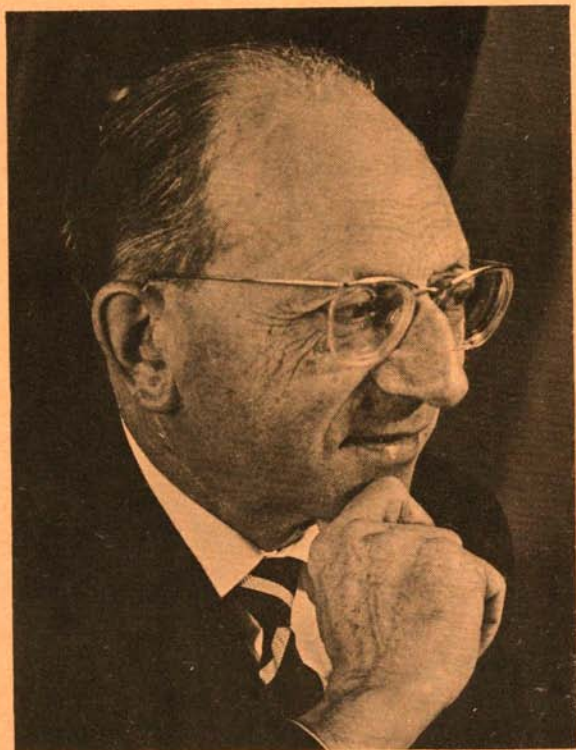


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985

ISSN - n° 0256-0076

ISBN n° 2-905272-02-3

Dépôt légal : 2e trimestre 1986

Composé et tiré à l'Ecole Normale Supérieure de Paris

Ce volume, édité par la Section française de l'U.I.E.I.S.
a bénéficié d'une aide de l'I.N.R.A.

Pour les commandes, s'adresser à :

Michel LEPAGE
Laboratoire d'Ecologie
Ecole Normale Supérieure
46 rue d'Ulm
75230 Paris Cedex 05

Prix : 100 Francs

PUBLICATIONS DE LA SECTION FRANCAISE DE L'UIEIS

- C.R. UIEIS, Section Française : Ecologie des Insectes Sociaux (1980) D. CHERIX Editeur, s'adresser à D. CHERIX, Musée Zoologique, Place Riponne 6, 1005 LAUSANNE (Suisse).
- CONGRES SUR LES SOCIETES D'INSECTES (Sénanque, Septembre 1980) Biologie Ecologie Méditerranéenne, 7, n°3, 100 pages, Prix 60 FF S'adresser à G. LE MASNE, CNRS, INP7, 31 Chemin Joseph Aiguier, F-13402 MARSEILLE CEDEX 09. (Chèque à l'ordre de G. LE MASNE)
- Compte Rendu UIEIS, Section Française, Toulouse, Septembre 1981
1 vol., 153 pages volume épuisé
- La Communication chez les Sociétés d'Insectes (Coll. Section française, Barcelone, septembre 1982). Edité par A. de HARO et X. ESPADALER. S'adresser à A. de HARO, Universidad Autonoma de Barcelona, Bellaterra (Espagne)
- Actes des Colloques Insectes Sociaux, volume 1, 1984 (C.R. Coll. EYZIES, Septembre 1983), 1 vol., 253 pages, 100 F. 'Etudiants 50 F.) - ISBN 2-905272-00-7.
S'adresser à A. LENOIR, Laboratoire d'Ethologie et Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, F-37200 TOURS.
- Actes des Colloques Insectes Sociaux, volume 3, 1985 (C.R. Coll. DIEPENBEK, septembre 1984), 1 vol., 341 pages, 100 F (étudiants 50 F) - ISBN 2-905272-01-5.
S'adresser à A. LENOIR, Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, F-37200 TOURS.

COLLOQUES INTERNATIONAUX

- Pheromones and defensive secretions in social insects, C. NOIROT, P.E. HOWSE and G. LE MASNE Editors, 248 p. (1975).
S'adresser à C. NOIROT, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 6 bd Gabriel 21100 DIJON (quelques exemplaires disponibles cédés gratuitement).
- Biosystematics of Social insects (1981), P.H. HOWSE and J.L. CLEMENT, 346 pages, ISSN 0-12-357180-4, Academic Press.
S'adresser à J.L. CLEMENT, Laboratoire d'Evolution, 105 Bd Raspail F-75006 PARIS, (150 FF membres de la section, 250 FF autres personnes).
- Social Insects in the Tropics, P. JAISSON Editor, Volume 1 : 280 p. (1982) ISBN2-867-05000-7 ; Volume 2 ; 252 p. (1983) ISBN 2-86707-001-5
S'adresser à P. JAISSON, Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, Université de Paris Nord, Avenue J.B. Clément, F-93430 VILLETANEUVE.

Table des matières

Avant propos.....	p. 1
Liste des participants.....	p. 2
1. Pierre-Paul GRASSE par L. Plateaux.....	p. 3
2. Les Stenogastrinae : un groupe clé pour l'étude de l'évolution du comportement social chez les Guêpes par S. Turillazzi.....	p. 7
3. La hiérarchie chez les <u>Ropalidia</u> (Hym., Vespidae, Polystinae) par R. Darchen.....	p.33
4. Etude morphologique des glandes tarsales chez la guêpe <u>Polistes annularis</u> (L.) (Vespidae, Polistinae) par J. Billen.....	p.51
5. Comportement d' <u>Apis mellifera</u> var. <u>adansonii</u> dans deux milieux différents de savane arborée ouest-africaine par D. Lobreau-Callen.....	p.61
6. Alternance de générations chez <u>Evylaeus villosulus</u> (K.) (Hym., Halictinae) par C. Plateaux-Quénu & L. Plateaux.....	p.73
7. Structure du gésier de différents termites (Isoptera) par D. Lebrun.....	p.83
8. Le n-tétradécyl propanoate, la phéromone d'attraction sexuelle de <u>Reticulitermes flavipes</u> (Kollar) par J.-L. Clément, H. Lloyd, P. Nagnan & M.S. Blum.....	p.87
9. Stratégie de camouflage du prédateur <u>Hypoponera eduardi</u> dans les sociétés de <u>Reticulitermes</u> européens, par M. Lemaire, C. Lange, J. Lefebvre & J.-L. Clément.....	p.97
10. Le Géranyl-linalool (Diterpène alcool) : une toxine naturelle du bois et des termites du genre <u>Reticulitermes</u> , par M. Lemaire, P. Nagnan, J.-L. Clément, C. Lange, P. Escoubas.....	p.103
11. Etude comparative entre la b-glucosidase présente dans le tube digestif du termite <u>Macrotermes mülleri</u> (Termitidae, Macrotermitinae) et la b-glucosidase du champignon symbiotique <u>Termitomyces</u> sp. par C. Rouland, P. Mora, M. Matoub, J. Renoux & F. Petek.....	p.109

12. Contribution à l'étude de l'humification dans les sols forestiers tropicaux ; le rôle de Thoracotermes macrothorax, termite humivore. Par E. Garnier-Sillam & J. Renoux..... p.119
13. Systèmes polycaliques chez Nasutitermes princeps (Desneux). par Y. Roisin, J.M. Pasteels & J.-C. Braekman..... p.123
14. Les termitières épigées d'un bassin versant en zone soudanienne : premiers résultats obtenus. Par M. Lepage & Y. Tano..... p.133
15. Interactions biotope-phylogénèse sur la tolérance interspécifique chez les fourmis. Par C. Errard..... p.143
16. Organisation sociale d'une fourmi primitive néotropicale Ectatomma ruidum Roger: comparaison de deux méthodes d'enregistrement. Par B. Corbara, J.-P. Lachaud & D. Fresneau..... p.153
17. Ethogénèse du comportement social et variabilité intercoloniale chez une fourmi primitive : Ectatomma tuberculatum (Hymenoptera, Ponerinae). Par A. Champalbert... p.163
18. La polygynie chez Plagiolepis pygmaea Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Les interactions royales et la fécondité. Par B. Mercier, L. Passera & J.-P. Suzzoni. p.173
19. La ponte de Camponotus aethiops (Hymenoptera, Formicidae) : interactions sociales et rôle de l'hormone juvénile. Par J.-P. Suzzoni, A. Grimal & L. Passera..... p.187
20. Fermeture des sociétés parthénogénétiques de Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Par F. Berton & A. Lenoir..... p.197
21. Contribution à l'étude de la forme microgyne de Myrmica rubra L. (Hymenoptera, Formicidae). Par M.-C. Cammaerts R. Cammaerts & H. Bruge..... p.211
22. Incidence de l'état de développement du couvain et de la disponibilité de l'aliment sur le régime trophique de la fourmi Cataglyphis cursor Fonsc. (Hym., Formicidae). Par J. Bosch, A. Alsina, X. Cerda & J. Retana. p.219
23. Comparaison des cycles saisonniers, des durées des sociétés et des productions des trois espèces de fourmis Leptothorax (Myrafant) du groupe nylanderii. Par L. Plateaux... p.221

24. Simulation du nid naturel des fourmis par des nids artificiels placés sur un gradient de température. Par R. Ceusters .	p.235
25. Retour au nid et mécanismes d'orientation chez les ouvrières de la Fourmi rousse des bois sur l'aire d'affouragement d'une colonie polycalique. Par V. Fourcassié .	p.243
26. A propos de fourmis de la Corse. Par J. Casevitz-Weulersse .	p.261
29. Les termites et les fourmis, animaux dominants de la faune du sol de plusieurs formations forestières et herbeuses du Zaïre. par A. Dejean, D. Masens, K. Kanika, M. Nsudi & R. Gunumina .	p.273
INDEX DES AUTEURS	p.285

AVANT PROPOS

Voici le volume 3 des "Actes des colloques Insectes Sociaux" de la Section française de l'U.I.E.I.S.. Il correspond aux travaux présentés lors de la réunion annuelle de la Section française qui s'est tenue du 12 au 14 septembre 1985 à Vaison la Romaine.

Une soixantaine de nos membres se sont retrouvés sous le soleil, au pied du Mont Ventoux. L'organisation et le secrétariat local ont été efficacement assurés par le Laboratoire d'Ecologie Forestière du Mont Ventoux de l'I.N.R.A.

Cette assemblée a aussi été placée sous le signe du souvenir. En effet, notre assemblée a rendu hommage au professeur Pierre-Paul Grassé, décédé en juillet 1985, en raison du rôle essentiel qu'il a joué dans la création et la vie de notre association. En introduction à ce volume, un article de Luc Plateaux retrace les grandes lignes de la carrière de cet homme éminent, auquel beaucoup d'entre nous, à des degrés divers, sont redevables.

Michel Lepage

Liste des participants

BOSCH Jordi (Barcelone)	HERAUT Sophie (Toulouse)
BILLEN Johan (Diepenbeck)	ISINGRINI Michel (Tours)
CALLEN Danielle (Rocquencourt)	LACHAUD Jean-Paul (Villetaneuse)
CERDA Xim (Barcelone)	LEBRUN Daniel (Nantes)
CERDAN Philippe (Marseille)	LENOIR Alain (Tours)
CEUSTERS Robert (Leuven)	LEPAGE Michel (Paris)
CHAMPALBERT Annette (Villetaneuse)	MERLE du Paul (Malaucène)
CHERIX Daniel (Lausanne)	NAGNAN Patricia (Paris)
CLEMENT Jean-Luc (Paris)	PASCAL Jean (Avignon)
CORBARA Bruno (Villetaneuse)	PASSERA Luc (Toulouse)
DEJEAN Alain (Toulouse)	PASTEELS Jacques (Bruxelles)
DELALANDE Christian (Toulouse)	PLATEAUX-QUENU Cécile (Paris)
DELYE Gérard (Marseille)	PLATEAUX Luc (Paris)
DEMOLIN Guy (Malaucène)	PRATTE Michel (Marseille)
DENEUBOURG Jean-Louis (Bruxelles)	RENOUX Jacques (Créteil)
DUPORT-LEMAIRE Michèle (Paris)	RETANA Xavier (Barcelone)
ERRARD Christine (Villetaneuse)	ROISIN Yves (Bruxelles)
ESCOUBAS Pierre (Paris)	ROULAND Corinne (Créteil)
ESPALADER Xavier (Barcelone)	RUELLE Jean (Namur)
FEBVAY Gérard (Guadeloupe)	RUTTEN Pierre (Nîmes)
FOURCASSIE Vincent (Toulouse)	SEEGER Betina (Neuchâtel)
FRESNEAU Dominique (Villetaneuse)	SOMMEIJER Marinus (Utrecht)
GARNIER-SILLAM Evelyne (Créteil)	STRAMBI Alain (Marseille)
GERVET Jacques (Marseille)	SUZZONI Jean-Pierre (Toulouse)
HAMON Jacques (Gaillard)	TINAUT-RANERA Jose (Granada)
HARKNESS Robert (London)	TRUC Catherine (Marseille)
HARKNESS Margaret (London)	TURILLAZZI Stéfano (Firenze)
JOSENS Guy (Bruxelles)	VAN BOVEN Jozef (Leuven)
	TERRAULAZ Guy (Rumilly)

Pierre-Paul GRASSÉ

Notre fondateur, Pierre-Paul GRASSÉ, est décédé le 9 juillet 1985 à Rouffillac, commune de Carlux, en Périgord.

Né à Périgueux le 27 novembre 1895, Pierre-Paul GRASSÉ commence à Bordeaux des études médicales, interrompues par quatre années d'une guerre qu'il achève comme médecin auxiliaire. Il revient à la médecine en 1918, tout en faisant parallèlement une licence de Sciences Naturelles; il part achever celle-ci à Paris en 1919. Il obtient, en 1920, un poste d'Assistant de Zoologie à la Faculté des Sciences de Montpellier.

D'abord entomologiste par vocation de jeunesse, il est orienté par son Maître Octave Duboscq vers les Protistes, particulièrement les Flagellés symbiotes des Termites. Ses premiers travaux concernent donc les Flagellés et divers Insectes non sociaux, surtout des Orthoptères. En 1926, sa thèse est une "Contribution à l'étude des Flagellés parasites". En 1929, il est nommé Professeur de Zoologie générale à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand. Sa première publication sur les Insectes sociaux, en 1930, est une contribution de quatorze pages au livre *Les origines de la Société*, intitulée: Les sociétés d'Insectes.

Ce n'est qu'en 1933 qu'il se met véritablement à l'étude des sociétés d'Insectes. Il va en Afrique rechercher des Termites, d'abord en Protistologue qui extrait des symbiotes de leur panse. Séduit par la biologie sociale de ces Insectes, il se tourne de plus en plus vers l'ensemble des questions qu'ils posent à l'entomologiste et à l'éthologiste: systématique, construction du nid, alimentation, reproduction, comportement... C'est donc par les Protistes symbiotes des Termites qu'il est venu à l'étude des sociétés d'Insectes. Cependant, sa première publication sur les Insectes africains, en 1934, concerne la Fourmi fileuse *Oecophylla smaragdina*. Puis viennent, à partir de 1935, de nombreux travaux sur les Termites.

En 1937, P.P. Grassé est nommé Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Paris, puis Professeur sans chaire en 1938. Il est délégué, en 1940, dans la chaire de "Zoologie, Evolution des Etres Organisés", succédant à Maurice Caullery comme Directeur du laboratoire du boulevard Raspail; il est titulaire en 1941. Sous sa direction, le laboratoire va connaître un extraordinaire développement, triplant en volume par des constructions nouvelles, acquérant les premiers microscopes électroniques de la biologie parisienne. En même temps, la recherche s'y développe.

Les travaux expérimentaux de P.P. Grassé sur des Insectes sociaux concernent tous des Termites. Cependant, il est attentif à l'ensemble des Insectes sociaux, comme le montrent de nombreuses publications de synthèse et deux ouvrages généraux, écrits en collaboration, sur des Insectes sociaux autres que les Termites (*Biologie des Abeilles*, en 1942, et *Les Vespoïdes* du Traité de

Zoologie en 1951).

Après la guerre de 1939-1945, il entreprend la réalisation de son monumental *Traité de Zoologie*, dont il rédige lui-même de nombreux chapitres, relisant et corrigeant le reste avec soin. Parmi les premiers volumes de ce *Traité* figurent les tomes IX et X sur les Insectes, où les sociétés d'Insectes sont mises en valeur.

Comme Directeur du Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, il accueille beaucoup de nouveaux chercheurs et va progressivement développer les travaux sur les Insectes sociaux. C'est ainsi qu'il est amené à devenir l'un des deux fondateurs de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux.

Au Congrès international d'Entomologie d'Amsterdam, en août 1951, Karl Gösswald, de Würzburg, exprime le regret qu'on n'ait point fait une section consacrée à l'étude des Insectes sociaux; à cette idée se rallient P.P. Grassé et ses élèves. Une réunion hors congrès rassemble à Amsterdam les entomologistes qui travaillent sur des Insectes sociaux. Elle aboutit à la création du Comité provisoire d'une Union internationale, d'abord conçue comme une section de l'Entomologie, mais qui prendra corps et autonomie par la vigueur de ses sections allemande et française. Cette dernière se constitue dès novembre 1951, sous la présidence de P.P. Grassé. Celui-ci écrit aux membres du Comité provisoire et à quelques autres, et reçoit de nombreuses réponses favorables au projet d'Union internationale. En janvier 1952, la Section française décide d'imprimer un Bulletin, publiant des articles en allemand, anglais, espagnol, français, italien. En mars 1952, cette section comprend 38 membres, parmi lesquels des Belges, Luxembourgeois et Néerlandais. En juin 1952, un Symposium international, siégeant à Paris (notre premier "Congrès") consacre la naissance de l'U.I.E.I.S., avec P.P. Grassé pour Président international.

Les quatre premiers numéros du Bulletin sont publiés en 1952 et 1953, sous la direction de P.P. Grassé, en relation avec les *Annales de Sciences Naturelles*, chez Masson. Ensuite, ce Bulletin devient un périodique indépendant, sous le titre: *Insectes sociaux*, toujours chez Masson. Ainsi, en quelques mois, sont créés l'U.I.E.I.S., ses Sections allemande (50 membres, présidée par Karl Gösswald), française (déjà multinationale de naissance) et italienne (24 membres, présidée par Carlo Jucci), enfin sa revue, polyglotte de fondation. L'U.I.E.I.S. est aujourd'hui une société populeuse, comptant des sections sur trois continents et s'exprimant par une revue de niveau international reconnu par tous; elle reçoit tous les quatre ans l'impulsion de son Congrès, siégeant en diverses villes du monde: Paris, juin 1952 (P.P. Grassé) - Würzburg, avril 1955 (K. Gösswald) - Paris, juillet 1957 (P.P. Grassé) - Pavia, septembre 1961 (C. Jucci) - Toulouse, juillet 1965 (A. Ledoux) - Bern, septembre 1969 (M. Lüscher) - London, septembre 1973 (C.G. Butler) - Wageningen, septembre 1977 (J. De Wilde) - Boulder, août 1982 (C.D. Michener) - et prochainement München, août 1986 (H. Rembold).

Les recherches de P.P. Grassé et de son école sur les Insectes sociaux ou subsociaux l'ont amené à préciser de nouveaux concepts. Définissant l'*effet de groupe*, qui résulte de la stimulation sensorielle exercée par un individu sur son semblable, il le distingue de l'effet de masse résultant d'une modification du milieu ambiant par l'ensemble des individus réunis. Il appelle *stimuli significatifs* ceux qui sont déclencheurs d'une réaction s'intégrant dans le comportement normal. Il étudie la *régulation sociale* par laquelle les Termites rétablissent l'équilibre des castes dans un groupe social où il est perturbé. Il décrit le mécanisme éthologique de la *stigmergie*, par lequel l'ouvrier de Terme "ne dirige pas son travail mais est dirigé par lui". L'état de la construction constitue un ensemble de stimuli significatifs simultanés qui guident de façon automatique la poursuite instinctive du travail constructeur. La liste complète des travaux de P.P. Grassé sera donnée par notre Bulletin intérieur.

Cet homme possédait une grande vitalité et un dynamisme exceptionnel, se passionnant pour de nombreux sujets, et particulièrement pour l'Évolution sur laquelle il faisait un cours. Il manifestait, jusque dans son enseignement, une vivacité polémique qui séduisait les étudiants, mais n'était pas approuvée de tous. Son attitude hostile à Darwin et au néodarwinisme était trop systématique, même si elle avait le mérite de contester toute théorie close sur elle-même, en montrant ses points faibles et en exigeant des remises en cause nécessaires à tout progrès. P.P. Grassé faisait autorité par sa large connaissance des êtres vivants. Il ne s'agissait point seulement de l'étendue du savoir d'un érudit, mais de connaissances approfondies et coordonnées par une réflexion constante. Il était un véritable encyclopédiste du monde vivant, le dernier sans doute.

Beaucoup des nombreux élèves de P.P. Grassé ont connu les vigoureux éclats de son caractère périgourdin. Cela ne les empêche pas de lui être reconnaissants pour la forte impulsion qu'il a donné à leur travail, ainsi qu'à la Biologie française. Leur Maître était très exigeant et ce fut à leur grand avantage: il voulait l'expérience précise, le mot exact, la phrase claire, comme lui-même écrivait. Le champ de ses connaissances était immense et son esprit largement synthétique n'aimait pas voir enclore la réalité dans des thèses trop simplifiées.

P.P. Grassé laisse derrière lui plusieurs écoles: à côté des Protistologues, des Cytologistes, des Vertébristes, des Entomologistes "agronomiques", les Socioentomologistes qui ont été ses élèves ont eux-mêmes engendré une descendance abondante. Ce Maître est en effet le père ou l'aïeul scientifique d'un grand nombre d'entre nous. Les Termitologues sont les plus nombreux et sont parfois venus se former auprès de lui depuis des pays voisins, ou lointains. La dernière oeuvre de synthèse de P.P. Grassé, achevée en 1985, est son *Termitologia* en trois volumes. C'est justement par les Termites que notre vieux Maître a vu se constituer à côté de lui, durant ses dernières années, une jeune équipe de chercheurs, avec laquelle il avait la joie de prendre le thé quotidien:

le responsable de l'équipe était son petit fils scientifique et les jeunes ses arrières petits enfants. Cette "fondation" était, au soir de sa vie, l'écho de toutes les naissances qu'il avait suscitées.

Luc PLATEAUX,

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés

P.S. Sans prétendre reconstituer une généalogie intégrale de ceux dont le travail sur les Insectes sociaux procède de P.P. Grassé, j'ai tenté de classer ses propres élèves (parfois plus ou moins directs) selon leurs spécialités:

Criquets: Rémy CHAUVIN (élève d'après thèse), Pierre CASSIER, Marguerite PAPILLON-TCHELEBI.

Termites: Paul BONNEVILLE (à Clermont-Ferrand), Gaston RICHARD, Charles NOIROT, † Martin LUESCHER, Germaine CLÉMENT, † Harro BUCHLI, Ahmed KASCHEF (thèse sur autres Insectes), Henri VERRON, Jacqueline ROY-NOEL, Jacqueline ALIBERT, Jacqueline KOVOOR, Habib ZUBERI, Daniel LEBRUN, Iran GHARAGOZLOU-VAN GINNEKEN, Jean DELIGNE, Jacques PASTEELS, Philippe BOYER.

Fourmis: Rémy CHAUVIN, André LEDOUX, Georges LE MASNE, Madeleine BAZIRE-BÉNAZET, Luc PLATEAUX, Bernadette DELAGE-DARCHEN, Jacques PASTEELS, Henri VERRON.

Guêpes: Edouard-Philippe DELEURANCE et, moins directement, ses élèves Jacques GERVET et Alain STRAMBI.

Abeilles: Rémy CHAUVIN et, moins directement, son élève Roger DARCHEN. Cécile PLATEAUX-QUÉNU, † Simone KELNER-PILLAULT.

Les recherches de P.P. Grassé et de son école sur les Insectes sociaux ou subsociaux l'ont amené à préciser de nouveaux concepts. Définissant l'*effet de groupe*, qui résulte de la stimulation sensorielle exercée par un individu sur son semblable, il le distingue de l'effet de masse résultant d'une modification du milieu ambiant par l'ensemble des individus réunis. Il appelle *stimuli significatifs* ceux qui sont déclencheurs d'une réaction s'intégrant dans le comportement normal. Il étudie la *régulation sociale* par laquelle les Termites rétablissent l'équilibre des castes dans un groupe social où il est perturbé. Il décrit le mécanisme éthologique de la *stigmergie*, par lequel l'ouvrier de Terme "ne dirige pas son travail mais est dirigé par lui". L'état de la construction constitue un ensemble de stimuli significatifs simultanés qui guident de façon automatique la poursuite instinctive du travail constructeur. La liste complète des travaux de P.P. Grassé sera donnée par notre Bulletin intérieur.

Cet homme possédait une grande vitalité et un dynamisme exceptionnel, se passionnant pour de nombreux sujets, et particulièrement pour l'Evolution sur laquelle il faisait un cours. Il manifestait, jusque dans son enseignement, une vivacité polémique qui séduisait les étudiants, mais n'était pas approuvée de tous. Son attitude hostile à Darwin et au néodarwinisme était trop systématique, même si elle avait le mérite de contester toute théorie close sur elle-même, en montrant ses points faibles et en exigeant des remises en cause nécessaires à tout progrès. P.P. Grassé faisait autorité par sa large connaissance des êtres vivants. Il ne s'agissait point seulement de l'étendue du savoir d'un érudit, mais de connaissances approfondies et coordonnées par une réflexion constante. Il était un véritable encyclopédiste du monde vivant, le dernier sans doute.

Beaucoup des nombreux élèves de P.P. Grassé ont connu les vigoureux éclats de son caractère périgourdin. Cela ne les empêche pas de lui être reconnaissants pour la forte impulsion qu'il a donné à leur travail, ainsi qu'à la Biologie française. Leur Maître était très exigeant et ce fut à leur grand avantage: il voulait l'expérience précise, le mot exact, la phrase claire, comme lui-même écrivait. Le champ de ses connaissances était immense et son esprit largement synthétique n'aimait pas voir enclore la réalité dans des thèses trop simplifiées.

P.P. Grassé laisse derrière lui plusieurs écoles: à côté des Protistologues, des Cytologistes, des Vertébristes, des Entomologistes "agronomiques", les Socioentomologistes qui ont été ses élèves ont eux-mêmes engendré une descendance abondante. Ce Maître est en effet le père ou l'aïeul scientifique d'un grand nombre d'entre nous. Les Termitologues sont les plus nombreux et sont parfois venus se former auprès de lui depuis des pays voisins, ou lointains. La dernière oeuvre de synthèse de P.P. Grassé, achevée en 1985, est son *Termitologia* en trois volumes. C'est justement par les Termites que notre vieux Maître a vu se constituer à côté de lui, durant ses dernières années, une jeune équipe de chercheurs, avec laquelle il avait la joie de prendre le thé quotidien:

le responsable de l'équipe était son petit fils scientifique et les jeunes ses arrières petits enfants. Cette "fondation" était, au soir de sa vie, l'écho de toutes les naissances qu'il avait suscitées.

Luc PLATEAUX,

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés

P.S. Sans prétendre reconstituer une généalogie intégrale de ceux dont le travail sur les Insectes sociaux procède de P.P. Grassé, j'ai tenté de classer ses propres élèves (parfois plus ou moins directs) selon leurs spécialités:

Cricket: Rémy CHAUVIN (élève d'après thèse), Pierre CASSIER, Marguerite PAPILLON-TCHELEBI.

Termite: Paul BONNEVILLE (à Clermont-Ferrand), Gaston RICHARD, Charles NOIROT, † Martin LUESCHER, Germaine CLÉMENT, † Harro BUCHLI, Ahmed KASCHEF (thèse sur autres Insectes), Henri VERRON, Jacqueline ROY-NOEL, Jacqueline ALIBERT, Jacqueline KOVOOR, Habib ZUBERI, Daniel LEBRUN, Iran GHARAGOZLOU-VAN GINNEKEN, Jean DELIGNE, Jacques PASTEELS, Philippe BOYER.

Fourmi: Rémy CHAUVIN, André LEDOUX, Georges LE MASNE, Madeleine BAZIRE-BÉNAZET, Luc PLATEAUX, Bernadette DELAGE-DARCHEN, Jacques PASTEELS, Henri VERRON.

Guêpe: Edouard-Philippe DELEURANCE et, moins directement, ses élèves Jacques GERVET et Alain STRAMBI.

Abeille: Rémy CHAUVIN et, moins directement, son élève Roger DARCHEN. Cécile PLATEAUX-QUÉNU, † Simone KELNER-PILLAULT.

LES STENOGASTRINAE : UN GROUPE CLE POUR L'ETUDE
DE L'EVOLUTION DU COMPORTEMENT SOCIAL
CHEZ LES GUÉPES

par

Stéphano TURILLAZZI

*Dipartimento di Biologia Animale e Genetica
dell'Università, Via Romana 17,
50125 Firenze (Italia)*

RESUME

Les Stenogastrinae forment un groupe de Vespides tropicaux uniquement au Sud-Est asiatique. Encore peu connu du point de vue systématique ce groupe l'est encore moins du point de vue éthologique.

Les affinités systématiques des espèces appartenant aux Stenogastrinae sont controversées ainsi que leur appartenance aux Vespidae.

Chez les Stenogastrinae l'architecture du nid est très particulière et on retrouve soit des espèces qui bâtissent un nid très simple soit des espèces dont le rayon est protégé par un véritable involucre. La dimension des colonies est, en tous les cas, très limitée.

Les espèces étudiées jusqu'à présent montrent des caractéristiques biologiques et éthologiques qui les différencient soit des Vespidae soit des Eumenidae et notamment par le comportement de ponte et par la production d'une substance d'origine abdominale à plusieurs fonctions. Elles s'en différencient également par les méthodes d'élevage du couvain, les méthodes de chasse et le patrouillage en vol des mâles.

L'organisation sociale est assez évoluée et, dans certaines colonies de quelques espèces de Parischnogaster et Liostenogaster on a observé la présence d'une hiérarchie de dominance et une division du travail pour les femelles, cette dernière étant corrélée, dans certains cas, avec la taille de leurs ovaires.

Chez certaines espèces de Stenogastrinae les femelles ont la possibilité de choisir parmi différentes stratégies comportementales selon la situation de la colonie, leur potentiel reproductif et peut-être la disponibilité d'un substrat approprié pour la nidification.

SUMMARY

Stenogastrinae wasps: a key group for the study of the evolution of social behaviour in wasps.

The Stenogastrinae are a group of Vespoidea which lives exclusively in South East Asia, whose biology and taxonomy are as yet little known. Their nest architecture varies from very simple to enveloped constructions which always lack a peduncle, and the colony size is usually very limited.

This group presents biological and ethological features that differ from those of Vespidae and Eumenidae, such as the production of an abdominal secretion which has several functions, the manner in which the eggs are laid and brood is cared for, their foraging behaviour and the performance of patrol flights by the males.

The social organization of some Parischnogaster and Liostenogaster species is relatively evolved and presents domination hierarchies correlated to ovaric development. In some species the females adopt different behavioural strategies according to the colony situation, their reproductive potential and - probably - the available nest substrata.

Mots clés: Vespoidea, Stenogastrinae, architecture du nid, biologie, organisation sociale.

Key words: Vespoidea, Stenogastrinae, nest architecture biology, social organization.

Encore assez récemment, la biologie des Stenogastrinae était presque inconnue. Les rares travaux sur ce groupe concernaient presque exclusivement la systématique. L'étude biologique et éthologique était donc souhaitée par tous ceux qui s'intéressaient à l'étude de l'évolution du comportement social des insectes puisqu'ils espéraient en obtenir de précieuses informations sur les étapes qui avaient conduits à l'eusocialité des guêpes (Wilson, 1971; West Eberhard, 1978).

Un programme de recherche sur le groupe a été développé au Département de Biologie Animale et Génétique de l'Université de Florence et au "Centro di Studio per la Faunistica ed Ecologia Tropicali" du C.N.R., et a débuté en 1979.

Ce travail est donc dédié au Professeur Leo Pardi, qui a été le concepteur et l'initiateur de ce programme, à l'occasion de son soixante dixième anniversaire.

Je remercie la Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux, son Président, le Prof. Roger Darchen et l'organisateur de l'assemblée, le Docteur Guy Demolin, de m'avoir donné le grand honneur d'ouvrir le Congrès annuel de la Société.

LA POSITION SYSTEMATIQUE DES STENOGASTRINAE

On trouve les premiers écrits sur les guêpes Stenogastrinae chez Guérin-Meneville (1831) qui a effectué la description de la première espèce connue, Stenogaster fulgipennis, contenue dans le matériel recueilli en Nouvelle Guinée, lors d'une de l'expédition du Coquilley. Van der Vecht (1975) raconte que Guérin (1838) avait changé le nom du genre par Ischnogaster, mais Bequaert (1918) et Dover et Rao (1922) avaient définitivement repris le premier nom.

Le premier auteur qui a traité de leur position systématique a encore été un français, H. de Saussure, dans ses monumentales "Etude sur la famille des Vespides" (1852-1858). En traitant du genre Ischnogaster et de sa place par rapport aux deux tribus des Euméniens et des Vespéens, il a constaté que "Ce genre est, par tous ses caractères, entièrement intermédiaire entre les deux tribus, et que ses moeurs seules obligent à les classer dans les Guêpes sociales".

Jusqu'en 1927, toutes les espèces décrites ont été classées dans un genre unique, jusqu'à ce que Von Schultes (1927) crée le genre Parischnogaster dans lequel ont été comprises quelques espèces de la Région Orientale. Aujourd'hui on compte environ soixante-dix espèces, réunies en sept genres. Deux, d'entre eux, Stenogaster Guerin et Anischnogaster Van der Vecht avec 17 espèces, sont localisés dans la Papouasie alors que les autres espèces appartenant aux genres Parischnogaster Von Schultes, Metischnogaster Van der Vecht, Holischnogaster Van der Vecht, Liostenogaster Van der Vecht et Eustenogaster Van der Vecht sont réparties dans la Région Orientale de l'Inde méridionale aux Philippines, Célèbes, Sumba et Flores (Van der Vecht, 1972).

La position systématique de ces guêpes est, jusqu'à présent, assez controversée. En effet présentant un certain comportement social, elles sont considérées comme faisant partie de la sous-famille des Vespidae avec les Polistinae et les Vespinae dans la classification de Richards (1962). Cependant, elles montrent de grandes différences morphologiques et comportementales par rapport aux guêpes qui appartiennent aux deux autres sous-familles. Spradbery (1975) fournit un tableau qui, bien qu'il doive être mis à jour en tenant compte des acquisitions récentes, met en évidence les caractéristiques éthologiques uniques de ces guêpes en suggérant l'origine de ce groupe d'un ancien ancêtre vespoïde.

Richards (1971) constatait déjà que les Stenogastrinae étaient très différentes des autres guêpes sociales. Il est donc possible qu'elles soient indépendamment issues d'un ancêtre Eumenide solitaire. Van der Vecht (1977) en compte 8 principales différences morphologiques. En particulier, les Stenogastrinae ne replient pas les ailes dans le sens de la longueur quand elles sont au repos, à la différence de tous les autres Diptoptera, et elles n'ont pas, comme le Vespinae et les Polistinae, des glandules tégumentaires sur le dernier sternite gastral. En revanche, le même auteur met en évidence les ressemblances morphologiques des Stenogastrinae avec les Zéthinae, une sous-famille des Eumenidae. Il en conclue que les Stenogastrinae "are so different from the Polistinae and the Vespinae ... that a taxon consisting of these three groups cannot be regarded as monophyletic". Van der Vecht estime que le

Encore assez récemment, la biologie des Stenogastrinae était presque inconnue. Les rares travaux sur ce groupe concernaient presque exclusivement la systématique. L'étude biologique et éthologique était donc souhaitée par tous ceux qui s'intéressaient à l'étude de l'évolution du comportement social des insectes puisqu'ils espéraient en obtenir de précieuses informations sur les étapes qui avaient conduits à l'eusocialité des guêpes (Wilson, 1971; West Eberhard, 1978).

Un programme de recherche sur le groupe a été développé au Département de Biologie Animale et Génétique de l'Université de Florence et au "Centro di Studio per la Faunistica ed Ecologia Tropicali" du C.N.R., et a débuté en 1979.

Ce travail est donc dédié au Professeur Leo Pardi, qui a été le concepteur et l'initiateur de ce programme, à l'occasion de son soixante dixième anniversaire.

Je remercie la Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux, son Président, le Prof. Roger Darchen et l'organisateur de l'assemblée, le Docteur Guy Demolin, de m'avoir donné le grand honneur d'ouvrir le Congrès annuel de la Société.

LA POSITION SYSTEMATIQUE DES STENOGASTRINAE

On trouve les premiers écrits sur les guêpes Stenogastrinae chez Guérin-Meneville (1831) qui a effectué la description de la première espèce connue, Stenogaster fulgipennis, contenue dans le matériel recueilli en Nouvelle Guinée, lors d'une de l'expédition du Coquilley. Van der Vecht (1975) raconte que Guérin (1838) avait changé le nom du genre par Ischnogaster, mais Bequaert (1918) et Dover et Rao (1922) avaient définitivement repris le premier nom.

Le premier auteur qui a traité de leur position systématique a encore été un français, H. de Saussure, dans ses monumentales "Etude sur la famille des Vespiés" (1852-1858). En traitant du genre Ischnogaster et de sa place par rapport aux deux tribus des Euméniens et des Vespiens, il a constaté que "Ce genre est, par tous ses caractères, entièrement intermédiaire entre les deux tribus, et que ses moeurs seules obligent à les classer dans les Guêpes sociales".

Jusqu'en 1927, toutes les espèces décrites ont été classées dans un genre unique, jusqu'à ce que Von Schultes (1927) crée le genre Parischnogaster dans lequel ont été comprises quelques espèces de la Région Orientale. Aujourd'hui on compte environ soixante-dix espèces, réunies en sept genres. Deux, d'entre eux, Stenogaster Guerin et Anischnogaster Van der Vecht avec 17 espèces, sont localisés dans la Papouasie alors que les autres espèces appartenant aux genres Parischnogaster Von Schultes, Metischnogaster Van der Vecht, Holischnogaster Van der Vecht, Liostenogaster Van der Vecht et Eustenogaster Van der Vecht sont réparties dans la Région Orientale de l'Inde méridionale aux Philippines, Célèbes, Sumba et Flores (Van der Vecht, 1972).

La position systématique de ces guêpes est, jusqu'à présent, assez controversée. En effet présentant un certain comportement social, elles sont considérées comme faisant partie de la sous-famille des Vespidae avec les Polistinae et les Vespinae dans la classification de Richards (1962). Cependant, elles montrent de grandes différences morphologiques et comportementales par rapport aux guêpes qui appartiennent aux deux autres sous-familles. Spradbery (1975) fournit un tableau qui, bien qu'il doive être mis à jour en tenant compte des acquisitions récentes, met en évidence les caractéristiques éthologiques uniques de ces guêpes en suggérant l'origine de ce groupe d'un ancien ancêtre vespoïde.

Richards (1971) constatait déjà que les Stenogastrinae étaient très différentes des autres guêpes sociales. Il est donc possible qu'elles soient indépendamment issues d'un ancêtre Eumenide solitaire. Van der Vecht (1977) en compte 8 principales différences morphologiques. En particulier, les Stenogastrinae ne replient pas les ailes dans le sens de la longueur quand elles sont au repos, à la différence de tous les autres Diptera, et elles n'ont pas, comme le Vespinae et les Polistinae, des glandules tégumentaires sur le dernier sternite gastral. En revanche, le même auteur met en évidence les ressemblances morphologiques des Stenogastrinae avec les Zéthinae, une sous-famille des Eumenidae. Il en conclut que les Stenogastrinae "are so different from the Polistinae and the Vespinae ... that a taxon consisting of these three groups cannot be regarded as monophyletic". Van der Vecht estime que le

Stenogastrinae puisse être considéré comme une famille distincte, ou comme une sous-famille des Eumenidae. Pardi et Turillazzi sont de cet avis (1982). Enfin le même auteur pense qu'il serait préférable de regrouper de nouveau les guêpes diploptères dans une seule famille comprenant différentes sous-familles.

Des 1918 Boquaert proposait cette solution, qui est aussi adoptée par Carpenter (1982). Le dernier met toutes les guêpes vespoides dans la famille des Vespidae qui est alors composée de six sous-familles, Euparaginae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae et Vespinae.

ARCHITECTURE DU NID

Les Stenogastrinae habitent la forêt. Toute espèce connue vit dans cette ambiance, du niveau de la mer jusqu'aux forêts du mont Kinabalu, Borneo, à 1600 mètres d'altitude. Les endroits de nidification les plus souvent mentionnés dans la littérature sont les "overhangs of cliffs" existant le long des chemins et des sentiers de la forêt, les rives escarpées des torrents et des fleuves, cavernes, chutes et, en général, les endroits les plus humides et ombragés.

Quelques espèces semblent particulièrement adaptées pour vivre dans les milieux créés par l'homme. Ainsi, les espèces vivant dans les cavernes ou dans les endroits où les conditions climatiques sont très stables, comme celles du groupe auquel appartient Parischnogaster alternata, ou les espèces du genre Liostenogaster, peuvent être découvertes dans les adductions des eaux, sous la voûte des ponts et des galeries et aussi d'autres constructions humaines (Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et Yamane, 1983; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, 1985b). Les nids de Eustenogaster se trouvent aussi bien sur les parois des cavernes qu'au plafond des édifices. P. mellyi nidifie sur les plafonds des cabanes des villages à la périphérie de Bogor (Indonésie) tandis que P. nigricans serrei a élu domicile sur les arbres en pleine ville (Turillazzi, pers. obs.).

Yoshikawa et al. (1969) observent que l'architecture du nid des Stenogastrinae a des caractéristiques si différentes de celles des autres Vespidae au point

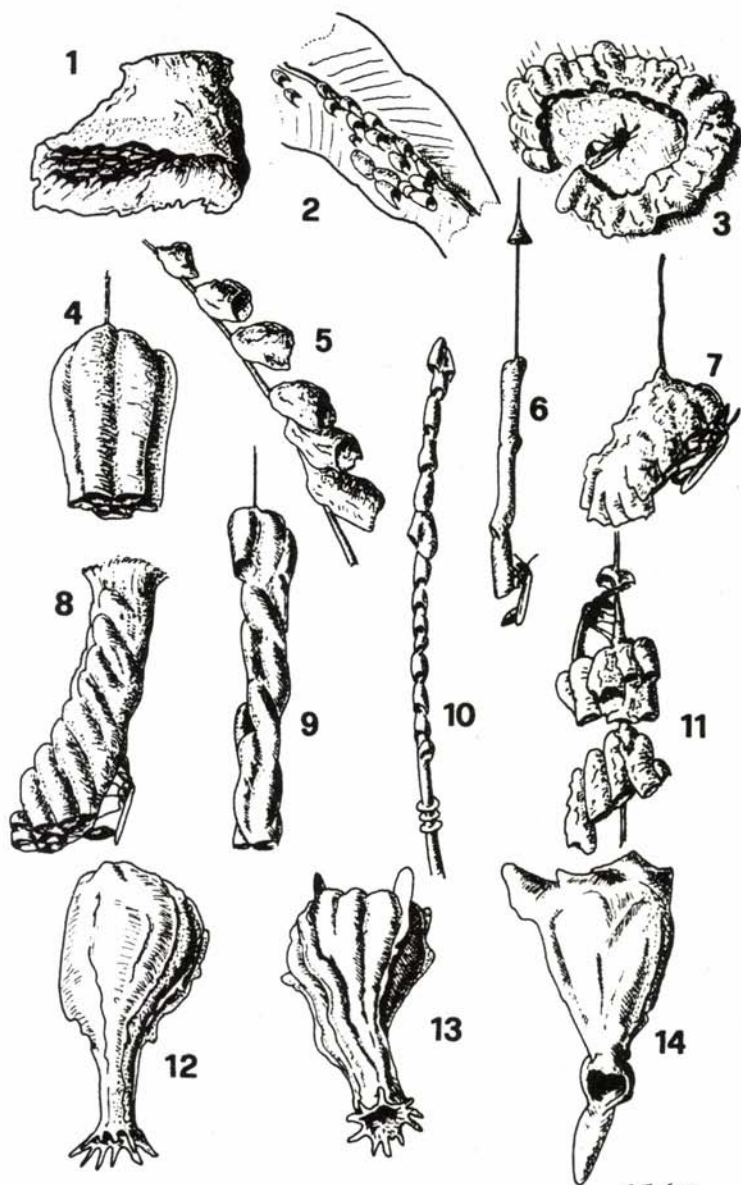
que les premiers auteurs les ont utilisés comme indicateurs systématiques. Pagden (1958) séparait les Stenogastrinae, selon la forme du nid, en 4 groupes, Sakagami et Yoshikawa (1967) décrivaient une nouvelle espèce de Eustenogaster (E. caliptodoma) à cause de la forme de son nid si différent de celui de E. micans. Pour la même raison, on séparait Parischnogaster alternata de P. striatula (Yoshikawa et al., 1969). Des japonais et Hansell continuent ces études sur l'architecture des nids.

Tous les nids des Stenogastrinae n'ont pas de pédoncule et les substrats d'attache des cellules peuvent être plats ou filiformes. Le matériel de construction peut être de la boue, du végétal mélangé avec des sécrétions salivaires, ou un mélange des deux. On découvre même quelquefois dans ces mortiers de la rouille raclée de vieilles épave en métal, etc. (Turillazzi, pers. obs.).

Résumons maintenant ce que nous connaissons sur les constructions des différents genre de Stenogastrinae.

De tous les Stenogastrinae, les Liostenogaster construisent en général des nids avec le plus grand nombre de cellules (L. flavolineata a des nids de 50 à 90 cellules). Les nids sont constitués par un seul rayon en boue implanté sur des substrats plats par l'entremise d'une large socle ou sur des substrats filiformes, tels que de petites racines ou de petits rameaux (p. ex. L. nitidipennis, Yoshikawa et al., 1969). Le nid peut avoir une sorte de pseudoinvolucre incomplet formé par des prolongements des parois des cellules sur un côté du rayon chez les L. flavolineata (Fig. 1) (Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers. obs.). Des espèces édifient des rayons ayant plusieurs rangées de cellules à double couche accrochées à la partie inférieure de grandes feuilles (Fig. 2) (Liostenogaster sp.,

Figs. 1-14. - Nids des Stenogastrinae. Liostenogaster flavolineata (Fig. 1); Liostenogaster sp. (Figs. 2, 3); Stenogaster concinna (Fig. 4); Anischnogaster sp. (Fig. 5); Metischnogaster sp. (Fig. 6); Holischnogaster gracilipes (Fig. 7); Parischnogaster alternata (Fig. 8); P. striatula (Fig. 9); P. nigricans serrei (Fig. 10); P. mellyi (Fig. 11); Eustenogaster caliptodoma (Fig. 12); Eustenogaster sp. (Figs. 13, 14).



Yoshikawa et al., 1969), d'autres encore construisent des nids en forme de fer de cheval, constitués par des rangées de cellules (en matériel végétal) parallèles à un substrat plat avec les ouvertures vers le centre de la bâtisse (Fig. 3) (Liostenogaster sp., Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et al., 1983). Les nids peuvent constituer des agglomérations de dizaines d'unités dans des grottes, des cavernes, des tuyaux, etc. (Yoshikawa et al., 1969; Hansell et al., 1982; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers. obs.).

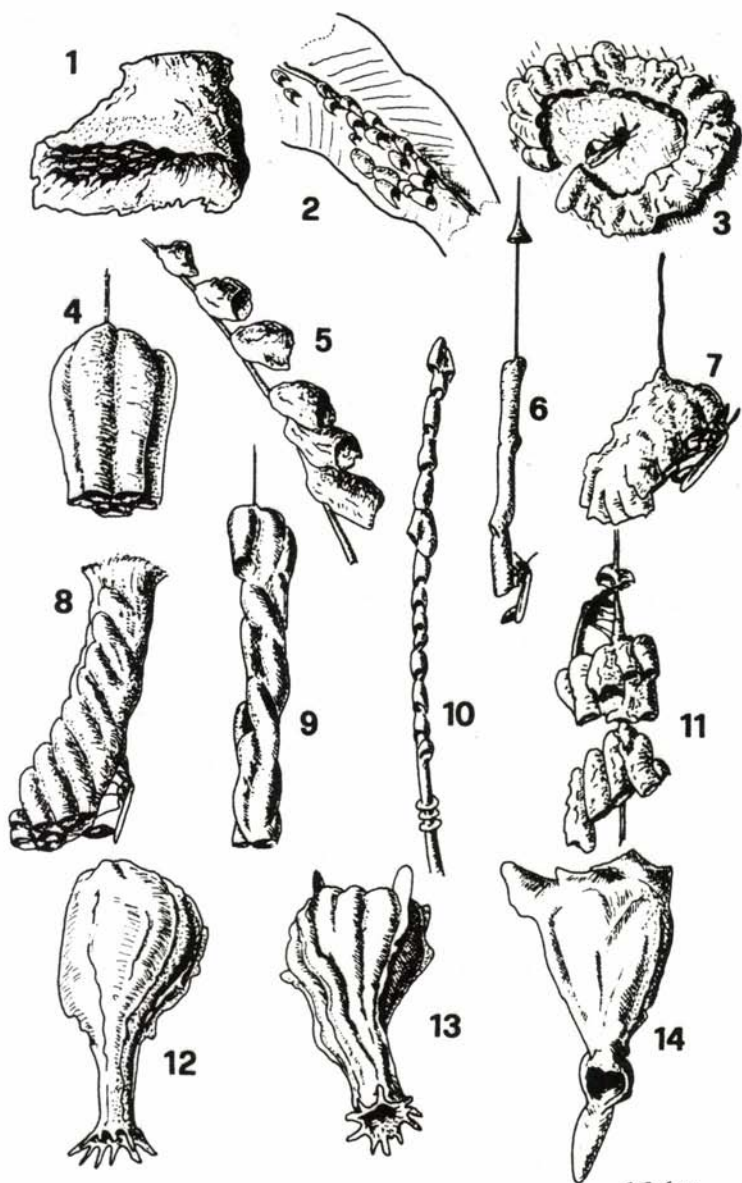
Pour le genre Stenogaster, nous disposons de la description du nid de S. concinna donnée par Spradbery (1975). Les nids ont moins de vingt cellules en boue et ils ressemblent à une cloche dont la partie supérieure est plus large que l'inférieure (Fig. 4). Le substrat est formé de petite racines.

On ne connaît pas grand chose sur les nids des Anischnogaster. Les nids de certaines espèces ont été décrits par Van der Vecht (Van der Vecht, 1972) et ils sont en boue. Les cellules sont disposées sur un substrat filiforme et attachées surtout par la base, sur une ou plusieurs rangées; les parois des cellules sont, pour un seul cas au moins, complètement distinctes (Fig. 5).

Pagden (1962) a décrit le nid de 2 espèces de Metischnogaster (M. cilipennis et M. drewseni). Leur architecture est très particulière et les longues cellules sont rangées avec peu de superpositions des parois le long des champignons Marasmius (Fig. 6).

Hansell (Hansell, sous presse a) va nous donner prochainement la description du nid des Holischnogaster gracilipes. Les guêpes ont les nids suspendus, faits d'un seul rayon fait de débris végétaux, des minces racines à section moyenne d'environ 0.5 mm de diamètre. Les nids peuvent avoir 54 cellules bien que la moyenne du nombre de cellule de plusieurs nids soit 12. Le nid est attaché au bord du substrat et les cellules sont ajoutées surtout du côté opposé (Fig. 7).

Chez les Parischnogaster, on retrouve des nids attachés à des substrats plats. De plus, P. alternata édifie des prolongements des parois à la première cellule. Ils jouent ainsi un rôle de pseudoinvolucre dans lequel s'ouvrent les cellules suivantes (Fig. 8) (Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et Yamane, 1983). Les nids attachés à des substrats filiformes sont très communs



Yoshikawa et al., 1969), d'autres encore construisent des nids en forme de fer de cheval, constitués par des rangées de cellules (en matériel végétal) parallèles à un substrat plat avec les ouvertures vers le centre de la bâtisse (Fig. 3) (Liostenogaster sp., Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et al., 1983). Les nids peuvent constituer des agglomérations de dizaines d'unité dans des grottes, des cavernes, des tuyaux, etc. (Yoshikawa et al., 1969; Hansell et al., 1982; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers. obs.).

Pour le genre Stenogaster, nous disposons de la description du nid de S. concinna donnée par Spradbery (1975). Les nids ont moins de vingt cellules en boue et ils ressemblent à une cloche dont la partie supérieure est plus large que l'inférieure (Fig. 4). Le substrat est formé de petite racines.

On ne connaît pas grand chose sur les nids des Anischnogaster. Les nids de certaines espèces ont été décrits par Van der Vecht (Van der Vecht, 1972) et ils sont en boue. Les cellules sont disposées sur un substrat filiforme et attachées surtout par la base, sur une ou plusieurs rangées; les parois des cellules sont, pour un seul cas au moins, complètement distinctes (Fig. 5).

Pagden (1962) a décrit le nid de 2 espèces de Metschnogaster (M. cilipennis et M. drewseni). Leur architecture est très particulière et les longues cellules sont rangées avec peu de superpositions des parois le long des champignons Marasmius (Fig. 6).

Hansell (Hansell, sous presse a) va nous donner prochainement la description du nid des Holischnogaster gracilipes. Les guêpes ont les nids suspendus, faits d'un seul rayon fait de débris végétaux, des minces racines à section moyenne d'environ 0.5 mm de diamètre. Les nids peuvent avoir 54 cellules bien que la moyenne du nombre de cellule de plusieurs nids soit 12. Le nid est attaché au bord du substrat et les cellules sont ajoutées surtout du côté opposé (Fig. 7).

Chez les Parischnogaster, on retrouve des nids attachés à des substrats plats. De plus, P. alternata édifie des prolongements des parois à la première cellule. Ils jouent ainsi un rôle de pseudoinvolucre dans lequel s'ouvrent les cellules suivantes (Fig. 8) (Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et Yamane, 1983). Les nids attachés à des substrats filiformes sont très communs

et on les retrouve chez le groupe mellyi et le groupe jacobsoni mais aussi P. striatula construit ses nids avec les cellules disposés en spirale en les attachant à des minces racines ou champignons (Fig. 9). P. mellyi (Hansell, 1981; Turillazzi, pers. obs.) réunit plusieurs cellules en rayons surposés, en utilisant des substrats très minces (Fig. 11). P. nigricans serrei (Turillazzi, in prep.) dispose une rangée de cellules sur des substrats avec un diamètre supérieur en disposant sur ceux-ci une barrière à fourmis constituée d'une substance visqueuse pour défendre la rangée des cellules (Fig. 10). Le nid de P. jacobsoni est semblable à celui de P. nigricans serrei. Chez quelques Parischnogaster les cellules sont disposées sur le côté inférieur des feuilles et la barrière à fourmis est fixée sur le pétiole des feuilles.

Les expressions les plus hautes de l'architecture des Stenogastrinae on les retrouve chez les espèces du genre Eustenogaster (Figs. 12-14) (Williams, 1919; Pagden, 1958; Yoshikawa et al., 1969; Krombein, 1976; Ohgushi et al., 1983, sous presse; Turillazzi, pers. obs.). Tout nid est constitué par un seul rayon avec un maximum de 20-30 cellules, entourées par un involucre en forme de poire avec une ouverture infère. Chez toutes les espèces, sauf E. caliptodoma (Fig. 12), l'involucre est, en réalité, un pseudoinvolucre constitué là encore par des prolongements des parois des cellules externes du rayon. Les nids sont installés soit sur des substrats plats, soit sur des substrats filiformes.

Chez tous les Stenogastrinae la résistance du matériel est assez faible comparée à celle d'autres guêpes sociales. C'est probablement un facteur qui a limité la constitution de colonies de grandes dimensions (Hansell, 1985). La quantité de liant qui cimente le matériel doit être très réduite ou peut être même inexistante (Ohgushi et al., 1983, pour Liostenogaster flavolineata).

Ohgushi et al. (1983) ont essayé de classer et de tracer les chemins de l'évolution probable des différentes formes de nids construits par ces guêpes (cf. aussi Jeanne, 1975, pour les autres Vespides sociaux), en tenant compte, comme facteurs de pression sélective puissante la prédation des fourmis et des espèces du genre Vespa (les guêpes de ce genre sont certainement les plus importantes prédatrices des nids de Stenogastrinae)

(Williams, 1919; Pagden, 1958; Hansell, 1981; Turillazzi et Pardi, 1982). Selon les auteurs japonais, ces facteurs sélectifs auraient favorisé le choix des milieux, comme les parois humides et glissantes des grottes, qui limitent la possibilité de prédation des fourmis. Hansell (1985a) pense que la construction des nids en boue exceptionnellement dure, fait par quelques espèces de Liostenogaster serait le signe d'une évolution vers une défense plus efficace contre les guêpes Vespa.

Après la découverte et l'utilisation de matériel plus léger et toujours sous la pression sélective précitée, quelques espèces ont pu ainsi coloniser des milieux plus ouverts et moins humides en suspendant les nids à des fils très minces et en réunissant les cellules pour constituer des amas très camouflés ou même en disposant les cellules sur des substrats filiformes plus gros mais défendus par des barrages visqueux (Parischnogaster). Cela a de toute façon, entraîne la réduction des dimensions des colonies. En effet, les grandes colonies auraient perdu les caractéristiques mimétiques qui appartiennent aux colonies les plus petites et le poids des ensembles constitués par les insectes et leur nid n'auraient pu être soutenu par les faibles substrats.

A l'intérieur de chaque genre, l'évolution de nouvelles formes et de nouvelles architectures s'est probablement poursuivie indépendamment.

Il semble que la construction de barrières à fourmis constituées d'une substance d'origine abdominale se soient développées chez le genre Parischnogaster et nous la retrouvons aussi chez Eustenogaster hauxwelli. En revanche, celles que l'on retrouve chez les Metischnogaster sont édifiées avec le même matériau que celui du nid. Chez quelques espèces du genre Parischnogaster et chez Holischnogaster gracilipes, en plus, le matériel des vieilles cellules est utilisé pour la construction des nouvelles comme chez Belonogaster (Marino Piccioli et Pardi, 1978). Ajoutons enfin que chez une espèce de Liostenogaster (Ohgushi et al., 1983) deux différents stades larvaires peuvent occuper en même temps la même cellule. Il en est ainsi dans deux sous-genre de Polistes, Nygmopolistes et Megapolistes (Yamane et Okazawa, 1977).

Pour terminer, notons le, Pardi et Turillazzi (1982) observent que l'architecture est souvent très hautement spécifique et peut représenter un caractère systémati-

que précieux à condition de se rappeler qu'il existe quelquefois une grande variabilité intraspécifique à l'intérieur d'une même espèce en différents lieux. Ainsi, d'après les deux auteurs précédents P. mellyi construit des nids en forme de rayon à Java et à Bali alors qu'en Thaïlande (Hansell, 1981) cette espèce façonne ses cellules en ligne.

CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES

Les Stenogastrinae ont toujours étonné leurs observateurs par le nombre des comportements vraiment caractéristiques et particuliers qu'elles présentent. Déjà Williams avait observé leur vol silencieux et plané, très précis pour se déplacer dans l'enchevêtrement du milieu forestier et leur habitude de ramasser des mouches et d'autres petits insectes, en les arrachant des toiles d'araignées (Williams, 1828). Le même auteur avait constaté le premier que les oeufs et les petites larves étaient pourvues d'une substance gélatineuse qui probablement devait servir de nourriture (Williams, 1919) et avait avancé l'hypothèse qu'elle serait d'origine végétale. Pagden (1958) aussi a constaté l'existence de cette même substance et a supposé qu'elle était d'origine animale (insectes régurgités). En revanche, Iwata (1967) puis Spradbery (1975), ont émis l'hypothèse qu'elle était sécrétée par les guêpes elles-mêmes. En fait Jacobson (1935) avait déjà vu et décrit la production abdominale de cette substance par les femelles. Il lui attribuait une valeur trophique et pensait même que les barrières à fourmis du nid étaient simplement des réserves de nourriture larvaire.

Hansell (1982), Turillazzi et Pardi (1982), Sakagami et Yamane (1983) ont décrit avec précision le comportement de production de cette substance chez P. mellyi et P. nigricans serrei: la guêpe plie son abdomen ventralement et recueille, en s'aidant avec de ses pattes antérieures et de ses pièces buccales, une pelote de sécrétion au fur et à mesure qu'elle est émise au bout de l'abdomen. Ces auteurs ont observé que la substance n'est pas seulement donnée aux oeufs et aux larves les plus petites, mais qu'elle est recueillie, tout de suite, avant et après la déposition de l'oeuf.

Le comportement de ponte chez les Stenogastrinae est vraiment unique parmi toutes les Vespoidea (Turillazzi, in press). Chez les Parischnogaster la guêpe recueille un peu de substance qu'elle garde dans ses pièces buccales, puis elle courbe de nouveau son abdomen vers sa bouche afin de fixer son oeuf qu'elle pond sur la substance sur son côté concave. La guêpe peut ainsi manoeuvrer son oeuf sans le toucher directement avec les pièces buccales et le déposer sur le fond de la cellule. L'oeuf est fixé dans la cellule grâce à une sécrétion visqueuse qui se trouve sur son côté convexe. La guêpe recueille ensuite un peu de substance abdominale qu'elle met sur le côté concave de l'oeuf.

Tous les auteurs précédents, excepté Hansell (1982), n'avaient pas mis en doute la fonction trophique de cette substance dont la production est confirmée dans cinq genres (Hansell, 1982). Mais quelques observations récentes (Turillazzi, 1985c) indiquent que la fonction trophique est très improbable, au moins chez Parischnogaster, pour les différentes raisons suivantes: 1) sa composition protéique est nulle ou presque nulle, 2) elle n'est consommée ni par les adultes ni par les espèces de fourmis qui l'ont goûtée, 3) les larves se nourrissent avec des gouttes de liquide régurgité par les adultes et avec de la nourriture solide, 4) on ne voit pas de raisons valables pour qu'une nourriture soit fournie au moins une semaine avant l'éclosion de l'oeuf chez des espèces où les adultes prennent toujours soin du couvain. La substance a, au contraire, d'autres fonctions importantes: 1) elle est utilisée par les femelles, comme on a vu, pour manoeuvrer l'oeuf, 2) elle devient le substrat sur lequel la jeune larve, qui sort complètement du chorion, peut se placer, bouger et se nourrir, en adhérant au fond de la cellule et 3) le support sur lequel sont entassés les réserves de nourriture liquide (et parfois solide pour quelques espèces) de la colonie. Chez quelques Parischnogaster, la substance est probablement identique à celle qui est utilisée pour construire les barrières à fourmi des nids.

Les barrières à fourmis, on l'a vu, sont des barrières de matériaux visqueux qui, chez quelques espèces de Stenogastrinae, sont disposés sur le support du nid entre la rangée des cellules et le point d'attache du support de façon à isoler les cellules du reste du substrat. Si le dernier a deux points d'attache, les bar-

rages sont construits de chaque côté des rangées de cellules. D'après des expériences conduites en nature, on a vu que ces barrières sont efficaces contre les fourmis. Seules quelques grosses espèces peuvent les franchir avec une certaine difficulté. La barrière chez P. nigricans serrei est placée, tout de suite, après la construction de la première cellule et elle est développée et renouvelée tous les jours au point d'acquiescer des formes typiques en relation avec la section du substrat, sur lequel se trouve le nid: les supports les plus minces présentent des barrières à la forme d'anneaux continus alors que les substrats plus larges entraînent la construction d'anneaux mamelonnée. Cette barrière est édifée surtout l'après-midi et le soir. Chez Parischnogaster nigricans serrei (Turillazzi et Pardi, 1981) la substance sort en très petites gouttes au bout de l'abdomen des femelles et est recueillie par les pattes postérieures, passée très vite aux médianes et, ensuite, appliquée avec les pièces buccales sur les strates préexistantes de la substance sur le substrats.

Bien que les mouvements de récolte de la substance de la barrière et de la substance gélatineuse utilisée pour les oeufs soient un peu différents les uns des autres, je suis porté à croire que les deux substances recueillies sont au moins pour une bonne partie, identiques et viennent, toutes les deux, de la glande du Dufour (cf. Hansell, 1982).

Du côté des larves et des nymphes, on découvre encore des comportements très caractéristiques propres aux Stenogastrinae. Les larves, encore petites, s'attachent à la masse de substance gélatineuse qui est accrue et renouvelée de temps en temps par les femelles adultes; elles s'enroulent ensuite en anneau ventralement dans la cellule, en se poussant contre les parois avec le dos. Les adultes, apportant la nourriture, chatouillent la partie ventrale de la larve. L'anneau s'ouvre légèrement et accueille la masse de nourriture qui est ensuite consommée lentement. La nourriture, qui n'est pas encore consommée, dans un deuxième temps, peut être reprise par les adultes pour leur propre consommation, ou transférée aux autres larves. Comme la nourriture est imbibée de sécrétions larvaires (il paraît humide), les adultes accomplissent probablement une sorte de trophallaxie indirecte larve-adulte.

Hansell (1982) et Turillazzi (1985d) ont montré que a) les stades larvaires sont seulement au nombre de quatre, alors que les Vespinae, les Polistinae et les Eumenidae en ont cinq, b) les larves de Stenogastrinae ne filent pas un cocon complet et c) la cellule est operculée par les adultes chez quelques espèces tandis que chez d'autres elle est seulement partiellement fermée (Eustenogaster et Stenogaster, quelques Parischnogaster) lorsque la larve est mûre.

La position de la nymphe recourbée sur elle-même avec la pointe de son abdomen touchant presque les pièces buccales, est très typique des Stenogastrinae. Le sac péritrophique larvaire est expulsé tout près l'ouverture alvéolaire. Les adultes extraient facilement le meconium larvaire si la cellule est ouverte. Chez les espèces où les cellules sont fermées, les opercules sont percés et refermés après l'extraction. Cette élimination du sac péritrophique par les adultes se trouve aussi chez quelques Polistinae du nouveau et vieux monde (Ropalidia, Van der Vecht, 1962; Belonogaster, Marino Piccioli, 1966; Parapolybia et Polybioides, Jeanne, 1980), mais elle est effectuée du côté postérieur de la cellule à l'endroit où la larve émet le sac fécal. On ne sait si le meconium est éliminé pour des raisons hygiéniques (cf. les genres cités plus haut) ou pour permettre simplement la sortie de l'imago.

Les mâles sont souvent en concurrence avec la couvain lorsqu'ils agressent les butineuses pour leur arracher la nourriture qu'elles rapportent, pour voler aux larves dans les cellules la nourriture qu'elles n'ont pas encore consommée, ou pour manger les oeufs. Ils sont tolérés quelques jours sur les nids et sont chassés violemment par les femelles (Turillazzi, pers. obs. sur P. mellyi). Ils peuvent alors aller former des groupements unisexuels. Ceux-ci ont été observés chez Eustenogaster micans (Williams, 1919), Stenogaster concinna et Anischnogaster iridipennis (Spradbery, 1975), Parischnogaster mellyi (Turillazzi, 1983 a et b) et Holischnogaster gracilipes (Hansell, in press b). Les mâles de quelques genres et espèces patrouillent en des endroits bien définis de la forêt. Ce comportement a été décrit pour la première fois par Pagden (1962) chez Metischnogaster cilipennis et M. drewseni. Chez P. mellyi et P. nigricans serrei ce comportement est effectué pendant des heures déterminées de la journée, heures différen-

tes pour les deux espèces. Les mâles, en vol plané, restent immobiles en des points bien déterminés et visibles du paysage, et decouvrent, de temps en temps, trois bandes blanches qu'ils portent sur leurs tergites abdominaux. Si un autre mâle arrive au même endroit, cette exhibition est prolongée et les deux mâles se jettent l'un sur l'autre, l'un ou-dessus, l'autre, au-dessous, jusqu'à ce que l'un d'entre eux abandonne et parte chercher une autre place. Si l'exhibition continue au-delà d'un certain temps, le vol des deux protagonistes se transforme en un duel aérien ascendant avec des chocs violents (Turillazzi, 1983 a et b). L'exhibition des bandes clanches est, peut être, associées à l'émission de quelques sécrétions. En effet, sur le troisième tergite gastral, situé au-dessus de ceux qui ont les bandes blanches, débouchent plusieurs glandules, dont la structure particulière a été décrite par Turillazzi et Caltoni (1983). Ce comportement est peut être une composante du comportement de reproduction de ces espèces. Rappelons à ce sujet que chez Metischnogaster (Pagden, 1962), chez Parischnogaster nigricans serrei (Turillazzi, 1983a) et chez P. mellyi (Turillazzi, pers. obs.) les accouplements, ou essais d'accouplement, ont été observés seulement pendant le vol des mâles.

Les mâles de Liostenogaster, volant aussi en patrouille, semblent marquer leurs perchoirs de repos avec des frottements de leurs tergites abdominaux (Turillazzi et Samuel, in prep.). Chez d'autres guêpes sociales, les mâles marquent aussi des perchoirs de leur environnement. Le comportement est commun chez différentes espèces de Polistes (Turillazzi et Cervo, 1982) et de Mischocyttarus (Jeanne et Castellon Bermudez, 1980).

ORGANISATION SOCIALE

Williams considérait que certaines espèces de Stenogastrinae étaient sociales et d'autres non. Cette considération était dictée surtout par le nombre des animaux observés sur les nids des différentes espèces étudiées par Williams aux Philippines, mais les observations sur le comportement social de ces guêpes étaient très limitées dans les travaux des premiers auteurs. La seule interaction rapportée par Williams se réfère à un échange de nourriture parmi les femelles des Liostenogaster

varipinctus (Williams, 1928). Pagden en rapporte une autre entre deux femelles de Metischnogaster cilipennis (Pagden, 1962). Iwata (1967) a observé d'autres chez ses guêpes mais n'a donné aucune observation éthologique. Bref, même avec les informations de Yoshikawa et autres (1969) on connaît peu de choses sur le comportement et l'organisation sociale des Stenogastrinae.

Les chercheurs japonais ont regardé une espèce non identifiée de Parischnogaster (peut être du groupe jacobsoni) et P. striatula. Chez la première espèce, quelques heures d'observation sur une colonie composée de six femelles, ont permis de relever la présence d'une division du travail et des interactions démontrant l'existence d'une hiérarchie de dominance du type linéaire semblable à celui décrit chez les Polistes (Pardi, 1942). A la dissection les femelles ont montré des dimensions ovariennes en corrélation avec leur degré hiérarchique. Des six femelles, seules celles qui étaient nées depuis peu de temps n'étaient pas fécondées. La femelle dominante était celle qui avait les ovaires les plus grands, mais la deuxième femelle dans la hiérarchie aurait pu pondre. Chez P. striatula les auteurs japonais n'ont pas trouvé de hiérarchies mais ont observé un échange incessant des individus entre les colonies voisines. Ils en ont conclu que chaque femelle pouvait prendre soins de plusieurs nids. Ces remarques n'ont toutefois pas été confirmées par Hansell qui a travaillé avec la même espèce (Hansell, 1984).

Spradbery (1975) a un peu étudié les colonies de Stenogaster concinna. Selon lui, S. concinna se trouve à un stade subsocial. Les nids sont fondés par une seule fondatrice dont les filles restent quelques temps sur le nid. Il ne nous donne aucune précision sur l'aide apportée à la mère par les filles. Il nous dit malgré tout quelque part qu'il n'existe pas de soins parentaux coopératifs.

Les premières observations un peu plus précises sur l'organisation sociale ont été faites sur des espèces très communes nidifiant près des hommes tels que P. mellyi (Hansell, 1982, 1983; Sakagami et Yamane, 1983; Yamane et al., 1983) et P. nigricans serrei (Pardi et Turillazzi, 1981; Turillazzi et Pardi, 1982; Turillazzi, 1982, 1985a). Chez des colonies de P. mellyi, Hansell (1983) découvre une "senior female" grâce au

pourcentage (presque 100%) de temps qu'elle passe sur le nid et à sa position de repos, au-dessus de toutes les autres femelles. Sa seule activité externe semble être celle de recueillir du matériel pour la construction du nid. Malgré tout, Hansell, ne relève aucune hiérarchie de dominance lineaire, et aucune femelle dominante. Les interactions parmi les autres femelles du nid sont rares et très douces et il paraît donc improbable qu'une femelle puisse arriver à inhiber le développement ovarien des autres avec des comportements agressifs.

Yamane et Sakagami (1983) confirment la plupart des observations de Hansell, mais ils font remarquer toutes les pontes observées ont été accomplies par les femelles alpha et qu'on a jamais vu prendre les autres femelles.

Chez P. nigricans serrei, Turillazzi et Pardi (1982) retrouvent une situation comparable à celle trouvée par Yoshikawa et al. (1969). Il y a une hiérarchie essentiellement lineaire en corrélation avec le degré de développement ovarien des femelles et une division du travail liée avec les positions hiérarchiques. Les agressions consistent souvent en rapides mouvements en direction des subalternes suivis quelquefois par de faibles coups des antennes sur la tête de l'individu subordonné qui se couche légèrement et régurgite une goutte de liquide qui est sucée par le dominant. La femelle alpha reste presque toujours sur le nid, patrouille et défend le nid, même contre les femelles étrangères de la même espèce mais d'une autre colonie. Les femelles du rang inférieur sont souvent absentes du nid et recueillent de la nourriture et du matériel de construction. Les femelles sont presque toutes fécondées entre le vingtième et le cinquantième jour après l'éclosion (Turillazzi, 1985a). Leurs ovaires se développent avec l'âge. Comme chez P. mellyi (Yamane et al., 1984) les jeunes femelles peuvent choisir 1) de rester sur le nid de la mère en qualité de subordonnée aidant la femelle alpha, 2) de fonder un nouveau nid, 3) d'usurper un nid déjà commencé, 4) de s'unir à un autre colonie (Turillazzi, 1985a). Une fois, Turillazzi et Pardi (1982) ont observé la disparition et le remplacement d'une femelle alpha. La femelle qui l'a succédée la suivait immédiatement dans la hiérarchie. L'augmentation du développement ovarien de la femelle alpha, en corrélation avec l'augmentation du développement de la colonie (Turillazzi,

1985a), laisse penser que la femelle alpha est favorisée par l'aide apportée par ses filles, ou par d'autres femelles associées. Plus la colonie devient puissante et plus les individus de rang élevé sont à même de pondre. Il est probable que les premières filles ont tendance à rester dans la colonie parce qu'elles ont la possibilité de remplacer leur mère morte accidentellement. En revanche, les femelles nées dans une colonie mûre préfèrent probablement créer une nouvelle colonie ou usurper un nid au stade juvénile. Ce dernier phénomène est particulièrement commun et j'ai eu l'occasion de constater que les femelles usurpatrices suppriment, habituellement, les oeufs et les petites larves, mais elles laissent vivre et élèvent les larves les plus grosses. Elles ne touchent pas aux cellules operculées (P. mellyi, Turillazzi, pers. obs.). Il faudrait poursuivre ces observations.

Récemment j'ai eu la possibilité d'étudier des bourgades de colonies de Parischnogaster alternata en Malaisie. Les nids sont alors parfois très près les uns des autres (moins que 20 centimètres). Elles peuvent comprendre une cinquantaine de nids sur une surface de environ dix mètres carrés, accrochés à un édifice cimenté. Chez cette espèce, contrairement à toutes les autres espèces de Parischnogaster étudiées jusqu'à maintenant, une ou plusieurs femelles, rejoignent alors la fondatrice à un stade précoce du développement de la colonie, au moment de la construction de la première ou deuxième cellule (fondation associative du nid) (Turillazzi, 1985b). Parmi les femelles associées les interactions sont très peu nombreuses et il est impossible de découvrir une hiérarchie de dominance, ou une division bien définie du travail. Les associations sont peut être défensives en face des prédateurs (vue aussi la forme particulière du nid qui le rend sans défense aux premiers stades du développement), ou en force des femelles non apparentés de la même espèce (cf. la théorie de Gamboa, 1978). Nous on ne connaît pas quelle est la contribution à la ponte et l'avenir de chacune de ces femelles associées. Il est intéressant de noter que la pourcentage des femelles fécondées et à même de pondre chez les colonies les plus mûres est plus important que chez d'autres espèces (Yoshikawa et al., 1969; Turillazzi, sous presse). Nous pouvons nous rendre compte de l'importance du phénomène, en comparant les porcen-

tages des femelles fécondées (FF) et qui peuvent pondre (PEL) retrouvées chez P. alternata (FF = 84.7%, PEL = 51.4%; N = 144) et P. nigricans serrei (FF = 61.7 %, PEL = 37%; N = 230) ($P < 0.001$ et $P < 0.01$; χ^2 test). Après l'émergence des premiers images, les interactions entre les femelles sont très faibles et rares en comparaison de celles qui ont relevées chez P. mellyi. Au contraire les jeunes individus peuvent être assez actifs dans leurs quêtes d'échange trophallactiques avec des individus plus âgées. L'individuation d'une femelle leader cause des problèmes aussi, parce que la division du travail est seulement touchée. Il y a des femelles qui ne abandonnent jamais le nid et d'autres qui s'occupent de l'approvisionnement, mais cela ne paraît pas être en relation avec les dimensions ovariennes: les femelles plus âgées ainsi que les plus jeunes passent beaucoup de temps sur le nid alors que les femelles qui sont d'un âge moyen vont fourrager.

Plusieurs femelles de Liostenogaster flavolineata (Hansell et al., 1982) semblent fonder ensemble de nouvelles colonies. Les auteurs parlent ici de hiérarchies linéaires de dominance à trois niveaux avec une femelle alpha dominante reconnaissable par son comportement, son séjour permanent sur son nid et son rôle de pondeuse.

Il existerait une division de travail chez Holisch-nogaster gracilipes (Hansell, sous presse). On sait encore qu'une ou deux femelles peuvent pondre ensemble. En revanche, on ignore s'il existe une hiérarchie du dominance.

Chez les espèces étudiées jusqu'à maintenant, on retrouve des colonies composées d'un nombre de femelles supérieur à sept ou huit unités (accompagnées par un nombre différent de mâles). Le nombre de femelles retrouvées dans un nid de Eustenogaster (Williams, 1919; Krombein, 1976; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers. obs.) ne dépasse jamais les quatre. Bien que des espèces de ce genre n'aient pas été encore étudiées finement, Hansell (in litteris), en se référant à E. caliptodoma, parle de "very mild and polite interactions" parmi les femelles présentes dans le même nid.

Toutes les colonies de Stenogastrinae (sauf celles de S. concinna) connues jusqu'ici ont donc atteint l'eusocialité puisqu'elles satisfont les trois conditions (Wilson, 1971) d'avoir des chevauchements de générations, des soins coopératifs de la progéniture et une plus ou

moins nette division du travail. Elles sont au niveau évolutif que West Eberhard (1978) a donné comme "a rudimentary-caste-containing stage". A l'intérieur du même genre Parischnogaster, nous retrouvons des espèces ayant une organisation sociale apparemment plus ou moins développée. Il semble que P. alternata forme les colonies les plus primitives avec plusieurs femelles équipotentielles du point de vue reproductif. P. mellyi présente des colonies où la suprématie d'une seule femelle (senior) sur toutes les autres (probablement ses descendants) est assez nette et, parfois, une hiérarchie de dominance linéaire est reconnaissable. Chez P. nigricans serrei, on relève facilement, pendant les interactions entre les différentes femelles, des rituels de dominance-soumission qui sont assez semblables à ceux qu'on connaît déjà chez d'autres insectes sociaux. L'organisation sociale de Liostenogaster flavolineata est comparable à celle de P. nigricans.

Tant chez L. flavolineata (Hansell et al., 1982) que chez P. nigricans serrei (Turillazzi, 1985a), la succession des femelles différentes à la conduite de la colonie est une chose très commune. Chez P. nigricans les femelles aux ovaires plus développés s'accouplent avant celles qui ont de petits ovaires. Ce phénomène est peut être une première condition pour l'apparition d'ouvrières stériles lorsque la période de virginité se prolonge longtemps.

Il paraît certainement intéressant, selon moi, le polyéthisme temporel qu'on retrouve chez toutes les espèces et la possibilité pour les différents individus de suivre des stratégies différentes, selon, évidemment, la situation coloniale, son propre potentiel reproductif ou aussi la disponibilité des endroits de nidification.

CONCLUSION

Comme nous venons de le voir les connaissances que nous avons sur les Stenogastrinae sont encore très limitées. Ces guêpes sont nettement différenciées par rapport aux autres guêpes sociales soit du point de vue morphologique, du point de vue biologique et du comportement. Elles présentent une morphologie et un compor-

tement uniques en ce qui concerne les larves, une production d'une sécrétion caractéristique ayant différentes fonctions, des types particuliers d'architecture du nid, des méthodes de chasse et d'organisation sociale. Les caractéristiques biologiques et comportementales aussi développées que celles des autres guêpes sociales, surtout pour ce qui concerne les soins des couvains et l'organisation sociale, doivent être considérées comme des convergences et/ou des parallélismes atteints séparément (Pardi et Turillazzi, 1982). Celles-là comprennent l'approvisionnement progressif des larves, une probable trophallaxie larve-adulte, l'extraction de la périthrophie larvaire, la formation de hiérarchies de dominance avec des rituels plus ou moins évidents et la division du travail. Les dimensions coloniales réduites, le mimétisme des nids avec le milieu, les habitudes peu agressives de toutes les espèces et les méthodes de chasse peuvent être considérés comme des adaptations particulières au milieu forestier et au mode d'action des prédateurs.

A l'intérieur du groupe, nous retrouvons plusieurs degrés d'organisation sociale, mais on n'a pas encore découvert d'espèce totalement solitaire, d'espèce ayant des castes évidentes même simplement au niveau du comportement, ou d'espèce n'ayant qu'une seule femelle ponduse à l'intérieur des colonies adultes. Bien qu'il soit encore prématuré de faire des hypothèses sur l'origine de la socialité dans ce groupe, les grandes bourgades de nids et la fondation de colonies près de celles des parents, qu'on retrouve chez Parischnogaster, Liostenogaster, et Stenogaster permettraient d'imaginer que les Stenogastrinae auraient suivi la voie évolutive allant de l'agrégation de plusieurs femelles sur un seul nid à la fondation aplométrique. Parmi tous ces sept genres, Eustenogaster serait, peut-être, la plus énigmatique, à cause de son niveau social très primitif et de l'architecture très évoluée de son nid. La possibilité, pour chaque nouveau né, de suivre des stratégies différentes de comportement selon les facteurs contingents, et le poliéthisme temporel atteint par quelques individus, paraît caractéristique. Tous les chercheurs sont d'accord pour retenir que les Stenogastrinae ont évolués indépendamment des autres guêpes et que les connaissances acquises pour ce groupe peuvent nous faire

penser que l'hypothèse de la "polyginous family" de West Eberhard (1978) est actuellement la plus valable pour expliquer l'évolution social suivie par ces guêpes.

Remerciements. - Je remercie Monsieur le Professeur Roger Darchen pour la revision du texte.

REFERENCES

- Bequaert, J. 1918. A revision of the Vespidae of the Belgian Congo. Bull. Am. Mus. nat. Hist. 39: 1-384.
- Carpenter, J.M. 1982. The phylogenetic relationship and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). Systematic Entomology 7: 11-38.
- Dover, C. and H. Srinivasa Rao 1922. A note on the Diptopterous wasps in the collection of the Indian Museum. J. Proc. Asiat. Soc. Beng. (N.S.) 18: 235-249.
- Gamboa, G.J. 1978. Intraspecific defense: Advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. Sciences 199: 1463-1465.
- Guerin Meneville, F.C. 1831-1838. Crustacees, Arachnides et Insectes. In Duperrey, L.J. "Voyage autour du Monde sur la Coquille (1822-25)". Zoologie 2 (2), Div. 1. Paris.
- Hansell, M.H. 1977. Social behaviour of a three wasp colony: Stenogastrinae Vespidae. In: Universität Bielefeld (W. Germany), Edit. Proc. XV Int. Ethol. Conf., Bielefeld. 23-31, Aug. 1977 (Section II, Contributed papers, Abstract p. 30).
- Hansell, M.H. 1981. Nest construction in the subsocial wasp Parischnogaster mellyi (Saussure) (Stenogastrinae Hymenoptera). Insectes Soc. 28: 208-216.
- Hansell, M.H. 1982. Brood development in the subsocial wasp Parischnogaster mellyi (Saussure) (Stenogastrinae Hymenoptera). Insectes Soc. 29: 3-14.
- Hansell, M.H. 1983. Social behaviour and colony size in the wasp Parischnogaster mellyi (Saussure), (Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae). Proc. Konin. Neder. Akad. Wetens. Ser. C 86 (2): 167-178.
- Hansell, M.H. 1984. Colony membership in the wasp Parischnogaster striatula (Stenogastrinae). Animal Behaviour 30: 1258-1259.

- Hansell, M.H. 1985. The nest material of Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae) and its effect on the evolution of social behaviour and nest design. Actes des Colloques Insectes Sociaux 2: 57-63.
- Hansell, M.H. (in press a). The structure of the nest of the stenogastrine wasp Holischnogaster gracilipes (Van der Vecht).
- Hansell, M.H. (in press b). Colony biology of the stenogastrine wasp Holischnogaster gracilipes (Van der Vecht) on Mount Kinabalu.
- Hansell, M.H., C. Samuel and J.I. Furtado 1982. Liostenogaster flavolineata: social life in the small colonies of an Asian tropical wasp. In: The biology of Social Insects. M. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans editors. Westview Press, Boulder Colorado, XII+420 pp.: 192-195.
- Iwata, K. 1967. Report on the fundamental research on the biological control of Insect pest in Thailand. II. The report on the bionomics of Aculeate Wasps - bionomics of subsocial wasps of Stenogastrinae (Hymenoptera Vespidae). Nat. Life S.E. Asia, Tokyo 5: 259-293.
- Jacobson, E. 1935. Aanteekeningen over Stenogastrinae. Entomol. Meded. Ned. Indie 1: 15-19.
- Jeanne, R.L. 1975. The adaptiveness of social wasps nest architecture. Q. Rev. Biol. 50: 267-287.
- Jeanne, R.L. 1980. Observações sobre limpeza e reutilização de células em ninhos de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae). Boletim do Museo Paraense Emilio Goeldi (N.S.) 101: 1-8.
- Jeanne, R.L. and E.G. Castellon Bermudez 1980. Reproductive behavior of a male neotropical social wasp, Mischocyttarus drewseni (Hymenoptera Vespida). J. Kansas Entomol. Soc. 53: 271-276.
- Marino Piccioli, M.T. 1968. The extraction of the larval peritrophic sac by the adults in Belonogaster (Hymenoptera, Vespoidea). Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl. 2: 203-206.
- Marino Piccioli, M.T. and L. Pardi 1978. Studies on the biology of Belonogaster (Hymenoptera, Vespidae). 3. The nest of Belonogaster griseus (Fab.). Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl. 13: 179-228.
- Ohgushi, R., S.F. Sakagami, S. Yamane and N.D. Abbas 1983. Nest architecture and related notes of stenogastrine wasps in the Province of Sumatera Barat,

- Indonesia (Hymenoptera, Vespidae). Sci. Rep. Kanazawa Univ. 28: 27-58.
- Ohgushi, R. and S. Yamane 1983. Supplementary notes on the nest architecture and biology of some Parischnogaster species in Sumatera Barat (Hymenoptera, Vespidae). Sci. Rep. Kanazawa Univ. 28: 69-78.
- Ohgushi, R., S. Yamane and N.D. Abbas (in press). Descriptions of 5 types (including subtypes) and redescription of a type of stenogastrine nests collected in Sumatera Barat, Indonesia with some biological notes (Hymenoptera, Vespidae).
- Pagden, H.T. 1958. Some Malayan social wasps. Malay Nat. J. 12: 131-148.
- Pagden, H.T. 1962. More about Stenogaster. Malay Nat. J. 16: 95-102.
- Pardi, L. 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale in Polistes gallicus (L.). Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna 14: 1-106.
- Pardi, L. and S. Turillazzi 1982. Biologia delle Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespoidea). Atti Accad. Naz. Entomol. anno XXX: 1-21.
- Richards, O.W. 1962. A revisional study of the Masarid wasps (Hymenoptera Vespidae). British Museum Nat. History, London.
- Richards, O.W. 1971. The biology of social wasps (Hymenoptera, Vespidae). Biological Reviews 46: 483-528.
- Sakagami, Sh. F., and S. Yamane 1983. Behavior inventory of Parischnogaster mellyi. In: Ecological Study on Social Insects in Central Sumatra with special reference to Wasps and Bees. Sumatra Nature Study (Entomology): 12-18.
- Sakagami, S.F. and K. Yoshikawa 1968. A new ethospecies of Stenogaster from Sarawak, with a comment on the value of ethological characters in animal taxonomy. Annotationes Zoologicae Japonenses 41 (2): 77-84.
- Saussure, H.F. de 1852-1858. Etudes sur la famille des Vespides, Vol. 1-3. V. Masson, Paris, and J. Cherbuliez, Geneva.
- Spradbery, J.P. 1975. The biology of Stenogaster concinna Van der Vecht with comments on the phylogeny of the Stenogastrinae (Hymenoptera Vespidae). J. Austr. Entomol. Soc. 14: 309-318.
- Turillazzi, S. 1982. Some aspects of the biology and

- social behavior of Parischnogaster nigricans serrei (Hymenoptera, Stenogastrinae). In: The biology of Social Insects. M. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans ed. Westview Press, Boulder Colorado: 222.
- Turillazzi, S. 1983a. Patrolling behaviour in males of Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) and P. mellyi (Saussure) (Hymenoptera Stenogastrinae). Accad. Naz. Lincei Rc. (Cl. Sci. Fis. Mat. Nat.) LXXII: 153-157.
- Turillazzi, S. 1983b. Extranidal behaviour in Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Hymenoptera Stenogastrinae). Z. Tierpsychol. 63: 27-36.
- Turillazzi, S. 1985a. Colonial cycle in Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) in West Java (Hymenoptera Stenogastrinae). Insectes Soc. 32: 43-60.
- Turillazzi, S. 1985b. Associative nest foundation in the wasp Parischnogaster alternata. Naturwissenschaften 72: 100-102.
- Turillazzi, S. 1985b. Function and characteristics of the abdominal substance by wasps of the genus Parischnogaster (Hymenoptera Stenogastrinae). Monitore zool. ital. (N.S.) 19: 91-99.
- Turillazzi, S. 1985d. Brood rearing behaviour and larval development in Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Hymenoptera Stenogastrinae). Insectes soc. 32: 117-127.
- Turillazzi, S. (in press). Egg deposition in the genus Parischnogaster (Hymenoptera Stenogastrinae). J. Kansas Entomol. Soc.
- Turillazzi, S. and C. Calloni 1983. Tegumental glands in the third gastral tergites of male Parischnogaster nigricans serrei (du Buysson) and P. mellyi (Saussure) (Hymenoptera Stenogastrinae). Insectes Soc. 30: 455-460.
- Turillazzi, S. and R. Cervo 1982. Territorial behaviour in males of Polistes nimpha (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). Z. Tierpsychol. 58: 174-180.
- Turillazzi, S. and L. Pardi 1981. Ant guards on nests of Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Stenogastrinae). Monitore zool. ital. (N.S.) 15: 1-7.
- Turillazzi, S. and L. Pardi 1982. Social behavior of Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Hymenoptera Vespidae) in Java. Ann. Entomol. Soc.

- Am. 75: 657-664.
- Van der Vecht, J. 1962. The Indo-Australian species of the genus Ropalidia (Icaria) (Hymenoptera Vespidae) (Second part). Zool. Verh., Leiden 57: 1-72, 8 plt.
- Van der Vecht, J. 1972. A review of the new genus Anischnogaster in the Papuan Region (Hymenoptera Vespidae). Zool. Meded., Leiden 47: 240-256, 1 pl.
- Van der Vecht, J. 1975. A review of the genus Stenogaster Guérin (Hymenoptera: Vespoidea). J. Aust. Entomol. Soc. 14: 283-308.
- Van der Vecht, J. 1977. Studies of oriental Stenogastrinae (Hymenoptera: Vespoidea). Tijdschrift v. Entomologie 120: 55-75.
- Von Schultess, A. 1927. Fauna Sumatrensis, Vespidae. Supplta ent. 16: 81-92.
- Williams, F.X. 1919. Philippines wasps studies. II. Description of new species and life history studies. Bull. Exp. Stn Hawaii Sugar Plrs' Ass. (Ent.) 14: 19-186.
- Williams, F.X. 1928. Studies in tropical wasps. Their hosts and associates. Bull. Exp. Stn Hawaii Sugar Plrs' Ass. (Ent.) 19: 152-175, 33 plts.
- Wilson, E.O. 1971. The insect societies. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachussets.
- West Eberhard, M.J. 1978. Polygyny and the evolution of social behaviour in wasps. J. Kansas entomol. Soc. 51: 832-856.
- Yamane, S. and T. Ozakawa 1977. Some biological observations on a paper wasp, Polistes (Megapolistes) tepidus malayanus Cameron (Hymenoptera, Vespidae) in New Guinea. Kontyu, Tokyo 45: 283-299.
- Yamane, S., S.F. Sakagami and R. Ohgushi 1983. Multiple behavioural options in a primitively social wasp, Parischnogaster mellyi. Insectes Soc. 30: 412-415.
- Yoshikawa, K., R. Ohgushi and S.F. Sakagami 1969. Preliminary report on entomology of the Osaka City University 5th Expedition to Southeast Asia, 1966. Nat. Life S.E. Asia, Tokyo VI: 153-182, 75 plates.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 33-50 (1986)

LA HIERARCHIE CHEZ LES ROPALIDIA
(Hymen., Vespidae, Polistinae)

par

Roger DARCHEN

Station Biologique
24620 - Les Eyzies (France)

Summary: a comparison of hierarchic behaviours of different species of Ropalidia.

R. cincta's hierarchy is characterized by energetic and stereotyped behaviours. Some of them are only displayed by the queens. The equilibrium of the society is well secured by a system of communications which leaves no place to improvisation. On the contrary, R. guttatipennis's population is less constrained by the queen's primacy: the workers often refuse exchanges with the queen and the ones between the workers are more exchanges of equal insects than exchanges of dominant-dominated wasps. The members of the society are less enlisted in the collective tasks by a strict system of communications.

Then we have observed 2 different social structures. At last, we compare our results to the ones obtained by other colleagues on the same genus.

Key-words: wasps, Ropalidia, hierarchy, communication, evolution.

Vers 1970, la lecture des travaux concernant les Ropalidia était vite effectuée. On ne connaissait alors que les publications de ROUBAUD (1916), de PARDI (1948), de DAVIS (1966), d'IWATA (1969), de RICHARDS (1971), de GADGIL (1974) et de DARCHEN (1976). MALYSHEV (1966), EVANS, WEST-EBERHARD (1970), IWATA (1971) et SPRADBERY (1973) tous, en quelques lignes seulement, nous avait résumé l'essentiel du peu que l'on connaissait en ce domaine. Suffisamment malgré tout pour laisser deviner qu'un champ de recherches sur les Vespides avait été négligé au grand dam de la connaissance de l'évolution sociale de l'ensemble des Vespides.

Les observations de ces dernières années en revanche nous apportent maintenant assez de données pour tenter d'établir un début de synthèse de nos connaissances actuelles sur la hiérarchie entre les individus de ces sociétés.

I - HISTORIQUE.

BEQUAERT (1918) compte 135 espèces de *Ropalidia* de par le monde. VAN DER VECHT (1962) n'en accepte que 90. quoiqu'il en soit, ce n'est pas la demi-douzaine de monographies connues maintenant qui nous permettra d'avoir une réponse exhaustive à la question que nous nous posons ici. Nous ne prétendons que poser des repères de directions pour nos futures observations.

Que savons-nous déjà sur la biologie sociale des *Ropalidia* ? Deux phénomènes importants sont apparus dans la constitution des sociétés stables qui mèneront à celles des *Polistinae* supérieures comme *Polybia* et *Stelopolybia*: les femelles fécondées et pondeuses, que nous appelons des reines, vivent suffisamment longtemps pour assister à la naissance de leur progéniture et pour se faire aider par elle. Elles vont désormais rester sur le nid et vaquer aux occupations nécessaires au développement des oeufs et des larves. C'est un pas énorme franchi dans cette évolution sociale. Les femelles des Vespides plus primitifs, quelques *Stenogastrinae*, quelques *Synagris*, des *Eumenidae* se contentaient d'amasser de la nourriture auprès de leur oeufs ou bien de nourrir directement ou indirectement leurs larves et de disparaître avant leur naissance. *Ropalidia* à l'instar des *Belonogaster* et des *Polybia* africains, laisse apparaître au sein de la société un début de formation de castes (certaines ouvrières n'ayant que des ovaires filiformes), de trophallaxie entre tous les individus (adultes et larves) et même d'une certaine division du travail puisque les guêpes les plus dominantes vont moins que les dominées à la récolte de la nourriture et des matériaux de construction.

II _ METHODE DE TRAVAIL.

Les nids observés étaient toujours à portée de main de l'expérimentateur. Les insectes pouvaient être ainsi facilement marqués par une tache de peinture sur le thorax permettant de les individualiser. Cela d'autant plus facilement que les colonies de *Ropalidia* ne comptent guère plus d'une trentaine d'individus.

A l'occasion de ces marquages, deux observations importantes se sont imposées comme règles générales, 1) les mâles, toujours dominés, ne séjournent que peu de temps dans la société. Ils s'évadent sans retour. Ils sont toujours peu nombreux sur le nid, 2) beaucoup de femelles disparaissent aussi au cours des observations, témoin l'absence définitive de plusieurs individus marqués. La prédation par les araignées et les oiseaux ne doit pas être étrangère à ce phénomène.

III - RAPPEL des observations effectuées sur *Ropalidia cincta*.

1) La structure de la colonie.

Le tableau I ci-joint établi d'après 6 colonies nous montre que chacune des colonies observées ne comprend qu'une seule reine fécondée et pondreuse, entourée de mâles rares et de femelles dont les ovaires sont plus ou moins développés mais dont la spermatheque est vide.

Il y a lieu cependant d'apporter plusieurs précisions que ce tableau ne laisse pas apparaître. Outre la reine, les jeunes sociétés (1, 4 et 6) ne possèdent aucune femelle aux ovaires développés. Pourtant, à côté des femelles aux ovaires filiformes, on découvre que certaines ont des ovarioles qui contiennent, dans le germarium ou dans le calice, quelques ovocytes très petits et transparents et des corps jaunes. On le sait, le phénomène est la preuve d'une dégénérescence des ovocytes et des cellules vitellines. La castration provoquée par la reine ne serait pas uniforme sur tous les individus ou bien, comme chez les fourmis ou les abeilles, elle serait progressive, liée à l'âge. Des observations supplémentaires seraient nécessaires pour établir une corrélation possible entre l'âge des ouvrières, la dimension de leurs ovaires et la durée de leur séjour sur le nid. Dans les vieilles colonies (2 et 5), des femelles montrent des ovaires qui peuvent presque atteindre la taille de ceux de la reine féconde et contenir des oeufs et des corps jaunes. Cependant, à part les reines fécondées, nous n'avons jamais vu ces femelles pondre dans des cellules au sein des colonies bien stabilisées.

2) La hiérarchie chez *Ropalidia cincta*.

Ces comportements de dominance apparaissent lors des échanges de nourriture et de matériel de construction ou encore au moment de la trophallaxie entre les individus.

L'individu dominant doit se placer dans une position supérieure à celle du dominé. La réalisation de cette condition peut s'effectuer de diverses manières. Cependant, 2 attitudes sont le plus souvent adoptées: elles le sont surtout par la reine ou par une femelle à la suite d'un orphelinage.

La première attitude de dominance, la plus caractéristique, est certainement celle où la reine se précipite sur un individu, lui saute sur le thorax, le déséquilibre au point de l'amener à rester suspendue par les pattes arrière, la supportant ainsi à califourchon sur sa tête et son thorax tournés vers le sol. L'attouchement des antennes cesse alors et les échanges s'amorcent. Cette attitude peut durer plusieurs secondes.

La deuxième attitude, sans être aussi démonstratrice, est tout de même très remarquable. La reine grimpe à cheval sur le thorax de l'une de ses guêpes le plus

agilement et le plus rapidement possible, car dans ce comportement comme dans le précédent, les dominés semblent souvent opposer une résistance active à ces traitements brutaux de la reine.

Tous ces comportements, comme les suivants, sont toujours précédés d'un jeu d'antennes que nous n'avons pu étudier parce que nous ne possédions pas le matériel indispensable pour ce genre de travail.

Il existe encore d'autres attitudes qui sont le signe indiscutable de la dominance d'un individu sur l'autre. Nous renvoyons à une publication antérieure pour leurs descriptions (Darchen, 1978).

3) Le type de hiérarchie dans la société de *Ropalidia cincta*.

Est-ce une hiérarchie linéaire, triangulaire ou complexe? Ce problème qui mériterait une étude en soi. Cependant, nous pouvons déjà répondre en partie à cette question. En bref, il est clair que la hiérarchie des *Ropalidia* est beaucoup plus complexe que celles qui ont été décrites pour les Vespides par divers auteurs.

Le schéma ci-joint résume les résultats de nos observations (fig.1).

4) Les comportements en usage lors de la réalisation de tâches communautaires.

Chez *Ropalidia cincta*, la hiérarchie transparaît encore lors du nourrissage des larves et des échanges réciproques entre les larves et les adultes.

Lorsque les nourrices viennent de recevoir de la nourriture solide arrachée à une butineuse et partagée à l'entour, Elles la triturent de façon à obtenir une pâte molle. Puis brusquement, lorsque cette préparation alimentaire est bien élaborée, la reine ou une autre femelle émet de fortes vibrations grâce à un mouvement intense des ailes. Pendant cette émission sonore, le corps de la guêpe est soulevé sur les pattes tendues. Ce signal déclenche, chez les ouvrières, le nourrissage des larves avec la pâte alimentaire qui vient d'être préparée.

Les comportements d'échange de matériaux de construction sont semblables à ceux que nous venons de décrire.

IV - LE COMPORTEMENT DE *ROPALIDIA GUTTATIPENNIS*.

1) La structure de la colonie.

Nous n'avons eu l'occasion d'observer qu'un seul nid de cette espèce pendant plusieurs semaines et d'en disséquer

tous les individus. Le tableau II ci-joint nous donne le résumé de notre analyse.

Comme chez *Ropalidia cincta*, il n'y a qu'une seule reine fécondée au sein de la colonie de *Ropalidia guttatipennis*, de plus on y découvre encore une seule femelle aux ovaires développés mais sans sperme dans la spermatheque et 6 ouvrières aux ovaires filiformes. RICHARDS a pu constater le même phénomène dans l'unique colonie de la même espèce qu'il a disséquée. En revanche, toujours avec *Ropalidia guttatipennis*, ROUBAUD a écrit que, dans les 2 nids qu'il a analysés, il y avait respectivement 4 et 5 femelles aux ovaires développés pour 2 ouvrières. Il ne semble pas avoir recherché l'état des spermatheques. Ce qui est une assez grave lacune.

2) La hiérarchie chez *Ropalidia guttatipennis*.

Il apparaît immédiatement que la symbolique de la dominance est beaucoup moins marquée chez *Ropalidia guttatipennis* que chez *Ropalidia cincta*.

La reine existante ou la future reine qui tente de supplanter toutes ses consœurs après un orphelinage se tient à cheval presque uniquement sur la tête de sa consœur. Les 2 insectes ont le corps tourné verticalement vers le bas du rayon mais, à aucun moment, la reine ne se renverse, pattes en l'air, comme chez *Ropalidia cincta*.

Il y a d'autres exemples d'attitude hiérarchique. La dominante se place à côté et dans le même sens que la dominée légèrement couchée tourne sa tête sous celle de la dominante. Il y a alors un échange trophallactique au profit de la dominante.

La dominante peut aussi aborder la dominée. La dominée se trouve donc à ce moment là parallèle au rayon, tête tournée vers le sol. La dominante lui monte sur la tête et le thorax.

Enfin, il peut encore arriver que la plus forte grimpe rapidement par derrière sur la tête et le thorax de la plus faible et se courbe de façon à échanger des produits alimentaires en la prenant par dessous la tête.

Mais la dominance de la reine et des femelles de rangs intermédiaires n'est que relative: les butineuses refusent souvent de partager la nourriture ou le matériel de construction rapportés au nid. Les femelles qui séjournent sur le nid n'acceptent pas toujours l'échange de nourriture. Ces refus sont rares chez *Ropalidia cincta*. En revanche, les femelles acceptent plus volontiers d'effectuer des échanges face à face et horizontaux. Il existe même chez *Ropalidia guttatipennis* un comportement particulier d'échanges, lorsque les 2 individus se dressent face à face presque verticalement sur la paire de pattes arrière. De plus les échanges entre 3 femelles ne sont pas rares.

Au moment d'un l'orphelinage, toutes les tentatives de dominance sont plus fréquentes et plus violentes. Mais, en règle générale, il semble bien que les échanges "égalitaires"

soient plus fréquents et plus variés chez *Ropalidia guttatipennis* que chez *Ropalidia cincta*.

Ajoutons encore que, chez les 2 espèces, la durée du séjour sur le nid est fonction de la situation hiérarchique des individus: la reine ne quitte le nid que pour defequer. Les ouvrières sont presque toujours en voyage. Les dominantes sur le nid se précipitent au devant des butineuses pour essayer d'accaparer le butin.

Enfin, il est important de noter que, dans les 2 espèces principales étudiées ici, les attitudes de dominance entre femelles et mâles reflètent celles qui s'établissent entre les femelles: chez *Ropalidia cincta*, les dominances vigoureuses sont prépondérantes, chez *Ropalidia guttatipennis*, elles sont minoritaires comparées aux attitudes égalitaires.

3) Le type de hiérarchie chez *Ropalidia guttatipennis*.

Il est indéfinissable dans la mesure où 1) les individus marqués de ma colonie ont très rapidement disparu du nid, 2) la dominance est beaucoup moins marquée et beaucoup plus rare que chez *Ropalidia cincta*, 3) les refus d'échanges de nourriture, de matériau de construction et de trophallaxie sont fréquents, et 4) les rapports, dits égalitaires, sont monnaie courante. Je ne puis que conclure qu'il y a des comportements de dominance certains et que ces comportements sont le fait de peu d'individus, toujours les mêmes, la reine par exemple ou celle qui la remplacera lors d'un orphelinage expérimental. En effet, dans le nid particulier observé, on assistait qu'à une ou deux attitudes de dominance vigoureuse par heure. C'est peu! Il en était tout autrement lorsqu'une ouvrière essayait de s'imposer comme reine après orphelinage: la plus active cavalcadait sans arrêt sur le nid à la recherche d'individus mâles ou femelles qu'elle pouvait bousculer ou chevaucher.

La hiérarchie chez *Ropalidia guttatipennis* existe donc mais d'une manière diffuse. Dans notre nid, seuls apparaissaient la dominance linéaire de l'individu 2 sur l'individu 4.

Un autre phénomène expérimental mériterait d'être reproduit. En effet, 1h30 après le retrait de la reine α (2) de la société, j'ai tenté de la réintroduire alors que la reine β (4) faisait déjà une campagne ardente pour prendre la tête de la petite société. Après 3 ou 4 minutes de "surprise", due à la reconnaissance de son ancienne reine, caractérisée par un repos dans sa cavalcade, la future reine (β) attaqua l'intruse du moment. Le combat ne dura que quelques secondes car la femelle α vaincue quitta le nid au profit de l'ex-femelle β qui reprit son manège de dominance.

4) Les comportements en usage lors de la réalisation des tâches communautaires.

Toutes les manifestations comportementales décrites

pour *Ropalidia cincta* lors des échanges entre adultes et larves sont réduites ou inexistantes chez *Ropalidia guttatipennis*. Lors des régurgitations ou des nourrissements des adultes aux larves, les femelles ne synchronisent pas leurs mouvements par des battements d'ailes intenses: chaque individu opère de manière individuelle. Les très faibles signaux sonores émis quelquefois par les femelles qui récoltent le liquide qui s'écoule de la bouche des larves ne sont plus recruteurs pour les autres ouvrières qui travaillent alors quand bon leur chante.

5) Conclusions.

Ainsi concordent toutes nos observations sur les 2 espèces de *Ropalidia*. La société de *Ropalidia cincta* est très structurée, la hiérarchie y est nettement affirmée par des attitudes énergiques sinon violentes dont certaines sont propres à la reine, la bonne marche de la colonie est assurée par un système de communication assez complexe qui laisse peu de place à l'improvisation. En revanche, dans une population de *Ropalidia guttatipennis*, la primauté de la reine, sans être véritablement contestée, est moins contraignante pour les subordonnées qui peuvent refuser facilement un échange de nourriture ou de fibres végétales. Les échanges entre ouvrières s'accompagnent plutôt de comportements d'individus hiérarchiquement égaux qui ne sont pas embrigadés dans des tâches collectives synchronisées par un strict système de communication.

En bref, nous avons bien 2 structures sociales qui mériteraient encore d'être analysées finement.

V - LES SOCIÉTÉS D'AUTRES ESPÈCES DE *ROPALIDIA*.

Sur la centaine d'espèces de *Ropalidia* reconnues, 7 ou 8 ont été étudiées. C'est-à-dire qu'il existe encore pas mal de travail pour les prochains vespidiologues.

1) La structure des sociétés

Le tableau III ci-joint résume les observations obtenues à la suite de dissections des ovaires des individus des colonies de 3 espèces.

La grosse différence qui apparaît immédiatement entre ce tableau et le précédent est la fréquence des sociétés polygynes aux Indes et au Japon.

Malheureusement, les observations des différents travaux cités dans ce tableau pèchent par 2 graves défauts, 1) les auteurs nous laissent dans l'ignorance sur l'état des ovaires et des spermatheques des femelles: ces détails importants nous auraient éclairés sur les comportements des différents individus des sociétés, 2) on aurait aimé connaître le devenir des oeufs pondus par les femelles non-dominantes. Ne sont-ils pas mangés ultérieurement par la femelle α qui marquerait ainsi une nouvelle fois sa primauté? J'ai observé ce phénomène sur un gros nid de *Poliste* africain.

2) La hiérarchie chez ces espèces.

GADAGKAR ET JOSHI distinguent 3 groupes d'individus chez *Ropalidia cyathiformis* en fonction de leur occupation principale dans le nid, celui des guerrières, celui des nourrices et celui des butineuses. Chacun d'entre eux est caractérisé par des comportements de dominance assez nombreux. Ils citent les suivants: l'escalade du dominé pour s'installer sur la tête et mordre les appendices situés autour de la bouche, la fixation sur la tête du dominé pendant plusieurs minutes, la fixation près d'un individu pour saisir la patte ou une antenne, la course en direction des subordonnées et la morsure d'un appendice du corps. Or, les femelles pondueuses font toujours partie du groupe dominant des guerrières. Ce sont elles surtout qui manifestent le comportement que nous venons de décrire. Elles s'absentent peu du nid. En revanche, les nourrices sont plus calmes et, étonnement, c'est au milieu d'elles que les guêpes trouveront leur reine de remplacement si cela s'avère nécessaire au cours de la vie de la société. Enfin, les butineuses passent presque tout leur temps à l'extérieur du nid à la recherche de la nourriture.

Les mêmes auteurs ont découvert des castes semblables chez *Ropalidia marginata* mais, ici, ce sont les nourrices qui restent le plus sur le nid. Les guerrières ont plutôt tendance à s'affronter entre elles qu'à s'attaquer aux autres castes. Les comportements de dominance ressemblent assez à ceux de l'espèce précédente.

Enfin, KOJIMA décrit 2 types de comportement hiérarchique. Il y a d'abord le "pecking" que je traduis par "petite menace" durant lequel l'insecte se précipite soudainement vers la tête ou le thorax du dominé et s'arrête brusquement pour ne le toucher qu'avec l'extrémité de ses antennes. Généralement, le dominé se retire. Il y a aussi le "mounting" ou escalade du dominé par le dominant qui lèche le corps de son rival sans le mordre. Ces 2 comportements sont exprimés avant tout par la reine en face de ses subordonnées, et quelquefois seulement par les dominées entre elles. Enfin, comme ITO, KOJIMA décrit un comportement qu'il ne classe pas parmi ceux de dominance, le "baiser" ou le partage de la nourriture.

3) Le type de hiérarchie des sociétés.

En général, les différents auteurs n'ont particulièrement pas attaché une grosse importance à ce problème. GADAGKAR et JOSHI nous donnent des schémas hiérarchiques resumant leurs observations sur 2 espèces de *Ropalidia*, *marginata* et *cyathiformis*.

Dans la colonie de *Ropalidia cyathiformis* étudiée, 5 femelles sur 10 pondent mais 2 surtout dominent toutes les autres par une plus grande production d'oeufs. La hiérarchie est plutôt linéaire. Il en est de même chez *Ropalidia marginata* qui fonde aussi des sociétés polygynes.

En revanche, la hiérarchie de *Ropalidia fasciata*, qui fonde des sociétés monogynes, ressemble assez à celle de *Ropalidia cincta*, en ce sens que le statut de la reine, dans une colonie bien établie, est stable, tandis que celui des subordonnées est plutôt flexible.

VI - DISCUSSION ET CONCLUSION.

Nous avons observé 2 types de colonies du même genre assez différents. Leurs biologies sont semblables mais les divers comportements souvent comparables diffèrent par l'intensité et la fréquence de leur réalisation: chez *Ropalidia cincta*, les attitudes de dominance ou de soumission se manifestent plus souvent que chez *Ropalidia guttatipennis*; certaines sont même très spécifiques. En revanche, chez cette dernière, les individus de la société semblent plus libres de leurs mouvements, plus libre de refuser ou d'accepter un échange ou un don. Le travail des membres de la société de *Ropalidia cincta* est orchestré par tout un rituel sonore, vibratoire et gestuel, celui des membres de la société *Ropalidia guttatipennis* est laissé au gré des circonstances, le retour d'une butineuse chargée de nourriture ou d'une butineuse ramenant de la pâte de bois, la nécessité d'allonger une cellule ou de nourrir quelques larves affamées, le besoin du liquide sécrété et distribué par les larves des cellules.

On voit déjà tout ce que nous apporterait les nouvelles monographies concernant les *Ropalidia* qui, nous le savons maintenant, fondent des sociétés par une association de femelles multiples, ou par une seule reine et même par essaimage.

En bref, autant d'espèces étudiées autant de diversités comportementales. Mais, parmi toutes les espèces observées, il semble bien que, jusqu'ici, ce soit *Ropalidia cincta* qui nous montre une structure de la société réglée par tout un code assez rigide de comportements. La lecture des travaux étrangers, mes propres observations sur d'autres espèces n'auraient pu laisser imaginer l'existence de tels rapports entre les individus du genre *Ropalidia*. Une nouvelle fois encore, notre analyse nous invite à emmagasiner davantage de données sur ce groupe clé des Vespides.

Résumé: On propose ici une comparaison des comportements de dominance de différentes espèces de Ropalidia. La société de R. cincta est très structurée, la hiérarchie y est nettement affirmée par des attitudes énergiques sinon violentes dont certaines sont propres à la reine, la bonne marche de la société est assurée par un système de communication assez complexe qui laisse peu de place à l'improvisation.

En revanche, dans une population de R. guttatipennis, la primauté de la reine est moins contraignante pour les subordonnées qui peuvent refuser facilement un échange de nourriture ou de fibres végétales. Les échanges entre ouvrières s'accompagnent plutôt de comportements d'individus hiérarchiquement égaux qui ne sont pas embrigadés dans des tâches collectives synchronisées par un strict système de communication.

En bref, nous avons bien 2 structures sociales assez différentes.

Nous comparons enfin nos observations à celles qui ont été obtenues avec d'autres espèces de Ropalidia par d'autres collègues.

II

BIBLIOGRAPHIE

- BEQUAERT J., 1918 - A revision of the Vespidae of the belgian Congo based on the collection of the american museum Congo expedition with a list of Ethiopian diplopterous wasps. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 39, 1, 1-384.
- DARCHEN R., 1976 - Ropalidia cincta, guêpe sociale de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). (Hym. Vespidae). Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 12, 4, 579-601.
- DAVIS T.A., 1966 - Observations on Ropalidia variegata (Smith). (Hym. : Vespidae). Entom. News, 75, 10, 271-277.
- DAVIS T.A., 1966 - Nest structure of a social wasp varying with siting leaves. Nature, 210, 5039, 966-967.
- EVANS, H.E. ; WEST-EBERHARD, M.J., 1980 - The wasps. Ann. Arbor. Univ. Michig. Press, pp 265.
- GADAGKAR R. ; GADGIL M. , 1980 - Observations on population ecology and sociobiology of the paper wasp Ropalidia marginata marginata (Lep.), (Fam. Vespidae). In : Symposium Ecol. Anim. Pop., Zool. Survey India, pp. 12.
- GADAGKAR R., 1980 - Dominance hierarchy and division of labour in the social wasp Ropalidia marginata (Lep.) (Hym. : Vespidae). Current Sc., 49 20, 772-775.

12

- GADAGKAR R., JOSHI N.V., 1982 - Behaviour of the Indian social wasp Ropalidia cyathiformis on a nest of separate combs (Hym. : Vespidae). J. Zool. Lond., 198, 27-37.
- GADAGKAR R. ; GADGIL M. ; JOSHI N.V. ; MAHABAL A.S., 1982 - Observations on the natural history and population ecology of the social wasp Ropalidia marginata (Lep.) from Peninsular India (Hym. : Vespidae). Proc. Ind. Acad. Sci. (Anim. Sci.), 91, 6, 539-552.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1982 - A comparative study of social structure in colonies of Ropalidia. In : Biology of Social Insects, Westview Press/Boulder, Colorado, 187-191.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1983 - Quantitative ethology of social wasps : time-activity budgets and caste differentiation in Ropalidia marginata (Lep.) (Hym. : Vespidae). Anim. Behav., 31, 26-31.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1984 - Social organisation in the Indian Wasp Ropalidia cyathiformis (Fab.) (Hym. : Vespidae). Z. Tierpsychol., 64, 15-32.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1985 - Colony fission in a social wasp. Current Science, 20, 54, 57-62.
- GADGIL M. ; MAHABAL A., 1984 - Caste differentiation in the paper wasp Ropalidia marginata (Lep.). Current Sci., 43, 15, 482.

13

- HOOK A.N. ; HOWARD E.E. , 1982 - Observation on the nesting behaviour of three species of Ropalidia Guérin-Méneville (Hym. : Vespidae). J. Aust. Ent. Soc., 21, 271-275.
- IWATA K., 1969 - On the nidification of Ropalidia (Anthrencida) taiwana Koshunensis son an in Formosa (Hym. : Vespidae). Kontyû, 37, 4, 367-372.
- IWATA K., 1969 - Nidification habits of Ropalidia and Parapolybia. Kontyû, 37, 4, 437-443.
- IWATA K., 1971 - Evolution of nistinct. Comparative ethology of Hymenotera. Amerind. Publ. co., New Delhy, New York, pp 535.
- KOJIMA J., 1984 - Construction of multiple independent combs in Ropalidia fasciata (Hym. : Vespidae). Jap. J. Ecol., 34, 233-234.
- KOJIMA J., 1984 - Division of labor and dominance interaction among co-foundresses on pre-emergence colonies of Ropalidia fasciata (Hym. : Vespidae). Biol. Mag., 22, 27-35.
- MALYSHEV S.I., 1966 - Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. Methuen, pp. 319.
- PARDI L., 1948 - Dominance order in Polistes wasps. Physiol. Zool., 21, 1, 1-13.
- RICHARDS O.W., 1969 - The biology of some W. african social wasps (Hym. : Vespidae), Polistinae). Estr. Mem. Soc. Entomol. Italy, 48, 79-93.

I4

- RICHARDS O.W., 1971 - The biology of the social wasps (Hym. : Vespidae). Biol. Rev., 46, 483-528.
- ROUBAUD E., 1916 - Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. Ann. Sc. Nat., 10, 1, pp 157.
- SPRADBERY J.P., 1973 - Wasps. Sidgwick et Jackson, London, pp 408.
- VAN DER VECHT J. 1962 - The Indo-Australian species of the genus Ropalidia (Icaria) (Hym. : Vespidae). Zool. Verh., Leiden, 57, 1-72.

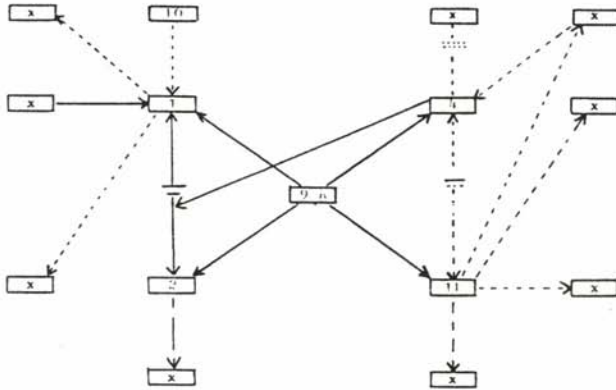


Fig.1, l'ordre hiérarchique à l'intérieur d'une colonie de *R. cincta*. 9R = reine; 1, 2, 3, ... = guêpes marquées; x, x, ... = guêpes non marquées; le signe = indique une égalité dans la hiérarchie sociale.

Tableau I - Analyse de la population et du développement ovarien des femelles de 6 colonies

Numéro du nid	Date	♀			♂	Nymphes	Larves	Oeufs
		Ovaires développés. Spermathèque pleine Nbre d'individus	Ovaires développés. Spermathèque vide. Nbre d'individus	Ovaires peu ou pas développés. Spermathèque vide. Nbre d'individus	Nombre d'individus	Nombre	Nombre	Nombre
1	18/10/69	1	0	3	0	0	19	23
2	18/10/69	1	4	14	0	17	62	50
3	19/12/69	1	0	0	0	0	0	0
4	25/01/70	1	0	0	0	2	1	0
5	28/04/72	1	3	9	5	33	68	55
6	30/08/74	1	0	2	0	6	6	7

Tableau II - Structure des colonies de
R. guttatipennis observée par divers
 auteurs.

Auteurs	Structure de la colonie
Darchen	1 seule ♀ et plusieurs ouvrières
Richards	1 seule ♀ et plusieurs ouvrières
Roubaud	Plusieurs reines

Tableau III - Structure des colonies de différentes espèces de Ropalidia.

Auteurs	Espèces	Structure de la colonie
Gadgil Gadagkar	<i>R. marginata</i>	1 ou plusieurs ♀ dans le nid (3 à 4 est commun) Plusieurs peuvent pondre. Ensuite ?
Gadagkar	<i>R. cyatiformis</i>	Plusieurs ♀ dans le nid Plusieurs peuvent pondre. Ensuite ?
Itô	<i>R. fasciata</i>	Fondation des colonies par une seule reine ou plusieurs. Ensuite ?

ETUDE MORPHOLOGIQUE DES GLANDES TARSALES
CHEZ LA GUÊPE *POLISTES ANNULARIS* (L.)
(Vespidae, Polistinae)

par

Johan BILLEN

Limburgs Universitair Centrum, SBM,
B-3610 Diepenbeek (Belgique)

et

Zoölogisch Instituut K.U. Leuven,
Naamsestraat 59,
B-3000 Leuven (Belgique)

Résumé : Une glande tarsale se trouve dans le dernier article tarsal de chaque des 6 pattes chez tous les individus de *Polistes annularis* examinés. L'épithélium glandulaire est formé d'une invagination de l'épithélium épidermique vers l'intérieur du basitarse. Le réservoir de la glande se poursuit dans l'arolium, qui est une structure entièrement cuticulaire. Cette glande sécrète probablement des substances permettant l'adhérence sur des substrats lisses. L'ultrastructure révèle des cellules denses aux électrons avec de nombreuses mitochondries, et un ergastoplasme assez bien développé dans la région basale et périnucléaire. La membrane plasmique apicale montre de nombreuses microvillosités. La cuticule s'est probablement séparée par délamination, la partie endocuticulaire couvrant l'épithélium de la glande, la partie épicuticulaire formant un sac cuticulaire ventral en relation avec l'articulation entre le tarse et l'arolium.

Mots-clés : morphologie, ultrastructure, glande tarsale, *Polistes annularis*, organe adhésif.

Summary : Morphology of the tarsal glands in the Wasp, *Polistes annularis* (L.) (Vespidae, Polistinae)

Tarsal glands are found in the last tarsal segment of all 6 legs in the wasp *Polistes annularis*. Each gland consists of a large sac lined with an epithelium of secretory cells. The glandular epithelium is to be considered as an infolded extension of the epidermis. Its reservoir is continuous with the lumen of the arolium, which itself is an entirely cuticular structure. Therefore, the tarsal glands most probably are the source of substances secreted to enhance successful adhesion to smooth surfaces. Thousands of tenent hairs covering the arolium are believed to contribute in providing the adhesive forces involved.

(*) : chargé de recherches du F.N.R.S. (Belgique)

Ultrastructurally, the electron-dense secretory cells contain many small mitochondria along with a fairly well developed rough endoplasmic reticulum. The apical cell membrane is modified into a distinct microvillar border. Cuticular delamination probably occurs during the pupal stage and results in the endocuticular layers only to cover the glandular epithelium. The epicuticular layers constitute the cuticular sac which is associated with the ventral articulation slit between the last tarsal segment and the arolium.

Key-words : *morphology, ultrastructure, tarsal gland, Polistes annularis, adhesive organ.*

INTRODUCTION

Les glandes exocrines des insectes sociaux jouent un rôle primordial dans la communication par la production des phéromones. Conformément à leur fonction dans la digestion tant individuelle que sociale ("primer phéromones"), ou dans la production des phéromones d'alarme ou de piste, on retrouve ces glandes surtout dans la tête et dans l'abdomen. Des glandes thoraciques sont beaucoup plus rares : la glande métapleurale est une particularité existant seulement chez les fourmis, tandis que la glande labiale ou salivaire, malgré sa position dans le prothorax, sensu stricto doit être considérée comme une glande céphalique.

Les structures glandulaires dans les pattes chez les insectes sociaux ont été peu étudiées jusqu'à présent. Parmi les fourmis, des glandes tibiales n'ont été signalées que chez des espèces du genre *Crematogaster* (PASTEELS *et al.*, 1970; BILLEN, 1984). Parmi les abeilles, des glandes tarsales ont été décrites par ARNHART (1923) chez *Apis mellifera* et par CRUZ LANDIM & STAURENGO (1965) chez les abeilles méliponines. Des travaux très récentes par LENSKY *et al.* (1984, 1985), parus au cours de la rédaction de la présente contribution, nous renseignent sur la biologie et l'ultrastructure des glandes tarsales de l'abeille mellifique. Parmi les guêpes, nos recherches ont révélé indépendamment l'existence de glandes tarsales, dont nous présentons ici la morphologie chez *Polistes annularis* (L.).

MATERIEL ET METHODES

La reine et les ouvrières examinées proviennent d'un petit nid de *Polistes annularis* récolté tout près du campus de l'université de Georgia à Athens (U.S.A.). Les guêpes ont été tuées par submersion instantanée dans l'azote liquide. Les tarsi des 6 pattes ont été fixés dans le glutaraldéhyde à 2% dans du tampon cacodylate 0.15 M à pH 7,4 pendant 4 heures à 4°C. Une post-fixation (1 heure à 4°C) suit, dans le tétroxyde d'osmium à 2% dans le même tampon. Les coupes incluses dans l'araldite sont

contrastées à l'acétate d'uranyle puis au citrate de plomb, et examinées à l'aide d'un microscope électronique Philips EM 400. Les dessins présentés ici sont basés sur des sections semi-fines colorées au bleu de méthylène.

RESULTATS

1. morphologie générale de la glande tarsale

Chez toutes les guêpes examinées, aussi bien chez la reine que chez les ouvrières, les glandes tarsales se trouvent dans le dernier article tarsal des 3 paires de pattes, sans aucune différence de taille ou de développement entre ces 3 localisations. Des sections semi-fines du dernier article du tarse montrent la glande assez étendue, comme un grand sac dont la paroi épaisse correspond à l'épithélium glandulaire. Une couche cuticulaire constitue le revêtement apical de l'épithélium. Dans la région la plus distale, qui s'étend le plus loin du côté dorsal, l'épithélium se recourbe et rejoint l'épithélium épidermique (Fig. 1). L'aspect de la glande en coupes transversales par conséquent peut varier considérablement selon le niveau de la section : circulaire dans la région proximale du

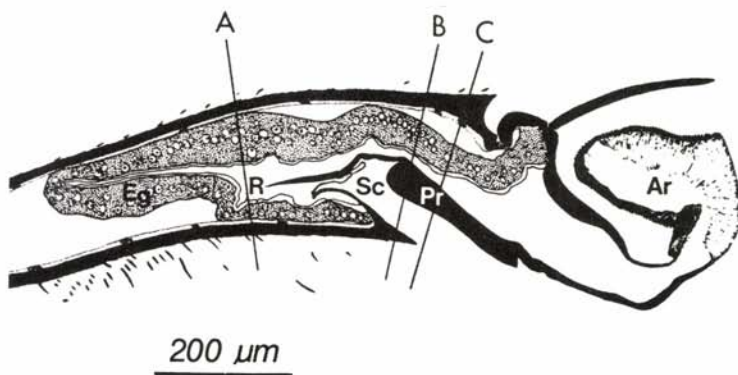


Fig. 1. Section longitudinale du dernier article tarsal chez l'ouvrière de *Polistes annularis* dessinée d'après une coupe semi-fine (patte médiane). Ar = arolium ; Eg = épithélium glandulaire ; Pr = plaque retractrice de l'arolium ; R = réservoir ; Sc = sac cuticulaire. A, B et C indiquent le niveau des sections transversales des figures 2 et 3.

tarse (Fig. 2A), ou seulement avec l'épithélium glandulaire du côté dorsal dans la région distale (Fig. 2B et 3). Dans cette dernière région, la partie ventrale du tarse est occupée par la large plaque retractrice de l'arolium sous laquelle se trouve d'ailleurs le sac cuticulaire associé avec l'articulation ventrale entre le dernier article du tarse et l'arolium (Fig. 1).

La continuité entre l'épithélium de la glande tarsale et l'épithélium épidermique décrite ci-dessus fait de l'arolium une structure exceptionnelle, vu qu'elle est entièrement cuticulaire et dépourvue de cellules épidermiques (confirmé par microscopie électronique à transmission). La lumière de la glande se prolonge dans l'intérieur de l'arolium (Fig. 1). De cette manière, il apparaît que la glande tarsale n'a pas de contact direct avec le milieu extérieur : d'une part, il n'existe pas de micropores dans l'arolium, d'autre part il y a la barrière cuticulaire continue entre la plaque retractrice de l'arolium et la partie distale et ventrale du tarse.

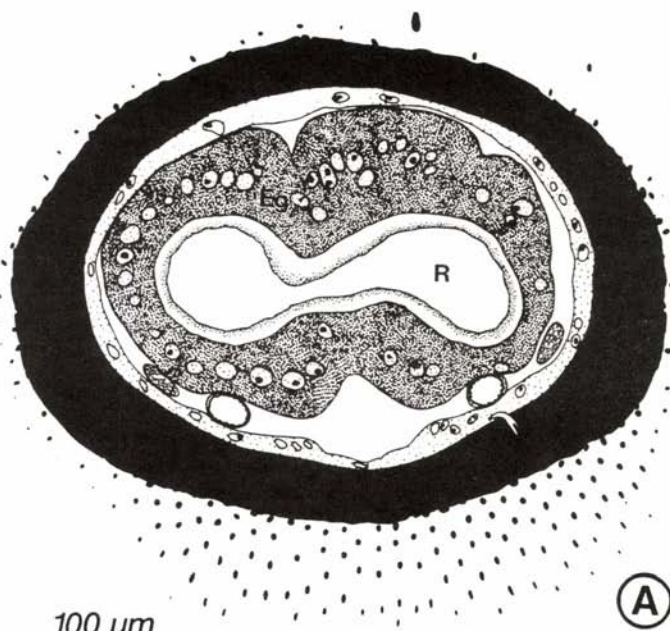
2. ultrastructure de l'épithélium glandulaire

L'épithélium de la glande tarsale est composé de cellules cylindriques d'environ 40 μm de hauteur. Leur cytoplasme est dense aux électrons. Les noyaux arrondis ou allongés, d'un diamètre moyen de 7,5 μm , sont situés un peu au dessous du centre des cellules (Fig. 4). Ils contiennent souvent des nucléoles très nets. Les cellules se caractérisent par la présence de nombreuses mitochondries de petite taille et arrondies ainsi que par de très nombreuses petites vésicules peu denses aux électrons, qu'on rencontre surtout dans la région apicale (Fig. 5). L'ergastoplasme assez bien développé est localisé autour du noyau et dans la région basale de la cellule.

La membrane plasmique apicale se différencie en de nombreuses microvillosités serrées qui se poursuivent le long des plis locaux qui pénètrent dans l'épithélium (Figs. 4, 5). La cuticule couvrant l'épithélium ne contient que des fibrilles endocuticulaires sans délimitation apicale très nette. Dans la partie basale des cellules, la membrane plasmique forme des invaginations assez nombreuses. Dans cette région se trouvent des citernes d'ergastoplasme ainsi que des petites mitochondries (Fig. 6).

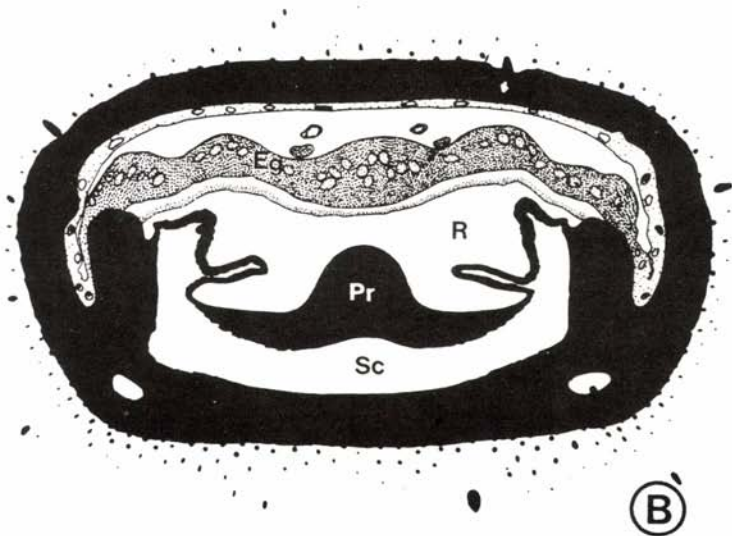
Quelques fines trachéoles sont observées sous la membrane basale très mince qui entoure l'épithélium, leur nombre étant pourtant très limité. Des fibres musculaires n'ont jamais été décelées dans cette partie des tarsi.

Fig. 2. (+) Sections transversales à travers la glande tarsale aux niveaux indiqués (pattes postérieures de l'ouvrière). Abréviations, voir fig. 1.



100 μ m

(A)



(B)

DISCUSSION

La présence de glandes tarsales et leur rôle dans la production des substances adhésives ont été étudiées particulièrement chez les Diptères (HASENFUSS, 1977; STORK, 1983; WALKER *et al.*, 1985). L'organe adhésif chez ces insectes se compose essentiellement de milliers de soies microscopiques qui se trouvent sur les deux pulvilles, et dans lesquelles sont sécrétées les substances lipidiques produites par la glande tarsale.

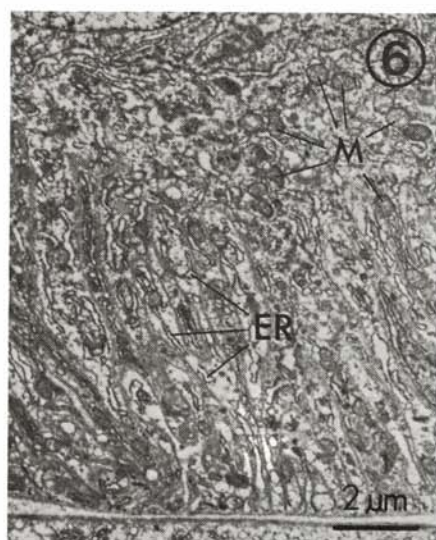
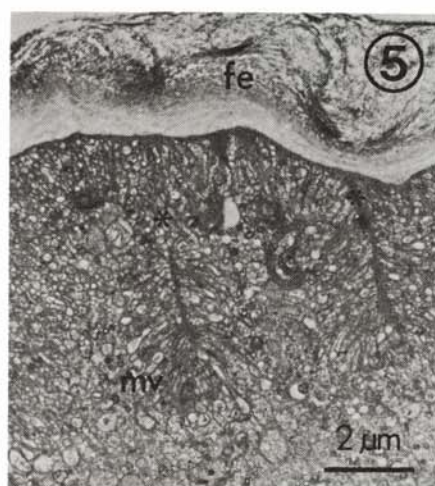
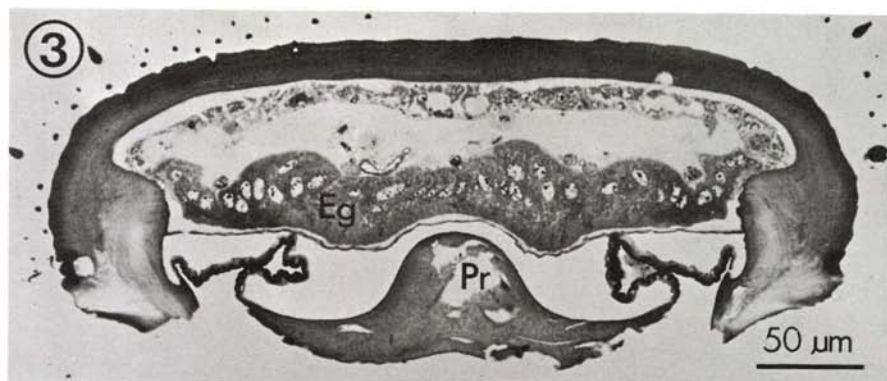
Parmi le Hyménoptères, et jusqu'à présent, des glandes tarsales ont été signalées seulement chez les Apidae (ARNHART, 1923; CRUZ LANDIM & STAURENCO, 1965; LENSKY *et al.*, 1985). Nous les avons trouvées également chez les guêpes sociales (Vespidae) ainsi que solitaires (Sphecidae, Chrysididae, Eumenidae, Mutillidae, Pompilidae). L'organisation morphologique du dernier article tarsal des Hyménoptères ressemble beaucoup à celle des Diptères, l'arolium étant l'homologue des pulvilles. Un rôle des glandes tarsales dans le système adhésif semble d'autant plus évident qu'elles sont présentes dans les 6 pattes tant chez les ouvrières et les reines que chez les mâles. Leur sécrétion chez *Apis mellifera* pourrait indiquer une fonction comme glande cirière (CHAUVIN, 1962). Le dépôt de substances huileuses au cours des déplacements des abeilles a été observé par LENSKY *et al.* (1984). En outre, la sécrétion des glandes tarsales de la reine chez *A. mellifera* révèle un effet inhibitoire synergique avec celui des glandes mandibulaires sur la construction des cupules et des loges royales (LENSKY & SLABEZKI, 1981). Aucun autre rôle dans le comportement social de l'abeille mellifique n'a pu être indiqué (LENSKY *et al.*, 1984).

Fig. 3. Section transversale à travers la région distale d'une patte postérieure de l'ouvrière (niveau C de la fig. 1). Eg = épithélium glandulaire ; Pr = plaque retractrice de l'arolium. (coupe semi-fine) (x 330)

Figs. 4 à 6. Aspects ultrastructuraux de la glande tarsale chez l'ouvrière de *Polistes annularis* :

4. Détail de l'épithélium glandulaire. (x 3.250)
5. Détail de la région apicale avec les microvillosités entourant les plis locaux (*). La cuticule ne contient que des fibres endocuticulaires. (x 7.000)
6. Vue de la région basale montrant les nombreuses mitochondries petites et quelques citernes d'ergastoplasme. (x 6.600)

ER = ergastoplasme ; fe = fibres endocuticulaires ; M = mitochondries ; mv = microvillosités ; N = noyau.



La glande, que nous avons examinée chez *Polistes annularis*, consiste en un sac qui occupe la plus grande partie du dernier article tarsal. Sa paroi est formée par les cellules glandulaires qui ont l'aspect d'un tissu sécrèteur : les nombreuses mitochondries, les invaginations basales et les microvillosités apicales suggèrent un transport de substances tandis que le développement de l'ergastoplasme indique que la sécrétion serait au moins partiellement de nature protéique. Les aspects ultrastructuraux en général correspondent aux descriptions de la structure fine des glandes tarsales d'*Apis mellifera* (LENSKY *et al.*, 1985).

Une particularité de ces glandes, tant chez *Apis* que chez *Polistes*, est la composition de la cuticule couvrant l'épithélium glandulaire, qui ne contient que des fibres endocuticulaires. Selon LENSKY *et al.* (1985), l'épicuticule se serait séparée de l'endocuticule par délamination après la mue imaginale, formant ainsi le sac cuticulaire qui s'ouvre par la fente articulaire entre le dernier article tarsal et l'arolium. Une telle délamination en effet peut expliquer cette formation car il n'existe pas de cellules épidermiques associées à ce sac - et à l'arolium en général - comme on aurait pu l'attendre. Chez *Polistes*, pourtant, le sac cuticulaire existe déjà avant la mue imaginale. Une délamination cuticulaire chez *Polistes* se déroulerait donc plus tôt que chez l'abeille.

LENSKY *et al.* (1985) considèrent le sac cuticulaire comme le réservoir de la glande tarsale chez *A. mellifera*. Nous préférons plutôt considérer l'espace très étendu et entouré par l'épithélium glandulaire comme le réservoir, du moins d'un point de vue fonctionnel. Même si la sécrétion quitte la glande par la fente articulaire ventrale, elle a été stockée dans cette espace, qui se continue d'ailleurs dans l'intérieur de l'arolium. En plus, cette disposition est conforme à une fonction comme organe adhésif. La sécrétion glandulaire adhésive serait éliminée à travers les milliers de soies adhésives qui tapissent la surface externe de l'arolium (CRUZ LANDIM & STAURENGO, 1965). Le mécanisme précis de ce processus reste pourtant à découvrir, car il n'existe pas de pores cuticulaires qui permettent une sécrétion directe (LENSKY *et al.*, 1985; WALKER *et al.*, 1985). De plus, les forces qui font passer la sécrétion dans l'arolium - ou dans le sac cuticulaire - sont inconnues car il n'y a pas de fibres musculaires entourant la glande. De cette manière, aussi le dépôt de sécrétion à travers la fente articulaire semble plus au moins incontrôlable à cause de la taille considérable de celle-ci. Une telle sécrétion existe néanmoins chez l'abeille mellifique, où les taux de sécrétion des reines sont 13 fois plus élevés que chez les ouvrières (LENSKY *et al.*, (1984). Le dépôt continu de sécrétion semble conforme à son rôle de marquage chez la reine, qui s'ajouterait à son rôle dans l'adhérence à des surfaces lisses (LENSKY & SLABEZKI, 1981).

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude à E. Plaum pour l'aide dans la préparation des coupes microscopiques, au Prof. M. Van Poucke et au Dr. G. Delye pour la discussion du manuscrit, et à H. Zurings qui a dactylographié ce texte.

REFERENCES

- ARNHART L., 1923. Das Krallenglied der Honigbiene. *Arch. Bienenk.*, 5, 37-86.
- BILLEN J.P.J., 1984. Morphology of the Tibial Gland in the Ant *Crematogaster scutellaris*. *Naturwissenschaften*, 71, 324-325.
- CHAUVIN R., 1962. Sur l'Epagine et sur les Glandes Tarsales d'Arnhart. *Ins. Sociaux*, 9, 1-5.
- CRUZ LANDIM C., STAURENGO M.A., 1965. Glande Tarsale des Abeilles sans Aiguillon. *Proc. 5th Intern. Congress IUSSI*, Toulouse, 219-225.
- HASENFUSS I., 1977. Die Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit bei Insekten. *Zoomorphologie*, 87, 51-64.
- LENSKY Y., SLABEZKI Y., 1981. The Inhibiting Effect of the Queen Bee (*Apis mellifera* L.) Foot-print Pheromone on the Construction of Swarming Queen Cups. *J. Insect Physiol.*, 27, 313-323.
- LENSKY Y., CASSIER P., FINKEL A., TEESHBEE A., SCHLESINGER R., DELORME-JOULIE C., LEVINSOHN M., 1984. Les Glandes tarsales de l'abeille mellifique (*Apis mellifera* L.) reines, ouvrières et faux-bourçons (Hymenoptera, Apidae). II. Rôle biologique. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 6, 167-175.
- LENSKY Y., CASSIER P., FINKEL A., DELORME-JOULIE C., LEVINSOHN M., 1985. The fine structure of the tarsal glands of the honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera). *Cell Tissue Res.*, 240, 153-158.
- PASTEELS J.M., CREWE R.M., BLUM M.S., 1970. Etude histologique et examen au microscope électronique à balayage de la glande sécrétant la phéromone de piste chez deux *Crematogaster* nord-américains (Formicidae, Myrmicinae) *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271D, 835-838.
- STORK N.E., 1983. How does the housefly hold on to your window ? *Antenna*, 7, 20-23.
- WALKER G., YULE A.B., RATCLIFFE J., 1985. The adhesive organ of the blowfly, *Calliphora vomitoria* : a functional approach (Diptera : Calliphoridae). *J. Zool., Lond.* (A), 205, 297-307.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 61-71 (1986)

COMPORTEMENT D' APIS MELLIFERA VAR. ADANSONI
DANS DEUX MILIEUX DIFFERENTS
DE SAVANE ARBOREE OUEST-AFRICAINE

par

Danielle LOBREAU-CALLEN

Laboratoire de Taxonomie et d'Ecologie des Flores Tropicales,
U.A. 218 CNRS

et

Laboratoire de Phytomorphologie de l'EPHE,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris (France)

Résumé

=====

L'étude comparative de miels de "mosaïque de forêt ombrophile planitaire guinéo-congolaise et de formations herbeuses secondaires" (Centrafrique), et de "forêt claire" (Burkina Faso) permet de mettre en évidence que les abeilles récoltent de préférence le pollen et le nectar des arbres lorsque leurs fleurs présentent suffisamment de caractères attractifs, donc durant la saison sèche et le début de celle des pluies. Lors de la seconde moitié de cette dernière, pendant qu'il n'y a pratiquement pas de floraisons, les provisions de la ruche sont largement utilisées pour l'élevage du couvain. Plus tard lorsque de nouvelles floraisons arrivent, essentiellement celles des herbacées, ces dernières sont abondamment butinées. Les pollens et les nectars frais de qualités alimentaires les meilleures sont consommés en priorité, sans doute après un bref stockage. Les autres sont délaissés et se retrouvent dans les miels étudiés (Graminées)

Mots clés

Miel - Forêt / Savane - Pollen - Arbres / Herbacées
Apis mellifera var. adansoni - Comportement-Ouest-Africain.

Summary

=====

Behaviour of Apis mellifera var. adansoni in two different formations of the west african arboreal savanna.

The comparative studies of Guineo Congolian honies of mosaic lowland rain forest, secondary grassland (Centrafrique) and of indifferntiated Sudanian woodland (Burkina Faso) show that the bees collect preferentially pollen and/or nectar of trees, if their flowers have enough attractive characters, therefore during the dry season and at the beginning of the wet one. During the second half of this last one, there are no flowers, and the reserves are largely used for the food supply of breeding larvas. Later, when the new flowers arrive, essentially the herbaceous one, the latter are much visited. The fresh pollen and nectar of the best dictary quality are consumed first perhaps after a short storage. The others are left by bees and can be fund in the honies under research.

Key words

=====

Honey - Forest / Savanna - Pollen - Trees / Grasses -
Apis mellifica var. adansoni - Behaviour - West Africa

La biologie de l'abeille africaine *Apis mellifera* var. *adansonii* ne peut bien se comprendre que par la connaissance de son comportement vis à vis de la végétation située à proximité des nids et des types floraux butinés tant pour le nectar que pour le pollen. Or les fleurs mellitophiles des savanes ouest-africaines recensées jusqu'à maintenant sont peu nombreuses (Douhet, 1970, 1979 ; Sowunmi, 1974 ; Gadbin, 1980 ; Crane & al., 1984).

Aussi était-il intéressant de faire une analyse comparative du contenu pollinique de quelques miels provenant de deux régions ouest-africaines de climat comparable car n'ayant qu'une seule saison des pluies mais de longueur différente, régions caractérisées par une végétation de savane parfois mélangée avec la forêt.

Les échantillons de miel étudiés proviennent pour cinq d'entre eux, du Burkina Faso, région de Ouagadougou et de Ouahigouya, et pour les trois autres de Centrafrique vers Bangui. Dans ce dernier pays, les arbres dont abondants car la végétation est une mosaïque de forêt ombrophile planitaire guinéo-congolaise et de quelques formations herbeuses secondaires (White, 1983) alors que dans le premier pays, les herbacées sont au contraire dominantes puisqu'il s'agit d'une forêt claire soudanienne indifférenciée (White, 1983).

Matériel et méthodes.

Les huit échantillons étudiés m'ont été confiés par J. LOUVEAUX (INRA) que je remercie très vivement. Ils résultent d'une apiculture traditionnelle africaine. Après deux ou trois ans d'élevage et au début de la saison des pluies (courant mars), le miel mélangé aux réserves de pollen est extrait par pression de l'ensemble des rayons. A partir de 20 g de miel, le pollen est isolé par lessivages et concentrations selon la technique de LOUVEAUX & al. 1970. Il est ensuite acétolysé (LOBREAU-CALLEN & CALLEN, 1982).

Résultats.

Les analyses polliniques des huit échantillons de miels sont résumées dans les tableaux I et II où les pollens des arbres ont été séparés, dans la mesure du possible, de ceux des herbacées. Dans tous les cas, les pollens des arbres sont très largement dominants sur ceux des herbacées. C'est ce choix en végétaux que je vais tenter d'interpréter dans la discussion qui suit, sans oublier auparavant de rechercher les caractères morphologiques floraux attractifs pour les abeilles.

Familles et Genres identifiés par le pollen	Pourcentages de pollen pour chaque échantillon		
	A	B	C
TAXONS DE SAVANE :			
<u>ARBRES & LIANES LIGNEUSES</u>			
Rubiaceae :			
<u>Crossopteryx febrifuga</u>	40,0	1,7	5,1
Nauclea sp.	3,1	0,4	32,0
Leguminosae, Mimosoideae :			
<u>Albizia sp.</u>	-	-	+
<u>Acacia sp.</u>	+	0,6	-
Leguminosae, Papilionoideae			
<u>Pterocarpus sp.</u>	0,7	1,3	0,2
Meliaceae (cf <u>Khaya</u>)	-	+	-
Myrtaceae	-	-	+
Olacaceae (<u>Ximenia</u>)	-	-	+
Salvadoraceae	-	-	1,7
<hr/>			
<u>HERBACEES :</u>			
Leguminosae, Papilionoideae :			
Cf <u>Tephrosia sp.</u>	-	-	+
Poaceae	+	+	1,7
<hr/>			
TAXONS DE FORET OU DE SAVANE SELON LES ESPECES :			
<u>ARBRES & LIANES LIGNEUSES :</u>			
Anacardiaceae (<u>Lannea</u> , <u>Mangifera</u>)	29,4	79,8	12,9
Chrysobalanaceae (<u>Parinari</u>)	0,2	0,3	2,4
Combretaceae/Melastomataceae p.p.	15,0	1,3	2,9
Capparidaceae	-	+	-
Leguminosae, Mimosoideae :			
<u>Parkia sp.</u>	-	0,3	0,2
Rutaceae (<u>Citrus</u>)	-	0,4	-
Tiliaceae p.p.	1,6	0,2	0,6
<hr/>			
<u>HERBACEES :</u>			
Lamiaceae	-	-	+
Melastomataceae p.p. et Tiliaceae p.p. : cf. ci-dessus			

Familles et Genres identifiés par le pollen	Pourcentages de pollens pour chaque échantillon		
	A	B	C
TAXONS DE FORET OU DE LISIERE : ARBRES OU LIANES LIGNEUSES :			
Rubiaceae (<u>Tarenna</u> , <u>Pavetta</u> , cf. <u>Dictyandra</u>)	23,5	2,0	-
type <u>Morinda</u>	10,2	3,4	23,2
Leguminosae, Mimosoideae : <u>Entada</u> sp.	1,1	3,0	14,3
Bignoniaceae	-	0,2	-
Euphorbiaceae (cf. <u>Alchornea</u>)	-	0,9	-
Cf. Flacourtiaceae	0,9	-	-
Irvingiaceae (<u>Irvingia</u>)	0,6	0,5	+
Malpighiaceae (<u>Flabellaria paniculata</u>)	+	-	-
Moraceae (<u>Ficus</u> sp.)	0,4	0,5	0,7
Sapindaceae	-	0,7	-
Arecaceae (dont <u>Phoenix</u>)	4,4	-	0,4
HERBACEES :			
Euphorbiaceae (<u>Ricinus</u>)	-	+	-
Indéterminé	-	1,3	-

Tableau I : Résultat des analyses polliniques des miels de mosaïque de forêt ombrophile planétaire guinéo-congolaise et de formations herbeuses secondaires de Centrafrique.

Nombre total des pollens identifiés : échantillon A : 1223, échantillon B : 1750, échantillon C : 802.

Familles et genres identifiés par le pollen	Pourcentages de pollens pour chaque échantillon				
	D	E	F	G	H
<u>ARBRES & LIANES LIGNEUSES</u>					
Sapotaceae (dont <u>Butyrospermum</u>)	77,2	10,6	56,4	38,9	28,1
Meliaceae (dont <u>Khaya</u>)					
Anacardiaceae (<u>Lannea</u> , <u>Mangifera</u>)	0,2	9,2	29,8	3,4	68,4
Leguminosae, Mimosoideae :					
<u>Parkia biglobosa</u>	-	+	2,6	5,5	1,5
<u>Entada spp.</u>	-	-	2,6	-	-
<u>Acacia spp.</u>	-	0,1	-	-	+
Myrtaceae (<u>Sygygium</u> , <u>Eucalyptus</u> <u>Eugenia</u>)	-	-	-	50,2	-
Combretaceae	14,7	69,1	1,6	-	1,3
Rubiaceae :					
<u>Crossopteryx febrifuga</u>	2,1	0,6	2,2	+	+
<u>Nauclea sp.</u>	-	-	0,4	-	-
Bombacaceae (<u>Bombax</u> , <u>Ceiba</u>)	2,4	+	-	-	+
cf. Cochlospermaceae	-	+	-	-	-
Euphorbiaceae (cf. <u>Discogly-</u> <u>prema</u>)	-	-	1,5	-	+
Leguminosae, Caesalpinioideae :					
<u>Burkea africana</u>	0,1	-	2,2	-	-
<u>Piliostigma sp.</u>	0,6	-	-	-	-
<u>Isobertinia doka</u>	-	-	+	-	-
<u>Delonix sp.</u>	-	-	-	1,5	-
Oleaceae (<u>Ximenia</u>)	-	1,9	1,5	-	+
Salvadoraceae (<u>Dobera</u>)	-	-	-	-	0,4
Sapindaceae (cf <u>Blighia</u>)	-	-	+	+	+
Sterculiaceae	3,4	-	-	-	-
Arecaceae (<u>Phoenix</u>)	-	+	-	-	-
<u>ARBRES OU HERBACEES SELON LES ESPECES.</u>					
Tiliaceae	-	0,4	-	-	-
Capparidaceae	-	4,3	4,1	-	-
<u>HERBACEES</u>					
Amaranthaceae	-	-	+	-	+
Cactaceae	-	+	-	-	-
Cucurbitaceae (<u>Cucumis</u>)	-	-	-	+	-
Leguminosae, Papilionoideae	-	-	0,5	-	-
Malvaceae	-	-	-	+	-
Poaceae (<u>Graminées</u>)	-	1,6	0,3	-	0,4

Tableau II : Résultats des analyses polliniques des miels de forêt claire du Burkina Faso.

Nombre total des pollens identifiés : échantillons D : 1310,
E : 1335, F : 1335, G : 549, H : 679.

Discussion des résultats.

=====

Les caractères des fleurs butinées.

Qu'il s'agisse des échantillons de Centrafrique ou du Burkina Faso, la morphologie des fleurs les plus abondamment visitées par les abeilles est comparable. En effet les fleurs butinées sont groupées en inflorescences de teinte claire, relativement importantes et se détachent du feuillage en étant bien éclairées par le soleil (ex. Fleurs blanches ou blanchâtres : Butyrospermum, Lannea, Mangifera, Flabellaria, Nauclea, Pari-nari, Syzygium, jaunes : Entada,) et odorantes. Ces inflorescences sont parfois groupées en glomérules blancs (Nauclea) ou en capitules rouges (Parkia biglobosa) de grandes dimensions très fortement odorants à l'ouverture des fleurs le soir, mais faiblement le lendemain.

La plupart des fleurs sont odorantes, ont un disque ou des nectaires à l'exception toutefois de certains genres, tel Cochlospermum qui ne fournit que du pollen en abondance, mais pas de nectar. Cette structure florale correspond à une adaptation au butinage par certaines abeilles solitaires attirées par les grandes dimensions des fleurs dont la couleur jaune vif réfléchit les rayons ultra-violets. Dans certains cas, les étamines constituent un caractère attractif par leurs couleurs et leurs dimensions (rouge chez Parkia biglobosa, blanche chez Nauclea, Syzygium

Le choix de la strate végétale pour le butinage.

1°- Les miels de mosaïque de forêt ombrophile planitaire et de quelques formations herbeuses secondaires de Centrafrique. Les pollens d'arbres et d'arbustes recensés appartiennent à deux types de formations végétales. Les uns, les plus nombreux, sont de forêt ou de lisière, les autres de savane, milieu où sont pratiquées les cultures, notamment de manguiers, cotonniers, ricin....

Les ruchers correspondant aux miels étudiés reflètent parfaitement bien ces différents milieux : l'échantillon A est particulièrement riche en pollen de forêt ombrophile (Irvinghia, arbre de forêt primaire, Flabellaria paniculata, grande liane de forêt, nombreuses Rubiaceae de lisière et de sous bois....) et pourrait bien provenir d'un rucher situé dans la lisière de la forêt ; l'échantillon B dans lequel les pollens de Mangifera indica et d'arbres de la forêt ombrophile sont abondants, est issu d'un élevage localisé à proximité d'un verger à mangues et de la forêt ; quant à l'échantillon C, plus riche en pollen d'arbres de savane que les autres, il fut récolté à partir d'un rucher situé en pleine savane, assez loin de la limite forêt savane.

En Centrafrique, les floraisons des arbres de forêt sont étalées sur la plus grande partie de l'année avec toutefois un arrêt durant la seconde moitié de la saison des pluies et le début de la saison sèche. En savane, les arbres sont principalement fleuris durant les deux premiers tiers de la saison sèche. Dans ces deux formations, il existe donc une succession dans la floraison des arbres, ceux de forêt relayant ceux de savane avec toutefois une brève période de repos, durant la seconde moitié de la saison des pluies. Par ailleurs, vers la fin de cette dernière, les herbacées sont fleuries à leur tour et il faut attendre la saison sèche pour retrouver les premiers arbres de la savane en fleurs.

C'est cette alternance de floraisons des arbres qui est retrouvée dans les miels; mais comme les herbacées manquent, c'est à dire approximativement les récoltes des mois de novembre et décembre, le spectre pollinique est par conséquent presque annuel. Cette rareté des herbacées est surprenante, bien que ces dernières soient plus nombreuses dans l'échantillon C où les pollens d'arbres de savane sont relativement plus abondants.

L'ensemble de ces observations montre donc que les abeilles récoltent le plus possible leur pollen sur les arbres en négligeant apparemment les herbacées; d'autre part, lorsque les arbres sont trop éloignés des ruches les abeilles modifient leur comportement et butinent aussi les fleurs des herbacées en l'absence de celles des arbres.

Mais quel est le comportement de ces abeilles durant les saisons où la nature n'offre pratiquement pas de floraisons ou seulement celles des herbacées, sachant qu'elles doivent approvisionner régulièrement le couvain. Cette même question se pose t-elle pour les Apides d'autres formations végétales ?.

2°- Les miels de forêt claire du Burkina Faso.

Dans les régions d'origine des miels étudiés, la végétation a été profondément modifiée par les cultures. C'est ainsi que certains arbres sont privilégiés par rapport à d'autres, souvent pour des raisons d'économie traditionnelle (*Sapotaceae*, *Butyrospermum parkii*, le Karité; *Khaya senegalensis*, l'acajou; *Anacardiaceae*, *Lannea* spp.; *Mimosoideae*, *Parkia biglobosa*, le néré). Sont également abondants car résistants aux feux de brousse et souvent maintenus dans des haies ou autres formations secondaires les *Myrtaceae* (*Syzygium*), les *Rubiaceae* (*Crossopteryx fabrifuga*, *Nauclea* spp.), *Caesalpiniodeae* (*Piliostigma* sp.), *Mimosoideae* (*Acacia* spp.); *Combretaceae* (*Combretum* spp., *Terminalia* spp.), *Oleaceae* (*Ximenia americana*, parasite de racines d'autres arbres), *Cochlospermaceae*. Curieusement les palmiers (*Phoenix*) sont très peu nombreux à proximité de Ouagadougou et de Ouahigouya

Les espèces *Isoberlinia doka*, *Burkea africana* (Caesalpiniaceae), *Blighia sapia* (Sapindaceae), bien que caractéristiques de nombreuses savanes, sont peu abondantes de ces régions.

Au Burkina Faso, les ruchers sont généralement placés dans les plus grands arbres connus pour être mellifères ; il s'agit très souvent de *Parkia biglobosa*. Cette situation du rucher peut expliquer le pourcentage élevé des pollens de ce genre dans certains échantillons accompagnés par une forte teneur en eau et en saccharose due à la composition du nectar produit en grandes quantités, mais peu concentré, particulièrement attractif pour les chauve-souris, principal pollinisateur de cette espèce.

La plupart des pollens contenus dans les miels reflètent parfaitement bien la végétation de ces savanes arborées puisque les espèces les plus représentatives de ces formations sont retrouvées. Toutefois, il faut remarquer l'absence ou les très faibles quantités de pollens de certaines espèces pourtant fréquentes telles *Piliostigma* sp. dont les fleurs s'ouvrent la nuit comme celles de *Nauclea*, de *Parkia*, mais en étant inodores, comme celles de *Parkia biglobosa*, de *Ceiba*, de *Bombax*... dont les fleurs sont principalement cheiropterophiles. Par ailleurs, les pollens de *Ximenia americana*, de *Salvadora persica* sont relativement fréquents alors que les fleurs de ces espèces sont peu attractives puisque blanc-verdâtres, petites, groupées en inflorescences pauciflores, mais elles sont odorantes. La présence de *Cochlospermum* est également surprenante car les fleurs ont des anthères à déhiscence poricide pour lesquelles seules certaines abeilles solitaires de grande taille sont adaptées à la récolte (Buchman & Buchman, 1981; Roubik & al., 1982 ; Bucham, 1983). L'abeille *Apis mellifera* ne présente pas cette coadaptation (Bucham & al., 1977) et ne récolte que le pollen déjà extrait par les Apoïdes.

Dans ces échantillons de savane, d'autre part, les herbacées sont peu nombreuses et par conséquent le spectre pollinique ne recouvre pratiquement que la période de floraison des arbres, donc la saison sèche. Il apparaît ainsi que les *Apis*, au Burkina Faso comme en Centrafrique, récoltent en premier lieu le pollen des strates végétales suffisamment attractives et les plus élevées. Cette remarque est identique à celle déjà formulée par Frankie, 1975 & al., 1983, pour les forêts sèches de Costa-Rica. Par ailleurs, au Burkina Faso et en Centrafrique, quelque soit la végétation, le problème se pose de connaître l'action des abeilles durant la période à laquelle ne correspondent pratiquement pas de récoltes inventoriées par les analyses polliniques.

Conclusion

=====

Signification des faibles pourcentages des pollens d'herbacées.

En Centrafrique, les miels de lisière de forêt qui ne possèdent pour ainsi dire pas de pollen d'herbacées, présentent un spectre pollinique correspondant à environ dix mois de l'année, les différentes floraisons des arbres se relayant. Par contre les échantillons de savane de Centrafrique et du Burkina Faso qui ont un même pourcentage de ces grains d'herbacées, ont un spectre pollinique qui ne correspond qu'à la saison sèche, donc à environ six mois de l'année. Pourtant les miels étudiés sont tous des provisions de deux ou trois ans et devraient donc refléter cette alternance de floraisons arbres-herbacées. En fait, il n'en est rien puisque les pollens des herbacées manquent. Or l'époque de butinage sur les herbacées fait suite à une plus ou moins longue période de pluviosité où les précipitations sont maximales et durant laquelle les floraisons sont rares et où les abeilles ne sortent pas. C'est ainsi qu'à la fin de cette période, les ruches ont perdu beaucoup de poids (Douhet, 1979, Darchen, 1985).

Il semblerait donc que pendant cette période, les abeilles vivent sur leurs réserves qu'elles épuisent au moins partiellement. Lorsque arrivent les premières floraisons d'herbacées, les besoins de matériel alimentaire frais sont importants, si bien qu'elles récoltent abondamment pollen et nectar sur ces dernières et après un bref stockage, utilisent ces réserves toutes fraîches pour l'alimentation des larves. Il s'agit là d'une hypothèse qui mériterait d'être démontrée.

Parmi les herbacées, les Graminées sont les mieux représentées dans les miels. Or ces dernières sont anémophiles et ont une qualité nutritive très faible ; pourtant les abeilles les récoltent (Smith, 1956; Gadbin, 1980; Dufrène, 1985). Il est vraisemblable que ces Apides n'en amassent le pollen qu'à une période où trop peu de floraisons de Dicotylédones sont utilisables, mais qu'il n'est consommé par les larves qu'en cas de nécessité à la place d'autres aliments plus riches en protéines notamment et emmagasinés en quantité suffisante dans la ruche.

- Buchman, S.L. (1983). - Buzzpollination in Angiosperms. In Handbook of Experimental pollination Biology, Jones C.E. & Little R.J. ed., Van Nostrand Reinhold Co, New York : 73-113.
- Buchman, S.L. & Buchman, M.D. (1981).- Anthecology of Mouriri myrtilloides (Melastomataceae : Memecyleae), an oil flower in Panama. Biotropica, 13 (2) : 7-24, Supplément on reproductive botany.
- Buchman, S.L., Jones C.E. & Colin L.J. (1977).- Vibratile pollination of Solanum douglasii an S. xanti (Solanaceae) in Southern California. Wasmann J. Biol. 35 (1) : 1-25.
- Crane, E., Walker P. & Day, R. (1984).- Directory of important world honey sources. IBRA, London, 384 p.
- Darchen, R. (1985).- Les abeilles sociales d'une savane de Côte d'Ivoire. Ecologie du genre Hypotrigena. Publications Scientifiques Accélérées, 7 : 1-17.
- Douhet, M. (1970).- L'apiculture sénégalaise. Laboratoire de Recherches Apicoles, Nice, Rapport ronéo, 64 p.
- Douhet, M. (1979).- L'apiculture en Empire Centrafricain. Situation et perspectives. Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, Maisons-Alfort, Rapport ronéo., 78 p.
- Frankie, G.W. (1975).- Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution system in the Costa Rican dry forest. In Handbook of Experimental Pollination Biology, Jones C.E. & Little R.J. et., Van Nostrand Reinhold, New York : 441-447.
- Gadbin, C. (1980).- Les plantes utilisées par les abeilles au Tchad méridional. Apidologie, 11 (2) : 217-254.
- Lobreau-Callen, D. & Callen, G. (1982).- Quelle est la composition pollinique d'un miel exotique ? I. Bull. Soc. Versaillaise de Sci. Nat., Ser. 4, 9 (4) : 70-88.
- Louveaux, J., Maurizio A. & Vorwohl, G. (1970).- Les méthodes de méliissopalynologie. Apidologie, 1 : 211- 227.
- Roubik, D.W., Ackerman, J.D., Copenhaver C. & Smith, B. (1982).- Stratum, tree and flower selection by tropical Cochlospermum vitifolium in Panama. Ecology, 63 : 712-720.
- Smith, F.G. (1956).- Bee botany in Tanganyika. University of Aberdeen, Thesis, 2 vol., 174 p., 72 pl h.t .
- Sowunmi, M.A. (1974).- Pollen grains of Nigerian plants. I, woody species. Grana, 13 (3) : 145- 186.
- White, F. (1983).- The vegetation of Africa. The natural Resources Research XX, UNESCO, Paris, 356 p., 3 cartes h.t..

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 73-82 (1986)

ALTERNANCE DE GENERATIONS
CHEZ EVYLAEUS VILLOSULUS (K.)
(Hym., Halictinae)

par

Cécile PLATEAUX-QUENU et Luc PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution

C.N.R.S., U.A 42

105 boulevard Raspail, 75006 Paris (France)

Résumé :

Evylaeus villosulus, espèce solitaire, a engendré, au laboratoire comme dans la nature, deux générations successives alternantes, différentes l'une de l'autre.

Deux caractères permettent, cependant, de considérer cette espèce comme une étape dans l'évolution vers la vie en société :

- la réduction de la proportion de mâles dans le premier couvain
- la présence de femelles d'été statistiquement plus petites que leurs mères et différentes d'elles, sans diapause ni réserves.

Mots-clés :

Evylaeus villosulus, Halictinae, caste, espèce solitaire, génération, vie sociale.

Summary :

Alternating generations in *Evylaeus villosulus* (K.) (Hym., Halictinae).

Evylaeus villosulus is a solitary species which produces two generations a year.

An experimental study was undertaken in the laboratory to make certain that the first generation, made of small summer females and some males, gives birth to the larger autumn females. The result was positive.

The species is solitary, with two alternating annual generations and a nest made of cells isolated at the end of long laterals. Yet, by two characters, it may be regarded as a step in the evolution towards social life :

- the reduction in the proportion of males in the first brood
- the appearance of a first brood of summer females statistically smaller than their mothers and different in various details

of structure and colour, with no dormancy and a reduced fat body.

It looks as if some important characters in assessing the social level took place, here, before any change occurred in the nest structure.

Key words :

Evylaeus villosulus, Halictinae, caste, generation, social and solitary species.

INTRODUCTION

Evylaeus villosulus, espèce annuelle solitaire, groupe ses nids en bourgade (STOECKHERT 1923). Elle comprend, dans la région parisienne, deux générations successives constituées de mâles et de femelles (POURSIN et PLATEAUX-QUENU 1982). Les fondatrices présentent un polymorphisme tout à fait remarquable (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1981).

Une étude portant sur la comparaison des deux générations annuelles, celle des fondatrices ayant hiverné, celle des jeunes femelles issues de ces fondatrices et constituant la première génération ou génération estivale, a été effectuée sur la population du campus de Jussieu (Paris) en 1982; elle a donné les résultats suivants (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1985) :

- les femelles d'été sont plus petites que les fondatrices de façon très hautement significative;
- les femelles d'été diffèrent des fondatrices par divers caractères de coloration et de structure; ces différences sont toutes au moins hautement significatives :
 - . la coloration de la face ventrale du funicule est plus claire chez les filles que chez les mères;
 - . la couleur du stigma est bien plus claire chez les filles que chez les mères;
 - . le scutum est plus striolé chez les mères, plus lisse chez les filles;
 - . la ponctuation du scutum est plus dense chez les filles que chez les mères;
 - . les filles montrent, à la partie antérieure du scutum, un sillon longitudinal plus profond que celui des mères;
 - . l'aire dorsale du segment médiaire présente des costules plus fréquentes, nombreuses et accentuées chez les mères que chez les filles.

Les femelles de la génération estivale se distinguent donc statistiquement des fondatrices.

Par ailleurs, la première génération comprenait, à Jussieu, à la fin de juillet 1982, 17 % de mâles et 83 % de jeunes femelles, soit environ 1 mâle pour 5 femelles.

Ainsi, l'on observe chez cette espèce, réputée solitaire, des caractères qui accompagnent, normalement, l'apparition de la vie sociale :

- présence de femelles d'été plus petites que leurs mères et statistiquement différentes de celles-ci;
- diminution du nombre des mâles d'été.

Les femelles d'été constituent-elles une caste comparable à celle des ouvrières chez les espèces sociales ou sont-elles à l'origine de la génération suivante ? La dissection de femelles d'été, prises à Jussieu, indiquait des ovaires développés et une spermathèque le plus souvent remplie de spermatozoïdes, ce qui tendait à prouver que les pourvoyeuses étaient aussi reproductrices mais plusieurs problèmes restaient non résolus. Les femelles d'été demeuraient-elles dans le nid natal, lors de leur entrée en activité ? Leur mère était-elle toujours en vie ? Et surtout, était-il possible qu'une génération de petites femelles, aux caractères particuliers, engendre une génération de fondatrices, plus grandes, différentes et destinées à hiverner ? Nous avons cherché à répondre à ces questions.

MATERIEL ET METHODES

Sur le campus de Jussieu, en juillet 1982, les fondatrices et les femelles de première génération récoltaient du pollen simultanément. Cela est dû vraisemblablement au fait que les fondatrices ne démarrent pas toutes à la même date : l'activité de récolte des premières femelles d'été chevauche, pour un temps, celle des fondatrices tardives. La présence simultanée, dans la nature, de femelles des deux générations, la difficulté de les reconnaître (il s'agit d'individus longs de 5 à 6,5 millimètres) et, plus encore, de les suivre et d'étudier leur comportement, nous a incités à tenter un élevage au laboratoire.

Les cages utilisées sont de petite dimension. Le volume de vol est de 70 x 40 x 30 centimètres. Les éléments destinés à la nidification, de 26 x 16 x 1 centimètres, sont remplis de terre enserrée entre des parois vitrées et parcourue par deux cordons en tresse de nylon trempant, par leur extrémité libre, dans un récipient d'eau. Les cages sont éclairées, selon la saison, soit par deux tubes néon de 18 W, soit par deux ampoules de 150 W.

Un bouquet de fleurs fraîches (les Composées jaunes des genres *Taraxacum*, *Picris*, *Hieracium* etc... sont les plus appréciées) est fourni chaque jour, les *villosulus* ne récoltant pas de pollen sur des fleurs artificielles. Un mélange de miel et d'eau remplace le nectar. Le bouquet est saupoudré, dès l'épuisement du pollen naturel qu'il produit, de pollen de *Cedrus atlanticus* et de *Cirsium eriophorum*.

Quelques fondatrices *villosulus*, capturées en mai 1985, sont encagées après avoir été préalablement marquées.

RESULTATS

Plusieurs fondatrices creusent, dès la fin du mois de mai, des nids qu'elles approvisionnent bientôt en pollen. Vers la fin de juin, quelques mâles éclosent, suivis de jeunes femelles, faciles à reconnaître par l'absence de marque.

Le comportement des mâles est particulier. A leur sortie du nid, ils effectuent, tout comme les femelles, des vols d'orientation, ce qui n'est pas le cas des autres mâles d'*Halictinae* (à l'exception d'*E. marginatus* qui fait de même). Ils visitent activement les nids voisins ou tout ce qui ressemble à un nid. En fin de matinée, ils disparaissent dans leur nid d'origine de telle sorte qu'aucun mâle n'est visible, en cage, l'après-midi. Une expérience simple a permis de constater cet attachement des mâles au nid natal : une nymphe pigmentée est placée dans une cellule artificielle à 2 centimètres d'un conduit vertical. Le mâle éclôt, est marqué après qu'il ait repéré son nid puis, 28 jours durant, sort et regagne régulièrement son "nid" natal. Ce comportement particulier des mâles donne à penser que, chez *E. villosulus*, comme chez *E. marginatus*, les femelles sont fécondées à l'intérieur des nids. Toutefois, dans le cas de *villosulus*, nous avons observé des copulations de jeunes femelles en cage, sur le sol, le grillage et les fleurs. Chez *marginatus*, la fécondation n'a lieu qu'à l'intérieur des nids puisque les fondatrices ne sortent pas à l'automne (PLATEAUX-QUENU 1959).

Les femelles d'été quittent leur nid, se nourrissent mais ne font pas grand'chose d'autre pendant quinze jours. La température oscille en terre, à 9 centimètres de profondeur, entre 23 et 30 ° C et, sur le sol de la cage, entre 23,5 et 34 ° C. Des ampoules plus puissantes sont alors placées sur la cage d'élevage de manière à augmenter simultanément lumière et chaleur. Ce changement, survenu le 10 juillet, provoque aussitôt une hausse de la température du sol jusqu'à 37 ou 38 ° C. Le 15 juillet, deux femelles d'été commencent à récolter du pollen suivies, bientôt, de quelques autres. Cinq d'entre elles sont suivies quotidiennement jusqu'au 30 juillet. Leur descendance est obtenue, tout au moins en partie, par l'ouverture, dans le courant du mois d'août, des nids contenant le couvain (des pertes sont dues principalement à la moisissure et à certains parasites Nématodes).

Les résultats présentés ici sont partiels et devront être confirmés par des données plus nombreuses. Nous consignons sur un graphique (fig. 1) la taille de tous les individus de première génération et celle de tous ceux de seconde génération obtenus, cette année, en élevage. La différence de taille entre les femelles des générations 1 et 2 est très hautement significative

($t = 6,69$ et $p < 0,001$); nous obtenons un graphique comparable, en ce qui concerne les femelles, à celui des fondatrices de printemps et de leurs filles capturées à Jussieu (fig. 2) malgré la grande différence des effectifs. Cela n'a rien d'étonnant puisque les fondatrices de seconde génération, passant l'hiver en diapause, sont celles qui fondent leur nid au printemps et donnent naissance aux femelles d'été, bouclant ainsi le cycle.

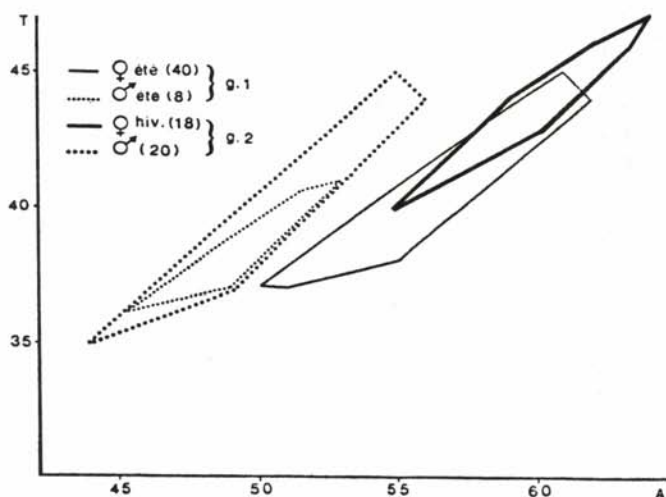


Figure 1 : Descendance totale (première et seconde génération), obtenue en élevage, de fondatrices d'*E. villosulus*.
A : longueur de l'aile (1 unité = $1/12$ mm), T : longueur de la tête (1 unité = $1/25$ mm).

Les chiffres concernant la seconde génération sont faibles, comparés à ceux de la première : cinq femelles d'été seulement ont, rappelons-le, produit ce couvain. Les femelles d'été ne sont pas toutes entrées en activité, en particulier celles qui peuplaient une cage dont on n'a pas, en temps voulu, augmenté l'éclairage et la température. D'autre part, les cinq femelles d'été concernées n'ont récolté de pollen que du 15 au 30 juillet, date

à laquelle l'expérience a été interrompue : elles seraient, vraisemblablement, restées actives par la suite.

La sex-ratio est, pour la génération d'été, de 8 mâles pour 40 femelles, soit d'1 mâle pour 5 femelles, chiffre semblable à celui trouvé à Jussieu en 1982. Elle est de 20 mâles pour 18 femelles, soit d'environ 1 mâle pour 1 femelle dans la seconde génération.

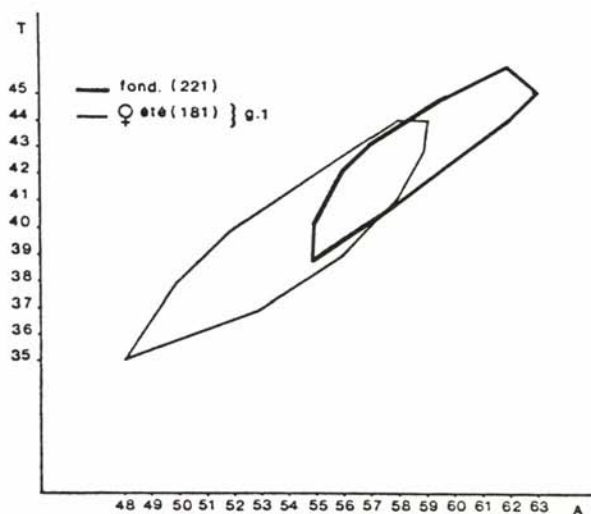


Figure 2 : Variation de taille de fondatrices et de leurs filles capturées à Jussieu (fin juin à fin juillet 1982).
A : longueur de l'aile (1 unité = 1/12 mm), T : largeur de la tête (1 unité = 1/25 mm).

La figure 3 montre les 5 femelles d'été actives et leur descendance mâle et femelle. On perçoit aussitôt la grande différence de taille entre mères et filles.

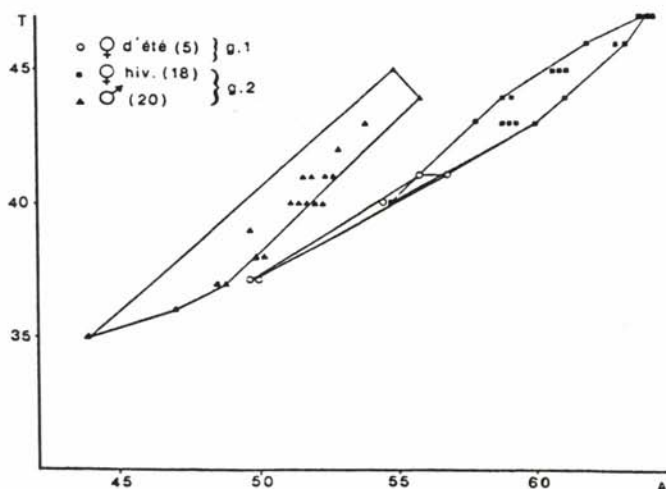


Figure 3 : Descendance de 5 femelles d'été obtenues en élevage. A : longueur de l'aile (1 unité = 1/12 mm), T : largeur de la tête (1 unité = 1/25 mm).

La figure 4 montre la descendance d'une femelle d'été précise dont on a prélevé le couvain à l'état de nymphes : les 8 femelles obtenues sont, à l'évidence, de taille nettement supérieure à celle de leur mère.

Il semble ainsi prouvé que les femelles qui hiberneront sont produites par les femelles d'été. La dissection précoce de plusieurs femelles d'été nous a montré un très faible développement du tissu adipeux. En revanche, la dissection de toutes les femelles de seconde génération a révélé un tissu adipeux abondant et parsemé d'inclusions blanches.

Sur le plan du comportement, les fondatrices, qui récoltent au printemps, ne travaillent généralement pas quotidiennement, mais assez irrégulièrement, demeurant parfois inactives 2, 3 ou 4 journées successives après une matinée de récolte, malgré la stabilité des conditions écologiques environnantes. En outre,

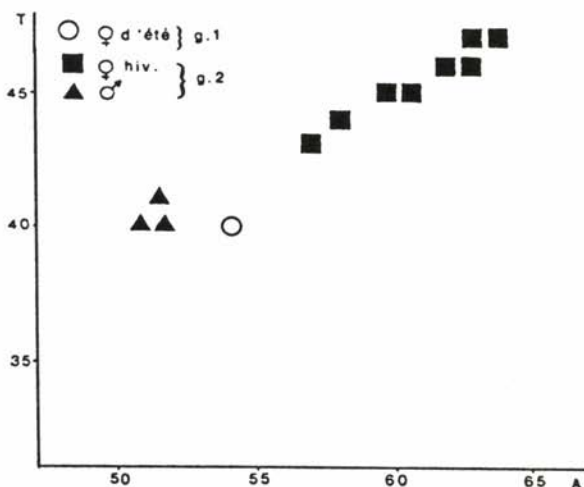


Figure 4 : Descendance d'une femelle d'été marquée obtenue en élevage.

A : longueur de l'aile (1 unité = 1/12 mm), T : largeur de la tête (1 unité = 1/25 mm).

elles font peu d'apports de pollen en une matinée puisqu'elles confectionnent des pains d'abeille plutôt petits. Les femelles d'été se montrent, au contraire, très actives et récoltent du pollen chaque jour. Elles font plus de voyages de récolte que leurs mères, étant plus petites et constituant des pains d'abeille plus gros. Pour les mères, comme pour les filles, une seule cellule est construite et approvisionnée par jour de récolte.

Les femelles d'été ont creusé, pour la plupart, des nids nouveaux, distincts de leurs nids d'origine. Deux d'entre elles ont approvisionné successivement deux nids différents, abandonnant le premier sans raison apparente puisque le couvain s'y trouvait en bon état. Nous avions, d'ailleurs, observé sur le campus de Jussieu l'apparition de nids nouveaux, sous forme de tas de déblais frais, en juillet 1982.

Le chevauchement qui existe, dans la nature, entre la

période de récolte des fondatrices et celle de leurs filles a été perçu, en élevage, dans un cas précis, mais plus aucune fondatrice de printemps n'a été retrouvée en vie, au mois d'août, lors de l'examen des nids renfermant le second couvain.

DISCUSSION

Les femelles d'été ne constituent pas une véritable caste puisque, comme des fondatrices, elles produisent, à elles seules, la génération suivante. L'élevage n'a donné aucune fondatrice fille d'une fondatrice ayant hiverné.

E. villosulus présente donc une alternance de générations, les petites femelles issues des grandes et les grandes des petites, ce qui constitue un fait exceptionnel dans l'histoire des *Halictinae*.

Le nid est typiquement celui d'une espèce solitaire (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1981) : les cellules sont reliées au conduit principal par d'étroits conduits latéraux pouvant dépasser 2 centimètres de long, remplis de terre sitôt la ponte et devenant, de ce fait, imperceptibles; ces conduits ne sont jamais rouverts et interdisent toute communication entre la pondreuse et son couvain. Certains auteurs ont insisté sur l'importance de la structure du nid dans l'évolution de la vie en société, permettant ou interdisant les rapports entre mère et couvain (KNERER 1969, SAKAGAMI 1980). KNERER pense que, chez les *Halictinae*, la réduction graduelle des conduits latéraux menant aux cellules, jointe à la concentration des cellules, a abouti, par une série d'étapes, à la formation de nids en rayon entouré d'une galerie. Cette structure particulière favorise les rapports sociaux et, de la sorte, se trouverait en corrélation avec l'état social de l'espèce. Il existe une exception célèbre à cette règle : *Halictus quadricinctus* qui, malgré son beau nid en rayon, a des mœurs solitaires. La situation inverse n'était apparemment pas connue : la mise en place de caractères accompagnant habituellement la vie sociale chez une espèce à nid de type très primitif, interdisant tout contact entre mère et couvain. C'est le cas d'*E. villosulus*.

Cette espèce peut donc être considérée comme solitaire, la seconde génération étant issue de la première et le nid étant de type primitif; cependant, par les caractères suivants, elle semble amorcer une évolution vers la vie en société :

- diminution de la proportion de mâles dans le couvain d'été;
- production de femelles d'été plus petites que leurs mères et différentes d'elles, sans diapause ni réserves.

D'après PACKER et KNERER (1985), qui analysent l'évolution sociale du sous-genre *Evylæus*, six caractères sont de grande importance dans l'accession à la vie en société, le premier

étant la réduction de la proportion de mâles dans le premier couvain, le cinquième l'accroissement de la différence de taille entre reine et ouvrières. A condition de remplacer le mot "ouvrière" par celui de "femelle d'été", *E. villosulus* présente ces deux caractères. L'espèce *E. marginatus*, qui montre une absence totale de mâles dans les couvées d'ouvrières, a accédé à la vie sociale sans qu'aucune différenciation morphologique n'affecte ses castes, diversifiées après l'éclosion imaginale (PLATEAUX-QUENU 1959).

E. villosulus pourrait donc être regardée comme une étape éventuelle dans une voie évolutive de type original où, dans un nid de schéma très primitif, une différenciation morphologique des femelles d'été, assortie d'une sex-ratio d'1 mâle pour 5 femelles, a pris place avant toute apparition d'une division du travail.

Ce nouvel exemple conforte l'idée que l'évolution emprunte, chez les *Halictinae*, des chemins divers.

REFERENCES

- KNERER G., 1969.- Synergistic evolution of halictine nest architecture and social behavior. *Can. J. Zool.*, 47, 925-930.
- PACKER L. et KNERER G., 1985.- Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylla* (*Hymenoptera*; *Halictidae*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 143-149.
- PLATEAUX-QUENU C., 1959.- Un nouveau type de société d'Insectes : *Halictus marginatus* Brullé (*Hym.*, *Apoidea*). *Ann. Biol.*, 35, 325-345.
- PLATEAUX-QUENU C. et PLATEAUX L., 1981.- La variation individuelle d' *Evylla villosulus* (K.), espèce solitaire (*Hym.*, *Halictinae*). I. Fondatrices de printemps. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, Paris, 13ème série, 3, 249-258. 1985.- La variation individuelle d' *Evylla villosulus* (K.), espèce solitaire (*Hym.*, *Halictinae*). Comparaison des fondatrices de printemps et de leurs filles appartenant à la première génération. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 2, 293-302.
- POURSIN J.M. et PLATEAUX-QUENU C., 1982.- Niches écologiques de quelques *Halictinae*. Comparaison des cycles annuels. *Apidologie*, 13, 215-226.
- SAKAGAMI Sh.F., 1980.- Bionomics of the Halictine Bees in Northern Japan. I. *Halictus* (*Halictus*) *tsingtouensis* (*Hymenoptera*, *Halictidae*), with Notes on the Number of Origins of Eusociality. *Kontyû*, Tokyo, 48, 526-536.
- STOECKHERT E., 1923.- Ueber Entwicklung und Lebensweise des Bienenart *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. *Konowia Vienna*, 2, 48-64, 145-165, 216-247.

STRUCTURE DU GESIER DE DIFFERENTS TERMITES (ISOPTERA)

par

Daniel LEBRUN

*Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux
Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière
F- 44072 Nantes Cédex (France)*

Résumé : L'armature du gésier des Termites reflète le type de nourriture consommé. Elle est maximale, avec denticules prononcés, chez les Termites xylophages. Elle est faite de plaques tri-
turantes inermes chez les Fourrageurs. Elle est très modifiée et dépourvue de denticules chez les Champignonnistes. Enfin, elle est réduite, voire totalement absente chez les Humivores.

Mots clés : Termites, gésier, régime alimentaire, Xylophages, Fourrageurs, Champignonnistes, Humivores.

Summary : The gizzard of various termites. The gizzard has a maximal armature in xylophagous Termites (teeth I and II with a strong denticle). In the fungus-growing termites the armature is very modified, without denticles. In foraging termites, the teeth are changed into subrectangular long plates. In the humivorous, there are only pulvilli.

Key-words : Termites, gizzard, nutritive regime, xylophagous, harvesters, fungus-growing, humivorous termites.

Au jabot des Termites fait suite un remarquable dispositif de broyage des particules alimentaires, généralement dures, le gésier. Cet organe présente une structure de base identique chez tous les Termites. A ce niveau, l'épithélium différencie un ensemble de 48 pièces disposées en 6 séries de 8 éléments ; chaque série est réalisée par l'alternance rigoureuse de 4 types d'éléments différents, les pièces I, II, III, IV, suivant un ordre bien défini : IV, I, IV, III, IV, II, IV, III (1).

Les pièces constitutives du gésier sont plus ou moins sclérifiées et présentent des différenciations variables selon le type de nourriture ingéré. L'armature du gésier a un développement maximal chez les Termites mangeurs de bois dur. *Kaloterms flavicollis* qui peut se nourrir de bois de vigne très dur a un gésier puissant dont les éléments I et II sont munis d'un fort denticule cylindro-conique assurant l'émiettement final du bois. Ces pièces portent en outre de gros tubercules ovoïdes ou pulvilli, garnis de soies, regroupés au centre du gésier et assurant la progression du bol alimentaire. Ce type de gésier se retrouve avec quelques nuances chez tous les Termites xylophages. Les Termites européens du genre *Reticulitermes*, consommateurs principalement de bois relativement tendre de résineux ont un gésier du même type que celui de *Kaloterms flavicollis*, mais aux denticules moins puissants, à structure écailleuse, formant des sortes de petites râpes (2). Le gésier des Termites américains des genres *Neoterms*, *Zootermopsis* mangeurs également de bois de Conifères présente une grande similitude avec celui des *Kaloterms* européens dont ils sont en outre proches systématiquement ; les pulvilli sont bien développés, recouverts de soies et les pièces principales I et II portent des denticules puissants mais dont la structure est de type écailleux et aciculé. Le Terme sud-américain *Heteroterms tenuis* qui se nourrit de bois humide souvent altéré, a un gésier tout à fait semblable à celui des *Reticulitermes* européens auxquels il est recouverts d'écailles finement crênelées ; cependant, les denticules sont absents ou peu prononcés, ce qui paraît en rapport avec la moindre dureté du bois ingéré.

Les Termites xylophages vivant en zones tropicales tels les *Nasutitermes* ont un gésier qui présente une grande similitude avec celui des *Reticulitermes* européens. Cependant, les denticules sont pratiquement absents et les pièces I, II, III tendent à s'uniformiser ; ces deux traits paraissent liés à une moindre dureté de bois ingéré (3). La structure fondamentale du gésier est conservée chez les Termites champignonnistes qui, à partir de matériaux empruntés au sol et aux végétaux édifient leurs termitières et à l'intérieur de celles-ci, des réservoirs de nourriture ou meules à champignons. En relation avec ces activités, le gésier présente diverses particularités. Chez *Pseudacanthotermes spiniger* les pièces I et II s'uniformisent et, avec leurs pulvilli très velus, forment des sortes de palettes grossières. Un gésier analogue s'observe chez *Macrotermes muelleri*, autre termite champignonniste, mais les pulvilli portent de nombreuses écailles digitées formant des sortes de râcloirs.

Un type de gésier assez différent des précédents s'observe chez les Termites de savanes ou de steppes se nourrissant de plantes herbacées et qualifiés de fourrageurs. Chez *Syntermes grandis*, les pièces principales I, II, III s'allongent et s'uniformisent, notamment les pièces I et II. Des pièces transformées

en longues plaques triturantes dépourvues de denticule s'observent également chez une forme voisine, *Cornitermes pugnax* dont la nourriture est faite de substance végétale altérée et tendre.

Les Termites se nourrissant d'humus, matière végétale meuble profondément dégradée des forêts tropicales ont un type de gésier particulier, caractérisé par la régression de son armature. Chez *Cavitermes* sp. de Guyane, les pièces de l'armature restent individualisées mais s'uniformisent ; elles portent des aspérités en forme d'épines et les pulvilli sont bien développés. Une régression maximale du gésier s'observe chez un humivore typique d'Afrique, *Thoracotermes* sp. dont l'armature se réduit aux seuls pulvilli, à revêtement pileux.

En résumé, les différents régimes alimentaires des Termites s'accompagnent de particularités structurales au niveau du gésier dont l'étude peut contribuer à une meilleure connaissance de la biologie et de la physiologie de ces Insectes.

Remerciements : Nous remercions vivement M. Sharon L. Greenberg (Université du New-Jersey, USA), Madame E. Sillam (Université de Créteil, Paris Val-de-Marne), Monsieur P. Lefeuvre (CTFT, Guyane) et M. le Dr J. Ruelle (Kisangani, Zaïre) qui nous ont procuré les espèces américaines et africaines de Termites.

R E F E R E N C E S

- (1) LEBRUN D. et LEQUET A. (1983). Etude structurale en microscopie électronique à balayage du proventricule ou gésier des espèces françaises de Termites.
Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France, N.S., 1, 1-11.
- (2) LEBRUN D. (1984). Structures digestives des Termites. Le proventricule ou gésier.
Actes Coll. Ins. Soc., I, 133-140. Edit. SFUIEIS, Presses Univ. Paris 12.
- (3) LEBRUN D. (1985). Structures digestives et régimes alimentaires des Termites.
Actes Coll. Ins. Soc., II, 43-44.

LE N-TETRADECYL PROPANOATE,
LA PHEROMONE D'ATTRACTION SEXUELLE
DE RETICULITERMES FLAVIPES (KOLLAR)

par

J.L. CLEMENT⁽¹⁾, H. LLOYD⁽²⁾, P. NAGNAN⁽¹⁾, M.S. BLUM⁽³⁾

(1) UMPC, Laboratoire d'Evolution,
105 boulevard Raspail, 75006 Paris (France)

(2) Department of Health and Human Services NIH
Bethesda, MA 20205 (USA)

(3) Department of Entomology UGA,
Athens, GA 30602 (USA)

Résumé: La phéromone d'attraction sexuelle du Termite américain Reticulitermes flavipes (KOLLAR) est le n-tétradécyl propanoate. Ce composé a été extrait de la glande sternale des sexués ailés mâles et femelles, mais il est dix fois plus concentré chez les femelles. Les mâles testés en olfactomètre sont attirés par l'extrait naturel et par le produit de synthèse.

Mots-clés: Reticulitermes, phéromone sexuelle, n-tétradécyl propanoate.

N-tetradecyl propanoate, the sex pheromone of the U.S. Termite Reticulitermes flavipes (KOLLAR).

Summary: The sex pheromone of the U.S. Termite: Reticulitermes flavipes (KOLLAR) is the n-tetradecyl propanoate. The compound was isolated from the sternal gland of both winged adults males and females but the quantity in the female is ten times more than in males. In an olfactometer, males are attracted by natural extract and synthetic compound.

Key-words: Reticulitermes, sex pheromone, n-tetradecyl propanoate.

INTRODUCTION

L'expansion des sociétés de Termites est assurée de deux façons (1):

-Par bouturage, suivi de reproduction néoténique.

-Par essaimage, assurant un brassage génétique entre sociétés de la même espèce.

La date d'essaimage est propre à chaque espèce. Le comportement sexuel est complexe et plusieurs séquences successives sont observées (2): Les mâles et les femelles s'envolent, se posent sur le sol de la forêt, puis s'auto-amputent des ailes. Les femelles se placent alors en position d'appel. Elles recourbent leur abdomen, libérant ainsi les sécrétions de leur glande sternale. Cette odeur est spécifique de l'espèce (3). Les mâles répondent au stimulus olfactif et posent leurs antennes sur les derniers tergites de la femelle et les suivent. Ils forment alors un tandem. La femelle dirige le tandem à la recherche d'un morceau de bois favorable à l'accouplement. Cette émission de la phéromone est importante dans la reconnaissance sexuelle et spécifique (4).

La glande sternale est aussi utilisée par les ouvriers pour déposer une piste. Certains auteurs (5) ont isolé des ouvriers de Reticulitermes virginicus le n-(Z)-3, (Z)-6, (E)-8 dodécatriène-1-ol. Ce composé est une très puissante phéromone de piste et attire les mâles de Reticulitermes santonensis (3). Il a été isolé à partir d'extraits de bois et d'ouvriers (6) mais nous n'avons pas de données précises sur les phéromones d'ouvriers après dissection ni sur les phéromones sexuelles des ailés de cette espèce.

MATERIEL ET METHODE

R. flavipes est l'espèce la plus commune dans le sud-est des Etats-Unis. Les sociétés sont récoltées en avril près d'Athens-GEORGIA.

Les sexués ont volé dans des boîtes en plastique transparent, se sont auto-amputés des ailes et ont été

triés par sexe puis stockés en chambre froide entre chaque test. Quand les femelles sont en position d'appel, elles sont tuées rapidement à -20°C et disséquées. Les glandes sternales sont immergées dans l'hexane pendant une heure.

Les extraits hexaniques sont analysés en chromatographie phase gazeuse (Chromatographe Varian; colonnes OV 101 à 10% et 1% SP 1000). Les composés sont identifiés par couplage GC-MS. (LKB 9000, colonne de 1,8 m à 1% SP 1000)

L'efficacité des extraits de glande sternale et du produit pur a été évaluée grâce à un olfactomètre à 4 voies, sous lumière verticale et à température constante (27°C). 50 μl d'extrait sont déposés sur un morceau de papier Whatman n°3 (10 mm x 5 mm). Cette quantité équivaut à $1/5^{\circ}$ de glande. Après évaporation du solvant, chaque morceau de papier filtre est introduit dans une pipette Pasteur soumise à un flux d'air (10 cm/mn à l'orifice). Les sexués sont placés au centre de l'arène (7 cm de diamètre) où convergent les quatre flux d'air des pipettes disposées à 90° les unes des autres. Un extrait est considéré comme attractif quand l'animal a posé ses antennes sur l'orifice de la pipette en moins de 5 mn. Le papier tapissant l'arène est changé pour chaque animal afin d'éviter un renforcement de l'attraction par la fixation de phéromones de piste.

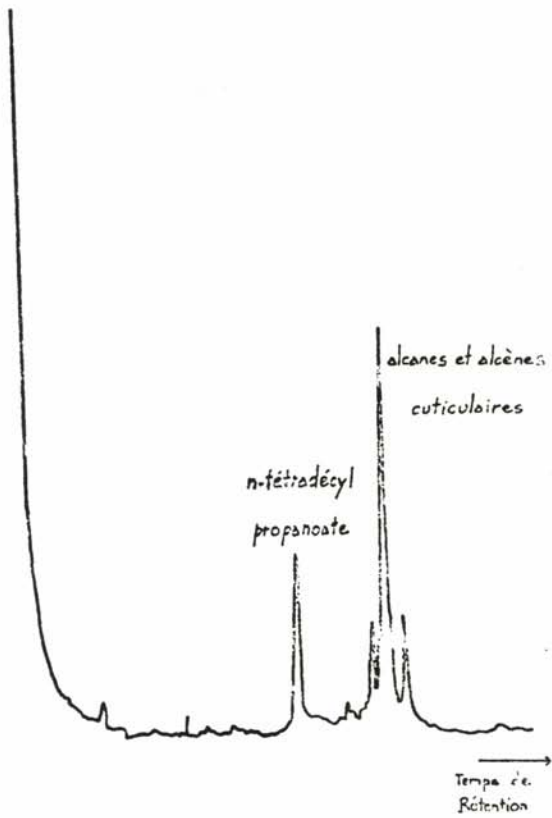
RESULTATS

Chromatographie en phase gazeuse.

On n'observe (Fig.1) qu'un seul pic à 170°C sur la colonne à 1% SP 1000 et à 325°C sur la colonne à 10% de SP 1000. Le produit est présent à la fois chez les femelles et chez les mâles mais il est dix fois plus concentré chez les femelles.

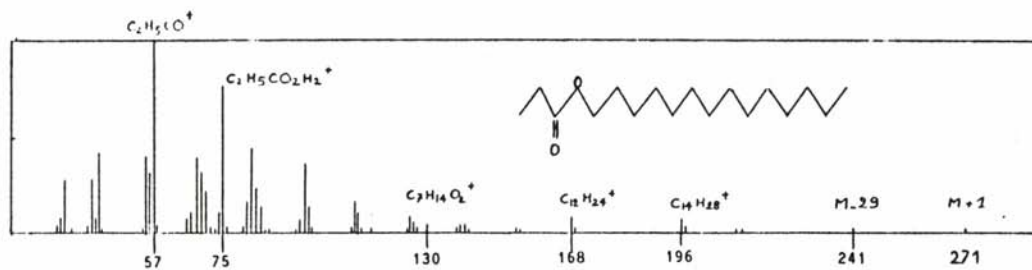
Spectrométrie de masse.

Le produit naturel a les pics caractéristiques d'



Chromatographie en phase gazeuse :
Chromatogramme d'un extrait de glande sternale

FIGURE 1



SPECTRE DE MASSE DU n-TETRADECYL PROPANOATE
Masse moléculaire 270

FIGURE 2

un propanoate (Fig.2): m/z 57 (pic de base $C_2H_5CO^+$) et 75 (70% $C_2H_5COO, 2H^+$). Les pics dus aux ions alcènes à m/z 196 ($C_{14}H_{28}$) et 168 ($C_{12}H_{24}$) et les ions hydrocarbures supérieurs à C_{12} indiquent qu'il s'agit d'un ester tétradécyl. Un pic à m/z 130 ($C_7H_{14}O_2$) est dû à l'ion formé par le clivage en 4,5 du groupe alkyl (7).

Le tétradécyl propanoate a été synthétisé en faisant réagir le chlorure de propionyle et le tétradécanal en présence de pyridine. Il a les mêmes caractéristiques chimiques que le produit naturel.

Tests d'attractivité.

Le tableau 1 montre que les extraits de glande sternale femelle et les femelles entières sont aussi attractifs pour les mâles (40%). Le nombre d'individus testés est $n = 39$.

Le tableau 2 indique que les extraits de glande sternale femelle sont incontestablement (59%) plus attractifs sur les mâles que les extraits de glande sternale mâle. ($n = 37$).

Le tableau 3a prouve l'attractivité du n-tétradécyl propanoate sur les mâles (67%, $n = 37$). Les femelles testées ($n = 42$) ne répondent pas avec la même intensité (36%, tableau 3b).

CONCLUSIONS

Ces résultats indiquent que le composé majeur de la phéromone d'attraction sexuelle émise par la glande sternale des sexués ailés est le n-tétradécyl propanoate. Ce produit agit probablement d'une façon complémentaire aux phéromones de contact mises en jeu lors du maintien du "tandem" et aux kairomones émises par le bois agissant sur le comportement de la femelle (8). Ce composé n'a jamais été décrit comme phéromone d'attraction sexuelle chez les Insectes. Il serait synthétisé lorsque la femelle se place en position d'appel. En effet, il n'y a aucun stockage (9) de ce produit par les cellules sécrétrices.

Le seul propanoate identifié comme phéromone est le dodécyl propanoate, synthétisé par la glande préputiale chez le rat nouveau-né (10).

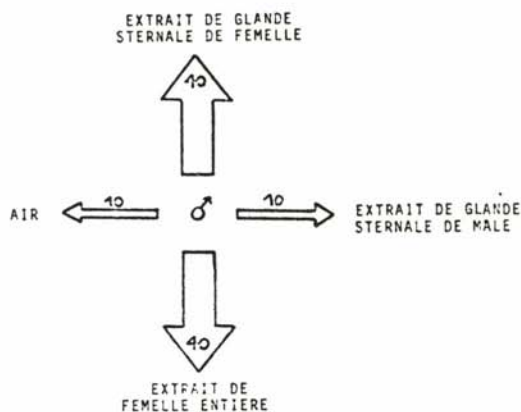


TABLEAU 1

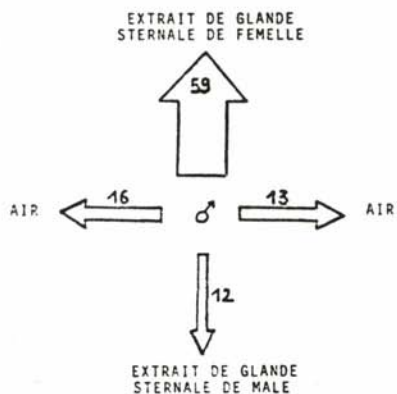
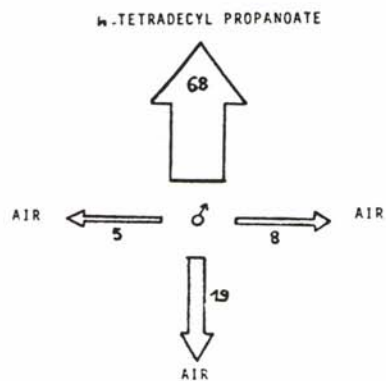
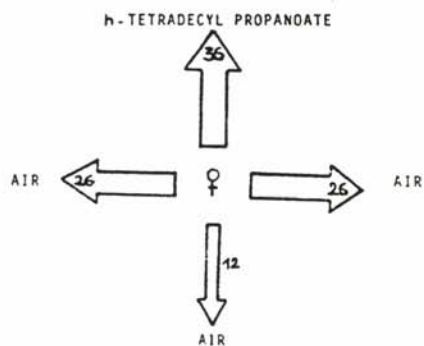


TABLEAU 2

TABLEAU 3aTABLEAU 3b

BIBLIOGRAPHIE

1. CLEMENT J.L., in Biosystematics of social Insects, P.E. HOWSE and J.L. CLEMENT, Ed. (Academic Press, London, New York, 1981), 40-62.
2. EMERSON A.E., Anat. Rec. 57, 61 (1933); STUART A. M. in Biology of Termites, KRISHNA K. and WEESNER F.M. Ed. (Academic Press New York, 1969), p. 295; BUCHLI H., Vie et Milieu. II, 308-315 (1960) LEUTHOLD R.H. in "Pheromones and defensive secretions in social Insects"; NOIROT C., HOWSE P.E., LEMASNE G., Ed. (Presses de l'Université de Dijon, 1975), p. 197-211; STUART A.M. in "Pheromones and defensive secretions in social Insects", NOIROT C., HOWSE P.E., LEMASNE G. Ed. (Presses de l'Université de Dijon, 1975) p. 219-223.
3. CLEMENT J.L., Biol. Behav. 7, 55-68 (1982).
4. PASTEELS J.M., Experientia 28, 105-106 (1972).
5. MATSUMURA F., COPPEL H.C., TAI A., Nature 219, 969-964 (1968).
6. SMYTHE R.V., COPPEL H.C., Pest. Control 34, 73-78 (1966). TAI A., MATSUMURA F., COPPEL H.C., J. Org. chem. 34, 2180-2182 (1969); HONDA H., OSHIMA K., YAMAMOTO I., J. Agr. Sci. Tokyo 20, 121-126 (1975)
7. RYHAGE R., STENHAGGEN E., Arkiv. Kemi. 14, 486 (1959)
8. NAGNAN P., CLEMENT J.L. Unpublished results.
9. QUENNEDEY A., Thèse de l'Université de Dijon, 254 p. (1978).
10. VERNET-LAURY and BROUETTE I., C.R. 19th International Ethological conference. Univ. P. Sabatier, Toulouse, France (1985), p. 90.

STRATEGIE DE CAMOUFLAGE DU PREDATEUR HYPOPONERA EDUARDI DANS LES SOCIETES DE RETICULITERMES EUROPEENS

par

Michèle LEMAIRE⁽¹⁾, Catherine LANGE⁽²⁾,
Jacques LEFEBVRE⁽³⁾ et Jean-Luc CLEMENT⁽¹⁾

Université P. et M. Curie, Paris VI :

- (1) Laboratoire d'Evolution - UA 681
105 Bd Raspail, 75006 Paris
- (2) Laboratoire de Chimie organique structurale
UA 445, 4 place Jussieu, 75005 Paris
- (3) INRA, Laboratoire de Génétique factorielle,
78530 Jouy en Josas

Résumé : Les Fourmis de l'espèce prédatrice *Hypoponera eduardi* installent leurs nids à proximité ou à l'intérieur des sociétés de deux espèces de Termites européens du genre *Reticulitermes* (*R. santonensis* et *R. (lucifugus) grassei*). Pour se déplacer et capturer des Termites, les Fourmis utilisent un camouflage chimique. Des analyses comportementales ont montré que les Termites reconnaissent les Fourmis provenant d'un nid extérieur ou d'une société d'une autre espèce, après un contact cuticulaire. Des analyses chimiques indiquent l'existence d'hydrocarbures cuticulaires communs aux Termites et aux Fourmis.

Mots-clés : Fourmis, *Hypoponera*, camouflage chimique, Termites, *Reticulitermes*, hydrocarbures cuticulaires.

MIMICRY STRATEGY OF THE PREDATORY ANT = *HYPOPONERA EDUARDI* IN SOCIETIES OF EUROPEAN TERMITES.

Summary : Ants of the predatory species : *Hypoponera eduardi* live near or inside nests of two european Termites in the genus *Reticulitermes* (*R. santonensis* and *R. (lucifugus) grassei*). To move without Termite recognition, they use a chemical mimicry. Behavioral analyses showed that Termite workers are able to recognize ant's origine (from a nest out of a Termite society or from a Termite nest of another species) after cuticular contacts. Chemical analyses showed that some hydrocarbons of ants and Termites epicuticles are similar.

Key-words : Ants, *Hypoponera*, chemical mimicry, Termites, *Reticulitermes*, cuticular hydrocarbons.

INTRODUCTION

Les Ponerinae de l'espèce *Hypoponera eduardi* sont fréquentes dans les souches de pin maritime en Charente (France). Les sociétés de Ponerinae représentent environ 30% des sociétés de Fourmis en contact avec les Termites du genre *Reticulitermes*. Prédateur non strict des Termites, cette espèce installe ses nids dans les galeries périphériques des termitières et s'y déplace pour prélever

- des ouvriers de Termites, sans être repéré (4). Nous avons étudié pour cette espèce : - l'efficacité de la prédation sur les Termites
- le comportement des Fourmis et des Termites
 - le rôle des substances de reconnaissance dans l'anagnisme des Termites.

MATERIEL ET METHODES

1. Importance de la prédation. L'efficacité de la prédation a été mesurée par le calcul de la dose létale (DL50) qui est le nombre de Fourmis suffisant pour provoquer 50 % de mortalité dans un groupe de 10 Termites. Les affrontements ont lieu dans des arènes de 7 cm de diamètre, saturées en humidité durant 15 heures. Les données sont traitées par la méthode des probits (5).

2. Tests éthologiques

Le comportement de reconnaissance entre Termites et Fourmis a été analysé pour des Fourmis provenant d'une société de *Reticulitermes santonensis* (PRs) et de nids extérieurs souvent proches d'une larve de Coléoptère (Pi). Les ouvriers *R. santonensis* ont été soit en contact avec *Hypoponera* en expérience (Rsl), soit sans contact avec elle (Rs2). Il peut aussi s'agir d'ouvriers de *R. (lucifugus) grassei* (Rg) ou de *R. (lucifugus) banyulensis* (Rb). Les réactions des Fourmis et des Termites sont analysées pour 30 contacts entre individus différents d'un même groupe. Cette expérience est renouvelée 3 fois pour chacune des 7 associations possibles : PRs-Rsl, PRs-Rs2, PRs-Rg, PRs-Rb, Pi-Rsl, Pi-Rg, Pi-Rb. Deux types de contact sont possibles : antennes-antennes et antennes-corps et trois réponses existent pour chacun des protagonistes : nulle (poursuite des activités), négative (fuite, recul), positive (agression). Douze variables sont donc quantifiées dans les 7 associations possibles.

Les différences comportementales sont analysées grâce au calcul de la distance généralisée de Mahalanobis (3) et de la distance de Fisher. Les distances obtenues distribuent les associations en fonction des variables les plus discriminantes qui peuvent être projetées selon 3 axes canoniques.

3. Analyses chimiques.

Les composants épicuticulaires sont à l'origine de la reconnaissance coloniale et spécifique (1). Les hydrocarbures cuticulaires de *Reticulitermes* sont connus (2). Nous les avons comparés à ceux d'*Hypoponera eduardi* en utilisant une technique déjà décrite (GC/MS).

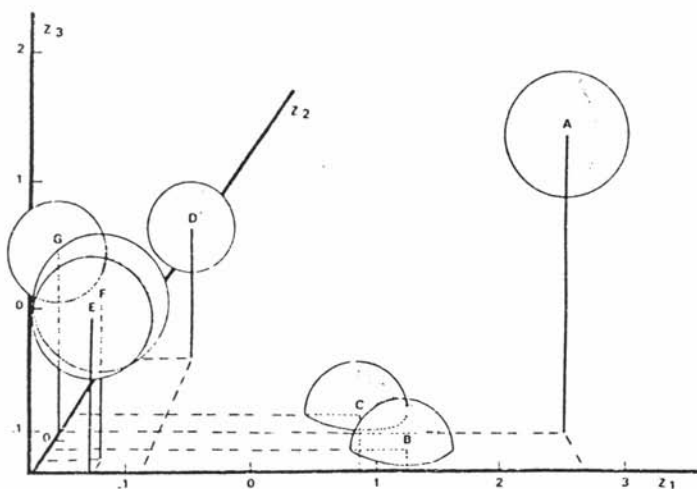
RESULTATS

1. Importance de la prédation. L'efficacité de la prédation d'*Hypoponera eduardi* contre les Termites est forte : il faut en moyenne $0,89 \pm 0,15$ Fourmis pour tuer 5 ouvriers de *Reticulitermes santonensis* sur 10, $1,32 \pm 0,08$ pour *R. (lucifugus) grassei* et $0,95 \pm 0,1$ pour *R. (lucifugus) banyulensis*. Alors qu'il faut entre 4 et 2 *Leptothorax unifasciata* ou *Monomorium sp.* et entre 6 et 10 *Pheidole pallidula* pour avoir la même efficacité. Cette forte pression de prédation s'explique certes par la puissance

des toxines utilisées mais surtout par le fait que les Termites ne détectent pas la présence de *Hypoponera* qui se déplace sans déclencher d'agression.

2. Interrelations comportementales entre les Termites et les Fourmis.

Le calcul d'une distance éthologique (D_2 de Mahalanobis) permet de classer les sept associations selon les matrices constituées des 12 variables comportementales (Fig.1). Le premier axe canonique (50 % de la variation) sépare les comportements des associations des Fourmis issues de sociétés isolées avec les ouvriers des trois espèces de Termites ($Pi-Rs_1$ (A); $Pi-Rg$ (B); $Pi-Rb$ (C)) et celles où les Fourmis proviennent d'une société de *R.santonensis* ($Prs-Rs_1$ (D); $Prs-Rs_2$ (E); $Prs-Rg$ (F); $Prs-Rb$ (G)). Le deuxième axe canonique (22% de la variation) sépare les comportements des Termites et des Fourmis associés depuis longtemps (cas naturel = $Prs-Rs_1$ (D)) des trois autres types d'associations. Le troisième axe (13% de la variation) distingue l'association de Fourmis isolées avec l'espèce de Terme hôte habituelle [$Pi-Rs$ (A)] Ce cas est d'ailleurs déjà bien isolé sur l'axe 1.



Projection selon les 3 premiers axes canoniques de la distance de Mahalanobis des variables comportementales des contacts entre *Hypoponera eduardi* et *Reticulitermes* spp.

A= $Pi-Rs$, B= $Pi-Rg$, C= $Pi-Rb$, D= $Prs-Rs_1$

E= $Prs-Rs_2$, F= $Prs-Rg$, G= $Prs-Rb$.

La distance progressive de Fisher a permis de classer les différentes variables séparant chacune des associations deux à deux. Dans tous les cas, les comportements responsables des variations sont dus aux réactions des Termites. Ainsi, les ouvriers de *R. (lucifugus) grassei* présentent tous une forte agression vis à vis d'*Hypoponera* ce qui entraîne une fuite des Fourmis. En présence d'une Fourmi extérieure à un nid de Termites les ouvriers Rg et Rb sont agressifs, ceux de Rs un peu moins. Le contact Prs-Rs₁ se fait sans aucune agression, ni fuite.

3. Importance des phéromones de contact.

Les actes comportementaux des Termites qui distinguent chaque association apparaissent après un contact cuticulaire.

L'analyse des hydrocarbures cuticulaires de *Hypoponera eduardi* indique que 6 monométhyl alcanes en fortes proportions sont identiques à ceux trouvés chez les *Reticulitermes* : 11MeC25, 11MeC27, 11MeC29, 13MeC25, 13MeC27 et 13MeC29. Des variations de proportion entre ces carbures séparent en outre les Fourmis selon leurs origines.

HYDROCARBURES CUTICULAIRES D'HYPOPONERA EDUARDI

- | | |
|-----------------------------------|------------|
| 1 - 11MeC25 + 13MeC25 | (*) - (**) |
| 2 - nC26 | |
| 3 - nC27 | |
| 4 - 8MeC27 + 11MeC27 + 13MeC27 | (*) |
| 5 - 7MeC27 | |
| 6 - 5MeC27 | |
| 7 - 9,13diMeC27 | |
| 8 - 3MeC27 | (**) |
| 9 - 5MeC28 | |
| 10 - 3MeC28 | |
| 11 - nC29 | |
| 12 - nC30 | |
| 13 - 11MeC29 + 13MeC29 + 15 MeC29 | (*) |
| 14 - 7,17diMeC29 | (**) |
| 15 - 5MeC30 | |
| 16 - nC31 | |

(*) = produits communs aux *Reticulitermes* européens

(**) = produits discriminants les sociétés d'*Hypoponera* selon leurs origines.

CONCLUSIONS

Les Fourmis *Hypoponera eduardi* sont donc capables de se déplacer sans être inquiétées dans des sociétés de Termites pour s'en nourrir. Les ouvriers de Termites sont probablement trompés par des signatures chimiques cuticulaires voisines des leurs, sauf quand les Fourmis proviennent d'une société sans contact avec des Termites ou en contact avec une autre espèce (de Termite). Des variations de proportion de ces substances en seraient la cause.

REFERENCES

1. CLEMENT, J.L., 1981. Comportement de reconnaissance individuelle dans le genre *Reticulitermes*. *C.R. Acad.Sc.Paris*, 292, 931-933.
2. CLEMENT J.L., LANCE C., BLUM M.S., HOWARD, D.R. & LLYOD, H., 1985. Chimiosystématique du genre *Reticulitermes* aux U.S.A. et en Europe. *Act.Coll.Ins.Soc.*, 2, 123-131.
3. GUILLAUMIN, M., LEFEBVRE, J., 1974. Etude biométrique des populations de *Pyrgus carlinae* *Pyrgus cirsi*. II. Utilisation du D2 de Mahalanobis dans l'analyse et la classification des populations naturelles. *Arch.Zool.Exp.Gen.*, 115, 505-548.
4. GUILLE-ESCURET, G., 1981. Contribution à la sociologie du genre *Reticulitermes* en Charente maritime. Thèse de 3ème cycle, Paris, 165 p.
5. LEMAIRE M., 1985. Stratégies offensives des Fourmis vis à vis des Termites. Mécanismes de défense des *Reticulitermes* européens. *Act.Coll.Ins.Soc.*, 2, 229-233.

LE GERANYL-LINALOOL (DITERPENE ALCOOL) : UNE TOXINE NATURELLE DU BOIS ET DES TERMITES DU GENRE RETICULITERMES

par

Michèle LEMAIRE⁽¹⁾, Patricia NAGNAN⁽¹⁾,
Jean-Luc CLEMENT (1), Catherine LANGE⁽²⁾, Pierre ESCOUBAS⁽¹⁾

Université P. et M. Curie - Paris VI :

(1) Laboratoire d'Evolution, 105 Bd Raspail, 75006 Paris

(2) Laboratoire de Chimie organique structurale,
4 place Jussieu, 75005 Paris

Résumé : Le Geranyl-linalool est un insecticide puissant utilisé par les arbres du genre *Pinus* contre les insectes et par les Termites contre leurs prédateurs et compétiteurs. Les ouvriers de Termites sont très résistants : DL50 voisine de 1/100 de leur poids total. La résistance des Fourmis varie selon leurs stratégies trophiques et leur mode d'attaque. Les compétiteurs des Termites sont très sensibles au Geranyl-linalool et il agit avec la puissance d'un véritable insecticide : DL50 \approx 1/10⁶ de leur poids. Des prédateurs y sont aussi sensibles mais dans ce cas, ils utilisent des stratégies d'attaque qui les rendent peu sujets aux contacts avec cette molécule : raid pour *Pheidole pallidula* et mimétisme chimique pour *Hypoconerops eduardi*.

Mots-clés : Geranyl-linalool, diterpène alcool, toxicité, Isoptère, Reticulitermes, soldat, Fourmis, bois de pin.

Summary : Geranyl-linalool is a powerful insecticide used by *Pinus* wood against ant competitors and predators. Termites workers are very resistant (LD50 \approx 1/100 of their total weight). Ant resistance varies among species according to their trophic strategy and attack mode. Termites competitors are sensitive and Geranyl-linalool acts as a natural insecticide (LD50 \approx 1/10⁶ of their total weight). Some Termites predators are very sensitive but they used attack strategies which avoid contact with compound : raid for *Pheidole pallidula* and chemical crypsis for *Hypopodera eduardi*.

Key-words : Geranyl-linalool, diterpene alcohol, toxicity, Isoptera, Reticulitermes, soldier, Ants, *Pinus* wood.

INTRODUCTION

Les écosystèmes forestiers sont régulés par de nombreuses substances sémiologiques : allomones, phéromones et kairomones. Parmi les nombreuses familles chimiques intervenant, les terpènes jouent un rôle primordial dans les systèmes de régulation en zone

tempérée. Au cours d'un inventaire systématique des terpènes agissant comme substances défensives dans quatre écosystèmes forestiers français, un diterpène alcool, le géranyl-linalool, s'est révélé particulièrement intéressant comme allomone des arbres et des insectes xylophages les plus abondants: les Termites du genre *Reticulitermes*.

Le géranyl-linalool est présent dans de nombreuses espèces végétales (2,3), spécialement chez les conifères (9,4).

Ce diterpène alcool est aussi la sécrétion défensive principale des soldats de certaines espèces de Termites du genre *Reticulitermes* en Europe et aux Etats-Unis (8,1,5,6). Les soldats synthétisent des toxines dans une glande frontale. La sécrétion sort par un pore pour s'écouler vers le labre entre les mandibules. Le dosage du géranyl-linalool et la recherche de son activité insecticide sont présentés dans cet article.

MATERIEL ET METHODES

Les quatre types de pinèdes étudiées sont :

- la forêt de la Coubre en Charente maritime
- la forêt du Pilat proche d'Arcachon dans les Landes
- des forêts proches des Eyzies de Tayac en Dordogne
- des forêts proches de Banyuls sur mer dans les Pyrénées orientales.

Dans chaque forêt on effectue plusieurs dizaines d'extraits pentaniques de bois de pin (écorce et liber) indemnes ou attaqués par les Termites, ainsi que des extraits de glandes défensives de soldats de Termites (30 soldats par société). A la Coubre, les Termites sont *Reticulitermes santonensis* et *R. (lucifugus) grassei*, au Pilat et aux Eyzies, il s'agit de *R. (lucifugus) grassei* et à Banyuls sur mer de *R. (lucifugus) banyulensis*.

Les tests de toxicité sont réalisés avec du géranyl-linalool de synthèse (BASF) sur :

- les ouvriers de 5° à 8° stade des trois espèces européennes de Termites du genre *Reticulitermes*
- les récolteuses de 12 espèces de Fourmis en relation avec les Termites (compétitrices ou prédatrices).

Des insecticides commerciaux ont permis de calibrer la toxicité du géranyl-linalool sur les Termites. Un "screening" de toxicité des différents solvants organiques est réalisé sur chaque espèce d'insectes. L'évaluation de la toxicité est effectuée selon une technique déjà décrite (6,7).

RESULTATS.

- a) Dosage: les pins attaqués par les Termites contiennent en moyenne $10^{-7}\%$ de leur poids de géranyl-linalool. Les réservoirs de la glande frontale des *Reticulitermes* contiennent tous du géranyl-linalool avec les concentrations suivantes pour 1 soldat :
- entre 50 et 500 ng chez *R. santonensis* (entre 20 et 80 % de la quantité totale, moyenne \approx 300 ng) en Charente maritime;
 - entre 20 et 200 ng chez *R. (lucifugus) grassei* (entre 40 et 70 % de la quantité totale, moyenne = 100 ng) en Charente maritime et dans les Landes.

- entre 20 et 2000 ng chez *R. (lucifugus) grassei* (entre 80 et 99 % de la quantité totale, moyenne 1000 ng) dans le Périgord;
 - entre 10 et 150 ng chez *R. (lucifugus) banyulensis* (entre 95 et 100 % de la quantité totale, moyenne = 100 ng) dans les Pyrénées orientales.
- La quantité de sécrétion émise par un soldat en cas de comportement agressif est d'environ 1/10^è du volume total du réservoir.

b) Résistance des Insectes

Le tableau I montre que l'on peut classer la résistance des insectes en quatre groupes :

		DL50 par individu en nanogramme	DL50 pour 1 milli- gramme d'insecte en nanogramme	Statut vis à vis des Termites
A	- <i>Pheidole pallidula</i>	1,8 ± 0,2	7,2 ± 0,8	P. Rg-Rb
	- <i>Hypoponera eduardi</i>	3,1 ± 1	7,3 ± 2,5	P. Rs-Rg
B	- <i>Leptothorax lichtensten</i>	3,6 ± 0,6	5,9 ± 1	C - Rb
	- <i>Leptothorax racovitzae</i>	12,7 ± 3,4	18 ± 5	C - Rb
C	- <i>Leptothorax unifasciatus</i>	100 ± 15	160 ± 20	P. Rs. Rg
	- <i>Leptothorax nylanderii</i>	100 ± 15	180 ± 20	P. Rs. Rg
	- <i>Myrmica rugulosa</i>	580 ± 260	390 ± 170	P. Rs. Rg
	- <i>Aphaenogaster subterranea</i>	870 ± 360	360 ± 150	P. Rs. Rg. Rb
	- <i>Crematogaster scutellaris</i>	1600 ± 800	610 ± 270	P. Rb
	- <i>Monomorium sp.</i>	1700 ± 500	9500 ± 2800	P. Rs
D	- <i>Lasius emarginatus</i>	4900 ± 1700	3200 ± 1200	C. Rs. Rg
	- <i>Leptothorax parvulus</i>	5500 ± 2000	9400 ± 3000	P. Rs. Rg
	- <i>Reticulitermes grassei</i>	7400 ± 700	2700 ± 250	-
	- <i>Reticulitermes santonensis</i>	11000 ± 2000	4500 ± 800	-
	- <i>Reticulitermes banyulensis</i>	20000 ± 110	10600 ± 60	-

TABLEAU I

Doses létales 50 du Geranyl-linalool sur les Termites, leurs Fourmis prédatrices (P) et compétitrices (C) suivies de l'erreur standard pour P>0,01

R.s. = *Reticulitermes santonensis*
 R.g. = *Reticulitermes (lucifugus) grassei*
 R.b. = *Reticulitermes (lucifugus) banyulensis*.

Dans le premier groupe (A), les doses létales 50 sont comprises entre 1 et 3,5 ng par individu. Il est composé de deux espèces de Fourmis prédatrices de Termites : *Pheidole pallidula* et *Hypoponera eduardi*.

Le second groupe (B) pour lequel les doses létales 50 sont comprises entre 3,5 et 13 ng par insecte est composé de compétiteurs de Termites.

Le troisième groupe (C) est constitué par des espèces prédatrices dont la résistance est supérieure (ou voisine) aux quantités de geranyl-linalool stockées dans le réservoir des soldats de Termites. Les doses létales 50 sont comprises entre 100 et 2000 ng

alors que les soldats émettent pour se défendre entre 1 et 200 ng. Le dernier groupe (D) est constitué d'espèces très résistantes au diterpène-alcool puisqu'il faut appliquer au minimum 1/300° et au maximum 1/100° de leur poids en toxine pour les tuer.

CONCLUSIONS - DISCUSSION -

Le géranyl-linalool est présent à la fois dans le bois attaqué par les Termites et dans les mixtures défensives émises par les soldats de Termites. Le géranyl-linalool secrété par les pins en bon état physiologique est répulsif à ces doses pour ces insectes (7). Mais il est, à des doses plus faibles, sans effet pour eux. Les Termites sont capables de détoxifier cette molécule. Elle a une activité toxique pour les Termites dix fois moins importante que la nicotine et le méthomyl et cent fois moins que le chlorpyrifos.

Les soldats de Termites en synthétisant ce diterpène-alcool l'utilisent comme insecticide naturel. Les prédateurs non spécialisés sont sensibles à cette toxine. Par contre, les prédateurs stricts des Termites (*Monomorium sp.* et *Leptothorax parvulus*) le détoxifient parfaitement. Les deux espèces de prédateurs très sensibles au géranyl-linalool ($DL50 \approx 7 \text{ ng/mg}$) utilisent des stratégies offensives leur permettant d'éviter un contact direct avec cet insecticide, en utilisant le raid comme technique d'attaque (les soldats et ouvriers de *Reticulitermes* sont alors submergés par le nombre) comme *Pheidole pallidula* ou bien le camouflage chimique, comme *Hypoponera eduardi* (6). Les soldats et les ouvriers de Termites ne les détectent alors pas comme des étrangers.

La variation géographique des quantités de géranyl-linalool émises par les soldats est assez bien corrélée avec la variation géographique des différents prédateurs. En effet, dans chaque zone environ 50 % des prédateurs ont une $DL50$ inférieure aux quantités du réservoir de la glande frontale des soldats de *Reticulitermes*. A la Coubre, 3 espèces prédatrices sur 7 ont des $DL50 \leq 100 \text{ ng}$ par individu; aux Eyzies de Tayac, 5 espèces prédatrices sur 6 ont des $DL50 < 1000 \text{ ng}$ par individu; à Banyuls sur mer 2 espèces prédatrices sur 4 ont des $DL50 < 100 \text{ ng}$ par individu. Mais il ne faut pas oublier que les soldats disposent d'une défense physique sous forme de mandibules et que l'efficacité du géranyl-linalool est considérablement augmentée en cas d'introduction directe dans l'hémolymphe des Fourmis.



Le géranyl-linalool

REFERENCES

1. R. BAKER, A.H. PARTON, et P.G. HOWSE, 1982. Identification of an acyclic diterpene alcohol in the defense secretion of soldier of *Reticulitermes lucifugus*. *Experientia* 38, 297-298.
2. F. BOHLMANN et A. SUWITA, 1979. Further phloroglucinol derivatives from *Helichrysum* species. *Phytochemistry* 18, 2046-2049.
3. F. BOHLMANN, C. ZDERO, R.M. KING et H. ROBINSON, 1982 a. Naturally occurring Terpene derivatives. Part 444-Sesquiterpenes, guaianolides and diterpenes from *Stevia nyriaderna*. *Phytochemistry* 21, 2021-2025.
4. F. BOHLMANN, C. ZDERO et A. MANIRUDDIN, 1982 b. New sesquiterpene lactones, geranyl-linalool derivatives and other constituents from *Geigeria* species. *Phytochemistry* 21, 1679-1691.
5. J.L. CLEMENT, R. HOWARD, M.S. BLUM et H. LLOYD, 1986. L'isolement spécifique des Termites du genre *Reticulitermes* (Isoptera) du Sud-est des Etats-Unis. Mise en évidence grâce à la chimie et au comportement d'une espèce jumelle de *R. virginicus* = *R. Mallei* sp. nov. et d'une semi-species de *R. flavipes*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 302 (2), 67-70.
6. M. LEMAIRE, 1985. Stratégies offensives des Fourmis vis à vis des Termites; mécanismes de défense des *Reticulitermes* européens. *Actes. Coll. Ins. Soc.*, 2, 229-234.
7. P. NAGNAN, 1985. Toxicité des substances secondaires des pins pour les *Reticulitermes* français. *Actes. Coll. Ins. Soc.*, 2, 327-331.
8. A.M. PARTON, P.E. HOWSE, R. BAKER et J.L. CLEMENT, 1981. Variation in the chemistry of the frontal gland secretion of european *Reticulitermes* species in "Biosystematics of social insects" P.E. HOWSE et J.L. CLEMENT éditeurs. Academic Press.
9. E.N. SHMIDT et V.A. PENTOGAVA, 1977. Diterpenoïds from *Picea koraciensis*, *P. gletrui* & *P. excelsa* resins. *Khim. Phir. Soc. dim.*, 5, 653-657.

ETUDE COMPARATIVE ENTRE LA β -GLUCOSIDASE PRESENTE
DANS LE TUBE DIGESTIF DU TERMITE MACROTERMES MÜLLERI
(Termitidae, Macrotermitinae)
ET LA β -GLUCOSIDASE DU CHAMPIGNON SYMBIOTIQUE
TERMITOMYCES SP.

par

C. ROULAND⁽¹⁾, P. MORA⁽¹⁾, M. MATOUB⁽²⁾, J. RENOUX⁽¹⁾, F. PETEK⁽²⁾

(1) Laboratoire de Zoologie et de Biologie des Populations
Université Paris-Val de Marne, 94000 Créteil (France)

(2) Laboratoire de Biochimie, CNRS ERA 396, Faculté de Pharmacie
Université Paris XI, 92290 Châtenay-Malabry (France)

Résumé. La β -glucosidase purifiée chez le termite *Macrotermes mülleri* présente des caractéristiques qui la différencient très nettement de celle produite par le champignon symbiotique *Termitomyces* sp. L'importance des relations symbiotiques entre ces deux organismes pour la cellulolyse est discutée.

Mots-clés: β -glucosidase, *Macrotermes mülleri*, *Termitomyces*, cellulolyse.

Comparative study of two β -glucosidases from *Macrotermes mülleri* and its symbiotic fungus *Termitomyces* sp.

Summary: The β -glucosidase purified from the fungus growing termite *Macrotermes mülleri* have very different characteristics in comparison to the β -glucosidase purified from the symbiotic fungus *Termitomyces* sp. The contribution of symbiotic fungus to cellulolysis was examined.

Key words: β -glucosidase, *Macrotermes mülleri*, *Termitomyces* sp., cellulolysis.

L'étude des osidases digestives de plusieurs espèces de termites africains (1) nous a permis de constater que le termite champignoniste de forêt *Macrotermes mülleri* était celui qui possédait l'équipement enzymatique le plus complet et les cellulases les plus actives.

M. mülleri est un termite champignoniste dont les hautes

constructions sont fréquentes dans la forêt tropicale humide du bassin congolais (2). Dans cette espèce, les ouvriers découpent et récoltent des rondelles de feuilles avec lesquelles ils confectionnent des meules sur lesquelles se développe un champignon basidiomycète, du genre *Termitomyces*, symbiote spécifique de *M. mülleri*. (3)

La dégradation du matériel végétal et, en particulier, de la cellulose, débute dans la meule et se poursuit chez le termite au cours du transit intestinal (4). Aucune étude approfondie n'a été effectuée sur les osidases intervenant dans cette dégradation et de ce fait leur origine (ouvrier de *M. mülleri*, *Termitomyces* ou microflore endosymbiotique) n'a pu encore être précisée à l'heure actuelle.

Nous nous sommes intéressés dans un premier temps aux mécanismes de dégradation de la cellulose qui est un des constituants majeurs des cellules végétales. La cellulolyse s'effectue généralement par l'action de trois enzymes : une endocellulase, une exocellulase et une β -glucosidase ou cellobiase (5,6).

Cet article, qui constitue le premier volet de cette étude, concerne la purification de β -glucosidases à partir d'ouvriers de *Macrotermes mülleri* et de mycotètes de *Termitomyces*.

Les résultats obtenus sur les endo et les exocellulases feront l'objet d'une autre publication.

MATERIEL ET METHODES:

Obtention des extraits bruts :

1 Sg. de termites ouvriers ou 5g. de mycotètes de *Termitomyces*, sont broyés dans du NaCl 9% à l'aide d'un microbroyeur Ultra-Turrax (type Tp10/18) durant 4 fois 30 secondes puis soniqués (Branson Sonifier modèle B15) 6 fois 30 secondes.

Le broyat est centrifugé pendant 20 mn à 20.000 t/mn, le surnageant est ensuite précipité par du sulfate d'ammonium à 80% de saturation.

Les précipités sont repris dans 10ml d'eau distillée et mis à dialyser contre l'eau distillée, à 4°, pendant 24h..

Les solutions ainsi obtenues constituent l'extraît brut.

Techniques de dosages:

- Dosage de l'activité β -glucosidase:

Le milieu réactionnel pour les tests d'activité comprend : 50 μ l de dérivé o-nitrophényl β -D glucoside 20 mM, 50 μ l de préparation enzymatique et 25 μ l de tampon Mc Ilvaine 30 mM, de pH correspondant au pH optimal de l'enzyme étudié. Le mélange est incubé à 37° pendant des durées variables (2 à 10 mn.). La réaction est arrêtée en alcalinisant le milieu avec 3 ml de carbonate de sodium 0,2 M. La coloration jaune correspondant à la concentration de l'o-nitrophénol libéré est mesurée à 420 nm, après 15 mn. de stabilisation à la température ambiante.

L'activité spécifique β glucosidase est exprimée en μ moles de glucose libérées par minute à 37°C (unité enzymatique) et par mg. de protéine.

- Dosage de protéines

Nous avons utilisé la technique utilisant le bleu de Coomassie G 250 (7). Le réactif est additionné à un volume égal de solution protéique contenant de 2 à 25 μ g de protéines. Après mélange, la lecture spectrophotométrique est effectuée à 595 nm (8). Le taux de protéine étant calculé par rapport à la serum albumine bovine.

Techniques chromatographiques:

1) Chromatographie sur colonne d'hydroxyapatite

L'hydroxyapatite est préparée au laboratoire selon la méthode de Tiselius, Hjerten et Levin (9) modifiée par Levin (10). Elle est conservée dans le tampon phosphate de sodium 5 mM, pH 6,8.

2) Chromatographie sur colonnes de DEAE-cellulose et ECTEOLA-cellulose

La DEAE-cellulose (type DE-52, Whatman) et l'ECTEOLA-cellulose (type Cellux-E Bio-Rad) sont précyclées avec HCl 0,5M et Na OH 0,5M selon le protocole préconisé par la firme, stabilisées ensuite pendant 24 heures dans un tampon acétate de sodium 20 mM pH 4,1 ou dans un tampon phosphate de potassium 10 mM pH 6,5.

Les colonnes sont lavées pendant 4 heures avec le tampon d'équilibre adéquat.

Techniques électrophorétiques

1) Électrophorèse analytique sur gel de polyacrylamide

Elle est généralement réalisée dans des colonnes de verre (0,5 x 10 cm) avec des gels à 7,5 p. 100 (p/v) d'acrylamide, suivant la technique de Maizel (11).

Les gels sont démoulés et colorés, pendant 2 heures, dans une solution de bleu de Coomassie à 0,2 g p. 100 dans un mélange méthanol: acide acétique: eau (5:1:4). Ils sont ensuite décolorés pendant une nuit à 37°C dans un mélange méthanol: acide acétique: eau (3:1:10).

2) Détermination des poids moléculaires

a) sur gel de polyacrylamide

L'évaluation du poids moléculaire des enzymes étudiées a été effectuée suivant la technique de Hendrick et Smith (12), en utilisant des gels de 5,5 ; 6,5 ; 7,5 et 8,5 p. 100 en acrylamide, la sérum-albumine bovine servant de référence.

b) sur gel de polyacrylamide en présence de SDS

Ces électrophorèses, effectuées selon la technique de Weber et Osborn (13), ont permis de vérifier les valeurs des poids moléculaires obtenus par la première technique et de mettre en évidence la présence de sous-unités.

Nous avons utilisé : la phosphorylase a (94000), la sérum-albumine bovine monomère (68 000), l'ovalbumine (45 000), la pepsine (35 000) et la trypsine (23 000) comme protéines de référence.

RESULTATS:

Purification d'une β -glucosidase (β -glucosidase A) présente chez les ouvriers de *M. mülleri* (Fig.1):

-Colonne I: l'extrait brut est adsorbé sur une colonne d'hydroxyapatite (2,5x10cm) équilibrée avec le tampon $\text{KH}_2\text{PO}_4\text{-K}_2\text{HPO}_4$ 10mM + 1MKCl de pH=6,2. La colonne est éluée par des molarités croissantes de ce même tampon (50 mM, 100mM), la β -glucosidase est récupérée avec le tampon 200mM (Fraction Ia).

-Colonne II : La fraction Ia est appliquée sur une colonne d'ECTEOLA - Cellulose (1,5x7cm) équilibrée avec le tampon Phosphate 10mM pH=6,2. L'élution se fait par paliers, en augmentant dans ce même tampon la molarité en NaCl (50mM, 100mM, 150mM, 300mM); l'activité β -glucosidasique est récupérée avec la fraction NaCl 400mM (Fraction IIa)

-Colonne III : La purification finale est obtenue par adsorption de la fraction IIa sur une colonne de TEAE-Cellulose (1,5x7cm) équilibrée avec le même tampon que précédemment; l'élution se fait en augmentant la concentration en NaCl de ce tampon (50mM, 150mM, 250mM). A la suite de cette colonne, la β -glucosidase est éluée avec le tampon contenant 350mM NaCl.

A cette étape de la purification, l'activité spécifique de l'enzyme (β -glucosidase A) est de 214,1 unités enzymatiques/mg de protéine. Quelle que soit la concentration en protéine, la fraction active ne présente qu'une seule bande protéique sur gel de polyacrylamide qui correspond à l'activité β -glucosidasique.

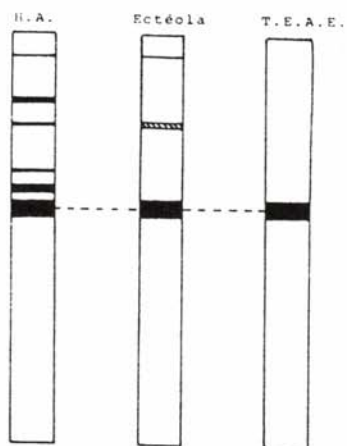


Fig.1: Etapes de purification de la β -glucosidase A.

ETAPES	VOLUME [ml]	ACTIVITE TOTALE [unités]	PROTEINES [mg]	ACTIVITE SPECIFIQUE [unités /mg de protéines]	RENDEMENT [%]	PURIFICATION
EXTRAIT BRUT	20	181	22,2	8.2	100	1
COLONNE D'HYDROXYAPATITE	50	94,6	2,1	45,0	52	5,5
COLONNE ECTÉOLA	21	37,6	0,195	192,8	21	24
COLONNE TAE CELLULOSE	33	21,2	0,099	214,1	12	26

Tableau 1 : Etapes de purification de la β -glucosidase A.

Une unité enzymatique correspond à une micromole de glucose libéré par minute à 37°

Purification d'une β -glucosidase (β -glucosidase B) chez le champignon *Termitomyces* (Fig. 2):

-Colonne I : L'extrait brut est déposé sur une colonne d'hydroxyapatite (1,5x7cm) équilibrée avec le tampon phosphate 10mM pH=5,3. La colonne est éluée avec ce même tampon en augmentant sa molarité (50mM, 100mM, 200mM, 300mM); l'activité β -glucosidasique est détectée dans la fraction obtenue avec le tampon 400mM (Fraction Ib).

-Colonne II : La purification de la fraction Ib est effectuée en utilisant une colonne d'ECTEOLA-Cellulose (1,5x7cm) équilibrée avec le tampon Phosphate 2mM pH=7,7.

Les bandes contaminantes sont entièrement éliminées par un lavage de la colonne avec le tampon 5mM et la β -glucosidase B est récupérée dans la fraction éluée avec 10mM.

Le contrôle électrophorétique ne montre qu'une seule bande qui correspond à l'activité cellobiasique. L'activité spécifique de l'enzyme purifiée (β -glucosidase B) est de 90 unités enzymatiques/mg de protéines

L'augmentation de l'activité spécifique des β -glucosidases A et B ainsi que le rendement de chaque étape de purification sont présentés dans les tableaux 1 et 2.

PROPRIETES GENERALES DES β -GLUCOSIDASES A ET B :

-Détermination du pH optimal (Fig.3):

L'effet du pH sur les activités enzymatiques a été étudié avec le tampon phosphate - acide citrique 0,03M en utilisant l'ONP β -D-glucopyrranoside comme substrat.

Les β -glucosidases A et B présentent des profils d'activité très différents.

La β -glucosidase A présente un maximum se situant entre 5,2 et 5,6 alors que la β -glucosidase B a une activité qui reste stable dans une large gamme de pH en présentant cependant un léger maximum entre 4,4 et 4,6.

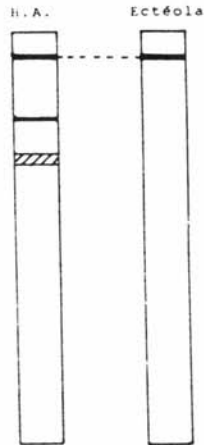


Fig.2: Etapes de purification de la β -glucosidase B.

ETAPES	VOLUME (ml)	ACTIVITE TOTALE (unités)	PROTEINES (mg)	ACTIVITE SPECIFIQUE (unités/mg de protéines)	RENDEMENT (p.100)	PURIFICATION
EXTRAIT BRUT	20	9,06	28,8	0,31	100	1
COLONNE D'HYDROXYAPATITE	65	5,3	4,5	3,6	58	11,6
COLONNE ECTÉOLA	20	3,6	0,04	90	39	290

Tableau 2 : Etapes de purification de la β -glucosidase B.

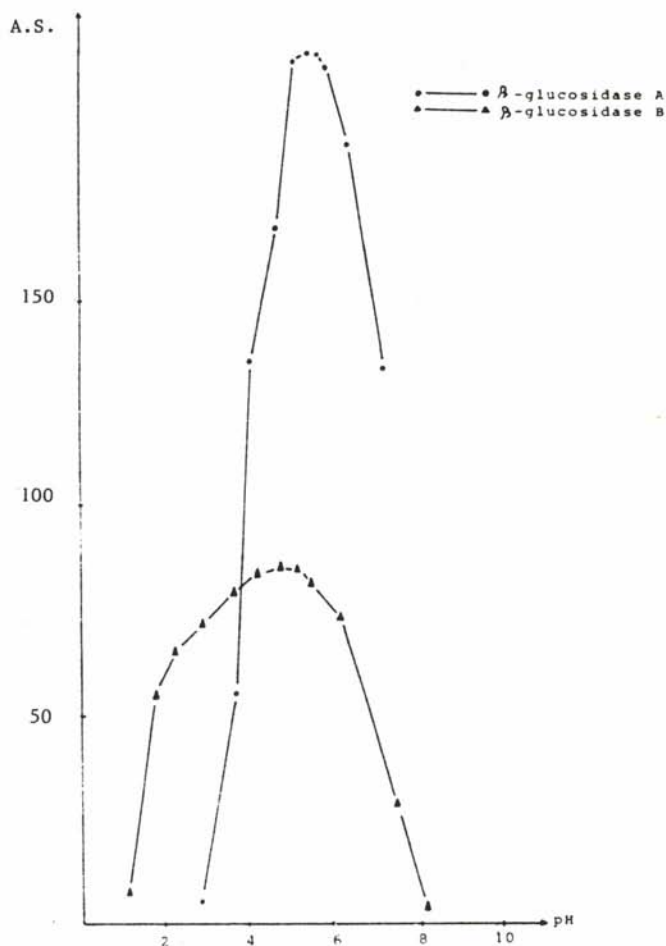


Fig.3 : Influence du pH sur l'hydrolyse de l'ONP-β-D-glucopyranoside par les β-glucosidases A et B.

L'activité spécifique (A.S.) est exprimée en micromoles de glucose libérées/mg de protéines/mn.

- Stabilité et conservation :

La β -glucosidase A perd 50% de son activité à la congélation et sa stabilité ne dépasse pas une semaine à +4°. Dans les mêmes conditions de conservation, la β -glucosidase B demeure stable à +4° pendant plus d'un mois et perd à peine 10% de son activité à la congélation.

- Détermination du poids moléculaire :

a) Les enzymes, électrophorétiquement pures, ont été soumises à une électrophorèse sur plaque en présence de SDS. Une seule bande a été obtenue avec chacune des enzymes, correspondant à un PM de 62.000 pour la β -glucosidase A et de 120.000 pour la β -glucosidase B.

b) La méthode de Hedrick et Smith a été appliquée sur les deux enzymes. Les valeurs de PM ainsi obtenus ont été respectivement de 120.000 \pm 5.000 pour la β -glucosidase A et de 123.000 \pm 5.000 pour la β -glucosidase B. Ces résultats montrent que la β -glucosidase A est composée de 2 sous-unités identiques chacune de PM=62.000 alors que la β -glucosidase B est monomérique et de PM=120.000.

DISCUSSION:

L'analyse des tableaux de purification montre que, purifiée, la β -glucosidase A du termitte présente une plus grande activité spécifique que la β -glucosidase B provenant du champignon. Le protocole de purification de la β -glucosidase A qui nécessite l'utilisation de trois colonnes successives donne un rendement relativement faible de 12% par rapport à l'extrait brut alors que la β -glucosidase B est obtenue en deux colonnes avec un rendement meilleur qui se situe aux environs de 40%. Les PM des deux enzymes A et B sont respectivement de 124 000 et de 120 000 mais la β -glucosidase du termitte est dimérique alors que celle du champignon est monomérique.

Les pH optimums ne sont pas très éloignés, 4,6 pour l'enzyme du champignon et 5,2 pour celle du termitte mais les courbes indiquant l'effet du pH sur l'hydrolyse enzymatique sont fortement dissemblables : la β -glucosidase A reste active en milieu basique (pH=7,6) mais perd très rapidement son activité en milieu acide; au contraire la β -glucosidase B reste toujours active même en milieu fortement acide (pH=2) mais voit son activité décroître en milieu alcalin.

Les différences qui apparaissent entre les deux enzymes tant au niveau des protocoles de purification qu'au niveau des propriétés générales indiquent qu'il s'agit de deux enzymes distinctes.

L'existence d'une β -glucosidase différente de celle produite par le champignon et dont l'activité spécifique est plus élevée se trouve ainsi, pour la première fois, mise en évidence dans l'intestin du termite.

Ainsi nous pouvons suggérer que chez *M. mülleri*, la dégradation de la cellulose si elle débute dans la meule (4), se termine dans le tube digestif du termite grâce à une β -glucosidase très active qui provient du termite lui-même, ou de sa microflore symbiotique, mais qui n'est pas ingérée avec le champignon comme l'hypothèse en avait été formulée par plusieurs auteurs (14, 15).

Nos résultats posent le problème du rôle et des limites de la symbiose entre le termite et le champignon dans le cas particulier de la cellulolyse. Dans la meule, le *Termitomyces* dégraderait les débris végétaux qui seraient ensuite ingérés par le termite, toutefois, ces débris ne constitueraient pas pour celui-ci une nourriture directement assimilable. L'action hydrolytique de un ou plusieurs enzymes propres au termite ou à sa microflore serait donc indispensable à la production de glucose, absorbable par l'épithélium intestinal, à partir de la molécule de cellulose.

RCP CNRS n° 765.

BIBLIOGRAPHIE :

- 1- ROULAND C., CHARARAS C., RENOUX J. (1986) - C.R. Acad. Sci. Paris (sous presse).
- 2- GRASSE P.P. (1982) - Termitologia I et II, Masson, Paris.
- 3- NOIROT C. (1982) - Biol. Ecol. Médit., **7**, 123-128.
- 4- ROULAND C., CHARARAS C., GARNIER-SILLAM E., TOUTAIN F., RENOUX J. (1984) - 7ème colloque Physiologie de l'insecte, Dijon.
- 5- HALLIWEL G. (1961) - Biochem. J., **79**, 185-192.
- 6- WOOD T. M. and Mc CRAE S. J. (1972) - Biochem. J., **128**, 1183-1192.
- 7- SEDMAK J. J. and GROSSBERG S. E. (1977) - Anal. Biochem., **79**, 544-552.
- 8- BRADFORD M. M. (1976) - Anal. Biochem., **72**, 248-254.
- 9- TISELIUS A., HJERTEN S. and LEVINO. (1956) - Arch. Biochem. Biophys., **65**, 132-155.
- 10- LEVINO. (1962) - Methods Enzymol., **5**, 27-32.
- 11- MAIZEL J. V. Jr (1964) - Ann. N. Y. Acad. Sci., **121**, 383-390.
- 12- HEDRIK J. L. and SMITH A. J. (1968) - Arch. Biochem. Biophys., **126**, 155-164.
- 13- WEBER K. and OSBORN M. (1969) - J. Biol. Chem., **244**, 4406-4412.
- 14- MARTIN M. M. and MARTIN J. S. (1978) - Science, **199**, 1453-1455.
- 15- ABO-KHATWA N. (1977) - Experientia, **34**, 559-560.

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'HUMIFICATION DANS LES SOLS
FORESTIERS TROPICAUX :
LE RÔLE DE THORACOTERMES MACROTHORAX, TERMITE HUMIVORE
par

Evelyne GARNIER-SILLAM et Jacques RENOUX

Laboratoire de Zoologie et de Biologie des Populations
Université Paris-Val de Marne
94000 Créteil (France)

RESUME : L'étude de l'ultrastructure des déjections fraîches de termites humivores, ingérant simultanément des fragments végétaux et des particules minérales, a permis d'observer des associations organo-minérales de types différents lors du brassage intestinal. Certaines de ces associations persistent après extraction alcaline des composés humiques mettant en évidence la formation de différentes fractions humifiées (humine héritée, microbienne et d'insolubilisation). Ces micro-agrégats d'origine biologique sont les premiers maillons d'un complexe argilo-humique, contribuant à la stabilité de la micro-structure, formés à la suite de l'activité des termites.

MOTS CLES : *termites humivores, fèces, matière organique, humification.*

SUMMARY : Contribution to the study of the humification of tropical forest grounds : Action of humus feeding *Thoracotermes macrothorax*. The study of the ultrastructure of fresh faeces of humus feeding termites, simultaneously ingesting vegetal fragments and mineral particles reveals organo-mineral associations of different types created by their intestinal mixing. Some of these associations are remaining after alkaline extraction of the humic cementing agents, and discover the formation of different humification fractions. (inherited, microbial and insolubilisation humin). These micro-aggregates of biological origin are the first mails of a clay-humus complexe, contributing to the stability of the micro-structure, constituted by the activity of termit.

KEY WORDS : *humus feeding termites, faeces, organic matter, humus making process.*

INTRODUCTION

L'étude de l'ultrastructure des déjections fraîches de termites ingérant simultanément des fragments végétaux et des particules minérales a permis de mettre en évidence des associations organo-minérales de types différents lors du brassage intestinal (1) (2). Ces micro-agrégats, d'origine biologique, sont les premiers constituants organo-minéraux formés à la suite de l'activité des termites. Cette étude, menée parallèlement sur plusieurs espèces à régime alimentaire différent, montre des divergences sur le plan biochimique et ultrastructural.

Dans ce travail, seule l'espèce humivore *Thoracotermes macrothorax* sera présentée.

Dans les sols tropicaux, malgré des apports massifs de matières végétales à la surface, la matière organique disparaît presque totalement sous l'effet des facteurs du milieu (climatiques et biologiques) : le stade humus est fugace, sauf aux abords des nids des termites "humivores". En effet, un horizon humifère de 15 cm d'épaisseur environ persiste autour de leur termitières s'amenuisant sur un rayon de 4 à 5 m. Dans cet horizon, on trouve la péricie du nid formant un réseau dense de galeries de récolte des aliments. (3)

Il semblerait donc que la matière organique des déjections qui tapissent les galeries souterraines ne soit pas détruite et recyclée par la microflore tellurique aussi rapidement

Les déjections sont constituées d'environ 17% de matière organique et de 82% de matière minérale. On remarque un taux assez élevé d'azote (1,08%), entraînant un C/N faible de 7,95 caractéristique de la minéralisation de l'échantillon.

L'extraction par le pyrophosphate met en évidence l'existence de produits humiques. Ces composés extraits, représentent au total de l'ordre de 30% du carbone et de 50% de l'azote de l'échantillon. On note qu'ils sont surtout représentés par les acides fulviques.

Etude ultrastructurale des fèces.(1),(2)

Après le brassage intestinal, l'ultrastructure des fèces, montre une très grande quantité de minéral essentiellement sous forme de phyllites, entre lesquels s'insèrent des débris végétaux plus ou moins lysés.

Les particules minérales sont adsorbées sur les structures végétales avec une imbrication plus ou moins complexe.

Les liaisons organo-minérales ainsi formées sont dues, d'une part à une compression des aliments au cours du transit intestinal, d'autre part à des liaisons physico-chimiques.

Ce sont les forces de ces liaisons organo-minérales qui d'une certaine façon sequestrent une partie de la matière organique, qui ont été testées, par l'action du pyrophosphate à pH 9,7. Ce dernier dissocie les micro-agrégats en dispersant les ciments argileux et colloïdaux, sans toutefois endommager les procaryotes. (7).

Etude ultrastructurale des fèces, après extraction alcaline des composés humiques.

□ Une vue d'ensemble montre que les grands éléments végétaux figurés se sont détachés de la matrice organo-minérale, sans toutefois perdre leur liaison avec les phyllites. L'épaisse couronne de particules minérales qui entourait ces éléments a disparu, et se réduit à présent à un mince liseré de particules qui s'adsorbent et pénètrent dans la structure végétale. Cette pénétration des phyllites est fonction de l'état de biodégradation des parois fragmentées. L'érosion se traduisant par des bords diffus dont la surface granulo-fibrillaire, montre souvent la présence de polysaccharides non extraits. (8)

Ces liaisons entre matière minérale et matière organique encore figurée aboutissent à une séquestration précoce de ce type de matière organique, formant ce que l'on appelle *l'humine héritée*.

□ Les débris d'hyphes mycéliens sont toujours entourés d'un liseré d'argile, ainsi que le mucilage polysaccharidique des colonies bactériennes. L'ensemble formant *l'humine microbienne*.

□ La matrice organo-minérale, ne présente plus la même homogénéité que précédemment. Des blocs de 0,50 à 1 µm sont accolés les uns aux autres. On y retrouve des fragments végétaux très biodégradés d'aspect granulo-fibrillaire difficilement identifiables et des granules d'assez grande taille accolés aux particules argileuses. L'ensemble formant *l'humine d'insolubilisation*.

Les granules de petite taille semblent avoir disparu. On note toujours dans cette matrice, la présence des polysaccharides neutres.

Ainsi une fraction de la matière organique transformée sous forme granulo-fibrillaire, n'a pas été extraite, et conserve ses liaisons avec le minéral.

Les phyllites, observés à fort grossissement présentent une surface plus nette, sans doute en raison de la disparition des substances colloïdales ou amorphes qui les revêtaient.

DISCUSSION

Les liaisons organo-minérales qui persistent après extraction permettent de dire que les déjections ont acquis lors du brassage intestinal une certaine stabilité micro-structurale provenant d'une aggrégation due à l'action de différents paramètres physico-chimiques dont :

- les polysaccharides; ils sont, en grande quantité, issus des produits du métabolisme et des sécrétions bactériennes. On connaît bien en microbiologie du sol ce rôle des bactéries dans l'édification des agrégats, en cimentant entre elles les particules minérales par leurs capsules ou leurs sécrétions mucilagineuses. (9).

- les phyllites argileuses; par leur énorme surface spécifique, les argiles font preuve d'un pouvoir adsorbant considérable qui s'exerce en particulier vis à vis des composés organiques, (10). On attribue ce pouvoir adsorbant à l'intervention de forces physiques ou forces de Van der Waals et de forces chimiques.

L'adsorption des substrats organiques humifiés s'accompagne d'une protection vis à vis des actions enzymatiques. On peut attribuer à cette protection une partie de la résistance à la biodégradation de la matière organique des fèces et donc du sol complexé par les argiles, formant des complexes organo-minéraux.

- les composés humiques; les acides fulviques et humiques ou colloïdes humiques, offrent de nombreuses possibilités de liaisons chimiques électronégatives (11). Leur pouvoir agrégatif est moins intense que celui des mucilages microbiens, mais cependant très efficaces en raison de leur plus grande résistance à la biodégradation.

- les cations de liaisons à charges positives; tels que les cations trivalents, Fe^{3+} et Al^{3+} , particulièrement abondants dans les sols tropicaux, jouent un rôle efficace comme lien chimique.

La résultante de ces liaisons additives se traduit par une forte cohésion organo-minérale. (12), (13).

CONCLUSIONS

Dans le tube digestif des termites, la matière organique subit une succession de décompositions et de synthèses, c'est à dire une humification sous l'action mécanique et enzymatique du tractus digestif et de sa microflore associée.

Ces transformations aboutissent à l'élaboration de fractions humifiées et surtout à la formation de micro-agrégats d'origine biologique qui sont les premiers maillons d'un complexe argilo-humique contribuant à la stabilité de la micro-structure vis à vis des agents de dégradation de l'humus.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) GARNIER SILLAM E., VILLEMIN G., TOUTAIN F., RENOUX J., 1984 - *Act. Coll., I.U.E.S.S.I.*, Diepenbeck, II, p. 319-322.
- (2) GARNIER SILLAM E., VILLEMIN G., TOUTAIN F., RENOUX J., 1985 - *C.R.A.S.*, Paris, t. 301, III, 5, p. 213-218.
- (3) BOYER P., 1971 - *La Vie dans les Sols*, Gauthier-Villars, p. 279-333.
- (4) GRASSE P.P., 1982 - *Termitologie*, 1, Masson, 676 p.
- (5) BRUCKERT S., 1979 - In : "Constituants et propriétés du sol", de BONNEAU M. et SOUCHIER B., Masson Ed., Paris.
- (6) THIERY J.P., 1967 - *J. Micros.*, 6, p. 987-1017.
- (7) REISINGER O., TOUTAIN F., MANGENOT F., ARNOULD M.F., 1978 - *Canad. Jour. Microbiol.*, 24, p. 725-733.
- (8) GARNIER SILLAM E., VILLEMIN G., TOUTAIN F., RENOUX J., 1985 - *Act. Coll., Int. de Micromorphologie des Sols*, Sous presse.
- (9) DOMMERGUES Y., 1968 - *La Biologie des sols*, Press. Universit. de France, 127p.
- (10) DUCHAUFOR Ph., 1983 - *Pédologie*, 1, 2^e éd., Masson, 491 p.
- (11) DUCHAUFOR Ph., 1983 - *Pédologie*, 2, 2^e éd., Masson, 460 p.
- (12) GREENLAND D.J., 1965 - *Soils and Fertl.*, 28, p.415-425.
- (13) MARTIN J.P., 1971 - *Soil Biol. Biochem.*, 3, p.33-41.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 123-132 (1986)

SYSTEMES POLYCALIQUES
CHEZ NASUTITERMES PRINCEPS (DESNEUX)⁽¹⁾

par

Y. ROISIN⁽²⁾, J.M. PASTEELS et J.-C. BRAEKMAN⁽³⁾

Collectif de Bio-écologie, CP 160
Université libre de Bruxelles
50, avenue F.D. Roosevelt
B-1050 Bruxelles (Belgique)

Résumé : Quatre méthodes ont été utilisées afin d'étudier l'extension des territoires des sociétés de Nasutitermes princeps (Desneux) dans les plantations de cocotiers de la côte nord de la Nouvelle-Guinée : des cartes de la disposition des nids, des tests d'agressivité, l'analyse de la composition en diterpènes de la sécrétion défensive des soldats et la recherche de reproducteurs dans les nids. La similitude des compositions en diterpènes entre nids voisins suggère l'existence de systèmes polycaliques très étendus et un mode de reproduction par bourgeonnement. Ces conclusions sont supportées par le nombre et le type de sexués présents dans les nids et les résultats des tests d'agressivité, bien que l'absence d'agressivité entre nids n'implique pas forcément qu'ils appartiennent à la même société.

Mots-clés : Nasutitermes princeps, Isoptera, diterpènes, variation chimique, territorialité, agressivité intraspécifique, stratégie de reproduction.

Summary : Polycalic systems in Nasutitermes princeps

Four methods were used to study the territorial expansion of the societies of Nasutitermes princeps (Desneux) : maps of nest distribution, tests of aggressiveness, chemical analyses of the soldiers' defensive secretion, and number and type of reproductives. Resemblances between diterpene patterns of neighbouring nests suggest that N. princeps societies are polycalic, can spread over large territories, and reproduce by budding. These conclusions are supported by the other

(1) Laing Island Biological Station, contribution n° 97.

(2) Aspirant et (3) Maître de Recherches au Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique.

approaches, although the absence of aggression between nests does not necessarily imply that they are parts of the same society.

Key words : Nasutitermes princeps, Isoptera, diterpenes, chemical variation, territoriality, intraspecific aggressiveness, reproductive strategy.

INTRODUCTION

Le termite de Nouvelle-Guinée Nasutitermes princeps est remarquable par une proportion très élevée de colonies polygynes et l'existence d'un dimorphisme des ailés (Roisin et Pasteels, 1984, 1985). Dans ce travail, nous nous sommes attachés à l'étude de la répartition des territoires et à la reproduction au niveau des sociétés. Nous avons commencé par cartographier les nids et galeries de récolte dans des plantations de cocotiers, mais l'existence de galeries souterraines constituait un obstacle important à la réalisation de ce projet. Pour cette raison, d'autres techniques ont été utilisées : des tests d'agressivité, des analyses de la sécrétion défensive des soldats, et des dissections de nids cartographiés afin de déterminer la présence éventuelle de reproducteurs et, le cas échéant, leur nombre et la forme à laquelle ils appartiennent.

La confrontation d'ouvriers ou de soldats de colonies différentes donne habituellement lieu à des batailles chez Nasutitermes, quoique les tests d'agressivité entre sociétés différentes soient parfois négatifs (N. rippertii, Andrews, 1911 ; N. corniger, N. ephratae, Thorne, 1982 ; N. nigriceps, Levings et Adams, 1984). Il convient donc d'être prudent dans l'interprétation des résultats de ces tests.

La sécrétion défensive gluante des soldats de Nasutitermes se compose essentiellement de mono- et de diterpènes (Prestwich, 1979a,b). La distribution qualitative et quantitative des mono- et diterpènes peut varier entre espèces différentes, ou à l'intérieur d'une même espèce. Des différences importantes peuvent se rencontrer entre colonies sympatriques, comme chez Longipeditermes longipes (Goh et al., 1984). Chez Trinervitermes et les Nasutitermes du Costa Rica, cependant, les variations semblent beaucoup plus faibles (Prestwich 1979a, 1983). Les diterpènes sont synthétisés par les soldats eux-mêmes (Prestwich et al., 1981) et ne semblent pas influencés par l'alimentation (Prestwich et Chen, 1981). On peut donc raisonnablement considérer que la composition en diterpènes est déterminée génétiquement. Si la variation de cette composition entre colonies sympatriques est suffisante, on peut envisager de reconnaître les soldats d'une colonie donnée sur l'ensemble de leur territoire par l'analyse chimique de leur sécrétion. Une certaine variation peut cependant être due à des facteurs non génétiques, tel l'âge des soldats ou des colonies (en préparation).

Le nombre et le type de sexués rencontrés peuvent également apporter des indications sur le mode de formation d'une société : un couple d'imagos normaux signifie en principe une fondation indépendante, alors que des sexués multiples ou des micro-imagos représentent soit des sexués de remplacement, soit une colonie issue par bourgeonnement d'une colonie-mère.

Nous allons dans ce travail comparer les résultats obtenus par les cartographies, les tests d'agressivité, les analyses chimiques et les récoltes des reproducteurs.

MATERIEL ET METHODES

Quarante-cinq nids provenant de la région de Hansa Bay, sur la côte nord de la Nouvelle-Guinée, ont été échantillonnés au cours de cette étude. Les nids ont été récoltés dans quatre sites (fig. 1). Le statut reproducteur (monogyne, polygyne, ou sans reine) de la plupart des nids a été déterminé par dissection, et les sexués récoltés comme décrit précédemment (Roisin et Pasteels, 1984). Un échantillon d'au moins 75 soldats de chaque nid (généralement 100) a été récolté dans du méthanol pur pour analyse chimique.

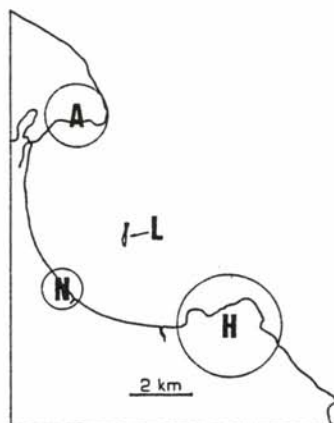


Figure 1 : Carte de Hansa Bay, montrant la disposition des différents lieux de récolte des échantillons analysés.

A : Awar, plantation de cocotiers et cacaoyers, nids A1 - A11

N : Nubia, cocotiers, nids N12 - N13

H : Hansa Point, cocotiers, nids H14 - H44

L : Laing Island (4°10'S, 144°52'E), île corallienne boisée, L45.

Les tests d'agressivité consistent à mettre en présence, dans une boîte de Petri (diamètre : 9 cm), sur un fond de papier filtre, 10 ouvriers et 5 soldats de chacun des 2 nids testés. La présence d'individus morts ou blessés est relevée après 10 min. Afin de corroborer ces observations à court terme, les boîtes sont laissées en place pour la nuit et réexaminées le lendemain matin : là où une bataille a eu lieu, des cadavres et des appendices sont éparpillés sur le papier filtre, tandis que dans le cas contraire, les termites sont regroupés, avec la plupart des soldats disposés en périphérie du groupe.

Les analyses chimiques ont été réalisées par GLC et TLC comme décrit dans Braekman *et al.*, 1984a. Les proportions relatives des différents diterpènes ont été déterminées à l'aide d'un intégrateur Perkin Elmer 3373 B. L'identification des diterpènes a été établie en comparant les index de Kovats et R_f avec ceux d'échantillons de référence.

Pour chaque échantillon, l'abondance relative de 24 diterpènes a été déterminée, en pourcentage du total des diterpènes. Les substances présentes à l'état des traces se sont vu assigner un score arbitraire de 0,25 %. La structure de 13 de ces diterpènes avait été élucidée précédemment (Dupont *et al.*, 1981, Braekman *et al.*, 1984b, et données non publiées) (tableau 1). Les variables E et J sont la somme des proportions d'un diterpène et de son produit d'oxydation à l'air, parce que l'exposition à l'air peut modifier leur abondance respective (Dupont *et al.*, 1981). Le nombre de variables a été ainsi réduit à 22.

Les distances du chi-carré entre échantillons ont été calculées et traitées par l'analyse des correspondances, qui visualise le nuage multidimensionnel des points représentatifs des échantillons par projections successives sur ses axes principaux, et donne ainsi une représentation de la dispersion des échantillons en fonction de leur degré de similitude.

Tableau 1 : Diterpènes isolés de la sécrétion défensive des soldats de *N. princeps*.

- A : 3 κ -hydroxy-7,16-secotrinervita-7,11,15(17)-triène
 B : 9 β -acétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 C : 9 β -hydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 E : 2 β ,3 κ -dihydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 + 3 κ -hydroxy-2-oxo-1(15),8(19)-trinervitadiène
 F : 3 κ -acétoxy-15 β -hydroxy-7,16-secotrinervita-7,11-diène
 G : 2 β ,3 κ -dihydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 H : 2 β ,3 κ -diacétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 J : 9 κ -acétoxy-2 β ,3 κ -dihydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 + 9 κ -acétoxy-3 κ -hydroxy-2-oxo-1(15),8(19)-trinervitadiène
 M : 2 β ,3 κ ,9 κ -triacétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 P : 2 β ,3 κ ,9 κ ,13 κ -tetrahydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 Q : 2 β ,3 κ ,9 κ ,13 κ -tetraacétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 D, K, L, N, R, S, T, U, V, W, X : composés non identifiés.

RESULTATS

Une carte détaillée d'une zone d'Awar Plantation est représentée en figure 2. N. princeps et Microcerotermes biroi sont les deux seules espèces arboricoles présentes. Elles ne se rencontrent jamais sur le même arbre. Cette zone comprend 15 nids de N. princeps, dont deux (A4 et A5) contenaient des sexués fonctionnels. Les nids A9, A10 et A11 se trouvent largement en dehors de la zone cartographiée. Le nid A9 est isolé des nids cartographiés par une large zone (plus de 100 m) dominée par M. biroi.

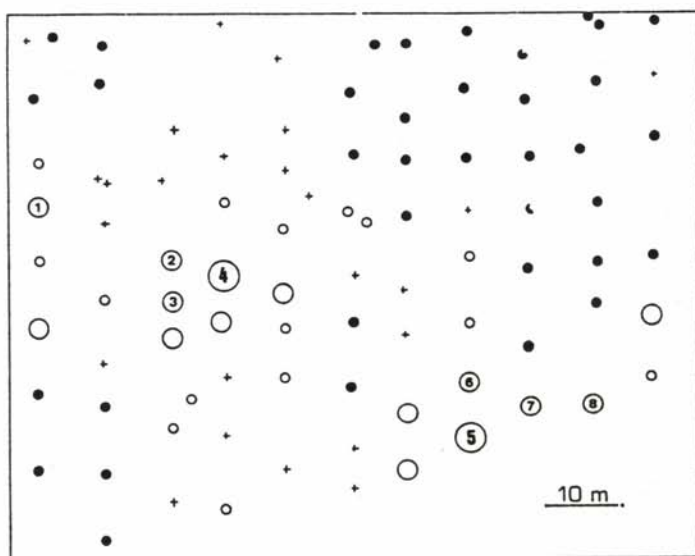


Figure 2 : Carte d'une zone de la plantation d'Awar.

- + cocotier sans termites arboricoles
- cocotier occupé par Microcerotermes biroi
- cocotier occupé par N. princeps : grands cercles = nids pourvus de sexués ; cercles moyens = nids sans sexués ; petits cercles = galeries de récolte uniquement.

Aucune agressivité ne se manifeste lors de rencontres entre neutres des nids A1 à A8, ni entre ces nids et A10 ou A11, mais bien vis-à-vis de A9.

S'il est habituel d'observer des batailles entre ouvriers ou soldats de colonies différentes, l'absence d'agressivité entre nids de différents points de collecte a été constatée dans certains cas, bien qu'ils appartiennent de toute évidence à des sociétés différentes : par exemple, les ouvriers et soldats du nid isolé L45 de l'île de Laing se battent avec ceux de A1, A5, A10, N12 et H18, mais pas avec ceux de A9 et H30. Les résultats de ces tests sont reproductibles. L'absence de réactions agressives entre deux groupes d'individus ne signifie donc pas nécessairement qu'ils appartiennent à la même société.

L'analyse des correspondances permet de visualiser la variabilité dans la distribution des diterpènes. Les cinq premières valeurs propres expriment respectivement 36,8 %, 20,9 %, 12,2 %, 6,4 % et 5,7 % de la variance, ou 82 % ensemble. Les composantes restantes représentent chacune moins de 5 % de la variance totale. La figure 3 montre la distribution des nids dans le plan des axes 1 et 2, ainsi que le statut reproducteur des nids. Des différences importantes peuvent se rencontrer, même entre colonies du même site de récolte. Comme les nids monogynes résultent en principe d'une fondation indépendante, leur diversité est particulièrement instructive : leurs points représentatifs sont largement dispersés.

Le groupement le plus remarquable qui ressort de ce graphique est composé des nids A1 à A8, de la plantation d'Awar. Les "cartes d'identité" chimiques des deux nids pourvus de reproducteurs (A4 et A5) se révèlent quasiment identiques. Les nids A10 et A11 ne sont pas très différents, au contraire de A9 qui se trouve nettement isolé.

Les nids H31 à H37 forment également un groupe assez homogène, dont H30 et H38 se détachent quelque peu. Tous ces nids occupent des territoires contigus et ne sont pas agressifs entre eux. Les nids H23, H25 et H29, quoique situés à plusieurs centaines de mètres de la zone figurée, sont assez proches chimiquement du groupement H31 à H37 (fig. 3). Les nids H39 (monogyne) et H40 (polygyne) partagent une composition très caractéristique, complètement différente de celle des autres nids. Eux aussi sont géographiquement proches l'un de l'autre et mutuellement tolérants. Chimiquement parlant, le nid H41 n'a pas de proche voisin, alors que H42, H43 et H44 se ressemblent fortement.

Les nids H19 à H25 occupent des territoires contigus. Les nids H19 à H23 sont mutuellement non agressifs, mais combattent avec H24 et H25. Les ressemblances chimiques sont évidentes dans le groupe H19-20-21, alors que les autres nids sont modérément dispersés (fig. 3).

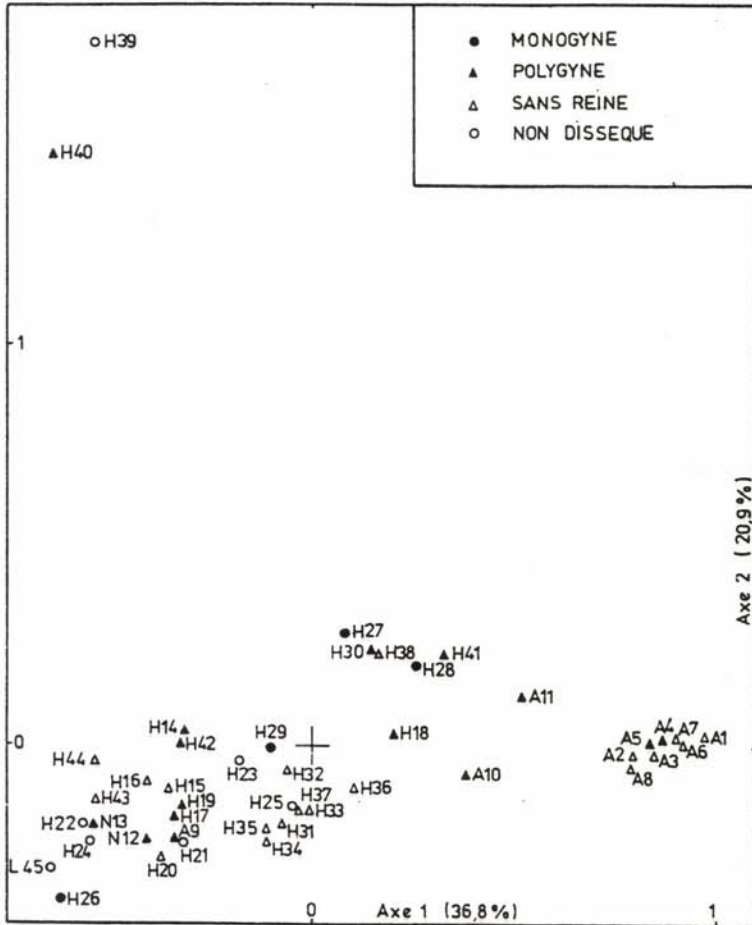


Figure 3 : Diagramme d'analyse des correspondances (axes 1 et 2).

Les nids H14 à H17 occupent également des territoires en contact.

Les nids restants de Hansa Point (le nid polygyne H18 et les monogynes H26 à H29), Nubia (N12, N13) et Laing Island (L45) sont dispersés sur le graphique d'analyse des correspondances (fig. 3). Ils se trouvent plus ou moins éloignés des autres nids, et donnent une bonne image de la variabilité qui peut se rencontrer dans ou entre les sites de collecte.

CONCLUSIONS

Nos résultats montrent que la construction de nids secondaires dépourvus de sexués est un phénomène fréquent chez N. princeps, et conduit à la formation de systèmes polycaliques pouvant s'étendre sur de grands territoires. Les tests d'agressivité peuvent fournir des indications sur l'appartenance à telle ou telle société des individus rencontrés dans les calies secondaires ou sur les lieux de récolte de nourriture. Toutefois, des incohérences peuvent se rencontrer dans ce type d'expériences, parce que des rencontres entre sociétés distinctes ne se soldent pas toujours par des comportements agressifs. Sur cet aspect, N. princeps se comporte comme les autres espèces du genre étudiées à ce jour (Andrews, 1911, Thorne, 1982, Levings et Adams, 1984). Les facteurs responsables de l'agression ou de la tolérance intercoloniale restent à étudier.

Des variations substantielles, surtout quantitatives, se rencontrent dans la composition en diterpènes de colonies sympatriques chez N. princeps, qui semble ainsi plus variable que les Nasutitermes néotropicaux (Gush et al., 1985). Les différences entre colonies sympatriques se sont dans plusieurs cas révélées suffisantes pour permettre des regroupements entre nids particulièrement proches chimiquement par comparaison avec les autres nids du même site. Ressemblance chimique et absence d'agressivité entre nids voisins qui peuvent être en connexion par des passages souterrains suggèrent fortement qu'ils appartiennent à la même société polycalique, et permettent d'établir l'étendue territoriale de cette société. Les nids A1 à A8 constituent le meilleur exemple d'un tel système de nids peu éloignés l'un de l'autre, mutuellement tolérants, et chimiquement presque identiques. Les nids H30 à H38, H39-H40, H42 à H44 constituent vraisemblablement d'autres systèmes de cette sorte, bien que moins homogènes chimiquement.

D'un intérêt tout particulier est la présence de reproducteurs fonctionnels dans plus d'un nid du groupe A1 à A8. Les différences chimiques entre les nids A4 et A5, tous deux polygynes, sont bien en deçà de celles observées habituellement entre deux nids pourvus de reproducteurs, même à l'intérieur d'un site de récolte. Logiquement, ces nids doivent donc aussi être de constitution génétique proche. De même, le nid monogyne H39 et le polygyne H40 partagent une composition très

caractéristique, très différente de tous les autres nids. Ces faits soulèvent le problème de la formation de tels systèmes de nids.

Deux mécanismes peuvent conduire à la formation d'une nouvelle société : la fondation indépendante par des imagos désailés (dans la majorité des cas, si pas tous, un seul couple) après le vol nuptial, ou la différenciation de sexués dans un nid auparavant dépourvu de reproducteurs, construit par bourgeonnement au départ du nid parental.

Si les deux membres d'un couple fondateur proviennent de colonies différentes, on peut prévoir que la société résultante aura sa propre composition chimique en diterpènes, différente des colonies avoisinantes. S'ils proviennent de la même société, les constitutions génétique et chimique de la nouvelle colonie rappelleront celles de la colonie-mère.

La différenciation de sexués dans leur colonie d'origine conduit habituellement à des associations polygynes et polyandres (Roisin et Pasteels, 1986). Les nouvelles sociétés apparues par bourgeonnement devraient donc être proches génétiquement, et donc chimiquement, de leur société-mère, parce que le degré de parenté est élevé entre les sexués des deux nids, et qu'un grand nombre de sexués tempère les variations interindividuelles.

Comme N. princeps démontre une nette tendance au polycalisme, l'hypothèse du bourgeonnement est la plus vraisemblable pour expliquer les ressemblances chimiques entre les nids A4 et A5, H39 et H40. Le nombre et le type de sexués rencontrés dans ces nids sont compatibles avec cette hypothèse seul le nid H39 contenait un couple d'imagos normaux, probablement des sexués primaires.

A condition qu'une dispersion à longue distance ne soit pas nécessaire, le bourgeonnement présente un avantage substantiel sur la fondation indépendante : dans le premier cas, les nouveaux sexués bénéficient dès le départ d'un grand nombre d'ouvriers et de soldats qui leur permet d'éviter les stades périlleux du début du développement qu'une jeune colonie fondée indépendamment doit franchir. Ce mode reproduction paraît très adapté à la colonisation rapide de milieux très homogènes et de grandes étendues, telles les plantations de cocotiers tout le long de la côte nord de la Nouvelle-Guinée, et pourrait en partie expliquer le succès de N. princeps dans ces plantations.

REFERENCES

- ANDREWS E.A., 1911.- Observations on termites in Jamaica. J. Anim. Behav., 1, 193-228.
- BRAEKMAN J.C., DALOZE D., DUPONT A., PASTEELS J.M., JOSENS G. 1984a.- Diterpene composition of defense secretion of four West African Trinervitermes soldiers. J. Chem. Ecol., 10, 1363-1370.

- BRAEKMAN J.C., DALOZE D., DUPONT A., PASTEELS J.M., OTTINGER R., 1984b.- New trinervitane diterpenes from Neo-Guinean Nasutitermes sp. Bull. Soc. Chim. Belg., **93**, 291-297.
- DUPONT A., BRAEKMAN J.C., DALOZE D., PASTEELS J.M., TURSCH B., 1981.- Chemical composition of the frontal gland secretions from Neo-Guinean nasute termite soldiers. Bull. Soc. Chim. Belg., **90**, 485-499.
- GOH S.H., CHUAH C. H., THO Y.P., PRESTWICH G.D., 1984.- Extreme intraspecific chemical variability in soldier defense secretion of allopatric and sympatric colonies of Longipeditermes longipes. J. Chem. Ecol., **10**, 929-944.
- LEVINGS S.C., ADAMS E.S., 1984.- Intra- and interspecific territoriality in Nasutitermes in a Panamanian mangrove forest (Isoptera : Termitidae). J. Anim. Ecol., **53**, 705-714.
- PRESTWICH G.D., 1979a.- Chemical defense by termite soldiers. J. Chem. Ecol., **5**, 459-480.
- PRESTWICH G.D., 1979b.- Interspecific variation in the defense secretions of Nasutitermes soldiers. Biochem. Syst. Ecol., **7**, 211-221.
- PRESTWICH G.D., 1983.- Chemical systematics of termite exocrine secretions. Ann. Rev. Ecol. Syst., **14**, 287-311.
- PRESTWICH G.D., CHEN D., 1981.- Soldier defensive secretions of Trinervitermes bettonianus (Isoptera, Nasutitermitinae) : chemical variation in allopatric populations. J. Chem. Ecol., **7**, 147-157.
- PRESTWICH G.D., JONES R.W., COLLINS M.S., 1981.- Terpene biosynthesis by nasute termite soldiers (Isoptera : Nasutitermitinae). Insect Biochem., **11**, 331-336.
- ROISIN Y., PASTEELS J.M., 1984.- Polygynie et polymorphisme des sexués chez Nasutitermes princeps (Desneux). Actes Coll. Insectes Soc., **1**, 233-238.
- ROISIN Y., PASTEELS J.M., 1985.- Imaginal polymorphism and polygyny in the Neo-Guinean termite Nasutitermes princeps (Desneux). Insectes Soc., **32**, 140-157.
- ROISIN Y., PASTEELS J.M., 1986.- Remplacement of reproductives in Nasutitermes princeps (Desneux) (Isoptera : Termitidae). Behav. Ecol. Sociobiol., sous presse.
- THORNE B.L., 1982.- Termite-termite interactions : workers as an agonistic caste. Psyche, **89**, 133-150.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 133-142 (1986)

LES TERMITIERES EPIGEES D'UN BASSIN VERSANT EN ZONE SOUDANAIENNE : PREMIERS RESULTATS OBTENUS

par

Michel LEPAGE⁽¹⁾ et Yao TANO⁽²⁾

(1) Laboratoire d'Ecologie, E.N.S.
46 rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05

(2) Laboratoire de Zoologie, Fac. des Sciences
BP 322 Abidjan, Côte d'Ivoire

RESUME : L'étude de la répartition des termitières épigées, le long de toposéquences, en savane soudanienne de Côte d'Ivoire, a été entreprise dans le cadre d'un programme pluridisciplinaire analysant les paramètres de l'hydraulicité d'un bassin versant.

Les premiers résultats montrent une densité de 0,35 à 2,09 termitières par 100 m² (nids vivants et abandonnés), selon les milieux, se répartissant en groupes écologiques : 0,10 à 0,56 champignonnistes (Macrotermes bellicosus), 0,38 à 1,38 humivores et 0,10 à 0,40 termites fourrageurs.

Les surfaces au sol de ces termitières totalisent 3,5% du bassin versant, atteignant 6% en certains milieux.

Cette étude fournit une première estimation du rôle des termites dans le bassin versant.

MOTS CLES : Termites - termitières épigées - zone soudanienne

SUMMARY : THE TERMITE MOUNDS IN A DRAINAGE BASIN OF THE SUDANIAN ZONE : FIRST RESULTS OBTAINED.

The study of the termite mounds density and distribution was undertaken in a drainage basin of the sudanian zone (Ivory Coast), as part of a multidisciplinary program analysing the factors influencing water erosion and infiltration rates within the basin.

The first results obtained showed an overall density (dead + live nests) of 0.35 to 2.09/100 m², according to the vegetation type : 0.10 to 0.56 mounds of fungus-growing species, 0.38 to 1.38 humivorous nests and 0.10 to 0.40 nests of foraging termites.

Termite mounds occupied 3.5% of the surface of the drainage basin and up to 6% in some areas. This study provide a first picture of the role of termites in the drainage basin.

KEY WORDS : Termites - termites mounds - sudanian zone

I - INTRODUCTION

Cette étude a pour but d'échantillonner les populations de termitières d'un bassin versant d'une savane soudanienne de l'ouest de la Côte d'Ivoire, et de déterminer le rôle de ces nids dans le fonctionnement de cette unité hydro-pédologique.

Les recherches s'effectuent au sein de l'équipe pluridisciplinaire HYPERBAV (programme HYdroPÉdologique de Recherche sur un Bassin Versant), du centre ORSTOM d'Adiopodoumé, qui regroupe des pédologues, hydrologues, botanistes et géostatisticiens.

Le bassin versant, représentatif des savanes arbustives et arborées de la zone sus-soudanienne, se situe par 8°28' de latitude nord et 7°35' de longitude ouest. Sa superficie totale est de 136 ha.

Le programme HYPERBAV se propose d'identifier les variables qui influent sur l'hydrodynamique du bassin versant (ruissellement, infiltration...). Cette approche devant permettre d'identifier les contraintes qui interviennent lors de la mise en culture des terres et de mieux "caler" les cycles culturels. L'étude permettra également de fournir des données de base nécessaires à l'établissement de modèles : relation entre la pluviométrie sur le bassin et la sortie à l'exutoire.

Pour les termites, la première phase du travail a consisté à inventorier les principales espèces du bassin, en concentrant les recherches sur les populations de termitières épigées.

II - LE MILIEU ET LES METHODES UTILISEES

1) Le bassin versant

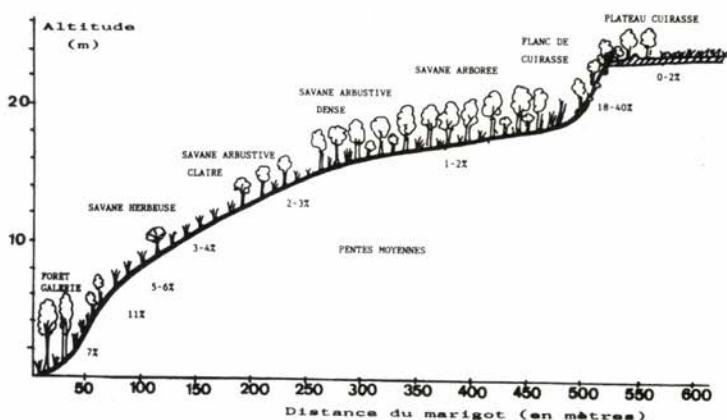
Le bassin versant présente des milieux variés, que l'on peut classer selon les types de végétation et les états de surface (plus ou moins grande susceptibilité à l'érosion) : galerie forestière, bas-fond herbeux, savane herbeuse/arbustive claire, savanes

arbustives claire et dense, savane arborée, flanc de cuirasse, plateau cuirassé. Une part du bassin versant est également cultivée (10%). On y trouve aussi des jachères d'âges variés.

Ces milieux s'organisent approximativement selon les toposéquences, comme on peut le constater sur la figure 1. Chaque toposéquence, longue de 500 à 600 m, représente 20 à 25 m de dénivelé. Mis à part le plateau cuirassé et son rebord, on trouve en haut de pente un milieu légèrement incliné (2-3%), puis une pente qui s'accroît en bas de versant, là où l'on trouve la savane herbeuse, siège d'une forte érosion (structure en "marches d'escalier").

FIGURE 1

Relief et végétation, selon la distance au marigot (en m)
L'altitude et la pente sont également indiquées.



2) Le climat

L'équipe ORSTOM a installé un poste météorologique près du bassin versant. La pluviométrie totale a été de 1384 mm en 1985, et trois mois (juillet-août-septembre) rassemblent 68% de la pluviométrie annuelle (372,5 mm en août), d'où des phénomènes intenses d'érosion. Les mois de janvier à mars et novembre-décembre ont été pratiquement secs (30 mm au total). Il s'agit donc d'un climat très contrasté.

3) Etude des termitières

La méthodologie principale consiste à échantillonner les nids selon des transects (4 ou 10 m de large, selon les espèces), disposés le long des toposéquences établies par les pédologues.

Les résultats exposés concernent l'échantillonnage selon 8 transects (total 3700 m).

Les paramètres des nids rencontrés sont mesurés : coordonnées du nid, dimensions externes, hauteur, surface au sol, espèce constructrice, nid habité ou abandonné.

Dans l'exposé de ces résultats préliminaires, on distinguera seulement 3 catégories de termites, de biologie très différente (quant aux matériaux constitutifs du nid et les régimes alimentaires): les fourrageurs du genre Trinervitermes, les humivores du "groupe" Cubitermes et le termite champignoniste Macrotermes bellicosus.

III - RESULTATS OBTENUS

1) Abondance des termitières selon les toposéquences

A partir des huit transects échantillonnés, en prenant pour origine le marigot, on effectue les moyennes des densités mesurées, regroupées par portions de 100 m. On obtient ainsi la répartition des densités selon une toposéquence moyenne.

La figure 2 présente les données obtenues pour les termitières de Macrotermes bellicosus, pour les nids vivants et les nids abandonnés. La comparaison des deux courbes permet de voir que :

- d'une part, la proportion vivantes/mortes est d'environ 1 à 8, les densités maximales étant de 0,6/100 m² pour les nids morts et de 0,07/100 m² pour les nids vivants;

- d'autre part, les deux courbes sont parallèles, l'abondance maximale des nids vivants étant cependant légèrement décalée vers le haut de la pente.

La figure 3 résume les résultats concernant les termitières de Cubitermes et de Trinervitermes.

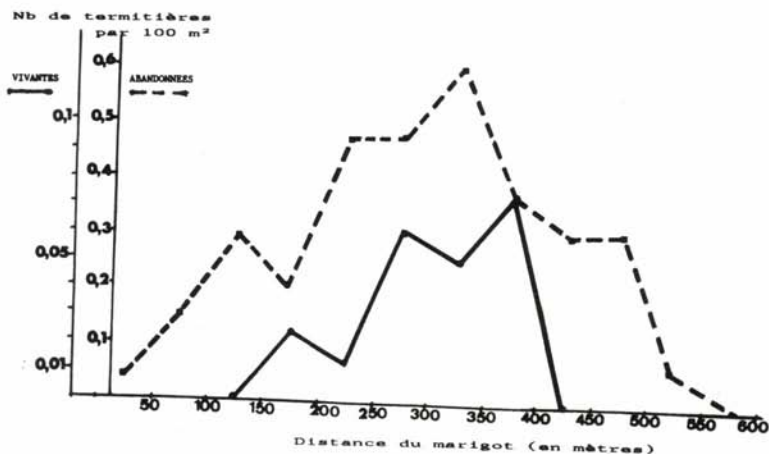
En ce qui concerne les Cubitermes, le maximum des densités (toutes termitières confondues) est de 1,5/100 m². Les courbes (surtout celle correspondant aux nids vivants) montrent clairement deux maximums : les travaux ultérieurs devront préciser les espèces constructrices ainsi que les facteurs de leur répartition.

Les Trinervitermes, moins abondants, sont plus constants au long de la toposéquence (0,3 à 0,6/100 m²). Les premières analyses

montrent que ce sont des espèces différents que l'on trouve en bas de pente, en haut de pente et en cuirasse.

FIGURE 2

Abondance des termitières de Macrotermes bellicosus (vivantes et abandonnées) en fonction de la distance au marigot (en m).



2) Abondance des termitières selon les milieux

Bien qu'il existe une certaine correspondance entre les toposéquences et les milieux rencontrés (cf. figure 1), la procédure de calcul de densités "moyennes" selon les lignes de pente peut être critiquée car tous les transects ne sont pas exactement comparables entre eux. C'est pourquoi, les données ont également été exploitées selon les principaux milieux : chaque portion de 50 m étant caractérisée par son type de végétation.

Le tableau 1 présente les résultats obtenus selon les espèces.

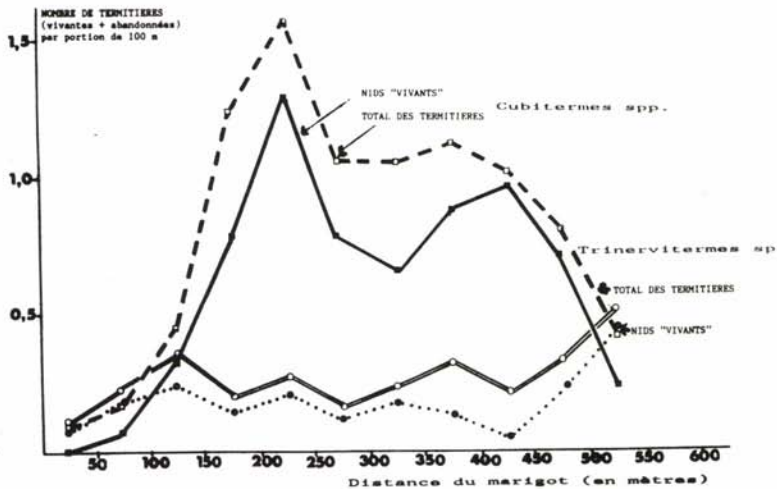
Pour Macrotermes bellicosus, les densités maximales se constatent dans les milieux très boisés (savane arbustive dense et savane arborés). On note cependant une densité relativement forte des nids (0,34/100 m²) en savane herbeuse/arbustive claire.

Les milieux où l'on rencontre les densités maximales des nids de Cubitermes (tous les nids) sont également la savane herbeuse ($1,34/100 \text{ m}^2$) et la savane arbustive claire ($1,30/100 \text{ m}^2$).

Quant à Trinervitermes spp., leur abondance est maximale dans les jachères ($0,40/100 \text{ m}^2$) et dans les savanes herbeuses.

FIGURE 3

Abondance des termitières de Cubitermes et de Trinervitermes en fonction de la distance au marigot (en m).



Au total, on note la densité relativement forte des termitières en savane herbeuse. Ceci est d'autant plus intéressant qu'il s'agit d'un milieu important pour l'hydrodynamique du bassin versant, d'après les travaux des pédologues et des hydrologues. C'est une zone de rencontre des systèmes de différenciation des profils de sols (extension de formations cuirassées et carapacées) et le siège d'une érosion de surface (il existe une rupture de pente à ce niveau (Ch. VALENTIN & E. FRITSCH, comm. pers.)).

3) Surfaces de base des nids

L'un des buts de ce travail est de caractériser des "unités termitières", précisant leur importance dans l'écosystème et permettant d'effectuer des mesures comparatives d'érosion et de ruissellement, en collaboration avec les chercheurs de l'ORSTOM (utilisation de la technique des pluies simulées).

A cet effet, on calcule une surface de base moyenne couverte par nid (nids abandonnés et nids vivants confondus dans cet exposé).

Dans le cas des Trinervitermes et des Cubitermes, les termitières dont la surface basale est la plus importante, se situent dans les milieux de savane herbeuse, de cultures et de plateau cuirassé. Ceci est particulièrement net pour les termitières de Trinervitermes (0,53 m²/nid en savane herbeuse, contre 0,09 seulement en savane arbustive).

TABLEAU 1

Densité des termitières selon les milieux
(N/100 m²)

MILIEU	Macrotermes		Cubit.	Triner.	Total	% du milieu
	vivant	mort				
Forêt galerie	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4
Bas-fond herbeux	0,00	0,10	0,00	0,25	0,35	3
Savane herbeuse	0,00	0,34	1,38	0,37	2,09	22
Cultures	0,00	0,25	0,38	0,25	0,88	6
Jachères	0,00	0,16	0,60	0,40	1,16	7
Savane arbustive claire	0,00	0,34	1,30	0,10	1,74	7
Savane arbustive dense	0,04	0,46	0,97	0,23	1,70	34
Savane arborée	0,13	0,43	0,67	0,17	1,40	8
Flanc de cuirasse	0,00	0,27	1,07	0,07	1,41	4
Cuirasse	0,00	0,20	0,70	0,30	1,20	5

Pour les termitières de Macrotermes, les surfaces basales mesurées sont beaucoup plus importantes, confirmant l'importance de cette espèce dans les remaniements de sol et les remontées biologiques. Lorsqu'on passe des cultures aux jachères, la surface de base d'une termitière s'étend de 8,8 à 14,6 m², traduisant l'effet de l'érosion : le paysan tue les populations des nids lors de la mise en culture (insecticide). On note également la grande surface

de base des termitières en plateau cuirassé ($19,5\text{m}^2/\text{nid}$), témoin de la forte influence exercée par Macrotermes sur ce milieu (cf. l'étude effectuée par LEPAGE, 1984).

En conclusion, le tableau 2 totalise les surfaces couvertes par les bases de termitières dans le bassin versant, selon les milieux. Ce tableau confirme l'importance des termitières dans la savane herbeuse (formation en "marches d'escalier") : 6% de la surface. On peut également souligner l'importance des termitières dans les milieux boisés et sur le plateau cuirassé.

La valeur moyenne, pour l'ensemble du bassin versant, en tenant compte des proportions des différents milieux, est de 3,5% de la surface totale.

TABLEAU 2

Surfaces couvertes par les bases de termitières (en %) selon les milieux du bassin versant

MILIEU	Macrotermes	Cubitermes	Trinervit.	Total
Galerie forestière	0,00	0,00	0,00	0,00
Bas-fond herbeux	2,78	0,00	0,009	2,79
Savane herbeuse	5,75	0,069	0,197	6,02
Cultures	2,20	0,016	0,067	2,28
Jachères	2,34	0,025	0,078	2,44
Savane arbustive claire	1,29	0,038	0,009	1,34
Savane arbustive dense	4,10	0,028	0,002	4,13
Savane arborée	4,48	0,017	0,053	4,55
Flanc de cuirasse	3,27	0,022	0,00	3,29
Cuirasse	3,90	0,046	0,129	4,08

Ces mesures demandent à être complétées en fonction de la zone d'extension de l'influence d'un nid, qui dépend elle-même de la cohésion des matériaux du nid et de l'épandage qui résulte de l'érosion. Dans ce cas, les surfaces influencées par les termitières seraient supérieures aux valeurs fournies dans ce travail préliminaire.

IV - DISCUSSION

L'étude des termitières d'un bassin versant en zone soudanienne, dont les premiers résultats concernant les termitières épigées

viennent d'être exposés, constitue l'un des volets d'une approche pluridisciplinaire des paramètres influant sur l'hydraulicité (ruissellement, infiltration d'eau) de ces écosystèmes de savane.

Bien que le spectre spécifique complet reste à déterminer (étude en cours), un premier échantillonnage montre une répartition de groupes écologiques diversifiés selon les toposéquences. On y rencontre en effet, ensemble ou échelonnés sur quelques centaines de mètres, des nids épigés de termites fourrageurs, humivores et champignonnistes.

Les densités observées sont alors, selon les milieux (cf. tableau 1):

- 0 à 0,13/100 m² pour Macrotermes (nids vivants);
- 0,10 à 0,46/100 m² pour Macrotermes (nids abandonnés);
- 0,38 à 1,38/100 m² pour Cubitermes spp. (tous les nids);
- 0,10 à 0,40/100 m² pour Trinervitermes spp. (total).

Soit au total, 0,35 à 2,09 nids/100 m² (tous les nids).

Une étude en cours précisera, au moyen d'une analyse multivariée, les principaux facteurs (topographie, sols, végétation...) qui déterminent la répartition des espèces.

Cette situation peut être rapprochée de celle observée par BODOT (1967) dans les savanes de Basse Côte d'Ivoire, et en particulier dans le faciès à Loudetia simplex, où l'on dénombre 104 nids vivants par ha, selon les trois groupes écologiques précédemment définis : 45 nids de Cubitermes severus (total des nids = 131), 40 nids de Trinervitermes spp (2 espèces) (total = 53), 2 nids de Macrotermes bellicosus (total = 68). BODOT (1967) relève de plus 17 nids vivants d'Amitermes (total = 19).

Par contre, les observations diffèrent de ce qui a été établi à Lamto par JOSENS (1972, 1974) : rareté des termitières de Macrotermes bellicosus et absence de Cubitermes. Les densités des termitières de Trinervitermes (45 à 72 nids/ha) se rapprochent par contre des densités observées sur le bassin versant.

SANDS (1965) trouve également, dans une savane boisée du nord Nigéria, un total de 118 nids/ha, voisin des densités établies (68 Trinervitermes spp., 25 Macrotermes bellicosus, 15 Odontotermes sudanensis et 5 Cubitermes sp. et Procubitermes sp.)

Les mesures des surfaces au sol des termitières épigées se placent parmi les résultats les plus élevés rencontrés dans la littérature, pour les milieux de savane. En effet, les valeurs déterminées (1,34 à 6,02% de la surface, selon la végétation) se comparent avec les résultats de NYE (1955) : 0,3 à 3,7% de la sur-

face dans des savanes du Nigéria, de LEE & WOOD (1971) : 0,1 à 1,6% pour divers milieux d'Australie, de MURRAY (1938) : 2,5% dans des savanes d'Afrique du Sud, et de LEPAGE (1984) : 0,15 à 0,86% dans divers milieux du nord-est de la Côte d'Ivoire.

En considérant les nombres du tableau 2, Macrotermes bellicosus occupe la très grande majorité de la surface (95 à 99%). On note cependant la surface couverte par Trinervitermes en savane herbeuse (0,2%), qui traduit le rôle non négligeable joué par ce genre dans les phénomènes d'érosion, en raison de la cohésion des matériaux du nid.

BIBLIOGRAPHIE

- BODOT, P., 1967 .- Etude écologique des termites des savanes de Basse Côte d'Ivoire. Insectes Sociaux, 14 : 229-258.
- JOSENS, G., 1972 .- Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Thèse d'Etat, Bruxelles.
- JOSENS, G., 1974 .- Les termites de la savane de Lamto. In " Les organismes endogés". Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto, n° spécial, V : 91-131.
- LEE, K.E. & WOOD, T.G., 1971 .- Termites and soils. Academic Press, London & New York, 251 p.
- LEPAGE, M., 1984 .- Distribution, density and evolution of Macrotermes bellicosus nests (Isoptera : Macrotermitinae) in the north-east of Ivory Coast. J. of Animal Ecology, 53 : 107-117.
- MURRAY, J.M., 1938 .- An investigation of the interrelationships of the vegetation, soils and termites. S. Afric. J. Sci., 35 : 288-297.
- NYE, P.H., 1955 .- Some soil-forming processes in the humid tropics. IV : the action of the soil fauna. J. Soil Sci., 6 : 73-83.
- SANDS, W.A., 1965 .- Termite distribution in man-modified habitats in West Africa, with special reference to species segregation in the genus Trinervitermes (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). J. Animal Ecology, 34 : 557-571.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 143-152 (1986)

INTERACTIONS BIOTOPE-PHYLOGENESE SUR LA TOLERANCE INTER-SPECIFIQUE CHEZ LES FOURMIS

par

Christine ERRARD

*Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie
U.A. C.N.R.S. n°667, Université Paris XIII
Avenue J.-B. Clément, 94430 Villetaneuse (France)*

Résumé : Nous avons étudié le développement de la reconnaissance interspécifique et l'expression de la plasticité comportementale en fonction de l'éloignement phylogénétique et des caractéristiques du milieu naturel dans lequel vivent les fourmis. Ce travail a été abordé par le biais du modèle des sociétés mixtes artificielles.

Ces sociétés mixtes ont été réalisées à partir de 11 espèces de fourmis sur la base de combinaisons deux à deux permettant de couvrir un large éventail de situations depuis l'association d'espèces phylogénétiquement proches et vivant dans le même biotope jusqu'aux associations d'espèces éloignées tant sur le plan phylogénétique que sur celui de l'habitat.

Ces associations étant réalisées en milieu neutre avec des jeunes adultes âgés de moins de 24 h, l'analyse a porté sur la comparaison des comportements agonistiques et non-agonistiques présentés durant les 15 premiers jours.

Les résultats montrent que la fréquence et la nature des interactions varient en fonction des diverses modalités de groupement. Deux espèces occupant le même habitat manifestent moins d'agressivité et plus de comportements non-agonistiques que lorsqu'elles proviennent de milieux naturels différents. D'autre part, il apparaît que la fréquence des comportements agonistiques augmente significativement avec l'éloignement phylogénétique des espèces en présence tandis que les interactions non-agonistiques restent constantes.

D'une façon générale, lorsque l'habitat est différent, l'effet de la variable "distance phylogénétique" semble agir de

façon déterminante, alors que dans le cas où les deux espèces vivent dans le même biotope, c'est l'aspect "compétition interspécifique" qui prendrait le pas. Ces interactions évoluent graduellement au fur et à mesure que l'association mixte se prolonge.

Mots-clés : Formicidae, colonie mixte, biotope, phylogénèse, tolérance interspécifique.

Summary : The influence of interactions between the biotope and phylogeny on interspecific tolerance in Formicidae.

The development of interspecific recognition and the expression of behavioral plasticity as a function of phylogenetic distance and the natural environment in which the ants live was investigated.

An experimental model involving artificial mixed societies was used in this study. These mixed societies were produced by combining ants from two out of the 11 investigated species. The possibilities thus ranged from situations in which phylogenetically similar ants that live in the same biotope were combined, to those in which the species differ significantly in terms both of phylogenetic distance and of biotope.

The interspecific groups were established in a neutral environment with adult ants less than 24 hours old. The results concerned agonistic and non-agonistic behaviours during the first 15 days. Both the frequency and types of interaction were shown to vary according to the type of group. Two species that share a common habitat are less aggressive and display more non-agonistic behaviour than when the species come from different habitats. On the other hand, although aggressive behaviours increase with greater phylogenetic distance between the species, non-agonistic interactions remain constant.

As a general rule, interactions between species from differing environments seem to be determined by the phylogenetic distance, whereas those between species from the same biotope are controlled by interspecific competition. There is a gradual change in these interactions dependent on the duration of the mixed association.

Key words : Ants, mixt colony, biotope, phylogeny, interspecific tolerance.

INTRODUCTION

A la suite de nombreux travaux, il est maintenant établi que l'aspect fondamental de la sociobiologie est la faculté de reconnaître des congénères familiers, ce qui permet d'augmenter la coopération entre les membres de la même colonie et de diminuer le parasitisme social.

Plus précisément, il a été montré chez les insectes sociaux qu'il existe une étroite corrélation entre génotype et odeur coloniale (Breed, 1985a ; Getz et Smith, 1983 ; Greenberg, 1979 ; pour les abeilles ; Mintzer, 1982 ; Carlin et Hölldobler pour les fourmis), mais il n'en est pas moins vrai que dans beaucoup d'espèces, des odeurs dérivées de l'environnement peuvent également (comme source de principes olfactifs) être impliqués dans l'odeur coloniale (Gamboa, 1985a ; Hölldobler et Michener, 1980).

Dans ce contexte, notre étude a pour but d'examiner le développement de la reconnaissance inter-spécifique et l'expression de la plasticité comportementale, en fonction de l'éloignement phylogénétique et des caractéristiques du milieu naturel dans lequel vivent les fourmis.

Ainsi, sur la base des sociétés mixtes artificielles (Errard, 1984a, 1984b ; Errard et Jaisson, 1984) réalisées à partir de 11 espèces différentes combinées 2 à 2, nous avons pu couvrir un éventail de situations allant de l'association d'espèces phylogénétiquement proches et vivant dans le même habitat, jusqu'aux associations d'espèces éloignées, tant sur le plan phylogénétique que sur celui de l'habitat.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les nids des espèces étudiées ont été récoltés en Mai 83 dans la région Méditerranéenne (Camponotus : C. aethiops, C. cruentatus, C. sylvaticus, C. lateralis, C. vagus ; Crematogaster : C. auberti, C. scutellaris, C. sordidula ; Pheidole pallidula) et en Juillet 83 dans les Alpes (Formica selysi et Manica rubida) (Tableau I).

Les espèces sont installées au laboratoire dans des nids artificiels et élevées dans des conditions standardisées (Température : $22^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$, photopériode naturelle, alimentation avec miel et mouches).

Les cocons et les nymphes sont alors prélevés et placés dans des "éclosoirs" (boîte ouverte munie d'un abreuvoir et de nourriture) où 20 ouvrières donnent les soins à leur couvain respectif.

Dès l'émergence, les individus nouveau-nés sont retirés et élevés en colonie mixte dans un nid en tube de verre (18cm. de long et 1.7cm. de diamètre) muni d'une réserve d'eau. La nourriture est déposée du côté sec, exposé à la lumière.

Une colonie mixte de deux espèces est formée de 10 jeunes ouvrières de chaque espèce, introduites dans le tube avec cinq nymphes ou cocons de leur couvain respectif. Les ouvrières, toutes du même âge, sont rassemblées dans le tube dans les 24h. après l'éclosion (Errard, 1984).

TABLEAU I : Liste des espèces étudiées.

SOUS FAMILLE	GENRE	ESPECE	HABITAT
FORMICINAE	CAMPONOTUS	<i>aethiops</i>	<i>terricole</i>
		<i>cruentatus</i>	<i>terricole</i>
		<i>sylvaticus</i>	<i>terricole</i>
		<i>lateralis</i>	<i>arboricole</i>
		<i>vagus</i>	<i>arboricole</i>
	FORMICA	<i>selysi</i>	<i>terricole</i>
MYRMICINAE	CREMATOGASTER	<i>auberti</i>	<i>terricole</i>
		<i>sondida</i>	<i>terricole</i>
		<i>scutellaris</i>	<i>arboricole</i>
	MAJICA	<i>aubida</i>	<i>terricole</i>
	PHEIDOLE	<i>pallidula</i>	<i>terricole</i>

Nous observons directement dans le tube, à raison de 1 heure par jour pendant 15 jours à partir de la mise en association, afin de relever le nombre de comportements en rapport direct avec l'approvisionnement, la distribution de nourriture, le soin et le transport du couvain, ainsi que les comportements liés aux interactions sociales.

Deux types d'interactions ont été retenus:

- les interactions agonistiques dont les valeurs sont calculées grâce à un coefficient affectant chaque comportement. Pour les *Formicinae*, ce coefficient est de 1 pour l'ouverture des mandibules et la flexion du gaster, 3 pour les morsures, 4 les blessures et 5 lorsque le combat s'achève par la mort du partenaire. Pour les *Myrmicinae*, ce coefficient est de 1 pour l'ouverture des mandibules, 2 pour la flexion du gaster, 3 pour morsure et piqûre, 4 pour les blessures et 5 en cas de mortalité.

- les interactions non agonistiques sont également calculées grâce à un coefficient affectant les comportements : il est de 1 pour les toilettes interindividuelles et 2 pour les trophallaxies.

Des indices de tolérance, que nous avons définis précédemment (Errard, 1984) ont été également relevés. Cet indice est calculé en fonction de la présence simultanée des 2 espèces sur la source de nourriture. Il tend vers 0 lorsque les rapports entre les 2 espèces sont conflictuels et, au contraire, tend vers 1 dans le cas où l'intégration des 2 espèces est totale.

Afin d'évaluer la distance phylogénétique, nous avons groupé des fourmis appartenant :

- 1 - à des espèces différentes, mais de même genre.
- 2 - à des genres différents.
- 3 - à des sous-familles différentes.

En ce qui concerne la notion d'habitat, nous avons considéré 2 modalités de groupement en fonction de la nature de l'habitat occupé par chacune des espèces : les espèces occupent soit le même habitat, soit des habitats différents (tableau I).

Pour chaque type d'association nous avons réalisé 4 à 11 colonies-test différentes, chacune étant répliquée 2 à 4 fois. Les calculs statistiques sont réalisés par une analyse de variance et par le test de Mann et Whitney).

RESULTATS

Nos observations montrent que la fréquence et la nature des interactions varient selon les diverses modalités de groupements.

1) Etude du facteur "distance phylogénétique".

A partir de l'analyse comportementale portant sur les 15 jours suivant la mise en association, il ressort que le facteur "distance phylogénétique" intervient de façon significative avec une probabilité $P < 0.01$ (figure 1).

En particulier, les interactions agonistiques (figure 1a) entre les deux espèces augmentent significativement ($P < 0.001$) avec l'éloignement phylogénétique. Par contre, la fréquence des interactions non agonistiques (figure 1b) ne présente pas de variation significative ($P < 0.05$).

La probabilité d'obtenir une colonie mixte serait donc d'autant plus grande que la distance phylogénétique entre les espèces est faible, en supposant que cette probabilité est d'autant plus grande que la fréquence des interactions agonistiques est faible.

Cependant, les interactions non agonistiques varient indépendamment, ce qui laisse supposer qu'il s'agit ici d'une classe hétérogène de comportements, ou bien, que les informations ou les déclencheurs contrôlant l'expression de ces interactions sont différents mais non opposés à ceux contrôlant les comportements agonistiques.

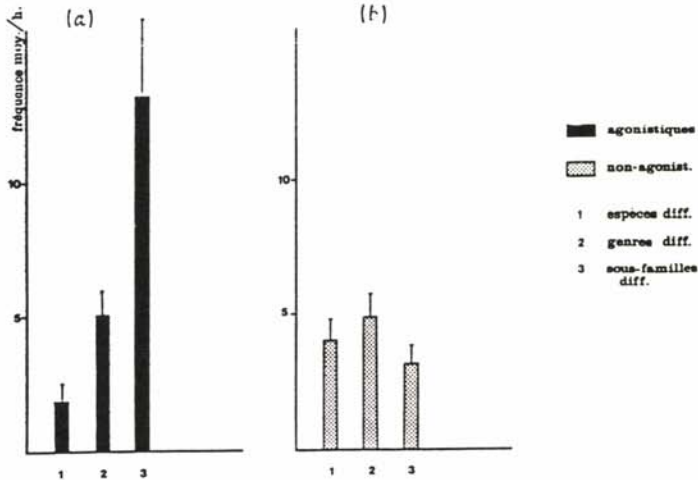


FIGURE 1 : Fréquence moyenne des comportements agonistiques (a) et non-agonistiques (b), en fonction de l'éloignement phylogénétique (de 0 à 15 jours).

2- Etude du facteur habitat.

Pour l'ensemble des comportements étudiés, ce facteur intervient significativement avec une probabilité $P < .001$ (Figure 2)

La figure 2a montre que la fréquence des interactions agonistiques augmente significativement lorsque les espèces proviennent d'habitats différents.

La nature de l'habitat des espèces mises en présence intervient également dans la manifestation des comportements non-agonistiques, ceux-ci diminuant significativement lorsque les espèces associées occupent des habitats différents.

D'une façon générale, lorsque les deux espèces sont originaires du même habitat, elles présentent peu de comportements agressifs et de nombreuses interactions non-agonistiques. La nature commune de l'habitat semble donc augmenter la tolérance entre les espèces, comme si celle-ci nivelait les différences interspécifiques.

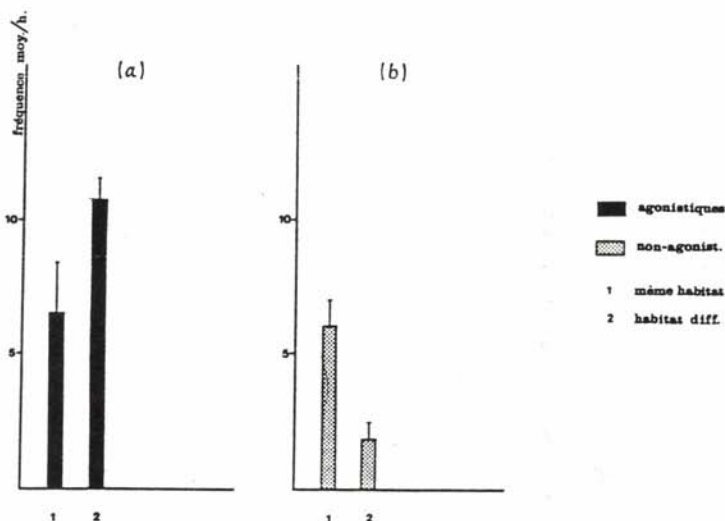


FIGURE 2: Fréquence moyenne des comportements agonistiques (a) et non-agonistiques (b), en fonction de la nature de l'habitat dans lequel vivent les espèces. (de 0 à 15 jours).

3- Etude des interactions entre les facteurs "distance phylogénétique" et l'habitat.

Les résultats montrent qu'il existe une interaction significative entre ces 2 facteurs ($P < 0.01$), (Figure 3).

Les interactions agonistiques (Figure 3a) augmentent significativement avec l'éloignement phylogénétique et d'autant plus que l'habitat diffère.

Quant aux interactions non-agonistiques (Figure 3b), elles diminuent significativement avec l'éloignement phylogénétique quand l'habitat diffère. Cependant, lorsque les fourmis occupent le même habitat, la fréquence de ces comportements reste pratiquement constante.

De ces histogrammes, il ressort que la différence d'habitat, accentue l'effet dû à la distance phylogénétique et que le fait de provenir du même habitat masque complètement l'effet de l'éloignement phylogénétique.

L'étude de l'indice de tolérance sur la source de nourriture (Figure 3c) permet également de dissocier les deux situations : lorsque les individus occupent le même habitat, cette tolérance augmente significativement avec la distance phylogénétique, tandis que dans le cas opposé, la tolérance devient nulle dès que les fourmis ne sont plus du même genre.

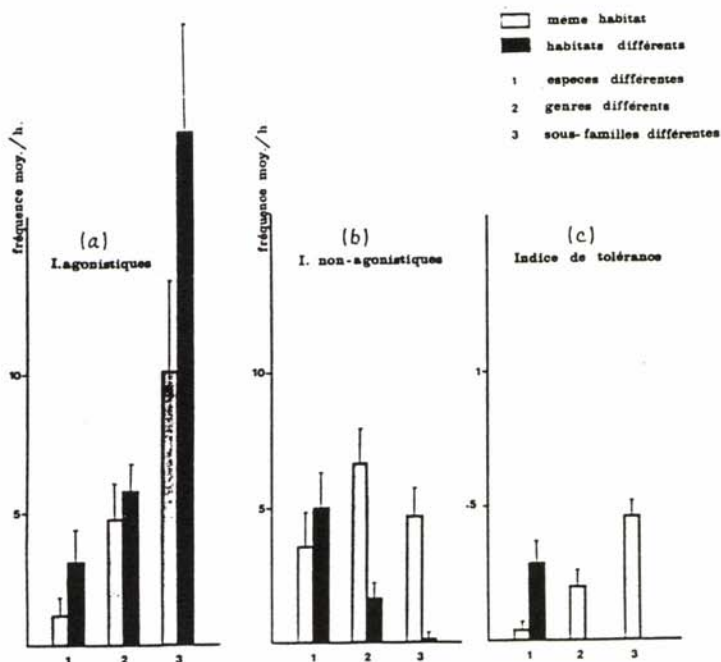


FIGURE 3 : Fréquence moyenne des comportements agonistiques (a) et non-agonistiques (b); Moyenne de l'indice de tolérance (c), en fonction de l'éloignement phylogénétique et de la nature de l'habitat des espèces associées (de 0 à 15 jours).

Quand les espèces proviennent d'un même habitat, il semble donc qu'elles tolèrent moins un membre du même genre comme proche voisin, qu'un membre de genre ou de sous-famille différents. Cependant, cette intolérance pourrait traduire l'existence d'une compétition d'ordre trophique, car dans notre étude, les individus sont obligés d'exploiter la même source de nourriture, au même moment.

CONCLUSION

Nos observations montrent que la relation de l'information chimio-sensorielle, et par suite le comportement des jeunes fourmis, peuvent être modifiés, à condition que les espèces soient associées pendant leur période sensible.

D'autre part, nos résultats semblent confirmer que la reconnaissance entre les individus se ferait grâce à une odeur sociale dont la configuration spécifique serait déterminée par les caractéristiques intrinsèques de l'espèce, sans oublier la composante environnementale qui pourrait, dans certaines circonstances, influencer la composition de l'odeur spécifique de la colonie (Breed, 1985 b ; Errard, 1985 ; Gamboa, 1985 b ; Hölldobler et Michener, 1980).

La composante héréditaire serait pré-programmée génétiquement, chaque espèce pouvant reconnaître les signaux chimiques qu'elle a en commun avec une autre espèce, cette information lui permettrait alors d'apprécier son degré de parenté et d'évaluer éventuellement son éloignement phylogénétique. Quant à l'environnement physique précoce, il pourrait agir soit en imprégnant les individus durant leurs stades larvaires (ISINGRINI et al., 1985), soit en agissant sur leur métabolisme. En effet, l'adsorption passive de substances environnementales volatiles identiques, comme la métabolisation de substances provenant d'un même milieu, pourrait déboucher sur une certaine similarité des phéromones cuticulaires.

REFERENCES

- BREED, M.D., BUTLER, L., STILLER, T.M. 1985 a. Kin discrimination by worker honey bees in genetically mixed groups. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 82 : 3058-3061.
- BREED, M.D. 1985 b. Learning and genetic influences in the discrimination of colony members by social Hymenoptera. Act. 19th. Intern. Ethol. Conf. Toulouse, France, 3, 49-57.
- CARLIN, N.F., HÖLLDOBLER, B. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. Science, 222, 1027-1029.
- ERRARD, C. 1984 a. Evolution, en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques, chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. Insectes Sociaux, 31, 185-198.
- ERRARD, C. 1984 b. Age et évolution des relations sociales dans les colonies mixtes : *Camponotus* et *Pseudomyrmex* (Hymenoptera : Formicidae). Actes coll. Insectes soc., 1, 67-72.
- ERRARD, C., JAISSON, P. 1984. Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis. Folia Entomol. Mex., (sous presse), 15p.
- ERRARD, C. 1985. Role of early experience on mixed-colony odor recognition in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi*. Z. Tierpsychol. (accepté pour publication).
- GAMBOA, G.J., REEVE, H.K., PFENNING, D.W. 1985a. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. Ann. Rev. Entomol. (in press).

- GAMBOA, G.J., FERGUSON, I.D., WACKER, T.L. 1985b. Nestmate recognition in social wasps : The origin and acquisition of recognition odours. Animal Behav. (in press).
- GETZ, W.M., SMITH, K.B. 1983. Genetic kin recognition : Honey bees discriminate between full and half-sisters. Nature. 302, 147-148.
- GREENBERG, L. 1979. Genetic component of bee odor in kin recognition. Science, 206, 1095-1097.
- HOLLDOBLE, B., MICHENER, C.D. 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In : Evolution of Social Behavior : Hypotheses and Empirical Tests. Edited by H. Markl, 35-58, Verlag chemie GmbH, Weinheim.
- ISINGRINI, M., LENOIR, A., JAISSE, P. 1985. Imaginal learning for colony-brood recognition in the ant Cataglyphis cursor Fonscolombe. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., (in press).
- MINTZER, A. 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant Pseudomyrmex ferruginea. Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 1065.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 153-162 (1986)

ORGANISATION SOCIALE D'UNE FOURMI PRIMITIVE NEOTROPICALE
ECTATOMMA RUIDUM ROGER : COMPARAISON DE DEUX
 METHODES D'ENREGISTREMENT

par

B. CORBARA, J.-P. LACHAUD et D. FRESNEAU

Laboratoire d'Ethologie (U.A. CNRS n° 667)
 Université Paris XIII
 Av. J.B. Clément, Villetaneuse 93430 (France)

Résumé : Dans une société d'Ectatomma ruidum, l'étude fine de la division du travail, ou polyéthisme, a été menée successivement à partir de données recueillies selon deux méthodes d'enregistrement : une méthode par "scanning" visuel et une méthode par enregistrement photographique automatisé. Les résultats obtenus, tant au niveau du profil comportemental global de la colonie qu'à celui de la répartition du travail entre les différents groupes fonctionnels, amènent à conclure que, par rapport à la méthode par observation directe, la méthode d'enregistrement photographique est très fiable. L'intérêt de cette méthode d'enregistrement automatisé est discutée.

Mots-clés : Formicidae, Ectatomma ruidum, organisation sociale, polyéthisme, enregistrement photographique.

Summary : Social organization in a neotropical primitive ant, Ectatomma ruidum Roger : a comparison of two recording methods.

We report the results of two methods for recording data concerning the division of labour in a colony of Ectatomma ruidum ants. These methods involved either automatic photography or visual scanning. The results confirm the value and reliability of the photographic as compared to the visual method, both as concerns the overall behavioral profile and the distribution of tasks between the various functional groups of ants. The applications and advantages of this automatic photographic method are discussed.

Key words : Formicidae, Ectatomma ruidum, social organization, polyethism, photographic recording.

L'étude du polyéthisme chez les Insectes sociaux pose des problèmes d'ordre technique parfois difficiles à maîtriser lorsque l'on veut que cette étude puisse fournir le maximum

d'informations quantitatives et, de plus, des informations fiables. La technique d'enregistrement la plus simple, et de loin la plus utilisée, reste encore l'observation directe, soit à l'oeil nu, soit à la loupe binoculaire, qui consiste à effectuer un pointage ponctuel de l'activité de tous les membres de la société à un moment donné. Cette technique présuppose un marquage individuel de tous les membres de la société ; quant aux pointages individuels ils doivent être effectués de façon à avoir une vision d'ensemble de tous les membres de la société la plus simultanée possible et être répétés à intervalles de temps plus ou moins réguliers.

Ces intervalles possèdent cependant des limites qu'il est matériellement impossible de dépasser : en effet il est bien évident que plus la taille de la colonie augmente et plus le temps nécessaire au pointage de tous ses membres s'allonge. C'est en partie ce qui nous a incité à chercher une autre solution offrant les mêmes avantages que l'observation directe du point de vue qualité de l'information enregistrée mais permettant de raccourcir à notre gré l'intervalle entre deux pointages. Nous avons ainsi mis au point une technique d'enregistrement photographique automatisé que nous avons beaucoup utilisée durant ces 3 dernières années et dont nous avons pu voir, sur des sociétés différentes appartenant à la même espèce, qu'elle donnait à peu de choses près les mêmes résultats que la méthode d'observation directe. Toutefois aucune vérification expérimentale rigoureuse visant à comparer les résultats obtenus par les deux méthodes, pour une même société, n'avait été réalisée jusqu'à présent.

MATERIEL ET METHODES

Notre hypothèse de départ était que le type de méthode d'enregistrement utilisé n'affecte en rien les conclusions auxquelles on peut aboutir quant aux caractéristiques du profil comportemental des espèces étudiées sauf, peut-être, en ce qui concerne la part relative accordée à l'inactivité (IN), c'est-à-dire la position immobile, et certaines activités non-spécifiques à l'intérieur du nid (ANN), notamment les déplacements et les explorations), qui sont difficiles à différencier sur des enregistrements aussi statiques que des photographies.

Pour cette vérification expérimentale nous avons utilisé une société d'*Ectatomma ruidum*, une Ponerinae néotropicale terricole récoltée au Mexique et que nous élevons au laboratoire sans difficulté. Comme beaucoup d'autres espèces de cette sous-famille, *E. ruidum* se caractérise par une taille relativement réduite de la société qui ne dépasse pas, généralement, 200 individus. Dans notre cas, au début de la première période d'observation qui correspond à l'enregistrement photographique, la société, installée dans un nid en plâtre, renfermait :

- une reine,
- une femelle désailée non fécondée,
- 73 ouvrières,
- et du couvain constitué d'environ 20 oeufs, 60 larves et 45 cocons.

Une semaine plus tard, au début de la deuxième période d'observation qui correspond à l'enregistrement par observation directe, elle comprenait quatre ouvrières de plus.

Tous les individus de la société ayant été marqués individuellement à l'aide d'une pastille numérotée collée sur le thorax (FRESNEAU et CHARPIN, 1977), notre travail a consisté, pour les deux périodes d'enregistrement, à effectuer un relevé du comportement de chaque individu de la colonie toutes les demi-heures. *E. ruidum* étant une espèce diurne quant aux activités à l'extérieur du nid (LOPEZ et LACHAUD, 1983 ; LACHAUD, en prép.), les relevés ont eu lieu entre 9 heures et 18 heures et ont été répétés pendant 3 jours.

Dans les deux cas, les enregistrements des comportements réalisés à l'extérieur du nid ont dû être effectués par la méthode d'observation directe. En effet, pour des raisons de définition de l'image, ces enregistrements photographiques ne peuvent être réalisés qu'avec un champ relativement réduit ce qui, pratiquement, limite l'enregistrement au seul nid, le monde extérieur étant trop grand.

RESULTATS

La figure 1 représente, pour chaque méthode d'enregistrement et par ordre croissant (au moins dans le cas de l'enregistrement photographique), le pourcentage de réalisation de chacune des 19 catégories comportementales retenues pour *E. ruidum* par rapport à l'activité globale de la colonie. Les deux histogrammes obtenus sont presque superposables avec cependant quelques différences. Comme nous l'avions évoqué dans notre hypothèse de départ, la difficulté à différencier l'inactivité dans le nid des activités non-spécifiques a des répercussions sur l'importance relative des ces deux catégories comportementales entre les deux histogrammes qui se traduisent, très logiquement, par une exagération de l'IN par rapport aux ANN. D'autre part, il apparaît que les activités domestiques (AD) sont trois fois moins importantes dans le cas des données relatives à l'observation photographique, et ceci également à cause d'une certaine confusion entre l'inactivité et ce type d'activité.

Il convient de noter, pour les deux périodes étudiées, la très grande importance de l'inactivité qui représente respectivement 18,9% et 14,0% du profil de la société. De même les activités non-spécifiques, regroupant "exploration-locomotion" et "toilettes individuelles", représentent respectivement 28,4% et 33,7% de l'activité générale. Ce qui nous donne, pour ces deux catégories réunies (IN + ANN), respectivement 47,5% et 47,7% de l'activité globale, chiffres qui mettent en évidence l'extrême similitude des résultats obtenus par les deux méthodes d'enregistrement.

Une autre caractéristique qui ressort des deux histogrammes est le très faible pourcentage des activités de soins aux oeufs (SO) par rapport aux soins aux autres catégories de couvain. Les soins aux larves (SL) arrivent en effet en troisième position

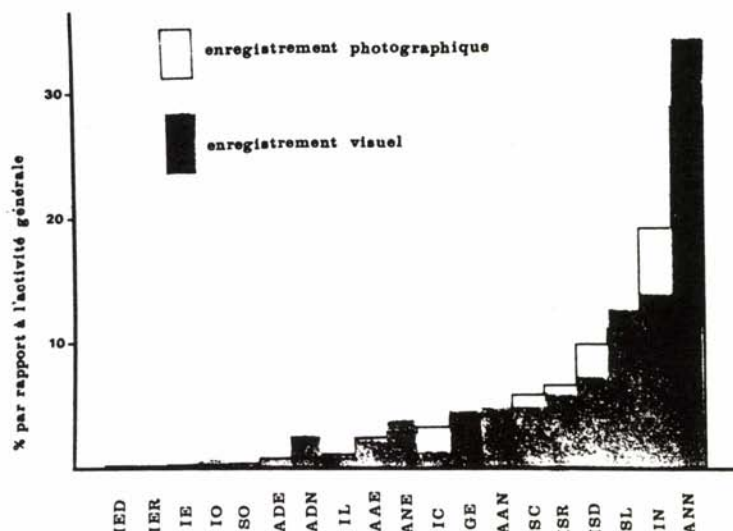


Figure 1 : Comparaison des profils comportementaux obtenus pour *E. ruidum* à partir des 2 méthodes d'enregistrement.

pour leur importance dans le profil comportemental de l'espèce avec, dans les deux cas, plus de 10% de l'activité totale de la société. Les soins aux cocons (SC) représentent, eux, environ 5% de cette activité alors que les soins aux oeufs ne comptent plus que pour 0.1% à 0.3% du profil spécifique, chiffres qui sont à rapprocher de ceux obtenus chez une espèce très proche : *Ectatomma tuberculatum* (FRESNEAU et al., 1982 ; LACHAUD et FRESNEAU, 1985).

L'étape suivante de notre comparaison méthodologique a porté sur l'organisation même de la société, c'est-à-dire sur la répartition du travail entre les différents groupes fonctionnels.

La méthode d'analyse (voir FRESNEAU, 1984, 1985) repose sur un regroupement des individus présentant un profil comportemental similaire grâce à une méthode d'analyse par classification hiérarchique. Il ne reste plus, par la suite, qu'à déterminer le nombre de groupes fonctionnels sur lesquels va porter la comparaison et les caractéristiques comportementales de chacun de ces groupes, ce qui revient à établir l'éthogramme social de la colonie ou sociogramme.

Pour cela nous avons utilisé une représentation graphique en matrice pondérée (BERTIN, 1977). Sur ce type de représentation (Figures 2 et 3) les groupes de fourmis sont disposés selon l'axe vertical et les catégories comportementales selon l'axe horizon-

tal. Ces deux variables de la matrice pondérée ont été ordonnées de façon cohérente par permutations successives afin d'aboutir à une représentation en diagonale visualisant au mieux les caractéristiques comportementales de chaque groupe fonctionnel.

Afin de faciliter la lecture et de mettre en évidence les comportements dominants ou caractéristiques de chaque groupe, les

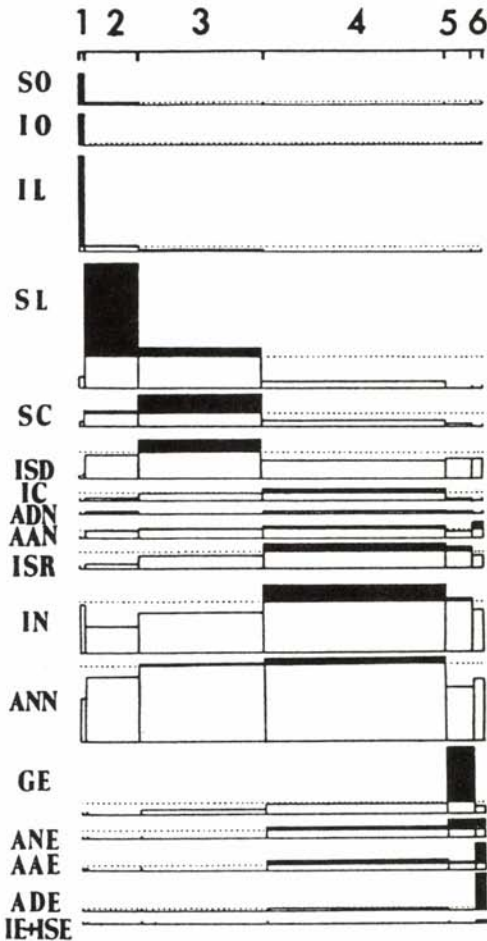


Figure 2 : Sociogramme obtenu à partir de l'enregistrement photographique.

parties d'histogramme qui dépassent le niveau de fréquence moyen de chaque catégorie d'acte (calculé à partir de l'ensemble des 6 groupes fonctionnels) sont représentées en noir.

La comparaison de ces sociogrammes nous permet de confirmer l'existence d'une parfaite corrélation entre les groupes déterminés à partir des résultats obtenus par les deux méthodes d'enregistrement.

L'analyse rapide du sociogramme relatif à la période d'enregistrement photographique (Figure 2) permet de différencier, pour chacun des 6 groupes fonctionnels retenues, les spécialisations suivantes :

- GROUPE 1 : très nettement caractérisé par l'inactivité sur les oeufs (IO) et les soins aux oeufs (SO). Ce groupe ne comporte qu'un seul individu, la reine, qui, dans l'analyse par classification hiérarchique (non représentée ici), est très nettement séparée du reste de la colonie. Cette singularisation de la reine par rapport au reste de la société est à rapprocher de celle qui existe également chez E. tuberculatum, où la reine se différencie essentiellement par son taux d'inactivité sur les oeufs et les larves (FRESNEAU et al., 1982; FRESNEAU et LACHAUD, non publ.).
- GROUPE 2 : caractérisé par l'importance des soins aux larves (SL).
- GROUPE 3 : spécialisé essentiellement dans les soins aux cocons (SC). Il est d'autre part impliqué de façon importante dans les toilettes sociales données (ISD).
- GROUPE 4 : Constitué par des fourmis que l'on peut désigner sous l'appellation d' "intermédiaires-inactives", caractérisées ici par un fort taux d'inactivité générale (IN), d'inactivité sur cocons (IC), d'activités non-spécifiques (ANN) et recevant des toilettes sociales (ISR). Ce groupe est d'autre part impliqué partiellement dans les activités à l'extérieur.
- GROUPE 5 : formé d'individus spécialisés dans la garde à l'entrée du nid (GE) et orientés vers les activités à l'extérieur (ANE et AAE).
- GROUPE 6 : constitué de quelques individus hyperspécialisés dans les activités à l'extérieur du nid (ANE, AAE, ADE, IE et ISE).

On peut remarquer sur le sociogramme obtenu à partir des enregistrements par observation directe (Figure 3) que les 6 groupes fonctionnels ont pratiquement les mêmes caractéristiques comportementales que précédemment :

- GROUPE 1 : caractérisé par l'inactivité sur les oeufs (IO) et les larves (IL) et les soins aux oeufs (SO). Comme

précédemment il s'agit de la seule reine qui est très nettement différenciée du reste de la colonie.

- GROUPE 2 : caractérisé par les soins aux larves (SL) et les activités alimentaires (AAN), sans doute en relation avec le nourrissage des larves.

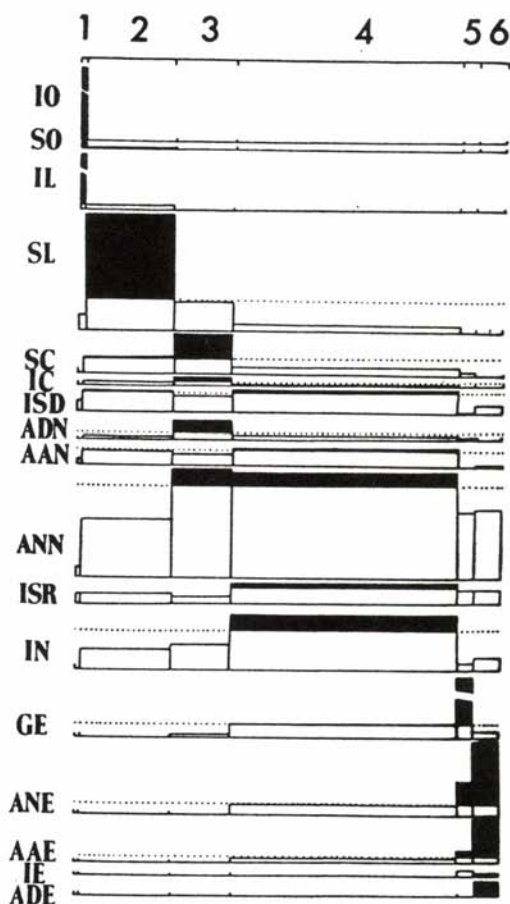


Figure 3 : Sociogramme obtenu à partir de l'enregistrement par observation directe.

- GROUPE 3 : formé des individus spécialisés dans les soins aux cocons (SC) mais aussi dans les activités domestiques (ADN).
- GROUPE 4 : constitué d' "intermédiaires-inactives" caractérisées par l'importance de l'inactivité (IN) et des activités non-spécifiques (ANN). Les individus de ce groupe reçoivent des toilettes (ISR) et sont parfois impliqués dans les activités à l'extérieur.
- GROUPE 5 : spécialisé dans la garde (GE) et présentant des activités à l'extérieur (ANE et AAE).
- GROUPE 6 : assurant l'essentiel des activités à l'extérieur du nid (ANE, AAE et ADE).

Pour les deux types de méthodes, cette stabilité de l'organisation sociale, tant au niveau du profil comportemental global de la société qu'à celui de la division même de la société en groupes fonctionnels caractéristiques de l'espèce, ne préjuge en rien de la stabilité à l'intérieur des groupes fonctionnels.

En fait, lorsqu'on se penche sur cette question, on se rend compte que la structure de la société est soumise à des modifications permanentes touchant en partie la taille des effectifs de chaque groupe et, de façon plus importante, l'identité des individus constituant ces groupes. Autrement dit, dans notre étude, deux phénomènes se superposent :

- . l'un en relation directe avec le type de méthode utilisée qui, comme nous l'avons vu, porte essentiellement sur les confusions possibles entre IN et ANN ;
- . l'autre, en relation avec tous les processus de micro-régulation sociale parmi lesquels intervient le polyéthisme d'âge qui est l'un des principaux moteurs de la mobilité des individus d'un groupe à un autre.

A l'échelle des caractéristiques spécifiques, certains types de comportement présentent cependant une inertie plus grande que d'autres, constituant en quelque sorte la signature de l'espèce. En ce qui concerne *E. ruidum*, ils correspondent aux soins aux larves, à l'inactivité sur les oeufs et les larves, et enfin aux activités de garde à l'entrée du nid.

Dans le cadre de notre comparaison méthodologique c'est donc au niveau de ces comportements qu'il était le plus intéressant de faire porter l'analyse. C'est pourquoi nous avons essayé de déterminer l'indice de spécialisation moyen caractérisant chacun des groupes spécialisés dans ces activités, c'est-à-dire : la reine (spécialiste de l'inactivité sur les oeufs et de l'inactivité sur les larves), le groupe des soigneuses de larves très actives et le groupe des gardiennes. L'indice utilisé tient compte à la fois de la part prise par le groupe dans la réalisation d'une tâche donnée par rapport au reste de la colonie, de la part prise par les autres groupes dans la réalisation de cette tâche et du nombre d'individus constituant le groupe et qui se

partagent donc la réalisation de cette tâche. Sa valeur est calculée à partir de la formule suivante :

$$I.s. \ AG1 = \frac{AG1 \times 100}{\frac{\left(\sum_{i=1}^{i=n} AGi \right) \times eG1}{\sum_{i=n}^{i=1} \frac{AGi \times 100}{\left(\sum_{i=1}^{i=n} AGi \right) \times eG1}}}$$

* AGi = fréquence d'actes A réalisés par le groupe i

* eGi = nombre d'individus composant le groupe i

Comme on peut le constater sur le tableau I, les indices de spécialisation sur les comportements spécifiques caractérisant E. ruidum sont remarquablement constants pour les deux types de méthodes d'enregistrement. Ce résultat va dans le même sens que le précédent et il confirme la fiabilité de la méthode d'enregistrement photographique par rapport à l'enregistrement visuel.

groupes fonctionnels	activités principales	type d'enregistrement	
		photo	visuel
inactives sur couvain ♀	IO	98.4	99.4
	IL	92.4	94.3
nourrices	SL	66.2	69.2
gardiennes	GEN	74.4	81.9

Tableau I : Tableau comparatif des indices de spécialisation moyens pour les comportements spécifiques caractérisant les principaux groupes fonctionnels.

Le meilleur exemple est celui de la reine, qui est, a priori, l'individu le plus stable de la société, du moins dans le cas de notre expérience puisque la société est adulte, et pour lequel on pouvait s'attendre aux variations les plus faibles, ce qui est effectivement le cas.

Cette fiabilité des techniques d'enregistrement photographique et d'analyse des informations enregistrées par cette méthode,

par rapport à l'observation visuelle directe, ouvre des perspectives d'un intérêt considérable. Parmi celles-ci les plus importantes nous semblent être :

- la possibilité d'un suivi comportemental en continu, 24 heures sur 24, et à la cadence désirée, avec des intervalles entre les enregistrements pouvant aller de la minute à plusieurs heures ;
- et la possibilité de stocker les informations brutes sous leur forme la plus complète et de pouvoir les réutiliser quand on veut, en fonction des nouvelles informations que l'on souhaite y chercher.

Outre le fait qu'elle allège de façon non négligeable les contraintes imposées à l'expérimentateur, en le dispensant d'être continuellement présent lors de l'enregistrement des données, le principal intérêt de cette méthode photographique réside dans la possibilité de créer une "photothèque" réunissant un large éventail d'espèces qui pourrait servir de mine d'informations pour tout chercheur intéressé par l'étude du comportement des insectes sociaux.

REFERENCES

- BERTIN J., 1977. - La graphique et le traitement graphique de l'information. Flammarion, Paris, 223 pp.
- FRESNEAU D., 1984. - Développement ovarien et statut social chez une Fourmi primitive : Neoponera obscuricornis (Hym., Formicidae, Ponerinae). Ins. Soc., 31, 387-402.
- FRESNEAU D., CHARPIN A., 1977. - Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. Ann. Soc. Entomol. Fr., 13, 1-5.
- FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSON P., 1982. - Evolution of polyethism in ants : observational results and theories. In : Social Insects in the Tropics, Jaisson P. ed., Presses de l'Université Paris-Nord, tome I, pp. 158-180.
- LACHAUD J.P., 1985. - The pattern of activity and exploitation of the environment in some Neotropical Ponerinae. I. Ectatomma ruidum Roger (Hym., Formicidae). Ecology, soumis pour publication.
- LACHAUD J.P., FRESNEAU, D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez Ectatomma tuberculatum et Neoponera villosa (Hym., Form., Ponerinae). Actes Coll. Ins. Soc., 2, 195-202.
- LOPEZ, I., LACHAUD, J.P. : Ritmo de actividad y aprovisionamiento en la hormiga Ectatomma ruidum Roger (= E. aztecum Emery) en el Soconusco, Chis. (Hymenoptera, Formicidae). Proc. 18th Nat. Congr. Entomol., Tapachula (Mexique), pp. 57-58.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 163-171 (1986)

ETHOGENESE DU COMPORTEMENT SOCIAL
ET VARIABILITE INTERCOLONIALE
CHEZ UNE FOURMI PRIMITIVE : ECTATOMMA TUBERCULATUM
(Hymenoptera, Ponerinae)

par

Annette CHAMPALBERT

Laboratoire d'Ethologie (U.A. CNRS n° 667)
Université Paris XIII
Av. J.B. Clément, Villetaneuse 93430 (France)

Résumé : L'observation, depuis leur émergence jusqu'à l'âge de 45 jours, de 60 ouvrières d'Ectatomma tuberculatum appartenant à 4 sociétés différentes, nous a permis de mettre en évidence l'existence, chez cette espèce, d'un polyéthisme continu, lié à l'âge des individus. Ce polyéthisme d'âge est rigoureusement identique entre les 4 colonies. A cette nette homogénéité qui porte sur des caractéristiques typiquement spécifiques et qui concerne le mécanisme même de la mise en place de la structure sociale, s'oppose une forte variabilité intercoloniale qui porte essentiellement sur le taux d'activité investi dans la réalisation de chacune des 8 catégories comportementales étudiées.

Mots-clés : Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, éthogénèse, polyéthisme d'âge, variabilité.

Summary : The development of social behaviour and inter-colonial variability in a primitive ant : Ectatomma tuberculatum (Ponerinae).

Sixty workers from four colonies of Ectatomma tuberculatum were observed from emergence until 45 days of age. These observations revealed the existence of a continuous age-related polyethism in this species. Each of the four colonies studied showed exactly the same pattern of age polyethism. This homogeneity is related to species-typical behavioural characteristics and the mechanism responsible for the establishment of social structure within the colony. By contrast with this invariance with respect to the basic mechanisms, we observed considerable variability between the observed colonies as concerns actual levels of the eight behaviour classes studied.

Key words : Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, behavioural development, age polyethism, variability.

INTRODUCTION

Pendant longtemps, on a prêté aux insectes des actes stéréotypés et des manifestations comportementales innées. On sait aujourd'hui qu'il n'en est rien : les hyménoptères sociaux, et parmi eux les fourmis, présentent, comme les vertébrés, un développement comportemental, une ontogenèse des conduites au cours de leur vie adulte et tout particulièrement au tout début de leur vie imaginaire.

Cette éthogenèse (JAISSON, 1974) repose à la fois sur des bases génétiques mettant en jeu des phénomènes de maturation anatomique et physiologique liée à l'âge des ouvrières, ainsi que sur des processus d'acquisition variés. Ces derniers, dépendant de facteurs environnementaux, permettent l'élaboration d'une expérience propre à chaque membre de la société, sous-tendant ainsi une certaine variabilité inter-individuelle.

Afin de préciser, dans un premier temps, les caractéristiques et le mode d'action de ces deux facteurs (âge et variabilité) dans l'éthogenèse du comportement social et, dans un deuxième temps, la part prise par la variabilité dans cette éthogenèse, nous avons choisi comme matériel d'étude une ponérine néo-tropicale : Ectatomma tuberculatum, actuellement considérée comme l'une des espèces les plus évoluées de cette sous-famille primitive.

Nous avons choisi cette espèce parce qu'elle est monogyne, ce qui limite considérablement la variabilité génétique entre les membres de la colonie, et parce que les ouvrières sont monomorphes, ce qui permet d'éliminer la variabilité comportementale liée à des différences morphologiques entre ouvrières.

MATERIEL ET METHODES

Quatre colonies (A, B, C et D) d'Ectatomma tuberculatum ont été étudiées, toutes provenant du même biotope (Etat de Chiapas, Mexique). Chacune d'elles est installée dans un nid en plâtre possédant des chambres servant d'habitation (figure 1) et relié par un tube en verre ou en plastique à une enceinte constituant un "monde extérieur" ou aire de récolte, de chasse et d'exploration.

Chaque ouvrière nouveau-née est prélevée, marquée individuellement à l'aide d'une pastille numérotée collée sur le thorax, puis réintroduite dans sa colonie d'origine et observée. On relève ponctuellement, toutes les 15 minutes, le type d'activité réalisé par l'ouvrière et ce, 25 fois par jour depuis sa sortie du cocon jusqu'à l'âge de 45 jours où elle prend le statut de fourrageuse. 15 individus sont ainsi observés par colonie ce qui permet d'obtenir un échantillonnage assez ample des activités individuelles.

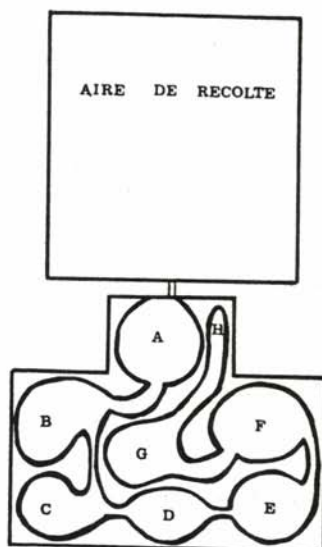


Figure 1 : Nid d'élevage.

Nous avons noté tous les comportements présentés par les jeunes ouvrières et nous les avons regroupés en 8 grandes catégories (figure 2).

- I : Inactivité
- AN : Activités non spécifiques (ti et e)
- AA : Activités alimentaires
- IS : Interactions sociales
- SO : Soins aux oeufs
- SL : Soins aux larves
- SC : Soins aux cocons
- AD : Activités domestiques

Figure 2 : Le catalogue comportemental.

RESULTATS

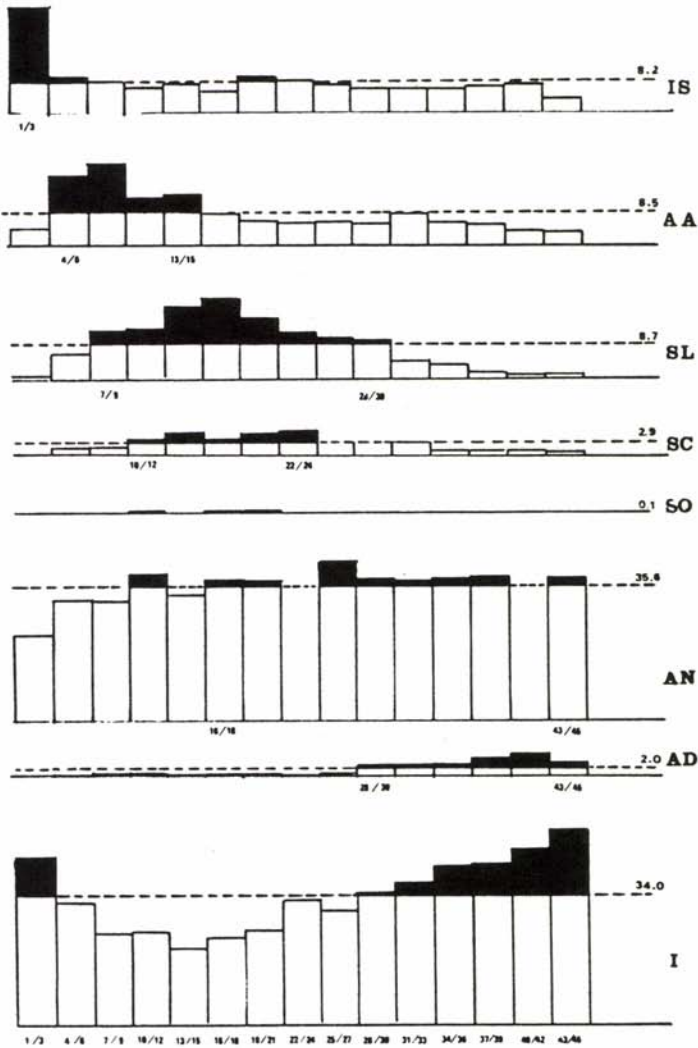


Figure 3 : Evolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale, au cours des 45 jours d'observation.

La figure 3 présente, pour le lot des 15 ouvrières témoins d'une même colonie (colonie C), l'évolution de la fréquence de réalisation de chaque catégorie comportementale au cours des 45 jours d'observation, regroupés en 15 périodes de 3 jours.

La ligne en pointillés représente ce que serait, pour chaque activité, le niveau de fréquence moyen si cette activité était réalisée de façon homogène pendant les 45 jours d'observation ; tout ce qui est au-dessus de ce niveau représente une spécialisation fonctionnelle ; tout ce qui est au-dessous, un déficit.

On remarque ainsi une progression dans l'acquisition des spécialisations fonctionnelles. En effet, si la majeure partie du répertoire comportemental est déjà en place dès la 2ème période (7 comportements sur les 8 étudiés), il n'en est pas de même des spécialisations fonctionnelles qui, elles, apparaissent progressivement. La cinétique montre un glissement très net depuis les Interactions Sociales (IS) jusqu'à l'Inactivité (I), en passant successivement par les Activités Alimentaires (AA), les Soins aux Larves (SL), les Soins aux Cocons (SC), les Soins aux Oeufs (SO), les Activités non spécifiques (AN) et enfin les Activités Domestiques (AD).

Cette mise en place progressive des spécialisations fonctionnelles chez les ouvrières de la colonie C se retrouve de façon parfaitement identique chez les ouvrières des 3 autres colonies. Les résultats les concernant sont présentés directement sous forme de tableaux, ceci afin de faciliter la comparaison (figure 4).

Colonie A	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
Colonie B	IS-AN	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
Colonie C	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
Colonie D	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I

Figure 4 : Ordre d'apparition des spécialisations fonctionnelles.

Colonne \ actes	IS	AA	SL	SC	SO	AN	AD	I
A	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	28-30	28-30
B	1-3	4-6	7-9	10-12	16-18	16-18	28-30	28-30
C	1-3	4-6	7-9	10-12	16-18	19-21	19-21	28-30
D	1-3	4-6	13-15	16-18	19-21	-	-	25-27

Figure 4bis : Dates d'apparition des spécialisations fonctionnelles.

L'ordre d'apparition des spécialisations fonctionnelles est rigoureusement identique entre les 4 colonies, à l'exception des AN qui apparaissent plus précocement dans la colonie B.

Pour ce qui est des dates d'apparition de ces mêmes spécialisations fonctionnelles, on remarque la parfaite homogénéité entre les 4 colonies quant à la catégorie d'activité préférentiellement réalisée au cours des 6 premiers jours qui suivent l'éclosion imaginale ; il s'agit surtout d'activités liées directement au développement de l'individu (IS et AA). Au cours de cette 1ère semaine, l'ouvrière n'a donc aucun statut social défini. Au début de la 2ème semaine, l'ouvrière se spécialise dans les soins au couvain ; quelle que soit la colonie, ceux-ci s'adressent d'abord aux larves, puis aux cocons et enfin aux oeufs. Les dates d'apparition sont identiques pour les 3 colonies A, B et C, et décalées d'une semaine pour la colonie D.

Dans 3 colonies sur 4, la spécialisation débute alors que l'ouvrière a exactement 7 jours et se termine quand elle a entre 15 et 18 jours. Les ouvrières peuvent donc, à ce moment de leur vie imaginale, être considérées comme nourrices.

Au cours de la 3ème semaine, l'ouvrière, tout en continuant à soigner le couvain, se tourne préférentiellement vers les ANS et en particulier l'exploration intra-nidale (entre 16 et 21 jours), sans doute pour y réaliser quelques tâches domestiques.

C'est lorsqu'elle est âgée d'un mois (ou un peu moins) que ces activités prennent le plus d'importance ; l'ouvrière peut alors être considérée comme domestique - intermédiaire. Après quoi elle devient inactive, soit parce qu'elle a pris le statut de gardienne, soit parce qu'elle se prépare à effectuer son passage dans le "monde extérieur" (figure 5).

Ouvrières âgées	- de	0 à 7 jours	: pas de statut social (AN)
	- de	7 à 17 jours	: Nourrices (SC)
	- de	18 j. à 1 mois	: Domestiques (AD - AN)
	- de	plus d' 1 mois	: Gardiennes - Pré-fourrageuses
(I)			

Figure 5 : Le calendrier comportemental.

Toutes les ouvrières, quelle que soit leur colonie, présentent donc la même évolution comportementale liée à l'âge et ceci malgré l'existence d'une forte variabilité inter-coloniale qui apparaît nettement lorsque l'on compare les sociogrammes des 4 colonies (figure 6).

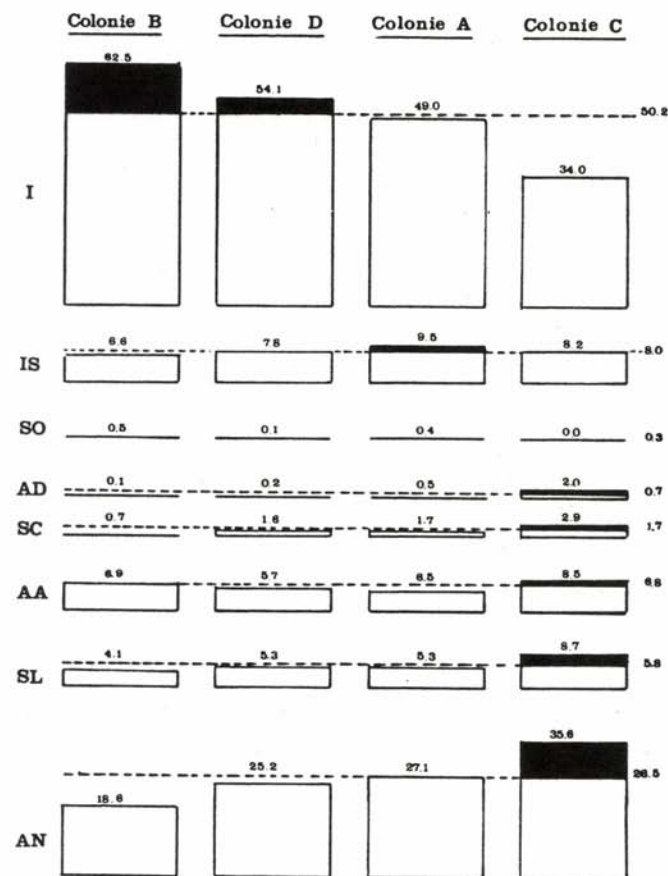


Figure 6 : Le profil comportemental des 4 colonies.

Les colonies sont représentées en colonnes, les activités en lignes. La ligne en pointillés représente ce que serait, pour chaque comportement, le niveau de fréquence moyen si les 4 colonies étaient homogènes. Tout écart par rapport à cette ligne de base correspond à une spécialisation fonctionnelle (pour tout ce qui est au-dessus), ou à un déficit (pour tout ce qui est au-dessous). On peut ainsi repérer facilement les comportements dominants ou caractéristiques de chaque colonie.

On voit ainsi que les ouvrières de la colonie B sont fortement inactives par rapport aux ouvrières des 3 autres

colonies ; les individus de la colonie A développent d'importantes IS ; celles, enfin, de la colonie C sont surtout spécialisées dans les SC, SL, AA et AN.

Une analyse de variance à 2 dimensions réalisée, dans un premier temps, sur l'ensemble des comportements puis, dans un deuxième temps, comportement par comportement, montre que la variabilité existe de façon significative pour chacun d'eux ($p < .01$ ou $< .001$).

Cette variabilité inter-coloniale va elle-même être renforcée par une hétérogénéité inter-individuelle qui nous permet de définir, à l'intérieur de chaque lot constitué pourtant d'individus de même âge, les 3 grands groupes : Nourrices, Inactives et Intermédiaires.

Si l'on compare les mêmes groupes entre ces 4 lots, on retrouve cette variabilité ; chacun d'eux va en effet présenter :

- * Un effectif,
- * Un indice de spécialisation,
- * Un degré de participation au travail de la colonie,
- * Un niveau de performance,

variables suivant leur colonie d'origine.

D'autre part, à l'intérieur du même lot, chaque groupe fonctionnel va différer des 2 autres non seulement par le fait qu'il réalise le comportement qui le caractérise avec une fréquence plus élevée, mais aussi et surtout par le fait que ce comportement apparaît plus précocement dans son calendrier comportemental et persiste pendant plus longtemps.

CONCLUSION

Grâce à un suivi individuel réalisé en continu sur une longue période, nous avons pu mettre en évidence chez, Ectatomma tuberculatum, une mise en place progressive des comportements et une chronologie très stricte dans la succession des différentes spécialisations fonctionnelles. Ce polyéthisme est, de plus, parfaitement stable puisque, dans les différentes colonies étudiées, toutes les ouvrières présentent cette même évolution comportementale liée à l'âge et ceci malgré l'existence d'une forte variabilité inter-coloniale. Cette dernière ne porte, en effet, ni sur les dates de mise en place des comportements, ni sur les époques d'apparition des différentes spécialisations fonctionnelles qui nous ont permis de définir ce polyéthisme d'âge, ni enfin sur la chronologie d'apparition de ces spécialisations, mais seulement sur le taux d'activité investi dans la réalisation de chaque catégorie comportementale.

On retrouve donc, chez *Ectatomma tuberculatum*, le même schéma que celui qui existe chez les sous-familles évoluées et qui a également été mis en évidence chez d'autres espèces primitives : *Myrmecia forceps* et *M. gulosa* (FREELAND, 1958), *Odontomachus troglodytes* (COLOMBEL, 1969), *Mesoponera cafferaria* (BONAVITA et POVEDA, 1970), *Neoponera obscuricornis* (FRESNEAU et coll., 1982 ; FRESNEAU, 1984) et *Neoponera apicalis* (FRESNEAU et DUPUY, 1985).

D'autre part, même si l'ouvrière appartient à un groupe fonctionnel, c'est-à-dire même si elle présente une spécialisation comportementale bien définie, elle va présenter la même éthogénèse que ses soeurs et n'en diffèrera que par le fait qu'elle va réaliser l'activité qui caractérise justement son groupe avec une fréquence plus élevée, plus précocement et pendant plus longtemps que les non-spécialisées. Mais cela ne l'empêchera ni de suivre le calendrier comportemental caractéristique de son espèce, ni de réaliser les activités en relation avec son âge et vraisemblablement son développement physiologique.

Ainsi, à la forte variabilité inter- et intra-coloniale portant sur des niveaux d'activité, s'oppose une parfaite stabilité dans la mise en place des comportements sociaux donc dans l'éthogénèse.

REFERENCES

- BONAVITA A., POVEDA A., 1970. - Mise en évidence d'une division du travail chez une fourmi primitive. C. R. Acad. Sc., Paris, sér. D, 270, 515-518.
- COLOMBEL P., 1969. - Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym., Formicoidea, Ponerinae). Thèse Doct. Etat, Toulouse, 339pp.
- FREELAND J., 1958. - Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia*. Austr. J. Zool., 6, 1-18.
- FRESNEAU D., 1984. - Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive : *Neoponera obscuricornis* (Hym., Formicidae, Ponerinae). Ins. Soc., 31, 387-402.
- FRESNEAU D., DUPUY P., 1985. - Behavioural study of the primitive ant, *Neoponera apicalis*. Anim. Behav., sous presse.
- FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSEON P., 1982. - Evolution of polyethism in ants : observational results and theories. In : Social Insects in the Tropics, Jaisseon P. eds., Presses de l'Université Paris-Nord, Tome I, pp. 158-180.
- JAISSEON P., 1974. - Proposition d'un néologisme : éthogénèse. Rev. Comp. Anim., 8, 4, p. 351.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 173-185 (1986)

LA POLYGYNIE CHEZ PLAGIOLEPIS PYGMAEA LATR.
(Hymenoptera, Formicidae)

LES INTERACTIONS ROYALES ET LA FECONDITE

par

B. MERCIER, L. PASSERA, J.-P. SUZZONI

Laboratoire d'Entomologie
Université Paul-Sabatier
118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex (France)
U.A. n° 333, R.C.P. n° 645

Résumé : La fécondité des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* est meilleure dans le cas de sociétés rendues artificiellement monogynes que dans le cas de sociétés polygynes simples (digynie). La baisse de fécondité est liée à une moindre augmentation du poids pour les reines en situation digyne.

Diverses hypothèses sont testées afin de savoir si la baisse de fécondité en situation polygyne affecte les reines de manière égalitaire. Elles montrent que l'on ne peut mettre en cause chez *P. pygmaea* ni une monogynie fonctionnelle, ni une hiérarchie physiologique entre reines, ni une insuffisance nourricière des ouvrières, ni "l'effet reproductif". Par contre des interférences entre l'état ovarien des reines et leur faculté à abaisser la fécondité des reines concurrentes amènent à envisager l'émission de phéromones inhibitrices : chaque reine d'une société polygyne émettrait à l'intention des autres reines des substances qui, par l'intermédiaire ou non des ouvrières, limiteraient la prise de poids des reines et par suite leur fécondité.

Mots clés : Poids des reines, hiérarchie physiologique, partage de la nourriture, phéromones royales inhibitrices.

Summary : The polygyny of *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae).

The fecundity of the queens of the ant *Plagiolepis pygmaea* is better when the cultures are reared in monogyn condition than when they are reared in digyn condition. The decrease of the fecundity is linked with a lesser increase of the weight for the digyn queens.

Several hypothesis are discussed in order to know if the

decrease of the fecundity in digyn condition affect the two queens in the same way. They prove that is not possible to involve in *P. pygmaea* neither functional monogyny, nor physiological hierarchy between queens, nor the feeding capacities of the workers, nor the "reproductivity effect".

On the other hand the relationship between the ovarian condition of the queens and their capacity to decrease the fecundity of competitive queens induce to think of production of inhibitory pheromones : each queen of a polygyn society should emit to the other queens substances which through the medium of the workers should restrict the increase of their weight and consequently their fecundity.

Key words : weight of the queens, physiological hierarchy, sharing of food, queen inhibitory pheromones.

INTRODUCTION

La production de nouveaux individus semble d'autant plus efficace dans les sociétés d'insectes que l'effectif des adultes femelles est plus réduit. Michener (1964), en choisissant essentiellement ses exemples chez les abeilles et les guêpes a montré que le rapport nombre de larves/nombre d'adultes femelles est d'autant meilleur que la colonie est plus petite. Dans le cas particulier des fourmis la diminution de la puissance reproductrice allant de pair avec l'augmentation de la taille de la colonie a été vérifiée chez *Myrmica rubra* par Brian (1950, 1953) et chez *Leptothorax curvispinosus* par Wilson (1974). Le phénomène n'est d'ailleurs pas général puisque Cole (1984) a montré que chez *Leptothorax allardyei* le rendement des colonies reste stable malgré l'augmentation de la population.

Si on limite la population des adultes femelles à celle des seules reines la productivité mesurée par le nombre d'oeufs émis semble obéir aux mêmes règles : la fécondité *per capita* diminue alors que la polygynie augmente. Cet effet reproductif selon le terme de Wilson (1974) a été vérifié chez *Myrmica rubra* (Brian, 1969), *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1972), *Leptothorax curvispinosus* (Wilson, 1974), *Tetraponera anthracina* (Terron, 1977), ou encore *Iridomyrmex humilis* (Keller et Cherix, 1985).

Dans ce contexte, il importe de savoir si la baisse de fécondité observée dans les sociétés polygynes affecte de manière égalitaire l'ensemble des reines ou si elle obéit à d'autres mécanismes.

MATERIEL et METHODES

1°. - Récolte et mise en élevage

Les colonies récoltées en fin d'hiver sont stockées à 12° jusqu'à leur utilisation. La température d'élevage est de 26,5° et les sociétés sont alimentées avec du miel.

Les colonies naturelles sont divisées en sociétés de 200 ouvrières qui reçoivent selon les cas 1, 2 ou 5 reines. On a pris soin d'utiliser des reines de poids semblable afin que leur potentiel reproducteur soit équivalent puisque l'on sait que la fécondité des reines est liée à leur poids (Mercier *et al.*, 1985). Les reines sont pesées individuellement sur une balance sensible au microgramme.

A partir du jour zéro de la mise en élevage les sociétés sont examinées quotidiennement jusqu'à l'apparition du premier oeuf; on détermine ainsi le délai de ponte : temps en jours qui sépare le dépôt du premier oeuf de la mise en élevage. Les sociétés sont ensuite visitées hebdomadairement afin d'enlever et de compter les oeufs, ceci pendant 5 semaines.

2°. - Appréciation des paramètres ovariens

A l'issue des expériences, les reines sont disséquées dans du liquide de Ringer. Les spermathèques sont écrasées dans une goutte de liquide physiologique puis examinées au microscope à contraste de phase afin d'y rechercher les spermatozoïdes. Les ovaires sont fixés, colorés et montés. On peut alors dessiner l'appareil reproducteur en s'aidant d'une chambre claire. On déterminera alors le nombre d'ovocytes en vitellogenèse puis on mesurera au curvimètre la longueur des ovarioles et de leur vitellarium et au planimètre la surface projetée du plus gros ovocyte terminal.

3°. - Individualisation des pontes

Elle a été effectuée au sein de sociétés polygynes les plus simples possibles, c'est-à-dire possédant deux reines.

La contribution respective de chaque reine à la fécondité de la société est mesurée de la manière suivante : une des deux reines est isolée avec quelques ouvrières à la sortie de l'hiver-

nation; ce lot est nourri avec du miel mélangé à une solution de noir soudan dans de l'huile d'olive. Le colorant se retrouve au bout de quelques jours dans le vitellus des oeufs qui seront ainsi teints en bleu pâle. Une seule prise de miel coloré suffit à marquer les oeufs pendant les cinq semaines que dure l'expérience. L'autre reine nourrie avec du miel non traité pondra des oeufs blancs. Le colorant n'a aucune incidence sur la fécondité puisque dans une série préliminaire de 53 sociétés digynes la meilleure pondreuse a été 28 fois la reine non traitée et 25 fois la reine colorée.

4°. - Stérilisation des reines

La comparaison des fécondités royales peut amener à utiliser des reines rendues stériles. Pour cela nous utilisons une technique déjà mise au point sur cette même fourmi (*Passera*, 1969). Les reines sont irradiées par des rayons γ issus d'une source constituée par du cobalt 60. La dose reçue par les reines est de 50.000 rad en une seule exposition. Cette dose stérilise totalement les reines et permet leur survie pendant au moins la durée de l'expérience (5 semaines).

RESULTATS

1°. - Le degré de polygynie

Plagiolepis pygmaea présente une forte polygynie (fig. 1).

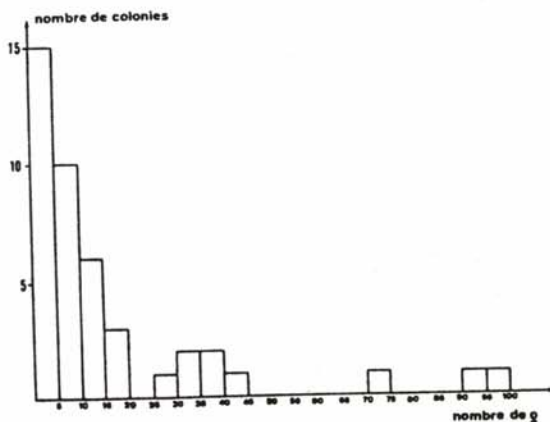


Fig. 1. - Le degré de polygynie chez *Plagiolepis pygmaea*.

Calculé à partir de 43 colonies naturelles le nombre moyen de reines désaillées s'établit à $16,84 \pm 3,43$. L'examen de la spermathèque d'environ 700 reines a été réalisé; nous avons toujours trouvé des spermatozoïdes; ainsi toutes les reines désaillées, y compris dans les sociétés comptant plusieurs dizaines de femelles, sont inséminées et sont susceptibles de participer à la ponte.

2°. - La fécondité des reines des sociétés digynes

Nous disposons de 34 sociétés digynes suivies hebdomadairement pendant 5 semaines. Leur fécondité est comparée à celle de 34 autres sociétés monogynes suivies aussi pendant 5 semaines. Dans ces conditions, la fécondité par reine dans les sociétés digynes s'établit à 123 ± 9 oeufs alors qu'elle atteint 212 ± 17 oeufs dans les sociétés monogynes (fig. 2). La différence est significative ($Z = 4,64$). Ainsi la fécondité individuelle d'une reine en situation monogyne est 1,72 fois plus forte que si elle est élevée avec une autre reine. Il faut remarquer que les différences n'apparaissent qu'à l'issue du deuxième comptage donc après deux semaines d'expérience.

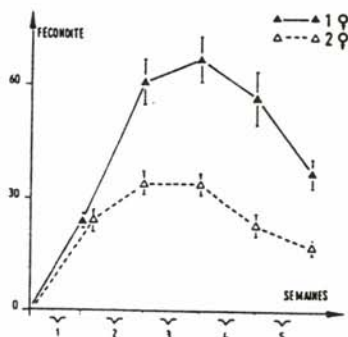


Fig. 2. - Comparaison de la fécondité individuelle des reines élevées en situation de monogynie ou de digynie.

Comparons à présent les poids des reines monogynes et digynes établis chaque semaine lors du comptage des oeufs (fig. 3). Il apparaît nettement que les reines en situation monogyne sont plus lourdes : le poids moyen de ces reines au cours des cinq semaines de l'expérience atteint $1,156 \pm 0,026$ mg alors que celui des reines en situation digyne atteint seulement $1,051 \pm 0,020$ mg. La différence est significative au seuil de $P < 0,001$. Il est clair que la quantité d'oeufs pondus est en relation avec

le poids de la reine.

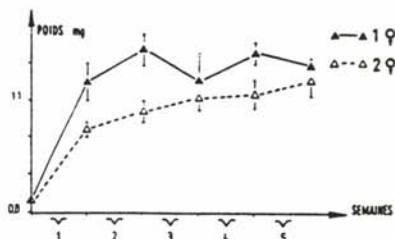


Fig. 3. - Comparaison de l'évolution pondérale individuelle des reines élevées en situation de monogynie ou de digynie.

Il importe de savoir à présent si dans le cas de la digynie chaque reine présente une diminution de la fécondité ou si une des deux reines exerce une répression physiologique abaissant fortement la ponte de sa compagne. Pour cela nous comparons la fécondité de 72 reines marquées appartenant à 36 sociétés digynes. Dans chacune des 36 paires étudiées, une reine (reine A) pond évidemment un nombre d'oeufs supérieur à celui émis par l'autre reine (reine A'). Notre souci est de savoir s'il s'agit là d'une différence significative due à un phénomène de compétition entre les reines ou si elle s'inscrit simplement dans le cadre d'une banale variation individuelle. A cet effet, nous comparons une série de paramètres établis d'une part pour les 36 meilleures pondeuses de chaque paire, d'autre part pour les 36 moins bonnes pondeuses. Ces paramètres sont les suivants :

- Fécondité totale :
Calculée sur les 5 semaines de ponte;
- Délai de ponte;
- Augmentation pondérale maximale :
Différence entre le poids maximal atteint par chaque reine au cours de l'expérience et le poids initial;
- Augmentation pondérale moyenne :
Différence entre le poids moyen de chaque reine (moyenne des poids hebdomadaires) et le poids initial.

Les données, regroupées dans le tableau I, montrent que, pour aucun des paramètres envisagés, il n'apparaît de différence significative entre les reines des paires constituées.

3°. - Comparaison de quelques paramètres ovariens

Au terme de cinq semaines d'expérience, les 72 reines sont disséquées. Leurs ovaires sont montés entre lame et lamelle après coloration au carmin chlorhydrique. Les paramètres pris en compte

	Fécondité totale	Délai de ponte (jours)	Augmentation pondérale maximale (en mg)	Augmentation pondérale moyenne (en mg)
Reines les plus fécondes de chaque paire (A)	137 \pm 10	4,6 \pm 0,2	0,456 \pm 0,060	0,232 \pm 0,022
Reines les moins fécondes de chaque paire (A')	119 \pm 8	4,8 \pm 0,2	0,446 \pm 0,082	0,208 \pm 0,024
Test de Mann-Whitney	1,88 NS	0,37 NS	0,74 NS	0,77 NS

Tableau I. - La fécondité et le poids des reines élevées en condition digyne.

sont regroupés dans le tableau II. On notera qu'il n'y a pas de différence significative entre la série de reines les plus fécondes et celle des reines les moins fécondes pour les paramètres retenus.

Paramètres ovariens	Reines les plus fécondes de chaque paire (A)	Reines les moins fécondes de chaque paire (A')	Test de Mann-Whitney
Nombre total d'ovocytes en vitellogénèse par reine	13 \pm 1	11 \pm 1	1,36 NS
Nombre maximal d'ovocytes en vitellogénèse dans un ovariole	2 \pm 1	2 \pm 1	0,12 NS
Longueur du vitellarium le plus long	0,525 mm \pm 0,043	0,487 mm \pm 0,043	0,28 NS
Longueur de l'ovariole le plus long	3,875 mm \pm 0,187	3,875 mm \pm 0,125	0,25 NS
Surface projetée du plus gros ovocyte terminal	0,030 mm ² \pm 0,003	0,031 mm ² \pm 0,003	0,41 NS

Tableau II. - Paramètres ovariens des reines élevées en condition digyne.

Ainsi, pour aucun des paramètres concernés, il ne semble pas y avoir subordination d'une reine par l'autre dans le cas d'une polygynie réduite à deux reines de poids voisin en sortie d'hivernage. Deux reines dont les potentialités reproductrices

sont égales émettent des quantités d'oeufs comparables, les différences relevées ne dépassant pas les limites des variations individuelles. Par contre elles émettent beaucoup moins d'oeufs dans cette situation de concurrence qu'en condition monogyne. Une nouvelle expérience au cours de laquelle une des reines est stérilisée va nous permettre d'avancer de nouvelles hypothèses sur les causes de la baisse de fécondité.

4°. - Digynie avec une reine stérile

Nous disposons de trois lots de sociétés dont les reines ont des poids comparables à la fin de l'hivernage :

0,780 \pm 0,017 mg.

1er lot : (20 sociétés monogynes) : pas d'irradiation;

2ème lot : (20 sociétés digynes) : une reine est irradiée;

3ème lot : (10 sociétés digynes) : pas d'irradiation.

Comparons à présent les fécondités moyennes des trois lots (tableau III). Il est clair que la reine indemne des lots irradiés, bien que confrontée à une reine stérile, a une fécondité fortement diminuée par rapport à une reine en situation monogyne (136 oeufs contre 243). D'autre part sa fécondité est supérieure à celle d'une homologue placée en situation réellement digyne (136 oeufs contre 102). Il semble ainsi que la baisse de fécondité en situation digyne soit due à l'addition de deux facteurs : la présence physique d'une reine concurrente et son fonctionnement physiologique (ponte).

	Fécondité individuelle moyenne des reines	Mann- Whitney
Lot 1 Sociétés monogynes non irradiées	243 \pm 17	} 3,92 S
Lot 2 Sociétés digynes (1 reine irradiée)	136 \pm 3	
Lot 3 Sociétés digynes non ir- radiées	102 \pm 6	} 2,04 S

Tableau III. - Fécondité des reines élevées en situation monogyne, digyne et faussement digyne (une reine est stérilisée, l'autre non).

La stérilisation d'une reine fait apparaître un autre phénomène; le poids moyen des reines non irradiées passe de 0,780 mg à la sortie de l'hivernation à 1,116 \pm 0,036 mg à la fin de l'expérience soit un gain de poids de 43 %. Dans le même temps les

reines irradiées passent de 0,780 mg à $0,838 \pm 0,018$ mg soit un gain de poids de 7,43 %. On peut alors se demander si la diminution de fécondité n'est pas liée à une perte de poids.

5°. - Densité royale et prise alimentaire des ouvrières

Dans une société naturelle ou artificielle dont le nombre d'ouvrières n'augmente pas en même temps que celui des reines on peut imaginer que la quantité de nourriture disponible restant fixe, la ration distribuée à chaque reine diminue, entraînant une baisse de fécondité : la seule possibilité pour les ouvrières de pallier cette difficulté est de récolter davantage. C'est ce que nous avons vérifié dans l'expérience suivante. On constitue à la sortie de l'hibernation 8 sociétés de 200 ouvrières qui sont pesées. Trois de ces sociétés reçoivent une reine, les 5 autres reçoivent 5 reines. Les 8 sociétés sont alors nourries avec du miel *ad libitum*. Les 200 ouvrières de chaque société seront pesées à nouveau 3, 6, 9, 12, 24 et 48 heures après le début de l'expérience. Le gain de poids des ouvrières des sociétés monogynes et polygynes est représenté sur la figure 4. On note ainsi qu'en seulement 48 heures les ouvrières des sociétés monogynes ont accru leur poids de 29 % alors que leurs homologues des sociétés polygynes ont augmenté le leur de 50 %. Les ouvrières sont donc parfaitement capables d'ajuster leur comportement de récolte au nombre de reines à nourrir. Si les reines en situation polygyne prennent moins de poids qu'en situation monogyne, la cause n'est pas à rechercher dans un partage de la nourriture, les ouvrières étant parfaitement capables de récolter davantage dans la deuxième situation.

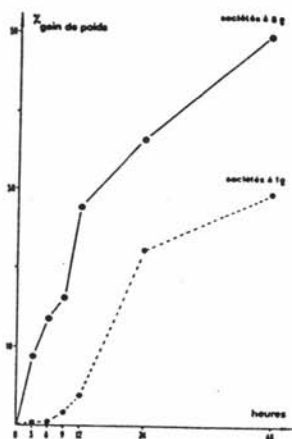


Fig. 4. - Evolution pondérale des ouvrières nourries de sociétés monogynes et polygynes.

DISCUSSION

La baisse de fécondité individuelle des reines dans les sociétés polygynes de fourmis est confirmée avec ici l'exemple de *Plagiolepis pygmaea* qui se comporte comme *Myrmica rubra*, divers *Leptothorax* ou encore *Iridomyrmex humilis*.

Diverses hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette baisse de fécondité.

1°. - Monogynie fonctionnelle

Découverte par Buschinger (1968) chez *Leptothorax gredleri* puis confirmée chez *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger et Winter, 1976), la monogynie fonctionnelle se traduit par la présence dans la même colonie de plusieurs reines inséminées dont une seule est pondreuse.

Cette hypothèse est à rejeter totalement chez *P. pygmaea*. Toutes les reines de cette espèce sont fécondées et toutes émettent des oeufs. Sans aller jusqu'à une stérilité totale, on pourrait concevoir une hiérarchie physiologique aboutissant à un partage inégal de la ponte, certaines femelles étant meilleures pondreuses que d'autres. Nos résultats s'opposent à ce raisonnement. Chez *Plagiolepis pygmaea* nous pensons avoir montré que des reines à potentialité reproductrice identique (de poids égal) élevées en condition de polygynie simple (2 reines) contribuent de manière semblable à l'effort reproductif : rien dans leur fécondité respective, leur délai de ponte, l'état de leurs ovaires... ne permet d'envisager une quelconque hiérarchie physiologique. Dans une société réellement polygyne comme celle des *Plagiolepis* où les seules femelles pondreuses sont les reines inséminées, chaque reine participe de manière égalitaire à la croissance de la société.

Une telle absence de hiérarchie physiologique a été démontrée chez une autre espèce fortement polygyne : *Iridomyrmex humilis* (Keller et Cherix, 1985) : utilisant des tests d'oviposition, ils établissent que dans des sociétés de 5 à 8 reines, s'il existe des reines meilleures pondreuses, les écarts enregistrés se retrouvent quand on compare les performances des reines de sociétés monogynes.

2°. - Partage de la nourriture

Il nous paraît peu probable que les ouvrières sous-alimentent les reines des sociétés polygynes entraînant ainsi une baisse de fécondité : nos résultats montrent qu'en situation de poly-

gynie les ouvrières récoltent davantage de nourriture faisant face ainsi à une augmentation de la demande. Si les reines des sociétés polygynes sont plus maigres il est difficile d'admettre que cela est dû à l'impossibilité des ouvrières de les nourrir correctement.

3°. - "Effet reproductif"

D'après Michener (1964) et Wilson (1974) l'efficacité reproductrice des insectes sociaux est inversement proportionnelle à l'importance de la colonie; selon cette hypothèse -vérifiée essentiellement chez les abeilles- la coordination et l'efficacité des ouvrières seraient abaissées dans des sociétés polygynes plus riches en ouvrières. Cette hypothèse pourrait s'appliquer dans le cas de la fourmi d'Argentine (Keller et Cherix, 1985) puisque les auteurs travaillent avec des sociétés polygynes où le rapport nombre d'ouvrières/nombre de reines reste constant. Ce n'est plus possible chez *Plagiolepis* puisque les sociétés expérimentales monogynes et polygynes possèdent toutes le même nombre d'ouvrières nourrices.

4°. - Inhibition mutuelle de la fécondité

On sait que les reines des Insectes sociaux sont capables d'émettre des phéromones inhibitrices. Chez *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1978, 1980) la reine empêche la ponte par les ouvrières d'oeufs reproducteurs grâce à l'émission de phéromones inhibitrices. On connaît aussi des exemples d'émission de phéromones par des reines à l'intention d'autres reines de la société : chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta* la reine habituellement monogyne exerce une inhibition sur les jeunes reines vierges de sa société : par l'intermédiaire d'une phéromone elle empêche la perte des ailes et freine le développement des ovaires (Fletcher et Blum, 1981). Toujours chez la fourmi de feu, Fletcher et Blum (1983) avancent que la phéromone inhibitrice des reines inséminées agit en réglant la sécrétion et le titre de l'hormone juvénile chez les reines vierges. Un phénomène de même nature pourrait exister chez *Plagiolepis* et régler la fécondité des sociétés polygynes. Chaque reine émettrait une phéromone inhibitrice en quantité proportionnelle à son poids, cette phéromone perçue par les femelles concurrentes limiterait leur prise alimentaire en agissant sur les ouvrières nourrices.

La société polygyne de *Plagiolepis* apparaîtrait dès lors comme un lieu de compétition phéromonale discrète et équilibrée entre reines, à opposer à des sociétés de type monogyne où la lutte plus acharnée qu'elle soit phéromonale ou agonistique aboutit à la survie d'une reine unique.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIAN M.V., 1950. - The stable winter population structure in species of *Myrmica*. *J. Anim. Ecol.*, 19, 119-123.
- BRIAN M.V., 1953. - Brood rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica*. *Physiol. Zool.*, 26, 355-366.
- BRIAN M.V., 1969. - Male production in the ant *Myrmica rubra* L. *Insectes soc.*, 16, 249-268.
- BUSCHINGER A., 1968. - Mono und polygynie bei Arten der gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc.*, 15, 217-226.
- BUSCHINGER A. et WINTER U., 1976. - Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). *Insectes soc.*, 23, 549-558.
- COLE B.J., 1984. - Colony efficiency and the reproductivity effect in *Leptothorax allardyci* (Mann). *Insectes soc.*, 31, 403-407.
- FLETCHER D.J. et BLUM M.S., 1981. - Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science*, 212, 73-75.
- FLETCHER D.J. et BLUM M.S., 1983. - The inhibitory pheromone of queen fire ants : effects of disinhibition on dealation and oviposition by virgin queens. *J. Comp. Physiol.*, 153, 467-475.
- KELLER L. et CHERIX D., 1985. - Approche expérimentale de la polygynie chez la fourmi d'Argentine (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes soc.*, 2, 263-279.
- MERCIER B., PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1985. - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* (Latr.) (Hym. Formicidae). I. - La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. *Insectes soc.*, sous presse.
- MICHENER C.D., 1964. - Reproductive efficiency in relation to colony size in Hymenopterous societies. *Insectes soc.*, 11, 317-342.
- PASSERA L., 1972. - Etude de quelques facteurs réglant la fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *Insectes soc.*, 19, 369-388.
- PASSERA L., 1978. - Mise en évidence d'une phéromone inhibitrice de la ponte des ouvrières chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci. Paris*, D, 286, 1507-1509.
- PASSERA L., 1980. - La fonction inhibitrice des reines de la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. Rôle des phéromones. *Insectes soc.*, 27, 212-225.

- TERRON G., 1977. - Evolution des colonies de *Tetraponera anthracina* Santschi (Formicidae Pseudomyrmecinae) avec reines. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 111, 115-181.
- WILSON E.O., 1974. - The population consequences of polygynie in the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Annls Entomol. Soc. Amer.*, 67, 781-786.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 187-195 (1986)

LA PONTE DE CAMPONOTUS AETHIOPS (Hymenoptera, Formicidae):
INTERACTIONS SOCIALES ET RÔLE DE L'HORMONE JUVENILE

par

J.-P. SUZZONI, A. GRIMAL et L. PASSERA

Laboratoire d'Entomologie
Université Paul-Sabatier
118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex (France)
U.A. n° 333, R.C.P. n° 645

Résumé : Ce travail montre que l'hormone juvénile apportée par voie alimentaire bloque la ponte des reines et des ouvrières orphelines mais le phénomène est réversible.

Plusieurs interactions sont mises en évidence au sein de la société entre le couvain, le nombre des ouvrières et la ponte. La présence de couvain freine la fécondité des reines et des ouvrières orphelines. Ouvrières *minor* et *major* pondent mais l'effort de ponte est surtout le fait des *major*.

Mots-clés : couvain, sous-castes, fécondité.

Egg-laying in *Camponotus aethiops* (Hymenoptera, Formicidae) : social interactions and role of the juvenile hormone.

Summary : This work shows that food supply of juvenile hormone stops egg-laying of queens and orphan workers but the phenomena is reversible.

Several relationships are pointed out in the society between the brood, the number of workers and egg-laying. The brood decreases the fecundity of queens and orphan workers. *Minor* and *major* workers lay but the greater part is supported by the *major* ones.

Key-words : brood, sub-castes, fecundity.

INTRODUCTION

Les résultats présentés dans cette note constituent un travail préliminaire dont le but est de mettre en évidence, à propos du phénomène de la ponte, quelques-unes des interactions sociales chez cette espèce.

Camponotus aethiops est une espèce monogyne dont les ouvrières présentent un polymorphisme continu répondant à une distribution bimodale dont les modes sont centrés sur *minor* et *major* (DARTIGUES, 1978). Elle est caractérisée par la présence de couvain hivernal et par la ponte des ouvrières en l'absence de la reine.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les sociétés sont récoltées pendant l'hiver dans la région toulousaine et conservées au froid jusqu'à la mise en expérience. Les élevages standardisés à 200 ouvrières dont 15 % de *major* sont maintenus à 28-30° dans des nids constitués de deux compartiments, l'un en plâtre et à l'obscurité, l'autre servant de milieu extérieur. Les élevages sont nourris deux fois par semaine de miel et d'un cube de nourriture protéique.

L'analogue de l'hormone juvénile (JHA) est le ZR 515 (Zoecon) utilisé, soit en application topique pour traiter les reines, soit mélangé au miel pour les ouvrières. Le solvant employé est l'éthanol 96°.

La fécondité est exprimée en nombre d'oeufs par semaine et par élevage; après le comptage les oeufs sont éliminés.

RÉSULTATS

Effet de la JH exogène

On sait que chez un certain nombre d'Insectes l'hormone juvénile a un rôle gonadostimulant (revue in GILBERT, 1976). Dans le cas des Hyménoptères sociaux, et en particulier chez l'Abeille, ce rôle n'est pas prouvé. On a montré que l'ablation des corps allates ne bloquait pas la ponte (LAERE, 1974; ENGELS et RAMAMURTY, 1976) et que l'administration de JHA était sans effet (ZDAREK *et al.*, 1976) ou provoquait une stérilité plus ou moins durable (EDWARDS, 1977; RUPES *et al.*, 1978). De même le traitement par la substance anti-hormone juvénile qu'est le précocène II reste sans effet (FLURI, 1983). Nous avons voulu vérifier la réalité d'une telle action de la JH chez cette espèce.

1. - Ponte des reines

a) Sociétés juvéniles

Des sociétés juvéniles, résultant d'une fondation récente, sont récoltées en hiver et mises en élevage à 28-30°. Les résultats sont résumés dans le tableau n° 1. Les témoins pondent dès la deuxième semaine alors que les reines traitées (1 µg ZR 515 en application topique par semaine) ne pondent pas.

	n	E	S=1	2	3	4	5
T	3	3-18	0	2,3	5,7	3,0	6,3
JH	3	3-52	0	0	0	0	1,3

Tableau n° 1 : Action d'un JHA sur la ponte de reines de sociétés juvéniles.

Légende : T = reines témoins.

JH = reines ayant reçu une application topique de 1 µg ZR 515 par semaine.

n = nombre de nids.

E = effectif des ouvrières.

S = fécondité par semaine.

Au bout de 5 semaines, on permute : les nids témoins sont traités et on interrompt le traitement dans les nids traités qui servent alors de témoins (tableau n° 2). Une semaine plus tard la ponte cesse chez les reines alors qu'elle se rétablit chez les nouveaux témoins.

	n	E	S=6	7	8	9	10
JH	3	3-18	3,3	0	0	0	0
T	3	3-52	0	2	5,6	6,3	6,7

Tableau n° 2 : Action d'un JHA sur la ponte des reines de sociétés juvéniles après permutation.

Mêmes légendes que le tableau n° 1.

b) Sociétés adultes

L'expérience est conduite quelques semaines après la sortie d'hibernation. La fécondité de référence par reine et par semaine est d'abord établie sur les quatre semaines qui précèdent le traitement (tableau n° 3). On constate une interruption de la ponte dans les deux semaines qui suivent le début du traitement.

Conclusion

Dans les jeunes sociétés, comme dans les sociétés adultes, l'apport de JHA par voie topique bloque la ponte de la reine mais le phénomène reste réversible.

	n	E	F	S = 1	2	3	4	5
JH	2	200	35,5	47	14	0	0	0
T	2	200	29,5	30	23	38,5	33	40,5

Tableau n° 3 : Action d'un JHA sur la ponte des reines de sociétés adultes.

Légende : T = reines témoins.

JH = reines ayant reçu une application topique de 0,4 µg de ZR 515 par semaine.

n = nombre de nids.

E = effectif des ouvrières.

F = fécondité par semaine calculée sur les 4 semaines qui précèdent le traitement.

S = fécondité par semaine.

2. - Ponte des ouvrières

Les ouvrières ne pondent qu'en l'absence de la reine. Sur 17 sociétés orphelines constituées de 200 ouvrières la ponte intervient dans 16 d'entre elles. Le délai de ponte compté depuis la sortie d'hibernation est relativement long, de l'ordre de 7 semaines en moyenne (voir plus loin).

L'administration de JHA par voie alimentaire bloque la ponte des ouvrières (tableau n° 4). Ce blocage peut être obtenu avec différentes doses. Après huit semaines de traitement le délai de

	n	E	S = 1	2	8
JH	12	200	0	0	0
T	12	200	11	11	11

Tableau n° 4 : Action d'un JHA sur la ponte des ouvrières élevées en l'absence de la reine.

Légende : JH = ouvrières ayant reçu par voie alimentaire 20 µg de ZR 515 par semaine.

T = ouvrières témoins.

n = nombre de nids.

E = effectif des ouvrières.

S = nombre de nids ayant pondu.

reprise de la ponte est proportionnel à la dose (tableau n° 5). La fécondité se rétablit normalement mais l'effet de stimulation qui est observé avec la dose de 0,4 μg demanderait à être confirmé et approfondi.

n	dose	D	F
1	1	3,4	26,8
1	0,4	4,1	158
1	2	5,7	38,3
1	10	8,0	20,7

Tableau n° 5 : Relation entre l'effet et la dose de JHA sur la ponte des ouvrières.

Légende : n = nombre de nids.

dose = en μg ZR 515 administré par voie alimentaire par semaine.

D = délai de ponte en semaines après l'arrêt du traitement.

F = fécondité moyenne par semaine calculée sur trois semaines.

Conclusion

L'apport de JHA par voie alimentaire bloque la ponte des ouvrières, le phénomène reste réversible et le délai de reprise est proportionnel à la dose.

Effet du couvain

1. - Ponte de la reine

L'introduction d'un lot de larves (30 petites larves) dans des sociétés standardisées à 200 ouvrières réduit de près de la moitié la fécondité de la reine (tableau n° 6).

2. - Ponte des ouvrières

La présence d'un lot de larves dans une société orpheline a des répercussions sur le délai de ponte qui se trouve augmenté de quatre semaines dans les conditions de l'expérience (tableau n° 7).

La présence de couvain dès la mise en élevage (figure n° 1) ou l'introduction alors que la ponte a déjà commencé (figure n° 2) altère de manière sensible la fécondité.

S = -3	- 2	- 1	1	2	3	4
75,0	83,0	82,3	63,6	36,3	48,6	41,6
M = 80,1			M = 47,5			

Tableau n° 6 : Influence de la présence de larves sur la ponte de la reine ($n = 3$).
 Légende : S = fécondité par semaine avant et après l'introduction du couvain.
 ➡ = introduction d'un lot de 30 petites larves.
 M = moyenne.

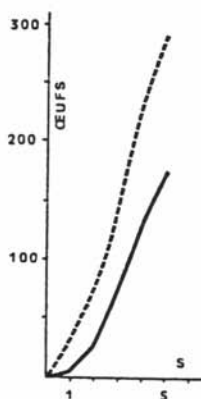


Figure 1. - Fécondité des ouvrières exprimée en nombre d'oeufs (ordonnées) par semaine (abscisses) de sociétés mises en élevage avec (courbe en trait plein) ou sans couvain (courbe en trait pointillé). Le couvain est constitué par un lot de 15 larves.

		avec	sans
n	16	4	12
D	$7,3 \pm 0,7$	$10,3 \pm 0,3$	$6,3 \pm 0,7$

Tableau n° 7 : Influence de la présence du couvain sur le délai de ponte.

Légende : n = nombre de nids.

D = délai de ponte en semaines depuis la sortie d'hibernation.

avec = présence de couvain.

sans = absence de couvain.

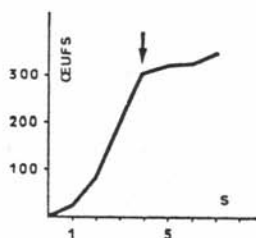


Figure 2. - Fécondité des ouvrières exprimée en nombre d'oeufs (ordonnées) par semaine (abscisses) qui ont reçu un lot de couvain constitué de 15 larves (flèche) quatre semaines après le début de la ponte.

Conclusion

La présence de couvain augmente le délai de ponte et réduit de manière significative la fécondité de la reine ou des ouvrières.

Effet de l'effectif des sous-castes

Dans le cas de la reine, le problème ne se pose pas puisque les sociétés sont monogynes. Dans le cas des ouvrières, leur nombre a une influence sur la ponte de la reine. Le rapprochement des tableaux (1 + 2 et 3) montre que la fécondité (chez les témoins) des reines de sociétés adultes est bien supérieure à celle des reines de sociétés juvéniles.

Le facteur numérique a aussi une action sur la ponte des ouvrières. Des nids composés de *minor* et de *major* (15 %) sont suivis pendant trois semaines. Les nids sont alors dédoublés pour constituer des nids de *minor* et des nids de *major* dont la fécondité est contrôlée sur trois semaines (tableau n° 8). Plusieurs observations peuvent être faites : i) ouvrières *major* et *minor* pondent. Le délai de ponte est respectivement de 1 et 2 jours; on peut en déduire que les *major* ont une ovogenèse plus rapide que les *minor* et qu'elles n'exercent pas d'inhibition sur la ponte de celles-ci; ii) les ouvrières *major* participent beaucoup plus à l'effort de ponte que les ouvrières *minor* (respectivement 6,19 et 22 oeufs pour 10 *major* contre un oeuf pour 10 *minor*). Il s'en suit une fécondité globale égale ou supérieure à celle précédant la séparation des deux sous-castes. On rejoint là une notion voisine de celle du nombre social mais appliquée à une sous-caste.

n	E	F	F/q
3	120	22,2	2,0
2	136	34,3	2,6
2	158	26,3	1,7

n	S-C	E	F	F/q	F	F/q
1	M	60	129,7	21,7	76,7	11,5
1	m	190	23,7	1,2		
1	M	49	93,7	19,1	58,0	10,1
1	m	222	22,3	1,0		
1	M	46	28,0	6,1	26,0	3,5
1	m	270	24,0	0,9		

Tableau n° 8 : Effet du nombre sur la ponte des deux sous-castes.

Légende : n = nombre de nids.

E = effectif d'ouvrières.

F = fécondité par semaine et par nid établie sur 3 semaines.

F/q = fécondité par semaine établie sur 3 semaines ramenée au nombre de 10 ouvrières.

m = ouvrière *minor*.

M = ouvrière *major*.

Cette expérience demande à être complétée afin de préciser, si possible, à quelle loi obéit cette rétroaction positive.

En guise de conclusion, on peut proposer un schéma récapitulatif des interactions sociales mises en évidence dans cet exposé et le rôle de la JH sur la ponte de *Camponotus aethiops* (figure n° 3).

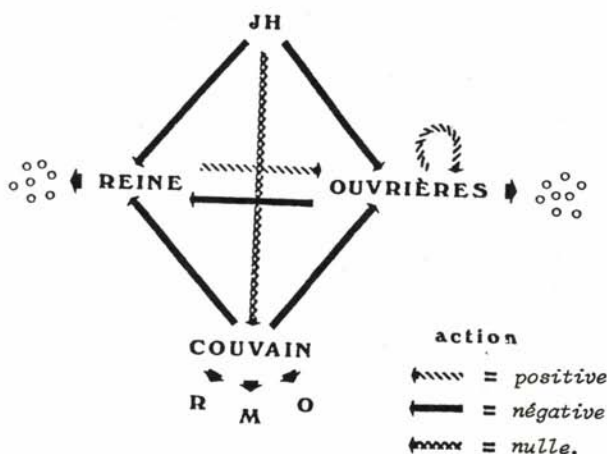


Figure 3. - Schéma résumant les interactions mises en évidence chez *Camponotus aethiops*.

Légende : R = reine
M = mâle
O = ouvrière

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DARTIGUES D., 1978. - Etude du polymorphisme chez *Camponotus aethiops* Latreille (Hymenoptera - Formicidae). Aspects biométrique et biologique. Thèse 3ème cycle n° 2102, Toulouse, 130 pages.
- EDWARDS J.P., 1977. - Control of *Monomorium pharaonis* with an insect juvenile hormone analogue. *Cong. intern. U.I.E.I.S.*, WAGENINGEN, 81-82.
- ENGELS W. et RAMAMURTY P.S., 1976. - Initiation of oögenesis in allatectomised virgin honey bee queens by carbon dioxide treatment. *J. Insect Physiol.*, 22, 1427-1432.
- FLURI P., 1983. - Precocene II has no anti-juvenile hormone effects in adult honey bees. *Experientia*, 39, 919-920.
- GILBERT L.I., 1976. - *The juvenile hormones*. Plenum Press, New-York, 572 pages.
- LAERE O.VAN, 1974. - Physiology of the honey bee corpora allata : 3. A new method for allatectomy of queens. *J. Apicult. Res.*, 13, 15-18.
- RUPEŠ, V., HRDÝ I., PINTEROVÁ J., ŽDÁREK J. et KRČEČEK J., 1978. - The influence of methoprene on pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* colonies. *Acta ent. bohemoslov.*, 75, 155-163.
- ŽDÁREK J., HARAGSIM O. et VESELÝ V., 1976. - Action of juvenoids on the honey bee colony. *Z. ang. Ent.*, 81, 392-401.

FERMETURE DES SOCIÉTÉS PARTHENOGENÉTIQUES DE
CATAGLYPHIS CURSOR (Hymenoptera, Formicidae)

Comparaison des possibilités d'adoption d'ouvrières
étrangères ou sœurs par des colonies normales
(ayant conservé la reine) et des colonies orphelines

par

F. BERTON et A. LENOIR

*Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiology
Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 Tours (France)*

RESUME

Des pourvoyeuses déposées isolées ou par groupes de 10 dans l'aire de récolte d'une colonie sœur ou étrangère ont été repérées 72h après leur introduction. D'une manière générale chez Cataglyphis cursor la fermeture de la colonie n'est pas absolue.

Les colonies orphelines comme les colonies normales reconnaissent mieux leurs sœurs qu'elles réadoptent plus facilement (80%) que les étrangères (environ 50%) sur l'ensemble des tests.

Le seuil de tolérance des étrangères s'élève lorsque les ouvrières sont déposées par groupes de 10 : les agressions augmentent, les adoptions sont moins fréquentes surtout chez les orphelines.

Le comportement par rapport à des étrangères fluctue au cours de la saison estivale : les colonies orphelines en particulier, plus ouvertes en milieu de saison, reviennent à l'état initial avant l'hivernation.

Les sociétés avec reine se comportent de façon stable vis-à-vis de leurs sœurs. Les orphelines réadoptent d'abord plus facilement leurs sœurs puis développent une agressivité qui ne s'exprime qu'au bout de quelques mois. L'orphelinage semble donc diminuer la cohésion au sein de la colonie ce qui entraîne une dérive très lente du comportement concernant la reconnaissance des sœurs.

MOTS-CLÉS : Fermeture Sociétés, Cataglyphis, Formicidae, colonies orphelines.

* Travail effectué avec le soutien du CNRS : ATP Biologie des Populations.

SUMMARY

The closing of the Parthenogenetic society of Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Comparison of the possibilities of adopting foreign workers or sister workers by normal (having kept their queen) and queenless colonies.

- Foraging ants removed singly or grouped in tens on the harvesting area were observed during the quarter hour following their introduction, then for five minutes at the end of 24 hours, 48 hours, 72 hours.

- Ants observed in the nest taking part in the colony activities were considered as Adopted, the ants which never entered the nest were Tolerated and relegated into harvesting area, the dead ones were Rejected.

1 - Usually in Cataglyphis cursor, colonies are not absolutely closed : about 50% of foreigners are adopted or tolerated. When the colony is split up, workers are more easily adopted or tolerated (more than 80%).

2 - Orphan colonies accept their sisters (about 80%) more easily than aliens (55%) and seem to have fewer antagonistic reactions than normal colonies.

Tolerance of foreign workers is more limited when the workers are put in by groups of ten : aggression increases and adoptions become less frequent.

3 - Sisters separated for variable lengths of time are recognized, yet when introduced into the area in large numbers some agitation develops in queenless colonies.

4 - Behaviour alters in Summer : queenless colonies are less closed up in the middle of the season ; their initial state is restored before hibernation.

5 - Considering seasonal fluctuations, queenright societies behave in a stable manner towards their sisters. Queenless workers first adopt their sisters more easily, then develop some aggressivity which increases gradually and seems to be more and more pronounced a year later.

So being queenless seems to reduce cohesion within the colony which slowly leads to a drift in their behaviour concerning their sisters.

KEY-WORDS : incompatibility, Cataglyphis, Formicidae, queenless colonies.

INTRODUCTION

Chez les fourmis, on considère généralement que la relation Fermeture de la société/Monogynie est très étroite (HÖLLDOBLER et WILSON, 1977), cependant le genre Cataglyphis semble faire exception à la règle (NOWBAHARI et LENOIR, 1984).

Des échanges d'ouvrières, de couvain ou de nourriture entre nids appartenant à une même société monogyne ont été observés dans la nature chez Cataglyphis iberica (DE HARO et CERDA, 1984), chez C. bicolor (WEHNER et Coll., 1983). Chez C. cursor, alors que l'espèce est toujours monocalique, on peut observer le même phénomène (PONDICQ,

1983 et QUERARD, 1985). Ces auteurs ont noté qu'aux comportements agressifs quasiment absents se substituent des comportements d'évitement. Chez cette espèce les domaines vitaux se chevauchent complètement et il n'y a pas de territoire défendu. Ces observations pourraient s'expliquer par le mode de propagation de l'espèce ; en effet, la dissémination pourrait se faire grâce à un phénomène de bouturage (LENOIR et CAGNIANT, sous presse).

Cataglyphis cursor se caractérise aussi par l'aptitude des ouvrières isolées à redonner par parthénogénèse thélytoque des femelles (reines et ouvrières) et des mâles, fait maintes fois vérifié, en particulier par CAGNIANT (1983). LENOIR et CAGNIANT (sous presse) ont émis l'hypothèse que la thélytoque pourrait s'instaurer lors du bouturage de l'espèce. Ces colonies issues d'une même société appartiendraient à la même lignée et montreraient peu de variabilité génétique (QUERARD et LENOIR, en préparation). Cependant, les études sur le terrain ne permettent pas encore de comprendre le rôle de la parthénogénèse thélytoque des ouvrières dans la dissémination de l'espèce.

Les fourmis utilisent des signaux chimiques pour reconnaître leur colonie. Les odeurs impliquées peuvent être en relation avec leur régime alimentaire, l'environnement du nid et sont susceptibles de variations saisonnières comme CLEMENT l'a observé chez le termite Reticulitermes (1982). Le processus responsable de la production de l'odeur coloniale n'est pas connu même si l'on s'accorde à impliquer une origine cuticulaire à ces signaux. Dans certains cas ces odeurs sont également liées à l'émission d'autres phéromones provenant en particulier de la glande mandibulaire (JAFFE, 1983).

L'étude au laboratoire de colonies scindées en 2 ou 3 lots dont l'un conserve la reine, est un moyen de mesurer la reconnaissance interindividuelle. Si les ouvrières d'une colonie reconnaissent mieux leurs sœurs que des étrangères, on dispose sans doute d'un indice comportemental permettant d'apprécier la parenté génétique.

La scission des colonies permet d'aborder la recherche du rôle de la reine dans la production de l'odeur coloniale ; est-elle comme chez Camponotus (CARLIN et HÖLLDOBLER, 1984) la source directe d'émission des substances de reconnaissance de la colonie ou comme chez Pseudomyrmex (MINTZER, 1982) un individu comparable aux autres?

MATERIEL ET METHODES

1) ELEVAGES

Une cinquantaine de colonies provenant de l'élevage du laboratoire ont été utilisées. Ces colonies récoltées en 1982, 83, 84 ou 85 sont issues de différentes régions : LE MUY (Var), APT (Vaucluse), MONTPELLIER (Hérault), NARBONNE (Aude), BANYULS (Pyrénées-Orientales), BARCELONE (Espagne). Le nombre important de colonies permet de multiplier les tests en évitant de perturber les nids avec beaucoup d'étrangères.

2.3) les tests (Fig. 1)

Des pourvoyeuses ont été introduites dans l'aire de récolte d'une colonie étrangère au moment où l'activité de la colonie est intense, en général entre 11 h et 16 h, 24 h au plus tôt après le marquage. Soeurs ou étrangères ont été déposées soit isolément (s ou e), soit par groupes de 10 (S ou E). Les soeurs sont testées après un temps de séparation très variable selon les cas : quelques jours, 1 mois, 2 ou 3 mois, 1 an, 2 ou 3 ans... Des tests témoins ont été effectués : des ouvrières homocoloniales ont été réintroduites dans leur propre nid au plus tôt 24 h après le marquage et réadoptées à 100%.

Les pourvoyeuses testées ont été observées pendant le 1/4 d'h consécutif à l'introduction puis repérées 24 h, 48 h, 72 h après et leur comportement instantané noté.

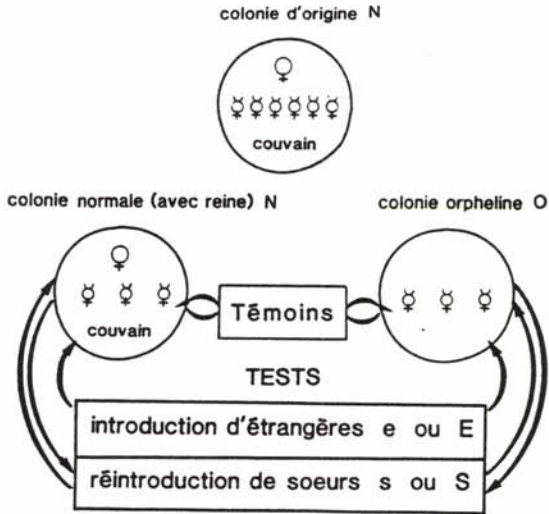


Fig. 1 : Protocole expérimental

Pourvoyeuses introduites : e = 1 étrangère ; E = 10 étrangères ; s = 1 soeur ; S = 10 soeurs.

Résultats des tests : A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Refusées.

Dans tous les cas, ont été déclarées ADOPTÉES les fourmis observées dans le nid participant aux activités de la colonie, TOLÉRÉES les fourmis ne pénétrant apparemment jamais dans le nid, reléguées dans l'aire de récolte mais vivantes, REJETÉES les fourmis mortes.

Au laboratoire, les colonies sont installées dans un nid d'élevage (ISINGRINI, 1983) peint en noir, adapté à la taille de la société : plus elle est peuplée, plus le nid est grand. Ce nid obscur où règne une atmosphère humide (éponge et coton humectés, régulièrement renouvelés) est relié à un monde extérieur grâce à un tuyau de polyvinyl souple, transparent, de longueur variable (20 à 60 cm). L'aire de récolte est également adaptée à la taille de la colonie : 30*30 cm pour les grosses colonies (400 à 1500 individus), 10*20 cm pour les petites (100 à 400 individus). Les parois verticales sont enduites de fluon dans leur partie supérieure afin d'éviter les fuites. Le sol est recouvert d'une couche mince de terre d'origine. Un abreuvoir rempli d'eau et une coupelle contenant du miel liquide sont déposés dans ce milieu. Un apport protéique est effectué sous forme de grillons morts et de larves vivantes de ténébrions.

Les colonies élevées au laboratoire depuis plusieurs années sont soumises à un hivernage artificiel (12°C) progressif dès fin septembre. La photopériode instaurée début mars augmente parallèlement à la température, et atteint 12/12h de mai à septembre ; une lampe "pousse-plantes" éclaire l'aire de récolte. Au cours de cette période la température de la pièce est maintenue à 27°C.

2) METHODOLOGIE

2.1) Le matériel

De grosses colonies (1500 ouvrières au moins) ont été scindées en 2 parties : l'une appelée colonie normale N (avec reine, couvain et la moitié des ouvrières), l'autre appelée colonie orpheline O formée uniquement de la moitié des ouvrières (Fig. 1). Lors de la scission, chaque individu de la colonie a été marqué à l'aide de taches de peinture céramique à froid (thorax, gastre, pattes). Ces taches peuvent tenir plusieurs mois, voire plusieurs années ; cependant lors des tests les fourmis intruses se soit fortement léchées puis adoptées, soit fortement décapées puis tuées et deviennent parfois difficiles à repérer. De plus, ce dépôt de peinture peut ne pas sembler aussi inoffensif qu'on le supposait et affecter le taux de mortalité lorsque les colonies sont suivies plusieurs mois ou plusieurs années. Cependant aucune mortalité n'est enregistrée au bout de 3 jours : 100 % des ouvrières ainsi marquées sont réadoptées. Ont été également utilisées des colonies normales non scindées et des colonies devenues accidentellement orphelines.

2.2) Un suivi biologique de ces colonies a été pratiqué afin de déceler le niveau d'activité, l'état du couvain, etc... Pour séparer les générations, outre la tache de peinture, l'ablation de l'article distal du tarse postérieur droit ou gauche selon les cas a semblé plus fiable. La perturbation entraînée par cette petite opération paraît minime : aucune mortalité n'est décelée 3 jours plus tard et les opérées sont réadoptées à 100 %.

La signification des Tolérées est complexe. On peut les considérer dans certains cas comme des Rejetées en sursis (suivies au delà des 72 h du cadre de l'expérimentation, la plupart finissent par mourir délaissées par les habitantes de la colonie, parfois même encore agressées), ce délai est un critère d'appréciation supplémentaire du niveau d'agressivité ; dans d'autres cas, en particulier chez les colonies orphelines il est le moyen de mettre en valeur le manque de capacité d'organisation d'une réponse rapide cohérente.

RESULTATS

1) Résultats globaux

- D'une manière générale, chez *Cataglyphis cursor*, la fermeture de la colonie n'est pas absolue.

fréquence

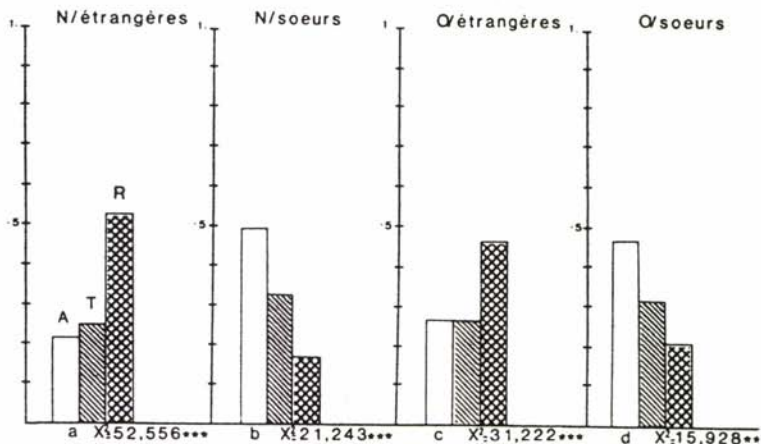


Fig. 2 : Agressivité des colonies N (ayant gardé la reine) et des colonies O (orphelines) après introduction dans l'aire de récolte de pourvoyeuses étrangères ou soeurs.

A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Rejetées.

* P (0,05 ; ** P (0,01 ; *** P (0,005.

- La Fig. 2a montre que sur l'ensemble des tests concernant les colonies normales, environ 50% des pourvoyeuses étrangères sont adoptées ou tolérées. Lorsque la colonie est scindée (Fig. 2b) les ouvrières soeurs sont réadoptées ou tolérées à plus de 80%, c'est-à-dire beaucoup plus facilement que les étrangères (Fig. 2a/b - $\chi^2 = 107,629$ ***).

On notera cependant que lors des expériences de séparation pendant un temps variable, 20% des soeurs sont tuées.

- De même, les colonies orphelines réadoptent mieux leurs soeurs (80%) que les étrangères (55%) (Fig. 2c/d - $X^2 = 63,951$ ***). Alors qu'elles agressent moins les étrangères que les colonies normales (Fig. 2a/c - $X^2 = 7,807$ *), elles ne semblent pas réadopter plus facilement leurs soeurs : 47% contre 50% (Fig. 2b/d - $X^2 = 1,447$, Non Significatif).

- Si l'on compare les résultats obtenus après introduction soit de groupes de 10 fourmis, soit de fourmis isolées, on observe que le seuil de tolérance des étrangères s'élève significativement lorsque les étrangères sont déposées par groupes de 10 : si les agressions n'augmentent que chez les colonies orphelines, (environ 10%) (Fig. 3 - b1/b2), les adoptions sont moins fréquentes (diminution de 7%) chez les colonies ayant gardé la reine (Fig. 3 - a1/a2).

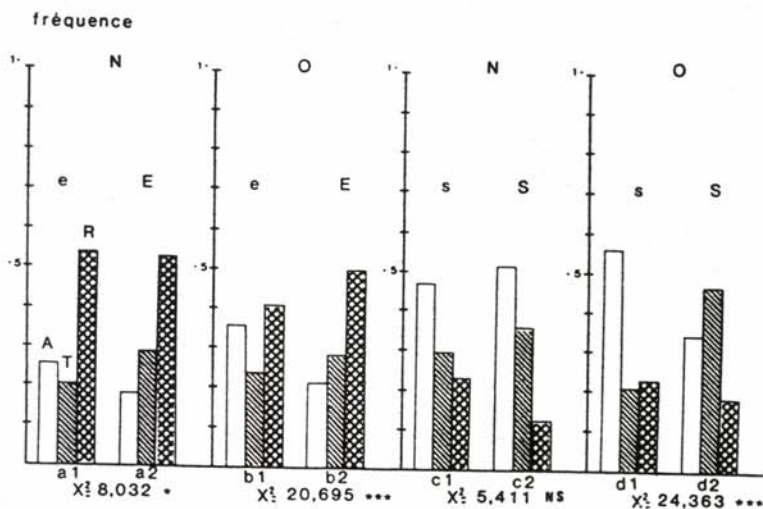


Fig. 3 : Agressivité des colonies N (ayant gardé la reine) et des colonies O (orphelines) après introduction dans l'aire de récolte de pourvoyeuses étrangères ou soeurs soit isolément soit par groupes de 10. e = 1 étrangère ; E = 10 étrangères ; s = 1 soeur ; S = 10 soeurs ; A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Rejetées.

* $P < .05$; ** $P < .01$; *** $P < .005$; NS : Non Significatif.

Les colonies normales ne semblent pas modifier de façon sensible leur comportement lorsque le nombre d'intruses soeurs varie (Fig. 3 - c1/c2, NS). Cependant, le nombre des rejets diminue et cette chute (10%) devient significative si les Tolérées sont regroupées avec les Adoptées ($X^2 = 5,166 *$) ou si les Tolérées ne sont pas prises en compte ($X^2 = 4,19 *$).

Chez les orphelines, on observe une diminution importante (20%) des adoptées, une augmentation des tolérées (25%) qui démontre la difficulté de mise en place d'une réponse cohérente alors que les agressions sont en légère baisse (4%) (Fig. 3 - d1/d2).

Les résultats des différents tests faisant intervenir le paramètre nombre d'intruses confirment les remarques générales précédentes : les étrangères sont moins facilement adoptées que les soeurs, que les colonies soient normales ou orphelines (Fig. 3 - a1/c1, $X^2 = 31,756 ***$; a2/c2, $X^2 = 82,079 ***$; b1/d1, $X^2 = 22,704 ***$; b2/d2, $X^2 = 42,503 ***$).

- Les deux types de sociétés révèlent quelques différences vis-à-vis d'étrangères déposées isolément (a1/b1, $X^2 = 10,967 ***$), les orphelines sont plus ouvertes (58% d'Adoptées + Tolérées) que les colonies normales (46% de A + T). Les différences ne sont plus significatives (50% de A + T) lorsque le nombre des intruses est égal à 10 (a2/b2, $X^2 = 1,291$, NS).

Vis-à-vis de leurs soeurs déposées une par une, les orphelines montrent un taux de réadoption comparable à celui des colonies gardant la reine (50%) (c1/d1, $X^2 = 3,116$, NS). Ce taux accuse une forte baisse lorsque les soeurs sont déposées par groupes de 10 : les orphelines réadoptent alors plus difficilement leurs soeurs (35% contre 52%) ; elles ont tendance à les agresser plus fréquemment (18,5% que ne le font les colonies normales (12,5%) (c2/d2, $X^2 = 7,767 *$).

2) Evolution au cours de la saison

- Les comportements par rapport à une intruse étrangère fluctuent au cours de la saison estivale (Fig. 4). Les sociétés semblent devenir plus ouvertes au milieu de l'été (15 juillet - 15 août) puis revenir à l'état initial avant l'hivernation. Cependant, l'ouverture observée n'est significative que dans le cas des colonies orphelines (Fig. 4-II, X^2 a'/c' = 7,823 * ; X^2 c'/f' = 8,058 *).

Chez les colonies normales, aucune comparaison n'est significative, que les 3 critères (Adoptées, Tolérées, Refusées) soient pris en compte séparément ou regroupés (Adoptées et Tolérées formant alors une catégorie comparée aux Refusées) ou que 2 critères seulement soient opposés : Adoptées et Refusées (les tolérées étant laissées de côté).

Au début de l'été, l'évolution des 2 types de sociétés semble parallèle (Fig. 4-1 et II, $X^2 (a + b)/(a' + b') = 0,573$, NS). Au milieu de la saison, les colonies orphelines s'ouvrent de façon significative et diffèrent en cela des colonies normales. (Fig. 4-1 et II, $X^2 (c + d)/(c' + d') = 6,907$ *) ; elles retrouvent leur état initial en septembre, de nouveau comparables aux colonies gardant la reine (Fig. 4-1 et II, $X^2 (e + f)/(e' + f') = 0,846$, NS).

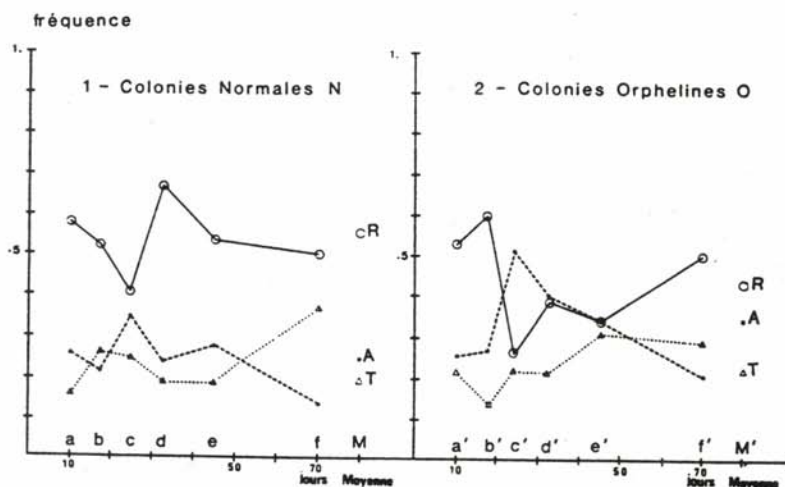


Fig 4 : Fluctuations saisonnières affectant la reconnaissance interindividuelle au cours de la saison estivale après l'introduction d'étrangères isolées (Résultats 1983 + 84 + 85 regroupés).

A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Refusées ; a/a', b/b',... b/f' = tests effectués à des temps t variables ; M/M' = moyenne des tests effectués aux différents temps t.

- Compte-tenu des fluctuations saisonnières, les colonies normales se comportent de façon remarquablement stable envers leurs soeurs déposées isolément dans l'aire de récolte, quel que soit le temps écoulé depuis la séparation (Fig. 5-1) : aucune comparaison a/b, a/c... a/f, a/M2 n'est significative. Dans bien des cas cependant, il est impossible de calculer le X^2 , plusieurs classes théoriques ayant des effectifs

inférieurs à 5. Les regroupements de classes ne montrent aucune différence significative.

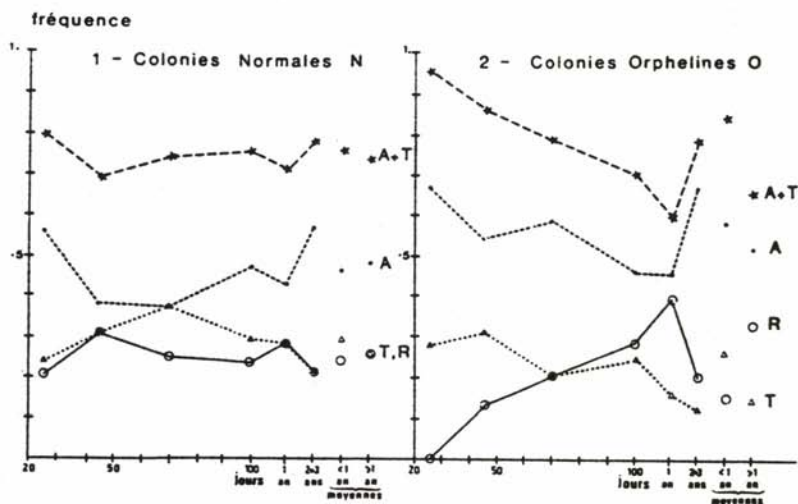


Fig. 5 : Reconnaissance des soeurs réintroduites isolément après un temps de séparation variable (Résultats 1983 + 84 + 85 regroupés).
A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Refusées ; a/a', b/b',... f/f' = tests effectués à des temps variables t ; M1/M'1 = moyennes des tests effectués à des temps variables t, tels que t < 1 an de séparation ; M2/M'2 = moyennes des tests effectués à des temps variables t, tels que t > 1 an de séparation.

Le niveau des Tolérées ajouté à celui des Adoptées plafonne à 70% et ne varie guère, même au-delà de un an (Fig. 5-I : M1) et plus (Fig. 5-I : M2) ; aucune différence significative n'est révélée.

Les orphelines réadoptent d'abord facilement leurs soeurs (95%) (Fig. 5-II) puis développent une agressivité qui augmente progressivement pour devenir décelable au bout d'environ 3 mois (Fig. 5-II, X2 a'/d' = 6,081 *), elle deviendrait plus marquée un an après (Fig. 5-II, X2 a'/e' = 16,051 **).

Deux ans après la séparation, une augmentation des adoptions parallèle à une chute des rejets (Fig. 5-II, $X^2_{a'/f'} = 5,331 *$) met en évidence un phénomène qui pourrait être complexe et se rapporter d'une part à l'effet de la maintenance des colonies en laboratoire pendant plusieurs années et d'autre part à la représentativité des comportements de lots numériquement faibles (30 à 100 individus en fin de saison).

Compte-tenu de ces remarques, les résultats révèlent que l'orphelinage perturbe la reconnaissance des soeurs. En diminuant la cohésion au sein de la colonie, il entraîne une dérive très lente du comportement que nous n'avons pu mettre clairement en évidence : la comparaison des taux de réadoption des soeurs par ces deux types de sociétés en fonction du temps de séparation montre en effet un certain parallélisme (Fig. 5-I et II). Aucune comparaison n'est significative en dehors des 50 premiers jours ($(a + b)/(a' + b')$, $X^2 = 5,221 *$).

DISCUSSION

Ces travaux confirment l'existence d'une ouverture relative des sociétés de Cataglyphis cursor par rapport à des ouvrières étrangères.

Nous avons observé des différences de niveau d'agressivité entre nos colonies en fonction de leur provenance : si les colonies d'origine voisine sont peu agressives, il n'en est pas de même des colonies fort éloignées géographiquement où les taux de rejets atteignent 100% (en préparation). Nous retrouvons la corrélation Distance géographique/Fermeture de la colonie démontrée par NOWBAHARI et LENOIR (1984).

Dans ces conditions il n'a pas été possible de déceler d'éventuelles variations saisonnières de l'intensité de l'agression chez les colonies normales, sans doute plus discrètes que chez les colonies orphelines : seules les différences de comportement des 2 sociétés ont pu être révélées.

Les colonies orphelines obéissent aux mêmes principes en ce qui concerne la reconnaissance intercoloniale : varient le délai de mise en place et l'intensité de la réponse à un stimulus donné.

Les soeurs, matériel de choix car génétiquement proches sont très bien reconnues. Compte-tenu des fluctuations saisonnières, la reconnaissance intracoloniaire suivie pendant plusieurs mois et même plusieurs années est remarquablement stable : les colonies normales réadoptent ou tolèrent leurs soeurs à plus de 70%. Globalement, il en est de même pour les sociétés orphelines. Cependant, le suivi parallèle et rigoureux des 2 types de sociétés permet de déceler quelques différences. Les orphelines réadoptent d'abord plus facilement leurs soeurs puis développent une agressivité qui s'accroît progressivement. Ce phénomène évolue très lentement.

Le processus est accéléré et amplifié par l'introduction de 10 pourvoyeuses soeurs. Concevable d'un point de vue écologique en raison de l'absence de territoire et du chevauchement des domaines vitaux (PONDICQ, 1983 ; QUERARD, 1985), ce test a donné des résultats intéressants. Alors que les colonies normales réagissent au stimulus nombre d'intruses soeurs sans modifier le nombre des adoptions ou des rejets, les colonies ayant perdu la reine semblent faire fréquemment la confusion soeurs-étrangères et avoir des difficultés à organiser une réponse cohérente.

Ces résultats encourageants se sont heurtés à des problèmes d'ordre pratique : les tests, facilement effectués sur des colonies vigoureuses deviennent irréalisables sur des colonies affaiblies par des scissions et une maintenance de plusieurs mois au laboratoire : en particulier, si une colonie orpheline ne redonne pas par parthénogenèse thélytoque une femelle qui sera fécondée dans les 2 à 3 mois qui suivent l'orphelinage, elle dépérit. De plus ces tests, moyen commode et efficace de mesurer les réactions d'agressivité mettent en relief la variabilité intercoloniale qui n'est plus alors compensée par la diversité des tests.

Nous envisageons de suivre les descendance des colonies séparées depuis un certain temps, en particulier celles des orphelines : F1, F2...etc... afin de mesurer les intensités des agressions : la réalisation est difficile pour les mêmes raisons que précédemment ; bien que très prolifiques (la production d'oeufs est multipliée par 5 ou 10 au moins) une faible proportion du couvain arrive au terme imago.

Cette chute de la taille de la colonie est bien sûr amplifiée par la fréquence des tests et l'on peut douter de la représentativité de petits lots d'ouvrières : donnent-ils une image correcte de la structure sociale d'une société complète?

Malgré les décalages observés, colonies normales et orphelines répondent de façon comparable au stimulus intrusion. Seules les variations des niveaux d'agressivité démontrent le rôle de la reine dans la reconnaissance inter et intra-coloniale : son pouvoir agrégatif permet peut-être une meilleure coordination des réponses.

L'absence de reine (jamais observée dans la nature) ne serait pas dramatique : la société orpheline pourrait sans trop de dommages attendre que les ouvrières redonnent une femelle par parthénogenèse thélytoque. La parthénogenèse thélytoque des ouvrières, processus très efficace ne serait qu'un mécanisme de secours.

REFERENCES

CAGNIANT, H. (1983) : La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque des ouvrières de la fourmi Cataglyphis cursor. Etude biométrique des ouvrières et de leurs potentialités reproductrices. Insectes Soc., 30, 241-254.

CARLIN, N.F. et HÖLLDOBLER B. (1983) : Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, 222, 1027-1029.

CLEMENT, J.L. (1982) : Les termites européens du genre Reticulitermes. I. Statut spécifique des populations. C.R. Séances Soc. Biogéogr., 58, 145-158.

DE HARO, A. et CERDA, X. (1984) : Communication entre nids à travers le transport d'ouvrières chez Cataglyphis iberica. In "Processus d'acquisition précoce. Les Communications", A. DE HARO et X. ESPADALER eds, Public. Univ. Autònoma Barcelona et SFECA, 227-233.

HÖLLDOBLER, B. et WILSON, E.O. (1977) : The number of queens, an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.

ISINGRINI, M. (1983) : La reconnaissance coloniale dans les soins au couvain chez la fourmi Cataglyphis cursor. DEA Biologie du Comportement, Univ. Paris-Nord, 102 p.

JAFFE, K. et MARCUSE, M. (1983) : Nestmate recognition and territorial behaviour in the ant Odontomachus bauri Emery (Formicidae : Ponerinae). *Insectes Soc.*, 30, 446-481.

LENOIR, A. et CAGNIANT, H. (sous presse) : Role of worker thelytoky in colonies of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). *Entomol. Gener.*

MINTZER, A. (1982) : Nestmate recognition and Incompatibility between colonies of the Acacia-Ant Pseudomyrmex ferruginea. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10, 165-168.

NOWBAHARI, M. et LENOIR, A. (1984) : La fermeture des sociétés de la fourmi Cataglyphis cursor : Relations avec la distance géographique. In "Processus d'acquisition précoce. Les Communications", A. DE HARO et X. ESPADALER eds, Public. Univ. Autònoma Barcelona et SFECA, 457-461.

PONDICQ, N. (1983) : Etude des territoires chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonsc.) (Hym. Formicidae). DEA Ecologie, Univ. de TOURS, 39 p.

QUERARD, L. (1985) : Reproduction et exploitation de l'habitat chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonsc.) (Hyménoptères - Formicidae). DEA Ecologie, Univ. de TOURS, 49 p.

WEHNER, R., HARKNESS, R.D., SCHMID-HEMPEL, P. (1983): Foraging strategies in individually searching ants. Cataglyphis bicolor (Hymenoptera : Formicidae). *Information Processing in Animals*, 1, Fischer Verlag, 79 p.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 211-217 (1986)

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA FORME MICROGYNE
DE MYRMICA RUBRA L. (Hymenoptera, Formicidae)

par

Marie-Claire CAMMAERTS, R. CAMMAERTS et H. BRUGE

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

Résumé : En mai 1983, nous avons découvert à Ellezelles (Belgique) des microgynes dans des sociétés de *Myrmica rubra* L. Grâce à des élevages contrôlés et régulièrement recensés, nous avons révélé plusieurs caractéristiques physiologiques de la forme microgyne de *M. rubra*. Ces observations sont en accord avec celles effectuées par Elmes (1973, 1976) sur des formes microgynes trouvées en Angleterre, et nous incitent à penser que cette forme particulière ne serait jusqu'à présent qu'une forme mutée de l'espèce *M. rubra* L.

Mots-clés : fourmis, *Myrmica rubra*, microgyne, spéciation.

Summary : Studies on the microgyne form of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae).

In May 1983, we found, at Ellezelles (Belgium), microgynes in societies of *Myrmica rubra* L. Through rearing experiments and thanks to census operations, we have revealed several physiological characteristics of the microgyne form of *M. rubra* L. They are in agreement with the observations made by Elmes (1973, 1976) on microgyne forms found in England, and incite us to think this particular form would still be only a mutation of the species *M. rubra* L.

Key-words : Ants, *Myrmica rubra*, microgyne, speciation.

INTRODUCTION

En mai 1983, nous avons découvert des microgynes dans des sociétés de *Myrmica rubra* L., à Ellezelles (Belgique), dans un jardin herbeux, pourvu notamment d'un tas de foin en décomposition. Cette forme particulière de reine a été étudiée par Elmes (1973, 1976), Pearson (1981) et Pearson et Child

(1980). Ces derniers auteurs pensent qu'il s'agit presque certainement d'une espèce distincte probablement parasite de l'espèce *M. rubra*.

Tableau 1. Sociétés récoltées, pourcentage de microgynes découvertes et travail expérimental effectué.			
\varnothing = ouvrière ; \varnothing = reine normale ; mq = microgyn			
Dates des récoltes	le 9 mai 1983	le 8 juillet 1984	le 27 mai 1985
Sociétés récoltées	<ul style="list-style-type: none"> - 580 \varnothing, 8 \varnothing, 5 mq - 800 \varnothing, 15 \varnothing, 2 mq - 2.100 \varnothing, 143 \varnothing, 11 mq 	<ul style="list-style-type: none"> - 270 \varnothing, 10 mq, couvain - 500 \varnothing, 16 \varnothing, 2 mq, couvain 	<ul style="list-style-type: none"> - 126 \varnothing, 1 \varnothing, 13 mq - 95 \varnothing, 1 \varnothing - 410 \varnothing, 17 mq - 335 \varnothing, 8 \varnothing, 11 mq - 1.130 \varnothing, 13 \varnothing, 36 mq
% de microgynes - parmi les reines - dans la population	8,82% 0,53%	42,86% 1,50%	76,70% 3,59%
Travail expérimental	<ul style="list-style-type: none"> - essai d'élevage - étude du pouvoir aggrégatif des microgynes 	<ul style="list-style-type: none"> - maintenance au laboratoire jusqu'au 02-11-84, - répartition en sociétés expérimentales pourvues soit de \varnothing, soit de mq le 12-11-84 - hibernation jusqu'au 21-12-84 - élevages contrôlés et régulièrement recensés jusqu'au 13-07-85 - lors des 6 premiers recensements, mensurations de stades larvaires. 	<ul style="list-style-type: none"> le 28-05-85 02-09-85

MATERIEL ET METHODES

Des sociétés furent prélevées le 9 mai 1983, le 8 juillet 1984 et le 27 mai 1985. Le tab. 1 résume le travail expérimental effectué. En 1983, nous avons tenté d'élever des microgynes à l'écart de leur société d'origine, et nous avons étudié leur pouvoir agrégatif sur les ouvrières en utilisant une méthode innovée par Coglitore et Cammaerts (1981) et améliorée par Cammaerts et Scannu (1985). En 1984 et 1985, soit directement après le prélèvement sur le terrain (1985), soit après une période estivale et une hibernation au laboratoire (1984-1985), nous avons réparti les reines et les ouvrières récoltées en sociétés pourvues soit de reines normales, soit de microgynes, sociétés que nous avons ensuite régulièrement recensées (du 28.5.85 au 02.09.85 pour les unes; du 21.12.84 au 13.07.85 pour les autres). La première année, lors de six recensements, nous avons mesuré de 4 à 40 exemplaires de chacun des stades larvaires disponibles; nous avons établi la moyenne et l'écart-type de toutes ces mensurations pour chacun des stades larvaires et chaque forme de reine.

RESULTATS

De nos travaux ressortent les points suivants :

- De 1983 à 1985, on constate une nette augmentation de la proportion de microgynes tant au sein de la population sauvage étudiée, que parmi l'ensemble de ses reines (voyez le tab. 1).
- Il est possible, mais délicat, de maintenir des microgynes à l'écart de leur société d'origine.
- Le pouvoir agrégatif, sur les ouvrières, de microgynes est semblable à celui de reines normales. Par exemple, les nombres moyens d'ouvrières agrégées autour de 3 reines normales furent de 17,1, 19,7 et 24,4; ceux d'ouvrières agrégées autour de 3 microgynes furent de 18,8, 19,7 et 23,4.
- La survie des microgynes et des membres de leur société est moindre que celle des reines normales et de leurs compagnes. Donnons à titre d'exemple la mortalité observée du 14.01.85 (sortie d'hibernation) au 18.05.85 dans des sociétés pourvues de reines normales : 31,8%, et dans des sociétés pourvues de microgynes : 62,2%.
- La ponte des microgynes est légèrement plus tardive et plus lente (donc moindre) que celle des reines normales. Nous ne donnerons qu'un exemple parmi beaucoup d'autres : le 19.03.85, des sociétés ayant 4, 3, 3, 2 et 4 reines normales contenaient respectivement 191, 146, 78, 35 et 91 oeufs, tandis que d'autres ayant 1, 4 et 2 microgynes en contenaient respectivement 12, 14 et 52.

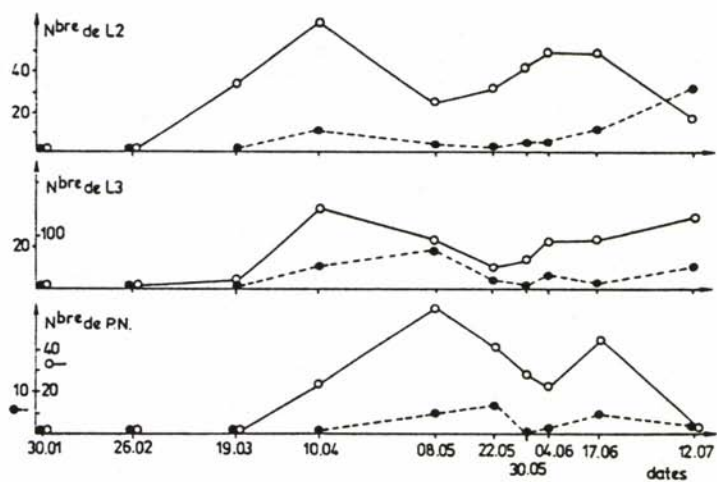


Figure 1.

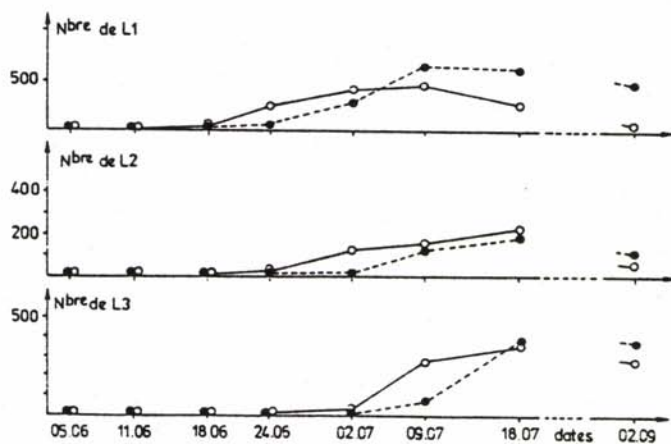


Figure 2.

Figs. 1 et 2. Les sociétés expérimentales ont été entièrement recensées (dénombrement des ouvrières, reines, oeufs, stades larvaires et nymphes), mais nous ne présentons ici qu'une partie des résultats. Les figures indiquent les nombres de certains stades larvaires ($L_{1,2,3}$ = larve de 1er, 2nd et 3ème stade, PN = prénymphe) observés, au cours du temps, dans des sociétés pourvues soit de reines normales (cercle clair et trait continu) soit de microgynes (cercle noir et trait discontinu). Somme des résultats

Figs. 1 and 2. Complete census operations were operated on the experimental societies (counting of workers, queens, eggs, larvae and nymphs), but we present here only a fragment of our results. The figures show the numbers of some larvae instars ($L_{1,2,3}$ = larvae of the 1st, 2nd and 3rd instar, PN = pre-nymph) observed, in the course of time, in societies provided either with normal queens (white circle, continuous line), or with microgynes (black circle, discontinuous line). Sum of results

- Le couvain issu de microgynes se développe plus lentement que celui venant de reines normales. Les figs. 1 et 2 illustrent ce phénomène.
- Les oeufs, les larves et les nymphes issus de microgynes sont plus petits que ceux venant de reines normales (voyez la fig.3).
- Dans des sociétés naturelles, la ponte des microgynes n'est probablement pas inhibée par la présence de reines normales.
- Au laboratoire, les microgynes et leur couvain entrent en hibernation plus tardivement que les reines normales et leur couvain. Par exemple, le 02.09.85, des sociétés expérimentales ayant 2, 6, 7 et 9 reines normales contenaient respectivement 3, 0, 8 et 8 oeufs, tandis que d'autres ayant 6, 7, 8, 9, 12 et 17 microgynes en contenaient encore respectivement 112, 56, 95, 30, 96 et 77.
- Nous avons aussi constaté que des formes ailées microgynes pouvaient éclore de larves ayant hiverné, tandis que des mâles pouvaient naître d'oeufs pondus par des microgynes, mais qu'ils éclosaient tardivement.

CONCLUSION - DISCUSSION

Les différences observées entre la forme normale et celle microgyne de *M. rubra* sont d'ordre physiologique (survie, ponte, développement du couvain, cycle annuel etc...), et sont en accord avec celles relevées par Elmes (1973, 1976) sur des microgynes trouvées en Angleterre.

De telles différences s'obtiendraient si la forme microgyne n'était qu'une forme mutée de l'espèce *M. rubra*, hypothèse qui sera donc retenue. Cette forme microgyne apparaît surtout dans des populations nombreuses, et semble favorisée par l'existence de biotopes offrant un microclimat encore assez chaud en fin de saison.

La production tardive de mâles par des microgyènes, leurs particularités physiologiques et leurs exigences écologiques sont autant de facteurs pouvant faire glisser la forme mutée microgyne vers le statut d'espèce distincte. D'ailleurs, les études de Pearson et Child (1980) sur la distribution, au sein de sociétés, d'un gène codant pour une estérase montrent que la fréquence de ce gène est nettement plus grande dans les sous-populations de "microgyènes".

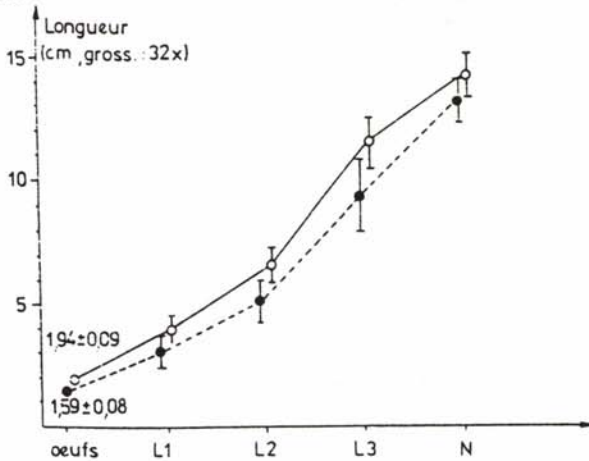


Fig. 3. La figure donne, pour chaque type de reine (cercle clair, ligne continue = reine normale; cercle noir, ligne discontinue = microgyne), les moyennes et écarts-types des mensurations de chaque stade larvaire ($L_{1,2,3}$ = larve de 1er, 2nd, 3ème stade; N = nymphe) obtenues sur la base de dessins, effectués en chambre claire, de 4 à 40 exemplaires de chaque stade disponible lors de 6 recensements différents.

Fig. 3. The figure shows, for each form of queen (white circle, continuous line = normal queen; black circle, discontinuous line = microgyne), the means and standard-deviations of measurements of each larvae instar ($L_{1,2,3}$ = larvae of the 1st, 2nd, 3rd instar; N = nymph) made on drawings, thanks to a drawing tube, of 4 to 40 specimens of each instar available during 6 different census operations.

REFERENCES

- CAMMAERTS M-C., SCANNU M. 1985. - Etude de facteurs expliquant la variabilité des groupements d'ouvrières de *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae) autour de leurs reines. Ann. Soc. r. zool. Belg., 115, 13-28.
- COGLITORE C., CAMMAERTS M-C. 1981. - Etude du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica rubra*. Insectes Sociaux, 28, 353-370.
- ELMES G.W. 1973. - Miniature queens of the ant *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). Entomologist, 106, 133-136.
- ELMES G.W. 1976. - Some observations on the microgyne form of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux, 23, 3-22.
- PEARSON B. 1981. - The electrophoretic determination of *Myrmica rubra* microgynes as a social parasite : possible significance in the evolution of ant social parasites. in Biosystematics of Social Insects, edited by P.E. Howse and J-L. Clément, Academic Press, London and New-York, pp. 75-84.
- PEARSON B., CHILD A.R. 1980. - The distribution of an Esterase polymorphism in Macrogynes and Microgynes of *Myrmica rubra* Latreille. Evolution, 34, 105-109.

INCIDENCE DE L'ETAT DE DEVELOPPEMENT DU COUVAIN
ET DE LA DISPONIBILITE DE L'ALIMENT SUR LE
REGIME TROPHIQUE
DE LA FOURMI CATAGLYPHIS CURSOR Fonsc. (Hym. Formicidae) *

par

J. BOSCH⁽¹⁾, Anna ALSINA⁽¹⁾, X. CERDÀ⁽²⁾ et J. RETANA⁽²⁾

(1) Departamento de Zoología, Facultad de Biología
Universidad de Barcelona, C/ Diagonal 645
08028 Barcelona (Espagne)

(2) Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias
Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra,
Barcelona (Espagne)

Mots clés: *fourmi, Cataglyphis cursor, régime trophique, cycle biologique, aliment disponible.*

Summary: Incidence of life cycle and food availability on the diet of *Cataglyphis cursor* (Hym. Formicidae)

The comparison between the amount of items brought to the nest by the scavenger ant *Cataglyphis cursor* and its life cycle shows that the presence of larvae conditions its seasonal collecting activity. The diet of the species is determined not only by the periods of appearance of the different groups of arthropods in the zone, but also by a certain selection on the part of the workers.

Keywords: *ant, Cataglyphis cursor, diet, life cycle, available food.*

Cataglyphis cursor est une fourmi d'activité diurne et d'alimentation nécrophage, son régime trophique est déterminé par l'apparition des différents groupes d'arthropodes et par une certaine sélection des proies par les ouvrières. La comparaison de la quantité de proies apportées au nid avec l'état de développement du couvain démontre que la présence de larves conditionne l'activité de récolte de l'espèce pendant la saison.

Sur le terrain nous avons surveillé trois nids, une fois par semaine, de mars à octobre, et avons analysé les rythmes de récolte et les types de proies (proies réelles); nous avons considéré comme des proies potentielles les arthropodes de l'endroit bien que le critère de la disponibilité des proies pour les fourmis soit critiquable, car certains groupes leur sont moins accessibles que d'autres. Ces proies potentielles ont été obtenues par échantillonnage (plusieurs méthodes: pièges de pitfall, coups de fauchoir, assiettes jaunes) pendant 24 heures, aussi une fois par semaine (le même jour que la prise de mesure de l'activité de récolte).

Pour l'étude de l'état de développement du couvain nous avons détecté un nid chaque mois et avons compté les ouvrières et le couvain; nos résultats coïncident avec ceux de Cagniant (1976). Les larves d'ouvrières apparaissent à partir de la mi-mai et on trouve tous les stades larvaires jusqu'au mois d'août. Seules les larves d'ouvrières ont des exigences alimentaires élevées (les larves de sexués, trouvées au début de mai, sont très peu nombreuses), nous avons pu observer que le plus grand apport de proies coïncide avec la présence de larves, ce qui a déjà été décrit pour d'autres espèces de fourmis (KAJAK et al, 1972).

La comparaison des proies potentielles avec les proies réelles montre des variations saisonnières, les fourmis, toujours très nombreuses comme proies potentielles, étant la principale source alimentaire. Mais au mois de juin les aphidiens deviennent plus importants: on les trouve en moindre quantité que les fourmis, mais ils sont préférés par les ouvrières de *C. cursor*. Au mois de juillet, avec la diminution du nombre des aphidiens, les fourmis redeviennent plus récoltées, les hétéroptères étant au deuxième lieu (car ils atteignent leur maximum ce mois-ci). Pendant le mois d'août les fourmis continuent étant la partie essentielle du régime trophique, étant donné qu'il apparaît des groupes peu accessibles pour les *Cataglyphis*, trop grands (dictyoptères et orthoptères) ou trop durs (coléoptères), qui ne sont pas récoltés.

A la fin de la saison l'activité de l'espèce diminue car il n'y a plus de larves, et les groupes d'arthropodes qui augmentent pendant cette période (diptères, araignées) ne sont pas récoltés; il y a un second maximum des aphidiens, qui n'influence pas le régime trophique. Kajak et al. (1972) citent un cas semblable chez *Myrmica rubra* avec des *Auchenorrhyncha*.

En somme, nous voyons trois "filtres" conditionnant les proies réelles (régime trophique) apportées au nid:

- a) Coïncidence dans le temps de la présence de larves au nid et l'apparition des divers groupes de proies potentielles.
- b) Accessibilité des proies (les diptères sont pris par d'autres prédateurs, comme les araignées et les oiseaux).
- c) Sélection possible des proies par les ouvrières (les coléoptères à cuticule dure ne sont pas récoltés au laboratoire).

* Une version plus détaillée de ce travail est sous presse dans *Vie et Milieu*.

Bibliographie:

- CAGNIANT H., 1976.- Cycle biologique de la fourmi *Cataglyphis cursor*. *Vie Milieu*, 26 (C), 277-281.
- KAJAK A., BREYMEYER A., PETAL J., OLECHOWICZ E., 1972.- The influence of ants on the meadow invertebrates. *Ekol. Pol.*, 20, (17), 163-171.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 221-234 (1986)

COMPARAISON DES CYCLES SAISONNIERS, DES DUREES
DES SOCIETES ET DES PRODUCTIONS DES TROIS ESPÈCES
DE FOURMIS LEPTOTHORAX (MYRAFANT) DU GROUPE NYLANDERI

par

Luc PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,
105 boulevard Raspail, 75006 Paris (France)

RESUME: Les trois espèces, *nylanderi*, *parvulus* et *lichtensteini*, sont très proches. La vitesse de développement larvaire et nymphal les place dans l'ordre *nylanderi*, *parvulus*, *lichtensteini*. Durant les premières années, l'effectif des sociétés croît plus vite chez *parvulus*, puis chez *lichtensteini*, que chez *nylanderi*, car la fécondité de la reine de *nylanderi* augmente lentement. L'effectif de la société mûre est le plus grand chez *nylanderi*, dont la reine montre finalement la plus grande fécondité et dont les ouvrières vivent plus âgées.

MOTS CLES: Autoécologie, espèces voisines, fondation, longévité de la reine, longévité des ouvrières, monogynie, polygynie.

SUMMARY: COMPARED SEASONAL CYCLES, LIFETIMES OF SOCIETIES AND PRODUCTIONS IN THE THREE SPECIES OF THE ANTS LEPTOTHORAX (MYRAFANT) OF THE NYLANDERI GROUP.

The three compared species, *nylanderi*, *parvulus* and *lichtensteini*, are morphologically strongly related, *lichtensteini* being rather intermediate between the two others. The ecophysiological comparison of these species is obtained by rearing the ants in glass nests with alternating overwinterings and warm seasons (near 24°C). In these conditions, larval and pupal development is shorter in *nylanderi* than in *parvulus* and shorter in *parvulus* than in *lichtensteini*; so *parvulus* appears to be intermediate between the northern *nylanderi* and the mediterranean *lichtensteini*. The societies grow up and produce sexuals during the fifth or sixth year in *nylanderi*, the fourth or fifth year in the others species. The population of the foundation which increases the earliest is that of *parvulus*, but the foundation of *lichtensteini* becomes rapidly the richest in larvae. The solitary foundresses produce more offspring than the polygynic ones in *parvulus* and *nylanderi*, but not in *lichtensteini*.

Despite their slower growing, the societies of *nylanderi*, when mature, keep a higher effective of workers than those of

the others species; this proceeds from the great longevity of *nylanderi* workers (3 years) and the fertility of the queen, which becomes the strongest although it grows more slowly than that of the others species. The longevity of the queens is about fifteen years in *nylanderi*, from twelve to fifteen years in *lichtensteini*, about ten years in *parvulus*; the mean longevity of the workers is about three years in *nylanderi*, two years in *parvulus*, two years and a half in *lichtensteini*, the record being reached by a queen of *nylanderi* which died during its twentieth winter and by workers of the same species which were still alive in their seventh summer.

The mean of the total production of one society is higher than 1000 individuals in *nylanderi* and *lichtensteini* and lower than 1000 in *parvulus*. In the districts in which *parvulus* and *nylanderi* both cohabit, *parvulus* shows, regarding the societies, a demographic strategy rather of r type, while *nylanderi* shows rather a K type.

KEY WORDS: autoecology, foundation, longevity of the queen, longevity of workers, monogyny, polygyny, related species.

INTRODUCTION

Les trois espèces, *Leptothorax* (Myrafant) *nylanderi* (Förster, 1852), *parvulus* Schenck (1855) et *lichtensteini* Bondroit (1918) sont morphologiquement très voisines. J'ai précisé les caractères distinguant les ouvrières de *nylanderi* et de *parvulus* (PLATEAUX, 1983). J'y ajoute un caractère donné par POLDI (commun. person.): le front de *parvulus* porte un espace médian plus ou moins lisse, ce que n'a pas *nylanderi*. Quant à *lichtensteini*, elle est intermédiaire entre les deux autres espèces, ses caractères tendant souvent vers l'une ou vers l'autre: le front de l'ouvrière est comme celui de *nylanderi*, le sillon méthanotal plutôt comme celui de *parvulus*; seule l'épine du segment médiaire est plus longue que chez les deux autres espèces, tout en étant incurvée comme celle de *nylanderi*.

Les répartitions géographiques sont relativement mal précisées, en raison des doutes sur l'identité des espèces, surtout pour les citations antérieures à la description de *lichtensteini*.

L. nylanderi monte au Nord jusqu'à mi-hauteur de l'Angleterre (DONISTHORPE, 1927), couvre la Belgique (Van BOVEN, 1947) et atteint le Sud de la Suède (COLLINGWOOD, 1979). Au Sud, cette espèce paraît ne subsister que dans les biotopes frais et humides de certaines montagnes: Mont Ventoux (Du MERLE, 1978), Pyrénées catalanes (ESPADALER, 1980), Italie du Nord (BARONI-URBANI, 1971), ce dernier auteur indiquant toutefois une citation récente (1954) de l'île de Zannone au Sud de Rome.

L. parvulus manque aux îles britanniques. Elle est abondante dans certaines forêts de la région parisienne, mais sa production de fondatrices fécondées y subit des éclipses lors des

étés frais. Elle remonte en Allemagne jusqu'en Rhénanie sur des versants très ensoleillés (BUSCHINGER, 1967). Rare au Mont Ventoux (Du MERLE, 1978), elle paraît exister largement dans tout le Sud de la France (collection Bondroit, Banyuls, parmi les *Lichtensteini*), ainsi qu'en Italie du Nord (BARONI-URBANI, 1971) et Espagne du Nord (ESPADALER, 1979).

Décrite de Montpellier, Banyuls, Marseille, Cannes et Menton, *L. lichtensteini* est une espèce méditerranéenne assez stricte. Toutefois, elle a été prise en Dordogne (B. DELAGE, 1967, commun. person.) sur un versant très ensoleillé.

MATERIEL ET METHODES

Les trois espèces sont étudiées dans les mêmes conditions d'élevage: nids tubulaires en verre, hivernages à 5 à 8°C alternant avec des saisons chaudes à 24°C, cette dernière température pouvant être plus élevée par temps chaud et parfois plus basse au cours de voyages. L'alternance hivernage-saison chaude reproduit les cycles annuels hiver-été, souvent en les abrégant, ce qui amène les élevages à un décalage éventuel par rapport aux saisons réelles. Je n'ai pas observé d'effet lié à ce décalage. L'appréciation du moment de l'hivernage est obtenue par l'observation des signes de l'état automnal de la société: disparition des oeufs, absence de nymphose, tendance au regroupement et au rapprochement de l'abreuvoir. Des variations subjectives d'une ou deux semaines peuvent affecter la date ainsi déterminée; celle-ci est donc moins précise que celles des étapes du développement, outre qu'elle manifeste de grandes variations individuelles.

RESULTATS

A) Eléments du cycle saisonnier

a) Première année de fondation:

Chez les trois espèces, la fondatrice est habituellement solitaire. Elle hiverne normalement avant de commencer à pondre. On peut toutefois obtenir une ponte avant l'hivernage avec des fondatrices de *parvulus*, cela étant plus difficile avec *nylanderi*; les oeufs de *parvulus* ainsi pondus donnent des larves, mais on n'obtient pas de métamorphose directement, sans hivernage. Je n'ai pas de données sur ce point avec *lichtensteini*, qui a toujours hiverné avant de pondre.

Après l'hivernage, la fondatrice pond, élève des larves qui se métamorphosent directement: c'est le couvain "rapide" qui produit les premières ouvrières. Parfois, ces premières larves ne constituent pas un couvain rapide et ne se métamorphosent qu'après un nouvel hivernage. A 24°C, une telle absence de couvain rapide est exceptionnelle chez *nylanderi*, qui produit en général au moins une ouvrière en première saison. Au contraire, à 24°C, *parvulus* et

lichtensteini peuvent ne pas produire d'ouvrière de première saison, leurs premières larves passant alors toutes par un hivernage.

Comparons les dates de métamorphose durant la première saison de fondation solitaire des reines des trois espèces. Elevées à 24°C, 55 fondatrices solitaires de *nylanderi* ont toutes donné des ouvrières de couvain rapide; sur 18 fondatrices solitaires d'élevage de *parvulus*, 16 ont donné de ces ouvrières et sont retenues dans la comparaison; de même 10 fondatrices solitaires sur 12 de *lichtensteini* ont donné de telles ouvrières et sont impliquées ici. La température de 24°C a souvent été dépassée dans les élevages de *parvulus* et surtout de *lichtensteini*, atteignant 26°C ou parfois davantage. Il en résulte que les écarts réels entre les dates de nymphose de *nylanderi* et des deux autres espèces sont plutôt plus grands que ceux que l'on observe. Le calendrier des événements est donné par le tableau 1 et la figure 1, en nombres moyens de jours après la sortie d'hivernage.

TABEAU 1: Dates des événements de la première saison de fondation

	Effectif de fondatrices	Première prénympe	Première nymphe	Premier adulte	Date de l' hivernage
NYL	55	38,5	43,8	61	87,3
PAR	16	41,4	47,8	65,3	118,8
LIC	10	54	61	79,9	110,3
PAR - NYL (probabilité)		N.S. (0,11)	S. (0,05)	S. (0,05)	
LIC - PAR (probabilité)		T.H.S. (<0,001)	T.H.S. (<0,001)	T.H.S. (<0,001)	

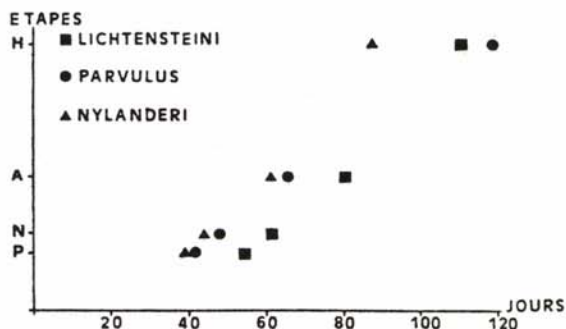


FIGURE 1: Première saison de fondation. Etapes du développement. P= première prénympe, N= première nymphe, A= premier adulte (qui est ouvrière), H= hivernage.

Les durées de saison se montrent très significativement plus courtes chez *nylanderi*, mais nous avons vu que l'erreur sur leur appréciation peut atteindre deux semaines. Le couvain de fondation de *lichtensteini* montre le développement le plus lent, celui de *nylanderi* le plus rapide, celui de *parvulus* étant plus proche de *nylanderi* que de *lichtensteini*. Sachant que les températures élevées accélèrent le développement, cela nous montre que *nylanderi* est adaptée aux températures relativement basses, tandis que *lichtensteini* a besoin des températures les plus élevées.

b) Saisons courantes:

Je compare ici les dates des métamorphoses durant la saison chaude d'une société âgée de plus d'un an, ayant hiverné avec des larves. Celles-ci se nymphosent évidemment plus tôt que celles qui proviennent des oeufs de la première saison de fondation. Les saisons comparées se sont toutes déroulées à la température de 24°C, maintenue au moins jusqu'aux premières éclosions imaginaires. 132 saisons de *nylanderi* sont comparées avec 86 saisons de *parvulus* et 68 de *lichtensteini* dans le tableau 2 et la figure 2.

TABLEAU 2: Dates des événements d'une saison courante à 24°C.

	Effectif saisons	Première prénympe	Première nymphe	Premier adulte	Date de l' hivernage
NYL	132	18,6	24,2	41,9	107,7
PAR	86	20,9	27,6	46,6	111,8
LIC	68	24,3	31,4	51,8	111,85
PAR - NYL (probabilité)		T.H.S. (0,001)	T.H.S. (0,001)	T.H.S. (0,001)	
LIC - PAR (probabilité)		T.H.S. (0,001)	T.H.S. (0,001)	T.H.S. (0,001)	

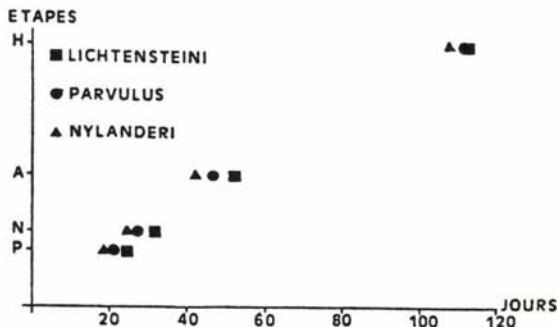


FIGURE 2: Etapes du développement durant des saisons courantes à 24°C. Moyennes de 132 *nylanderi*, 86 *parvulus*, 68 *lichtensteini*. P = première prénympe, N = première nymphe, A = premier adulte (ouvrière), H = hivernage.

A la même température de 24°C, le développement de *nylanderi* est le plus rapide, celui de *lichtensteini* le plus lent; *parvulus* paraît un peu plus proche de *nylanderi* que de *lichtensteini*. Il n'est pas étonnant que *nylanderi* se suffise d'une saison relativement courte pour accomplir son cycle; toutefois, les dates d'hivernage ne sont pas ici significativement différentes.

B) Développement et production de la société

Le cycle complet de la société comprend une phase de croissance, une phase de maturité, avec production de sexués, puis un déclin et une phase résiduelle (PLATEAUX, 1980), à la suite desquels on peut évaluer la production.

a) Phase de croissance

Le tableau 3 et la figure 3 permettent de comparer les moyennes des nombres, observés en fin de saison chaude, de larves, d'ouvrières vivantes, d'ouvrières mortes (nombres cumulés), de jeunes reines et de mâles dans des fondations des trois espèces. Ces fondations sont choisies pour avoir vécu durant le temps nécessaire et ne sont pas toutes des fondations solitaires; il y en a 56 de *nylanderi*, 18 de *parvulus* et 18 de *lichtensteini*.

TABLEAU 3: Effectifs moyens en fin de saisons chaudes durant la phase de croissance (4 ou 5 années), pour 56 fondations *nylanderi*, 18 *parvulus* et 18 *lichtensteini*. + = éclosion et mort des premières ouvrières. x = début de production régulière de sexués.

Saisons		1 ^{ère}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e
56 NVL	larves	12,1	21,4	39,2	74,6	103
	ouvrières	3,2+	9,7	22,7	43,1	75,9
	mortes (cumul.)	0	0,5	1,8	5,2+	14,4
	reines	0	0,02	0	0,36	0,9x
	mâles	0	0,36	0,37	2,5x	4,6
18 PAR	larves	17,2	31	68,6	85,9	
	ouvrières	6,6+	15,9	29,5	41,2	
	mortes (cumul.)	0,1	2,2	7,6+	21,8	
	reines	0	0,39	0,33	0,56	
	mâles	0	0,28	0,67	6,17x	
18 LIC	larves	12,6	36,2	77,2	87,6	
	ouvrières	2,6+	7,7	25,9	47,9	
	mortes (cumul.)	0	0,61	1,17	4,33+	
	reines	0	0,61	0,61	2,28x	
	mâles	0	0,89	1,22	2,11x	

Des tests de chi deux ont été calculés pour préciser la signification des différences entre les trois espèces quant à leurs effectifs d'ouvrières et de larves durant les quatre premières saisons. Le tableau 4 rassemble les résultats de ces tests:

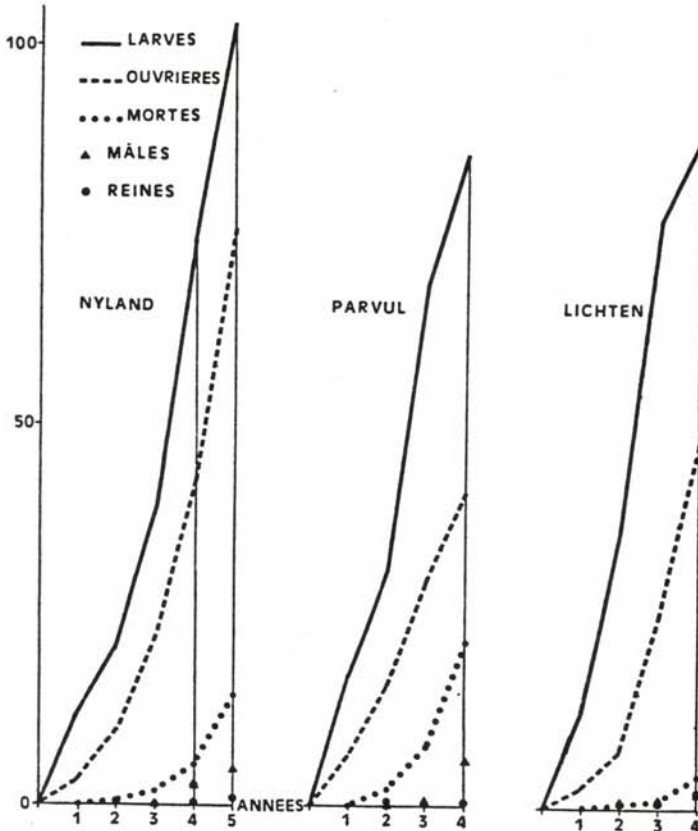


FIGURE 3: Evolution durant les 4 ou 5 premières saisons chaudes (phase de croissance) des effectifs moyens de 56 fondations de *nylanderia*, 18 de *parvulus*, 18 de *lichtensteini*. Les recensements de larves et d'ouvrières sont effectués en fin de saison chaude. Les productions de sexués sont les moyennes de chaque année [ils quittent le nid].

comparaisons des espèces deux à deux, avec entre parenthèses la probabilité d'obtenir la différence par le hasard.

L'effectif de *parvulus* en fin de première saison est plus élevé que les autres, surtout en ouvrières, mais celles-ci ont une vie plus brève: en effet, le nombre des mortes atteint ou dépasse celui des premières vivantes en deux ans chez *parvulus*, en

près de trois ans chez *nylanderi* et *lichtensteini*. L'effectif larvaire de *lichtensteini* devient dès la deuxième année le plus important, cette espèce conservant en larves une partie de ce que *parvulus* transforme en ouvrières; la température d'élevage est sans doute trop basse pour *lichtensteini*, dont elle freinerait le développement.

TABLEAU 4: Comparaison des espèces deux à deux quant aux effectifs d'ouvrières et de larves (avec probabilité de la différence).

	1 ^{ère} saison (probabil.)	2 ^e saison (probabil.)	3 ^e saison (probabil.)	4 ^e saison (probabil.)
NYL ouvri.	p>n (<0,001)	p>n (<0,001)	p>n (<0,001)	n=p (0,30)
PAR larv.	p>n (<0,001)	p>n (<0,001)	p>n (<0,001)	p>n (<0,001)
PAR ouvri.	p>l (<0,001)	p>l (<0,001)	p>l (0,05)	l>p (0,003)
LTC larv.	p>l (<0,001)	l>p (0,009)	l>p (0,002)	p=l (0,60)
NYL ouvri.	n=1 (0,20)	n>l (0,02)	l>n (0,011)	l>n (0,009)
LTC larv.	n=1 (0,60)	l>n (<0,001)	l>n (<0,001)	l>n (<0,001)

La production totale (ouvrières + larves) de *nylanderi* demeure inférieure à celle des autres espèces durant les deuxième, troisième et quatrième saisons (probabilités respectives: <0,001, <0,001 et 0,002). La production de reines devient nette à la cinquième ou sixième saison chaude chez *nylanderi*, à la quatrième ou cinquième chez *lichtensteini*. Les fondations d'élevage de *parvulus* ayant périclité prématurément, c'est l'étude de sociétés récoltées jeunes dans la nature qui a montré la production de reines par cette espèce en quatrième ou cinquième saison.

Comparons maintenant les résultats moyens de première saison de *parvulus* et de *lichtensteini* en fondations solitaires ou en fondations di- ou trigynes (tableau 5).

TABLEAU 5: Effectifs de fin de première saison chaude de fondations monogynes et polygynes.

	P A R V U L U S n larves ouvrières			L I C H T E N S T E I N I n larves ouvrières		
Solitaires	18	17,67	6,17	12	9,33	2,58
Polygynes (par reine)	30	12,37	1,37	4	11,25	3,75
Polygynes (par société)	13	28,54	3,15	2	22,5	7,5

Un test de chi deux sur les moyennes par reine montre, tant pour les larves que pour les ouvrières, que les solitaires de *parvulus* produisent plus que les polygynes ($p<0,001$), tandis que n'apparaît chez *lichtensteini* aucune différence significative.

L'association de fondatrices est donc défavorable chez *parvulus*, non chez *lichtensteini*, mais pour cette dernière espèce l'effectif observé de polygynes est bien faible. On sait déjà que la polygynie est globalement défavorable aux fondations de *nylanderi*, du fait de fréquentes compétitions entre reines fécondées (PLATEAUX, 1970).

b) Phase de maturité:

Nous pouvons comparer les moyennes observées sur dix fondations de *nylanderi* et six de *lichtensteini* suivies durant huit cycles annuels (tableau 6 et figure 4). Une seule fondation de *parvulus* s'est développée plus ou moins normalement au delà de cinq ans, sans produire de reine.

TABLEAU 6: Effectifs moyens à la fin de chacune des 8 premières saisons chaudes, pour 10 fondations de *nylanderi* et 6 de *lichtensteini* (jeunes reines et mâles ne restant pas au nid). + = éclosion et mort des premières ouvrières. x = début de production régulière de reines et de mâles.

Saisons		1 ^{ère}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e	7 ^e	8 ^e
10 NYL	larves	14,6	19,7	42,9	81,9	107,5	126,6	203,3	185,4
	ouvrières	3,8+	9,8	23,9	51,5	81,9	115,2	184,2	200,1
	mortes cumul.	0	0,9	1,7	4,1+	10,2	24,3	42,6	104,3
	reines	0	0,1	0	0,9	0,1	9,4x	16,3	33,4
	mâles	0	0,5	0,1	0,3	0,4	8,4x	14	45,6
6 LIC	larves	21	49	120,3	123	143,7	182,7	214,3	180,3
	ouvrières	2,3+	7,3	36,8	65,8	63,2	87,5	129,2	138,5
	mortes cumul.	0	1,3	1,5+	4,8+	26,8	55,5	87,5	136
	reines	0	1,5	1,8	3,5x	0	0	13,3	0
	mâles	0	1,5	2	2,5x	0,6	2,5	14,3	8,8

La longévité des ouvrières de *nylanderi* apparaît encore égale à trois ans, celle de *lichtensteini* se montrant plutôt intermédiaire entre deux et trois ans. La production de sexués de *nylanderi* se montre régulière à partir de la sixième année, celle de *lichtensteini* devenant nette la quatrième année, mais montrant ici des éclipses; la température d'élevage de 24°C est probablement trop basse pour cette espèce. Cependant, des sociétés de *parvulus* et de *lichtensteini* récoltées à l'âge de quatre ans ou davantage ont donné des productions annuelles régulières de reines.

On remarque que la population larvaire dépasse largement la population ouvrière chez *lichtensteini*: les larves deviennent en effet rapidement nombreuses, plus que chez *nylanderi* (différence avec $p = 0,01$ par le test du chi deux sur les effectifs globaux). Il en résulte que les larves hivernant une seconde fois sont fréquentes. On observe même des larves hivernant trois fois. Cette accumulation de couvain indique une bonne fécondité de la reine, mais procède aussi sans doute de la trop basse température

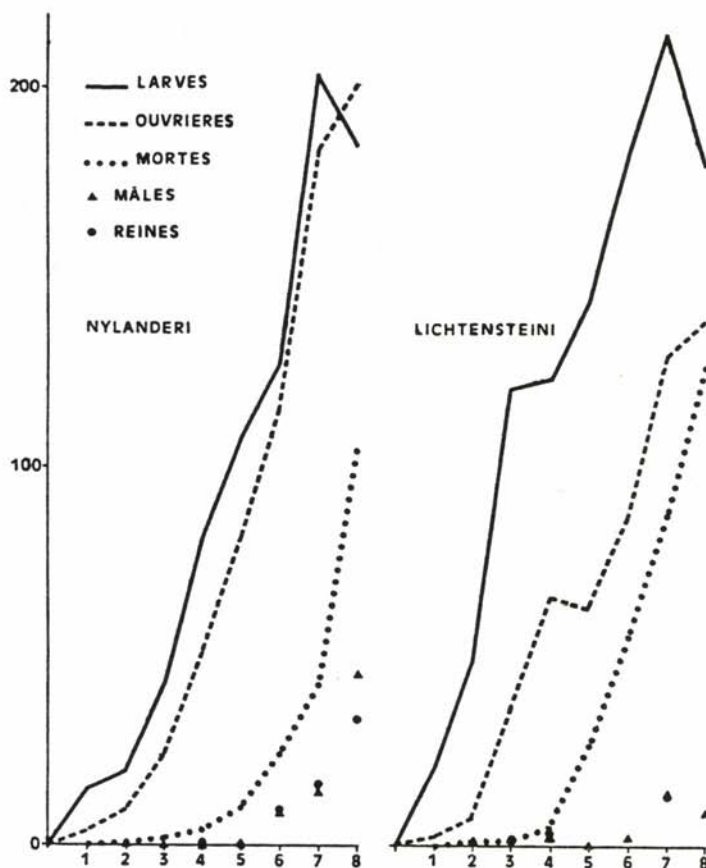


FIGURE 4: Evolution, durant les 8 premières saisons chaudes, des effectifs moyens de 10 fondations de *nylander* et 6 de *lichtensteini*. Recensements de larves et d'ouvrières en fin de saisons chaudes (les sexués quittent le nid).

d'élevage. Chez *parvulus*, l'effectif larvaire dépasse souvent largement l'effectif d'ouvrières, mais en général moins que chez *lichtensteini*.

L'effectif d'ouvrières des sociétés de *nylander* en phase de maturité se montre nettement supérieur à celui des sociétés de *lichtensteini* (différence avec probabilité $< 0,001$ pour les années 5, 6, 7 et 8). Des recensements dans la région parisienne (PLATEAUX, 1983) ont montré que *parvulus* possédait aussi des ef-

fectifs inférieurs à ceux de *nylanderi* en phase de maturité. On peut imputer cela pour une part à la longévité des ouvrières de *nylanderi*, pour une autre part à la fécondité de la reine de cette espèce (qui possède quatre ovarioles par ovaire, celles des autres espèces n'en possédant que trois, selon PLATEAUX, 1979). Cependant, cette fécondité de la reine de *nylanderi* se montre au début la plus faible et n'atteint sa plénitude que dans les sociétés bien peuplées, souvent âgées de plus de six ans.

Quelques reines sont produites "accidentellement" durant les années 2 et 3 (et 4 chez *nylanderi*). Il s'agit principalement d'individus élevés par des sociétés ayant acquis précocement un effectif nombreux d'ouvrières: le pouvoir inhibiteur de la reine étant faible dans sa jeunesse et croissant avec l'âge (PLATEAUX, 1971), il arrive qu'il ne suffise pas à empêcher l'élevage de deux ou trois reines par des ouvrières trop nombreuses dès les premières années. On relève aussi des cas de mort prématurée de la reine suivie d'une production de jeunes reines.

c) Fin des sociétés et longévités:

La reine de *nylanderi* vit environ quinze ans (PLATEAUX, 1980), le record observé (D22AGA) étant celui d'un reine de dix-huit ans (octobre 1964 à octobre 1982), morte en réalité durant son vingtième hivernage. Après la mort de la mère, la société survit, dans la nature, un an ou deux (à la rigueur trois) en produisant des mâles. Les sociétés de *parvulus* et de *lichtensteini* survivent également à leur mère en produisant des mâles, mais avec une moindre durée, surtout chez *parvulus*. En élevage, deux reines de *parvulus* ont vécu onze ans, deux autres dix ans, d'autres moins longtemps (élevage parfois defectueux). La longévité moyenne de la reine de *parvulus* doit être de dix ans environ. Une reine de *lichtensteini*, récoltée à l'âge probable de six ans, a vécu en élevage neuf cycles, mourant au cours de son dixième hiver de captivité (huit ans après la récolte), soit dans son seizième cycle probable. Une autre a accompli en élevage treize cycles, depuis sa naissance jusqu'à sa fixation douze ans plus tard (août 1985); d'autres ont vécu une dizaine de cycles. On peut estimer la longévité moyenne de la reine de *lichtensteini* à douze à quinze ans.

La longévité moyenne des ouvrières peut être largement dépassée par certains individus. Ainsi, trois ouvrières de *nylanderi* ont accompli sept cycles hiver + été en cinq ans et huit mois (en compagnie de cinq autres, plus jeunes d'un cycle); l'ensemble des huit ouvrières en était au moins à la sixième saison, pondant, malgré cet âge, seize oeufs qui donnèrent cinq larves. Quatre ouvrières de *parvulus* ont vécu quatre ans en hivernant cinq fois. Une ouvrière de *lichtensteini* a vécu au moins cinq cycles pour mourir à plus de cinq ans durant son sixième hiver.

Cette longévité des ouvrières assure en élevage une survie des sociétés plus importante que dans la nature. Ainsi, la reine de *nylanderi* morte durant son vingtième hiver a laissé des ouvrières qui ont accompli jusqu'à un vingt-troisième été. Une reine de *nylanderi* morte durant son douzième hivernage a laissé

des ouvrières qui ont vécu et pondu jusqu'au dix-huitième été. Des sociétés de *parvulus* et de *lichtensteini* ont accompli jusqu'à cinq étés après la mort de la reine (certaines ouvrières pouvant éclore après cette mort).

d) Production totale:

Sept fondations de *nylanderi* ont accompli l'ensemble de leur existence en élevage à peu près sans encombre. La moyenne de leur production totale est donnée dans le tableau 7, avec l'indication des productions de la plus faible et de la plus forte. On y a joint la reconstitution de la production d'une société de *lichtensteini* récoltée probablement durant sa sixième année et ayant réalisé douze cycles en élevage, ainsi qu'une évaluation moins précise de la production de *parvulus*, fondée sur des récoltes et sur l'observation de sept sociétés élevées depuis leur quatrième à sixième année présumée.

TABLEAU 7: Productions totales des trois espèces (quelques intercastes sont comptés ici comme reines).

		ouvrières	reines	mâles	Total
NYLAN	{ moyenne	608	177	380	1165
	{ D22AGA	539	42	140	721
	{ D99LJ	1056	330	784	2170
LICHT	D111 (approximatif)	510	350	440	1300
PARVU	{ (évaluation)	330	100	170	600
		à	à	à	à
		500	150	250	900

La production de *parvulus* se montre la plus faible; celle de *lichtensteini*, unique, donne un ordre de grandeur proche de celle de *nylanderi*. On peut penser que les productions naturelles sont un peu plus élevées, car la constance de la température d'élevage tend à raccourcir la saison de production.

Les récoltes de *nylanderi* dans la nature semblent montrer que la population hivernale d'un nid en phase de maturité est plus proche de deux que de trois productions annuelles d'ouvrières. Cela s'explique par le fait que, dans la nature, une prédation à l'extérieur du nid atteint principalement les ouvrières les plus âgées, tandis qu'aucune prédation n'existe en élevage (hormis des prélèvements exceptionnels).

Il est connu que la production de mâles chez *nylanderi* procède essentiellement des oeufs pondus par les ouvrières (PLATEAUX, 1970, 1981). Il en est probablement de même pour les deux autres espèces, bien que les ouvrières de *parvulus* soient moins pondeuses que celles de *nylanderi*.

DISCUSSION

On sait que *nylanderi* supporte mal les températures permanentes de 30°C ou davantage (PLATEAUX, 1983). Aussi, par leurs exigences thermiques, les deux espèces *nylanderi* et *lichtensteini* sont-elles inaptes à cohabiter dans un même biotope en été, *lichtensteini* se limitant aux biotopes chauds de type méditerranéens, *nylanderi* ne les supportant pas. *L. parvulus* cohabite largement avec *nylanderi* dans les sous-bois de l'île-de-France, tout en montrant sur celle-ci un léger retard de métamorphose (environ une semaine); les deux espèces cohabitent aussi dans des sous-bois de Dordogne. Peut-être *lichtensteini* cohabite-t-elle parfois avec *parvulus*, puisque les deux espèces ont été récoltées à quelques centaines de mètres l'une de l'autre en Dordogne; on les trouve toutes deux en Provence, mais non nécessairement dans les mêmes biotopes. Ecologiquement, *parvulus* se montre intermédiaire entre la méditerranéenne *lichtensteini* et la nordique *nylanderi*.

La fécondité de la fondatrice de *nylanderi* s'élève plus lentement et la phase de production de sexués vient plus tard que chez *lichtensteini* et *parvulus*. Le seuil numérique de l'effectif d'ouvrières nécessaire à l'élevage de reines est de l'ordre de la centaine pour *nylanderi*, de la cinquantaine pour les deux autres.

La longévité de *parvulus* est la plus faible de toutes. Dans les biotopes où elle cohabite avec *nylanderi*, cette espèce apparaît plus mobile, avec des sociétés plus petites et plus éphémères et une production de reines plus précoce que *nylanderi*; au niveau des sociétés, *parvulus* manifeste une stratégie démographique davantage de type r, *nylanderi* étant davantage de type K. Vivant dans des biotopes nettement plus chauds, *lichtensteini* semblerait se rapprocher plutôt de *parvulus* pour la production de reines, plutôt de *nylanderi* pour la longévité des sociétés, mais les températures d'élevage n'ont pas été les plus favorables à son étude.

REFERENCES

- BARONI-URBANI (C.), 1971.- Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. Mem. Soc. entom. Ital., Genova, 50, 1-287.
- BOVEN (J.K. Van), 1947.- Liste de détermination des principales espèces de Fourmis belges (Hymenoptera Formicidae). Bull. et Ann. Soc. entom. Belgique, 83, 163-190.
- BUSCHINGER (A.), 1967.- Verbreitung und Auswirkungen von Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung Leptothorax Mayr (Hymenoptera, Formicidae). Inaugural Dissertation, Würzburg.
- COLLINGWOOD (C.A.), 1979.- The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna entomologica Scandinavica, 8, 1-174. Scand. Science Press.

- ESPADALER GELABERT (X.), 1979.- Citas nuevas o interesantes de hormigas (*Hym. Formicidae*) para España. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 3, 95-101.
- ESPADALER GELABERT (X.), 1980.- Contribución al conocimiento de los Formicidos (*Hymenoptera Formicidae*) del Pirineo catalán. *Resumen de Tesis Doctoral*. Universidad Autonoma de Barcelona.
- MERLE (P. du), 1978.- Les peuplements de Fourmis et les peuplements d'Acridiens du Mont Ventoux. II.- Les peuplements de Fourmis (collab. techn. J.P. MARRO et R. MAZET). *La Terre et la Vie*, Suppl. 1, 161-218.
- PLATEAUX (L.), 1970.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderii* (Förster). I.- Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 12, 373-478.
- PLATEAUX (L.), 1971.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderii* (Förster). II.- Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 13, 1-90.
- PLATEAUX (L.), 1979.- Polymorphisme ovarien des reines de Fourmis *Leptothorax*, variations interspécifiques, infériorité d'hybrides interspécifiques. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 120, 381-398.
- PLATEAUX (L.), 1980.- Dynamique des sociétés de la Fourmi *Leptothorax nylanderii* (Förster). *Colloq. U.I.E.I.S. Sect. Franç., Sénanque*, 1980. *Biologie-Ecologie Méditerranéenne*, (résumé) 7, 195-196.
- PLATEAUX (L.), 1983.- Répartition et compétition sur le terrain des deux Fourmis *Leptothorax nylanderii* et *L. parvulus*. *Coll. Int. U.I.E.I.S. Sect. Franç., Les Eyzies*, 1983. *Act. Coll. Inter. U.I.E.I.S. Sect. Franç.*, 1, 191-201.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 235-241 (1986)

SIMULATION DU NID NATUREL DES FOURMIS PAR DES NIDS ARTIFICIELS PLACES SUR UN GRADIENT DE TEMPERATURE

par

Robert CEUSTERS

*Ecologie et Systématique des animaux
Katholieke Universiteit Leuven
Naamsestraat 59 B-3000 Leuven
(Belgique)*

Résumé: Une méthode d'élevage des fourmis au laboratoire est présentée. Cette méthode respecte les paramètres abiotiques les plus nécessaires auxquels les animaux sont soumis dans la nature. Les résultats obtenus concernent surtout la stratification des fourmis et de leur couvain dans le nid et les différences de morphologie interne liées au phénomène de polyéthisme dans la société.

Mots clés: *Formicidae, technique d'élevage, stratification, polyéthisme.*

Summary: A rearing method for ants in laboratory conditions is presented. This method respects the most necessary abiotic parameters of the natural ant nest. Results concern mainly the stratification of the ants and their brood in the nest and the differences in internal morphology related to the polyethism of the ants in their society.

Key words: *Formicidae, rearing method, stratification, polyethism.*

INTRODUCTION

Même du point de vue écologique, il est indispensable de faire des observations et des expériences au laboratoire et nous savons bien qu'il est parfois délicat de comparer des résultats de terrain et de laboratoire. Les fourmis sont des animaux qui s'adaptent facilement aux circonstances artificielles mais on peut faire des erreurs quand le nid prélevé dans la nature n'est pas complet par le nombre et la composition d'ouvrières et quand on ne respecte pas les paramètres abiotiques les plus nécessaires auxquels les animaux sont

soumis dans la nature.

Il se pose en outre le problème d'accéder à tous les coins du nid sans trop déranger les habitants.

METHODE D'ELEVAGE

A cause des raisons mentionnées, nous avons construit dans notre laboratoire un dispositif qui fournit constamment aux fourmis un espace considérable et un gradient de température et d'humidité. Des nids en plâtre disposés en série sur une table refroidie d'un côté et chauffée de l'autre forment une chaîne d'un mètre et demi (figure 1). Le nid est divisé en cellules qui sont individuellement accessibles. Chaque cellule est couverte par une plaque de verre perforée et une plaque de fermeture. Des cuvettes à eau fournissent un gradient d'humidité perpendiculaire au gradient de température. Chaque cellule possède en outre un thermocouple. Entre les cellules se trouvent des robinets de passage.

Dans cet environnement les animaux peuvent se déplacer à leur gré. Le dispositif permet de conserver des populations durant des années ce qui est utile pour étudier les cycles d'activité et de repos.

On ne perd pas de vue qu'on travaille quand même dans des circonstances artificielles qui changent nécessairement le comportement des animaux.

RESULTATS

Pendant de longues années nous avons pu constater que tous les espèces de fourmis ont leur préférence, aussi bien en ce qui concerne les individus adultes que les différents stades de couvain. Les nombreux résultats concernent surtout la stratification des fourmis et de leur couvain dans le nid et les différences de morphologie interne liées au phénomène de polyéthisme dans la société.

1. Nous prenons à titre d'exemple l'espèce *F. polystena*. De cette espèce, nous avons étudié les préférences de température des reines et des ouvrières et les préférences qu'elles montrent pour leur couvain. Dans l'exemple il s'agit de 3077 observations pour trois nids durant les périodes d'activité, c.à.d. quand le couvain est présent. Les classes considérées sont: ouvrières au repos dans les cellules froides (Wr), reines (Q), oeufs et premier stade larvaire (E), petites larves (L1), larves de taille moyenne (L2), grandes larves (L3) et cocons (P). Les mesures de la position occupée par les classes et des températures sont prises au milieu des cellules ou chambres du nid, c.à.d. sur une ligne de 14 dm, correspondant aux 14 cellules.

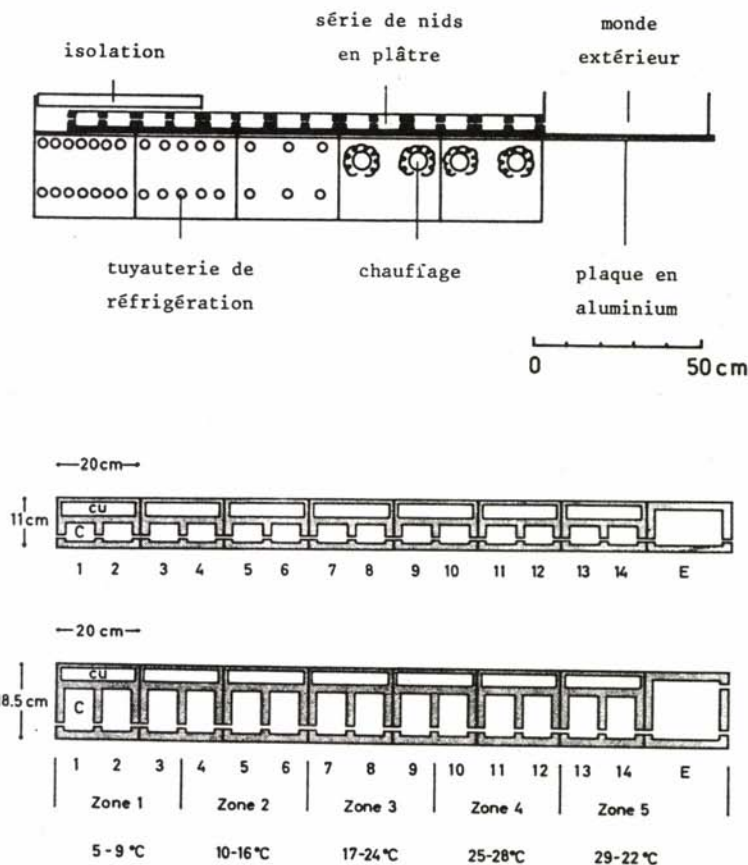


Figure 1: Nid artificiel sur gradient de température pour des espèces de *Formica* (grandes cellules) et de *Lasius* et *Myrmica* (petites cellules); C: cellule, cu: cuvette à eau, E: monde extérieur.

Une analyse canonique discriminante donne les résultats suivants:

Moyennes des classes		
	Position, dm	Température, °C
Wr	4.01	14.0
Q	9.30	22.0
E	10.58	24.2
L1	11.16	25.1
L2	11.65	26.0
L3	12.31	26.7
P	12.48	26.5

Il y a une corrélation position-température quasi absolue de 0.9985 entre les classes. Il existe une fluctuation de température dans les cellules du nid à cause de la technique du gradient, et il y a un retard de réaction des animaux vis-à-vis de cette fluctuation, ce qui s'exprime dans une corrélation globale dans les classes de 0.7884.

Les distances de Mahalanobis entre les classes pour des données standardisées et pour les moyennes sont extrêmement significatives avec P inférieure à 1 millionième. Dans la figure 2 nous avons tracé les cercles de 95 % autour des moyennes.

Les variables canoniques montrent que le premier axe explique la plus grande partie de la variabilité:

	Corrélation canonique	Rapport de la variance
Variable canonique 1	0.86	2.9865
Variable canonique 2	0.14	0.0200

Pour les grandes larves et les cocons le deuxième axe joue un rôle. C'est explicable par le fait que la température du gradient monte jusqu'à la treizième cellule et baisse légèrement ensuite.

2. Depuis les études d'OTTO (1958) et de HOHORST (1972), nous savons que le polyéthisme d'âge des ouvrières s'exprime dans l'état morphologique des ovarioles. Le résultat principal de notre dispositif expérimental montre que cet état morphologique s'exprime également par une stratification spatiale dans le nid de sorte que le nid artificiel simule assez bien la situation naturelle. Dans la figure 3 nous donnons quelques exemples. Chez *F. polyctena*, les jeunes ouvrières éclosent dans les cellules chaudes et font ensuite une migration vers les cellules froides pour une période de repos. Elles sont graduellement recrutées pour le soin du couvain, tout en vieillissant.

Chez *F. sanguinea* la situation est différente. Les jeunes ouvrières sont immédiatement recrutées pour le soin du couvain.

Les *Myrmica* montrent une réactivation des ovarioles pendant les périodes de repos dans les cellules froides. Chez *L. flavus* on rencontre une distribution des ovarioles analogue à celle de *F. polyctena*.

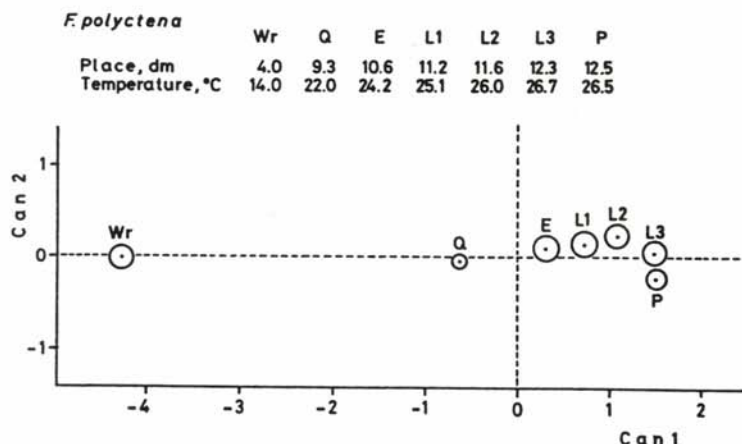


Figure 2: Analyse canonique discriminante pour la position et la température préférées par les reines et les ouvrières et pour les différents stades du couvain chez *F. polycтена*: Wr: ouvrières en repos dans les cellules froides, Q: reines, E: oeufs et larves fraîchement écloses, L1: petites larves, L2: larves de taille moyenne, L3: grandes larves, P: cocons. Les premier (Can 1) et deuxième (Can 2) axes canoniques pour les données standardisées sont indiqués. Les moyennes pour la position et la température des différentes classes non standardisées se trouvent en haut, les moyennes standardisées avec un cercle de probabilité de 95 % se trouvent dans le graphique.

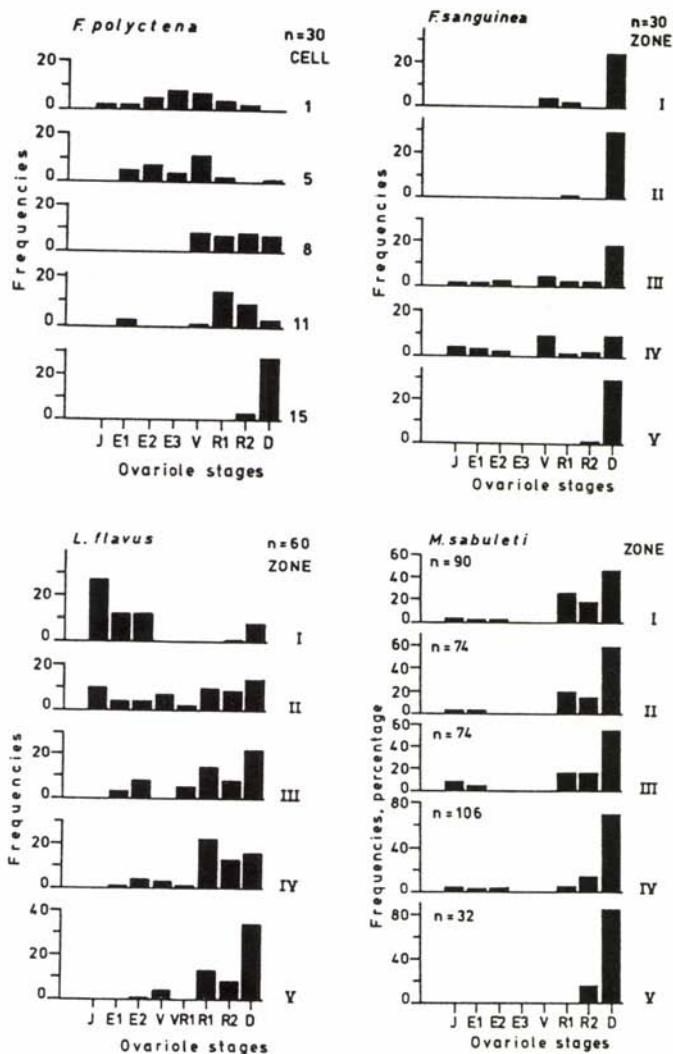


Figure 3: Distribution des stades de développement des ovarioles dans les différentes zones du nid chez *F. polyctena*, *F. sanguinea*, *L. flavus* et *M. sabuleti*; J: stades jeunes, E: stades à ovocytes, V: stades pleinement développés, R: stades de réduction des ovocytes, D: stades dégénérés.

CONCLUSIONS

La distribution des fourmis dans le nid naturel exprime l'état fonctionnel des ouvrières. Il est nécessaire de respecter cette distribution en faisant des expériences au laboratoire, surtout dans des expériences éthologiques. Le dispositif décrit s'est montré très efficace pour élucider les caractéristiques des groupes d'ouvrières dans le nid, non seulement pour l'état des ovarioles mais aussi pour l'aspect des glandes exocrines et du corps adipeux qui sont en relation avec le développement des ovaires.

BIBLIOGRAPHIE

- HOHORST B, 1972. - Entwicklung und Ausbildung des Ovarien bei Arbeiterinnen von *Formica (Serviformica) rufibarbis* FABRICIUS (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 19, 4: 389-402.
- OTTO D., 1958. - Ueber die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis* minor GOESSW. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Wiss. Abh. Detsch. Akad. Landwirtschaftswiss.* 30, Berlin.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 243-259 (1986)

RETOUR AU NID ET MECANISMES D'ORIENTATION
CHEZ LES OUVRIERES DE LA FOURMI ROUSSE DES BOIS
SUR L'AIRE D'AFFOURAGEMENT D'UNE COLONIE POLYCALIQUE

par

V. FOURCASSIE

*Unité Associée au C.N.R.S. n° 664
Laboratoire de Neuroéthologie
Université Paul Sabatier
31062 Toulouse (France)*

Résumé: Des groupes d'ouvrières d'origine diverses (nids, castes) ont été lâchées à différents emplacements du territoire d'une colonie polycalique. Les directions moyennes de fuite obtenues sont comparées à la direction du nid dont elles sont originaires.

Pour chacun de ces emplacements, des fourmis étrangères au site et considérées comme témoin furent systématiquement dans une direction géographique S.O. Pour les ouvrières fréquentant le site expérimental les résultats diffèrent en fonction du nid d'appartenance. Lorsque celui-ci est entouré de nombreux repères terrestres potentiels, les fourmis enfuient alors de façon significative dans sa direction. Les repères pourraient faciliter la mémorisation de la configuration de l'environnement qui entoure le nid. Les expériences effectuées avec des fourmis se déplaçant sur les pistes suggèrent que les ouvrières utilisent plutôt un repérage de type visuel sur les objets terrestres lorsque cela est possible, plutôt qu'un autre type de repérage, astronomique ou chimique par exemple.

Une étude préliminaire des mécanismes d'orientation mis en jeu lors du retour au nid, menée au niveau individuel, met en évidence l'existence de différences interindividuelles dans l'utilisation possible de ces mécanismes. Certains individus peuvent utiliser des repères astronomiques (position du soleil ou direction de la lumière polarisée). Il est suggéré, avec d'autres auteurs, que les différences observées

seraient liées à l'âge et/ou à l'expérience antérieure de l'individu.

Les résultats obtenus sont discutés dans une perspective écoéthologique.

Mots-clés: *Formicidae*, *Formica*, orientation, écoéthologie.

Summary: Homing performance and orientation mechanisms of the workers of the red wood ant on the foraging area of a polycolony.

Workers of varied origins (nests, trails) have been released at different places on the territory of a polycolony. The mean homing directions are compared to the direction of the nest from which the individuals are originating.

For each release point, ants collected on a foreign nest not belonging to the supercolony and thus considered as control flee systematically southwestwards. Experiments carried out with workers belonging to the supercolony and frequenting the experimental site show different results according to the nest of origin. When the mound is surrounded by numerous potential terrestrial cues, the ants flee significantly in its direction. The memorization of the configuration of the nest whereabouts could be facilitated by these cues. Experiments with ants captured on the trails as they were moving from a nest to another, suggest that workers orient preferentially to terrestrial rather to astronomical or chemical cues.

A preliminary study of the orientation mechanisms involved in the homing lay down individual differences in the possible use of these mechanisms. Some individuals orient to astronomical cues (sun's position or polarization pattern of the sky). It is suggested with others authors that the observed differences could be related to the age and/or the earlier experience of the individuals. The results are discussed from an ecoethological point of view.

Key-words: *Formicidae*, *Formica*, orientation, ecoethology.

INTRODUCTION

Le problème du retour au nid chez la fourmi intéresse depuis longtemps les myrmécologues (BRUN, 1914; CORNETZ, 1914; SANISCHI, 1913) et fait l'objet dans certains cas de recherches approfondies (WEHNKE, 1972 sur *Cataglyphis bicolor*). Le genre *Formica* se prête tout particulièrement à ce type d'étude. Il regroupe en effet des espèces dont les ouvrières

semblent disposer de mecanismes d'orientation a modalites multiples. Au cours des activites exterieures, celles-ci se deplacent soit sur des pistes bien nettes partant du nid, soit de facon isolee sur l'aire d'affouragement. Il est probable qu'elles utilisent alors plusieurs types de reperes simultanement (SCNEIKLA, 1953).

Les ouvrieres de Formica polyctena sont capables de suivre une piste artificielle tracee a l'aide du contenu de l'ampoule rectale preleve sur plusieurs individus (HORSTMANN, 1976; HENQUELL, 1976). Les fourrageuses des especes Formica rufa et Formica aquilonia se guident sur les reperes terrestres de l'environnement (JANDER, 1957; ROSENGREN, 1971). Elles possedent en effet des yeux composes comportant un grand nombre d'ommatidies, ce qui leur permet d'avoir une bonne vision des formes (VOSS, 1967).

En l'absence de reperes terrestres les ouvrieres s'orientent soit par rapport a l'astre solaire, soit lorsque celui-ci est absent par rapport a la direction de la lumiere polarisee (JANDER, 1957; ROSENGREN, 1971). Au cours de leurs deplacements nocturnes, il semble qu'elles puissent egalement utiliser la lune (JANDER, 1957). Cependant ROSENGREN (1971) observe que la fidelite a la piste est conservee la nuit meme par temps couvert. La declivite du terrain pourrait alors offrir un indice supplementaire au repereage spatial (MARKL, 1964 chez Formica polyctena). Il semblerait enfin que dans l'obscurite complete une orientation de type kinesthetique basee sur les informations proprioceptives perçues lors des trajets precedents puisse intervenir (COSENS & TOUSSAINT, 1985). Ces informations permettent a la fourmi d'integrer les directions des differentes parties du trajet ("Vektorintegration" SCHÖNE, 1983; "dead reckoning strategy" WEHNER, 1983). Les ouvrieres evaluerient egalement les longueurs des portions de trajet par des procedes qui restent encore inconnus.

La plupart de ces recherches ont ete menees soit en laboratoire, soit dans des conditions semi-naturelles, l'animal se deplacant sur un territoire dont les limites sont fixees par l'experimentateur. Notre travail constitue une approche ecoethologique du probleme de l'orientation chez la fourmi rousse des bois. Le retour au nid est etudie dans l'environnement naturel de l'animal et les resultats sont relies d'une part aux caracteristiques structurales du milieu, d'autre part aux conditions meteorologiques regnant au cours des experiences.

Dans un premier temps nous avons examine, pour differents sites d'origine des fourmis (nids, pistes), les performances dans le retour au nid lorsque les ouvrieres sont lachees a divers emplacements de

leur territoire. Puis, au cours d'une recherche préliminaire, les mécanismes d'orientation mis en jeu lors du retour au nid ont été étudiés, ainsi que les différences interindividuelles qui pouvaient apparaître dans l'utilisation de ces mécanismes.

MATERIEL ET METHODES

1) Description du site expérimental et de la colonie d'étude (Fig. 2)

Le site expérimental se trouve dans les Hautes Pyrénées, à une altitude de 1600 mètres. La colonie polycalique qui a fait l'objet de nos recherches se situe dans une vaste clairière s'étirant en pente descendante suivant l'axe Sud-Nord au milieu d'une forêt de conifères. Elle est traversée suivant ce même axe par un cours d'eau qui forme un méandre dans sa partie inférieure. C'est à ce niveau que se situe le nid principal de la colonie polycalique, sur la rive gauche du ruisseau, au pied d'un bosquet d'arbres. Sept autres nids se trouvent disséminés à une centaine de mètres de là, sur la lisière occidentale de la clairière. Un seul nid (N2) se situe sur la rive droite à laquelle les fourmis accèdent grâce à un aulne couché en travers du ruisseau et qui fait office de pont.

Trois raisons nous portent à dire que le nid N1 est un des nids principaux, sinon le nid principal de la supercolonie:

- il s'agit du nid le plus gros en volume
- c'est le nid où on observe le plus d'activité
- de ce nid partent des pistes de fourrage nombreuses qui vont soit vers des arbres (alimentation glucidique), soit vers des aires de récolte d'insectes (alimentation protidique).

Les nids sont reliés entre eux par des pistes souvent bien nettes. Le tracé des pistes est resté stable entre les années 1984 et 1985, avec cependant des fortes variations dans la fréquentation. La saison d'activité s'étale entre le mois de Mai et le mois de Novembre. Pendant cette période l'activité est essentiellement diurne en raison des basses températures et de l'humidité élevée à cette altitude.

2) Méthodes

Nous avons utilisé la méthode des déplacements passifs qui est une méthode classique dans les travaux sur l'orientation appliquée aussi bien aux insectes (BEUGNON, 1983) qu'aux petits mammifères (JAMMON, 1982). L'animal est prélevé en un lieu donné et est transporté passivement dans l'obscurité jusqu'à un site de lâcher fixé par l'expérimentateur ou il est libéré sur une plate-forme horizontale à environ 40cm du sol. Deux dispositifs expérimentaux ont été utilisés suivant que les fourmis sont lâchées en groupe ou bien individuellement.

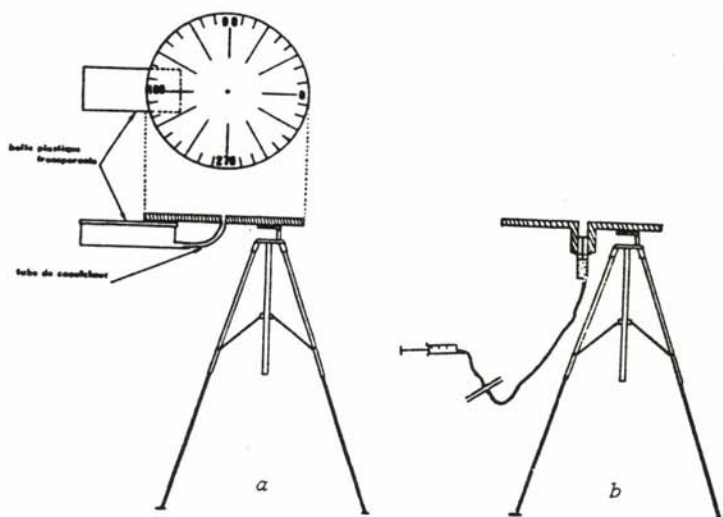


Figure 1: Dispositifs expérimentaux a) Lâcher groupé
b) Lâcher individuel

a) Lâcher en groupe (Fig. 1a)

Les ouvrières sont capturées puis enfermées dans une boîte en plastique transparente qui est fixée sous la plate-forme; la boîte est reliée au centre de cette dernière par un tuyau de caoutchouc. Afin d'éviter tout repérage chimique, la surface de la plate-forme est, avant chaque expérience, recouverte par un peu de litière prélevée sur le dôme dont la fourmi est originaire, la totalité de la surface étant ainsi marquée par l'odeur de la colonie. Pour chaque lâcher les directions de fuite de 25 à 100 fourmis ont été notées.

b) Lâcher individuel (Fig. 1b)

L'individu est placé au centre de la plate-forme sur un piston actionné à distance par l'expérimentateur. Dix essais sont effectués par individu. Un temps de latence de 30 s maximum est accordé aux individus pour chaque essai.

Ces deux dispositifs permettent de relever des directions initiales de fuite et de les mettre en corrélation avec certaines zones de l'environnement. Pour chaque expérience, les statistiques circulaires de BATSCHELET (1981) ont été appliquées pour calculer un vecteur moyen dont la valeur angulaire (0° à l'est, sens antihoraire) indique la direction moyenne de fuite, et dont la longueur, comprise entre 0 et 1 est fonction de la concentration de la distribution autour de cette direction moyenne. Le test de Rayleigh permet de tester la signification de cette direction. Le V-test précise l'existence d'une différence entre la

direction moyenne observée et une direction théorique donnée, dans notre cas le nid.
Toutes les expériences se sont déroulées entre 8h et 18h T.U.

RESULTATS

1) Performances dans l'orientation initiale du trajet de retour au nid

Toutes les expériences exposées dans cette partie ont été effectuées par la méthode des lâchers groupés, par un temps clair et un ciel relativement dégagé.

Nous nous sommes tout d'abord demandé si, pour chaque site de lâcher, les fourmis ne manifestaient pas une préférence spontanée pour certaines parties de l'environnement ceci étant uniquement du aux caractéristiques intrinsèques de ces zones (hauteur anulaire, réflectance, etc ...). Nous avons donc procédé à des lâchers d'ouvrières provenant d'un nid situé à la lisière occidentale de la clairière et n'appartenant pas à la colonie polycalique.

La Fig. 2 présente les résultats. Les distributions des directions de fuite sont significativement orientées dans une direction S.O.. c'est à dire dans le sens ascendant de la pente et vers la masse montagneuse située du Sud à l'Ouest et dont les sommets culminent à 2000 mètres. Il y a donc une préférence spontanée pour cette direction.

L'expérience a été répétée avec des fourmis prélevées directement sur le dôme du nid N1. Lorsque le site de lâcher se trouve sur la rive gauche, de façon générale, les directions initiales du trajet de retour sont significativement dirigées vers le nid. Sur la rive droite cette bonne performance n'est pas conservée au delà d'une dizaine de mètres (Fig. 3), les fourmis empruntent alors une direction Sud se rapprochant de la direction S.O. que l'on observait précédemment avec des fourmis étrangères au site.

Lorsque les ouvrières sont prélevées sur le dôme du nid N2, pour un point de lâcher sur sept seulement, les directions de fuite ne sont pas dirigées vers le nid, même lorsque celui-ci est proche (Fig. 3).

Enfin une dernière expérience a été effectuée avec des fourmis capturées sur les pistes. Pour les pistes reliant N1 à N2 et N1 à N3, les ouvrières fuient vers le nid N1, quel que soit le sens dans lequel elles circulaient avant capture, et que le point de lâcher se trouve sur les pistes ou à quelques mètres de celles-ci. En ce qui concerne la piste N3-N4 les résultats sont moins significatifs, mais il semble qu'une tendance se manifeste pour la direction du nid N4 (Fig. 4 et 5).

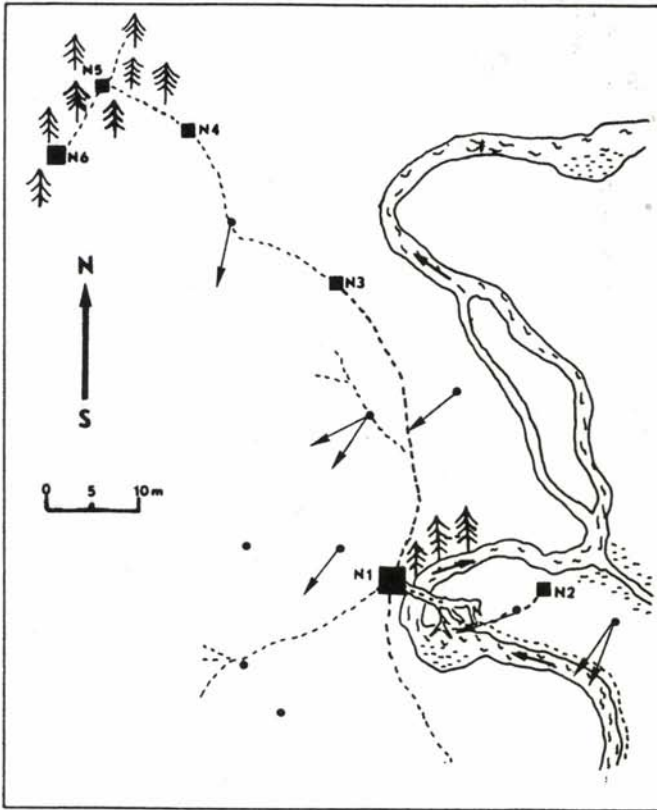


Fig 2: Lâchers effectués avec des fourmis étrangères au site
 Point de lâcher: ■ Nid; --- Pistes; les flèches indiquent les directions moyennes de fuite des animaux.
 Leur longueur est liée au seuil de signification indiqué par le test de Rayleigh: \rightarrow $p=5\%$ \rightarrow $p=2\%$
 \rightarrow $p=1\%$ \rightarrow $p<.1\%$

2) Mécanismes d'orientation

a) Fourmis capturées sur le dôme (Fig. 6)

Des fourmis prélevées sur le dôme du nid N1 sont lâchées à l'emplacement 4 (Fig. 4) par la

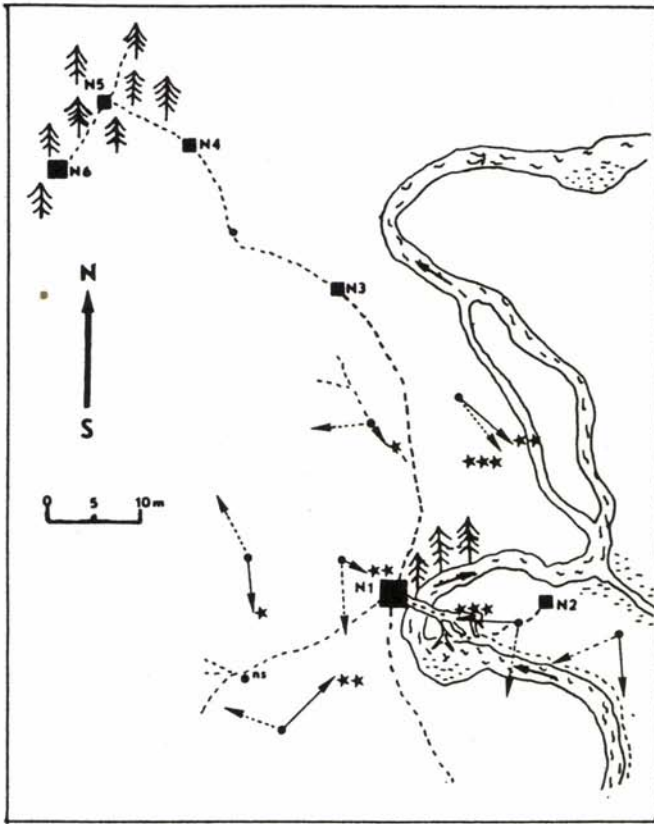


Fig 3: Flèches pleines : fourmis en provenance de N1
 Flèches pointillées: fourmis en provenance de N2
 Le nombre d'étoiles indique le seuil de signification
 donné par le V-test avec Direction Théorique de Fuite
 =direction du nid d'origine.
 * $p=5\%$ ** $p=1\%$ *** $p<.1\%$ n.s.= non significatif
 (Autres notations voir Fig. 2)

méthode des lâchers groupés. Dans l'expérience A (Fig. 6) l'environnement reste visible: les fourmis s'orientent de façon significative vers leur nid. Dans l'expérience B (Fig. 6) un cache de 20cm de haut est disposé à la périphérie de la plate-forme de façon à masquer tout repère terrestre éventuel. On obtient une distribution uniforme qui dénote l'absence d'une direction de fuite commune à tous les individus.

Ces deux expériences sont répétées en pratiquant cette fois des lâchers individuels.

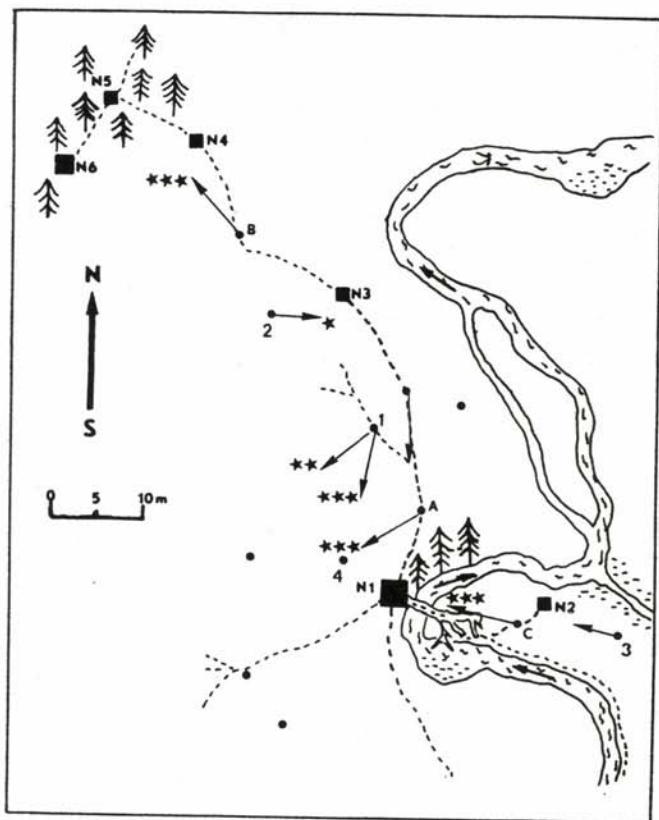


Fig 4: Fourmis circulant sur les pistes inter-nids dans le sens $N1 \rightarrow N3$, $N3 \rightarrow N4$, $N1 \rightarrow N2$.

Remarque: emplacement 1 \rightarrow ouvrières capturées en A
 emplacement 2 \rightarrow ouvrières capturées en B
 emplacement 3 \rightarrow ouvrières capturées en C
 (Autres notations voir Fig. 2)

En l'absence de cache (Exp A - Fig. 6) deux fourmis sur cinq ont des directions moyennes de fuite significatives (tableau 1) et parmi celles-ci une seule s'oriente dans la direction du nid N1. Lorsque l'environnement est masqué (Exp B - Fig. 6) aucun individu ne maintient de direction particulière.

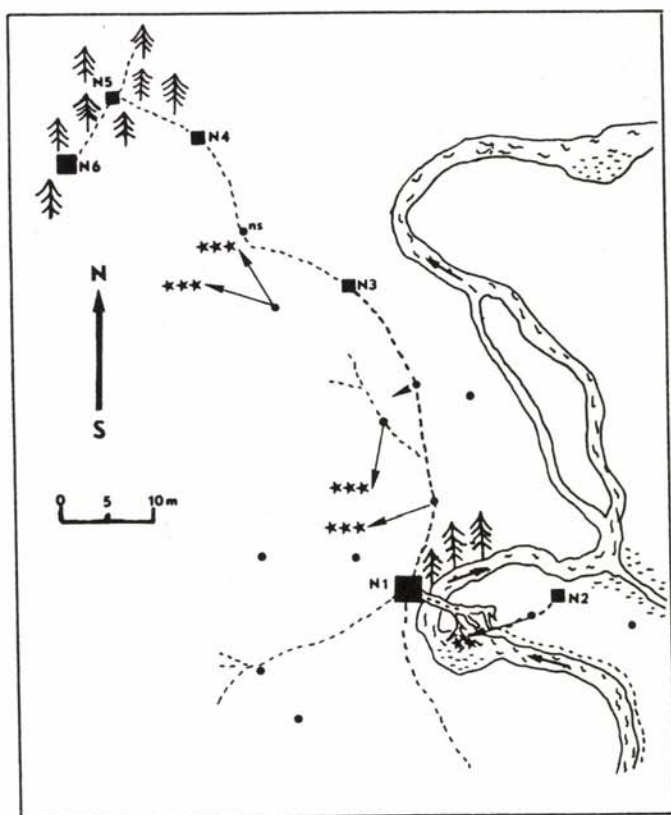


Fig 5: Fourmis circulant sur les pistes inter-nids dans le sens $N3 \rightarrow N1$, $N4 \rightarrow N3$, $N2 \rightarrow N1$.
(Notations voir Fig. 2, remarques voir Fig. 4)

b) Fourmis capturées sur les pistes (Fig. 7)

Dans l'expérience C (Fig. 7) les fourmis sont capturées en A (Fig. 4) alors qu'elles circulaient de $N1$ vers $N3$. Le site de lâcher se trouve en I (Fig. 4) à quelques mètres de la piste.

		● 1	φ 2	• 3	★ 4	• 5
SANS CACHE (Exp A)	N	10	10	10	10	9
	R	.9	.489	.617	.066	.454
	$\bar{d} \pm$	206 ± 25	57 ± 48	298 ± 50	124 ± 78	11 ± 59
	Rayleigh	P < .1%	P = 8%	P = 2%	NS	NS
	V-test	NS	NS	5% > P > 1%	NS	NS
AVEC CACHE (Exp B)	N	9	10	9	10	10
	R	.144	.31	.446	.482	.099
	$\bar{d} \pm$	165 ± 74	75 ± 67	3.5 ± 60	11 ± 58	114 ± 76
	Rayleigh	NS	NS	NS	P = 10%	NS
	V-test	NS	NS	NS	NS	NS

Tableau I (cf. Fig. 6)

		● 1	φ 2	○ 3	★ 4	• 5
SANS CACHE (Exp C)	N	10	10	8	10	10
	R	.39	.78	.19	.277	.755
	$\bar{d} \pm$	265 ± 63	234 ± 38	10 ± 72	175 ± 68	305.5 ± 40
	Rayleigh	NS	P < .1%	NS	NS	.2% > P > 1%
	V-test	NS	.5% > P > 1% (N1)	NS	NS	.5% > P > 1% (N1)
AVEC CACHE (Exp D)	N	7	5	9	10	4
	R	.11	.926	.677	.696	.984
	$\bar{d} \pm$	217 ± 76	308 ± 22	315 ± 48	68 ± 44	180 ± 10
	Rayleigh	NS	P < .1%	P = 2%	P = .5%	P = 8%
	V-test	NS	.1% > P > .01% (N1)	5% > P > 1% (N1)	.1% > P > .01% (N3)	NS

Tableau II (cf. Fig. 7)

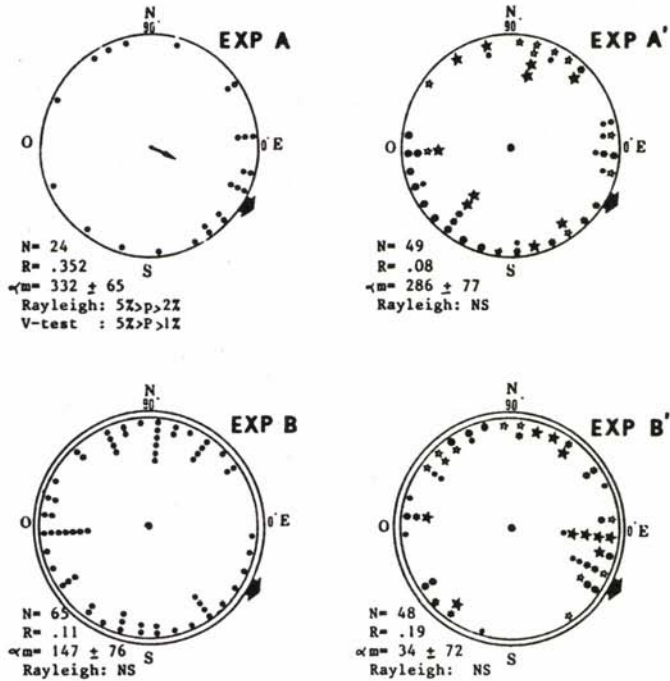


Fig 6: Fourmis capturées sur le dôme du nid N1 et lâchées en 4 (voir Fig.4). Distribution des fréquences d'orientation par classes de 10° . Le deuxième cercle à la périphérie du graphe correspond à l'emplacement du cache de l'environnement terrestre. Exp A et B: lâchers groupés. Exp A' et B': lâchers individuels. N= nombre de directions de fuite
 R= longueur du vecteur moyen ($0 < R < 1$) représenté par la flèche à l'intérieur du diagramme (lorsque seuil de signification du Rayleigh $\leq 5\%$). α_m =angle moyen d'orientation \pm déviation angulaire. V-test: seuil de signification du V-test avec Direction Théorique de Fuite= direction du nid N1 (Est à 0° ; sens antihoraire) désignée par

Lorsqu'elles sont libérées en groupe elles ne fuient de façon significative dans la direction du nid N1 que dans le cas où les repères terrestres restent visibles (Exp C et D - Fig. 7). Dans le cas de lâchers individuels, en l'absence de cache deux fourmis sur cinq ont une orientation initiale moyenne dirigée vers N1 (Exp C - tableau 11).

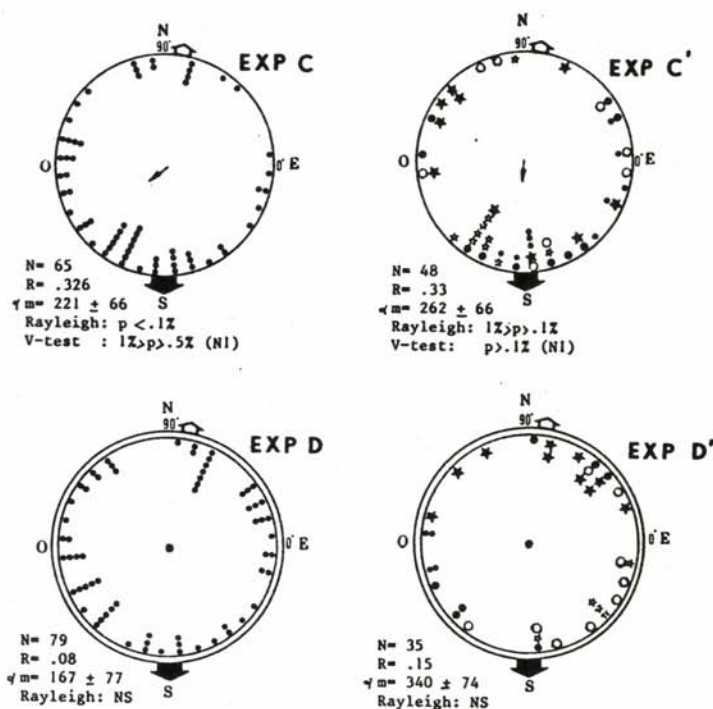


Fig. 7: Fourmis capturées en A alors qu'elles circulaient de N1 vers N3, et lâchées en 1 (voir Fig. 4). Exp C et D: lâchers groupés. Exp C' et D': lâchers individuels.
 direction du nid N1 direction du nid N2
 Pour le V-test est indiqué entre parenthèses le nid pour lequel le test est significatif.
 (Autres notations voir Fig. 6)

DISCUSSION

Des fourmis étrangères à la colonie polycarrique étudiée et ne fréquentant pas le site expérimental s'orientent suivant une direction géographique à peu près constante, quel que soit l'emplacement du site où elles sont lâchées. BESANÇON & BEUGNON (1982) obtenaient des résultats semblables chez *Formica rufa*. Il reste à préciser la nature des mécanismes d'orientation qui interviennent dans la maintien de cette direction.

Des ouvrières capturées sur le dôme du nid N1 et lâchées à des emplacements distants de ce nid de moins de 20 mètres ont des directions de fuite significativement dirigées vers celui-ci. Elles font donc appel à une mémoire de l'environnement qui entoure leur nid, leur permettant de se situer immédiatement dans l'espace. ROSENGREN (1971, 1977a) dans ses travaux sur la fidélité aux pistes avait déjà montré l'existence d'une telle mémoire des lieux. Par contre les fourmis capturées sur le dôme du nid N2, bien que fuyant toujours dans une direction donnée de l'espace, ne s'orientent qu'exceptionnellement vers leur nid d'origine. Ceci serait vraisemblablement dû au fait que le nid N1 est entouré d'un plus grand nombre de repères potentiels (bosquet d'arbres) que le nid N2. C'est le cas aussi du nid N4, situé en lisière de forêt et vers lequel les fourmis capturées sur la piste N3--N4 ont tendance à se diriger. Il est probable que, suivant leur nid de capture ou de destination, les ouvrières utilisent soit un repérage de type visuel sur les objets terrestres, soit un autre type de repérage, astronomique ou chimique par exemple, lorsque les repères terrestres sont peu nombreux (HURSTIMANN, 1976). Il semblerait que lorsque cela est possible le premier type de repérage prédomine sur les autres. Ainsi quel que soit le sens dans lequel dans lequel ils circulaient avant capture, les individus prélevés sur les pistes N1--N3 ou N1--N2, fuient dans la direction de N1 lorsqu'ils sont lâchés sur le dispositif expérimental. Cependant cela ne signifie pas qu'elles ne peuvent pas utiliser les autres types de repérage. L'expérience D' montre que trois ouvrières sur cinq peuvent s'orienter lorsque seule la vision du ciel est possible. Elles prennent alors aussi bien la direction du nid N1 que celle du nid N3. La même expérience répétée en utilisant la méthode des lâchers groupés (Exp D) indique l'absence d'une direction de fuite commune à tous les individus en l'absence de repères terrestres. D'autre part, dans ces conditions, les ouvrières ne sont capables de maintenir une direction que lorsqu'elles ont effectué un trajet actif avant leur capture. Ainsi, aucune des fourmis prélevées directement sur le dôme ne manifeste de comportement de fuite orientée lorsque seule la vision du ciel est possible. Un trajet actif est donc nécessaire pour associer la position de l'astre solaire et la direction de la lumière polarisée à la direction du nid.

Il existe des différences interindividuelles dans la possibilité d'utilisation des mécanismes d'orientation autres que terrestres. Les différences pourraient être liées à l'expérience antérieure de l'individu et/ou à l'âge de celui-ci. En effet les

expériences de ROSENGREN (1971, 1977a, 1977b) et d'HENQUELL & ABDI (1981) suggèrent qu'il existe un apprentissage dans l'utilisation des mécanismes d'orientation, les jeunes fourmis se contentant d'abord de suivre les traces chimiques déposées par les fourmis plus âgées ("fourmis vétérans" ROSENGREN, 1971; "fourmis observatrices" ZAKHAROV, 1980) et plus expérimentées, puis apprenant peu à peu à se guider sur les repères terrestres et enfin à utiliser les repères astronomiques. On peut penser que cet apprentissage serait facilité par la présence de nombreux repères terrestres potentiels. Une localisation plus aisée permettrait une extension de l'aire d'attournement et ceci entraînerait à son tour un développement plus important du nid. Ainsi la croissance démographique d'une colonie serait favorisée non seulement par la proximité de sources de nourriture, de matériaux de construction, et de conditions abiotiques adéquates (température, humidité, ensoleillement) mais également indirectement par la présence de repères terrestres potentiels autour du nid.

Remerciements: Nous tenons à remercier le Dr. G. Beugnon et le Prof. R. Campan pour la lecture et la discussion du manuscrit.

REFERENCES

- BATSCHLET E., 1981. - Circular statistics in biology, Academic Press, 371 pp.
- BESANÇON F., BEUGNON G., CAMPAN R., 1982. - Observations préliminaires sur l'orientation des ouvrières de *Formica* après un déplacement actif ou passif. In: La communication chez les sociétés d'insectes, Colloque International U.I.E.I.S., Section française, Bellaterra 1982, 237-238.
- BEUGNON G., 1983. - Terrestrial and celestial cues in visual orientation of the wood cricket *Nemobius sylvestris* (Bosc). Biol. Behav. 8, 159-169
- BRUN R., 1914. - Die Raumorientierung des Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen, Jena, Gustav Fischer, 234 pp.
- CORNETZ V., 1914. - Les explorations et les voyages des fourmis, Paris Flammarion, 189 pp.
- HENQUELL D., 1976. - Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelle. Ins. Soc. 23, 577-583.

- HENQUELL D., ABDI H., 1981. - Influence respective des repères visuels et des repères chimiques dans l'orientation de Formica polyctena au cours de l'exploitation d'une source de nourriture. Ins. Soc., 28, 47-66.
- HORSTMANN K., 1976. - Über die Duftspur-orientierung bei Walameisen (Formica polyctena, Foerster). Ins. Soc., 23, 227-242.
- JAMMON M., 1982. - Capacité d'orientation et exploitation de l'espace chez Anodemus sylvaticus en camargue. Thèse de Doctorat 3ème cycle. Université d'Aix-Marseille II.
- JANDER R., 1957. - Die optische Richtungsorientierung des roten Waldameise (Formica rufa L.). Zeitschr. Verol. Physiol., 40, 162-238.
- MARKL H., 1964. - Geomenotaktische Fehlorientierung bei Formica polyctena Foerster. Zeitschr. Verol. Physiol., 48, 552-586.
- ROSENGREN R., 1971. - Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus Formica (Hymenoptera-Formicidae). Acta Zool. Fenn., 133, 1-106.
- ROSENGREN R., 1977a - Foraging strategy of the wood ant Formica polyctena. I. Age polyethism and topographic traditions. Acta Zool. Fenn., 149, 1-30.
- ROSENGREN R., 1977b. - Foraging strategy of the wood ant Formica polyctena. II. Retention of fidelity to routes during nocturnal foraging and through the hibernation period. The question of diel periodicity. Acta Zool. Fenn., 150, 1-30.
- SANTSCHI F., 1913 - Comment s'orientent les fourmis. Revue Suisse Zool., 21, 347-426.
- SCHNEIRLA T.C., 1953 - Modifiability in insect behaviour. In: Roeder K.D., Insect Physiology. New York, 723-745.
- SCHÖNE H., 1983. - Orientierungskonzepte: geschichtliches und aktuelles. Naturwissenschaften, 70, 342-348.
- VOSS C., 1967. - Über das Formensehen der roten Waldameise (Formica rufa Gruppe). Zeitschr. Verol. Physiol., 55, 225-254.
- WEHNER R., 1972 - Visual orientation performance of desert ants Cataglyphis bicolor, towards astronomotactic direction and horizon landmarks. Proc. AIBS Symp. Animal Orientation and Navigation. Ed. by S.R. Galler & al., 421-436.
- WEHNER R., 1983 - Celestial and terrestrial navigation: human strategies-insect strategies. In: Neuroethology and behavioral Physiology. Ed. by F. Huber & H. Markl. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 366-381.

ZAKHAROV A.A., 1980. - Observer ants: storers of foraging area information in Formica rufa L. (Formicidae, Hymenoptera). Ins. Soc.. 27.203-211.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 261-272 (1986)

A PROPOS DE FOURMIS DE LA CORSE

par

Janine CASEVITZ-WEULERSSE

Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée
45 rue de Buffon, 75005 Paris (France)

Résumé : Depuis 1974 des prospections en Corse ont permis de trouver 6 espèces nouvelles pour l'île et un Leptothorax nouveau pour la science : L. melas (cf. Espadaler et al., 1984). Le nombre actuel d'espèces de Corse s'élève donc à 74. L'utilisation de méthodes propres à la recherche des endogées a permis de reprendre des espèces rares et de préciser la répartition d'espèces moins rares qu'on ne le pensait. Quelques inventaires dans des îlots de la côte ouest ont montré la nette dominance de Lasius emarginatus dans ces biotopes particuliers. L'auteur insiste sur la nécessité de multiplier les inventaires en diversifiant les méthodes de récolte, en particulier dans les régions de montagne très riches en espèces, et sur le manque de clarté dans la systématique de nombreux genres.

Mots-clé : Corse, fourmis, inventaires, espèces nouvelles, recherche des espèces endogées.

About some ants from Corsica - Summary : Since 1974, further investigations in Corsica provided 6 new ants species for the Island : Stenamma sp. (M.H. Debouge et Ch. Gaspar, 1983) Aphaenogaster pallida, Strongylognathus testaceus, Camponotus fallax, Lasius flavus myops, Lasius bicornis, and a new one previously described as Leptothorax : L. melas (X. Espadaler and al., 1984). Now, the total amount of species for Corsica is 74. Specific methods for collecting invertebrate underground fauna have been used with success and permitted to take again some uncommon species (Leptanilla revelieri, Epitritus argiolus, Smithistruma baudueri).

The large distribution of some other species, previously considered as rare, has been pointed out with the same collecting methods (Ponera coarctata, Stenamma sp., Myrmecina graminicola). Field studies in some islets, on West coast, showed the real dominance of Lasius emarginatus in these special biotopes. The necessity of new inventories and taxonomic studies on ants is pointed out especially in mountains where the fauna should be very rich.

Key words : Corsica, ants, inventories, new species, collecting methods for underground ants.

INTRODUCTION

BERNARD en 1961 et BARONI-URBANI en 1971 indiquaient 59 espèces de Fourmis en Corse.

En 1974 nous pouvions élever ce nombre à 67 (Casevitz-Weulersse, 1974) mais certaines espèces n'avaient toujours pas été retrouvées depuis plus de cinquante ans.

DEBOUGE et GASPAR ont découvert un genre nouveau pour la Corse (Stenamma) en 1983.

Un nouveau Leptothorax a été décrit en 1984 par ESPADALER et al.

Entre 1973 et 1976, puis en 1984-85, j'ai poursuivi des prospections en Corse et récolté dans diverses régions de l'île. Mon collègue J. OROUSSET, coléoptériste qui s'intéresse à la faune souterraine, m'a rapporté 82 prélèvements effectués en utilisant les méthodes propres à la recherche des invertébrés endogés.

Toutes ces données récentes m'ont incitée à faire le point sur l'état actuel (et provisoire, bien entendu !) de nos connaissances sur les Fourmis de la Corse.

DONNEES RECENTES SUR DES FOURMIS DE CORSE

LEPTANILLINAE

Leptanilla revelierei Emery 1870 : endogée rare, de petite taille (1 à 1,5 mm), reprise par J. OROUSSET à partir de berlèses, en avril 1981 à Barghiana, vallée du Fango (300 m

d'altitude - 4 ♂) et en octobre 1984 dans les gorges de l'Asco (475 m - 3 ♀).

PONERINAE

Hypoconera eduardi (Forel 1894) : signalée de Corse sans précision de lieu par Emery (1909) et de Porto Vecchio par Menozzi (1921), reprise par berlèse à Santa Manza, Corse du sud (4 ♀).

Ponera coarctata (Latreille 1802) : considérée jusqu'à maintenant comme assez rare en Corse, elle a été trouvée par J. OROUSSET dans 29 stations différentes (sur 82), à diverses altitudes, et par moi-même, au berlèse également, en juin 1985, dans la réserve d'Elbo (côte ouest) près d'une source (Fig. 1).

MYRMICINAE

Mymica scabrinodis (Nylander 1846), déjà signalée de Corse a été reprise dans deux stations, au berlèse, à Petreto, Corse du sud (500 m - 1 ♀) et en Haute Corse, entre Vivario et Muracciole (600 m - 1 ♀).

Stenamma sp. : DEBOUGE et GASPARD m'ont communiqué l'échantillon qu'ils ont récolté "dans un maquis haut à 150 m d'altitude sur la pointe de la Revellata" (1983).

Comparée avec les exemplaires obtenus par J. OROUSSET entre 1981 et 1984, par lavages de terre et berlèses : 9 reines, près d'une centaine d'ouvrières et 2 mâles dans 28 prélèvements (Fig. 2), cette ouvrière de la Revellata appartient bien à la même espèce.

Une première étude des types d'Emery des Stenamma sardoum (♀ - ♂), petiolatum (♀) et striatulum (♀ - ♂) et la comparaison avec des ♂, ♀ et ♂ de St. westwoodi (Westwood, 1840) provenant de différentes régions de France, de Belgique et d'Angleterre, montrent que cette Stenamma de Corse est plus proche, au moins par ses reines et ses ouvrières, de St. striatulum que des autres espèces considérées. Une étude morphologique des mâles et la biométrie comparée des femelles sont en cours ; elles permettront, je l'espère, de décider de son statut. St. striatulum est connue dans diverses localités italiennes. On la trouve en particulier au Monte Argentario (Archipel Toscan), relativement proche de la Corse (Baroni-Urbani, 1971).

Archaogaster pallida (Nylander 1848) : reconnue pour la première fois en Corse, elle a été prise, par berlèse, à Barghiana, vallée du Fango, en avril 1981, à Bracciolaccia, à

Fig. 1 . Répartition de Ponera coarctata

(schématique)

Récoltes à vue : ▲

au berlése : ○



ECHELLE : 1 / 700 000

Nonza et à Suerta (Cap Corse) en avril 1984.

Aphaenogaster subterranea (Latreille 1798) : assez souvent trouvée dans les stations ombragées de moyenne altitude et au bord des ruisseaux, cette espèce s'est révélée encore plus commune grâce aux prélèvements traités au berlèse : elle est présente dans la moitié d'entre eux (41 sur 82), à diverses altitudes depuis le littoral jusqu'à la haute montagne.

Leptothorax clypeatus (Mayr 1853) : cité de Corse (Baroni-Urbani, 1971) mais considéré comme rare ; quelques ouvrières se déplaçant sur les troncs de chênes-liège ont été récoltées en mai 73 puis en juin 76 dans une suberaie près d'Arca (Corse du Sud).

R. POGGI (Musée de Gênes) m'a communiqué des exemplaires qu'il a récoltés en Sicile où l'espèce n'avait jamais encore été signalée : 3 ouvrières à 1200 m et une reine à 1000 m, à Ficuzza, octobre 1982. On ignore tout de la biologie de ce Leptothorax d'assez forte taille, et sa répartition géographique est mal connue.

Myrmecina graminicola (Latreille, 1802) : elle avait été prise pour la première fois en Corse en 1970, par A. LENOIR, à Vizzavona (1 ♀ et 2 ♂). Elle était déjà connue de Sardaigne.

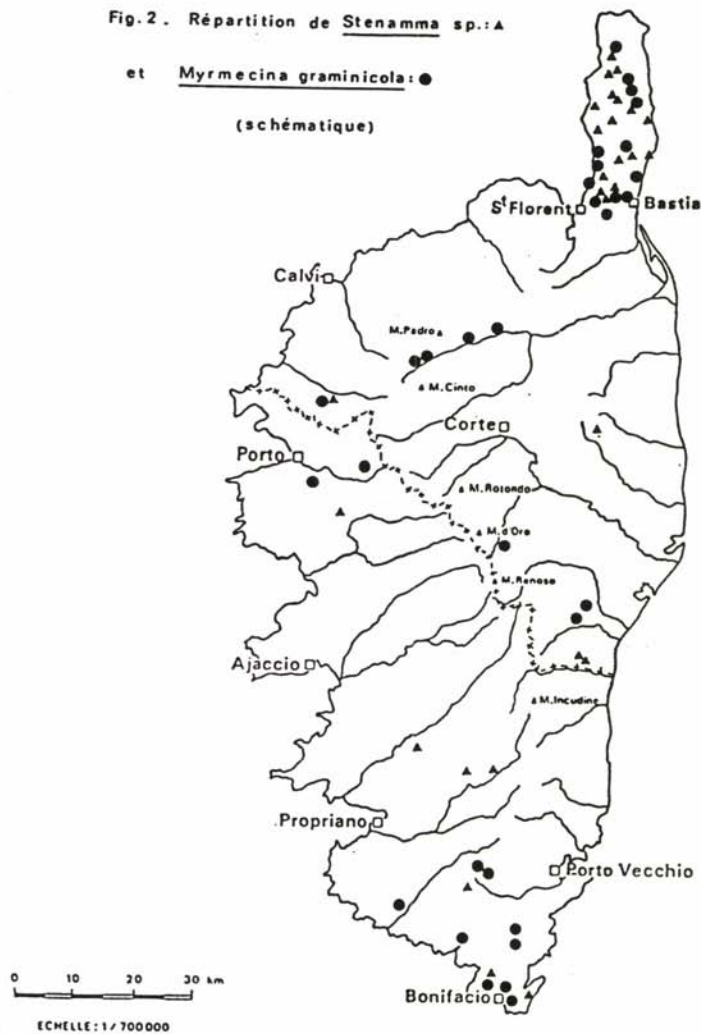
Les récoltes effectuées avec les méthodes propres à la recherche des endogées ont permis de constater que cette espèce est très largement distribuée dans l'île (dans 32 stations, Fig. 2). Elle est présente à des altitudes très variées (prise pour la première fois à 900 m, elle a été trouvée le plus souvent entre 400 et 500 m, mais aussi près du golfe de Figari et près de Bonifacio).

Strongylognathus testaceus (Schenck 1852) : je l'ai trouvé pour la première fois en Corse, à Canaglia, dans la forêt de Cervello (630 m) dans un nid de Tetramorium sp., en juin 1976. Je l'avais déjà pris deux fois en Sardaigne à 1000 m (Casevitz - Weulersse, 1974a).

La présence de cette fourmi liée à T. caespitum en Corse comme en Sardaigne permet-elle de conclure définitivement à l'existence de l'espèce caespitum dans les deux îles, alors que certains auteurs en doutent fortement (Baroni-Urbani, 1971) ? Je ne le pense pas. Tant que le statut des différentes espèces

Fig. 2. Répartition de Stenammina sp.: Aet Myrmecina graminicola: ●

(schématique)



du groupe caespitum n'aura pas été totalement éclairci, on ne pourra pas associer avec certitude Str. testaceus à la seule espèce caespitum.

En tout cas il est étonnant de trouver cette fourmi dans des stations aussi méridionales, à des altitudes relativement faibles, alors qu'elle semble généralement accompagner T. caespitum (?) dans des régions plutôt froides.

Smithistruma baudueri (Emery 1875) : c'est une de ces espèces non reprises depuis longtemps et que les extractions au berlèse nous ont permis de retrouver dans deux stations : en avril 1984, 4 ouvrières en bord de ruisseau, près de Braccollaccia (Cap Corse) et en octobre 1984, nombreuses ouvrières et une reine au bord d'un ruisseau coulant au fond d'un petit ravin, à Santa Manza, Nord-est de Bonifacio, à la limite entre le causse calcaire et les terrains cristallins (récoltes de J. OROUSSET).

Epitritus argiolus Emery 1869 : en octobre 1984 deux ouvrières ont été prises en même temps que la femelle et les ouvrières de S. baudueri ; toujours à Santa Manza, une troisième ouvrière a été trouvée dans un biotope différent, à l'embouchure du ruisseau, sous une touffe d'asphodèles.

DOLICHODERINAE

Iridomyrmex humilis (Mayr 1868) : les prospections régulières entre 1973 et 1976, puis en 1984 et 85 ont permis de constater que, pour le moment, l'espèce ne s'étend pas en Corse, où elle a une distribution très ponctuelle. Signalée pour la première fois à Calvi (Bernard, 1959) elle s'y est bien maintenue (vue en juillet 1970 par Lenoir, en 1983 par Debouge et Gaspar, en 1984 et 85 par moi-même). Je l'ai prise à Propriano en juin 1976 et à Ajaccio et Porticcio en mai 1985. Par contre, elle est absente sur toute la façade maritime du Parc naturel régional de Corse (entre le golfe de Porto et Galeria) ; à une trentaine de kilomètres au nord de Calvi, à l'Ile-Rousse, on ne la trouve pas mais l'on voit (à sa place ?) dans un jardin public, à côté du port, Lasius emarginatus et Tetramorium sp. qui pullulent. D'autre part, elle est toujours absente à Saint-Florent et sur toute la côte orientale où je l'ai cherchée en vain de Bastia jusqu'à Porto-Vecchio en 1985.

FORMICINAE

Plagiolepis schmitzi Forel 1895 : présence réelle mais très restreinte en Corse. L'espèce se distingue facilement de P. pygmaea par un caractère net et stable : la plus grande longueur du 2ème article du funicule par rapport aux deux suivants (chez les ouvrières et les reines) ; en outre, elle a une distribution légèrement différente : alors que l'on trouve P. pygmaea, en abondance, dans les stations de basse et moyenne altitudes, aussi bien à l'intérieur du pays qu'en bord de mer, P. schmitzi n'a jamais été prise ailleurs que sur le littoral, au bord des cours d'eau ; d'autre part elle n'a jamais été trouvée dans les prélèvements traités au berlèse, contrairement à P. pygmaea (prise dans 22 des 82 prélèvements).

Camponotus fallax (Nylander 1856) : une femelle ailée a été récoltée en octobre 1973 sur une route, près de San Pietro di Tenda (sud de St-Florent) à 300 m d'altitude environ. C'est la première capture de cette espèce en Corse.

Lasius emarginatus (Olivier 1791) : il a toujours été considéré comme une des fourmis dominantes de l'île, du moins dans les zones de basse altitude. (Bernard, 1959 - Casevitz - Weulersse, 1974 - Debouge et Gaspar, 1983).

Un inventaire effectué en 1984 et 85 pour le compte du Parc naturel régional de Corse confirme ce fait : la prospection de 29 îlots et rochers de la façade maritime du Parc (sur la côte ouest) a révélé la présence de 11 espèces dans 28 d'entre eux ; L. emarginatus est dominant avec au moins un nid installé dans 22 îlots alors que l'espèce la plus fréquente après lui n'est présente que dans 11 îlots (Leptothorax exilis specularis).

Son hygrophilie et sa thermophilie, déjà constatées par DU MERLE, au Ventoux (1978), les sites de nidification (rochers, murailles, etc...), la grande vitalité des reines, le régime omnivore, tous ces caractères permettent peut-être d'expliquer la présence dominante de L. emarginatus sur des îlots ou rochers dont certains portent au plus une seule touffe de végétation et un sol réduit (à peine quelques mètres carrés de surface sur une dizaine de centimètres d'épaisseur environ). Sa fréquence sur le littoral proche est bien moins élevée.

Lasius (Cautolasius) flavus variété myops Forel 1907 : L. flavus est connu en Corse, mais on le trouve surtout en altitude. Par contre la variété myops, dont les ouvrières, toutes de la même tailles (2 à 2,5 mm), sont d'un jaune pâle avec des yeux minuscules, a été récoltée dans trois stations en bord de mer, au Cap Corse (marine de Pietracorbara, mai 70), au port de Bonifacio, au pied de la falaise (mai 73), au dessus de Bonifacio, à 100 m d'altitude (1984, par berlèse) et dans un maquis brûlé trois mois avant mon passage, à 100 m d'altitude environ (basse vallée du Tavignano, juin 1976). C'est la première fois qu'elle est reconnue en Corse.

Lasius (Chthonolasius) bicornis (Forster 1850) : une reine, ailée, a été découverte dans le jardin de l'INRA (San Giuliano, côte orientale) à 9h du matin, le 25 mai 1973. C'est la première fois que cette espèce, très rare, est trouvée en Corse, mais elle a déjà été prise une fois dans le centre de la Sardaigne (Poldi, 1962).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Nos dernières prospections depuis 1973, celles de DEBOUGE et GASPARD et la description d'un nouveau Leptothorax élèvent le nombre d'espèces connues actuellement en Corse de 67 à 74 avec sept nouveautés : Stenamma (striatulum ?), Aphaenogaster pallida, Strongylognathus testaceus, Leptothorax melas, Camponotus fallax, Lasius flavus myops et Lasius bicornis.

Comme prévu (Casevitz-Weulersse, 1974) l'utilisation des méthodes propres à la recherche des endogés (lavages de terre, tamisages, berlèses) a permis de retrouver quelques unes des espèces jamais reprises depuis plus de cinquante ans.

Grâce à ces méthodes nous avons aussi pu mettre en évidence la très large répartition de plusieurs espèces qualifiées de rares par divers auteurs dont moi-même.

Cependant les problèmes de systématique qui restent en suspens et la quantité encore insuffisante des relevés faunistiques (en particulier en haute altitude et autour des étangs de la côte orientale) font prévoir que ce nombre de 74 est assez théorique.

Donnons quelques exemples des problèmes systématiques

encore à résoudre :

- les Leptothorax sont actuellement représentés en Corse par 16 espèces alors que dans la seule région du Ventoux, DU MERLE en a trouvé 18 (1978). Quatre n'ont pas encore été repris mais, parmi eux, L. melanocephalus Emery sera peut-être mis en synonymie avec L. nigriceps. Celui-ci a été pris au lac de Melo par A. LENOIR en juillet 1970, puis en mai 1973 en forêt d'Ospedale et près du col de Bavella, enfin aux Bergeries de Timozzo, au lac de l'Oriente et au lac du Monte Rotondo, par J.P. HEBARD et moi-même en juillet 1974. La définition de Leptothorax niger est également à préciser : BERNARD le cite dans plusieurs stations (1959) alors que nous ne l'avons jamais pris ;

- rappelons le désordre total qui règne dans le groupe des Tetramorium caespitum, semilaeve et variétés et peut-être même meridionale (des sexes de cette dernière espèce, mâles et femelles, pris au nid avec des ouvrières, montrent une grande variabilité dans la sculpture du vertex...) ;

- bien d'autres questions se posent pour d'autres groupes : existe-t-il réellement une différence entre Messor structor et M. rufitarsis ? quelle valeur attribuer aux variétés nitida de Aphaenogaster spinosa et specularis de Leptothorax exilis ? etc. ;

- le genre Formica est représenté en Corse par quatre Serviformica : cunicularia existe du littoral jusqu'aux plus hautes altitudes ; fusca, cinerea et lemanii sont des espèces rencontrées plutôt en altitude. Mais FRANCOEUR a examiné les F. lemanii récoltés à Carrozica en juillet 1970 par A. LENOIR et il pense qu'il ne s'agit pas de lemanii (communication personnelle). J'ai repris, depuis, ce même Serviformica jusqu'à plus de 2000 m et tout ce matériel doit être étudié. Il s'agit peut-être d'une espèce nouvelle.

Ainsi, même dans des régions d'Europe où la faune des Fourmis est soi-disant bien connue, beaucoup de problèmes taxinomiques sont encore non résolus.

En ce qui concerne le nombre insuffisant de relevés,

prenons l'exemple des régions de haute montagne : nous n'avons prospecté que dans 51 stations (situées entre 550 et 2400 m d'altitude), à vue dans 24 d'entre elles et par lavages de terre et berlèses dans 27. Nous y avons trouvé 40 des 74 espèces actuellement connues en Corse ; il est donc absolument nécessaire d'explorer davantage ces régions montagneuses qui se révèlent particulièrement riches en Fourmis.

Diversification des méthodes de récolte, multiplication des relevés et poursuite d'études systématiques approfondies sont les conditions indispensables pour la connaissance du peuplement myrmécologique d'une région. Le cas de la Corse est un bon exemple de la nécessité, parfois négligée, de réunir ces trois conditions sans lesquelles une étude faunistique perd la moitié de son intérêt et de sa valeur.

En Corse, comme dans beaucoup de régions, hélas, il faut tenir compte aussi de la transformation rapide des paysages. L'augmentation incohérente et accélérée du tourisme dans toute l'île et la divagation exagérée de troupeaux de vaches et de porcs ont des conséquences fâcheuses sur l'équilibre de la flore et de la faune. Mais c'est surtout la multiplication catastrophique des incendies, à toute période de l'année, qui est en cause. L'année 1985 est, à ce titre, tristement exemplaire. Nous verrons dans l'avenir comment les Fourmis, en particulier, résistent à ces ravages.

REMERCIEMENTS

Je remercie M.H. DEBOUGE & Ch. GASPAR qui ont bien voulu me prêter leur échantillon de Stenamma corse ainsi que des St. westwoodi de Belgique - C.A. COLLINGWOOD qui m'a donné des St. westwoodi d'Angleterre - R. POGGI qui me prête de nombreux types d'Emery et m'a confié des fourmis qu'il a récoltées en Corse, Sardaigne et Sicile - J. OROUSSET dont les récoltes sont indispensables et qui a su me convertir aux techniques des prélèvements de terre, grâce à son enthousiasme convaincant ! - G.H. PERRAULT dont les avis judicieux me sont fort utiles en systématique - La Direction du Parc naturel régional de Corse qui finance en partie mes recherches depuis 1984 - M. DELAUGERRE et CH. H. BIANCONI qui m'ont apporté une aide

précieuse pour les récoltes sur les îlots - enfin P. DU MERLE s'est dévoué pour lire et corriger ce texte, je l'en remercie tout particulièrement.

REFERENCES

- BARONI-URBANI (C.), 1971. - Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. Mem. Soc. entom. Ital., 50, 5-287.
- BERNARD (F.), 1959. - Fourmis récoltées en Corse par J. Bonfils (1957). C.R. Soc. Biogéogr., 318, 108-114.
- BERNARD (F.), 1961. - Fourmis de Majorque, de Corse et de sept petites îles du sud méditerranéen, in "Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité", Coll. intern. CNRS, XCIV, 139-157.
- CASEVITZ-WEULERSSE (J.), 1974. - Premières données pour une étude écologique des Fourmis de la Corse. Bull. Ecol., t.V, 55-70.
- CASEVITZ-WEULERSSE (J.), 1974a. - Fourmis récoltées en Corse et en Sardaigne. Anls. Soc. ent. Fr. (N.S.) 10, 611-621.
- DEBOUGE (M.H.) & GASPAR (CH.), 1983. - Contribution à la faunistique des Fourmis de la Corse (Hymenoptera, Formicidae). Bull. Ann. Soc. r. belge Ent. 119 202-221.
- DU MERLE (P.), 1978. - Les peuplements de Fourmis et les peuplements d'Acridiens du mont Ventoux - II - Les peuplements de Fourmis. La Terre et la Vie, Rev. Ecol. appl. Suppl. 1, 161-218.
- EMERY (C.), 1909. - Beitrage zur Monographie der Formiciden des Palarktischen Faunengebietes. VIII, Ponerinae. Deutsch. Ent. Zeitschr., VII, 355-376.
- ESPADALER (X.) PLATEAUX (L.) & CASEVITZ-WEULERSSE (J.), 1984.- Leptothorax melas, n. sp. de Corse, notes écologiques et biologiques (Hymenoptera, Formicidae). Revue fr. Ent., (N.S.) 6, 123-132.
- MENOZZI (C.), 1921. - Formiche dei dintorni di Sambiasi di Calabria. Boll. Lab. Zool. gen. Agr. Portici, vol. XV, 25-32.
- POLDI (B.), 1962. - Alcuni appunti su una rara formica (Lasius bicornis Forst) nuova per la Sardegna. "Studi sassaresi", Ann. Fac. agr. Univ. Sassari, vol. IX 3-10.

LES TERMITES ET LES FOURMIS, ANIMAUX DOMINANTS DE LA FAUNE DU SOL DE PLUSIEURS FORMATIONS FORESTIERES ET HERBEUSES DU ZAÏRE

par

A. DEJEAN⁽¹⁾, D. MASENS⁽²⁾, K. KANIKA⁽²⁾, M. NSUDI⁽²⁾
et R. GUNUMINA⁽²⁾

(1) *Laboratoire d'Ethologie, Université Paris XIII,
Av. J.B. Clément, 3430 Villetaneuse (France)*

(2) *Département de Biologie, Chimie ISP, BP 258,
Kikwit, Zaïre*

RESUME : Nous avons comparé les densités et les biomasses des différents groupes animaux constituant la faune du sol de formations herbeuses et forestières de deux régions du Zaïre. Les Termites et les Fourmis se partagent dans la plupart des cas les deux premiers rangs. Font exception des formations particulières comme la Palmeraie naturelle où les Lombrics arrivent en tête, la bambousaie pauvre en Termites et riche en Collemboles et une jachère arbustive de 15 ans d'âge où la faune des zones herbeuses a disparu et où la faune forestière ne s'est pas encore complètement établie.

MOTS CLES : Pédofaune. Termites. Fourmis. savanes. forêts. Zaïre.

SUMMARY : Termites and Ants, the most abundant animals of the soil fauna in several forest and savannas of Zaïre.

We have compared densities and biomasse, of different zoological groups composing the fauna of the soil of different savannas and forests in Zaïre. Termites and ants hold generally the two first places. Among the exceptions we find the natural plamgrove where earthworms are the most important, the bamboo-grove poor in termites and rich in springtails and a 15 year old shrubby fallow where the fauna of the grassy zones has disappeared while the fauna of forests is not completely established.

KEY WORDS : Soil fauna, termites, ants, savanna, forest, Zaïre.

INTRODUCTION.

Les régions de Kinshasa et du Bandundu connaissent un climat tropical humide dont le climax correspondant est la forêt, mais par l'action des feux de brousse, l'homme a limité l'évolution de la végétation au niveau savane. Les galeries forestières reculent actuellement très vite du fait de l'explosion démographique dans les villes, car l'agriculture y est très souvent effectuée sur brûlis. Quand ces terrains sont abandonnés lorsqu'ils ne sont plus rentables, ils sont voués à demeurer jachère herbeuse du fait de la multiplication des feux de brousse. Dans ces régions, de surcroît le sol sableux (plus de 100 m d'épaisseur par endroits), lessivé par les pluies et pauvre en minéraux, est très acide ($\text{pH} = 4$ à 4,5). La mise en valeur de cette région passe par l'implantation des forêts que l'on pourra exploiter, mais qui permettent aussi la remontée des minéraux vers la surface du sol par le jeu des racines pivotantes et de la décomposition de la litière. Cela peut permettre la culture de certaines plantes vivrières.

Cette forêt donnerait aussi un effet de ceinture verte permettant d'améliorer le taux de pluviométrie dans les zones voisines sèches situées plus au sud.

Nous nous sommes intéressés au créneau suivant : comparer la faune de la couche superficielle du sol et de la litière de différentes formations forestières et de savane. Nous avons particulièrement recherché des zones de jachère qui furent à l'abri des feux de brousse afin de comprendre comment évolue la faune du sol au fur et à mesure du développement des arbres. Ces travaux rentrent dans le cadre des conceptions de GHILAROV (1969) qui a montré que la productivité forestière peut être améliorée en modifiant la pédofaune. Nous pensons que lors de l'implantation de forêts sur ces sols très pauvres, il faudra tenir compte de la pédofaune et en particulier des dégradateurs et minéralisateurs qui permettent un recyclage rapide des minéraux contenus dans la litière. Les minéraux ainsi libérés peuvent être repris par les racines en attendant que celles-ci n'atteignent des zones plus profondes et plus riches. On sait aussi que certaines forêts tropicales vivent ainsi en "circuit fermé" (DUVIGNEAUD 1980). Notons que pour les zones qui ne sont pas en contact avec les forêts galeries l'arrivée des minéralisateurs forestiers peut être très lente. Il est alors intéressant d'introduire dans ces zones des échantillons de sol prélevés dans les forêts naturelles.

MATERIEL ET METHODES.

Les résultats que nous présentons correspondent à des évaluations établies à partir de 6 ou de 9 prélèvements, effectués entre mars et avril 1984 ou 1985 (saison des pluies).

Pour effectuer ces prélèvements, nous avons combiné la méthode des quadrats et de l'échantillonnage aléatoire. Dans le site à étudier, nous délimitons un carré de 10 m de côté divisé en 100 carrés numérotés (1 m²).

Un tableau des nombres au hasard permet de déterminer en début d'année les carrés qui seront visités. (Carré de 20x20 cm de côté situé au centre du carré de 1 m de côté tiré au sort).

Les prélèvements sont des cubes de 20 cm de côté contenant la litière, l'humus et la partie supérieure du sol. Ces cubes découpés à la machette et prélevés à la bêche sont transportés dans des sacs en matière plastique. Au laboratoire le triage est effectué à la main et à la pince molle, puis par flottation à l'eau douce.

Pour les zones forestières, une correction est réalisée, tenant compte des animaux occupant le bois au sol. Pour les insectes sociaux, une correction est effectuée après dénombrement des sociétés sur des surfaces de 400 à 600 m² et évaluation de l'effectif moyen de ces sociétés. Ces valeurs sont largement suffisantes en ce qui concerne l'estimation des différentes espèces de Termites (d'Après JOSENS, 1971). Pour les Fourmis, d'après LEVIEUX (1971) il faudrait 800 m² afin d'obtenir une bonne évaluation. En fait, nous avons complété notre échantillon par la méthode des itinéraires (LEVIEUX, 1967).

RESULTATS

ETUDE GLOBALE.

Lorsqu'on considère le nombre d'individus par unité de surface (tableau I), en dehors des cas où nous n'avons pas pu faire de correction tenant compte de l'effectif des sociétés, ce sont toujours les Termites et les Fourmis qui occupent les deux premiers rangs. Deux biotopes semblent particuliers : la palmeraie où le taux de Vers de terre est important et la bambousaie où celui de Collembolles est le plus important que nous avons trouvé.

Si l'on considère maintenant la biomasse par unité de surface (tableau II), on se rend compte qu'ici les Termites et les Fourmis, bien qu'occupant toujours des

rangs de premier plan peuvent être surpassés ou très concurrencés par les Coléoptères (avane boisée, jachère arbustive), les Myriapodes (almeraie, forêt secondaire, savane boisée) et les Vers de terre (almeraie).

LES FOURMIS.

Elles ont été étudiées en détail dans tous les milieux en dehors de la bambousaie. On notera qu'elles semblent être plus abondantes dans la savane boisée et que leur biomasse est la plus importante dans la jachère arbustive où l'on trouve des espèces dont les individus sont volumineux (Paltothyreus tarsatus, Camponotus maculatus, Polvrachis sp.).

Si on calcule le poids moyen par individu on trouve:

Savane herb.: 2.07 mg. Jach. arb.: 3.5 mg. Forêt Kinsambi: 1.94 mg. Jachère herb.: 1.07 mg. Palmeraie: 0.84 mg. Forêt Kimwenza Haut.: 2.19 mg. Savane bois.: 1.08 mg. Bambousaie: 1.98 mg. Forêt Kimwenza bas: 2.18 mg

Une étude plus détaillée permet de s'apercevoir qu'il y a une forte différence dans la répartition des genres de Fourmis entre les différentes formations étudiées.

- En jachère herbeuse, savane ou prairie, les Ponerinae sont peu représentées : Odontomachus troglodytes là où il y a des arbres, Brachyponera senaarensis dans les zones bien exposées au soleil. En lisière de bosquet on peut trouver des sociétés de Paltothyreus tarsatus. Des Dorylines se rencontrent parfois lorsqu'on croise les colonnes de chasse. Les Pseudomyrmicines, vivent sur les arbres et ne se trouvent qu'exceptionnellement au niveau du sol. Les Myrmicines par contre sont bien représentées. Les plus répandues sont les Pheidole, les Crematogaster et les Myrmicaria. Les représentants de ces trois genres exploitent beaucoup les arbres et les arbustes, de sorte que là où il n'y en a pas ce sont les Monomorium qui dominent. On trouve aussi des Cataulacus nichant comme certaines Crematogaster dans les tiges creuses des graminées, des Tetramorium et des Leptothorax. Parmi les Dolichoderines, le genre Tapinoma est bien représenté, surtout dans les zones habitées. Enfin, chez les Formicines, on trouve plusieurs espèces de Camponotus terricoles, ainsi que des Polvrachis et des Phasmomyrmex. Autour des citronniers on peut trouver des Oecophylla longinoda chassant sur le sol.

- Dans les forêts secondaires, par contre, on va rencontrer un grand nombre de Ponerinae nichant presque toutes dans le bois pourrissant au sol. Les genres Amblyopone, Plectroctema, Leptogenys, Phrynoponera et Mesoponera sont peu ou assez peu représentés, par contre les Hypoponera, Pachycondyla et Odontomachus sont fréquents alors que les Anochetus abondent dans les branches ou les troncs tombés au sol et attaqués par les Nasutitermes. Les Paltothyreus se trouvent en lisière ou sur les sentiers forestiers.

Des colonnes de Dorylus peuvent se rencontrer ça et là, et les seules Pseudomyrmecines rencontrées sont des Tetraoponera antracina descendues de leur arbre hôte Barberia nigricans. Chez les Myrmecines, les Crematogaster et les Pheidole dominent, les Myrmecaria occupant plutôt les bordures des chemins et les Cataulacus des termitières de Cubitermes abandonnées. On peut rencontrer occasionnellement des Oligomyrmex, Tetramorium, Caloptomyrmex et Serrastruma.

Chez les Dolichoderines, le genre Tapinoma est seul représenté et chez les Formicines, les Camponotus maculatus dominent (liées aux souches) alors que des Polyrachis et des Oecophylla arboricoles peuvent descendre sur la litière.

- Dans la jachère arbustive de Kimwenza, les Ponerinae sont représentées par Odontomachus troglodytes et Paltothyreus tarsatus. Nous n'avons pas vu de Dorylines ni de Pseudomyrmecines. Les Pheidole sont très abondantes et les Crematogaster bien représentées. Nous n'avons pas trouvé d'autres Myrmecines. En ce qui concerne les sous-familles évoluées, les Dolichoderines n'ont pas de représentants et les Camponotus maculatus abondent, de même que des Polyrachis terricoles et arboricoles. Il n'y a donc que sept espèces de fourmis représentées dans ce biotope.

- Dans la palmeraie on ne trouve pratiquement que des Odontomachus troglodytes (Ponerinae), des Pheidole et des Crematogaster, rarement des Cataulacus des Myrmecaria et des Monomorium (Myrmecinae) et des Camponotus maculatus (Formicinae).

- La bambousaie semble encore plus pauvre. On y trouve O. troglodytes (Ponerinae), Tetramorium sp., Serrastruma lujai et Pheidole en petites quantités.

LES TERMITES.

Nos corrections n'ont pu être effectuées que sur les espèces dont les termitières sont épiquées comme les

Macrotermes dans la savane herbeuse de Kimwenza et les Cubitermes dans la forêt secondaire de Kinsambi. On remarquera que les chiffres que nous présentons ici sont vraisemblablement très inférieurs à la réalité car d'une part nous n'investissons que les 20 premiers cm du sol et que, d'autre part, lorsque nous détruisons une termitière nous perdons les individus se trouvant dans les galeries adjacentes ou qui fuient par ces galeries. Ainsi nous pensons qu'en dehors de biotopes particuliers comme la palmeraie, la bambousaie et la jachère arbustive pour lesquels nous gardons des réserves, les Termites doivent être dans tous les autres cas, les insectes dominant tant en nombre qu'en biomasse.

Si l'on calcule le poids moyen par individu nous trouvons:
Savane herb.: 5.33 mg. Jach. arb.: 1.2 mg. Forêt 2nd Kinzambi: 3.09 mg. Jachère herb.: 2.9 mg. Palmeraie: 1.2 mg. Forêt 2nd Kimwenza S: 2.8 mg. Savane bois.: 3.9 mg. Bambousaie: 3.3 mg. For.2nd Bord du lac: 2.4 mg

Dans le biotope où les Termites semblent le moins bien représentés, la bambousaie de Kinsambi nous n'avons pu localiser de termitière. Une investigation effectuée sur une petite bambousaie située dans Kikwit nous a permis de localiser une termitière pour 200 m². Il s'agit d'une termitière souterraine difficile à investir du fait des entrelacs des racines de bambous. Toutefois, nous pouvons tenir le type de raisonnement suivant: s'il y a 20.000 individus en moyenne dans ces sociétés, cela nous donne 100 individus par m², ce qui reste une valeur faible.

On notera que la litière et l'humus de la bambousaie contiennent beaucoup de Collembolés.

Dans la palmeraie où les Termites semblent assez mal représentés et où on trouve principalement des espèces de petite taille, on rencontre une quantité énorme de Vers de terre liés principalement aux pétioles et aux inflorescences mâles très pourris qui jonchent le sol. Mais une autre étude, menée en 1984, ne nous donnait que 154 individus/m² et 30 kg/ha. Il n'y avait pas eu alors de correction tenant compte des pétioles et des inflorescences au sol.

La savane de Kimwenza, où l'on trouve 824 termites pourvoyeurs par m² donnant 29.5 kg/ha, est occupée par des Macrotermes à raison de 2.5 termitières épigées par hectare dont le volume moyen est de 576 litres, ce qui correspond à une hauteur de 1.2 m. Nous avons estimé la population de telles termitières à 500.000

individus, à partir des données de COLLINS (1981), ce qui nous donne 125 individus supplémentaires par m², dont le poids moyen est de l'ordre de 15 mg, soit 18,75 kg/ha.

Dans la jachère herbeuse de Kasamba et la savane boisée de Kumbi, les termitières sont souterraines. Nous n'avons pas pu faire de correction.

Dans la forêt secondaire de Kinsambi, nous avons trouvé 414 individus/m², soit 15,5 kg/ha dans nos prélèvements de sol. La correction a été effectuée à partir des Cubitermes: 650 termitières/ha, donnant 2.791 individus/m² soit 83,8 kg/ha et des Nasutitermes occupant les grosses branches et les troncs tombés au sol : 7,16 individus/m², soit 8,88 kg/ha.

Enfin, la jachère arbustive de Kimwenza présente une litière très épaisse de 5 à 12 cm en pleine saison des pluies. Les Termites que l'on trouve sont de petite taille (poids moyen 1,2 mg). Manifestement, dans cette jachère n'ayant pas subi de feu de brousse depuis 15 ans, la végétation arbustive très dense a permis d'éliminer les Termites de savane, mais les Termites de forêt ne sont pas encore implantés.

DISCUSSION.

On remarquera que chez les Fourmis, le poids moyen par individu est assez homogène dans les différentes formations, à l'exception de la jachère arbustive où on trouve des espèces de grosse taille. On notera que ces résultats ne sont pas invraisemblables par rapport à ceux qui sont donnés chez Camponotus aethiops par BARONI-URBANI et col. (1978) où on trouve un poids moyen par individu de 11,44 mg chez cette grosse espèce et par ceux de BRIAN et Col. (1967) chez Tetramorium caespitum où le poids moyen des individus adultes est de 0,78 mg chez cette espèce de taille plutôt petite. Cet auteur nous donne les valeurs de 440 individus par m² pour une biomasse de 2,7 kg/ha pour cette seule espèce.

En ce qui concerne le nombre d'individus par m², nos chiffres n'ont rien d'extraordinaire. PASSERA (1984) nous cite : 4.500 Lasius alienus et 7.500 Tetramorium caespitum ou 16.000 Lasius niger dans les landes du Danemark. Le record appartenant à Pogonomymex occidentalis avec 115.000 individus/m² dans l'Utah.

Chez les Termites, les Cubitermes que l'on trouve dans la forêt de Kinsambi ont un poids individuel moyen de 3 mg/individu (larves et adultes confondus). Ces

résultats sont inférieurs à ceux que trouve MALDAGUE (1967) chez Cubitermes fungifaber où le poids moyen des larves 1 et 2 est de 10 mg, des ouvriers de 12.4 mg et des soldats de 17.45 mg. Ils sont plus compatibles avec ceux de HEBRANT (1970) sur Cubitermes sankurensis et C. exiguus où les poids moyens sont de l'ordre de 3.5 mg et de 1.3 mg par individu.

En ce qui concerne la densité de termitières par hectare, à notre chiffre de 650 sociétés de Cubitermes sp/ha, nous pouvons comparer les résultats de HEBRANT (1970) chez C. exiguus : 510/ha donnant une biomasse de 11.5 kg/ha.

Dans la forêt de Brachistegia du Zaïre, MALDAGUE (1967) estime qu'il y a 96 kg de Termites/ha. Ce chiffre est proche du notre : 108.25 kg/ha. LEE et WOOD (1971) trouvent une densité de 600 individus de Nasutitermes exitiosus par m² dans la forêt d'Australie. Ces auteurs établissent une estimation de la population de Termites du nord du Nigéria et de Côte d'Ivoire allant de 1.000 à 10.000 individus/m² correspondant à des biomasses de 50 à 500 kg/ha.

On notera toutefois que nos moyens d'approche ne donnent qu'une image partielle du taux de Termites et Fourmis, car nous faisons abstraction des sociétés hypogées par exemple. Nos raisonnements restent valables du fait que les chiffres correspondant aux Termites et aux Fourmis sont évalués par défaut et que malgré tous ces deux groupes dominant.

Pour conclure, nous précisons qu'en dehors des deux formations particulières que sont la palmeraie et la bambousaie et de la jachère arbustive qui est un passage d'une formation herbeuse vers une forêt secondaire, les Termites constituent les principaux minéralisateurs. Dans la palmeraie ce sont les Annelides qui dominent nettement et dans la bambousaie le taux de Collemboles est très fort. En jachère arbustive où les arbres sont très denses, la lumière ne passe pas. Les espèces de savane sont parties, celles de forêt arrivent progressivement. La litière s'accumule en attendant.

Dans tous les cas les fourmis occupent et de loin le premier rang des prédateurs. C'est dans les forêts secondaires que l'on trouve la plus forte panoplie de genres et d'espèces, et il y a de nombreuses espèces spécialisées dans la prédation. La jachère arbustive est ici aussi à considérer à part car le nombre d'espèces ayant colonisé ce milieu est très limité. On notera que dans ce biotope en pleine évolution, nous

rencontrons des points communs concernant les Termites (petites formes) et les Fourmis (peu d'espèces représentées) avec la palmeraie.

REFERENCES

- BARONI-URBANI C., JOSENS G. et PEAKIN C.J., 1978. Empirical data and demographic parameters. pp. 5-44. *In* Production ecology of ants and termites. M.V. BRIAN ed.
- BRIAN M.V., ELMES G. et KELLY A.F., 1967. - Populations of the ant Tetramorium caespitum Latreille. J. Anim. Ecol., 36, 337-342.
- COLLINS N.M., 1981. - Population, age, structure and survivorship of colonies of Macrotermes bellicosus (Isoptera : Macrotermitinae). J. Anim. Ecol., 50, 293-311.
- DUVIGNEAU P., 1980. - La synthèse écologique. Doin ed., 380 p.
- GHILAROV M.S., 1969. - Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity. UNESCO. Ecol. and Cons., 4, 433-439.
- HEBRANT F., 1970. - Etude du flux énergétique chez deux espèces du genre Cubitermes wasmann (Isoptera, Termitinae). Termites humivores des savanes tropicales de la région éthiopienne. Thèse Doc. Sciences. Louvain (citée d'après BARONI-URBANI et col. 1978).
- JOSENS G., 1979. - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : données préliminaires sur le peuplement en Termites. La terre et la vie, 25, 255-272.
- LEE K.E. et WOOD T.G., 1971. - Termites and soils New-York and London Academic Press. (d'après BARONI-URBANI et Col. 1978).
- LEVIEUX J., 1967. - Recherches écologiques dans la savane de Lamto : données préliminaires sur le peuplement en Fourmis terrioles. La terre et la vie, 21, 278-296.
- LEVIEUX J., 1969. - L'échantillonnage des peuplements de Fourmis terrioles. pp. 290-300. *In* Problèmes d'écologie, l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. LAMOTTE et BOURLIERE. Masson ed.
- MALDAGUE M.E., 1967. - Aspects faunistiques de la fertilité des sols forestiers et spécialement des sols forestiers équatoriaux. Thèse Doc. Sciences Louvain (citée d'après BARONI-URBANI et col. 1978).
- PASSERA L., 1984. - L'organisation sociale des fourmis. Privat ed. 360 p.

TABLEAU II - BIOMASSE EN KILOGRAMMES PAR HECTARES.

	Savane herbeuse KIMWENZA (Kin)	Jachère herbeuse KASAMBA (KKT)	Savane boisée KUMBI (KKT)	Jachère arbustive KIMWENZA (KIN)	Palmeraie MUNEKANTEBE (KKT)	Bambousaie KINZAMBI (KKT)	Forêt secondaire KINZAMBI (KKT)	Forêt secondaire KIMWENZA (KIN)	
								Sommet colline	Bord du lac
Fourmis	32,7	37,1	62,3	119	38,1	(P) 3,3	(P) 5	32,5	45,9
Coléoptères	20,4	5,4	77,4	45,4	1,7	0,5	2,1	17	28
Blattes	-	7,5	2,3	2,5	-	0,7	0,07	-	1,9
Termites	48,25	69	99,9	(P) 4,8	2,3	(P) 0,4	108,25	(P)13	(P) 2,2
Dermaptères	0,5	-	-	0,6	-	-	-	-	0,9
Hémiptéroïdes	-	-	-	0,6	1,9	-	-	-	0,6
Collembolés	0,4	0,05	0,012	0,9	1,8	4,8	0,2	0,2	0,9
Myriapodes	4	6	46	15,6	52,1	15	53,8	80	73,5
Araignées	0,8	3	6,7	0,9	1,9	0,7	0,9	8	30,8
Acariens	0,05	1,1	1,1	-	0,35	-	0,7	-	0,4
Pseudoscorpions	-	-	-	0,5	-	-	-	-	0,3
Isopodes	0,8	0,66	-	1,3	0,95	0,2	0,1	10,6	16
Annelides	-	21,7	23,5	2,8	315,6	5,8	14,6	37,1	21,2
Mollusques	-	-	12	0,5	2,5	-	-	-	-
Biomasse Totale	107,9	151,5	331,2	195,4	419,2	31,4	185,7	198,4	222,6

(P) Pourvoyeurs(ses) uniquement

TABLEAU I : NOMBRE D'INDIVIDUS PAR M2.

	Savane herbeuse KINWENZA (KIN)	Jachère herbeuse KASAMBA (KKT)	Savane boisée KUMBI (KKT)	Jachère arbustive KIMWENZA (KIN)	Palmeraie MUHEKANT EMBE (KKT)	Bambousaie KINZAMBI (KKT)	Forêt secondaire KINZAMBI (KKT)	Forêt 2nd KIMWENZA KIN	
								Sommet colline	Bord du lac
Fourmis	1576	3452	5745	3400	4493	(P) 166	(P) 257	1493	2096
Coléoptères	95	66	127	93	58	14	60	65	83
Blattes	-	33	16	16	-	20	2	-	33
Termiles	949	(P)2375	(P)2550	(P)400	(P)191	(P) 12	3922	(P) 458	(P) 89
Dermaptères	11	-	-	13	-	18	12	-	27
Hemiptéroïdes	-	-	-	31	151	4	8	-	2
Collemboles	48	8	77	50	212	520	83	27	101
Myriapodes	29	38	151	112	195	41	147	246	226
Araignées	21	43	45	22	29	25	35	32	125
Acarieus	5	72	37	2	237	93	68	-	9
Pseudoscorpions	-	-	-	12	-	6	14	-	9
Isopodes	16	11	-	26	145	43	6	10	16
Annelides	-	92	119	16	1052	29	71	64	36
Mollusques	-	-	39	2	141	93	35	-	-

(P) Pourvoyeurs (ses) uniquement

Index des auteurs

ALSINA A.....p. 219	LACHAUD J.P.....p. 153
BERTON F.....p. 197	LANGE C.....p. 97-103
BILLEN J.....p. 51	LEBRUN D.....p. 83
BLUM M.S.....p. 87	LEFEBVRE J.....p. 97
BOSCH J.....p. 219	LEMAIRE M.....p. 97-103
BRAEKMAN J.C.....p. 123	LENOIR A.....p. 197
BRUGE H.....p. 211	LEPAGE M.....p. 133
CAMMAERTS M.C.....p. 211	LLOYD H.....p. 87
CAMMAERTS R.....p. 211	LOBREAU-CALLEN D.....p. 61
CASEVITZ-WEULERSSEp. 261	MASENS D.....p. 273
CERDA A.....p. 219	MATOUB M.....p. 109
CEUSTERS R.....p. 235	MERCIER B.....p. 173
CHAMPALBERT A.....p. 163	MORA P.....p. 109
CLEMENT J.L.....p. 87-97-103	NAGNAN P.....p. 87-103
CORBARA B.....p. 153	NSUDI M.....p. 273
DARCHEN R.....p. 33	PASSERA L.....p. 173-187
DEJEAN A.....p. 273	PASTEELS J.....p. 123
ERRARD C.....p. 103	PETEK F.....p. 109
ESCOUBAS P.....p. 103	PLATEAUX L.....p. 3-73-221
FOURCASSIE V.....p. 243	PLATEAUX-QUENU C.....p. 73
FRESNEAU D.....p. 153	RENOUX J.....p. 109-119
GARNIER-SILLAM E..p. 119	RETANA J.....p. 219
GRIMAL A.....p. 187	ROISIN Y.....p. 123
GUNUMINA R.....p. 273	ROULAND C.....p. 109
KANIKA K.....p. 273	SUZZONI J.P.....p. 173-187
	TANO Y.....p. 123
	TURILLAZZI S.....p. 7