : parcelles expérimentales de café et de cacao de la Station Expérimentale de l'INIFAP de Rosario Izapa (district de Cacahoatan), plantation de cacao du "Rancho San Antonio" (Izapa, district de Tuxtla Chico), plantations de café des "Fincas" "Santa Elena" et "El Zapote" (district de Tapachula), plantation de bananiers de la "Finca Santa Lucrecia" (district de Ciudad Hidalgo), ancienne plantation de coton près de la localité "Ejido Morelos" (district de Puerto Madero).

Après séparation du matériel au laboratoire et détermination de la composition des nids (y compris la présence éventuelle d'adultes d'Eucharitidae), la dissection de tous les cocons rencontrés et l'examen sous loupe binoculaire d'un échantillon ou de la totalité des larves ont été réalisés de façon systématique.

Les fourmis récoltées ont été conservées dans de l'alcool à 80%, puis déterminées à l'aide des clés taxonomiques correspondant à chaque genre ou envoyées dans d'autres laboratoires pour identification. Les différentes espèces d'Eucharitidae sont actuellement en cours de détermination au département d'Entomologie de l'Université de Californie à Riverside (Californie, USA).

RÉSULTATS

En trois ans, 602 colonies complètes de ponérines ont été récoltées, appartenant à 20 espèces différentes sur les 39 rapportées pour le Chiapas (cf. Lachaud et García Ballinas, ce volume).

L'analyse de la composition de ces colonies et la dissection des cocons ont permis de découvrir chez neuf espèces de ponérines la présence de dix espèces d'Eucharitidae. Huit de ces associations concernent le genre *Kapala* Cameron (Tableau 1) : trois du genre *Odontomachus* Latreille (*O. brunneus*, *O. laticeps* et *O. opaciventris*), une du genre *Pachycondyla* Fr. Smith (*P. stigma*) et quatre autres appartenant à deux genres nouveaux en tant qu'hôtes, *Gnamptogenys* Roger (*G. regularis*, *G. striatula* et *G. sulcata*) et *Ectatomma* Fr. Smith (*E. ruidum*). Les deux autres associations concernent les genres *Dilocantha* Shipp et *Isomerula* Cameron qui parasitent les cocons d'*Ectatomma tuberculatum* (cf. Cook, 1905 ; Lachaud et coll., 1998b).

Espèces de fourmis récoltées (nombre de nids étudiés)	Eucharitidae présents (taux de parasitisme)*
<i>Ectatomma ruidum</i> (n = 304) <i>E. tuberculatum</i> (n = 54)	<i>Kapala sulcifacies</i> (65,8%) <i>Dilocantha lachaudii</i> (59,3%) et <i>Isomerula coronata</i> (1,9%)
<i>Gnamptogenys regularis</i> (n = 1) <i>G. striatula</i> (n = 34) <i>G. sulcata</i> (n = 91)	<i>Kapala</i> sp.2 (100%) <i>Kapala</i> sp.5 (26,5%) <i>Kapala</i> sp.1 (31,9%)
<i>Hypoponera</i> sp.1 + sp.2 (n = 5) <i>Leptogenys</i> sp. (n = 4)	- -
<i>Odontomachus brunneus</i> (n = 5) <i>O. laticeps</i> (n = 19) <i>O. opaciventris</i> (n = 4) <i>O. dontomachus</i> sp. (n = 18) <i>O. yucatecus</i> (n = 3)	<i>Kapala</i> sp.3 (20%) <i>Kapala</i> sp.6 (15,8%) <i>Kapala</i> sp.4 (50%) - -
<i>Pachycondyla apicalis</i> (n = 11) <i>P. crenata</i> ? (n = 2) <i>P. lineaticeps</i> ? (n = 2) <i>P. stigma</i> (n = 33) <i>P. unidentata</i> (n = 4)	- - - <i>Kapala</i> sp.7 (9,1%) -
<i>Plathytyrea punctata</i> (n = 7) <i>Proceratium</i> sp. (n = 1)	- -

Tableau 1. Liste des Ponerinae dont des nids complets ont été récoltés et des espèces d'Eucharitidae associées. * nombre de nids infestés / nombre de nids observés.

Table 1. List of ponerine ant species collected (nests completely excavated) and of eucharitid species found in association. * number of infested nests / number of studied nests.

DISCUSSION

Même si la présence d'Eucharitidae indéterminés avait déjà été signalée au Venezuela par Latke (1990) chez *Gnamptogenys annulata* (p. 8) et *G. horni* (p. 15), c'est la première fois que les genres *Ectatomma* et *Gnamptogenys* sont rapportés comme hôtes pour des espèces du genre *Kapala* Cameron.

Avec les huit nouvelles associations décrites ici, ce sont au total dix espèces de fourmis réparties dans quatre genres de Ponerinae qui sont maintenant connues pour servir d'hôtes à des espèces du genre *Kapala*. Ces chiffres sont bien supérieurs à ceux rencontrés pour les autres genres d'Eucharitinae d'Amérique Centrale (Heraty, 1995) qui, géné-

ralement, présentent une spécificité marquée vis-à-vis de leurs hôtes à l'échelle du genre (Wheeler et Wheeler, 1937 ; Clausen, 1941 ; Heraty, 1994b). Jusqu'ici, seul le genre *Orasema* (appartenant à la sous-famille des Oraseminae) avait été rapporté comme pouvant également s'attaquer à quatre genres de fourmis hôtes : *Solenopsis*, *Pheidole*, *Wasmannia* et *Formica* (Johnson et coll., 1986 ; Heraty, 1994a, b).

Dans le cas de *Kapala*, l'importance de cette diversité, associée au fait que les genres-hôtes soient parmi ceux de ponérines du continent américain qui présentent la distribution la plus large (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Bolton, 1994), pourrait expliquer, au moins en partie, la prédominance du genre *Kapala* Cameron parmi les Eucharitinae d'Amérique Centrale. De plus, bien que le taux de parasitisme soit faible dans la plupart des cas, dans certaines associations ce taux peut atteindre des valeurs très importantes (jusqu'à deux tiers des nids d'une population dans le cas de l'association *K. sulcifacies* et *E. ruidum* ou près d'un tiers dans le cas de l'association *Kapala* sp.1 et *G. sulcata*), ce qui favoriserait la dispersion des espèces concernées.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Luis Quiroz (Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz, Mexique) pour son aide dans la détermination des espèces des genres *Odontomachus* et *Gnamptogenys*. Nous remercions également J. Antonio López Méndez, J. Alvaro García Ballinas et Alex Cadena pour leur aide lors des récoltes. Ce travail a été réalisé grâce à l'appui financier du CONACyT (Projet 28869N).

RÉFÉRENCES

- Bolton, B., 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 222 pp.
- Clausen, C.P., 1941. The habits of Eucharidae. *Psyche* 48: 57-69.
- Cook, O.F., 1905. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting kelep of Guatemala. *USDA Technical series, n° 10*, pp. 1-55.
- Heraty, J.M., 1994a. Biology and importance of two Eucharitid parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis*. In: *Exotic Ants. Biology, Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams Ed.), Westview Press, Boulder. pp. 104-120.
- Heraty, J.M., 1994b. Classification and evolution of the Oraseminae in the Old World, including revisions of two closely related genera of Eucharitinae (Hymenoptera: Eucharitidae). *Life Sci. Contrib. Roy. Ontario Museum* 157: 1-176.
- Heraty, J.M., 1995. Eucharitidae. In: *The Hymenoptera of Costa Rica* (P.E. Hanson and I.D. Gauld, Eds.), Oxford University Press, Oxford-New York-Tokyo. pp. 309-315.
- Heraty, J.M. and D.C. Darling, 1984. Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Syst. Entomol.* 9: 309-328.
- Heraty, J.M. and J.B. Woolley, 1993. Separate species or polymorphism: a recurring problem in *Kapala* (Hymenoptera: Eucharitidae). *Ann Entomol. Soc. Am.* 86: 517-531.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Howard, R.W., G. Pérez-Lachaud and J.-P. Lachaud, soumis. Cuticular hydrocarbons of *Kapala sulcifacies* (Cameron) (Hymenoptera: Eucharitidae) and its host, the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidae).
- Johnson, J.B., T.D. Miller, J.M. Heraty and F.W. Merickel, 1986. Observations on the biology of two species of *Orasema* (Hymenoptera: Eucharitidae). *Proc. Entomol. Soc. Washington* 88: 542-549.
- Lachaud, J.-P. and J.A. García Ballinas, 2001. Diversité de la myrmécofaune (Ponerinae et Cerapachyinae) dans les agrosystèmes de café et cacao au Mexique. *Actes Coll. Ins. Soc.* 14: 95-99.
- Lachaud, J.-P., G. Pérez-Lachaud and J.M. Heraty, 1998a. Observaciones sobre la asociación entre el parasitoide *Kapala* sp. (Hymenoptera: Eucharitidae) y su huesped la hormiga ponerina *Ectatomma ruidum* Roger. *Mem. 33 Congr. Nac. Entomol.* Acapulco, Guerrero, Mexico, pp. 177-182.
- Lachaud, J.-P., G. Pérez-Lachaud and J.M. Heraty, 1998b. Parasites associated with the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Formicidae): first host record for the genus *Dilocantha* (Hymenoptera, Eucharitidae). *Fla Entomol.* 81: 570-574.

- Lattke, J.E., 1990. Revisión del género *Gnamptogenys* Roger en Venezuela. *Acta Terram.* 2: 1-47.
- Myers, J.G., 1931. Descriptions and records of parasitic Hymenoptera from British Guiana and the West Indies. *Bull. Ent. Res.* 22: 267-277.
- Quicke, D.L.J., 1997. Parasitic wasps. Chapman & Hall, London.
- Vander Meer, R.K., D.P. Jouvenaz and D.P. Wojcik, 1989. Chemical mimicry in a parasitoid (Hymenoptera: Eucharitidae) of fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.* 15: 2247-2261.
- Wheeler, G.C. and E.W. Wheeler, 1937. New hymenopterous parasites of ants (Chalcidoidea: Eucharidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 30: 163-175.

RETICULITERMES SANTONENSIS EN TOURAINE : ÉTUDE EN MILIEU URBAIN

Jean-Luc MERCIER¹, Anne-Marie LE ROUX¹, Guy LE ROUX¹ & P. CARDIN²

¹ IRBI / DESCO, Faculté des Sciences et Techniques, Université de Tours, Parc de Grandmont, 37200 Tours

² Service Hygiène et Environnement, Mairie de Joué-Lès-Tours

Résumé: A la demande de certaines collectivités locales (mairies et Conseil Général), une étude de l'infestation de *Reticulitermes santonensis* a été entreprise en Indre-et-Loire, où dix-huit communes sont actuellement touchées. Après une première expérimentation effectuée sur la commune de Fondettes en 1998, une étude plus approfondie est en cours sur la commune de Joué-Lès-Tours. Elle vise à : 1) délimiter les zones termitées par un repérage visuel ; 2) évaluer la progression de l'infestation par la pose de témoins en périphérie de ces zones ; 3) faire le lien entre l'infestation et certaines activités humaines (bâtiment et travaux publics, création et entretien d'espaces verts publics ou privés) et/ou certaines caractéristiques du milieu (type de végétation, présence d'eau souterraine). Les résultats déjà obtenus ont montré que : 1) les zones réellement termitées sont nettement plus étendues que celles initialement considérées comme telles ; 2) si certaines habitations sont déjà attaquées jusqu'aux charpentes, la plupart des dégâts sont encore limités aux parcs et jardins (abris, arbres en végétation, souches, plantes d'ornement, tuteurs, clôtures, terreau, etc...) ; 3) l'efficacité des traitements en cours ou à venir est étroitement liée à l'attractivité des pièges utilisés ainsi qu'à la nécessité d'une action concertée des propriétaires privés et publics dans les moyens de traitement utilisés. Ces actions curatives ne sauraient être dissociées d'une action préventive dans toutes les zones susceptibles d'être atteintes.

Mots-clés: *Reticulitermes santonensis*, *distribution urbaine*, *infestation*.

Abstract: *Reticulitermes santonensis* in Touraine: a study in urban environment.

At local communities' request (town councils, regional council), a study on infestation by *Reticulitermes santonensis* was performed in Indre-et-Loire, where eighteen districts are concerned now. After a first experiment in the district of Fondettes in 1998, a thorough study has been carried out in the city of Joué-Lès-Tours. The aim of this study is: 1) visual delimitation of areas infested by *R. santonensis*; 2) estimation of infestation advance using monitoring devices at the periphery of those areas; 3) relationship between infestation and human activities (buildings and civil engineering, creation and maintenance of public or private green spaces) and/or some environmental features (kind of vegetation, underground water...). Results show that: 1) areas really infested by termites are clearly more extended than those initially known; 2) if several houses have been already attacked (including the frames), most of the damages are still localised to parks and gardens (shelters, stumps or even alive trees with foliage, ornamental plants, stakes, fences, compost...); the efficiency of actual or future treatments is closely linked to the attractiveness of pitfalls; 4) concerted actions of private or public owners is very important for establishing a global treatment truly efficient. These curative actions have to be associated to preventive measures in all areas where a risk of infestation exists.

Key words: *Reticulitermes santonensis*, *urban distribution*, *infestation*.

INTRODUCTION

En France, cinq espèces de termites du genre *Reticulitermes* ont été recensées (Clément et Bagnères, 1998):

- *R. grassei*, dans le sud-ouest, essentiellement au sud de la Garonne ;
- *R. banyulensis*, dans le Languedoc-Roussillon ;

- *R. lucifugus*, dans la région Provence-Côte d'Azur ;
- *R. corsicus*, cantonné à la Corse ;
- *R. santonensis*, dans le grand Centre-Ouest, jusqu'à la Région Parisienne.

Des zones de sympatrie existent dans certaines régions (Bordelais, Bouches-du-Rhône...). Jusqu'à présent, seul *R. santonensis* a été trouvé en Touraine. La dissémination de ce termitite souterrain se fait essentiellement par bouturage (Vieau, 1999). Le département d'Indre-et-Loire n'est que moyennement touché par l'infestation de *R. santonensis*, même si le problème est connu depuis une cinquantaine d'années et que 18 communes sont actuellement contaminées. Ces communes sont localisées surtout dans l'agglomération tourangelle, ainsi que dans le Sud-Ouest du département.

Suite 1) aux interrogations de certains particuliers inquiets des dégâts déjà subis par leur bien, 2) aux risques d'extension du fléau, 3) à la prise de conscience de plusieurs élus communaux et départementaux et de certains responsables administratifs et techniques auprès desquels nous sommes intervenus, une étude de terrain et de sensibilisation a été entreprise sur la commune de Joué-Lès-Tours à la demande de la municipalité.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Travail de terrain

Pour les différentes zones touchées ou susceptibles de l'être, les habitants ont été prévenus individuellement de la tenue d'une réunion d'information dans leur quartier. Nous leur avons exposé les caractéristiques biologiques de ces insectes, les dégâts occasionnés, les moyens de lutte existant à ce jour, ainsi que la démarche pratique de notre étude.

Après un second "boîtage" les prévenant de notre visite, nous avons commencé notre investigation systématique des jardins et sous-sols dans les zones concernées.

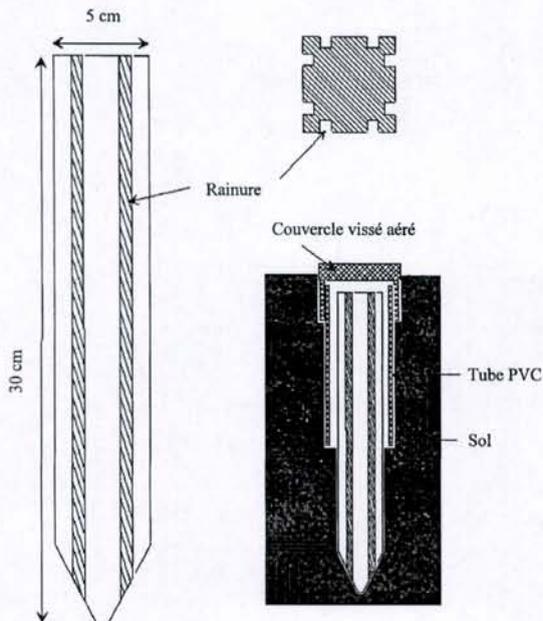


Figure 1. Pièges témoins utilisés dans la détection de *Reticulitermes santonensis* dans la ville de Joué-Lès-Tours

Dans les parcelles situées en périphérie des zones contaminées, ainsi que dans celles où aucune infestation n'a été décelée (individus, cordons ou dégâts), nous avons procédé à la pose de 100 pièges témoins d'infestation en bois de peuplier non traité dans les jardins des particuliers et dans les parcs communaux et départementaux, distants d'environ 20 mètres (Fig. 1). Le suivi de l'infestation potentielle est en cours : une visite de surveillance de ces pièges est effectuée tous les 6 mois.

Travail de sensibilisation générale

Parallèlement, un travail de sensibilisation au problème des termites dans le département a été mené auprès du grand public par l'intermédiaire des médias (presse écrite et télévision) et auprès des collectivités municipales et territoriales

- réunions d'information des personnels administratifs et techniques ;
- réunions de formation des personnels techniques des divers services concernés par le problème ("Espaces verts", service "Hygiène et Environnement", "Voirie"...);
- réunions de travail avec les instances territoriales, en vue de la mise au point d'un plan de lutte départemental.

RÉSULTATS

Travail de terrain (Figs 2 et 3)

L'étude de terrain a révélé 4 foyers différents (2 maisons isolées et deux zones plus étendues)

- Le secteur le plus important comprend plus de 50 propriétés touchées en plus du cimetière et d'un parc communal comprenant des espaces verts, une bibliothèque, une salle polyvalente, un collège et un lycée professionnel. Le tout s'étend sur environ 40 hectares.
- Le second foyer important s'étend sur une superficie d'environ 8 hectares et concerne une vingtaine de propriétés touchées à des degrés divers, ainsi que le parc d'un autre collège.

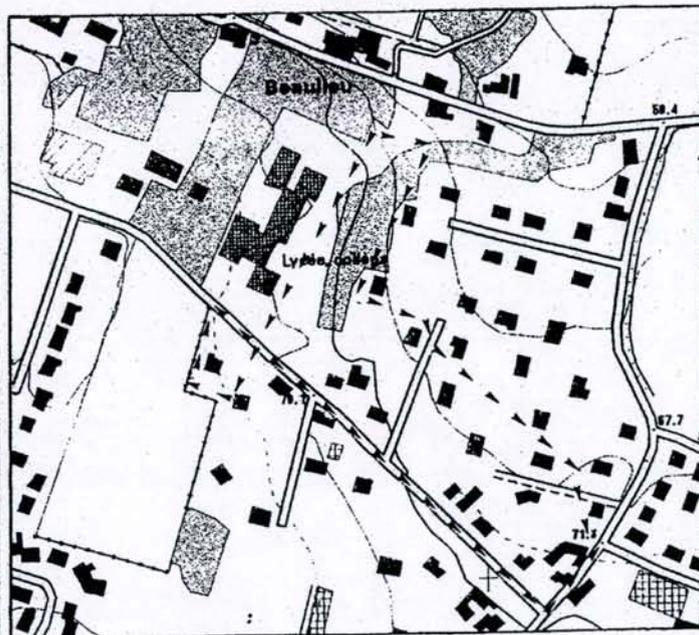
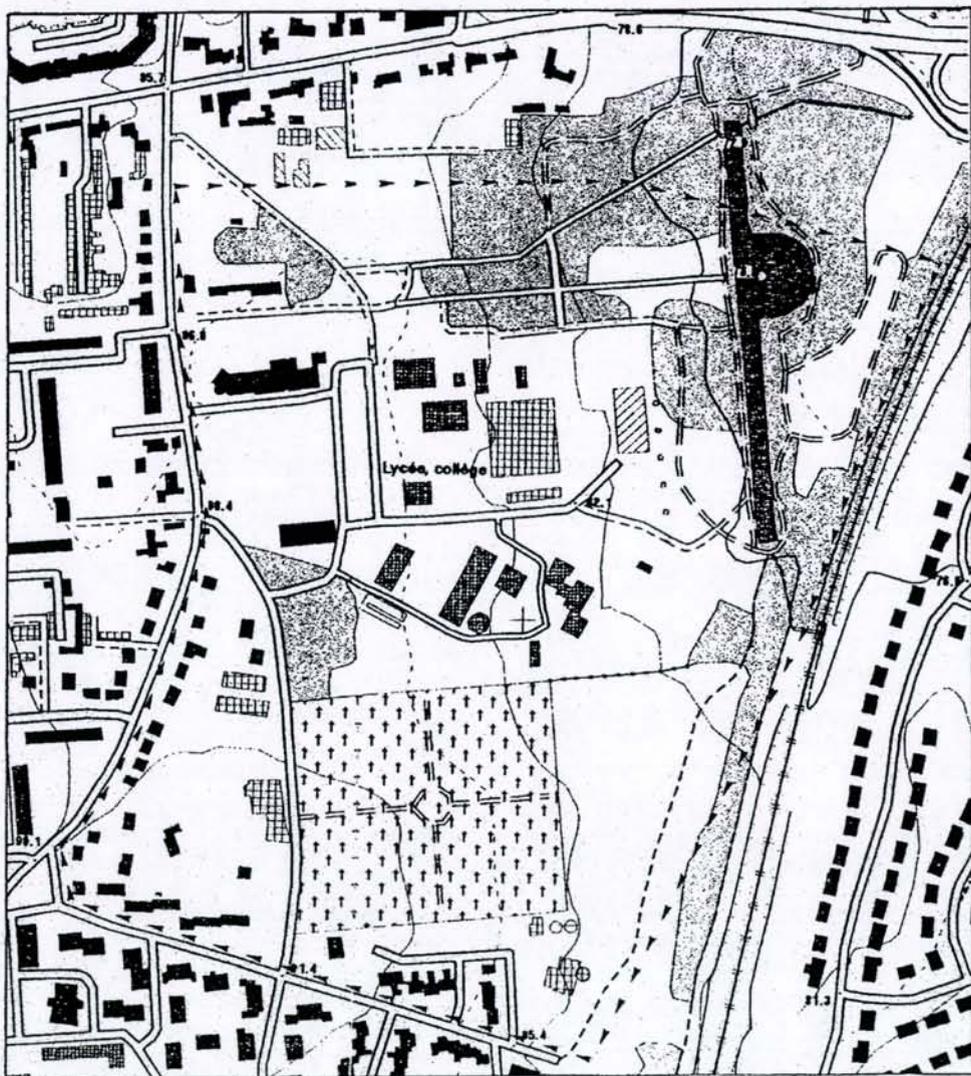
Les termites ont été observés surtout dans les terrains (parcs, cimetière, jardins) ; l'espèce vivant en colonies diffuses dans le sol, les ouvriers s'attaquent en priorité aux bois du sol et aux souches d'arbres. Les constructions infestées sont surtout atteintes au niveau des sous-sols, des vides sanitaires, des garages ou des rez-de-chaussée (plinthes, huisseries), plus rarement au niveau des étages et des charpentes.

Toutefois nous avons pu observer que *R. santonensis* s'attaquait aussi aux arbres sur pied en pleine végétation (saule pleureur, cerisiers, érables...) qui présentent généralement des blessures plus ou moins importantes (branches sectionnées, écorce arrachée), ainsi qu'aux plantes des massifs de fleurs (rosiers, géraniums).

Travail de sensibilisation

À Joué-Lès-Tours : Une centaine de personnes ont assisté aux réunions d'information; environ 80% d'entre elles étaient directement concernées par l'étude. Les conséquences directes se sont traduites par : 1) une prise de conscience de la part de ces personnes sur la nécessité de prendre des mesures de précaution particulières dans leurs propriétés (nettoyage des jardins, surveillance des fuites d'eau, surélévation des tas de bois stockés...); 2) un contact privilégié avec les habitants ayant facilité l'étude ; 3) une meilleure protection des particuliers contre les démarchages qui se sont multipliés après la médiatisation du problème.

Les responsables municipaux ont réellement affirmé leur volonté de trouver une solution à l'infestation sur la commune. Ils ont donc incité une centaine de leurs employés des services techniques à participer aux réunions de formation organisées sur le sujet. De même, une meilleure circulation de l'information a été mise en place de manière à permettre la coordination plus efficace, entre les différents services, concernant les mesures préventives et curatives à respecter (brûlage sur place des matériaux infestés, transports interdits, précautions nécessaires lors de la réalisation de travaux de voirie), dans la réalisation des projets développés par la municipalité.



Figures 2, 3. Délimitation des zones contaminées par *Reticulitermes santonensis* dans la ville de Joué-Lès-Tours. >>>

N



(Échelle : 1/5000)

Au niveau départemental : Le travail que nous avons effectué a débouché sur une prise de conscience au niveau intercommunal puis départemental. Nous avons ainsi été invités à participer à certaines manifestations comme une réunion "termite" de l'association des maires du département, le congrès des maires d'Indre-et-Loire, ou des réunions de concertation et de travail avec les responsables administratifs du Conseil général et de la Préfecture d'Indre-et-Loire.

Actions incitatives curatives et préventives

À la suite de nos réunions de travail, les municipalités et le Conseil Général ont décidé d'encourager les propriétaires à lutter contre les termites en finançant une partie des frais de traitement (30 à 40% pour le Conseil Général, 10 à 20% pour la ville de Joué-Lès-Tours). La mairie de Joué-Lès-Tours a créé une ligne budgétaire sur le problème des termites (c'est actuellement l'un des plus gros postes budgétaires du service "Hygiène-Environnement") ; elle a de plus mis un incinérateur à la disposition des particuliers et a mobilisé du personnel technique pour aider les particuliers à revenus modestes dans l'évacuation des déchets. Enfin, lorsque la loi "termite" a été votée (loi n° 99-471 du 8 juin 1999), la municipalité a pris un arrêté municipal, actuellement le plus précis existant sur le département.

DISCUSSION

L'étude sur Joué-Lès-Tours a confirmé que *R. santonensis* s'attaque aussi bien aux bois morts qu'aux arbres sur pied blessés. D'autre part, nous avons mis en évidence quelques aspects surprenants de cette infestation, comme la première observation de plants de géranium termités.

En France, les données connues sur les termites sont généralement des cas de présence ou d'absence sur une commune. Notre étude est le premier travail d'une telle ampleur réalisé au plan cadastral. Elle a ainsi montré une nette sous-estimation de l'étendue présumée de l'infestation par rapport aux résultats obtenus. Par contre-coup, ce travail a permis la mise en place d'actions visant à intégrer le problème au niveau départemental, par la recherche et la centralisation d'informations sur tout le département (environ 400 propriétés bâties ou non ont actuellement été recensées), ainsi que la mise en place de cellules de travail au niveau du Conseil Général et de la Préfecture.

L'étape suivante sera la mise en place d'un arrêté préfectoral dont la délimitation de toutes les zones infestées ou susceptibles de l'être du département sera basée sur des zonages cadastraux.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier la mairie de Joué-Lès-Tours pour son aide technique et financière, et plus particulièrement Mr Laurent Clisson, du Service "Hygiène-Environnement".

RÉFÉRENCES

- Clément, J.L. and A.G. Bagnères, 1998. Nymphetamine recognition in termites. In: *Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees and Termites* (R.K. Vander Meer, M. Breed, M. Winston and K.E. Espelie, Eds), Westview Press, Boulder. pp. 125-155.
- Vieau, F., 1999. Biologie comparée de *Reticulitermes santonensis* Feytaud et *Reticulitermes lucifugus* Rossi (Isoptera, Rhinotermitidae) en France : différences morphologiques entre les soldats, modes d'implantation urbaine et forestière, cycles reproducteurs. *Actes Coll. Insectes Sociaux 12*: 151-158.

**INDEX DES AUTEURS
INDEX TO AUTHORS**

Beugnon G.	pp. 13
Buhl J.	pp. 51
Cadena A.	pp. 81-87
Cammaerts M.-C.	pp. 61-65
Cardin P.	pp. 107
Chagné P.	pp. 13
Chazeau J.	pp. 1
Cherix D.	pp. 7-21-27
Daly-Schweitzer S.	pp. 81
De Vos L.	pp. 33
Dejean A.	pp. 75
Deligne J.	pp. 33-39-45
Delsinne T.	pp. 1
Deneubourg J.-L.	pp. 51-57
Fabre A.	pp. 75
Fourcassié V.	pp. 69
Freitag A.	pp. 27
García Ballinas J.	pp. 95
Grimal A.	pp. 51
Guisan A.	pp. 27
Hervier B.	pp. 45
Iniesto P.	pp. 39
Jeanson R.	pp. 57
Josens G.	pp. 39-45
Jourdan H.	pp. 1
Lacassagne C.	pp. 13
Lachaud J.-P.	pp. 81-87-95-101
Le Breton J.	pp. 69
Le Roux A.-M.	pp. 107
Le Roux G.	pp. 107
Maeder A.	pp. 21
Mercier J.-L.	pp. 107
Pérez-Lachaud G.	pp. 87-101
Richard F.-J.	pp. 75
Rivault C.	pp. 57

Schatz B.	pp. 81-87
Terwinghe E.	pp. 45
Théraulaz G.	pp. 51-57
Verbanck J.	pp. 39-45
von Aesch L.	pp. 7

INDEX DES MOTS-CLÉS

- Acanthostichus* sp., 95
Acnidotermes praus, 45
Acromyrmex versicolor, 87
 Adhésion au substrat, 75
 Agrégation, 57
 Altitude, 27
 Analyse cytologique, 33 ; des données, 27 ; génétique, 21
Anochetus mayri, 95
Anoplolepis gracilipes, 1
 Apprentissage : extinction de l', 61, 65 ; généralisation de l', 65 ; olfactif, 65 ; séquentiel, 13 ; spatial, 61 ; temporel, 61 ; visuel, 13, 65
 Arolium, 75
 Associations, 101 ; de femelles, 87
Astalotermes quietus, 45
Atta cephalotes, 7
 Auto-organisation, 51, 57
Belonopelta deletrix, 95
 Biodiversité (réservoir de), 95
Blattella germanica, 57
 Blattes, 57
Brachymyrmex obscurior, 1
 Cameroun, 75
Camponotus sp., 1
Cardiocondyla emeyri, 1
Cataglyphis cursor, 61 ; *fortis*, 13
Cephalotes rectangularis, 33, 45
 Cerapachyinae, 95
Cerapachys sp., 95
 Chiapas, 87, 95, 101
 Cognition spatiale, 13
 Communication, 69
 Compensation de détour, 13
 Compétition interspécifique, 1
 Comportements, 87 ; de recherche alimentaire, 61, 65, 69
 Conditionnement classique, 65
 Congo, 45
 Construction, 39, 45, 51
 Côte d'Ivoire, 39, 45
Crematogaster sp., 1, 75
Cryptopone sp., 95
Cubitermes crenulatus, 45 ; *fungifaber*, 45
Dendroctonus micans, 57
 Dépôt de piste, 7, 69, 81
Dilocantha lachaudii, 101
Discothyrea sp., 95
 Distribution : géographique, 21, 27 ; urbaine, 107
 Division du travail, 81
 Dolichoderinae, 1, 7

- Échantillonnage aléatoire stratifié, 27
Ectatomma ruidum, 61, 81, 87, 95, 101 ; *tuberculatum*, 95, 101
 Eucharitidae, 101
 Eucharitinae, 101
 Excrétion, 33
 Exploration d'un milieu nouveau, 7
 Exposition, 27
 Facteurs environnementaux, 27, 57, 61, 75, 81
 Femelles macrogynes et microgynes, 87
 Flexibilité comportementale, 75, 81
 Fourmis : arboricoles, 75 ; communauté, 1 ; des bois, 21, 27 ; hôtes, 101 ;
 sympatriques, 21 ; vagabondes, 1, 7
Formica aquilonia, 21, 27 ; *fusca*, 7 ; *lugubris*, 21, 27 ; *paralugubris*, 21, 27 ; *polycтена*,
 27 ; *pratensis*, 21, 27 ; *rufa*, 21, 27 ; *schaufussi*, 69 ; sp., 61 ; s. str., 27
 Formicidae, 1, 7, 13, 21, 27, 51, 61, 65, 69, 75, 81, 87, 95, 101
 Formicinae, 1, 13, 21, 27, 69, 75, 101
Formicoxenus sp., 87
 Fourragement, 7, 13, 61, 65, 69, 75, 81
Gigantiops destructor, 13
Gnamptogenys annulata, 101 ; *continua*, 95 ; *haenschi*, 95 ; *hartmani*, 95 ; *horni*, 101 ;
 mordax, 95 ; *regularis*, 95, 101 ; *striatula*, 95, 101 ; *strigata*, 95 ; *sulcata*, 81, 95,
 101
Gryllus assimilis, 81
 Guêpes eucharitides, 101
 Guyane française, 13
Homorocoryphus sp., 75
Hypoponera nitidula, 95 ; sp., 95, 101
 Infestation, 107
 Intégration du trajet, 13
 Intestin, 33
 Invasion biologique, 1, 107
Isomerla coronata, 101
 Isoptères, 33, 39, 45, 107
Kapala cuprea, 101 ; sp., 101 ; *sulcifacies*, 101 ; *terminalis*, 101
Lasius niger, 57, 69 ; sp., 61
Leptogenys sp., 95, 101
Leptothorax sp., 61, 87
Linepithema humile, 7
 Localisation, 27
Lophyrocera, 101
Macrotermes bellicosus, 75
Messor capitatus, 7 ; *sancta*, 51
 Mexique, 87, 95, 101
Microcerotermes edentatus, 33 ; *fuscotibialis*, 45, 75 ; *parvulus*, 45
 Modélisation, 51
 Monogynie fonctionnelle, 87
Monomorium sp., 1 ; *floricola*, 1
 Myrmeciinae, 101
 Myrmecofaune, 1, 95
Myrmica sabuleti, 61, 65 ; *scabrinodis*, 61
 Myrmicinae, 1, 51, 61, 65, 75
Nasutitermes arborum, 45
 Nid : défense, 39 ; de termites, 39, 45 ; en carton, 45 ; en terre, 45 ; structure, 39, 45, 51
Noditermes aburiensis, 39, 45 ; *cristifrons*, 45
 Nodule Malpighien, 33

- Nouvelle-Calédonie, 1
Obeza, 101
Ochetelus glaber, 1
Odontomachus brunneus, 95, 101 ; *insularis*, 101 ; *laticeps*, 95, 101 ; *opaciventris*, 95, 101 ; *simillimus*, 1 ; sp., 101 ; *yucatecus*, 95, 101
Oecophylla longinoda, 75
Orasema, 101
 Oraseminae, 101
 Organisation collective, 7, 51, 57, 75, 81, 87 ; spatiale, 57
 Orientation, 7, 13, 65, 69
Pachycondyla apicalis, 95, 101 ; *crassinoda*, 101 ; *crenata*, 95, 101 ; *goeldii*, 75 ; *harpax*, 95 ; *lineaticeps*, 95, 101 ; *obscuricornis*, 95 ; *stigma*, 95, 101 ; *unidentata*, 95, 101 ; *villosa*, 95
Paltothyreus tarsatus, 13
Paraponera clavata, 61
 Parasitisme (taux de), 101
 Parasitoïdes, 101
Paratrechina longicornis, 1 ; *vaga*, 1
 Partage des ressources, 1
 Pente, 5
 Perilampidae, 101
Plagiolepis alluaudi, 1
 Planidium, 101
 Plantations : de banane, 101 ; de cacao, 95, 101 ; de café, 95, 101 ; de coton, 101
Platythyrea punctata, 95, 101
 Polydomie, 21
 Polygynie, 7, 21, 87 ; fonctionnelle, 81
Polyrhachis guerini, 1 ; *laboriosa*, 75
 Ponerinae, 1, 81, 87, 95, 101
 Prédation, 75, 81, 95
Prionopelta modesta, 95
Proceratium sp., 95, 101
Procubitermes sjoestedi, 45 ; *undulans*, 45
Pseudochalcura, 101
Pseudometagea, 101
 Qualité alimentaire, 65, 69
 Recrutement, 81 ; de masse, 7, 69 ; exploratoire, 7
 Reproduction : 87 ; biologie de la, 81 ; inhibition de la, 87 ; stratégies de, 21
 Réseaux de galeries, 51
Reticulitermes banyulensis, 107 ; *corsicus*, 107 ; *grassei*, 107 ; *lucifugus*, 107 ; *santonensis*, 107
Rhytidoponera fulgens, 1
 Sociogramme, 81, 87
Solenopsis sp., 87 ; *geminata*, 1 ; *invicta*, 7
 Spécialisation comportementale, 81
 Spéciation, 21
 Succession, 1
 Suisse, 21, 27
 Super-colonie, 21
 Système d'information géographique (SIG), 27 ; multi-agents, 51
 Taille des colonies, 81 ; de la proie, 75, 81
Tapinoma melanocephalum, 1, 7
 Termites, 33, 39, 45, 107
 Termitidae, 33, 39, 45, 107
Tetramorium caespitum, 61 ; *simillimum*, 1 ; sp., 1

Thoracotermes macrothorax, 39
Tomographie informatisée, 39, 45
Trigonalyidae, 101
Trinervitermes geminatus, 45
Tubes de Malpighi, 33
Typhlomyrmex rogenhoferi, 95
Ultrastructure, 33
Unicolonialité, 1, 7
Vitesse de déplacement, 7, 69
Volume excavé, 51 ; utile, 45
Wasmannia auropunctata, 1

KEY WORDS INDEX

- Acanthostichus* sp., 95
Acnidotermes praus, 45
Acromyrmex versicolor, 87
 Aggregation, 57
 Analysis: cytological, 33; data, 27; genetic, 21
Anochetus mayri, 95
Anoplolepis gracilipes, 1
 Ants: 87; arboreal, 75; community, 1; hosts, 101; sympatric, 21; tramp, 1, 7; wood, 21, 27
 Arolium, 75
 Associations, 101; of females, 87
Astalotermes quietus, 45
Atta cephalotes, 7
 Behavior, 87
 Behavioral flexibility, 75, 81; specialisation, 81
Belonopelta deletrix, 95
 Biodiversity reservation, 95
 Biological invasion, 1, 107
Blattella germanica, 57
Brachymyrmex obscurior, 1
 Cameroon, 75
Camponotus sp., 1
Cardiocondyla emeyri, 1
Cataglyphis cursor, 61; *fortis*, 13
Cephalotes rectangularis, 33, 45
 Cerapachyinae, 95
Cerapachys sp., 95
 Chiapas, 87, 95, 101
 Classical conditioning, 65
 Cockroaches, 57
 Communication, 69
 Competition: interspecific, 1
 Computerised tomography, 39, 45
 Congo, 45
 Construction, 39, 45, 51
Crematogaster sp., 1, 75
Cryptopone sp., 95
Cubitermes crenulatus, 45; *fungifaber*, 45
Dendroctonus micans, 57
 Detour compensation, 13
Dilocantha lachaudii, 101
Discothyrea sp., 95
 Distribution: distribution, 21, 27; urban, 107
 Division of labor, 81
 Dolichoderinae, 1, 7
Ectatomma ruidum, 61, 81, 87, 95, 101; *tuberculatum*, 95, 101
 Elevation, 27
 Environmental factors, 27, 57, 61, 75, 81
 Eucharitidae, 101

- Eucharitinae, 101
 Excretion, 33
 Exploration of a novel environment, 7
 Females: macrogynes and microgynes, 87
 Food searching behavior, 61, 65, 69
 Foraging, 7, 13, 61, 65, 69, 75, 81
Formica aquilonia, 21, 27; *fusca*, 7; *lugubris*, 21, 27; *paralugubris*, 21, 27; *polycтена*, 27; *pratensis*, 21, 27; *rufa*, 21, 27; *schaufussi*, 69; sp., 61; s. str., 27
 Formicidae, 1, 7, 13, 21, 27, 51, 61, 65, 69, 75, 81, 87, 95, 101
 Formicinae, 1, 13, 21, 27, 69, 75, 101
Formicoxenus, 87
 French Guiana, 13
Gigantiops destructor, 13
Gnamptogenys annulata, 101; *continua*, 95; *haenschi*, 95; *hartmani*, 95; *horni*, 101; *mordax*, 95; *regularis*, 95, 101; *striatula*, 95, 101; *strigata*, 95; *sulcata*, 81, 95, 101
Gryllus assimilis, 81
Homorocoryphus sp., 75
Hypoponera nitidula, 95, 101
 Infestation, 107
 Intestine, 33
Isomerula coronata, 101
 Isoptera, 33, 39, 45, 107
 Ivory Coast, 39, 45
Kapala cuprea, 101; *sulcifacies*, 101; *terminalis*, 101
Lasius niger, 57, 69; sp., 61
 Learning: extinction, 61, 65; generalisation, 65; olfactory, 65; sequential, 13; spatial, 61; temporal, 61; visual, 13, 65
Leptogenys sp., 95, 101
Leptothorax sp., 61, 87
Linepithema humile, 7
 Localisation, 27
Lophyrocera, 101
Macrotermes bellicosus, 75
 Malpighian tubules, 33
Messor capitatus, 7; *sancta*, 51
 Mexico, 87, 95, 101
Microcerotermes edentatus, 33; *fuscotibialis*, 45, 75; *parvulus*, 45
 Monogyny: functional, 87
Monomorium sp., 1; *floricola*, 1
 Multi-agent modeling, 51
 Myrmeciinae, 101
 Myrmecofauna, 1, 95
Myrmica sabuleti, 61, 65; *scabrinodis*, 61
 Myrmicinae, 1, 51, 61, 65, 75
Nasutitermes arborum, 45
 Nest: carton, 45; defense, 39; earth, 45; structure, 39, 45, 51; termites, 39, 45
 New-Caledonia, 1
Noditermes aburiensis, 39, 45; *crisifrons*, 45
 Nodule Malpighian, 33
Obeza, 101
Ochetelus glaber, 1
Odontomachus brunneus, 95, 101; *insularis*, 101; *laticeps*, 95, 101; *opaciventris*, 95, 101; *simillimus*, 1; sp., 101; *yucatecus*, 95, 101
Oecophylla longinoda, 75

- Orasema*, 101
 Organisation: collective, 7, 51, 57, 75, 81, 87; spatial, 57
 Orientation, 7, 13, 65, 69
Pachycondyla apicalis, 95, 101; *crassinoda*, 101; *crenata*, 95, 101; *goeldii*, 75; *harpax*, 95; *lineaticeps*, 95, 101; *obscuricornis*, 95; *stigma*, 95, 101; *unidentata*, 95, 101; *villosa*, 95
Paltothyreus tarsatus, 13
Paraponera clavata, 61
 Parasitism (rate of), 101
 Parasitoids, 101
Paratrechina longicornis, 1; *vaga*, 1
 Path integration, 13
 Perilampidae, 101
Plagiolepis alluaudi, 1
 Planidium, 101
 Plantation: banana, 101; cocoa, 95, 101; coffee, 95, 101; cotton, 101
Platythyrea punctata, 95, 101
 Polydomy, 21
 Polygyny: 7, 21, 87; functional, 81
Polyrhachis guerini, 1; *laboriosa*, 75
 Ponerinae, 1, 81, 87, 95, 101
 Predation, 75, 81, 95
Prionopelta modesta, 95
Proceratium sp., 95, 101
Procubitermes sjoestedi, 45; *undulans*, 45
Pseudochalcura, 101
Pseudometagea, 101
 Random-stratified sampling, 27
 Recruitment, 81; exploratory, 7; mass, 7, 69
 Reproduction: biology, 81; inhibition, 87; strategies, 21
Reticulitermes banyulensis, 107; *corsicus*, 107; *grassei*, 107; *lucifugus*, 107; *santonensis*, 107
Rhytidoponera fulgens, 1
 Self-organisation, 51, 57
 Size: colony, 81; prey, 75, 81
 Slope angle, 27; aspect, 27
 Sociogram, 81, 87
Solenopsis geminata, 1; *invicta*, 7; sp., 87
 Source: sharing, 1; quality, 65, 69
 Spatial cognition, 13
 Speciation, 21
 Speed of workers, 7, 69
 Substrat adhesion, 75
 Subterranean galleries networks, 51
 Succession, 1
 Super-colony, 21
 Switzerland, 21, 27
 System: geographic information (GIS), 27; multi-agent, 51
Tapinoma melanocephalum, 1, 7
 Termites, 33, 39, 45, 107
 Termitidae, 33, 39, 45, 107
Tetramorium caespitum, 61; *simillimum*, 1; sp., 1
Thoracotermes macrothorax, 39
 Trail-laying, 7, 69, 81
 Trigonalysidae, 101

Trinervitermes geminatus, 45
Typhlomyrmex rogenhoferi, 95
Ultrastructure, 33
Unicoloniality, 1, 7
Volume: excavated, 51; useful, 45
Wasmannia auropunctata, 1
Wasps : eucharitid, 101

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce volume n° 14 des "Actes des Colloques Insectes Sociaux" a été rendue possible grâce à la collaboration de Guy BEUGNON, Christian BORDEREAU, Roger CAMMAERTS, Stéphane CHAMERON, Daniel CHERIX, Bruno CORBARA, Dominique FRESNEAU, Vincent FOURCASSIÉ, Alain LENOIR, Jean-Luc MERCIER, Charles NOIROT, Luc PASSERA et Florent VIEAU qui ont accepté de relire et commenter l'essentiel des manuscrits présentés ici. Nous les en remercions vivement.

Illustration de couverture : "PLANCHE I. — Termitière cathédrale typique de *Bellicositermes natalensis*. Côte-d'Ivoire, Réserve de Bouna". (d'après : Grassé P.P. & Noirot Ch., 1961. Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. *Insectes Sociaux* 8: 311-359 + XX Pl.)