

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL. 4 – COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,

PAIMPONT 17-19 Sept. 1987



Charles Fernal
1899

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL. 4 – COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
PAIMPONT 17-19 Sept. 1987

ISSN - n° 0256-0076

ISBN n° 2-905272-02-4

Dépôt légal : 2e trimestre 1988

Composé et tiré à l'Ecole Normale Supérieure de Paris

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

COLLOQUE de PAIMPONT
17 au 19 septembre 1987

LISTE DES PARTICIPANTS

AARAB A. (Villetaneuse)	GUNDERMANN J.-L. (Nancy)
AGBOGBA C. (Dakar)	HAMON J. (Gaillard)
ARON S. (Bruxelles)	HAN S.H. (Dijon)
BAGNERES A.-G. (Paris)	HOREL A. (Nancy)
BECKER R. (Bruxelles)	ISINGRINI M. (Tours)
BERNARD F. (Nice)	KELLER L. (Lausanne)
BERTON F. (Tours)	KOUASSI P. (Abidjan)
BILLEN J. (Diepenbeek)	KRAFT B. (Nancy)
BONAVITA A. (Marseille)	KREMER P. (Nancy)
BOOTSMA M.M.C. (Utrecht)	LACHAUD J.-P. (Villetaneuse)
BORDEREAU C. (Dijon)	LAPFORT B. (Toulouse)
BOUSSARD E. (Nancy)	LAROCHE D. (Pau)
CAMMAERTS M.-C. (Bruxelles)	LE MASNE G. (Marseille)
CARIOU A. (Toulouse)	LEBRUN D. (Nantes)
CASEVITZ WEULERSSE J. (Paris)	LEFEUVE P. (Dijon)
CERDAN P. (Marseille)	LENOIR A. (Villetaneuse)
CEUSTERS R. (Leuven)	LEPAGE M. (Paris)
CHAUTEMS D. (Lausanne)	MARTIN P. (Bruxelles)
CHAUVIN R. (Ivoy le Pré)	MORGAN E. D. (Staffordshire)
CHERIX D. (Lausanne)	NOWBAHARI M. (Tours)
CLEMENT J.-L. (Paris)	PASSERA L. (Toulouse)
CORBARA B. (Villetaneuse)	PEREZ G. (Villetaneuse)
DANTAS DE ARAUJO C. (Villetaneuse)	PERU L. (Orléans)
DEFFERNEZ L. (Braine-l'Alleud)	PLATEAUX L. (Paris)
DEJEAN A. (Mexique)	PLATEAUX-QUENU C. (Paris)
DELALANDE C. (Tours)	POLDI B. (Mantova)
DELEPORTE P. (Paimpont)	PONTIN J. (Angleterre)
DELYE G. (Marseille)	POUVREAU E. (Bures/Yvette)
DENEUBOURG J.-L. (Bruxelles)	PROVOST E. (Marseille)
DETRAIN C. (Bruxelles)	QUINET Y. (Bruxelles)
ERRARD C. (Villetaneuse)	RAES H. (Gent)
ESCOUBZAS P. (Paris)	RIVault C. (Rennes)
EVEREARTS C. (Dijon)	ROULAND C. (Créteil)
FARINE J.-P. (Dijon)	SOMMEIJER M. (Utrecht)
FENERON R. (Villetaneuse)	SUZZONI J.-P. (Toulouse)
FORASTE M. (Rennes)	ULLOA-CHACON P. (Lausanne)
FRESNEAU D. (Villetaneuse)	VAN BOVEN J. (Kortrijk)
GARNIER-SILLAM E. (Créteil)	VAN BUREN N. (Utrecht)
GAUTIER J.-Y. (Rennes)	VAN VEEN J. (Utrecht)
GERARDY S. (Bruxelles)	VERHAEGHE J.-C. (Treignes)
GOMEL L. (Toulouse)	WUEST J. (Genève)
GOSS S. (Bruxelles)	

TABLE DES MATIERES

1. Charles Janet (1849-1932) par J. CASEVITZ-WEULERSSE.....	p. 1
2. Heinrich Kutter, digne successeur d'Auguste Forel par D. CHERIX.....	p. 3
3. Chemistry as an aid in the study of Social Insects par E.D. MORGAN.....	p. 15
4. Comparaison entre les fourmis australiennes des genres <u>Myrmecia</u> et <u>Nothomyrmecia</u> par J. BILLEN.....	p. 27
5. Les hydrocarbures cuticulaires des <u>Reticulitermes</u> français: variations spécifiques et coloniales par A.G. BAGNERES, C. LANGE, J.L. CLEMENT & C. JOULIE.....	p. 34
6. Variations intra- et interspécifiques des sécrétions défensives de divers <u>Nasutitermes</u> de Nouvelle-Guinée par C. EVEREARTS, J.M. PASTEELS, Y. ROISIN & O. BONNARD.....	p. 43
7. Toxicité des alcaloïdes de Fourmis par P. ESCOUBAS, J.L. CLEMENT, M.S. BLUM, T.H. JONES G. LHOMET & J.P. CELERIER.....	p. 51
8. Activités éthologiques des substances volatiles émises par les glandes mandibulaires de <u>Manica Rubida</u> (Myrmicinae) par M.C. CAMMAERTS & A.B. ATTYGALE.....	p. 59
9. Activité éthologique de substances produites par la glande de Dufour de <u>Lasius niger</u> (Formicidae) par M.C. CAMMAERTS, A.B. ATTYGALE & E.D. MORGAN.....	p. 65
10. Les hydrocarbures cuticulaires de <u>Cataglyphis cursor</u> (Hymenoptera, Formicidae): variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale par A. LENOIR, J.L. CLEMENT, N. NOWBAHARI & C. LANGE.....	p. 71
11. Processus de reconnaissance et détermination des larves par les ouvrières chez la fourmi <u>Camponotus vagus</u> scop: caractéristiques des hydrocarbures cuticulaires larvaires par A. BONAVITA-COUGOURDAN, J.L. CLEMENT & C. LANGE..	p. 79
12. Polyéthisme dans le tracé et le suivi de la piste chez <u>Pheidole pallidula</u> (Formicidae) par C. DETRAIN, J.M. PASTEELS & J.L. DENEUBOURG.....	p. 87
13. Etude de la détoxification du plomb par l'Abeille (<u>Apis mellifera</u> L.) par H. RAES, W. BOHYN & F. JACOBS.....	p. 95

14. Recherches sur les Passalides africains. III-Evolution de la teneur en phosphore du bois en décomposition suite à son utilisation comme substrat alimentaire par les Passalides
par D. LARROCHE & M. GRIMAUD.....p.103
15. Essai d'interprétation de la symbiose digestive chez Macrotermes mülleri (Termitidae, Macrotermitinae)
par C. ROULAND, P. MORA & J. RENOUX.....p.111
16. L'évolution des réserves énergétiques chez les ouvrières et les sexués de la fourmi d'Argentine (Iridomyrmex humilis) (Mayr): une stratégie en relation avec le mode de fondation des sociétés
par L. PASSERA & L. KELLER.....p.119
17. L'échantillonnage par relevé ponctuel pour l'étude de l'organisation sociale des fourmis: limites et optimisation
par B. CORBARA, J.P. LACHAUD, D. FRESNEAU
& B. PROVENT.....p.127
18. Flexibilité du répertoire comportemental chez les ouvrières major de Pheidole pallidula
par A. AARAB, J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU.....p.135
19. Mise en évidence de sous-castes comportementales chez Amblyopone pallipes
par J.P. LAHAUD, D. FRESNEAU & B. CORBARA.....p.141
20. Premiers résultats sur l'éthologie d'une fourmi sans reine: Dinoponera quadriceps
par C. CANTAS DE ARAUJO, D. FRESNEAU & J.P. LACHAUD..p.149
21. La prédation chez Paltothyreus tarsatus (Formicidae - Ponerinae)
par A. DEJEAN.....p.156
22. Evolution ontogénétique de l'occupation de l'espace et des relations agonistiques chez l'araignée Zygiella x-notata (Clerck)
par P. KREMER.....p.165
23. Cycle annuel de Leptothorax unifasciatus (Latr.) élevé en laboratoire. Résultats préliminaires
par P. MARTIN.....p.169
24. Quelques aspects de la biologie de Wasmannia auropunctata (Roger) (Hymenoptera, Formicidae)
par P. ULLOA-CHACON & D. CHERIX.....p.177
25. Etude du réveil printanier chez les fourmis des bois (groupe Formica rufa) dans le Jura Vaudois (Suisse)
par D. CHAUTEMS, N. JAQUET & D. CHERIX.....p.185

26. Recherches écologiques sur les fourmis du Sahara
par P. BERNARD.....p.195
27. Patron d'exploration chez Iridomyrmex humilis
par J.L. DENEUBOURG, S. ARON & J.M. PASTEELS.....p.203
28. Description et évolution spatio-temporelle du réseau
de pistes chez Lasius fuliginosus
par Y. QUINET & J.M. PASTEELS.....p.211
29. Le recrutement de masse: un exemple de communication
trop efficace ?
par R. BECKERS, J.L. DENEUBOURG & J.M. PASTEELS.....p.219
30. Orientation visuelle et pistes personnelles chez
Leptothorax unifasciatus: un exemple de stratégie
individualiste
par S. ARON, J.L. DENEUBOURG & J.M. PASTEELS.....p.227
31. L'orientation le long de la piste chez Myrmica rubra
(Hymenoptera, Formicidae)
par S. GERARDY & J.C. VERHAEGHE.....p.235
32. Caractères morpho-physiologiques du fourragement
de Messor sanctus (Forel)
par A. CARIOU.....p.243
33. Polygynie et reconnaissance coloniale chez la fourmi
d'Argentine, Iridomyrmex humilis (Mayr)
par L. KELLER, L. F. ASSERA & A. GRIMAL.....p.253
34. Observation sur la fermeture des sociétés de
Messor barbarus (Hym. Formicidae)
par P. CERDAN & G. DELYE.....p.261
35. Analyse de la variation de dominance reproductive des
reines individuelles de Myrmica rubra
par J.W. van VEEN & M.J. SOMMEIJER.....p.265
36. Reconnaissance et attractivité de la reine de Cataglyphis
cursor (Hymenoptera Formicidae)
par F. BERTON, A. LENOIR, A.M. LE ROUX & G. LE ROUX..p.273
37. Attraction femelle-larves chez Forficula auricularia:
préliminaires
par G. BOUREZ, M. FORASTE & M. VANCASSEL.....p.283
38. Etude des facteurs déterminants pour la dominance
reproductive de la reine de Melipona trinitatis
par N.W.N. van BUREN & M.J. SOMMEIJER.....p.285
39. Melipona trinitatis comme productrice de miel à
Trinidad, Antilles
par M.J. SOMMEIJER & M.C. BOOTSMA.....p.291

40. Etude des ressources florales de <u>Melipona trinitatis</u> (Hym. Meliponinae) à quatre localités à Trinidad, Antilles par M.C. BOOTSMA, M.J. SOMMEIJER & W.C. PUNT.....	p.295
41. Observations préliminaires sur le mode de renaissance spécifique des nids de Bourdons (<u>Bombus</u> sp.) par les femelles de <u>Psithyrus rupestris</u> Fab. (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae) par A. POUVREAU.....	p.301
42. Nourriture et dispersion chez les jeunes larves de <u>Blattaria germanica</u> L. par L. DABOUINEAU & C. RIVAULT.....	p.307
43. Phylogénèse et évolution de l'organisation sociale chez les Blattes; à propos de la méthode par P. DELEPORTE.....	p.317
44. Analyse des distributions spatio-temporelles d'une communauté de fourmis de prairie par L. DEFFERNEZ & J.C. VERHAEGHE.....	p.325
45. Evolution comparative de populations de termites d'écosystèmes guinéen (Côte d'Ivoire) par P. KOUASSI & M. LEPAGE.....	p.333
46. Dynamique et répartition des termitières de <u>Macrotermes bellicosus</u> dans un bassin versant en zone soudanienne par M. LEPAGE & Y. TANO.....	p.341
47. Rôle des termites dans de jeunes plantations d' <u>Eucalyptus</u> du Cap-Vert (Sénégal) par N. GUEYE & M. LEPAGE.....	p.345
48. Le gésier ou proventricule de <u>Cryptocercus punctulatus</u> Scudder et la phylogénie des Blattaria par P. DELEPORTE, D. LEBRUN & A. LEQUET.....	p.353
49. Les neurorécepteurs antennaires des castes du termite à cou jaune, <u>Kaloterms flavicollis</u> Fabr. (Isoptera; Kalotermitidae) par M.J. FAUCHEUX & D. LEBRUN.....	p.359
50. Les fourmis des bois - Auxiliaires précieux de nos forêts (Film) par H. BARTH & D. CHERIX.....	p.361
51. Fourmis <u>Leptothorax</u> hôtes intermédiaires de Cestodes d'oiseaux par L. PLATEAUX & L. PERU.....	p.363
INDEX DES AUTEURS.....	p.367
INDEX DES MOTS CLES.....	p.369

CHARLES JANET

(1849 - 1932)

Charles JANET est né à Paris le 28 juin 1849. Elève de l'Ecole centrale, il devient ingénieur des Arts et Manufactures et entre, en 1877, dans une usine de broserie, à Beauvais. Là se déroulera toute sa carrière.

Depuis son enfance il éprouvait un goût très vif pour l'entomologie mais, pendant la plus grande partie de sa vie, son travail d'ingénieur l'empêcha de se consacrer à sa passion.

Ce n'est qu'à partir de 1895 et jusqu'en 1911 qu'il put effectuer ses recherches sur le groupe qui l'attirait le plus : les Hyménoptères sociaux. Il publiera alors, en 19 ans, soixante-quatre études, concernant principalement les Fourmis et les Guêpes.

Beaucoup de travaux de Charles JANET concernent l'anatomie des Hyménoptères. Il effectua en particulier des coupes sériées de diverses régions du corps de *Myrmica rubra*, dont il publia des dessins remarquables de précision et de clarté. C'est ainsi qu'il découvrit et mit en évidence le phénomène de "L'histolyse, sans phagocytose, des Muscles vibrateurs du vol chez les reines des Fourmis" (1907).

Il étudia aussi le comportement de certains Hyménoptères sociaux, en particulier celui de diverses Fourmis et de myrmécophiles. Pour cela il perfectionne les nids artificiels déjà existants et crée un modèle de fourmilière en plâtre qui eut un grand succès à l'Exposition Universelle de 1900. Il l'améliora par la suite et ces nids sont encore utilisés de nos jours. Plusieurs de ses monographies contiennent de fort belles observations sur le comportement des Guêpes. Dans une étude parue en 1895 ["Sur *Vespa crabro*, Histoire d'un nid depuis son origine"] il signale, le premier, l'échange de nourriture entre ouvrières et larves de *V. crabro*, (nommé plus tard *trophallaxie* par Wheeler). Dans ce même travail, il décrit minutieusement la naissance et le développement du guépier, à partir de la première cellule construite par la femelle fondatrice.

Docteur ès Sciences, lauréat de l'Institut, Chevalier de la Légion d'honneur, Président de la Société zoologique de France en 1899, membre honoraire de la Société Entomologique de France en 1921, il mourut le 7 janvier 1932, à Voisinlieu, près de Beauvais où s'était passée presque toute sa vie.

Heinrich Kutter, digne successeur d'Auguste Forel (1)

par

D. CHERIX

Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17 - Suisse

Heinrich Kutter est né le 22 septembre 1896 à Vinelz, petit village au bord du lac de Biene (Suisse) où son père exerçait le ministère pastoral. C'est en 1898 que sa famille s'installa à Zurich. Son père, pasteur et théologien de talent, avait publié de nombreux ouvrages sur la foi et les questions sociales et souvent les discussions familiales tournaient autour de la philosophie. C'est ainsi qu'un beau dimanche, le 6 février 1910, lors d'une visite de la famille Kutter chez la famille Brun, dont l'un des quatre fils n'était autre que le fameux médecin et myrmécologue Rudolph Brun (1885 - 1969), alors que la discussion reprenait sur la philosophie, le jeune Heinrich qui s'ennuyait beaucoup fut interpellé par R. Brun qui l'invita à monter dans sa chambre pour voir sa collection de fourmis et ses élevages. Pour le jeune Heinrich alors âgé de 14 ans ce fut une véritable révélation. Le soir même il commençait sa collection d'insectes ! Mais comme nous étions en hiver il ne trouva qu'une mouche morte entre les fenêtres d'une pièce de la maison. Il la prépara et cet insecte se trouve toujours aujourd'hui dans sa collection, point de départ d'un travail qui allait faire de Kutter un myrmécologue de réputation mondiale. Dès cet instant il se consacra à l'étude des insectes et plus particulièrement des fourmis. En peu de temps il recueillit de nombreuses observations tout à fait originales sur le parasitisme social temporaire chez *Formica rufa*, phénomène encore peu, si ce n'est pas du tout étudié. Un jour qu'il discutait avec R. Brun, ce dernier lui demanda à voir ses notes et fut impressionné par le travail réalisé, si bien qu'il le poussa à écrire son premier article scientifique ce qu'il fit, dit-il modestement, en mauvais allemand; R. Brun l'aida à remanier son texte et sa première publication parut en 1913 (voir liste des articles publiés en annexe). Lorsqu'il déposa sur la table de son maître de latin au gymnase un exemplaire de ce travail ce dernier se demanda si ce Kutter là était bien le mauvais élève qui fréquentait ses cours !

(1) à l'occasion de sa nomination comme membre d'honneur de la section française de l'U.I.E.I.S. lors de l'assemblée générale qui s'est tenue à Paimpont le 17 septembre 1987.

Adressant ce même travail à Auguste Forel, celui-ci l'invita immédiatement à "La Fourmilière" à Yverne. Par la suite ils firent ensemble une excursion mémorable en Valais puis en Italie, à la veille de la première guerre mondiale. Parti comme maître et élève, ils en revinrent amis.

Il convient ici de revenir un peu en arrière. Depuis sa jeunesse à Zurich Kutter avait un ami d'origine allemande, Carl Emmelius, avec lequel il fit de nombreuses excursions et chasses aux fourmis et aux coléoptères. Malheureusement, en 1916 cet ami dut retourner en Allemagne et mourut sur le front en 1918. Sa collection se retrouve aujourd'hui dans la grande collection de Kutter. En témoignage d'amitié, Kutter publia les notes de son ami qui parurent en 1919 dans "Biologischen Zentralblatt" : "Beiträge zur Biologie einige Ameisenarten" (Contribution à la biologie de quelques espèces de fourmis). Après son service militaire Kutter entama à l'Université de Zurich des études de sciences naturelles, principalement la zoologie. Cependant, après quelques semestres, il se demanda à quoi cela pouvait-il bien le mener.

Afin d'obéir au souhait de ses parents de lui voir embrasser une carrière lui permettant de se rendre rapidement indépendant, il passa à la section de pharmacie de l'école polytechnique fédérale (EPFZ) et obtint en 1924 le diplôme fédéral de pharmacien. C'est sur les bancs de l'école polytechnique fédérale qu'il allait rencontrer sa future femme (Mlle Louise Trüb) qui sera sa compagne pendant 52 ans et le secondera efficacement tout au long de sa carrière, lui permettant ainsi de réaliser une oeuvre scientifique de grande ampleur.

En 1928 il reprit une pharmacie à Flawil (de 1928 à 1959) qui devint l'"Ameisen - Apotheke" (la pharmacie des fourmis) car sa façade était ornée de peintures représentant des fourmis.

A côté des ses activités professionnelles, il convient ici de se rappeler que les pharmaciens fabriquaient encore de nombreuses préparations, il resta fidèle à la myrmécologie, profitant de ses brèves vacances pour découvrir la faune myrmécologique suisse. Toutefois, il est amusant de noter que c'est sur un tout autre sujet et en partie contre sa volonté qu'il devint Docteur ès sciences en 1937.

En effet dans la région qu'il habitait, les paysans qui cultivaient des petits pois étaient en lutte avec différents ravageurs qui diminuaient fortement leurs revenus déjà modestes. Heinrich Kutter s'attaqua à ce problème afin de trouver une solution qui ne coûterait rien aux agriculteurs. C'est ainsi qu'après quelques années de travail, il put proposer une rotation des cultures qui empêchait les ravageurs de se développer et de dépasser le seuil de tolérance. Lorsqu'il montra ses résultats au Professeur Schneider, alors directeur de l'Institut d'Entomologie de l'EPFZ, ce dernier lui dit qu'il fallait absolument rédiger cela pour une thèse de doctorat, ce que Kutter ne voulait pas car il n'était pas intéressé. Cependant il céda aux instances de Schneider et ce dernier l'invita trois semaines au Tessin, corrigeant au fur et à mesure ce que Kutter écrivait et dessinait (voir liste annexe : travaux non myrmécologiques).

Mais revenons aux fourmis car, de 1913 à 1986, Heinrich Kutter a publié plus de cent travaux. L'un des apports les plus originaux réside dans la découverte, dans les Hautes Alpes suisses, de trois espèces de fourmis dont l'étude est une contribution de grande valeur à la connaissance du parasitisme social. Il s'agit de Doronomyrmex pacis (cette espèce découverte à la fin de la deuxième guerre mondiale reçut le nom de pacis), Epimyrma stumperi (en l'honneur de Stumper) et Teleutomyrmex schneideri (en l'honneur du Professeur Schneider qui le "força" à écrire sa thèse de doctorat) trouvées en Valais dans les vallées de Binn, Zermat et de Saas Fee respectivement.

La troisième espèce représente de loin l'une des plus intéressantes découvertes de la myrmécologie du 20ème siècle puisqu'elle se caractérise par l'absence de la caste ouvrière.

Pour la petite histoire, Kutter venait de passer dans la région de Saas Fee une journée à tourner des centaines de pierres à la recherche de Strongylognathus (espèces esclavagistes) et, fourbu, il s'assit sur un rocher pour reprendre son souffle; il décida de retourner une dernière pierre avant de rentrer. C'est alors qu'il découvrit dans une colonie de Tetramorium caespitum des individus étrangers accrochés au dos de la reine; il venait de découvrir Teleutomyrmex schneideri..... Fasciné par cette découverte il fit appel à d'autres collègues et c'est ainsi que l'année suivante Gösswald, Brun et Stumper se retrouvèrent à Saas Fee pour étudier différents aspects de cette espèce. Aujourd'hui on ne connaît que 4 stations (Espagne: Sierra Nevada; France: Briançon, Vallée d'Ossau dans les Pyrénées; Suisse: Valais, Saas Fee) pour cette espèce qui présente un regain d'intérêt à une époque où l'on tente de comprendre les mécanismes qui régulent la "socialité" chez les fourmis.

A côté de cela, Kutter publia en 1977 une faune des fourmis de la Suisse, ouvrage remarquable qui comble un vide et permet aujourd'hui à de nombreux myrmécologues "européens" de déterminer aisément leur matériel, même si l'ouvrage rédigé en langue allemande peut parfois causer quelques petits problèmes de traduction à ses utilisateurs.

Au cours de sa vie, Heinrich Kutter a constitué une collection remarquable qui après quelques péripéties a pu être acquise par le Musée cantonal de zoologie à Lausanne. Riche de plus de 50'000 spécimens elle offre une base de travail absolument indispensable et unique pour quiconque songe à se lancer dans la systématique de cette famille.

Mais l'activité du Dr. Kutter ne s'arrête pas là: il fut, de 1930 à 1946, rédacteur du Bulletin de la Société Entomologique Suisse et assumait avec grande compétence la charge de secrétaire du 3ème Congrès International d'Entomologie qui se tint à Zurich en 1925.

En témoignage d'estime pour ses travaux, l'Université de Lausanne lui conféra en 1948 le doctorat honoris causa ès sciences naturelles à l'occasion du 75ème anniversaire de son école de Pharmacie. Quelques années plus tard il reçut la même distinction de l'Université de Berne (en 1963) sur

proposition du regretté Professeur M. Lüscher. D'autre part il est membre honoraire de la Société Entomologique Suisse depuis 1965 et récemment de la section française de l'U.I.E.I.S, hommage au digne successeur d'Auguste Forel dans la myrmécologie du 20eme siècle. C'est en autodidacte qu'il s'est lancé dans le monde des fourmis et il n'a jamais suivi un seul cours universitaire d'entomologie.....

Aujourd'hui le Dr. Kutter s'est retiré à Egg près de Zurich avec pour compagnon un perroquet nommé "Joggeli", très facétieux et fort habile à reproduire des airs de cantates de Mozart. L'esprit lucide et vif, il est toujours prêt à rencontrer les myrmécologues qui traversent la Suisse et à égrener ses souvenirs sur Forel, Brun, Stumper et d'autres aujourd'hui disparus.

Remerciements

Je tiens ici à remercier le Dr. H. Kutter pour les nombreuses discussions que nous avons eues et les encouragements prodigués et aussi pour m'avoir autorisé à publier cet article que sa modestie voulait très court !

J'adresse aussi mes sincères remerciements au Professeur Paul Bovey (Lausanne) qui m'a permis d'utiliser ses notes d'un texte non publié, écrit en hommage à Kutter lors de son soixante-dizième anniversaire.

Heinrich Kutter - Liste des articles publiés (1913 - 1986)

1. Ein weiterer Beitrag zur Frage der sozialparasitischen Koloniegründung von F. rufa L.
Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie, Bd IX, Heft 6/7, p. 193-196, 1913.
2. Zur Biologie von Formica rufa und Formica fusca i. sp.
Biologischen Centralblatt, Bd. XXXIII Nr. 12, p. 703-707, 20.XII.1913.
3. Eine myrmekologische Excursion nach dem Südfuss der Alpen
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Heft 7/8 des XII. Bandes, p. 1-5, 1915
4. Myrmekologische Beobachtungen
Biologischen Zentralblatt, Bd 37. Nr. 9, p. 429-437, 1917
5. Beiträge zur Ameisenbiologie
Biologischen Zentralblatt, Bd 38. Nr. 3, p. 110-116, 1918
6. Beiträge zur Ameisenfauna der Schweiz
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd XIII, Heft 1, p. 13-17, 1919
7. Carl Emmelius, Zusammengefasst und ergänzt, Beiträge zur Biologie einiger Ameisenarten
Biologischen Zentralblatt, 39. Band, Nr. 7, p. 303-311, 1919
8. Strongylognathus huberi For. r. alpinus Wh. eine Sklaven raubende Ameise
Biologischen Zentralblatt 40. Bd. Nr. 11/12, p. 528-538, nov.-dez. 1920
9. Strongylognathus alpinus Wh., ein neuer Sklavenräuber
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd XIII, Heft 3/4, p. 117-120, 1921
10. Gehe hin zur Ameise
Naturwiss. Beobachtungsbuch Bd 1/2, Bircher Verlag, Bern, 165 p., 1920
11. Kopflose Existenzen
Schweiz. Ent. Anz., I(6), p 40-41, 1922
12. Der Sklavenräuber Strongylognathus huberi For. ssp. alpinus Wheeler
Rev. suisse de zool., vol. 30, No. 15, p. 387-422, 1923
13. Myrmica scabrinodis Nyl. var. rugulosoides For.
Schweiz. Ent. Anz., III,(1-2), p. 6-7, 1924
14. Ein kleiner Beitrag zu unserer Ameisenfauna
Schweiz. Ent. Anz., Nr. 5, p. 35, 1925
15. Eine neue Ameise der Schweiz
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd XIII, Heft 8, p. 409-412, 1925
16. Züchtung von Ameisen
Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, p. 485-512, 1926

17. Ein myrmekologischer Streifzug durch Sizilien
Fol. myrmecol. et termitologica, vol. 1, No 7/8, IV 27, p. 94,
1927
18. Beiträge zur Kenntnis nordafricanischer Hymenopteren
EOS, Revista Espanola de Entomologia, Tome IV, Heft 1, 1928
19. Mit Bananen eingeschleppte Ameisen
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd XV, Heft 2, p. 61-63, 1931
20. Verzeichnis der entomologischen Arbeiten von Prof. Dr August
Forel
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd XV, Heft 5, p. 180-193, 1931
21. Forelophilus, eine neue Ameisengattung
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd XV, Heft 5, p. 193-194, 1931
22. Ameisen aus dem Museum zu Dresden
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XV, Heft 6, p. 207-210, 1932
23. Einige Ameisen von der Südküste von Neu-Britannien
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XV, Heft 11, p. 471-474, 1933
24. Neue Schweizerameisen
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Vol. XVI, Heft 11, p. 722, 1936
25. Skizzen eines Streifzuges durch Kamerun
Schweiz. Apotheker Zeitsch. No 26, p. 337-342, No 27, p.
349-354, 1937
26. Skizzen eines Streifzuges durch Kamerun
Schweiz. Apotheker Zeitsch. No 27, p. 349-354, 1937
27. Neujahrshonig auf dem Kamerungberg
Schweiz. Monatschrift "Du", 1937
28. Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis des Nestbaues von
Bellicositermes natalensis (Haviland)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XIX, Heft 2/3, p. 66-70, 1943
29. Ameisengäste
Schweiz. Monatschrift "Du", 1945
30. Eine neue Ameisengattung (Doronomyrmex)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XIX, Heft 10, p. 485-487, 1945
31. Beitrag zur Kenntnis von Strongylognathus huberi For. ssp.
alpinus Wh. (Hym. Form.)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XIX, Heft 11, p. 645-646, 1945
32. Lasius (Chthonolasius) carniolicus Mayr, eine neue
Schweizerameise
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XIX, heft 12, p. 698-699, 1946
33. Ein mehrtätiger Grossraubzug von Formica sanguinea ohne
Zwischenheimkehr und seine instinktpsychologische Deutung. (mit
R. Brun)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XX, Heft 4, p. 278-290, 1947

34. Statt Mineralwasser fanden sie Ameisen
Schweiz. Monatschr. für Natur, Forsch. u Tech., Prisma Heft 2,
2. Jahrgang, 1947
35. Beitrag zur Kenntnis der Leptanillinae (Hym. Formicidae)
Eine neue Ameisengattung aus süd-Indien
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXI, Heft 2, p. 286-295, 1948
36. Nachträge zu dem 1946 in Binn beobachteten Grossraubzug von
Formica sanguinea ohne Zwischenheimkehr
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXII, Heft 3, p. 309-322, 1949
37. Mes souvenirs sur Auguste Forel
(traduction R. Matthey)
Suisse contemporaine No spécial, p. 30-41, sept. 1949
38. Ueber eine neue, extrem parasitische Ameise, 1. Mitteilung
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXIII, Heft 2, p. 81-94, 1950
39. Ueber zwei neue Ameisen, 1. Chalepoxenus insubricus, 2.
Epimyрма stumperi
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXIII, Heft 3, p. 337-346, 1950
40. Ueber Doronomyrmex und verwandte Ameisen, 2. Mitteilung
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXIII, Heft 3, p. 347-353, 1950
41. Epimyрма stumperi, 2. Mitteilung
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXIV, Heft 2, p. 153-174, 1951
42. Myrmekologische Beobachtungen 1951
Bull. Union Internationale pour l'Etude des Insectes sociaux,
t. I, No 2, p. 21-27, Paris 1952
43. Ueber Plagiolepis xene Stärcke (Hym. Formicidae.)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXV, heft 2, p. 57-72, 1952
44. Bemerkenswerte Missbildung bei Leptothorax acervorum Latr.
(Hym. Formicid.)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXV, Heft 4, p. 354, 1952
45. "Die rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene", von K.
Gösswald
Experientia, vol. VIII/8, p. 311-312, 1952
46. Internationale Union zum Studium der sozialen Insekten
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXV, Heft 4, p. 358-359, 1952
47. Sur un type nouveau de myrmécobiose réalisé par Plagiolepis
xene (avec R. Stumper)
Comptes-rendus Ac. Sci t. 234, p. 1482-1485, 1952
48. Beitrag zur Problemstellung der neueren Myrmekologie
Die Naturwissenschaften, Heft 2, p. 33, 1953
49. Die Ameise Salomos
Schweiz. Monatschrift "Du", sept. 1953

50. Beiträge zur Biologie palaearktischer Coptoformica (Hym. Form)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXIX, Heft 1, p. 1-18, 1956
51. Zur Kenntnis schweizerischer Coptoformicaarten (Hym. Form), 2.
Mitteilung
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXX, Heft 1, p. 1-24, 1957
52. Eine neue Form der Sklavengewinnung bei Ameisen
Umschau, Heft 11, p. 327-329, 1957
53. Ueber die Bedeutung chemischer Stoffe im sozialen Ameisenleben
Schweiz. Apotheker Zeitung, 21, p. 410-413, 1957
54. Ameisen
Schweiz. Schulfunk, Heft 6, p. 184-186, 1957
55. Einsame Ameisen
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXXI, Heft 2, p. 177-190, 1958
56. Ueber Modificationen bei Ameisenarbeiterinnen, welche durch den
Parasitismus von Nematoden (Nematod.) verursacht worden sind
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXXI, Heft 3/4, p. 313-316, 1958
57. Sklaven bei den Ameisen
Bodenseezeitung, no 1/2, p. 11-13, 1959
59. Ueber den Sozialparasitismus der Ameisen
Naturforsch. Ges. Zürich, 5.12.1960, p. 2-3, 1960
60. Das Ameisen-Wunder : Ein Blick ins Ameisenleben, Von unseren
roten Waldameisen, Wanderameisen, Ueber die Ernährung des
Ameisenvolkes, Sklaverei, Einsame Ameisen
Silva, Heft 35, p. 5-23, 1960
61. Der individuelle Insektenpass als taxonomische Platzkarte, ein
Vorschlag
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXXIII, Heft 4, p. 238-244, 1961
62. Bericht über die Sammenlaktion schweizerischer Waldameisen der
Formica-rufa-Gruppe 1960/61
Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen, Nr. 12, p. 788-797, 1961
Waldhygiene, Bd IV, no 7/8, p. 193-202, 1962
63. Zur Erinnerung an August Reichen sperger
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd XXXVI, Heft 1/2, p. 143-144, 1963
64. Von der forstwirtschaftlichen Bedeutung der Waldameisen
Wald und Holz, 44. Jahr. Nr. 12, p. 346-350, 1963
65. Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis unserer Waldameisenfauna
Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen, Nr. 11, p. 646-653, 1963
66. Miscellanea myrmecologica I
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXXVI, Heft 1/2, p. 129-137,
1963
67. Miscellanea myrmecologica II
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXXVI, Heft 4, p. 321-329, 1963

68. *Miscellanea myrmecologica* III
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXXVII, Heft 3, p. 127-137, 1964
69. *Formica nigricans* Em. (= *cordieri* Bondr.) bona species ?
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XXXVII, Heft 3, p. 138-150, 1965
70. Ueber die Verbreitung der Waldameisen in der Schweiz
Collana Verde 16, p. 231-235, Roma 1965
71. Einige Ergebnisse Weiterer *Coptoformica*-Studien
Ins. Soc., vol. XIII, No 4, p. 227-240, 1966
72. Beschreibung neuer Sozialparasiten von *Leptothorax acervorum* F.
(Formicidae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XL, Heft 1/2, p. 78-91, 1967
73. Variationsstatistische Erhebungen an Weibchen von *Formica lugubris* Zett
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XL, Heft 1/2, p. 63-77, 1967
74. Liste sozialparasitischer Ameisen
Archives, t. XXXIII, Nvelle série, Inst. Grand Ducal de Luxembourg, p. 201-210, 1967
75. Persönliche Erinnerungen an August Forel
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XL, Heft 3/4, p. 281-289, 1968
76. Ameisen - Wunder des sozialen Instinktes
Artikel in Zürichsee-Zeitung, 26.7.1968
77. Hermann Appel, ein leidgeadelter Entomologe (1892-1966) mit Brief v. Frau Appel. (mit R. Stumper)
IUISSI, VI Congress, p. 275-279, Bern, sept. 1969
78. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz
Neujahrsblatt des Zürcher Naturforsch. Ges, 171., p. 5-62, 1969
79. Recensione
(mit G. Le Masne, C. Baroni-Urbani)
Boll. Società Entomologica Italiana, Vol. XCIX-CI, N. 5-6, p. 117-120, 1969
80. Conférence européenne de myrmécologie
Sienne (Italie) 3-7 février 1969
Ins. Soc. XVI, 4, p. 313-316, 1969
81. In Erinnerung an Rudolf Brun
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Vol. XLIII, Heft 1, p. 68-71, 1970
82. Ein kleiner Beitrag zum Naturschutzjahr 1970
Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen (121), Nr. 11, p. 835-838, 1970
83. Ueber den Formenreichtum bei *Myrmica lobicornis*-Arbeiterinnen
(Hymenoptera, Formicidae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 43, Heft 2, p. 143-146, 1970
84. Naturzerstörung im Naturschutzjahr
Artikel in Zürichsee-Zeitung, Nr. 24, p. 12, 2. Sept. 1970

85. Taxonomische Studien an Schweizer Ameisen (Hymenopt., Formicidae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 43, Heft 3/4, p. 258-271, 1971
86. Ueber Xenhyboma mystes Santschi
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 45, Heft 4, p. 321-324, 1972
87. Epitritus argiolus Emery (?), Genus und Species neu für die Schweiz
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 45, Heft 4, p. 325-326, 1972
88. Leptothorax arcanus n.sp. (?) - Eine neue und rätselhafte Schmalbrustameise
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 45, Heft 4, p. 327-328, 1972
89. Ueber die Morphologischen Beziehungen der Gattung Myrmica zu ihren Satelliten-genera Sifolinia Em., Symbiomyrma arnoldi und Sommimyrmica menozzi (Hymenoptera, Formicidae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 46, Heft 3/4, p. 253-268, 1973
90. Beitrag zur Lösung Taxonomischer Probleme in der Gattung Epimyrmica (Hymenoptera Formicidae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 46, Heft 3/4, p. 281-289, 1973
91. Zur Taxonomie der Gattung Chalepoxenus (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 46, Heft 3/4, p. 269-280, 1973
92. Tropische Blattschneiderameisen in Basel
Schweiz. Bienen-Zeitung, 97. Jahr. Nr. 1, p. 24-25, 1974
93. Antwort auf Frage : Inwiefern sind Ameisen nützlich ?
Schweiz. Bienen-Zeitung, 98. Jahr. Nr. 2, p. 78-79, 1975
94. Die Ameisen (Hym. Formicidae) des Schweizerischen Nationalparkes und seiner Umgebung
Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweiz. Nationalpark, Band XIV, Nr. 74, p. 398-414, 1975
95. Ueber die Waldameisenfauna der Türkei
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band 48, Heft 1/2, p. 159-163, 1975
96. Ameisen - eine lebenslängliche Leidenschaft
Zürichsee-Zeitung no 18, 2 Mai 1975
97. Beitrag zur Kenntnis der Gattung Calypatomyrmex Emery (Hym. Formicidae Subf. Myrmicinae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 49, p. 269-272, 1976
98. Beitrag zur Kenntnis der Gattung Simopone Forel (Hym. Formicidae Subfam. Cerypachyinae resp. Ponerinae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 49, p. 273-276, 1976
99. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Gattung Simopone Forel (Hym. Formicidae, Subf. Cerypachyinae resp. Ponerinae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 50, p. 173-176, 1977

100. Zur Kenntnis der Gattung Hylomyrma Forel (Hym. Formicidae, Subf. Myrmicinae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 50, p. 85-89, 1977
101. Formicidae
Insecta helvetica Bd 6, Schweiz. Ent. Ges., Zürich, 1977
102. Formicidae, Ergänzungsband
Insecta helvetica, Bd 6a, Schweiz. Ent. Ges., Zürich, 1978
103. Ameisen
Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalpark, Band XII (D3),
p. 34-46, 1980
104. Iridomyrmex humilis Mayr (Hym. Form.) Gattung und Art neu für
die Schweiz
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 54, p. 171-172, 1981
105. Ueber Anomalien einheimischer Formiciden
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 59, p. 229-238, 1986

Travaux non-myrmécologiques

1. Untersuchungen über die Erbsenschädlinge im st-gallischen Rheintal 1931-1932 von H. Kutter und Dr. W. Winterhalter
Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz 1933, p. 273-338, 1933
2. Die Bekämpfung der Konservenerbsenschädlinge im st-gallischen Rheintal. Untersuchungsbericht 1934.
Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz 1934, p. 1133-1172, 1934
3. Weitere Untersuchungen über Kakothrips robustus Uzel und Contarinia pisi Winn., sowie deren Parasiten, insbesondere Pirene graminea Hal. Dissertation
Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Band XVI, Heft 1, p. 1-82, 1934
4. Die Bekämpfung der Konservenerbsenschädlinge im st-gallischen Rheintal. Untersuchungsbericht 1935.
Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz 1936, p. 79-102, 1936
5. Ueber einen neuen Endoparasiten (Thripocetus, Chalcididae) des Erbsenblasen fusses (Kakothrips robustus Zetl), seine Lebensweise und Entwicklung.
Mitt. SEG, Bd XVI, Heft 9, p. 640-652, 1936
6. Ueber einen neuen Fenchelschädling
Schweiz. Apotheker Zeitung 11, p. 1-6, 1936
7. Die Bekämpfung der Konservenerbsenschädlinge im st-gallischen Rheintal. Untersuchungsbericht 1936.
Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz 1937, p. 95-120, 1937

Travaux divers

1. Aus unserer Ameisenwelt
Untertoggenburger Neujaars-Blätter, p. 20-31, 2. Jhrg, 1930
2. Der Koloradokäfer
Schweiz. Apotheker-Zeitung Nr. 30, p. 1-4, 1937
3. Bücherbesprechung : H. Eidmann: Lehrbuch der Entomologie
Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., Band XVIII, Heft 7/8, p. 400, 15. Dez. 1941
4. Ueber die Bedeutung der Schädlingsbekämpfung für die Apotheker
Schweiz. Apotheker-Zeitung Nr. 25 und 26, p. 1-10, 1942
5. Bücherbesprechung : Dr. R. Stäger: Blütennektar und Laussekremente als Nahrungsmittel für die Ameisen
Mitt. Schweiz. entomol. Ges., Band XIX, Heft 2/3, p. 116, 15. Dez. 1943
6. Schädlingsbekämpfung
Schweiz. Apotheker-Zeitung Nr. 15, p. 180-181, 14. April 1945
7. Des Apothekers Steckenpferd... Myrmekologie
Mitteilungs Blatt, 6. Jhrg, Doppel-Heft 3/4, p. 28-30, Juli 1948
8. A. Forel, Die Welt der Ameisen, ausgewählte Kapitel in deutsche Sprache, übersetzt von H. Kutter, Rotapfelverlag, Zürich, p. 1-275, 1948

CHEMISTRY AS AN AID IN THE STUDY OF SOCIAL INSECTS

par

E.D.MORGAN

Dept. of Chemistry, University of Keele, Staffordshire ST5 5BG, England

Resumé: La recherche chimique en tant qu'aide dans l'étude des insectes sociaux.

Une collaboration efficace entre la recherche biologique et la recherche chimique peut améliorer et faire progresser nos connaissances sur l'écologie et l'éthologie des insectes sociaux. La caractérisation d'importantes substances actives biologiquement peut-être facilitée par une récolte adéquate des substances en s'assurant qu'elles ne sont ni diluées ni contaminées par des solvants. Des exemples sont donnés grâce auxquels l'étude des substances chimiques peut stimuler de nouvelles recherches biologiques et permette des études chimiques appropriées à l'aide de tests biologiques. La valeur d'une bonne collaboration entre chimistes et biologistes est rehaussée par le succès de leur travail d'équipe.

Mots-clés: *Hymenoptera, échantillonnage chimique, sécrétions glandulaires, test biologique, collaboration.*

Summary: The pursuit of knowledge of the ecology and ethology of social insects can be improved and advanced by good collaboration between Biology and Chemistry. The careful collection of chemicals and the avoidance of dilution and contamination with solvents can make easier the identification of important biologically active substances. Examples are given whereby chemical studies can

stimulate new biological investigations and where a biological assay can stimulate appropriate chemical studies. The value of good collaboration between chemist and biologist is emphasized for the successful conclusion of their work together.

Key words: *Hymenoptera, chemical sampling, glandular secretions, bioassay, collaborative research.*

We are at a period of great advances in science, but it is in the little-known territories between the traditional divisions of science, that the most rapid advances are taking place. It is through the interaction of Chemistry and Biology, or Physics and Biology that exciting discoveries are being made (Fig. 1).

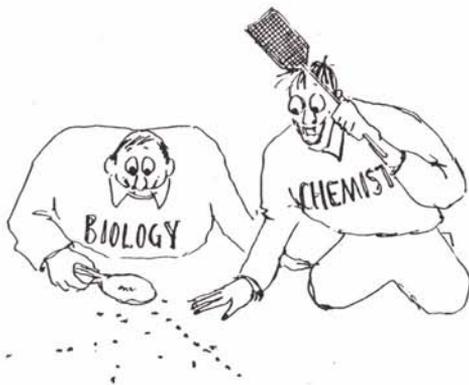


Fig. 1. Chemistry helping Biology

For example, the techniques and instruments of Chemistry for identification of very small amounts of organic substances have advanced far in recent years. Social insect communication and defense for the greater part rely on chemical secretions of various glands. Chemistry is therefore now well placed to aid the study of social insects.

We may identify three areas to illustrate this interaction between Chemistry and Biology that will aid our understanding of the ecology and ethology of this fascinating group of insects. First, to show how the collection of biological material for chemical examination can be more efficient and more informative. Secondly, to look at some examples where a chemical viewpoint can illuminate biology, and

thirdly to consider how biological discoveries can stimulate new chemical investigations.

The traditional method of obtaining samples for chemical examination is by dissolving or extracting biological material with a solvent. It has many disadvantages. It dilutes the sample, introduces impurities, masks components and usually, as a consequence requires rather large amounts of material to be extracted. Various investigators have described methods to avoid use of solvents, some of them are described by Golub and Weatherstone (1984). We have used for over 15 years our own invention of a solid injector, (Morgan and Wadhams 1972). A gland or piece of tissue is dissected, placed inside a small glass capillary tube and sealed in a flame. The sample can then be safely kept or transported by post and analysed when convenient. For analysis, the capillary tube is placed inside a stainless steel device which is fitted into the injection area of a gas chromatograph. It is heated until the contents of the capillary have been raised to 140 to 240°C (depending upon the stability and volatility of the substances being studied), a plunger is depressed which crushes the glass tube, causes the tissue to disintegrate through formation of steam and all volatile materials are flushed onto the chromatograph and separated in the usual way (for further description, see Attygalle and Morgan, 1988).

Numerous examples of the use of this method with ant glands can be found in our publications (c.f. Ali *et al.*, 1987), but the method has also been used for sex pheromone glands from lepidopterans (Attygalle *et al.*, 1987). Advantages of this method include being able to collect material in the field, remote from the laboratory. All that is required is a supply of glass capillary tubing cut into short lengths, a microscope for dissection and a small flame to seal the glass capillaries. In addition, it can be advantageous to send the samples to a suitably equipped laboratory anywhere in the world, and to store them there until the analyses can be performed. The contents of a single gland can be analysed (in practice, we find

the limit for detection and identification is about 1 ng), and by using a still finer capillary tube, samples of secretion, such as cornicle secretions of aphids, can be collected as they are produced, or a glandular reservoir can be pierced with the capillary, and the contents collected without any contamination with tissue, or secretion can be drawn from an intersegmental gland.

Because single glands or individual insects can be examined in this way, far less insect material is required, the variation from one individual to another within a species or colony can be judged, and a greater variety of studies can be conducted, than when large numbers of insects are required.

Micro-chemical methods can also be used for sampling the air in a nest or near a nest. In some early (unpublished) work we were surprised to find quite large quantities of 3-octanol and 3-octanone (the chief substances from the mandibular glands) in the air over laboratory colonies of *Myrmica scabrinodis*. We still do not know what this means in terms of behaviour. One can also collect material laid on the substrate, as has been done recently, in the identification of the trail pheromone of tent caterpillars (Crump *et al.*, 1987). Flower extracts, faecal material, extracts of prey, larvae, eggs and dead congeners can all be collected in studies to learn more about the interactions of insects with all these sources of odour.

With these collected materials, the chemist performs gas chromatography to separate the components, to find how many substances there are and how much of each one, and by mass spectrometry and other micro-chemical methods (Attygalle and Morgan, 1988) to identify each one. The chemist can then report back to the biologist on which substances, their amounts and proportions are present in the gland, tissue, exudate or surface. Then, sometimes with the aid of a colleague expert in methods of synthesis, the chemist hopes to provide the biologist with these substances in a pure state, and in mixtures in the correct proportions and concentrations as they are found in nature, for behavioural studies.

Chirality or 'handedness' is a property important in many pheromones. When four different atoms or groups are attached to one carbon atom in a molecule, that carbon atom is said to be chiral, and the compound can exist in two chiral forms. These two chiral forms can be considered like left and right hands. They are similar in form and identical in most properties, but one form is the mirror image of the other. Frequently, when pheromone molecules are chiral, we find only one form in nature, and the other chiral form may be inactive, or may reduce or cancel the behavioural effect of the natural one (Silverstein, 1985). It is therefore important to know about this property before biological tests. Such chiral forms are identical in almost all their chemical properties. There are no simple ways of detecting chirality in compounds, other than measuring the way the compound rotates the plane of polarized light in a polarimeter. However, for most pheromones we never have sufficient material to make this measurement. Therefore indirect methods must be devised. To extend the analogy, although a left hand and right hand are very similar, if we combine each of these with another chiral object, namely a right-handed glove, then we produce two things which look quite different; a left hand in a right-handed glove and a right hand in a right-handed glove. These are not related like mirror images and are separable. Nature is an abundant source of chiral substances in which only one of the two possible forms is produced. We can use these substances as reagents to combine with a pheromone, using only minute amounts to make new derivatives, which can be separated by chromatography and so the chirality of the natural pheromone can be deduced. Our work on the chirality of 3-octanol of *Myrmica* ants (Attygalle *et al.*, 1983; Cammaerts *et al.*, 1985) and that of Cammaerts *et al.* (this volume; also Bestmann *et al.*, 1987) on manicone from *Manica rubida* provide examples.

Next we should look at some examples that show how this work of chemical analysis and identification is of real help to the biologist.

A simple example is as an aid in taxonomy. There frequently occur two species which are so similar that it is difficult to tell them apart morphologically, but the species may have different pheromone blends. All ants so far studied (some 50 species) have oily chemicals in their Dufour glands. These Dufour gland chemicals are characteristic for that species in almost every case. *Formica cunicularia* and *F. rufibarbis* are a pair of species of very similar morphology which can be distinguished by their Dufour gland chemicals (Billen *et al.*, 1983), as are *Formica fusca* and *F. lemani* (Ali *et al.*, 1987). The myrmecines *Tetramorium caespitum* and *T. impurum* are so similar, they can only be distinguished by their male genitalia, but are easily distinguished by their Dufour glands (Billen *et al.*, 1986) and their trail pheromones (Morgan and Ollett, 1987). Bagnères (this volume) gives an example of colony and species specificity of cuticular hydrocarbons and Everaerts (this volume) similarly gives examples of chemical taxonomy in termites.

Chemistry may also be of use in the wider question of systematics. Billen (this volume) describes recent work on the primitive Australian ant *Nothomyrmecia macrops*, which stands as the solitary member of the subfamily Nothomyrmecinae, separated from its possible relatives the Myrmecinae. Chemistry can at least add its evidence to any debate over classification.

Chemistry may independently turn up new facts that stimulate biological examination. We have recently found that the major and minor subcastes of workers of the desert ant *Camponotus aegyptiacus* have distinctly different Dufour gland compositions (Ali and Morgan, unpublished results). We hope this can provide the nucleus of some study on polyethism in the species.

The slave-making species *Harpagoxenus sublaevis* has very large worker Dufour glands, which are used in some way in the enslaving process. We have found that this gland contains (E)- β -farnesene (Ollett *et al.*, 1987) a substance well-known as an aphid alarm pheromone, but not previously encountered among

ants. The evidence points strongly towards this substance being involved in slave-raiding and awaits behavioural examination.

With the very small number of insects required with the solvent-less methods, it has been possible to carry out the first study on the filling of the Dufour gland in very young adult workers of *F. sanguinea*, which has shown how slowly the gland, empty at emergence, fills with secretion. This study has also suggested a connection between glandular contents and slave-raiding by the oldest workers (Ali *et al.*, 1988).

Perhaps the greatest help that biology can provide for chemistry is the discovery or perfecting of good bioassays. When a simple and reproducible bioassay is available that gives a clear result, then chemistry has the stimulus to make a worthwhile discovery. A good example of such a bioassay is the trail following test of Pasteels and Verhaeghe (1974) which we have found reproducible and quantitative. Use of this bioassay has enabled us to identify the trail pheromones of a number of species of ants (Attygalle and Morgan, 1985).

Chemical methods are available now (Attygalle and Morgan, 1984) for the recovery of the secretion from a single insect after chromatography or from several individuals, or a selected part of the secretion, or individual components of the secretion for testing in a bioassay, as well as for chemical examination. If there is a biological test available, then a pure component can be isolated and the small amount produced can be checked for behavioural activity with that test. We have used such methods in locating and identifying each of the trail pheromones we have reported. However, such assaying is not always simple, for we found in the case of the ant *Pheidole pallidula* that more than one substance is required to both initiate and sustain trail-following behaviour (Ali *et al.*, 1988).

The combination of neurophysiological techniques and chemistry are much used in the study of lepidopteron pheromones, but there has been little done in electroantennography or recording from single sensillae in Hymenoptera, largely

because of the smaller neurone potentials experienced and because of the extremely tough exoskeleton to be pierced with electrodes. However, the technical difficulties may now be overcome and we may see more use of this combined technique among social insects.

Still another difficult area is the study of primer pheromones. The original work of Butler *et al.* (1961) on queen substance of honeybees was a splendid example of a primer pheromone study. But there was a simple and rapid bioassay available – the stabilizing or destabilizing of the colony. More bioassays of this type need to be perfected so that chemical studies of colony stability, queen control, or brood care can begin.

Little has been done on the effects of insect hormones in social insects, particularly on the effects of juvenile hormone and moulting hormone. Almost all

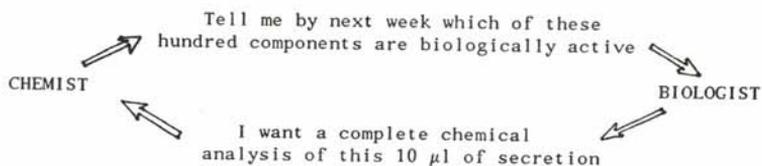


hormone studies are on non-social insects, yet the chemicals are available, and also in radio-labelled form and the chemical assays are there for their identification and quantification.

It is easy to say that biologists and chemists should work together, and that they can accomplish far more working together than they can alone, but such collaboration is not easy to achieve. Good collaboration is a little

like marriage (Fig. 2) not to be entered upon lightly, and requiring some limitations upon the freedom of action of both sides. In collaboration, each science must recognize the limitations of the other's techniques and attempt to achieve what is possible together, not to attempt to make the other do what would be interesting to oneself. First of all, each must be able

to understand a little of the others subject as well as being an expert in his own. Often each expect too much of each other. Albone (1984) gives a humorous illustration of how collaboration is not achieved:



I have enjoyed some excellent collaboration in my work on insect chemicals. Perhaps I have been lucky with my partners, several of whom also contribute to this volume. It has been very interesting for me working with them, and I am grateful to them for what they have taught me and I hope that the work we have done together will be of use to fellow scientists. I must also thank my research students in this field over a number of years, particularly R.P. Evershed, A.B. Attygalle, M.F. Ali and B.D. Jackson, their dedication and enthusiasm has been essential to our progress. I wish to thank also the UIEIS Section Française for inviting me to contribute to this colloquium.

REFERENCES

- Albone, E.S., 1984.—Mammalian Semiochemistry. John Wiley and Sons, Chichester, 1984, p. 8.
- Ali, M.F., Attygalle, A.B., Billen, J.P.J., Jackson, B.D., Morgan, E.D., 1988.—Change of Dufour gland contents with age of workers of *Formica sanguinea* (Hymenoptera:Formicidae). *Physiol. Entomol.*, **13** (in press).
- Ali, M.F., Attygalle, A.B., Morgan, E.D., Billen, J.P.J., 1987.—The Dufour gland substances of the workers of *Formica fusca* and *Formica lemni*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **88B**, 59–63.

- Attygalle, A.B., Morgan, E.D., 1984.—Chemical reactions with nanogram quantities of compounds collected from GC effluent. *J. Chromatogr.*, **290**, 321–330.
- Attygalle, A.B., Morgan, E.D., 1985.—Ant trail pheromones. *Adv. Insect Physiol.*, **18**, 1–30.
- Attygalle, A.B., Morgan, E.D., 1988.—Microchemical methods linked to gas chromatography in the structure determination of nanogram quantities of pheromones. *Angew. Chem. Internat. Ed. English*, (in press).
- Attygalle, A.B., Evershed, R.P., Morgan, E.D., Rowland, S.J., 1983.—Comparison of three derivatives for the enantiomeric separation of chiral alcohols and the absolute configuration of *Myrmica* ant 3-octanol. *J. Chromatogr.*, **260**, 411–417.
- Attygalle, A.B., Herrig, M., Vostrowsky, O., Bestmann, H.J., 1987.—Technique for injecting intact glands for analysis of sex pheromones of Lepidoptera by capillary gas chromatography. *J. Chem. Ecol.*, **13**, 1299–1311.
- Bestmann, H.-J., Attygalle, A.B., Glasbrenner, J., Riemer, R., Vostrowsky, O., Constantino, M.G., Melikian, G., Morgan, E.D., 1987.—Identification of the volatile components of the mandibular gland secretion of the ant *Manica rubida*: Structure elucidation, synthesis, and absolute configuration of manicone. *Liebigs Annalen.*, **87**, (in press).
- Billen, J.P.J., van Boven, J.K.A., Evershed, R.P., Morgan, E.D., 1983.—The chemical composition of the Dufour gland contents of workers of the ant *Formica cunicularia*, a simple test for recognition of the species. *Annal. Soc. Roy. Belg. Zool.*, **113**, 283–289.
- Billen, J.P.J., Evershed, R.P., Attygalle, A.B., Morgan, E.D., Ollett, D.G., 1986.—The contents of the Dufour glands of workers of three species of *Tetramorium*. *J. Chem. Ecol.* **12**, 669–685.

- Butler, C.G., Callow, R.K., Johnston, N.C., 1961.—The isolation and synthesis of queen substance, 9-oxodec-*trans*-2-enoic acid, a honey bee pheromone. *Proc. Roy. Soc. B*, **155**, 417-432.
- Cammaerts, M.C., Attygalle, A.B., Evershed, R.P., Morgan, E.D., 1985.—The pheromonal activity of chiral 3-octanol for *Myrmica* ants. *Physiol. Entomol.* **10**, 33-36.
- Crump, D., Silverstein, R.M., Williams, H.J., Fitzgerald, T.D., 1987.—Identification of the trail pheromone of the eastern tent caterpillar *Malacosoma americanum* (Lepidoptera:Lasiocampidae). *J. Chem. Ecol.*, **13**, 397-402.
- Golub, M.A., Weatherstone, I., 1984.—Techniques for extracting and collecting sex pheromones from live insects and from artificial sources. In *Techniques of Pheromone Research* (H.E. Hummel and T.A. Miller, Eds.). Springer-Verlag, Berlin, p. 223-285.
- Morgan, E.D., Ollett, D.G., 1987.—Methyl 6-methylsalicylate, trail pheromone of the ant *Tetramorium impurum* (Formicidae:Myrmicine). *Naturwissen.* (in press).
- Morgan, E.D., Wadhams, L.J., 1972.—Gas chromatography of volatile compounds in small samples of biological materials. *J. Chromatogr. Sci.*, **10**, 528-529.
- Ollett, D.G., Morgan, E.D., Attygalle, A.B., Billen, J.P.J., 1987.—The contents of the Dufour gland of the ant *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. *Z. Naturforsch.*, **42C**, 10-15.
- Pasteels, J.M., Verhaeghe, J.C., 1974.—Dosage biologique de la phéromone de piste chez les fourrageuses et les reines de *Myrmica rubra*. *Insectes Soc.*, **21**, 167-180.
- Silverstein, R.M., 1985.—Chiral semiochemicals. In "Semiochemicals, flavors and pheromones T.E. Acree and D.M. Soderlund Eds., Walter de Gruyter, Berlin, and N.Y., p. 121-140.

COMPARAISON ENTRE LES FOURMIS AUSTRALIENNES DES
GENRES MYRMECIA ET NOTHOMYRMECIA

par

Johan BILLEN

Laboratoire d'Entomologie, Institut de Zoologie,
Naamsestraat 59, B - 3000 Leuven (Belgique)

Résumé : Les fourmis primitives australiennes des genres *Myrmecia* et *Nothomyrmecia* sont actuellement classées dans différentes sous-familles, à cause des différences de la tubulation abdominale. Bien que ce caractère soit très distinct, des recherches morphologiques et ultrastructurales, ainsi que des analyses chimiques montrent une ressemblance assez nette entre les deux sous-familles, ce qui vraisemblablement peut suggérer une parenté plus proche que celle reflétée par leur classification actuelle.

Mots clés : *Myrmecia*, *Nothomyrmecia*, morphologie, hydrocarbures, glande de Dufour, phylogénie.

Summary : Comparison between the Australian ants *Myrmecia* and *Nothomyrmecia*

The primitive Australian ant genera *Myrmecia* and *Nothomyrmecia* are actually classified in different subfamilies, mainly because of differences in abdominal tubulation. Although this character is quite clear, recent morphological and ultrastructural investigations, as well as chemical analysis reveal a remarkable resemblance between both genera, and perhaps may suggest a closer relationship between them than is reflected by their actual classification.

Key-words: *Myrmecia*, *Nothomyrmecia*, morphology, hydrocarbons, Dufour gland, phylogeny.

INTRODUCTION

L'Australie est incontestablement un paradis extraordinaire pour les zoologistes en général, et pour les entomologistes en particulier. Le nombre de genres de fourmis endémiques y est impressionnant et contient une proportion très élevée d'espèces primitives. Parmi les 11

sous-familles des Formicidae, deux n'existent qu'en Australie. Les Myrmeciinae, avec environ 90 espèces (TAYLOR, 1987) dans le seul genre *Myrmecia*, sont assez communes, surtout dans la partie sud du continent, et les *Nothomyrmeciinae*, avec un unique représentant *Nothomyrmecia macrops*, qui est extrêmement rare et n'est actuellement connu que dans la région de Poochera (Fig. 1). Ces deux sous-familles endémiques sont généralement considérées comme très primitives et *N. macrops* est même considérée comme la fourmi la plus primitive du monde (TAYLOR, 1978).

Depuis la découverte des deux premiers individus en 1931 et la description faite par CLARK (1934), *Nothomyrmecia macrops* - littéralement "la fausse *Myrmecia* à grands yeux" - était devenue une espèce très intensivement recherchée (BROWN & WILSON, 1959), jusqu'au jour de sa redécouverte par une expédition entomologique du laboratoire du CSIRO de Canberra, le 22 octobre 1977, à Poochera (TAYLOR, 1978; BARTELL, 1985).

Fig. 1. - Les deux premières ouvrières de *Nothomyrmecia macrops* ont été trouvées près de Balladonia pendant l'été australien de 1931/1932, et envoyées au Musée National de Victoria à Melbourne. À présent, cette espèce n'a été retrouvée qu'à Poochera (plus de mille kilomètres à l'est de la localité type), où elle a été redécouverte par Dr. Taylor au Laboratoire CSIRO de Canberra.



Cette "perle unique" de la myrmécologie ressemble en effet beaucoup aux espèces de *Myrmecia*, surtout par l'aspect de ses longues mandibules. Pendant quelque temps d'ailleurs, *Nothomyrmecia* avait été placée avec *Myrmecia* dans les Myrmeciinae (BROWN, 1954; WILSON, 1971). Actuellement, les deux genres appartiennent aux différents sous-familles et même aux différents complexes: les Myrmeciinae au complexe Ponéroïde (fourmis à abdomen tubulé) et les *Nothomyrmeciinae* au complexe Formicoïde (fourmis à abdomen non-tubulé) (TAYLOR, 1978).

Vu leur position systématique d'une part, et la ressemblance qui les avait unifiées quelque temps auparavant d'autre part, il se pose la question de savoir dans quelle mesure *Myrmecia* et *Nothomyrmecia* montrent des caractères supportant une parenté éventuelle.

MATERIEL ET METHODES

Pour examiner les différences ou les ressemblances existant entre ces deux sous-familles, les arguments ont, à part les données de la littérature, été cherchés dans la morphologie et l'ultrastructure du système exocrine ainsi que dans l'analyse chimique de la glande de Dufour, qui s'est avérée assez souvent déjà comme un caractère taxonomique fort valable.

Des ouvrières de *Nothomyrmecia macrops* ont été ramassées à Poochera pendant leurs activités nocturnes. Les Myrmeciinae sont représentées par *M. gulosa* (provenant de Sydney) et les espèces typiques pour les groupes *M. nigriceps* (Black Mountain, Canberra) et *M. pilosula* (Hobart, Tasmania et Black Mountain, Canberra).

Les fixations effectuées pour les examens microscopiques sont celles décrites dans nos travaux antérieurs (voir BILLEN, 1986). La préparation des glandes soumises à l'analyse chimique a été faite selon les techniques de MORGAN & WADHAMS (1972).

RESULTATS ET DISCUSSION

La ressemblance initiale entre *Myrmecia* et *Nothomyrmecia* est due à l'allure des mandibules allongées et aux grands yeux. La plus grande différence, pourtant, se situe dans la structure du pétiole, qui est double chez les *Myrmecia*, mais simple chez *Nothomyrmecia*. Ce caractère, qui d'ailleurs correspond à l'aspect de la tubulation abdominale, forme la base de la répartition des Formicidae en deux grands complexes et, par conséquent, constitue l'argument le plus fort de la classification séparée des deux genres (TAYLOR, 1978). Une telle séparation peut par ailleurs être confirmée par d'autres différences assez claires, bien qu'elles ne soient pas aussi déterminantes que l'aspect de la tubulation abdominale. *Nothomyrmecia*, par exemple, est le seul genre des Formicidae qui dispose d'un appareil de stridulation en position ventrale (TAYLOR, 1978), tandis que les *Myrmecia* n'en possèdent pas du tout (les autres fourmis stridulantes l'ont en position dorsale).

L'examen comparatif du système exocrine chez les ouvrières des deux genres montre une anatomie générale des glandes très semblable. De toute façon, bien que l'allure des glandes exocrines soit plutôt pareille parmi les Formicidae, leur anatomie chez *Myrmecia* et *Nothomyrmecia* varie moins que ce que l'on s'attendait: la taille relative des glandes mandibulaires, métapleurales et pygidiales, celle de la glande de Dufour et de la glande à venin est plus ou moins identique chez les deux. En outre, les aspects anatomiques plus particuliers ne laissent pas apparaître de différences notables. La glande à venin, par exemple, montre la bifurcation du filament sécréteur au même endroit chez

Nothomyrmecia et chez les *Myrmecia*, ainsi que la partie sclérotisée interne des glandes métapleurales montre une organisation presque identique chez les deux sous-familles. La morphologie détaillée de l'aiguillon est également fort comparable chez *Nothomyrmecia macrops* et les *Myrmecia*, la majorité des différences ne dépassant pas la variation entre des genres myrmecines assez apparentés (KUGLER, 1980). De plus, la ressemblance au niveau de la morphologie glandulaire est renforcée par la découverte d'une nouvelle glande, qui se situe à l'intérieur même de l'aiguillon. Elle n'a été trouvée que chez *Nothomyrmecia* et les *Myrmecia* étudiées. Elle correspond au type formé d'unités sécrétrices (BILLEN, 1987) et se situe dans le tissu bulbeux entre les conduits respectifs de la glande à venin et celle de la glande de Dufour, où débouchent également les minces canalicules efférents (BILLEN, en prép.).

Au niveau ultrastructural, l'épithélium de la glande de Dufour présente déjà un caractère distinctif des sous-familles (BILLEN, 1986). Aussi une telle analyse comparative entre *Nothomyrmecia* et les *Myrmecia* est en faveur d'une parenté des deux genres, qui les deux sont caractérisés par des microvillosités apicales et des protubérances basales dans leur glande de Dufour (BILLEN, en prép.).

L'information chimique chez ces fourmis australiennes était jusqu'aujourd'hui très limitée : pour les Myrmeciinae, il existe une analyse, plutôt superficielle, de la glande de Dufour de *Myrmecia gulosa* (CAVILL & WILLIAMS, 1976), tandis que la chimie glandulaire de *Nothomyrmecia* n'a jamais été examinée. Cette lacune, ainsi que la valeur taxonomique importante de la composition de la glande de Dufour (BLUM & HERMANN, 1978 ; ATTYGALLE & MORGAN, 1984) nous ont incité à entreprendre une telle analyse de cette glande chez *Nothomyrmecia* et *Myrmecia*.

Des 3 espèces de *Myrmecia* disponibles, *M. gulosa* et *M. nigriceps* reflètent en effet leur proche parenté taxonomique par une affinité chimique très nette, la sécrétion de leur glande de Dufour étant caractérisée par une série d'hydrocarbures dont l'heptadécène, le pentadécane et l'heptadécane sont les substances majeures (Tableau I). La sécrétion de *M. pilosula*, par contre, contient surtout des acétates et diffère considérablement des *Myrmecia* précédents (JACKSON *et al.*, en prép.). Cette différence très nette confirme probablement la classification antérieure des espèces du complexe *pilosula* dans le genre *Promyrmecia* (CLARK, 1951).

La composition de la glande de Dufour chez *Nothomyrmecia macrops* est très semblable à celle de *Myrmecia gulosa* et *M. nigriceps*, avec plus ou moins les mêmes substances (BILLEN *et al.*, en prép.), qui d'ailleurs sont présentes en des proportions très comparables (Tableau I). La variation interspécifique dans le genre *Myrmecia* est donc beaucoup plus grande qu'entre des espèces appartenant à des sous-familles différentes.

Tableau I. Composition en pourcent des substances majeures dans la glande de Dufour chez *N. macrops* et 3 espèces de *Myrmecia* (t=trace).

	<i>Nothomyrmecia macrops</i>	<i>Myrmecia gulosa</i>	<i>Myrmecia nigriceps</i>	<i>Myrmecia pilosula</i>
pentadécane (C15)	12	16	15	-
hexadécane (C16:1)	1	2	1	-
heptadécadiène (C17:2)	3	7	3	-
heptadécane (C17:1)	66	50	37	-
heptadécane (C17)	5	7	5	-
nonadécane (C19:1)	2	2	5	-
eicosénel (C20:1-Al)	-	3	6	-
tricosène (C23:1)	6	-	-	-
hexadécyl-acétate (C16-Ac)	t	-	-	26
octadécényl-acétate (C18:1-Ac)	t	-	-	19
octadécyl-acétate (C18-Ac)	t	-	-	12
eicosényl-acétate (C20:1-Ac)	t	-	-	14

L'ensemble des différences présentées entre *Nothomyrmecia* et *Myrmecia* supporte apparemment une parenté plus proche entre ces deux genres que le suggère leur classification actuelle. En effet, aucun couple de genres appartenant à deux sous-familles des Formicidae, à notre avis, existe où l'on peut trouver une telle analogie. Toutefois, les différences existantes ne peuvent pas être négligées, avec surtout la tubulation abdominale nettement différente entre *Myrmecia* et *Nothomyrmecia*. A cet égard, il importe de savoir surtout si une telle tubulation ne s'est manifestée qu'une seule fois, suivant le schéma évolutif de TAYLOR (1978), ou bien à plusieurs reprises, comme le suggèrent les fourmis dorylines et éctonines. Les résultats présentés ici sont de toute façon à interpréter sur le plan de la phylogénèse des Formicidae, dont une révision de leur classification actuelle semble souhaitable.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Fonds National pour la Recherche Scientifique belge et le British Council pour le financement de ce projet, le Dr R.W. Taylor et la Division de taxonomie du CSIRO à Canberra pour leur assistance très appréciée pendant notre visite en Australie. Notre gratitude s'étend également à E. Plaum pour la réalisation des

préparations microscopiques, au Dr E.D. Morgan et B. Jackson pour leur aide dans l'analyse chimique à l'Université de Keele, à A.P. Ulyel et au Dr D. Cherix pour la discussion du manuscrit.

REFERENCES

- ATTYGALLE A.B., MORGAN E.D., 1984 - Chemicals from the glands of ants. *Chem. Soc. Reviews*, 13, 245-278.
- BARTELL R., 1985 - The Dinosaur Ant. *Bogong*, March-April 1985, 10-12.
- BILLEN J., 1986 - Comparative Morphology and Ultrastructure of the Dufour Gland in Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.*, 11, 165-181.
- BILLEN J., 1987 - Morphology and Ultrastructure of the Exocrine Glands in Social Hymenoptera. In : J. Eder and H. Rembold (Eds) : *Chemistry and Biology of Social Insects*. Verslag J. Peperny, München, 81-84.
- BLUM M.S., HERMANN H.R., 1978 - Venoms and Venom apparatuses of the Formicidae : Myrmeciinae, Ponerinae, Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, and Formicinae. In : S. Bettini (Ed.): *Arthropod Venoms*. Springer, Berlin-Heidelberg - New York, 801-869.
- BROWN W.L., 1954 - Remarks on the Internal Phylogeny and Subfamily of Classification of the Family Formicidae. *Ins. Soc.*, 1, 21-31.
- BROWN W.L., WILSON E.O., 1959 - The Search for *Nothomyrmecia*. *West. Aust. Nat.*, 7, 25-30.
- CAVILL G.W.K., WILLIAMS P.J., 1967 - Constituents of the Dufour's Gland in *Myrmecia gulosa*. *J. Insect Physiol.*, 13, 1097-1103.
- CLARK J., 1934 - Notes on Australian Ants, with descriptions of new species and a new genus. *Mem. Nat. Mus. Vict.*, 8, 5-20.
- CLARK J., 1951 - *The Formicidae of Australia, Vol I: Subfamily Myrmeciinae*, CSIRO, Melbourne, 230 p.
- KUGLER C., 1980 - The Sting apparatus in the Primitive Ants *Nothomyrmecia* and *Myrmecia*. *J. Aust. Ent. Soc.*, 19, 263-267.
- MORGAN E.D., WADHAMS L.J., 1972 - Gas Chromatography of Volatile Compounds in Small Samples of Biological Materials. *J. Chromatogr. Sci.*, 10, 528-529.

- TAYLOR R.W., 1978 - *Nothomyrmecia macrops* : A Living-Fossil Ant Rediscovered. *Science*, 201, 979-985.
- TAYLOR R.W., 1987 - A Checklist of the Ants of Australia, New Caledonia and New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). *CSIRO Aust. Div. Entomol. Rep.*, 41, 1-92.
- WILSON E.O., 1971 - *The Insect Societies*. Belknap Press, Cambridge, MA, 548 p.

LES HYDROCARBURES CUTICULAIRES DES RETICULITERMES
FRANCAIS : VARIATIONS SPECIFIQUES ET COLONIALES

par

A.G.BAGNERES⁽¹⁾, C.LANGE⁽²⁾, J.L.CLEMENT⁽¹⁾, C.JOULIE⁽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.*

Résumé : Les hydrocarbures épicuticulaires des Termites français du genre Reticulitermes caractérisent les individus de chaque espèce. La caste des soldats synthétise des hydrocarbures différents des autres castes (ouvriers, larves, nymphes) pour lesquelles seules des variations quantitatives ont été mesurées. On a quantifié d'importantes variations chimiques intercoloniales et saisonnières à l'intérieur de la même population, pour chacune des trois espèces.

Mots-clés : Termites Reticulitermes, hydrocarbures épicuticulaires, variations inter et intraspécifiques.
CUTICULAR HYDROCARBONS IN RETICULITERMES : SPECIFIC AND COLONIAL VARIATIONS.

Summary : Epicuticular hydrocarbons of french Termites in the genus Reticulitermes are characteristic of each species individuals. Hydrocarbons synthesized by soldiers are different from those produced by other castes (workers larvae, nymphs) to which we can remark only quantitative differences. Important chemical variations (seasonal and intercolonial) inside a population, in each of the three species, are measured.

Key-words : Termites Reticulitermes, epicuticular hydrocarbons, inter and intraspecific variations.

Introduction : Les hydrocarbures cuticulaires ont un rôle de protection contre la dessiccation, contre les micro-organismes comme les champignons ascomycètes (1), et également de système de communication (2). Les substances épicuticulaires sont de bons outils de chimiosystématique (3). Des tests éthologiques ont confirmé le rôle probable des hydrocarbures comme signature chimique chez Camponotus vagus (4), et leur rôle mimétique chez Hypoponera eduardi (5).

MATERIEL ET METHODE

Les Termites sont prélevés dans des souches de bois mort, des différentes zones géographiques correspondant à leur implantation. 10 à 20 sociétés sont collectées pour chaque espèce annuellement. Les composants épicuticulaires sont extraits dans un solvant apolaire (pentane). Les différents extraits (espèce, société, caste, saison) sont chromatographiés en phase gazeuse, sur une colonne capillaire CP Sil5. Les produits sont quantifiés par une méthode d'étalonnage interne, après le calcul des abaques des différents hydrocarbures étalons (nC19- nC38), par rapport à l'étalon (nC21). La détermination des produits a été effectuée par GC couplée à la spectrométrie de Masse (6). La chromatographie sur couche mince de silice, imprégnée de AgNO₃, a permis de séparer les alcanes et les alcènes (7). On détermine la position des doubles liaisons par la méthode de méthoxymercuration(8).

RESULTATS

1. Variations interspécifiques.

Les hydrocarbures épicuticulaires distinguent parfaitement les 3 espèces de Reticulitermes français : Reticulitermes lucifugus grassei, R.l.banyulensis, R.santonensis, (Figure 1. A, B, C).

Leur détermination chimique est en grande partie effectuée (Tableau 1)

Nous avons calculé le poids moyen en hydrocarbures par mg d'insecte, pour chaque espèce (ouvriers et soldats) suivi de l'intervalle de confiance à 5 %, tableau 2 :

ng/mg	R.santonensis	R.l.grassei	R.l.banyulensis
Ouvriers	106 ± 27	82 ± 9	114 ± 20
Soldats	577 ± 264	706 ± 224	727 ± 289

Le pourcentage de pics communs est de :

$$R.l.g / R.l.b = 38 \%$$

$$R.l.b / R.s = 22 \%$$

$$R.l.g / R.s = 7 \%$$

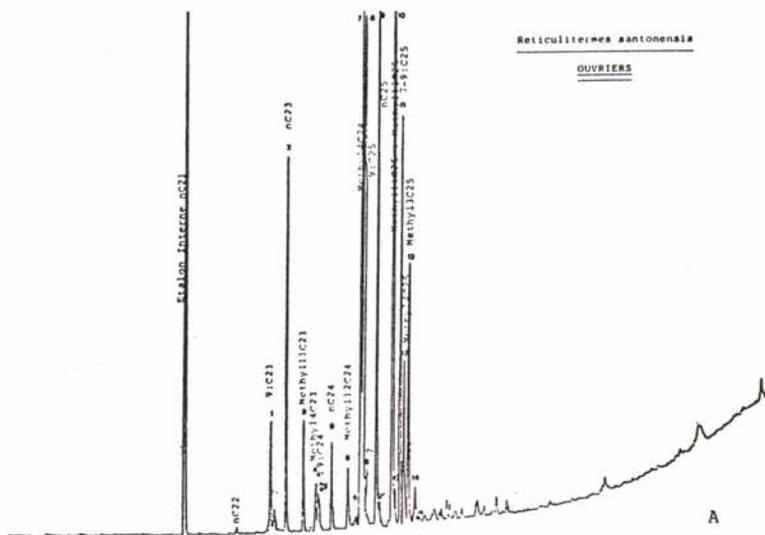
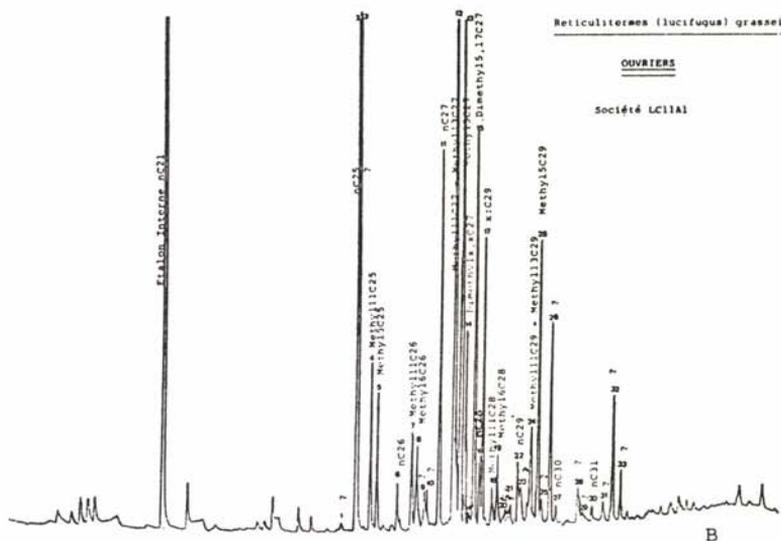
$$R.l.g / R.l.b / R.s = 7 \%$$

(Le % est calculé par rapport au nombre total de pics)

D'après ces précédentes données nous voyons que des hydrocarbures particuliers caractérisent ces trois espèces. R.l.grassei et R.l.banyulensis possèdent le plus de pics communs (exemple : 5 méthyl pentacosane), ce qui confirme l'appartenance à la même super-espèce.

Le pourcentage de pics communs aux trois espèces est de 7 % (exemple : n pentacosane).

Le poids moyen en hydrocarbures des soldats est 5 à 9 fois supérieur à celui des ouvriers. Il est probable que celui-ci joue un rôle de défense contre les prédateurs, essentiellement sur la tête et les mandibules.

Fig. 1. A : Chromatogramme de R.santonensis.Fig.1.B : Chromatogramme de R.l.grassei.

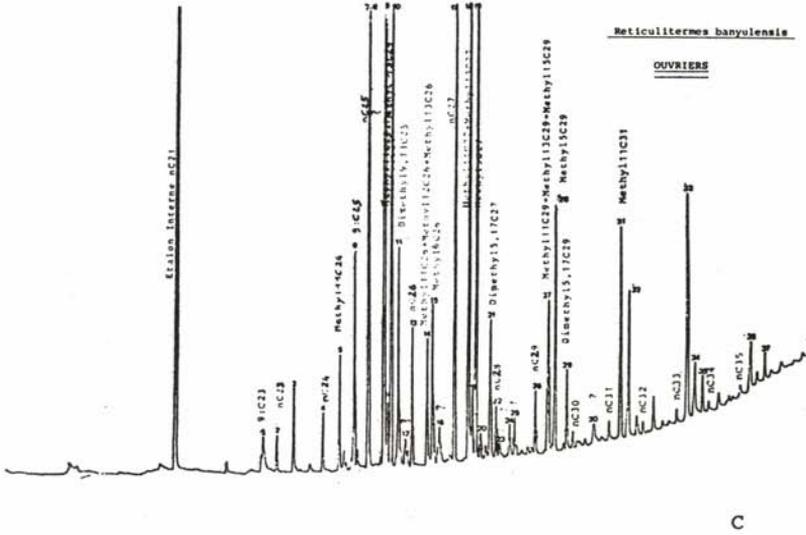


Fig. 1 C : Chromatogramme de R.l.banyulensis

Fig. 1. A, B, C. - Chromatogrammes des trois espèces de Reticulitermes français.

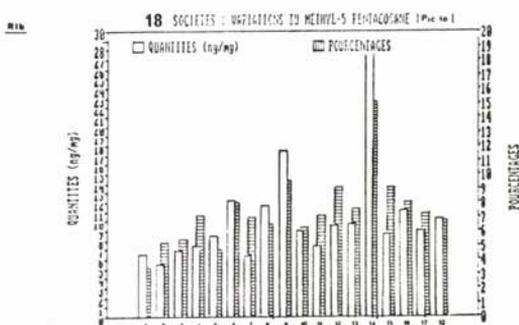
(CP Sil5 : 150° (5 min) à 320°C, 5°C / minute)

Composant	Rib	Rlg	Ra
n-docosane	traces	traces	traces
9-tricosène	x		x
n-tricosane	x	traces	x
11-méthyl-tricosane	x		x
4-méthyl-tricosane			x
9-tétracosène			x
n-tétracosane	x	traces	x
12-méthyl-tétracosane			x
11-méthyl-tétracosane	x		
4-méthyl-tétracosane			x
9-pentacosène	x		x
n-pentacosane	x	x	x
13-méthyl-pentacosane	x	x	x
11-méthyl-pentacosane	x		x
5-méthyl-pentacosane	x	x	
7,9-pentacosadiène			x
4-méthyl-pentacosane			x
3-méthyl-pentacosane			x
9,13-diméthyl-pentacosane	x		
n-hexacosane	x	x	x
13-méthyl-hexacosane	x		
12-méthyl-hexacosane	x		
11-méthyl-hexacosane	x	x	
6-méthyl-hexacosane	x	x	
n-heptacosane	x	x	traces
13-méthyl-heptacosane	x	x	
11-méthyl-heptacosane	x	x	
5-méthyl-heptacosane	x	x	
x,x'-diméthyl-heptacosane		x	
5,17-heptacosane	x	x	
n-octacosane	x	x	
nonacosène		x	
11-méthyl-octacosane		x	
6-méthyl-octacosane		x	
n-nonacosane	x	x	
15-méthyl-nonacosane	x		
13-méthyl-nonacosane	x	x	
11-méthyl-nonacosane	x	x	
5-méthyl-nonacosane	x	x	
5,17-diméthyl-nonacosane	x		
n-triacontane	traces	x	
n-hentriacontane	traces	x	
11-méthyl-hentriacontane	x		
n-dotriacontane	traces		

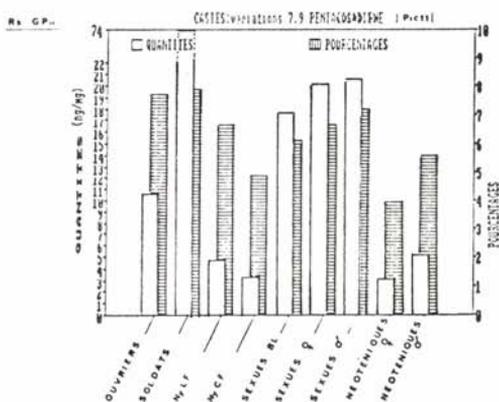
Tableau 1 : Détermination des produits cuticulaires pour les trois espèces de Reticulitermes.

2. Variations intraspécifiques.

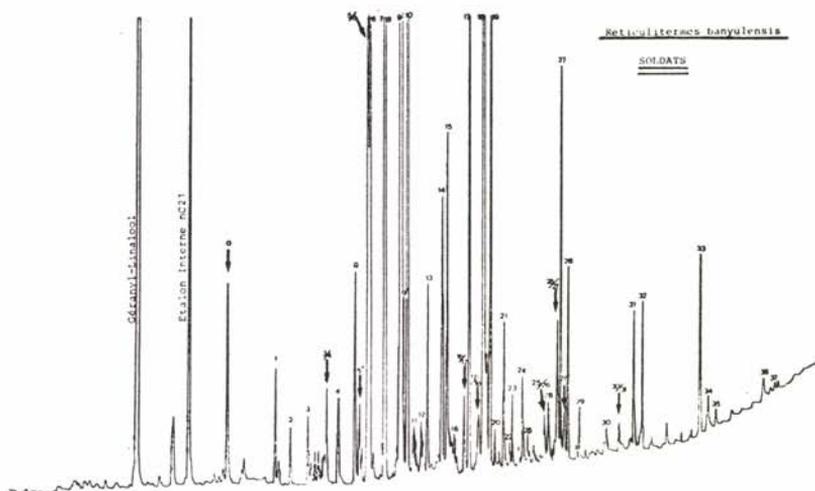
2.1. Variations intercoloniales. Les sociétés se différencient par leur profils chromatographiques. Cette variation est uniquement quantitative. Nous avons calculé la quantité de produits pour chaque société, et nous en avons analysé les différences, comme par exemple celle du Méthyl 5 pentacosane mesurée dans 18 sociétés de *R.l.banyulensis* réparties à 40 km autour de Perpignan. Il apparaît que, pour ce produit, les colonies 9 et 15 se distinguent des 16 autres colonies : Figure 2



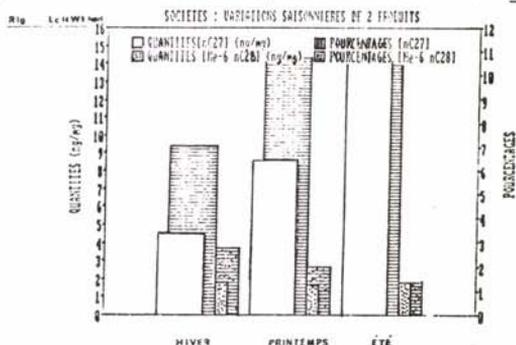
2.2. Variations intercastes. La variation des composés cuticulaires au sein d'une même société a été calculée pour chaque caste des différentes sociétés de chaque espèce. C'est le cas du 7-9 pentacosadiène de 9 castes de *R.santonensis* : Figure 3



Cette variation est complexe car pour toutes les castes sauf celle des soldats, celle-ci est quantitative. Par contre, entre les soldats et les autres castes, se distinguent deux profils chromatographiques. La caste des soldats possède en effet des pics supplémentaires : Figure 4



2.3. Variations saisonnières. Nous avons extrait 100 ouvriers de la même société, à 3 époques de l'année (Décembre, Mars, Juillet). La variation de chaque produit est étudiée à ces trois périodes. C'est le cas, par exemple, du n heptacosane et du méthyl 6 octacosane. : Figure 5



Il apparaît que, selon l'époque, et selon le produit, il y a soit une augmentation, soit une diminution de quantité de produit (le nC27 augmente et le 6MeC28 diminue).

CONCLUSION-DISCUSSION

- Selon l'espèce, la qualité des hydrocarbures épicuticulaires varie (alcanes, alcènes, méthyl-alcanes...).
- Au sein d'une même espèce, les colonies se distinguent entre elles par chaque produit, quantitativement.
- La caste des soldats se différencie nettement des autres castes par ses hydrocarbures, de même que les quantités de ces hydrocarbures varient d'un groupe de castes à l'autre (Nymphes, Sexués, Néoténiques, Ouvriers, Soldats, etc...).
- Les produits cuticulaires varient quantitativement de l'hiver à l'été.

Ainsi, la connaissance approfondie des hydrocarbures épicuticulaires, va nous permettre de mieux appréhender les phénomènes d'agression inter et intraspecificques. Il nous reste donc à relier les deux analyses (comportementale et chimique), pour cerner les produits responsables de l'agressivité des termites Reticulitermes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. DOWNER R.G.H, MATTHEWS J.R, 1976. Patterns of Lipid Distribution and Utilisation in Insects. *Amer.Zool.*, 16:733-745.
2. HOWARD R.W, BLOMQUIST G.J, 1982. Chemical Ecology and Biochemistry of Insect Hydrocarbons. *Ann.Rev. Entomol.*, 27, 149-172.
3. CLEMENT J.L, LANGE C., BLUM M., HOWARD R.W, LLOYD H., 1985. Chimiosystématique du genre Reticulitermes (Isoptères) aux U.S.A et en Europe. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 123-131.
4. BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L, LANGE C., 1987. Nesmate recognition : The role of cuticular hydrocarbons in the ant Camponotus vagus. *J.Entol. Sci*, 22(1), 1-10.
5. LEMAIRE M., LANGE C., LEFEBVRE J., CLEMENT J.L, 1986. Stratégie de camouflage du prédateur Hypoconera eduardi dans les sociétés de Reticulitermes européens. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 3, 97-101.
6. HOWARD R.W., McDANIEL C.A., NELSON D.R., BLOMQUIST G.J, 1980. Chemical ionization Mass Spectrometry : application to insect-derived cuticular alkanes. *J.Chem.Ecol.*, 6(3), 609-623.
7. RANDEKATH K., 1971. Chromatographie sur couches minces. Ed. Gauthier-Villars. 398 p.
8. BLOMQUIST G.J., HOWARD R.W., McDANIEL C.A., REMALEY S., DWYER L.A., NELSON L.A., 1980. Application of Methoxy mercuration-Demercuration followed by Mass Spectrometry as a convenient microanalytical technique for double-bond location in Insect-derived Alkenes. *J.Chem.Ecol.* Vol 6, 257-269.

VARIATIONS INTRA- ET INTERSPECIFIQUES DES SECRETIONS
DEFENSIVES DE DIVERS NASUTITERMES DE NOUVELLE-GUINEE (1)

par

C.EVERAERTS⁽²⁾, J.M.PASTEELS⁽³⁾, Y.ROISIN^(3,4) & O.BONNARD⁽²⁾

(1) Station Biologique Léopold III, Laing Island,
Papouasie-Nouvelle-Guinée, contribution n°156

(2) Université de Bourgogne (C.N.R.S. - UA 674)
Dijon, France

(3) Université libre de Bruxelles, Belgique

(4) Chargé de recherches du F.N.R.S.

Résumé

Les sécrétions défensives de soldats de différents Nasutitermes de Papouasie-Nouvelle-Guinée ont été analysées par GC. capillaire et par GC-MS.

Ces analyses furent effectuées sur 36 nids de 6 espèces de Nasutitermes: N. novarumhebridarum, N. princeps, N. polygynus, N. gracillirostris, et deux espèces encore non décrites.

Dans ce travail, nous avons surtout étudié les variations de la fraction monoterpénique de ces sécrétions. Les principaux composants de cette fraction, pour les espèces envisagées, sont: l'alpha-pinène, le myrcène, le limonène et le terpinolène. L'alpha-phéllandréne, l'alpha-terpinène, et le sabinène sont aussi présents, mais plus rarement et en moindres concentrations. Nous observons certaines différences dans les proportions des monoterpènes entre des populations allopatriques de N. novarumhebridarum la seule espèce étudiée à cet égard, mais ces variations semblent être moins importantes que celles observées entre les différentes espèces.

Dans le cas des diterpènes, les variations intraspécifiques semblent être beaucoup plus importantes.

Mots clés: Nasutitermes, variations, sécrétions défensives, monoterpènes, diterpènes, allopatrie, sympatrie.

Summary

INTRA- AND INTERSPECIFIC VARIATIONS OF THE DEFENSIVE SECRETIONS AMONG SOME NASUTITERMES FROM PAPUA NEW-GUINEA

The defensive secretions of Papuan Nasutitermes soldiers were analysed by capillary GC. and GC-MS.

These analyses were achieved with 36 nests of 6 species of Nasutitermes: N. novarumhebridarum, N. princeps, N. polygynus, N. gracillirostris and two undescribed species.

The variations of the monoterpene fraction of these secretion are discussed. The major components of this fraction for the different studied species were: alpha-pinene, myrcene, limonene, and terpinolene. Alpha-phellandrene, alpha-terpinene, and sabinene were also present but at lower concentrations. We observed some differences in the proportions of monoterpene occurring between allopatric populations of N. novarumhebridarum but these

variations were less important than those observed between the different species. The variations in the diterpenic composition are comparatively very large.

Key words: *Nasutitermes*, variations, defensive secretions, monoterpenes, diterpenes, allopatry, sympatry.

INTRODUCTION

Le genre *Nasutitermes* Banks (Termitidae, Nasutitermitinae) est caractérisé par l'existence de soldats "nasutes" dont la tête piriforme contient une importante glande frontale qui élabore une sécrétion défensive terpénique. Cette sécrétion est principalement constituée d'un mélange de diterpènes dérivés du cambrane, dissous dans des monoterpènes (PRESTWICH 1978, PRESTWICH 1979, DUPONT et al. 1981). Elle est projetée sur tout ennemi potentiel, son action étant à la fois toxique et mécanique (engluante).

La fraction monoterpénique semble avoir un rôle complexe dans cette sécrétion: les monoterpènes servent de solvant, mais leur toxicité est loin d'être négligeable (HRDY et al. 1977, EVERAERTS et al. 1986) et dans certains cas leur rôle comme phéromone d'alarme a pu être démontré (MOORE 1974, VRKOC et al. 1978). Les diterpènes quant à eux semblent principalement agir comme soluté en ralentissant l'évaporation des monoterpènes (DUPONT 1984).

Des variations quantitatives des fractions monoterpéniques et diterpéniques de ces sécrétions ont été mises en évidence précédemment chez différentes espèces de Nasutitermitinae (PRESTWICH 1979, PRESTWICH 1981, GOH et al. 1984, GOH et al. 1982).

Le but de notre étude est d'étudier de manière comparative ces variations entre et au sein de différentes espèces de *Nasutitermes* de Nouvelle Guinée. Dans ce travail, nous présentons principalement les résultats obtenus sur les variations de la fraction monoterpénique, et plus brièvement ceux concernant les diterpènes, chez quelques espèces de *Nasutitermes*.



Fig.1: Localisation des lieux de récoltes.

MATERIELS ET METHODES

1°- Matériel: Nous avons collecté les soldats de 36 échantillons (nids, ou calles) de 6 espèces de *Nasutitermes*: *N. novarumhebridarum* (18 éch.), *N. princeps* (12 éch.), *N. polygynus* (2 éch.), *N. gracillirostris* (1 éch.) et deux espèces encore non décrites appelées ici *Ns.1* (2 éch.) et *Ns.2* (1 éch.).

Les échantillons de *N. novarumhebridarum* furent collectés dans différentes régions de Papouasie-Nouvelle-Guinée (Fig.1): 7 échantillons proviennent de la région de Hansa Bay, 7 de Nouvelle-Bretagne et Nouvelle-Irlande, 1 de Boisa, 2 de Manus, et 1 échantillon provient de Sogerit sur la côte Sud. Tous les échantillons des autres espèces furent récoltés dans la région de Hansa Bay.

2*-Méthodes analytiques: Des échantillons de 150 à 350 soldats sont extraits dans 1 à 2 ml d'hexane ou de chloroforme. Les extraits sont analysés par chromatographie capillaire en phase gazeuse (GC) et par spectrométrie de masse couplée à un chromatographe en phase gazeuse (GC-MS). La spectrométrie de masse nous permet de confirmer la nature des monoterpènes identifiés en GC sur la base de leurs indices d Kovats. Dans le cas des diterpènes nous les identifions uniquement sur la base de leur indices de Kovats comparés aux données de BRAEKMAN et al.(communication personnelle).

3*-Comparaisons Intra- et interspécifiques: Les résultats quantitatifs obtenus pour les monoterpènes furent traités de deux manières. L'analyse factorielle des correspondances fournit une bonne visualisation de la dispersion des échantillons selon différentes caractéristiques, à savoir les concentrations relatives des composants principaux. L'analyse des matrices de corrélations permet la construction de dendrogrammes calculés de manière ascendante sur les liens moyens, et prenant en compte comme indice de similitude les corrélations entre nids.

RESULTATS

Pour quantifier les variations de la fraction monoterpénique entre toutes les espèces, nous avons pris en compte les proportions relatives de chacun des principaux monoterpènes, à savoir l'alpha-pinène, le myrcène, le limonène, le terpinolène, l'alpha-terpinène et l'alpha-phéllandréne. Les très faibles concentrations sont arbitrairement traitées de 2 manières: aux concentrations inférieures à 1%, nous assignons une valeur de 0,2%, et à celles comprise entre 1 et 5%, une valeur de 2%.

Pour *N. princeps*, la figure 2 indique les proportions relatives des principaux diterpènes dans la fraction diterpénique des sécrétions de nos échantillons.

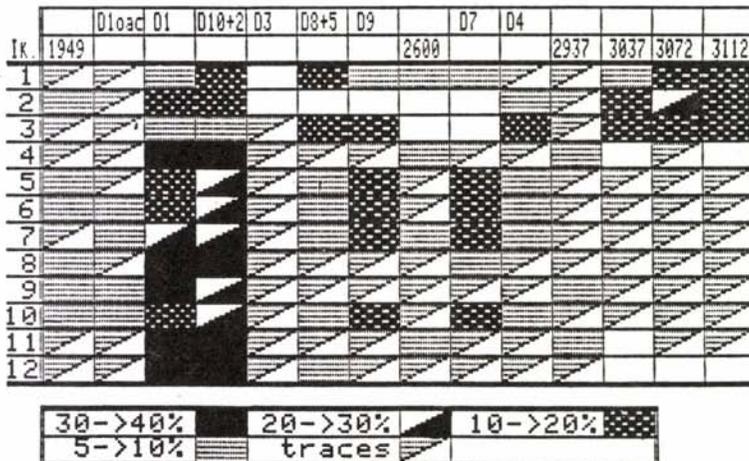


Fig.2: Proportions relatives des diterpènes dans les sécrétions de *N. princeps*

L'analyse de correspondance (AFC) (Fig.3) offre une bonne représentation de la variation des monoterpènes, les 4 premières valeurs propres expliquant ensemble 96% de la variance totale, soit respectivement 31.2%, 30.8%, 25.8% et 7.8%. Les trois premiers facteurs sont donc prépondérants. Une analyse totale, avec toutes les données, nous permet d'observer qu'une espèce particulière (*N. gracilirostris*) est très fortement corrélée avec l'alpha-phéllandrène. Le poids de cette corrélation est si important qu'elle masque toutes les autres caractéristiques de cette représentation.

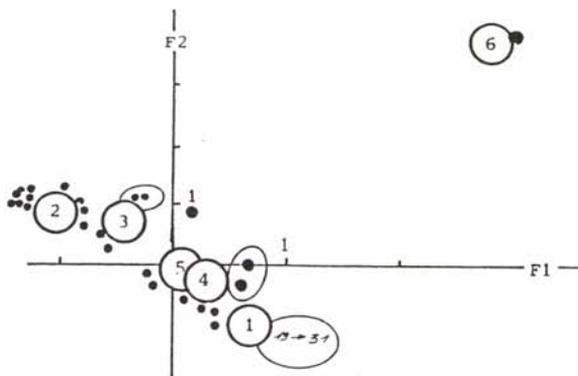
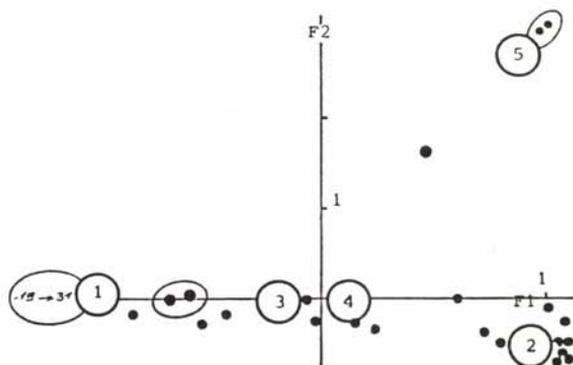


Fig.3: Diagramme obtenu par AFC, représentant la dispersion de tous les échantillons en fonction de leur composition en monoterpènes (1=alpha-pinène, 2=myrcène, 3=alpha-terpinène, 4=limonène, 5=terpinolène, 6=alpha-phéllandrène).



*Fig.4: Diagramme obtenu par AFC, représentant la dispersion des échantillons exception faite de *N. gracilirostris*. (même code pour les monoterpènes)*

Une deuxième analyse (Fig.4) qui ne prend plus en compte ni cette espèce, ni ce monoterpène qui est relativement rare dans les autres échantillons, rend bien compte de la répartition des autres échantillons, les deux premiers facteurs expliquant 81% de la variance totale. Dans ce cas, 3 échantillons sont séparés des autres et corrélés à la présence d'une grande concentration en terpinolène: il s'agit de N. polygyrus et de Ns.2. Tous les autres échantillons se distribuent le long de l'axe F1, qui correspond à l'axe alpha-pinène - myrcène, qui explique 45% de la variance totale. Dans cet ensemble, on peut voir qu'un certain nombre d'échantillons de N. princeps sont étroitement distribués autour de l'alpha-pinène. Les échantillons des autres espèces se répartissent assez largement autour de l'axe F1, avec une petite différenciation des échantillons de Ns.1 due à l'alpha-terpinène qui est mieux visualisée sur l'axe F3. Nous pouvons aussi distinguer une légère séparation entre les échantillons de N. novarumhebridarum venant de Nouvelle-Bretagne, Nouvelle-Irlande et les autres.

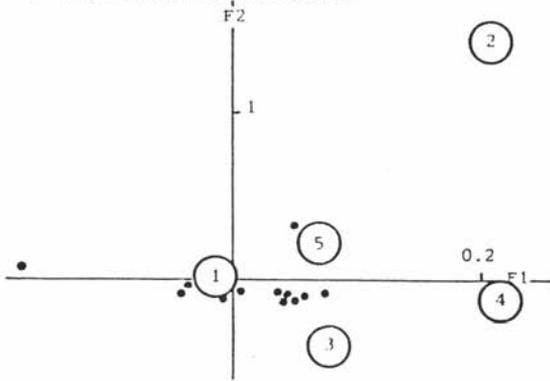


Fig.5: Diagramme obtenu par AFC, représentant la dispersion des échantillons de N. princeps.

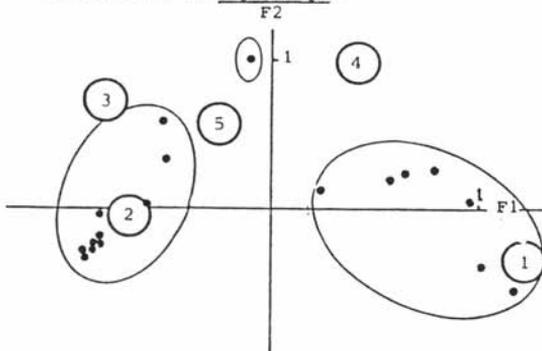


Fig.6: Diagramme obtenu par AFC, représentant la dispersion des échantillons de N. novarumhebridarum.

Pour les deux espèces les plus étudiées, il faut signaler que N. princeps est distribuée uniquement sur la côte Nord et Nord-Est de Nouvelle-Guinée, tandis que N. novarumhebridarum est très largement distribuée jusqu'aux Nouvelles-Hébrides. La

première espèce ne présente donc qu'une seule population, tandis que la deuxième pourrait présenter différentes populations allopatriques.

Une AFC (Fig.5) séparée faite uniquement sur la base des données concernant N. princeps confirme l'étroite concordance entre cette espèce et l'alpha-pinène, composant majeur de sa sécrétion.

Le graphique obtenu uniquement avec les échantillons de N. novarumhebridarum (Fig.6) présente une toute autre situation, elle aussi intéressante. Nous pouvons distinguer, parmi ces échantillons, 3 populations:

-D'abord, un ensemble d'échantillons provenant de Hansa Bay, Manus et Sogeri, plus ou moins centrés sur le myrcène.

-Ensuite, un groupe plutôt corrélé à l'existence d'alpha-pinène, correspondant aux échantillons récoltés en Nouvelle-Bretagne et de Nouvelle-Irlande.

-Enfin, totalement séparé des précédents, l'échantillon de Boisa.

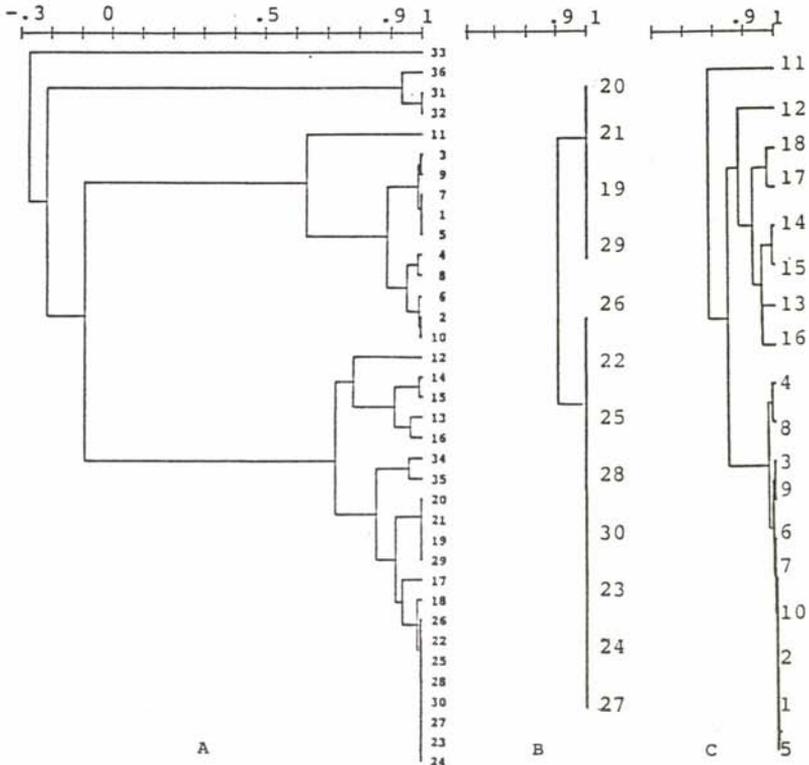


Fig.7: Dendrogrammes obtenus sur la base des indices de corrélations. A: pour tous les échantillons.

B: pour les échantillons de *N. princeps*

C: pour les échantillons de *N. novarumhebridarum*

L'analyse des matrices de corrélations (Fig.7a) confirme toutes ces observations. En effet, le dendrogramme obtenu à partir de toutes les données de tous les échantillons met en évidence 4 populations très différentes:

-Premièrement, N. gracillirostris se distingue de nouveau de toutes les autres espèces.

-Ensuite, on observe un ensemble de 3 échantillons correspondant à N. polygynus et à Ns.2.

-Les échantillons de N. novarumhebridarum collectés à Hansa Bay, Sogeri, Manus et Boisa, forment un vaste groupe avec une nette séparation entre le dernier et les autres.

-Le dernier ensemble, plus proche du précédent que des autres, comprend principalement les N. princeps et les N. novarumhebridarum de Nouvelle-Irlande et Nouvelle-Bretagne.

Lorsque nous réalisons des dendrogrammes séparés sur la base des données correspondant à N. princeps ou N. novarumhebridarum, nous observons deux situations comparables à celles obtenues lors des analyses factorielles.

Pour N. princeps (Fig.7b), l'homogénéité est presque parfaite, tous les échantillons ressemblant aux autres à 90%.

Par contre dans le cas de N. novarumhebridarum (Fig.7c), nous observons les trois mêmes ensembles que ceux décrits précédemment. Mais même dans ce cas, les différences intraspécifiques observées sont moins importantes que les variations interspécifiques.

La concordance entre les résultats des différentes analyses confirme la réalité des ségrégations observées.

CONCLUSION

L'analyse des compositions monoterpéniques des sécrétions défensives nous permet donc de discriminer les différentes espèces de Nasutitermes. Mais, à un niveau supérieur, nous observons que dans le cas des 2 espèces pour lesquelles nous avons le plus de données, nous avons 2 situations différentes.

Tandis que chez N. princeps, il y a une très faible variation intraspécifique, nous en observons une relativement importante chez N. novarumhebridarum. Mais, chez cette espèce, il faut signaler que même si on observe une séparation nette entre 3 populations, cette structure est un peu surprenante au regard de la répartition géographique: en effet, Boisa est plus proche de Hansa Bay que Manus; les groupements ne correspondent donc pas exactement à cette répartition. Ceci pourrait suggérer qu'il n'y a pas une relation simple entre les variations de compositions monoterpéniques et la distance séparant différentes populations. Nous ne pouvons donc pas savoir quelle est l'importance de l'isolement reproducteur de ces populations.

ROISIN, PASTEELS et BRAEKMAN (1987) ont récemment démontré qu'il existait une variation assez importante de la composition diterpénique des sécrétions défensives de N. princeps. L'étude qualitative des diterpènes des sécrétions des 12 échantillons de cette espèce utilisés ici, confirme ce résultat. La composition diterpénique différencie fort les différents nids d'une population de N. princeps alors que l'analyse des monoterpènes ne nous permettait pas de les distinguer.

Au niveau spécifique, les compositions monoterpéniques sont des critères réellement efficaces pour discriminer des espèces sympatriques de Nasutitermes. A un niveau infraspécifique, nous observons dans le cas de N. novarumhebridarum, espèce largement distribuée, plusieurs populations qui semblent être distinctes génétiquement, au minimum selon le critère de la composition en monoterpènes des sécrétions défensives. Dans le cas de N. princeps, espèce à distribution restreinte, aucune distinction de la sorte ne peut être réalisée sur la base de ce critère, seule la composition en diterpènes présentant d'importantes variations intraspécifiques.

Remerciements

Nous remercions R.Brossut pour ses commentaires lors de la rédaction, ainsi que J.P.Lobereau pour son aide lors des traitements statistiques.
 Cette recherche a bénéficié du soutien du F.R.F.C. (Crédit N° 2.900 1.86).

Références

- 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., Vol.90,5; P: 485-499.
- EVERAERTS C., GREGOIRE J.C., MERLIN J., 1986.- The toxicity of Norway Spruce monoterpenes to Bark Beetles and their associates. in "Plant resistance mechanism against insects and pathogens" -I.U.F.R.O., Orléans, in press.
- GOH S.H., TONG S.L., THO Y.P., 1982.- Gas chromatography-mass spectrometry analysis of termite defense secretions in the subfamily Nasutitermitinae. Mikrochim,Acta, I; P: 219-229.
- GOH S.H., CHUAH C.H., THO Y.P., PRESTWICH G.D., 1984.- Extreme intraspecific chemical variability in soldier defense secretions of allopatric and sympatric colonies of *Longipeditermes longipes*. J.Chem.Ecol., Vol.10 n° 6; P: 929-944.
- HRDY I., KRECEK J., VRKOC J., 1977.- Biological activity of soldiers secretions in the termite *Nasutitermes ripertii*, *N.costalis* and *Protrichotermes simplex*. Proc. 8th.Int.Cong.I.U.S.S.I., Wageningen; P: 303-304.
- MOORE B.P., 1974.- Pheromones in the termite societies, in: Pheromones, M.C. Birch ed., Elsevier, Amsterdam; P: 250-265.
- PRESTWICH G.D., 1979a.- Termite chemical defense, new natural products and chemosystematics. Sociobiology, Vol.4 (2); P: 127.
- PRESTWICH G.D., 1979b.- Interspecific variation in the defense secretion of *Nasutitermes* soldiers. Biochem.Syst.Ecol., Vol.7; P:211-221.
- PRESTWICH G.D., CHEN D., 1981.- Soldier defense secretion of *Trinervitermes bettonianus* (Isoptera, Nasutitermitinae): chemical variation in allopatric populations. J.Chem.Ecol., Vol.7; P: 147-157.
- PRESTWICH G.D., COLLINS M.S., 1981.- Chemotaxonomy of *Subulitermes* and *Nasutitermes* termite soldiers, defense secretions, evidence against the hypothesis of diphyletic evolution of the Nasutitermitinae. Biochem.Syst.Ecol., Vol.9 n°1; P:83-88.
- ROISIN Y., PASTEELS J.M., BRAEKMAN J.C., 1987.- Soldier diterpene patterns in relation with aggressive behaviour, spatial distribution and reproduction of colonies in *Nasutitermes princeps*. Biochem.Syst.Ecol., Vol. 15 n°2; P: 253-262.
- VRKOC J., KRECEK J., HRDY I., 1978.- Monoterpenic alarm pheromones in two *Nasutitermes* species. Acta Ent.Bohemsl., Vol.75; P: 1-8.

TOXICITE DES ALCALOIDES DE FOURMIS

Nouveaux insecticides naturels

par

P.ESCOUBAS⁽¹⁾, J.L.CLEMENT⁽²⁾, M.S. BLUM⁽²⁾T.H.JONES⁽²⁾, G.LHOMMET⁽³⁾, J.P.CELERIER⁽³⁾*(1) Université Paris VI, Lab. d'Evolution, 105 Bd Raspail, 75006 Paris**(2) University of Georgia, Dept. of Entomology, ATHENS, Ga 30602 USA**(3) Université Paris VI, Lab. de Chimie Organique et Structurale,
4 place Jussieu, 75005 Paris***RESUME :**

Les alcaloïdes de fourmis sont des insecticides naturels. Leur toxicité a été testée contre différentes espèces d'insectes et comparée avec celle d'insecticides commerciaux. Bien que leur toxicité soit variable, ces composés représentent un domaine peu exploité de l'écologie chimique, pour le développement de nouveaux pesticides naturels.

MOTS - CLES : Alcaloïdes, pyrrolidines, piperidines, fourmis, termites, insecticides.

SUMMARY :

Natural alkaloids have an insecticidal activity against termites and other insects. Among these compounds, piperidines and pyrrolidines are the most toxic ones.

Their activity was assayed in a LD50 test where arthropods alkaloids generally demonstrated insecticidal activity. However, although many of these molecules are produced as defensive compounds, many of them are probably multifunctional as well. They represent a very broad field of investigation for anyone interested in the development of naturally occurring alkaloids as new pesticides

KEYWORDS : Alkaloids, pyrrolidines, piperidines, ants, termites, insecticides.

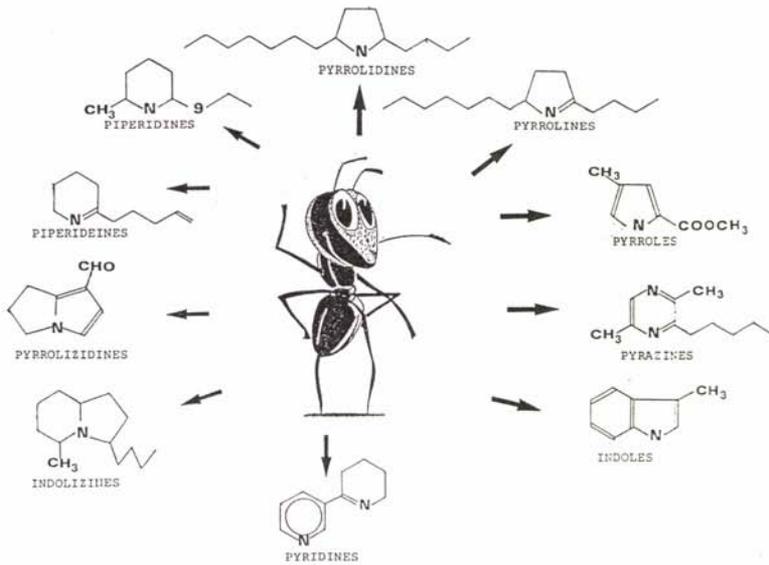


Figure 1 : Alcaloïdes émis par les fourmis
(D'après JONES & BLUM , 1982)

INTRODUCTION :

Les arthropodes secrètent de nombreux composés à rôle défensif, et parmi ceux-ci un grand nombre d'alcaloïdes. Ces molécules, généralement de petite taille, possèdent au moins un hétérocycle azoté. Elles furent tout d'abord étudiées chez les plantes pour leur rôle pharmaceutique, puis chez les animaux. De nombreux alcaloïdes ont été isolés chez les arthropodes, et nous nous sommes plus particulièrement intéressés aux composés produits par les fourmis et à leur activité insecticide (Figure 1). En effet nombre de ces molécules sont utilisées comme substances défensives ou comme armes chimiques.

Chez les fourmis du genre *Monomorium*, ces alcaloïdes sont des toxines de contact utilisées lors de la prédation sur les termites du genre *Reticulitermes*, avec une très grande efficacité. Une adaptation comportementale et morphologique correspondant à ce mode particulier de dépôt, peut être constatée chez ces fourmis.

Nous avons évalué au laboratoire l'efficacité de ces molécules, et l'avons comparée à celles d'autres alcaloïdes et d'insecticides commerciaux.

MATERIEL ET METHODES :

La toxicité des différents alcaloïdes a été évaluée par un test d'application topique sur des termites du genre *Reticulitermes*.

Les ouvriers de termites isolés par lots de dix, reçoivent individuellement 1 l d'une solution pentanique du produit. Une gamme de dilutions est réalisée pour chaque test (de 0,1 à 50 mg/ml). Les morts sont dénombrés après 20 heures. La courbe corrélant le nombre de morts à la dose de toxique, d'allure sigmoïde, est linéarisée par la méthode des logits.

Ceci permet le calcul de la dose létale 50 (DL50) exprimée en $\mu\text{g}/\text{mg}$ d'insecte.

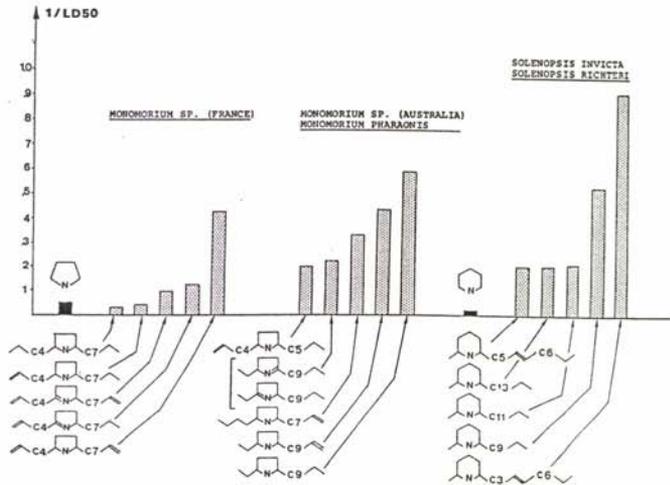


Figure 2 : Toxicité comparée des pyrrolidines, pyrrolines et pipéridines naturelles de fourmis contre *Reticulitermes*.
(DL50 exprimées en g/mg de termite)

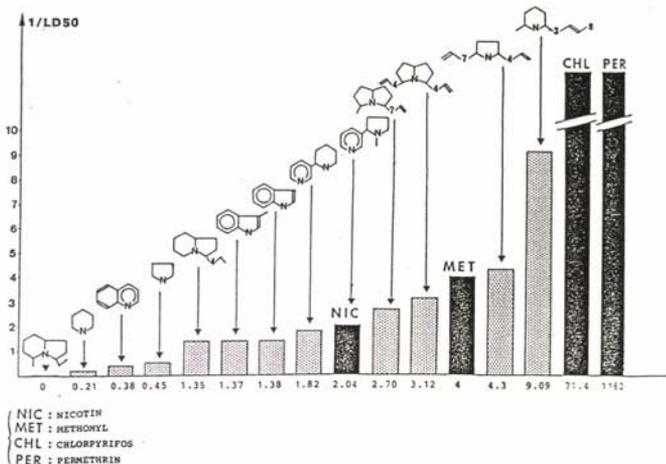


Figure 3 : Toxicité comparée d'alkaloïdes naturels contre *Reticulitermes* (DL50 en g/mg de termite).

RESULTATS :

L'activité des alcaloïdes contenus dans la glande à venin de *Monomorium* a été comparée à celle d'insecticides (tableau 1).

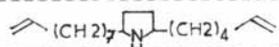
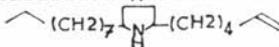
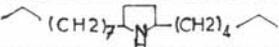
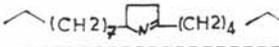
	Formule	DL50/Reticulitermes
PYR1		0.23 +/- 0.02
PYR2		2.79 +/- 0.05
PYR3		3.34 +/- 0.48
PYR4		1.07 +/- 0.08
PYR5		0.81 +/- 0.08
METHOMYL		0.25 +/- 0.02
NICOTINE		0.49 +/- 0.02
DIELDRINE		0.01 +/- 0.002

Tableau 1 : Toxicité des alcaloïdes de *Monomorium*

D'autre part, des tests menés sur des produits de structures chimiques analogues (pipéridines et pyrrolidines), mais provenant de différentes espèces de fourmis (*Monomorium* et *Solenopsis* ssp.), ont montré que la toxicité par contact de tous ces produits était très comparable (figure 2).

En ce qui concerne les alcaloïdes naturels, la toxicité des divers composés est variable, sans être toutefois négligeable. Les pyrrolidines et pipéridines figurent parmi les molécules les plus toxiques (figure 3).

Cependant les rôles biologiques de ces divers composés, ainsi que leurs modes d'application dans la nature, sont certainement très différents et ne peuvent être reflétés par un seul test de toxicité. Malgré tout, nombre de ces substances sont employées comme armes chimiques, ou comme substances défensives au sein des écosystèmes.

Les pipéridines et pyrrolidines peuvent toutefois être considérées comme de véritables insecticides naturels: elles sont utilisées en tant que tels par les fourmis et sont toxiques pour de nombreuses espèces d'insectes (figure 4).

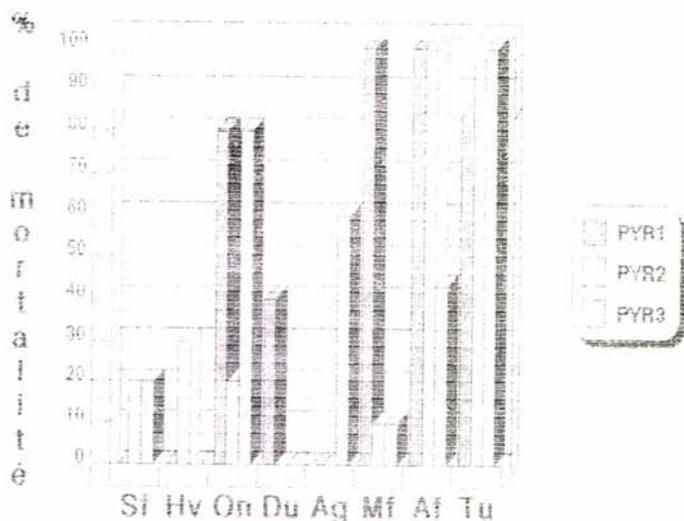


Figure 4 : Mortalité de 8 espèces d'insectes pour 3 pyrrolidines naturelles de *Monomorium* (PYR1, PYR2, PYR3 : dose de 1000 ppm en spray).

Sf = *Spodoptera frugiperda*

Hv = *Heliothis virescens*

On = *Ostrinia nubilalis*

Du = *Diabrotica undecimpunctata*

Ag = *Anthonomus grandis*

Mf = *Macrosteles fascifrons*

Af = *Aphis fabae*

Tu = *Tetranychus urticae*

Cependant, la fourmi elle-même n'est pas intoxiquée par son propre venin: la dose létale 50 du produit le plus toxique contre les termites (PYR1), est 330 fois plus élevée pour la fourmi que pour sa proie.

(DL50 *Monomorium* = 75,3 $\mu\text{g}/\text{mg}$ insecte)

(DL50 *Reticulitermes* = 0,23 $\mu\text{g}/\text{mg}$ d'insecte)

Il semble donc bien que la fourmi émettrice du venin soit auto-protégée contre l'action de celui-ci.

CONCLUSION :

Les alcaloïdes d'arthropodes, et de fourmis en particulier, peuvent agir comme toxines de contact lors des actions de prédation ou pour la défense d'un individu ou d'une société. Ce sont alors de véritables insecticides, utilisés comme armes chimiques.

Ces molécules possèdent des propriétés physico-chimiques très particulières et intéressantes du point de vue de leur toxicité, puisqu'elles sont capables de traverser la protection épicuticulaire des insectes-cibles.

Les alcaloïdes toxiques émis par les arthropodes sont intéressants en tant que source de nouveaux pesticides naturels. Cependant leur diversité de structure implique des modes d'action et des rôles biologiques variés, malgré une fonction commune de défense. Ils constituent un domaine encore peu exploré du point de vue fonctionnel et un champ d'investigation très large pour la découverte de nouvelles molécules d'intérêt agrochimique ou pharmacologique.

REFERENCES :

- BLUM MS, 1985
Alkaloïdal ant venoms, chemistry and biological activities.
ACS Symposium ser. USA (1985) 276, pp.393-408
- BRAND, BLUM MS, FALES HM, MacCONNELL JG, 1972
Fire ant venoms: comparative analysis of alkaloïdal constituents.
Toxicol, 10, pp.306-307
- CLEMENT JL, LEMAIRE M, LANGE C. 1986
Toxicité à l'égard des termites du genre *Reticulitermes* des pyrrolidines et pyrrolines de la glande à poison de *Monomorium minutum*.
C.R.Acad.Sci.Paris,T.303,série III,N°6,pp.669-672
- JONES TH, BLUM MS, FALES HM, 1982
Ant venom alkaloïds from *Solenopsis* and *Monomorium* species. Recent developments.
Tetrahedron, 38, N°13, pp.1949-1958
- JONES TH, BLUM MS, 1982
Arthropods alkaloïds: distribution, function and chemistry.
In " Alkaloïds, chemical and biological perspectives ". SW PELLETIER Ed. pp. 33-84
- HERMANN HR, BLUM MS, 1981
Defensive mechanisms in the social hymenoptera
In " Social insects Vol.II ". Acad.Press pp.77-197

ACTIVITES ETHOLOGIQUES DES SUBSTANCES VOLATILES EMISES
PAR LES GLANDES MANDIBULAIRES DE MANICA RUBIDA (MYMICINAE)

M-C CAMMAERTS⁽¹⁾ & A.B.ATTYGALLE⁽²⁾

(1) *Lab. Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences
Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F. Roosevelt,
1050 Bruxelles, Belgique.*

(2) *c/o Prof. Bestmann, Institute for Organic Chemistry,
University of Erlangen-Nürnberg, Erlangen, F.R.G.*

Résumé

Les glandes mandibulaires des ouvrières de Manica rubida secrètent essentiellement de la 4-méthyl-3-hexanone, de la 4-méthyl-3-heptanone, de la normanicone (3,5-diméthyl-3-heptène-2-one), de la manicone (4,6-diméthyl-4-octène-3-one; le constituant le plus abondant), de l'homomanicone (4,6-diméthyl-4-nonène-3-one; seconde en abondance), et de la bishomomanicone (4,6-diméthyl-4-décène-3-one; présente en minime quantité).

La sécrétion entière de la glande attire les fourmis et les incite à se déplacer très rapidement. Davantage d'ouvrières atteignent et cotoient une source d'émission; le temps consacré à circuler au voisinage est nettement supérieur au temps contrôle.

La 4-méthyl-3-hexanone et la 4-méthyl-3-heptanone n'induisent pas cet ensemble caractéristique de réactions. Elles perturbent les fourmis et en augmentent les vitesses linéaire et angulaire de déplacement.

La normanicone perçue à distance n'est ni agrégative, ni attractive. Elle n'alarme pas les fourmis, mais les rend hésitantes et les incite à se déplacer de manière sinueuse.

La manicone est agrégative, attractive et locostimulante comme une glande entière. Son effet locostimulant surpasse même légèrement celui d'une glande.

L'homomanicone a, par contre, un effet quelque peu arrêtant sur les ouvrières.

Il est donc logique d'admettre que la manicone, agissant de loin, attractive et locostimulante, et l'homomanicone, active de plus près et légèrement arrêtante, agissent de manière additive pour produire l'activité ethologique particulière de la sécrétion mandibulaire de M. rubida.

Mots clés: Fourmis - Manica rubida - Glandes mandibulaires - Pheromones - Alarme.

Summary

Ethological activities of the volatile substances emitted by the mandibular glands of Manica rubida

The mandibular glands of workers of Manica rubida produce essentially 4-methyl-3-hexanone, 4-methyl-3-heptanone, normanicone (3,5-dimethyl-3-heptene-2-one), manicone (1,6-dimethyl-4-octene-3-one; the main constituent), homomanicone (4,6-dimethyl-4-nonene-3-one; the second major component) and bishomomanicone (4,6-dimethyl-4-decene-3-one; present in very small amount).

The entire gland secretion attracts the ants and incites them to walk very quickly. More ants reach and surround a source of emission. They spend much more time walking around it than around control stimuli.

4-Methyl-3-hexanone and 4-methyl-3-heptanone do not induce such a behaviour. They disturb the ants and increase their linear and angular speed of movement.

Normanicone, perceived at distance, is not aggregative, nor attractive. It does not alarm the ants but these seem to hesitate and move very sinuously.

Manicone has aggregative, attractive and locostimulating effects similar to those of an entire gland. Its locostimulating effect is even somewhat larger than that of a gland.

Homomanicone, on the contrary, has some arrestant effect on the ants.

It is thus logic to admit that manicone, perceived at distance, attractive and locostimulating, acts together with homomanicone, active at shorter distance as an arrestant, for producing the particular ethological activity of M. rubida mandibular glands.

Key-Words: Ants - Manica rubida - Mandibular glands - Pheromones - Alarm.

Introduction

Manica rubida (Latreille) est la seule espèce eurasiennne du genre Manica. Elle vit dans certains massifs montagneux (Alpes, Massif Central...), vers 1000 - 1500m d'altitude, sur des pentes exposées au Nord ou dans des lieux ombragés. Ces sites peuvent abonder en nids et en individus.

Nos précédents travaux relatifs à cette espèce ont apporté les renseignements suivants:

- la récolte de nourriture se fait de manière individuelle, sans qu'il n'y ait de recrutement;
- les pourvoyeuses déposent néanmoins sur le sol une substance de piste issue de leur glande à poison;
- cette substance est de la 3-éthyl-2,5-diméthylpyrazine, également phéromone de piste de diverses espèces de Myrmica;
- les ouvrières distinguent leurs congénères d'individus issus d'autres nids et leurs réactions agonistiques augmentent avec la distance séparant les nids;

- les ouvrières marquent les abords des entrées de leur nid au moins partiellement à l'aide du contenu de leur glande de Dufour;
- les ouvrières reconnaissent, à des critères physico-chimiques, les entrées des nids dont elles sont sorties.

Nous présentons à présent une étude chimique et éthologique des glandes mandibulaires de M. rubida. En effet, si les sécrétions mandibulaires de M. mutica et M. bradleyi (espèces américaines) avaient été étudiées en 1972 (Pales et al.), le problème n'avait pas encore été abordé chez M. rubida.

Matériel et méthodes

Les fourmis proviennent du Massif Central ardéchois et du Cantal (France). Les analyses chimiques (VPC, GCMS, synthèse) eurent lieu à l'Université de Nürmberg, et les tests éthologiques, à l'Université de Bruxelles.

Ces tests éthologiques furent effectués sur des sociétés maintenues au laboratoire, en présentant aux ouvrières, sur leur aire de récolte, soit des papiers filtre contrôlés (Whatman n°2, 1cm²), soit des papiers supportant une tête d'ouvrière écrasée, ou 10µl d'une solution, titrant 10⁻⁶, 10⁻⁸ ou 10⁻¹⁰ (V/V), d'une des substances à tester dans de la paraffine liquide pure.

Les variables quantifiées furent:

- les nombres de fourmis présentes à un moment donné près des objets;
- les nombres d'ouvrières atteignant en une minute chacun des objets;
- les temps de déplacement, d'arrêt et de présence totale des fourmis au voisinage des objets;
- l'orientation des fourmis vers les objets;
- les vitesses linéaire et angulaire d'ouvrières ayant perçu les objets.

Chacune de ces variables fut quantifiée comme explicité dans Cammaerts et al., 1988.

Résultats

Les glandes mandibulaires de M. rubida se sont avérées contenir, outre quelques substances très simples et très volatiles, de la 4-méthyl-3-hexanone, de la 4-méthyl-3-heptanone, de la normanicone (3,5-diméthyl-3-heptène-2-one), de la maniconone (4,6-diméthyl-4-octène-3-one), de l'homomanicone (4,6-diméthyl-4-nonène-3-one) et de la bishomomanicone (4,6-diméthyl-4-décène-3-one).

Le chromatogramme de la Fig.1 permet d'apprécier les proportions relatives de chacune de ces substances dans la sécrétion mandibulaire globale.

Les résultats numériques obtenus au terme de nos études éthologiques sont détaillés dans un travail plus complet (Cammaerts et al., 1988). Nous ne présentons ici qu'un résumé, illustré schématiquement par le Tab.1.

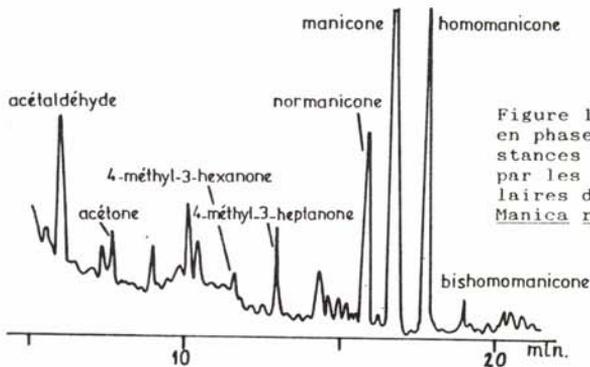


Figure 1. Chromatogramme en phase gazeuse des substances volatiles émises par les glandes mandibulaires d'une ouvrière de *Manica rubida*.

Les ouvrières de *M. rubida* s'agrègent nettement autour d'une tête isolée: davantage d'ouvrières cotoyent et atteignent ce stimulus. Elles consacrent nettement plus de temps à circuler, et un peu plus de temps à s'arrêter au voisinage de têtes écrasées. Elles s'orientent vers de tels stimuli, voient leur vitesse linéaire s'accroître, et leur vitesse angulaire augmenter à peine. Ce comportement très typique est généralement qualifié d'alarme.

La 4-méthyl-3-hexanone et la 4-méthyl-3-heptanone n'agrègent pas les fourmis. Il semblerait même qu'une source de l'hexanone soit atteinte par moins d'ouvrières que ne l'est un papier contrôle. Les fourmis ne s'orientent pas vers ces stimuli; leur vitesse linéaire s'accroissent quelque peu et leur vitesse angulaire augmentent nettement. En fait, les ouvrières sont excitées, et réagissent comme envers une substance inhabituelle, et non comme à leur propre sécrétion mandibulaire.

La normanicone n'agrège pas les fourmis, n'est pas attractive, n'augmente pas la vitesse linéaire de déplacement, et accroit uniquement la sinuosité des trajets parcourus. Les ouvrières perçoivent de loin cette substance; elles hésitent, se déplacent assez lentement en sinuant fortement, et n'apparaissent ni excitées par une substances étrangère, ni alarmées par une phéromone spécifique adéquate.

La manicone est agrégative: plus d'ouvrières en cotoyent et en atteignent une source d'émission. Le temps consacré à circuler au voisinage de telles sources est nettement supérieur au temps contrôle. La manicone est attractive et augmente fortement la vitesse linéaire des fourmis. Elle ne modifie que très légèrement la sinuosité de leur démarche. Elle reproduit donc les réactions observées en présence de têtes écrasées; son effet locostimulant surpasse même quelque peu celui de ces têtes isolées.

L'homomanicone agrège les fourmis puisque davantage

d'entre elles cotoyent à un moment donné une source d'émission. Mais, par rapport aux objets contrôles, moins d'ouvrières atteignent en une minute une source de cette cétone. Les temps consacrés à se déplacer autour d'une telle source sont un peu plus grands que les temps contrôles, mais ceux consacrés à s'arrêter en ces lieux le sont nettement plus. Les fourmis ne s'orientent pas vers une source d'homomanicone. Leur vitesse linéaire n'augmentent guère tandis que leur vitesse angulaire s'accroissent nettement. Les ouvrières ont donc tendance non pas à se diriger vers une source d'homomanicone, ni à circuler alors rapidement, mais plutôt à sinuer, voire même à s'arrêter au voisinage immédiat de cette substance.

Tableau 1. Activité éthologique des glandes mandibulaires de Manica rubida et des substances qu'elles produisent.

O = orientation ; V = vitesse linéaire ; S = sinuosité des trajets.

stimuli présentés	Nombres d'ouvrières présentés atteignant		temps en mouvement arrêt		O	V	S
tête	+	+	+	⋮	+	+	⋮
4-m-3-hex.	/	---	/	/	/	⋮	+
4-m-3-hept.	/	/	/	/	/	⋮	+
normanicone	/	/	/	/	/	/	+
manicone	+	+	+	⋮	+	+	/
homomanicone	+	-	⋮	+	/	/	+

/ : valeur comparable à la valeur contrôle

⋮, +, + : valeurs peu, nettement ou très supérieures à la valeur contrôle

---, - : valeurs peu ou nettement inférieures à la valeur contrôle

Il est donc logique de considérer que la manicone et l'homomanicone agissent ensemble, de concert, pour créer l'activité éthologique particulière d'une glande mandibulaire de M. rubida. La manicone est attractive de loin et est essentiellement locostimulante. L'homomanicone agit à plus courte distance; elle modère les fourmis et a un effet quelque peu arrêtant.

Conclusions

Les deux substances les plus abondantes de la sécrétion des glandes mandibulaires de M. rubida expliquent, par leurs actions simultanées, l'activité éthologique de cette sécrétion. La substance la plus abondante et la plus volatile est la manicone; elle est perçue et attractive à

distance, elle est aussi locostimulante. L'autre substance, l'homomanicone est moins volatile; elle est perçue de plus près et est légèrement arrêtaute, elle maintient donc les fourmis dans la zone d'émission. Une troisième substance présente à l'état de traces et peu volatile (la bishomomanicone) n'a pu être testée. Son activité éventuelle est probablement limitée aux abords immédiats de sa source d'émission.

Discussion

Ces résultats méritent d'être comparés à ceux relatifs à M. bradleyi et M. mutica (Fales et Blum, 1972). Ces espèces américaines produisent de la manicone, constituant éthologiquement très actif, mais aussi de la 3-octanone, une autre substance active. Diverses espèces de Myrmica produisent aussi de la 3-octanone (voyez par ex. Cammaerts et al., 1982). Au vu du contenu des glandes mandibulaires, les Manica américaines seraient donc phylogénétiquement plus proches du genre Myrmica que ne le serait l'espèce eurasiennne M. rubida. Cette hypothèse doit être étayée par d'autres faits. Elle exige notamment une étude comparative du contenu des glandes de Dufour d'espèces de Manica et de Myrmica. Ces dernières ont déjà fait l'objet d'une telle étude (voyez par ex. Attygalle et al., 1983).

Références

- Attygalle (A.), Cammaerts (M-C.), Morgan (E.D.), 1983.- Dufour gland secretions of Myrmica rugulosa and Myrmica schencki workers. J. Insect Physiol., 1, 27-32.
- Cammaerts (M-C.), Attygalle (A.B.), Vostrowsky (O.), Bestmann (H-J.), 1988.- Ethological studies of the mandibular gland secretion of the ant Manica rubida (Formicidae: Myrmicinae) J. Insect physiol., in press.
- Cammaerts (M-C.), Evershed (R.P.), Morgan (E.D.), 1982.- Mandibular gland secretion of Myrmica rugulosa and Myrmica schencki workers; comparison with four other Myrmica species. J. Insect. Physiol., 7, 119-125.
- Fales (H.M.), Blum (M.S.), Crewe (R.M.), Brand (J.M.), 1972.- Alarm pheromones in the genus Manica derived from the mandibular gland. J. Insect Physiol., 18, 1077-1088.

ACTIVITE ETHOLOGIQUE DE SUBSTANCES PRODUITES PAR LA
GLANDE DE DUFOUR DE LASIVS NIGER (FORMICIDAE)

M-C CAMMAERTS⁽¹⁾, A.B. ATTYGALE⁽²⁾, E.D.MORGAN⁽³⁾

(1) Lab. de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences,
Université Libre de Bruxelles, 50 av. F.Roosevelt, 1050 Bruxelles

(2) c/o Prof. Bestmann, Inst. for Organic Chemistry, Univ. of
Erlangen-Nürnberg, Erlangen, F.R.G.

(3) Dept. of Chemistry, Univ. of Keele, Keele ST5 5BG, England

Résumé

La glande de Dufour de Lasius niger déclenche, chez l'ouvrière, un comportement locomoteur particulier comportant des déplacements orientés et des trajets rapides ou sinueux. Cette glande contient un mélange complexe de substances dont certaines s'avèrent reproduire une ou plusieurs réactions locomotrices observées en présence d'une glande entière.

Le dodécyl acétate attire les fourmis de loin et les incite à se déplacer rapidement; l'octadécyl acétate est attractif à 6cm de distance environ et maintient chez l'ouvrière une vitesse angulaire élevée; le dodécyl dodécanoate attire les fourmis à courte distance (2cm); le dodécanol provoque un déplacement très sinueux.

L'utilisation de certaines de ces substances dans la lutte contre les L. niger pourrait être envisagée.

Mots clés: Fourmis - Lasius niger - Glande de Dufour.

Summary

Ethological activity of substances produced by the Dufour gland of Lasius niger (Formicidae)

The Dufour gland of Lasius niger induces, in workers, a particular locomotion behaviour, including oriented displacement and rapid or sinuous trajectories. The gland emit a complex mixture of substances, a few of which appearing to produce one or several locomotion reactions observed when presenting an entire gland.

Dodecyl acetate attracts the ants from distances and incites them to walk quickly; octadecyl acetate is an attractant at about 6cm of distance, and maintains in ants an appreciable sinuosity of movement; dodecyl dodecanoate attracts workers from short distances (~2cm); dodecanol induces ants to walk sinuously.

Some of these substances might be used for improving the methods employed for controlling L. niger societies.

Key Words: Ants - Lasius niger - Dufour gland.

Introduction

La glande de Dufour des Lasius niger contient un mélange complexe de substances (Fig.1) parmi lesquelles des hydrocarbures, des alcools, des esters, des acétates et des propionates (Attygalle et al., 1987). Nous ignorons encore le rôle social que joue cette glande. Mais présentée aux ouvrières, elle déclenche un comportement locomoteur typique et complexe, que nous essayons de préciser. Nous recherchons ensuite si certaines des substances émises par la glande ne déclenchent pas certaines des réactions induites par la sécrétion entière. Enfin, nous tentons de voir si certaines de ces substances ne peuvent pas aider à lutter plus efficacement contre L. niger, une fourmi parfois très envahissante dans les habitations.

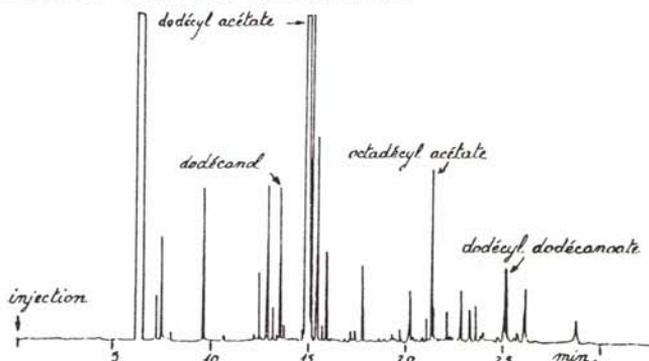


Figure 1. Chromatogramme d'une glande de Dufour de Lasius niger.

Matériel et méthodes

Des sociétés de L. niger récoltées dans le sud de la Belgique (Hainaut) furent maintenues au laboratoire dans des boîtes de Petri garnies de plâtre humide et placées dans des bacs de polyéthylène servant d'aire de récolte. Elles furent nourries de blattes congelées et d'une solution aqueuse de cassonade.

I. Nous avons analysé les réactions d'ouvrières à divers stimuli présentés sur les aires de récolte.

Ces stimuli étaient:

- des papiers filtre non traités (Whatman n°1, 1cm²), comme contrôle;
- des papiers filtre supportant une glande de Dufour isolée ou un extrait hexanique de 0,1 glande;
- des papiers imbibés de 0,01ml d'une solution hexanique d'une substance à tester, la concentration étant telle que la quantité présentée corresponde à l'extrait de 0,1, 1 ou 10 glandes de Dufour.

Les substances testées furent le dodécyl acétate, l'octadécyl acétate, le dodécyl dodécanoate et le dodécanol.

Les réactions analysées furent:

- l'orientation des ouvrières vers les stimuli (30 valeurs individuelles);
- les vitesses linéaires et angulaires de fourmis stimulées (20 valeurs individuelles).

Les méthodes de quantification ont été décrites précédemment (notamment dans Cammaerts-Tricot et al., 1976). Des tests X^2 non-paramétriques ont permis de comparer les distributions contrôles à celles relatives aux glandes et aux substances.

II. L'influence de certaines substances sur le nombre d'ouvrières consommant de la nourriture fut appréciée de la manière suivante. De l'eau sucrée fut déposée sur une lame de verre, au centre d'un cercle de papier (whatman n°1, 0-5cm). Pour chaque expérience, 2 cercles de papier furent préparés, l'un non traité (=contrôle), l'autre imbibé d'une solution hexanique d'une ou de plusieurs substances à tester. La quantité de substance utilisée correspond au contenu de 0,5 glandes de Dufour. Ces 2 cercles étaient ensuite présentés en même temps, à 10cm l'un de l'autre (leurs centres étant donc distants de 15cm), sur l'aire de récolte d'un nid, et les fourmis consommant chacune des 2 sources de nourriture furent comptées toutes les 30 secondes pendant 30 minutes. Pour chaque substance ou mélange de substances utilisées, 3 expériences furent réalisées. Leurs résultats additionnés furent testés statistiquement (test de Wilcoxon), et les nombres moyens d'ouvrières consommant à un moment donné chaque espèce de nourriture furent calculés.

Résultats

I. Les résultats numériques sont résumés dans le Tab.1, et les comportements schématisés dans la Fig.2.

Tableau 1. Réactions locomotrices induites par une glande de Dufour de *Lasius niger* et une substance émise par cette glande.
 Médianes de distributions de 20 ou 30 valeurs individuelles.
 P = seuil de probabilité; NS = différence non significative pour P = 0.05;
 gl = glande de Dufour.

stimuli	orientation (degré angulaire)		vitesse linéaire (mm/sec)		vitesse angulaire (deg.ang. / cm)		
contrôle	104	-	14,0	-	130	-	
0,1 gl	73	P<0.01	22,0	P<0.001	76	P<0.001	
1 gl	60	P<0.05	33,6	P<0.001	104	P<0.05	
dodécyl acétate	0,1gl	92	P<0.05	26,0	P<0.001	97	P<0.01
	1gl	74	P<0.05	31,0	P<0.001	66	P<0.001
	10gl	80	P<0.05	29,6	P<0.001	60	P<0.001
octadécyl acetate	0,1gl	97	NS	19,6	P<0.001	140	NS
	1gl	80	P<0.01	21,0	P<0.001	157	NS
	10gl	80	P<0.001	20,5	P<0.001	160	NS
dodécyl dodéca- noate	0,1gl	60	P<0.05	18,0	P<0.01	135	NS
	1gl	80	NS	18,2	P<0.001	137	NS
	10gl	76	NS	20,0	P<0.001	129	NS
dodécanol	0,1gl	92	NS	24,6	P<0.001	130	NS
	1gl	93	NS	19,5	P<0.001	113	NS
	10gl	79	NS	19,1	P<0.01	160	NS

Une glande de Dufour induit, chez l'ouvrière, une réaction locomotrice particulière, complexe, comprenant:

- des déplacements orientés vers une source d'émission au voisinage immédiat de la source (≈ 2 cm), à une dizaine de cm de la source ou à une distance intermédiaire (≈ 6 cm);
- des déplacements rapides, quasi rectilignes, pouvant éloigner l'animal de la source d'émission;
- des déplacements sinueux, à proximité (1-5cm) de la source.

Certaines substances émises par cette glande reproduisent partiellement son activité éthologique:

- le dodécyl acétate est perçu de loin (6-10cm); il est attractif et déclenche une très nette augmentation de vitesse linéaire;
- l'octadécyl acétate est attractif à 6cm environ; il augmente peu la vitesse linéaire des fourmis mais maintient chez elles une vitesse angulaire assez élevée;
- le dodécyl dodécanoate n'est attractif qu'à courte distance (2-3cm); il modifie peu les vitesses linéaire et angulaire des fourmis;
- le dodécanol, non attractif, incite les fourmis à se déplacer de manière sinueuse.

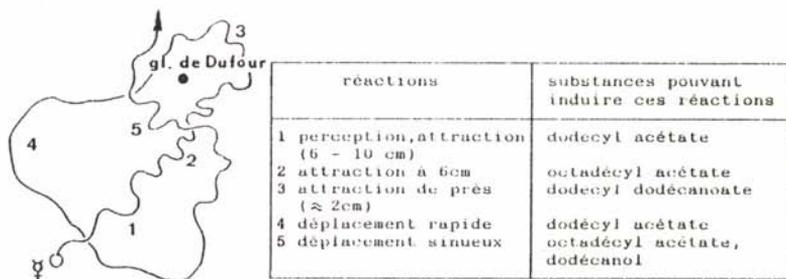


Figure 2. Comportement locomoteur (ligne noire) d'une ouvrière de *Lasius niger* stimulée par une glande de Dufour. Rôles joués (numéros) par des substances émises par cette glande.

II. Le Tab.2 montre qu'en moyenne, et par rapport aux contrôles utilisés, davantage d'ouvrières consomment une source de nourriture entourée du dépôt d'une ou de deux des substances précédemment testées. En effet, les fourmis sont alors attirées ou retenues vers le lieu où se trouve la nourriture.

Il n'est donc pas exclu de pouvoir améliorer les techniques de lutttes contre *L. niger* en présentant des appâts toxiques sur des supports judicieusement imbibés de phéromones attirant et arrêtant les ouvrières.

Tableau 2. Influence de deux substances produites par la glande de Dufour de Lasius niger sur le nombre d'ouvrières consommant de l'eau sucrée.

Les substances sont déposées, sur papier filtre, autour d'une source de nourriture. Une source de nourriture contrôlée est déposée à 15cm de distance. Les fourmis sont comptées toutes les 30 secondes, pendant 30 minutes, lors de 3 expériences, et les moyennes sont calculées. P (résultats de tests de Wilcoxon) = seuil de probabilité.

Sources de nourriture	Nombres moyens d'ouvrières consommant la nourriture	P
contrôle	5,10	
+ octadécyl acétate	8,49	P<0.01
contrôle	5,51	
+ dodécyl dodécanoate	10,74	P<0.01
contrôle	3,66	
+ octadécyl acétate + dodécyl dodécanoate	5,82	P<0.01

Discussion

Des travaux ultérieurs devraient préciser le rôle joué par la glande de Dufour au sein de sociétés de L. niger, ainsi que l'activité éthologique de nombreuses substances non encore testées et produites par cette glande. Ces recherches, outre leur intérêt biologique certain, pourraient déboucher sur des applications pratiques relatives au contrôle de l'espèce.

Références

- Attygalle (A.B.), Vostrowsky (O.), Bestmann (H.J.), Morgan (E.D.), 1987.- New chemicals from the Dufour gland of the Formicine ant Lasius niger (Hymenoptera: Formicidae). Insect Biochem., 17, 219-225.
- Cammaerts-Tricot (M-C.), Morgan (E.D.), Tyler (R.C.), Braekman (J-C.), 1976.- Dufour's gland secretion of Myrmica rubra: chemical, electrophysiological and ethological studies. J. Insect Physiol., 22, 927-932.

LES HYDROCARBURES CUTICULAIRES DE CATAGLYPHIS CURSOR
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE) : VARIATIONS GEOGRAPHIQUES
ET ROLE DANS LA RECONNAISSANCE COLONIALE

par

A. LENOIR⁽¹⁾, J.L. CLEMENT⁽²⁾, M. NOWBAHARI⁽³⁾ & C. LANGE⁽⁴⁾

(1) Lab. d'Ethologie, UA CNRS 667, Univ. Paris Nord, Av. J.B. Clément, F-93430 Villetaneuse; (2) Lab. d'Evolution, UA CNRS 681, Univ. P. et M. Curie, 105 Bd Raspail, F-75006 Paris; (3) Lab. d'Ethologie et de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, F-37200 Tours; (4) Lab. de Chimie Organique Structurale, UA CNRS 455, Univ. P. et M. Curie, 4 pl. Jussieu, F-75005 Paris.

Résumé

Les profils des hydrocarbures cuticulaires sont très différents selon les colonies de Cataglyphis cursor. Il est possible de différencier 2 populations : C. cursor cursor typiques de Provence et C. cursor tibialis à l'ouest du Rhône jusqu'à Barcelone. Les fourmis de la région de Madrid se rapprochent de C. cursor typique. Quand les profils d'hydrocarbures sont très différents, les sociétés sont fermées entre elles et en dessous d'un certain seuil les adoptions d'étrangères sont toujours impossibles. Par lavage au pentane on peut transférer partiellement l'odeur coloniale à des leurres neutres qui déclenchent des réactions agressives dans la colonie où ils sont introduits.

Mots-Clés : Hymenoptera - Formicidae - cuticule - hydrocarbures - fermeture coloniale - variation géographique - Cataglyphis cursor - odeur coloniale.

Summary: Cuticular hydrocarbons in Cataglyphis cursor (Hymenoptera Formicidae): geographical variations and role in colonial recognition.

Cuticular hydrocarbons permit to differentiate 2 populations in Cataglyphis cursor ants : C. cursor cursor typical of Provence, and C. cursor tibialis from the West of Rhône to Barcelone (Spain). The ants of Madrid are close to C. cursor typical. When hydrocarbons profiles are different societies are closed and below a level of near 0.8 (Nei index of identity between chromatograms) the societies never adopt strangers. By washing the ants with pentane, colonial odour can be transferred to neutral lures which release aggressive reactions in the colonies where they are introduced.

Key-words : Hymenoptera - Formicidae - Cataglyphis cursor - cuticle - hydrocarbons - closure of societies - colonial odour - geographical variations.

Introduction

De nombreuses expériences suggèrent que chez les insectes sociaux la reconnaissance coloniale est basée sur des substances chimiques (revues de Hölldobler et Michener 1980 ; Jaisson 1985 ; Isingrini et Lenoir 1986 ; Lenoir et Provost 1986). Diverses hypothèses ont été proposées pour expliquer l'origine et la nature des signaux responsables de l'odeur des individus, mais ce sont surtout les hydrocarbures cuticulaires très peu volatils qui semblent impliqués en dehors des situations d'alarme ou de recrutement. De nombreux travaux ont montré l'importance des hydrocarbures cuticulaires dans la reconnaissance spécifique chez les termites. Il en est de même pour l'intégration des termitophiles et myrmécophiles dans les sociétés de leurs hôtes (voir Isingrini et Lenoir 1986). Bonavita-Cougourdan et Clément (1986), Bonavita-Cougourdan et al. (1987) ont montré que, chez Camponotus vagus, le signal de reconnaissance intercoloniale et même des sous-castes à l'intérieur de la société est hautement corrélé avec

le profil d'hydrocarbures. Une ouvrière résidente privée de son odeur par lavage au pentane et recouverte de l'odeur d'une fourmi étrangère est agressée par ses soeurs. Fresneau (1980) obtenait un résultat comparable avec un simple lavage à l'eau distillée, mais l'effet n'était pas durable.

Pour toutes ces raisons nous avons entrepris l'étude des hydrocarbures de *C. cursor* en relation avec la fermeture sociale mesurée à l'aide de tests éthologiques (Nowbahari et Lenoir 1984). Nous avons aussi réalisé des expériences de lavage de fourmis par un solvant de manière à récupérer et transférer les substances concernées.

Méthodes

Chromatographie

Chaque fourmi a été lavée pendant 5 mn dans 2 ml de pentane et l'extrait concentré à 2 µl injecté dans un chromatographe en phase gazeuse : chromatographe DELSI 300 équipé d'une colonne capillaire (Chrompack CPSIL 5 WCOT de 25 m et de 0,22 mm de diamètre) et d'un détecteur à ionisation de flamme. Un intégrateur ENICA 21 donne les quantités relatives en % pour chaque pic. Seuls les hydrocarbures lourds sortant à partir de 200°C ont été pris en compte ici. L'identification des produits a été effectuée en couplant le chromatographe à un spectromètre de masse NERMAG R 1010C. Nous avons utilisé au total 29 colonies dont 27 provenaient de divers endroits de la région méditerranéenne depuis le Var jusqu'à Barcelone et 2 des Sierras au nord de Madrid. En moyenne pour chaque colonie, 5 fourmis ont fait l'objet d'une chromatographie.

Tests éthologiques

Ils ont été réalisés en introduisant dans le "milieu extérieur" d'une colonie divers leurres, constitués d'une ouvrière tuée par congélation, d'une ouvrière lavée au pentane pour éliminer ses hydrocarbures, ou d'une ouvrière lavée puis rincée avec un extrait cuticulaire d'étrangère (voir Bonavita-Cougourdan et Clément 1986). Le leurre est observé pendant 10 mn durant lesquelles on note toutes les 15 secondes l'activité des résidentes selon la méthodologie utilisée pour l'étude de la fermeture des sociétés par Nowbahari et Lenoir (1984).

Résultats

1. Les hydrocarbures cuticulaires

L'analyse des chromatogrammes révèle la présence de nombreux pics. Une quarantaine de produits présents en quantité significative (supérieure à 1%) ont été identifiés ou sont en cours d'identification. Il s'agit d'hydrocarbures comportant de 25 à 33 carbones: des n-alcanes (nC25, nC27, nC30, nC31, nC32, nC33), des monométhylalcanes (C25 à C33), des diméthylalcanes (C26 à C29), et quelques alcènes (C27:1 à C32:1).

2. Variation géographique des hydrocarbures

Si l'on compare les chromatogrammes de fourmis provenant d'Apt (Var) ou de Banyuls (Pyrénées-Orientales) il apparaît deux profils nettement différenciés : les fourmis du Roussillon ont plus d'hydrocarbures légers que celles de Provence (Fig. 1 A et B). Si l'on calcule les moyennes des pourcentages pour chaque pic, on obtient des différences significatives sur la quasi-totalité des pics. Une analyse des correspondances a été réalisée sur les moyennes de chaque colonie. Le facteur 1 représente 53% de la variance, il sépare nettement toutes les colonies situées à l'ouest du Rhône, de Montpellier à Barcelone, des autres colonies à l'est du Rhône. Les fourmis provenant de Madrid se rapprochent de ce second groupe. Les facteurs 2 (13,9%) et 3 (9,7%) permettent de différencier deux sous-groupes correspondant à la région de

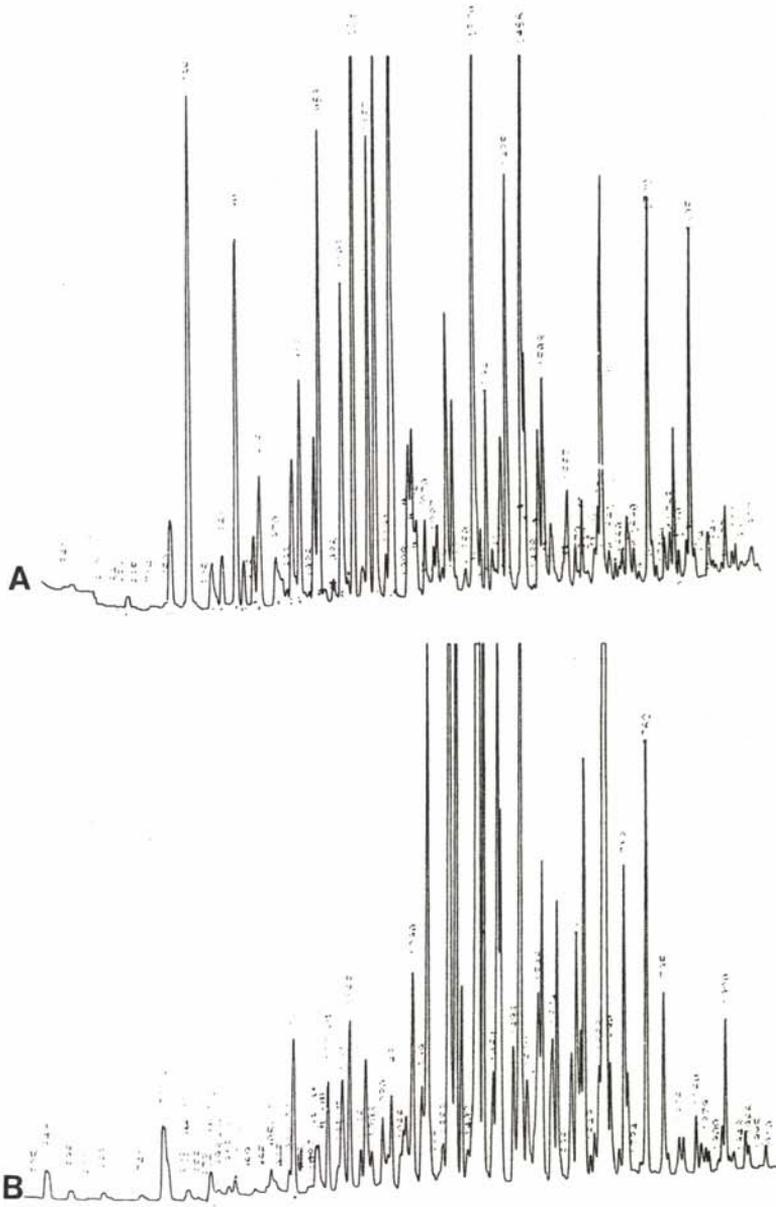


Fig. 1: Chromatogrammes des fourmis de Banyuls (1A) et d'Apt (1B)

Madrid, et un autre situé sur la rive droite du Rhône à l'intérieur du groupe Est du Rhône.

Nous avons utilisé aussi pour comparer les chromatogrammes un indice de similitude. Nous avons choisi l'indice de Nei (1972) qui est utilisé classiquement en génétique des populations pour l'électrophorèse enzymatique et appliqué aussi par certains auteurs à la comparaison de chromatogrammes de terpènes chez les termites. Une analyse hiérarchique ascendante avec moyenne (UPGMA) effectuée sur les indices de Nei confirme les résultats de l'analyse de correspondances (Fig. 2). Nous retrouvons pour les deux populations séparées par les analyses multivariées une similitude avec les vieilles descriptions de variétés par les auteurs du début du siècle. C'est Bondroit qui en 1918 distinguait C. tibialis de la région de Banyuls des C. cursor typiques (Fonscolombe 1846) de la région d'Aix. Des différences existent au niveau de la pilosité (Nowbahari 1988) et probablement de l'armature génitale des mâles (Espadaler, comm. personnelle). Cela pourrait nous amener à ériger en véritables espèces ces deux variétés, mais pour l'instant, sans indications d'un éventuel isolement reproductif, nous parlerons plus prudemment de deux populations ayant les statuts de sous-espèces: cursor cursor et cursor tibialis (voir Nowbahari 1988). Il apparaît que les cursor tibialis sont très nettement séparées des cursor typiques eux-mêmes hétérogènes, avec deux groupes divergents: l'un dans les montagnes madrilènes, l'autre sur la bordure du Rhône.

Variation à l'intérieur des populations et entre les populations

Nous avons calculé les distances de Nei entre individus des diverses colonies. La variation à l'intérieur de chacune des populations s'est révélée faible. A l'intérieur des colonies la similitude moyenne est de 0,940, elle est de 0,928 entre colonies de même habitat (différence faible mais significative). Lorsqu'on s'éloigne de quelques kilomètres la différence devient plus importante (0,907), mais au-delà (plus de 70 km) elle ne l'est plus. Entre les cursor cursor et les cursor tibialis la différence est très importante ($I = 0,400$). Les deux groupes Madrid et bords du Rhône sont intermédiaires entre cursor typiques et cursor tibialis, tout en étant plus proches des premiers.

3. Relation entre la fermeture géographique et la similitude des hydrocarbures

Nous avons regroupé tous les résultats obtenus précédemment sur la fermeture des sociétés (Nowbahari et Lenoir 1984 ; Nowbahari 1988) et nous avons calculé les distances de Nei entre individus. Les résultats sont présentés sur la figure 3. Il apparaît que des adoptions sont possibles avec des profils d'hydrocarbures supérieurs à 0,80 environ. En dessous les intrus sont toujours éliminés. Ainsi nous avons une corrélation très nette entre fermeture coloniale et similitude des substances cuticulaires. Il restait à démontrer que la corrélation correspond à une véritable causalité avec des transferts de substances.

4. Essais de transferts d'hydrocarbures

Nous avons utilisé des colonies de populations différentes, entre lesquelles il n'y a jamais d'adoptions, par exemple de Banyuls et d'Apt : les intruses sont toujours très agressées et tuées rapidement, elles sont très peu léchées ou inspectées. Des fourmis congelées servent de témoins car le lavage dans le solvant (pentane) tue immédiatement les animaux. Les témoins congelés réin-

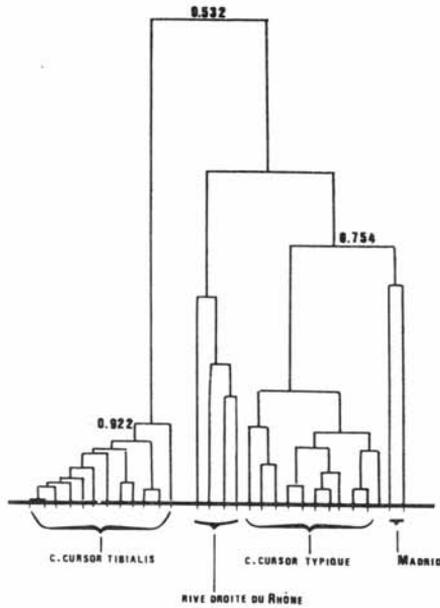


Fig. 2: Dendrogramme effectué à partir des indices de Nei entre colonies.

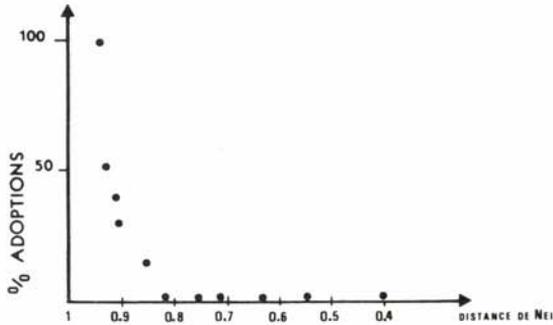


Fig. 3: Relation entre la fermeture des sociétés (% d'adoptions) et la similitude entre chromatogrammes (Indice de Nei).

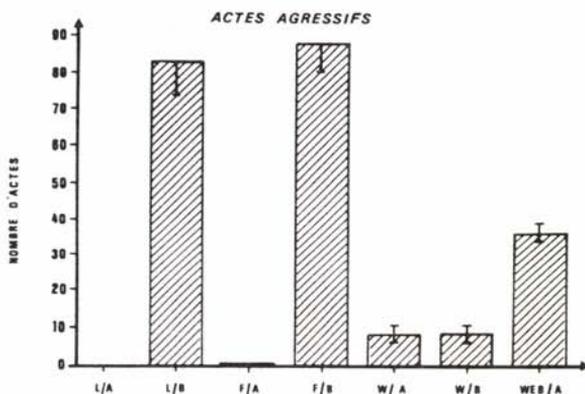


Fig. 4 : Fréquences des actes agressifs pendant 10 minutes envers une fourmi intruse. L: vivante, F: congelée, W: lavée au pentane, WEB: lavée et rincée avec un extrait de colonie B- A: colonie d'origine, B: colonie étrangère

troducts dans leur société ne déclenchent que tout à fait exceptionnellement des agressions (en moy 0,7 agressions pour 10 min), par contre, les agressions sont très nombreuses si la fourmi est introduite dans une colonie étrangère (88). Il n'y a pas plus d'agressions envers une fourmi étrangère vivante qu'envers une étrangère congelée (N.S.), ce qui montre que la congélation conserve toutes les qualités des substances impliquées dans la reconnaissance coloniale. Nous avons noté le comportement des résidentes seulement pendant 10 mn car les agressions cessent rapidement face à un cadavre, en effet il n'y a pas de rétroaction avec l'intruse. Quand la fourmi est lavée au pentane pendant au moins 12h, elle déclenche quelques agressions en nombre, limité indifféremment dans la colonie d'origine ou dans une colonie étrangère (8,5 et 8,8 - NS). Il est nécessaire de laver les fourmis très longtemps pour faire disparaître la quasi totalité des agressions. Quand les fourmis lavées sont badigeonnées avec un extrait obtenu à partir du lavage d'ouvrières de colonie étrangère, on voit réapparaître une certaine agressivité (36,4), qui n'atteint pas le niveau de ce que l'on peut observer avec une fourmi non lavée (88) mais qui est significative. Ainsi les hydrocarbures sont-ils impliqués dans la reconnaissance coloniale.

Discussion

Il apparaît de plus en plus que les hydrocarbures ont de nombreux rôles chez les insectes, dont le principal est la prévention de la dessiccation, particulièrement importante pour des fourmis de pays chauds et secs. Ils servent aussi de signaux variés: attractifs sexuels, aphrodisiaques, phéromones de recrutement, phéromones d'alarme, sécrétions défensives, kairomones, facteurs de reconnaissance spécifique et des castes (Howard et Blomquist 1982). Les patterns d'hydrocarbures sont un bon indice pour l'agressivité intercoloniale chez *Camponotus vagus* (Bonavita-Cougourdan et al. 1987, Clément et al. 1987) et on peut considérer qu'il en est de même chez *Cataglyphis cursor*. Il ne faut cependant pas généraliser car ce n'est pas le cas de *Solenopsis invicta* (Obin 1986). Deux problèmes restent en suspens, le premier concerne l'origine des signaux cuticulaires. Pour certains auteurs les hydrocarbures seraient le produit des glandes épidermiques mais il faut signaler que les glandes post-pharyngiennes en produisent aussi (Bonavita-Cougourdan et al. 1987). Le second problème

concerne le rôle de la reine dans la production de l'odeur sociale. Il ne semble pas que la reine ait un rôle déterminant chez C. cursor (Berton et Lenoir 1986) contrairement à d'autres espèces (Provost 1985, Carlin et Hölldobler 1986).

Références

- BERTON F., LENOIR A., 1986 - La fermeture des sociétés parthénogénétiques de la fourmi Cataglyphis cursor. Actes Coll. Insectes Soc., 3, 197-209.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., 1986 - Processus de reconnaissance chez la fourmi Camponotus vagus Scop.. Bull. SFECA, 1, 49-55.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C. - Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant Camponotus vagus Scop. J. Entomol. Sci., 22, 1-10.
- CARLIN N.S., HÖLLDOBLER B., 1986 - The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp). I. Hierarchical cues in small colonies. Behav. Ecol. Sociobiol., 19, 123-134.
- CLEMENT J.L., BONAVITA-COUGOURDAN A., LANGE C., 1987 - Nestmate recognition and cuticular hydrocarbons in Camponotus vagus Scop. In "Chemistry and Biology of Social Insect". J. Eder and H. Rembold eds, Verlag J. Peperny, 473-474.
- FRESNEAU D., 1980 - Fermeture des sociétés et marquage territorial chez les fourmis ponérines du genre Neoponera. Biol. Ecol. Medit., 7, 205-206.
- HÖLLDOBLER B., MICHENER C.D., 1980 - Mechanism of identification and discrimination in social Hymenoptera. In "Evolution of Social Behavior" H. Markl ed, Verlag, 35-58.
- HOWARD R.W., BLOMQUIST G.J., 1982 - Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. Ann. Rev. Entomol., 27, 149-172.
- ISINGRINI M., LENOIR A., 1986 - La reconnaissance coloniale chez les hyménoptères sociaux. Ann. Biol., 25, 219-254.
- JAISSON P., 1985 - Social behaviour. In "Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology" G.A. Kerkut and L.I. Gilbert, eds Pergamon Press, 15, 673-694.
- LENOIR A., PROVOST E., 1986 - La fermeture des sociétés d'insectes. Bull. SFECA, 1, 293-296.
- NOWBAHARI M., 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, Presses Univ. Autonoma Barcelona, 457-461.
- NOWBAHARI M., 1988 - Etude expérimentale de la structure sociale chez la fourmi Cataglyphis cursor. Fermeture de la société et variations géographiques. These Doct. Université Tours.
- OBIN M.S., 1986 - Nestmate recognition cues in laboratory and field colonies of Solenopsis invicta Buren (Hymenoptera : Formicidae). Effet de environment and role of cuticular hydrocarbons. J. Chem. Ecol., 12, 1965-1976.
- PROVOST E., 1985 - Factors of the social environment influencing mutual recognition of individuals in an ant society. In "Multidisciplinary Approaches to Conflict and Appeasement in Animals and Man", F. Le Moli ed., Publ. Intern. Soc. Res. Aggression, p.14.

PROCESSUS DE RECONNAISSANCE ET DE DETERMINATION
DES LARVES PAR LES OUVRIERES CHEZ LA FOURMI
CAMPONOTUS VAGUS SCOP. CARACTERISTIQUES DES
HYDROCARBURES CUTICULAIRES LARVAIRES

par

A. BONAVIDA-COUGOURDAN⁽¹⁾, J. L. CLEMENT⁽²⁾, C. LANGE⁽³⁾

- (1) CNRS. Ethologie, 31 chemin J. Aiguier, 13402 Marseille cedex 9, France et Laboratoire de Psychophysiology, Univ. Provence, Marseille.
(2) Lab. d'Evolution (CNRS, UA 681), Univ. P. et M. Curie, 105 Bd Raspail, 75006 Paris, France.
(3) Lab. de Chimie Organique Structurale (CNRS, UA 455), Univ. P. et M. Curie, 4 place Jussieu, 75005 Paris, France.

Résumé: Les ouvrières de Camponotus vagus, sont capables de distinguer les larves de leur société et les larves étrangères appartenant à une autre société de même espèce. Les hydrocarbures cuticulaires des larves et des ouvrières sont les mêmes, mais les larves présentent un spectre qui leur est propre. D'autre part, elles possèdent, au moins en partie, la signature chimique caractérisant leur société. Les hydrocarbures cuticulaires pourraient jouer un rôle dans les processus de reconnaissance des larves par les ouvrières.

Mots-Clés: Fourmis - Reconnaissance - Larves - Hydrocarbures cuticulaires

Summary : Larvae recognition and discrimination by workers in the ant Camponotus vagus Scop. Larval cuticular hydrocarbons characteristics.

The workers of Camponotus vagus are able to discriminate larvae from their own colony and alien larvae belonging to others colonies from the same species. The cuticular hydrocarbons of larvae and workers are identical but their corresponding patterns are different regarding to the hydrocarbons proportions. Moreover at least in part the chemical signature is common to both larvae and workers. The cuticular hydrocarbons could play a role in the recognition processes of larvae by the workers.

Key words : Ants - Nestmate recognition - Larvae - Cuticular hydrocarbons.

INTRODUCTION

La reconnaissance réciproque des membres de la société constitue chez les Fourmis un des éléments essentiels de l'organisation sociale. Les ouvrières sont capables de distinguer les membres de leur société d'individus étrangers de même espèce appartenant à d'autres sociétés. Cette distinction se traduit dans la plupart des espèces par des conduites agressives.

ves vis-à-vis des étrangers. Elle met en jeu des signaux chimiques, constituant "l'odeur de société" [1,2,3]. Nous avons montré [4] que, chez la Fourmi Camponotus vagus Scop., le signal chimique impliqué est constitué par un mélange d'hydrocarbures cuticulaires dont certains diffèrent, dans leurs proportions, d'une société à l'autre.

En ce qui concerne les larves, les ouvrières les reconnaissent bien en tant que telles [5,6,7,8] grâce essentiellement aux signaux chimiques qu'elles émettent et qui seraient constitués de substances d'origine cuticulaire non volatiles, solubles dans des solvants organiques [6,7,8]. Les ouvrières sont capables de discrimination interspécifique [8]. Quant à la distinction intraspécifique entre larves de la société et larves étrangères, elle n'est pas générale. Les ouvrières sont aptes à faire cette distinction chez certaines espèces [9,10], et pas chez d'autres [7]; il faut rappeler que ces processus de discrimination n'entraînent cependant pas chez les ouvrières de conduites agressives vis à vis de larves étrangères qui sont acceptées et soignées [3, 10]. La nature exacte des signaux chimiques émis par les larves et qui permettent leur reconnaissance par les ouvrières n'est toujours pas connue [11].

Nous avons recherché si les ouvrières de Camponotus vagus sont capables de distinguer les larves de leur propre société et les larves étrangères de même espèce. Nous avons procédé à la fois à des expériences de choix mettant en jeu, chez les ouvrières, le comportement de récupération des larves et à l'analyse comparative des substances cuticulaires portées par les larves et par les ouvrières des sociétés mises en expérience, en chromatographie en phase gazeuse (GC) et spectrométrie de masse (GC/MS).

MATERIEL ET METHODES

Notre étude a porté sur Camponotus vagus dont les sociétés monogynes et très peuplées vivent dans les souches ou, plus souvent, dans des troncs d'arbres abattus.

Trois séries d'expériences de choix ont été réalisées (1: juin avec des larves de grande taille; 2: septembre et 3: novembre avec des larves petites), chacune accompagnée d'analyses chimiques. Chaque série met en jeu deux sociétés provenant de 2 stations différentes (A et B), éloignées de 110 kms. Quatre sociétés, pourvues de leur reine, ont été utilisées: A1 et B1 pour la série 1, A2 et B2 pour la série 2 comme pour la série 3. Les spectres des hydrocarbures cuticulaires de sociétés provenant de la même station présentent des différences quantitatives faibles par comparaison avec celles qu'on enregistre entre sociétés géographiquement éloignées [12].

Chacune des sociétés est entretenue dans un nid artificiel formé d'éléments plats, réunis en série et conservés à l'abri de la lumière. L'un des éléments est relié à une boîte transparente qui constitue l'aire de récolte (la nourriture y est déposée, en abondance) et à une seconde boîte, dite nid annexe, qui recevra 2 heures avant le début de chaque expérience et après fermeture de l'entrée du nid toutes les ouvrières qui se trouvent sur l'aire de récolte; la communication sera

rétablie dès après le dépôt des larves dans l'aire de récolte.

À partir de chacune des 2 sociétés, un groupe d'ouvrières, pour la plupart nourrices, et de larves est séparé de la société. La plupart des larves ont été utilisées pour les expériences de choix, les autres pour la préparation des extraits cuticulaires.

Avant chaque série d'expériences, toutes les larves qui restent dans la société sont retirées. D'autre part, après la dernière expérience de la journée, les larves qui ont été soumises au choix et ramenées dans le nid sont retirées.

Chaque série comprend 20 expériences, réparties en 2 sous-séries: 10 effectués dans l'aire de récolte de la société A et 10 dans l'aire de récolte de la société B. Dans chaque expérience, les ouvrières ont à choisir, dans leur comportement de récupération et de retour à l'intérieur de leur nid, entre 5 larves de leur propre société (dites "résidentes") et 5 larves étrangères. Les larves ont été déposées, dans l'aire de récolte, dans 2 coupelles distantes de 7 cm et placées à 7 cm de l'entrée du nid. La durée de l'expérience dépend du temps mis par les ouvrières à ramener les 10 larves (20 minutes maximum). Entre 2 expériences consécutives a été laissé un délai, jamais inférieur à 2 heures. Nous avons enregistré le temps écoulé entre le début de l'expérience (ouverture du tube qui relie le nid et l'aire de récolte) et le passage dans le tube de chacune des 10 larves. Les résultats ont été traités par le test des log-rangs avec covariables (Life test Procedure S.A.S.). Le test est effectué sur l'ensemble des 10 expériences d'une sous-série (1 société) après stratification, chaque expérience de la sous-série étant considérée comme une strate.

En même temps qu'une série d'expériences éthologiques, nous avons analysé en GC et GC/MS les substances cuticulaires de 5 groupes de larves (15 larves en moyenne) et de 5 groupes d'ouvrières (15 individus) des 2 sociétés. Les extraits sont préparés et analysés selon les techniques décrites précédemment [4]. Les comparaisons des proportions des différents hydrocarbures ont été faites, pic à pic, par le test U de Mann-Whitney bilatéral.

RESULTATS

1. Les ouvrières récolteuses qui ont le choix entre des larves de leur société et des larves appartenant à une autre société ramènent dans leur nid, statistiquement, de manière plus rapide les larves de leur société que les larves étrangères: les différences sont significatives dans tous les cas (Tableau 1).

Série	Société	Variance	X ²	Probabilité
1	A	15,72	32,60	0,0001
	B	16,69	27,43	0,0001
2	A	19,89	4,40	0,0351
	B	17,55	12,70	0,0004
3	A	17,80	10,02	0,0015
	B	17,77	19,62	0,0001

Tableau 1 : Résultats du test des log-rangs (Life test Procedure, S.A.S.) comparant les temps corrigés mis par les ouvrières des sociétés A et B pour ramener les larves de leur société et les larves étrangères, qui ont été déposées dans l'aire de récolte de leur nid.

2. Les analyses en GC/MS montrent que les hydrocarbures portés par la cuticule des larves sont les mêmes que ceux portés par celle des ouvrières. Il s'agit d'hydrocarbures saturés (C24 à C35).

3. Les larves présentent un spectre des hydrocarbures cuticulaires qui leur est propre et qui est différent de celui des ouvrières (Fig.1, Fig.2 et Tabl.2). Il est caractérisé par la prédominance d'un hydrocarbure (nC 29, Fig. 1 et 2, pic 1) qui représente 40% de la quantité totale des hydrocarbures cuticulaires, quelle que soit l'origine des larves. Est prédominant aussi, chez les larves, l'hydrocarbure 4 MeC30 (Fig. 1 et 2, pic 3); ce produit est également majoritaire chez les ouvrières. La somme des proportions des 2 hydrocarbures majoritaires chez les ouvrières (4 MeC30, Fig. 1 et 2, pic 3 et 11 MeC31, 13MeC31, 15 MeC31, Fig. 1 et 2, pic 5) représente en moyenne 33,5%.

		Société	Larves	Ouvrières
I	nC29 (pic 1)	A	38,3 ± 4,7	2,6 ± 0,4
		B	41,5 ± 4	2,6 ± 0,4
II	4MeC30 (pic 3)	A	12 ± 1,4	16,9 ± 1,2
		B	12,5 ± 2,6	24,5 ± 1,5
	{ 11MeC31 13MeC31 15MeC31 } (pic 5)	A	3,5 ± 1,2	13,9 ± 0,4
		B	1,9 ± 0,6	13 ± 0,5

Tableau 2. Hydrocarbures cuticulaires majoritaires chez les larves (I, pics 1 et 3, cf. fig. 1 et 2) et chez les ouvrières (II, pics 3 et 5, cf. fig. 1 et 2). Les moyennes des proportions ont été calculées à partir de 15 spectres (S.E. à $p = .05$).

4. Les proportions de certains hydrocarbures sont significativement différentes aussi bien lorsqu'on compare les larves des sociétés A (A1 ou A2) et celles des sociétés B (B1 ou B2) que lorsque la comparaison est faite entre ouvrières des sociétés A et B. Les différences sont de même sens chez les larves et chez les ouvrières. Elles portent sur les hydrocarbures suivants: 7 MeC29 (Fig.1 et 2, pic 2), 3,25 diMeC31 et 4,26 diMeC31 (pic 4), 7 MeC31 et 9 MeC31 (pic 6), un ou plusieurs composés du mélange: 5,11 diMeC31, 5,13 diMeC31, 5,15 diMeC31, 5,17 diMeC31 et 5,19 diMeC31 (pic 7), 11 MeC33, 13MeC33 et 15MeC33 (pic 8), un composé du mélange: 2,19 diMeC33, 3,21 diMeC33 et 4,23 diMeC33 (pic 9).

CONCLUSION

Les résultats présentés montrent que les ouvrières de la Fourmi Camponotus vagus sont capables de distinguer les larves de leur société et les larves étrangères de même espèce mais appartenant à une autre société même si ces dernières sont ensuite adoptées. L'aptitude à une discrimination intraspécifique, au niveau de la société, se manifeste chez ouvrières de C. vagus aussi bien à l'égard de larves à développement rapide que vis-à-vis de larves destinées à hiverner et aussi bien à l'égard de larves de grande taille que de larves petites.

Les hydrocarbures portés par la cuticule des larves et par celle des ouvrières sont les mêmes. Cependant, les larves présentent un spectre qui leur est propre et qui est différent de celui des ouvrières. Ces différences concernent en particulier les hydrocarbures qui sont majoritaires chez les larves et dont les proportions relatives sont voisines quelle que soit la société d'origine. D'autre part, la signature chimique de la société (odeur de société), qui est constituée par des proportions particulières d'hydrocarbures cuticulaires bien déterminés, caractérise non seulement les adultes mais aussi les larves.

Compte tenu du rôle joué, chez Camponotus vagus, par les hydrocarbures cuticulaires dans les processus de discrimination entre adultes (4), il est possible de penser que, chez cette espèce, la reconnaissance des larves en tant que telles, c'est-à-dire comme distinctes d'autres objets ou d'autres membres de la société repose également, au moins en partie, sur le spectre d'hydrocarbures cuticulaires propre aux larves; ce spectre pourrait aussi caractériser l'espèce. Le signal chimique émis par les larves serait alors constitué par le mélange, en proportions définies, des hydrocarbures cuticulaires. Il se pourrait également que la discrimination que les ouvrières sont capables d'effectuer entre larves de leur société et larves étrangères repose sur la signature chimique, propre à chaque société, que portent les larves; du moins, la corrélation constatée ici entre les résultats des analyses chimiques et ceux des expériences éthologiques va-t-elle dans ce sens.

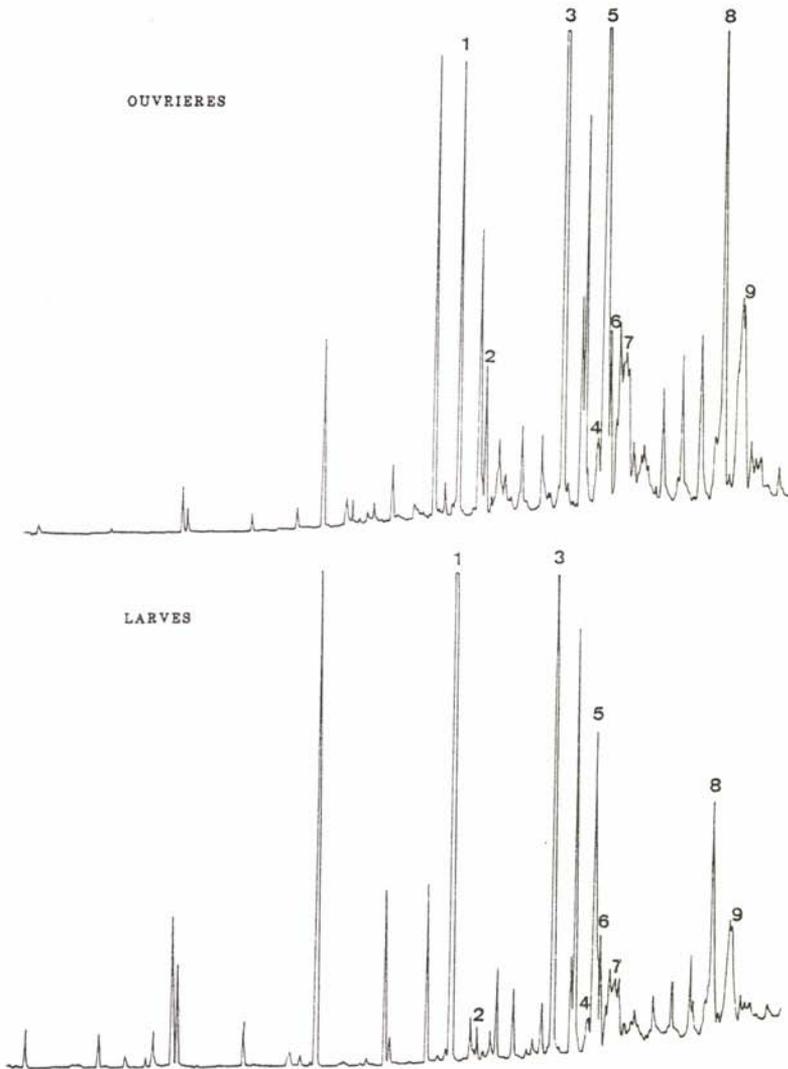


Fig. 1: Spectres cuticulaires des larves et des ouvrières de la société A1.
Légende, voir texte.

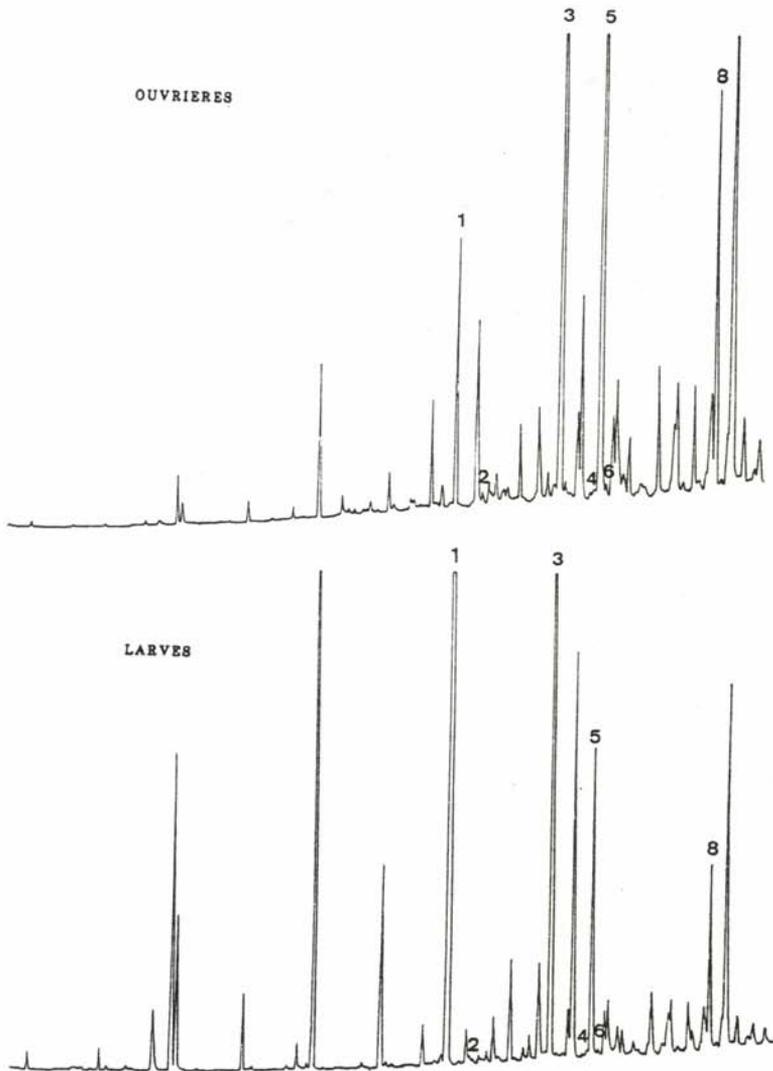


Fig. 2: Spectres cuticulaires des larves et des ouvrières de la société B1.
Légende, voir texte.

Références bibliographiques :

- [1] FIELDE A., 1904. - Power of recognition among ants. *Biol. Bull.*, 5, 227-250.
- [2] WILSON E.O., 1971. - *The insect societies* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 548p.
- [3] HÖLDOBLER B., MICHENER C., 1980. - Mechanism of identification and discrimination in social Hymenoptera. In H. Markl (Ed.) *Evolution of social Behaviour*, Verlag Chemie, 35-58
- [4] BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C., 1987. - Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, 22, 1-10.
- [5] GLANCEY B.M., STRINGER C.E., CRAIG C.H., BISHOP P.M., MARTIN B.B., 1970. - Pheromone may induce Brood-Tending in the Fire Ant, *Solenopsis saevissima*. *Nature*, 226, 863-864.
- [6] WALSH J.P., TSCHINKEL W.R., 1974. - Brood recognition by contact pheromone in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav.*, 22, 695-704.
- [7] ROBINSON S.W., CHERRET J.M., 1974. - Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood-pheromones of leaf-cutting ant *Atta cephalotes* L. (Formicidae, Attini) as a component in an attractive bait. *Bull. ent. Res.*, 63, 519-529.
- [8] BRIAN M.V., 1975. - Larval recognition by workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, 23, 745-756.
- [9] LENOIR A., 1981. - Brood Retrieving in the Ant, *Lasius niger* L. *Sociobiology*, 6, 153-178.
- [10] ISINGRINI M., LENOIR A., JAISSON P., 1985.- Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 82, 8545-8547.
- [11] VANDER MEER R.K., MOREL L. - Brood Pheromone in ants. Sous presse.
- [12] BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., 1986. - Processus de reconnaissance chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Bull. SFECA*, 49-55.

POLYETHISME DANS LE TRACE ET LE SUIVI DE LA PISTE

CHEZ PHEIDOLE PALLIDULA (FORMICIDAE)

par

C. DETRAIN^(1,3), J.M. PASTEELS⁽¹⁾, & J.L. DENEUBOURG⁽²⁾

- (1) Département de Biologie Animale et Cellulaire, Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F.D.Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique
- (2) Service de Chimie-Physique - Campus Plaine, Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F.D.Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique
- (3) Aspirante au Fonds National de la Recherche Scientifique

Résumé :

Chez l'espèce à caste neutre strictement dimorphique, Pheidole pallidula, ce sont essentiellement les minors qui produisent la phéromone de piste dans leur glande à poison. Sur une piste artificielle, minors et majors répondent différemment à cette phéromone, les majors suivant en moyenne deux fois mieux la piste que les minors aux concentrations optimales. Un tel polyéthisme dans le tracé et le suivi de la piste semble adaptatif, vu les rôles respectifs des deux castes lors des recrutements alimentaires et défensifs.

Mots-clés : Pheidole pallidula, glande à poison, tracé de la piste, suivi de la piste, polyéthisme

Summary : Trail laying and following in the polymorphic ant Pheidole pallidula.

Minors and majors of the strictly dimorphic ant Pheidole pallidula are able to follow the trail pheromone during recruitments but mainly minors produce it in their poison gland. The trail following responses of the two castes tested on artificial trails made with poison gland's extracts at different concentration's levels show a mean response of the majors nearly two times higher than minors' one at the optimal concentration. The adaptive significance of such differences between minors and majors of Ph.pallidula in the emission of trail pheromone and in their trail following response is discussed according to the respective roles of these castes during food and defensive recruitments.

Key-words : Pheidole pallidula, poison gland, trail laying, trail following, polyethism.

INTRODUCTION

Les sociétés de l'espèce méditerranéenne, Pheidole pallidula, peuvent contenir jusqu'à 6000 ouvrières dont les majors représentent 2 à 15% de la population totale (Passera 1977). En cas d'attaque

massive ou lors de la récolte d'une proie trop grosse pour être transportée individuellement, ces grandes sociétés peuvent pratiquer un recrutement de masse. Si les comportements d'invitation des recruteuses de Ph.pallidula (battements accélérés des antennes, oscillations du corps, mouvements de va-et-vient) stimulent les fourmis à sortir du nid, la piste chimique peut assurer seule le recrutement de congénères, canalisant leur flux vers le lieu de récolte (Szlep-Fessel 1970). La piste apparaît donc comme un moyen privilégié par lequel une société de Ph.pallidula est susceptible de moduler sa réponse à l'environnement.

Cet article a pour but d'étudier, chez cette espèce, le polyéthisme des minors et des majors lors du tracé et du suivi de la piste. Après avoir identifié la glande et la caste productrice de la phéromone de piste, nous comparerons la réponse de chacune des castes à cette phéromone sur une piste artificielle. Enfin, nous tenterons d'interpréter ces résultats à la lumière de la stratégie de division du travail adoptée par Ph.pallidula lors de la récolte ou de la défense de la société.

MATERIEL ET METHODES

Récolte des sociétés et mise en élevage :

Les sociétés de Ph.pallidula ont été récoltées dans le département du Tarn-et-Garonne (France) puis maintenues en laboratoire à température constante de $22 \pm 1^\circ\text{C}$ dans des nids en plâtre régulièrement humidifiés. L'éclairage artificiel des nids est réglé en permanence sur une photopériode de 12 heures de jour-12 heures de nuit. Le nid est relié à une aire de récolte (35 X 50 cm) pourvue de tubes à eau, de tubes à solution sucrée et de blattes tuées par congélation.

Identification de la glande productrice de la phéromone de piste:

Plusieurs tests de piste circulaire (\varnothing 6 cm) ont été effectués dans une aire de 35 X 25 cm connectée par un pont métallique à l'aire de récolte d'une société de Ph.pallidula. Ces pistes sont tracées sur du Bristol Canson (224 g/cm) à la microseringue Hamilton à partir de 15 μl d'extraits hexaniques de glandes à poison, de glandes de Dufour, de glandes pygidiales ou d'intestins postérieurs provenant soit de minors, soit de majors préalablement anesthésiés au CO_2 (extrait de base: 10 glandes par 100 μl d'hexane tridistillé). Pendant 10 minutes, on enregistre en vidéo (Panasonic AG-6200) les comportements des minors afin de pouvoir compter précisément le nombre d'arcs de 5° suivis par chaque fourmi sur la piste artificielle circulaire.

Etude comparative du suivi de la piste par les minors et les majors:

La nature chimique de la phéromone de piste n'ayant pas encore été totalement élucidée (Ali M.F. et al, sous presse), toutes les pistes ont été tracées à partir d'extraits totaux de glandes à poison de minors. Nous avons réalisé 10 dilutions successives (10^{-4} ; 10^{-3} ; 10^{-2} ; $2,5 \times 10^{-2}$; 10^{-1} ; $2,5 \times 10^{-1}$; 1; 4; 10; 20 glandes / 100 μl d'hexane) à partir d'un extrait de base de 100 glandes mises dans 500 μl d'hexane tridistillé. Pour chaque expérience, 15 minors ou 15 majors sont prélevés dans la même société puis déposés sur l'aire d'expérience (35 X 25 cm) où on les laisse se calmer pendant 30

minutes. Après avoir déposé sur un disque de papier 100 μ l d'extrait en une piste circulaire (ϕ 10 cm), on enregistre les comportements des suiveuses pendant 10 minutes. Les expériences sont répétées plusieurs fois afin d'observer au moins 100 individus qui ont suivi la piste pour chaque caste et pour chaque concentration testée. Afin d'obtenir des données aussi fiables que possible, les extraits sont déposés, de façon tout à fait uniforme et précise, en une piste de 1 mm de largeur moyenne par le procédé de J.C.Verhaege et S.Gerardy (ce volume). Pour assurer la reproductibilité des mesures:

-les disques de papier à tester sont déposés la veille de l'expérience dans l'aire de récolte du nid afin d'y être explorés et marqués territorialement. Ce marquage préalable du papier test est indispensable car la réticence des fourmis à explorer un papier inconnu est importante.

-le suivi d'une piste étant sans doute influencé par l'âge de l'individu et son état physiologique de satiété, les minors et les majors testées seront toujours des individus rassasiés, plutôt âgés car prélevés hors du nid, sur l'aire de récolte.

RESULTATS

Identification de la glande productrice de la phéromone de piste.

Tableau 1. - Nombre moyen d'arcs de 5° suivis par les minors de Ph.pallidula sur une piste artificielle tracée à partir d'extraits hexaniques de glandes abdominales et d'intestin postérieur de minors ou de majors.

	MINOR	MAJOR
INTEST. POST.	5,6 (n=302)	4,5 (n=77)
GL. DE DUFOUR	4,3 (n=126)	4,2 (n=145)
GL. A POISON	26,4 (n=233)	11,4 (n=242)
GL. PYGIDIALE	6,2 (n=98)	4,0 (n=249)

La comparaison des suivis moyens, par les minors, des différentes pistes artificielles (tableau 1) montre une réponse nettement plus élevée pour les extraits hexaniques de glandes à poison de minors. La glande à poison des majors ne suscite qu'une faible réponse. Les minors sont donc les principales responsables du tracé de la piste, les majors ne possédant que peu ou pas de phéromone dans leur glande à poison.

Réponse différentielle des minors et des majors à la piste.

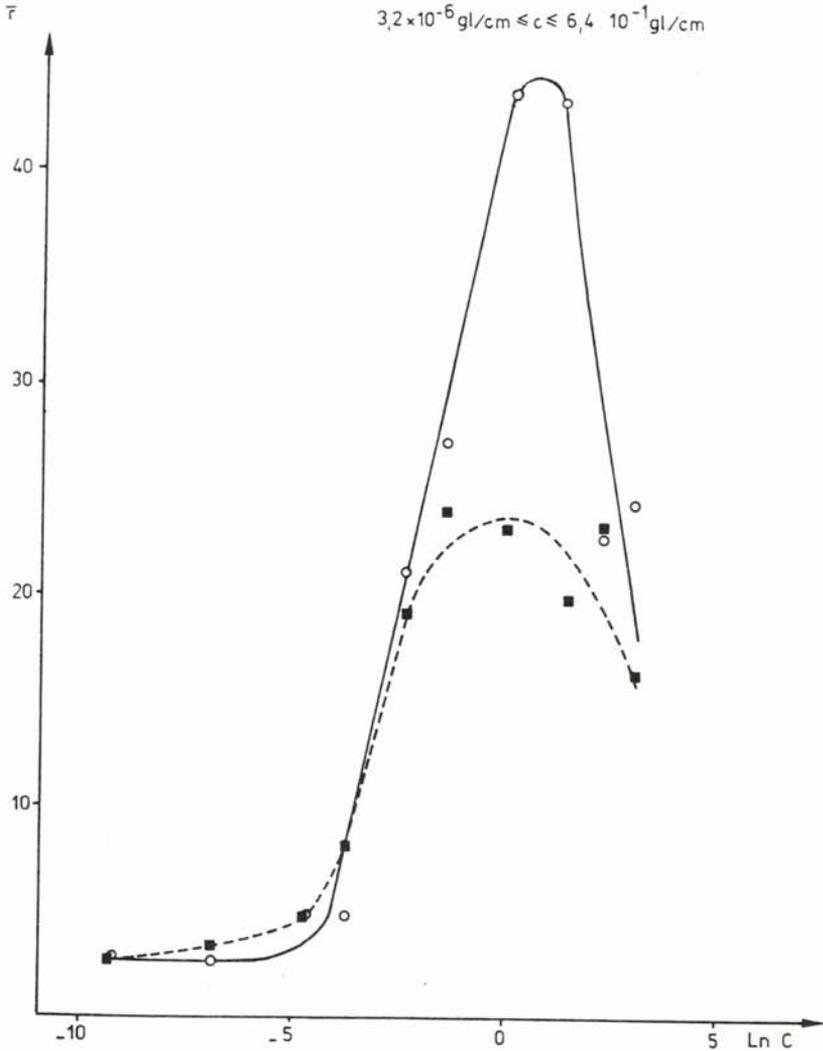


Figure 1. -Nombre moyen d'arcs de 5° (\bar{F}) suivis par les minors ■ — ou par les majors ○ — en fonction du logarithme népérien de la concentration ($\text{Ln } C$) en glandes à poison de minors sur la piste artificielle.

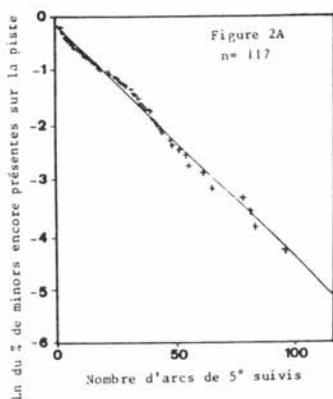
Pour des concentrations inférieures ou égales à 10^{-2} glande par piste, le nombre moyen d'arcs de 5° suivis par les minors est comparable à la moyenne du témoin (hexane pur). A partir d'une concentration en phéromone de piste supérieure à $2,5 \times 10^{-2}$ glandes par piste, la réponse des minors croît rapidement pour atteindre un optimum (fig.1). Pour des concentrations supérieures à 10 glandes par piste, les performances des minors tendent à diminuer. Cette décroissance, encore mal comprise, pourrait être due à la présence d'un espace actif de la phéromone trop grand pour que les fourmis puissent s'y orienter de manière précise ou encore être lié à une saturation des sensilles chemoréceptrices. Actuellement, nous n'avons aucune information sur l'existence d'une telle situation de suboptimalité sur piste naturelle.

Vue globalement, la courbe de réponse des minors à des pistes de différentes concentrations en phéromone est similaire aux courbes déjà décrites chez Myrmica rubra (Pasteels et al, 1986). Il faut aussi signaler que la concentration optimale obtenue chez Ph.pallidula est comparable à celles données dans la littérature pour Myrmica rubra, M.sabuleti (Evershed et al, 1982; Pasteels et al, 1986) et pour Iridomyrmex humilis (Van Vorhis Key et al 1981). Ces concentrations optimales sont toujours de l'ordre de 10^{-3} à 10^{-2} glandes/cm.

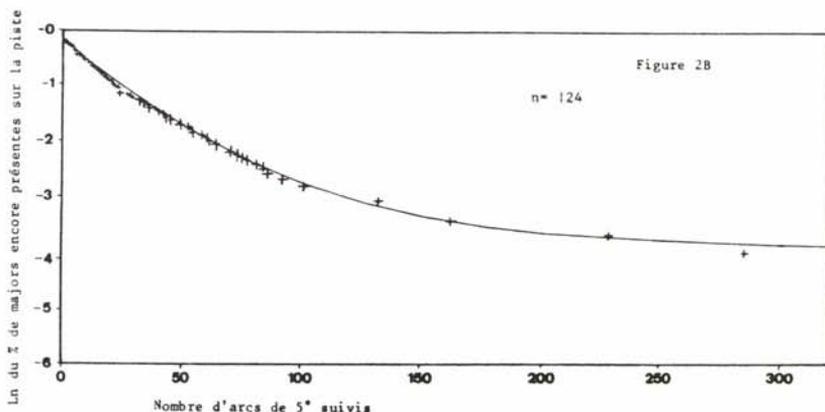
L'allure de la courbe de réponse des majors (fig.1) se rapproche de celle des minors. Aucune différence marquée ne semble exister entre minors et majors dans leurs seuils de perception de la phéromone de piste. En effet, on note la même augmentation rapide du suivi de la piste par les majors pour des concentrations supérieures à $2,5 \times 10^{-2}$ gl./piste. Par contre, on remarque une réponse particulièrement élevée des majors aux concentrations de 1 et 4 glandes par piste. En moyenne, les majors suivent 2 fois mieux la piste que les minors à ces concentrations optimales.

Probabilité des minors et des majors de quitter la piste

Le logarithme népérien du pourcentage de minors de Ph.pallidula encore présentes sur la piste décroît linéairement avec la distance parcourue (fig.2A) : le nombre de minors suivant la piste sur au moins une distance donnée est donc une fonction exponentielle négative de la longueur suivie. Une telle distribution exponentielle déjà observée chez Myrmica rubra (Pasteels et al, 1986) signifie que la probabilité qu'a une minor de Ph.pallidula de quitter la piste est indépendante de la distance parcourue. Chez les majors, à la concentration optimale de 4 glandes par piste, la situation est fort différente (cf.fig.2B). La relation entre le logarithme népérien du pourcentage de majors encore présentes sur la piste et la distance déjà parcourue est loin d'être linéaire. On constate un net ralentissement de la vitesse de décroissance de cette courbe pour des distances parcourues élevées. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons dire si une telle courbe résulte d'un phénomène d'"apprentissage" du suivi de la piste (voir l'ajustement à la courbe expérimentale de la fig.2B) ou de l'existence de plusieurs groupes de majors dont certains sont capables de suivre la piste sur des distances particulièrement élevées. Seul le marquage des individus permettra de résoudre ce dilemme.



Logarithme népérien du pourcentage de minors (+ : figure 2A) ou de majors (+ : figure 2B) suivant encore la piste (6,4 gl./cm) en fonction de la distance déjà parcourue. A chacune de ces courbes expérimentales est superposée son ajustement (en trait plein). Pour les minors (fig.2A), l'ajustement est obtenu avec une probabilité de quitter la piste constante ($k = 4,05 \times 10^{-2}$). Pour les majors (fig.2B), il est obtenu avec une probabilité de quitter la piste décroissant avec la distance déjà parcourue ($k(r) = 3,5 \times 10^{-2} - 2,52 \times 10^{-4} \times r + 4,74 \times 10^{-7} \times r^2$ pour $r \leq 300$ arcs).



DISCUSSION

Chez plusieurs espèces de *Pheidole* américaines (Wilson, 1976; Hölldobler et Möglich, 1980; Wilson et Hölldobler, 1985; Droual, 1983), bien que les majors se joignent à la masse des ouvrières lors des recrutements alimentaires ou défensifs, seule la caste minor est responsable du tracé et de l'établissement de la piste chimique. De même, chez *Ph.pallidula*, ce sont essentiellement les minors qui possèdent la phéromone de piste dans leur glande à poison, lieu le plus fréquent de production de cette phéromone chez les myrmécines (Attygale and Morgan, 1984).

Le polyéthisme des minors et des majors apparaît non seulement dans le tracé mais aussi dans le suivi d'une piste artificielle. Les

qualités physico-chimiques d'une piste artificielle étant différentes de celles d'une piste naturelle, le meilleur suivi des majors a été confirmé lors d'expériences complémentaires sur des pistes naturelles tracées lors de recrutements alimentaires (en préparation).

Une estimation de la fiabilité du signal de recrutement a été étudiée chez Tetramorium caespitum et Tapinoma erraticum en mesurant la fraction de fourmis recrutées arrivant à la source de nourriture. T.caespitum présente un succès moyen de 18% tandis que T.erraticum atteint une efficacité de 73% (Verhaege et al,1980). Cet exemple nous montre l'énorme variation du bruit au niveau de la communication, selon les espèces, lors d'un recrutement alimentaire. Notre comparaison des suivis d'une piste artificielle par les minors et les majors de Ph.pallidula fait apparaître pour la première fois, l'existence de différents niveaux de réponse à la piste, cette fois au sein de la même espèce et de la même société.

Tant l'émission que la réponse différentielle de chacune des castes à la phéromone de piste semblent adaptatives quant à la stratégie de division du travail adoptée par une société de Pheidole. Lors d'un recrutement alimentaire, ce sont les minors de Ph.pallidula qui assurent l'exploration, découvrent la nourriture, retournent vers le nid et y recrutent des congénères. Les majors participent à la récolte, en nombre restreint mais assurent le découpage des sclérites, rendant ainsi possible l'exploitation des tissus mous par les minors. De même, si l'on suscite un recrutement défensif dans une société de Pheidole, ce sont les minors qui découvrent les intruses et qui assurent l'essentiel du recrutement. Quelques minors mordent et maintiennent ces intruses en attendant l'arrivée plus tardive des majors qui les mettent à mort d'une coupure au niveau du pétiole (Detrain, 1984).

En résumé, les minors ont toutes les qualités de parfaites exploratrices quel que soit le contexte, alimentaire ou défensif. Elles sont nombreuses et de petite taille; aussi la perte éventuelle de quelques minors dans cette tâche dangereuse qu'est l'exploration ne cause pas de grave préjudice à la société. La grande vitesse de déplacement des Pheidole par rapport à d'autres myrmécines (Bernard,1984) favorise leur pouvoir exploratoire. Enfin, la phéromone de piste contenue dans leur glande à poison leur donne la potentialité d'amplifier leurs découvertes. Une tendance même légèrement plus élevée des minors à perdre la piste apparaît donc comme favorable à la société si l'on tient compte du rôle privilégié de cette caste minor dans l'exploration, la reconnaissance et la découverte soit de nouvelles sources de nourriture à exploiter, soit d'intruses à juguler. Quant aux majors, vu leur petit nombre et leur incapacité de tracer une piste aussi performante que celle des minors, elles sont de rares et médiocres exploratrices. Par contre, elles sont particulièrement efficaces dans des tâches bien définies comme le découpage des sclérites d'une proie ou la mise à mort d'une espèce compétitrice. Une réponse très directionnelle des majors à la piste est tout à fait adéquate pour ces fonctions bien précises et fort localisées.

Remerciements: Nous tenons à remercier C. Tilman pour la réalisation graphique de ce travail.

REFERENCES

- ATTYGALE A.B. and MORGAN E.D., 1984.- Chemicals from the Glands of Ants. Chem. Soc. Rev., 13, 245-278.
- BERNARD F., 1984.- Recherches sur les Vitesses des Fourmis. C.R. U.I.E.I.S. (Sect. Franç.) Les Eyzies, 1, 151-160.
- DETRAIN C., 1984.- Division du Travail chez la Fourmi Pheidole pallidula - Formicidae - Myrmicinae. Mémoire de licence. Université Libre de Bruxelles, 84 pp.
- DROUAL R., 1983.- The Organization of Nest Evacuation in Pheidole desertorum Wheeler and Pheidole hyatti Emery (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 12, 203-208.
- EVERSHED R.P., MORGAN E.D. and CAMMAERTS M.C., 1982.- 3-Ethyl-2,5-Dimethylpyrazine, the Trail Pheromone from the Venom Gland of eight Species of Myrmica Ants. Ins. Biochem., 12(4), 383-391.
- HÖLLDOBLER and MÖGLICH, 1980.- The Foraging System of Pheidole militica (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc., 27(3), 237-264.
- PASSERA, 1977.- Production des Soldats dans les Sociétés sortant d'Hibernation chez la Fourmi Pheidole pallidula (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae).- Ins. Soc., 24(2), 131-146.
- PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., VERHAEGE J.C., BOEVE J.L. and QUINET Y., 1986.- Orientation along terrestrial Trail by Ants in Mechanisms in Insect Olfaction, Oxford, Clarendon Press, 131-138.
- SZLEP-FESSEL, 1970.- The Regulatory Mechanism in Mass Foraging and the Recruitment of Soldiers in Pheidole. Ins. soc., 17(4), 233-244.
- VAN VORHIS KEY S.E., GASTON L.K. and BAKER T.C., 1981.- Effects of Gaster Extracts Trail Concentration on the Trail Following Behaviour of the Argentine Ant, Iridomyrmex humilis (Mayr). J. Ins. Physiol., 27(6), 363-370.
- VERHAEGE J.C., CHAMPAGNE P. et PASTEELS J.M., 1980.- Le Recrutement alimentaire chez Tapinoma erraticum (Hym. Form.). Biol. Ecol. Mediter., 7(3), 167-168.
- WILSON E.O., 1976.- The Organization of Colony Defense in the Ant Pheidole dentata Mayr (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 1, 63-81.
- WILSON E.O. and HÖLLDOBLER B., 1985.- Caste-specific Techniques of Defense in the Polymorphic Ant Pheidole embolopyx (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc., 32(1), 3-22.

ETUDE DE LA DETOXICATION DU PLOMB PAR L'ABEILLE

(APIS MELLIFERA L.)

par

H. RAES⁽¹⁾, W. BOHYN⁽²⁾ & F. JACOBS⁽¹⁾

(1) *Laboratorium voor Zoöfysiologie, R. U. GENT K. L.
Ledeganckstraat 35, B-9000 GENT*

(2) *Laboratorium voor Electronenmikroskopie, R. U. GENT
St. - Pietersnieuwstraat 41, B-9000 GENT*

Résumé: L'effet de l'administration par voie orale de différentes concentrations du chlorure de plomb,

sur la longévité d'abeilles adultes, ainsi que sur la composition relative de leurs granules minéralisés, a été étudié. A l'aide de la spectrométrie aux rayons X à dispersion d'énergie, on a pu démontrer que le plomb est accumulé dans les granules de l'intestin moyen, du corps gras et des tubes de Malpighi. Dans l'intestin moyen, la concentration relative du plomb augmente avec la concentration donnée, dans certaines limites.

La survie des abeilles qui ont reçu 1 et 100 ppm de chlorure de plomb n'en est pas significativement influencée; par contre, les courbes de survie des abeilles ayant reçu 10 et 50 ppm sont significativement plus basses que celle des contrôles.

Mots-clés: granules minéralisés, métaux lourds, *Apis mellifera*, intestin moyen, corps gras, tubes de Malpighi, spectrométrie aux rayons X à dispersion d'énergie

Summary: Study on the detoxification of lead by the honey bee (*Apis mellifera* L.).

Perorally administered lead chloride is detoxified very effectively by the adult honey bee. Concentrations of 1 and 100 ppm of the salt are tolerated without significant effect on their survival; however, their mortality rate is significantly increased by 10 and 50 ppm. The toxic metal is accumulated within mineralised granules of the midgut, the fatbody and the Malpighian tubes. By means of energy dispersive X-ray analysis, we found that the relative concentration of lead within the granules of the midgut increases, within

limits, with the administered dose.

Key-words: mineralised granules, heavy metals, *Apis mellifera*, midgut, fat body, Malpighian tubules, energy dispersive X-ray analysis.

INTRODUCTION

Les métaux font partie intégrante de l'environnement ainsi que de la matière vivante. Ces éléments -tant essentiels que non-essentiels- sont cependant nocifs, et même extrêmement toxiques lorsque leur concentration dépasse un seuil critique. Les êtres vivants ont développé divers mécanismes puissants de protection intracellulaire.

Un des mécanismes dont les invertébrés disposent consiste en la précipitation des ions de métaux, soit dans les citernes ergastoplasmiques, soit dans des vésicules des dictyosomes de certaines cellules (Simkiss, 1979). Cette précipitation engendre la formation de concrétions amorphes et peu solubles, connues également sous le nom de sphérules, ou sphérocristaux (Jeantet et al., 1977). Sohal et al. (1977) ont suggéré l'emploi du terme "concrétion" pour toute forme de granule minéralisé.

Les métaux lourds peuvent également être accumulés dans de telles granules pour y être neutralisés (Jeantet et al., 1977). Ceci peut entraîner de fortes concentrations de certains polluants dans l'organisme (Bouquegneau et al., 1984).

La possibilité d'utiliser certains invertébrés accumulateurs de métaux lourds comme indicateur biologique de la pollution de l'environnement a été proposée par certains auteurs (Icely et Nott, 1980; Goldberg, 1984). L'abeille est un insecte qui a été cité dans ce contexte (Bromenshenk et al., 1985).

Lors de recherches sur l'ultrastructure de différents tissus de cet insecte, nous avons trouvé des granules minéralisés appartenant à deux types distincts, et de composition différente (Bohyn et al., 1986). Premièrement, des granules à couches concentriques sont formés dans les vésicules des dictyosomes des cellules épithéliales de l'intestin moyen et des tubes de Malpighi. Deuxièmement, des granules denses aux électrons, spécialement riches en fer, se trouvent dans les citernes ergastoplasmiques des cellules épithéliales de l'intestin moyen et des trophocytes du corps gras. Ces derniers apparaissent uniquement dans l'intestin moyen au cours de la période pendant laquelle les abeilles se nourrissent de pollen (Raes et al., sous presse).

Des analyses, à l'aide de la spectrométrie aux rayons X à dispersion d'énergie, des granules minéralisés provenant d'abeilles élevées librement en milieu urbain, y ont démontré occasionnellement la présence du plomb.

Ceci nous a incité à faire des expériences sur l'effet de l'administration par voie orale du chlorure de plomb sur la longévité des abeilles, ainsi que sur la concentration relative de leurs granules minéralisés. Dans cette note, nous voulons décrire les résultats de ces expériences.

MATERIEL ET METHODES

Les abeilles sont élevées dans les conditions normalisées suivantes: dans les 24 heures qui suivent l'éclosion, les jeunes abeilles sont transférées par groupes de 50 dans des cages expérimentales. Elles sont pourvues de pâte de pollen, d'eau, de sirop de sucre, ainsi que d'un morceau de cire gaufrée, et placées en chambre chaude à 35°. Le sirop de sucre contenait respectivement 0, 1, 10, 50 et 100 ppm de chlorure de plomb. Les essais comprenaient 5 cages par concentration. Lors de contrôles journaliers, les abeilles décédées étaient comptées afin d'établir les courbes de survie, puis éloignées.

L'analyse statistique des courbes de survie a été effectuée suivant la méthode de Nie et Hull (1981), à l'aide du paquet d'analyse statistique SPSS des mêmes auteurs.

Au 18ème jour, des abeilles sont prélevées en vue de dissection. Les microanalyses X de granules individuels sont effectuées sur 5 granules par abeille et chaque fois 5 abeilles par concentration de plomb. Ceci a été fait pour les sphérocristaux de l'intestin moyen et des tubes de Malpighi, ainsi que pour les granules minéralisés du corps gras. A cet effet le tissu de chaque abeille est homogénéisé individuellement dans 200µl d'eau désionisée; ensuite une goutte de l'homogénat est placée sur une grille et, après séchage à l'air, la préparation peut être étudiée au microscope. De par leur densité aux électrons, les granules sont facilement identifiables dans de telles préparations. D'après Morgan (1984), cette méthode est valable pour les granules pratiquement insolubles que sont les sphérocristaux.

Les spectres ont été obtenus avec le système EDAX-9100, sur un microscope analytique à transmission, Philips E.M.420. Ils ont été accumulés pendant 60 "live seconds" afin d'avoir une bonne résolution pour les pics mineurs. Toutes les corrections et les calculs ont été effectués avec le "software" EDAX-9100. Les compositions relatives obtenues de cette façon sont surtout utilisables pour la comparaison d'échantillons similaires.

RESULTATS ET DISCUSSION

Les résultats et la statistique concernant l'influence des différentes concentrations de chlorure de plomb sur la mortalité des abeilles dans des cages

expérimentales sont représentés par des courbes de survie dans la figure 1. Des comparaisons par paires, il apparaît qu'il n'y a pas de différence entre les mortalités du groupe de contrôle et de celui ayant reçu 1 ppm et 100 ppm de chlorure de plomb. Les courbes des groupes de 10 et de 50 ppm sont par contre significativement plus basses. Pour le moment, nous ne disposons pas d'une explication définitive de ce résultat. Des essais en cours laissent néanmoins soupçonner deux causes probables. D'une part, en ce qui concerne la concentration supérieure, l'ingurgitation serait limitée par l'effet du goût du chlorure de plomb. D'autre part, il y aurait une concentration-seuil pour que le système de détoxification puisse fonctionner optimalement.

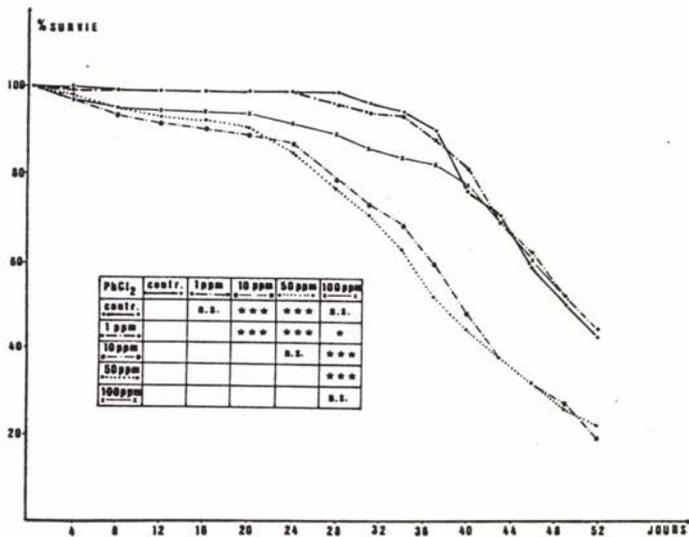


Figure 1: courbes de survie de abeilles pour les différentes concentrations de PbCl₂.

Les concentrations relatives des sphérocristaux de l'intestin moyen, ainsi que leur écart-type, sont présentées dans la figure 2, pour les différentes modalités de l'expérience. Ils font apparaître que le taux de plomb dans les sphérules augmente avec la concentration administrée, exception faite pour la concentration la plus élevée. Il apparaît, d'expériences faites dans d'autres conditions, que la concentration relative du plomb dans les sphérocristaux de l'intestin moyen ne dépasserait en moyenne pas 40 pour cent.

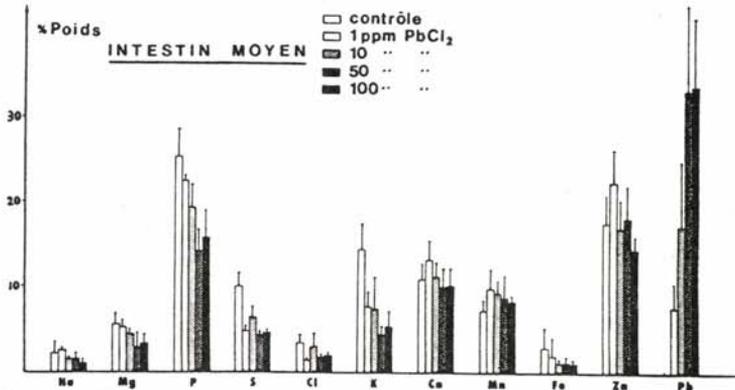


Figure 2: composition relative des sphérocristaux de l'intestin moyen pour les différentes concentrations de PbCl₂.

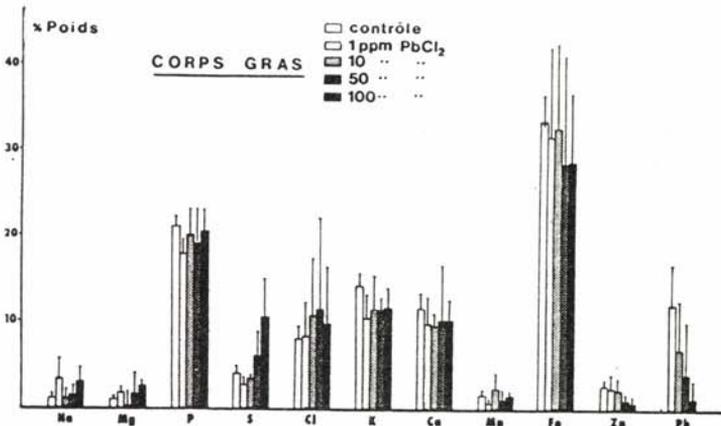


Figure 3: composition des granules riches en fer du corps gras pour les différentes concentrations de PbCl₂.

Dans le corps gras (figure 3), l'incorporation du plomb dans les granules riches en fer reste limitée. Elle est néanmoins la plus importante pour la concentration la plus faible du chlorure de plomb. De la figure 4 apparaît que, de même dans les tubes de Malpighi, la concentration relative du plomb dans les sphérocristaux diminue quand la concentration du plomb administré augmente. Nous supposons que les deux derniers organes récupèrent tout le plomb qui est libéré dans l'hémolymphe. Il se peut qu'avec la plus faible concentration de plomb le mécanisme de détoxication ne soit pas encore très efficace.

au niveau de l'intestin moyen. Ceci entraînerait des concentrations de plomb plus élevées dans le corps gras et dans les tubes de Malpighi. Lorsque, par contre, ce mécanisme fonctionne pleinement, le passage vers l'hémolymphe serait pratiquement inexistant, avec comme résultat qu'il n'y a presque plus de plomb dans les autres organes capables de l'accumuler.

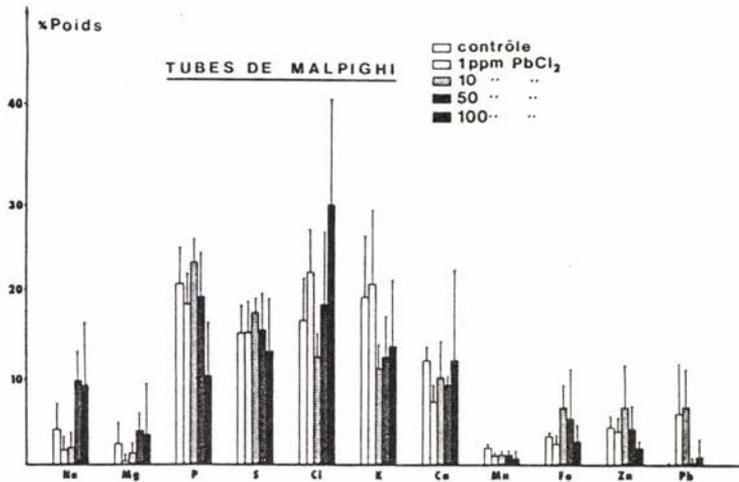


Figure 4: composition relative des sphérocristaux des tubes de Malpighi pour les différentes concentrations du PbCl₂.

En accord avec Jeantet, qui a étudié une espèce des genres *Formica* et *Blatella* (Jeantet et al., 1977), nous estimons que l'intestin moyen forme la barrière principale pour les métaux qui peuvent être accumulés dans des granules minéralisés.

Les résultats obtenus permettent aussi de conclure avec Brown (1983) que si l'on désire utiliser les granules minéralisés des invertébrés comme indicateur biologique de la pollution par les métaux lourds de l'environnement, il y a lieu d'effectuer des recherches préliminaires approfondies. Il sera nécessaire d'étudier le système de détoxication et sa cinétique dans diverses circonstances, et cela, fort probablement, pour chaque métal séparément.

Les résultats présentés ici, ainsi que ceux de l'examen histopathologique en cours, prouvent que l'abeille ouvrière adulte dispose d'un mécanisme de détoxication fort efficace pour le métal toxique qu'est le plomb.

REFERENCES

- BOHYN W., RAES H., VERBEKE M., DE RYCKE P.H., 1986.- Semi- quantitative microprobe analyses on native spherocrystals from different tissues of adult honeybees (Apis mellifera L.) Proc. XIth Int. Cong. on Electron Microscopy, Kyoto, 1986. 3343-3344.
- BOUQUEGNEAU J.M., MARTOJA M., TRUCHET M., 1984.- Heavy Metal Storage in Marine Animals under Various Environmental Conditions. in: Toxins, Drugs, and Pollutants in Marine Animals. Springer- Verlag, Berlin, Heidelberg, 147-160.
- BROMENSHEK J.J., CARLSON S.R., SIMPSON J.C., THOMAS J.M., 1985.- Pollution monitoring of Puget Sound with honey bees. Science, 227, 632-634.
- BROWN B.E., 1983.- Metal containing granules, potential biological indicators of pollution? Mar. Poll. Bull., 14(10), 369-372.
- GOLDBERG E.D., 1986.- The Mussel Watch Concept. Envir. Monit. Ass., 7(1), 91-104.
- JEANTET A.Y., BALLAN-DUFRAIS C., MARTOJA R., 1977.- Insect resistance to mineral pollution. Importance of spherocrystals in ionic regulation. Rev. Ecol. Biol. Sol., 14(4), 563-582.
- MORGAN A.J., 1984.- The localisation of heavy metals in the tissues of terrestrial invertebrates by electron microprobe X-ray analysis. In: "Scanning Electron Microscopy" IV, SEM Inc., AMF O'Hare (Chic.), 1 60666 USA, 1847-1865.
- NIE H.N., HULL C.H., 1981.- SPSS Update 7-9, Mc Graw-Hill N.Y., 402p.
- RAES H., BOHYN W., JACOBS F., Apidologie. Sous presse.
- SIMKISS K., 1979.- Metal ions in cells. Endeavour, N.S., 3, 2-6.
- SOHAL R.S., PETERS P.D., HALL T.A., 1977.- Origin, ultra-structure, composition and age dependence of mineralised dense bodies (concretions) in the midgut epithelium of the adult housefly Musca domestica. Tiss. Cell, 9, 87-102.

RECHERCHES SUR LES PASSALIDES AFRICAINS

III - EVOLUTION DE LA TENEUR EN PHOSPHORE DU BOIS EN
 DECOMPOSITION SUITE A SON UTILISATION
 COMME SUBSTRAT ALIMENTAIRE PAR DES PASSALIDES

par

D.LARROCHE⁽¹⁾ & M.GRIMAUD⁽²⁾

(1) Centre de Biologie des Ecosystèmes d'Altitude; (2) Lab. de Physico-Chimie Moléculaire; C.U.R.S., Univ. de Pau, Avenue de l'Université, 64000 Pau

RESUME

L'intervention des Passalides dans la minéralisation du bois est confirmée par une approche de type pédologique : des analyses chimiques mettent en évidence la modification du substrat en phosphore soluble sans référence aux populations de micro-organismes symbiotiques qui peuvent en être responsables. Les résultats montrent que le bois ingéré itérativement par les insectes adultes peut avoir son taux de phosphore inorganique multiplié jusqu'à sept fois. La fragmentation du bois, son ingestion répétitive avec leurs excréments semblent indispensables pour obtenir cet effet. Les larves ne paraissent pas avoir le même pouvoir.

MOTS-CLES : Passalidae, décomposition bois, comportement alimentaire, phosphate, mesure minéralisation, Afrique.

SUMMARY

Research on African Passalid beetles

III - Change in the soluble inorganic phosphorus contents of decompose
 wood used as nutritious substrate by Passalid beetles

Passalid beetles intervention in the mineralization of a woody material is proved by a pedological viewpoint : chemical analyses reveal the wood substrate change in soluble inorganic phosphorus without reference to the nature of the symbiotic micro-organisms which could be responsible for it. The results demonstrate that after many transits in adult digestive tracts wood can have its ratio of inorganic phosphorus increased up to seven times its initial value. Wood fragmentation, its iterative ingestion with their excrements seem absolutely necessary for this action to occur. The larvae don't seem to have the same capacity.

KEY WORDS : Passalidae, wood decomposition, feeding behaviour, phosphates, mineralization measuring, Africa.

INTRODUCTION

A partir de données recueillies dans la littérature scientifique, nous avons reconstitué (Fig. 1) un exemple d'enchaînements de populations présentes, coexistant ou se succédant dans un tronc d'arbre se transformant peu à peu en humus ou pour reprendre le terme de GRASSE (1951), utilisé pour un tel biotope par DAJOZ (1966), un exemple de "biocénose cyclique". Du fait de la séparation des populations en communautés au sens restreint, il est à noter qu'une telle représentation

ne montre que l'aspect séquentiel des phénophases pour chaque groupe taxonomique et fait abstraction des nombreux liens constituant un réseau enchevêtré de relations entre les populations des trois communautés citées. (Fig. 1).

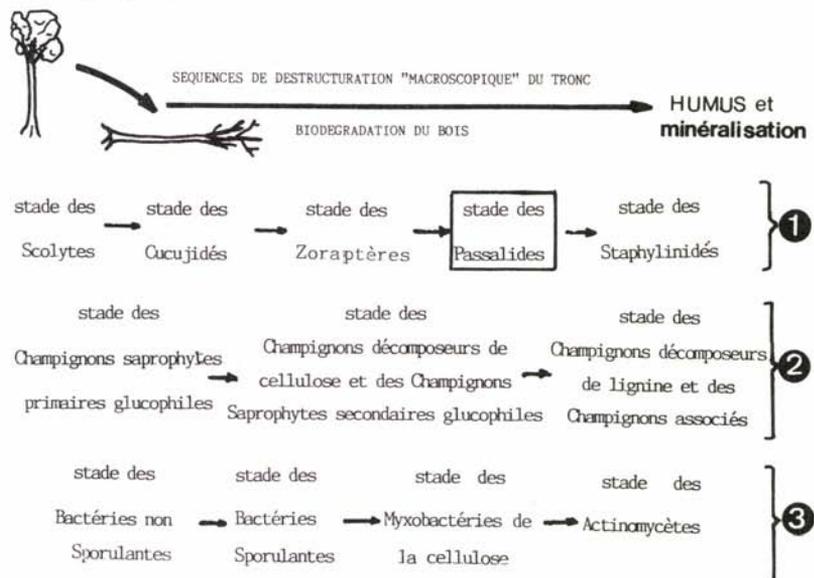


Fig. 1. - Schéma des modifications biocénétiques au cours de la biodégradation d'un tronc d'arbre. Succession (1) des Insectes en forêt de Nouvelle Guinée d'après WILSON (1959), (2) des Champignons d'après GARRET (1963) (3) des Bactéries d'après KONONOVA (in ODUM 1971).

Ainsi dans le cas des Passalides, insectes Coléoptères inféodés aux forêts tropicales humides, à comportement réputé sub-social, la configuration de leur appareil digestif (BAKER, 1968) et leur comportement trophique (MASON et ODUM, 1969) favorisent et/ou rendent obligatoires les relations avec des populations de micro-organismes. Dès 1851 LEIDY a signalé l'existence d'une flore intestinale chez une espèce nord-américaine. Son étude descriptive fut reprise et complétée en 1934 par R. et H. HEYMONS. Si LESEL et al. (1987) mettent en évidence quelques caractéristiques du métabolisme de la flore digestive de divers Passalides originaires d'Afrique et du Mexique, ils notent, comme l'ont observé divers auteurs (PEARSE et al., 1936; ODUM, 1971; REYES-CASTILLO et HALFFTER, 1983; VALENZUELA-GONZALEZ et CASTILLO, 1983), que la recherche des micro-organismes coagissant avec ces insectes ne doit pas être limitée aux symbiotes du tube digestif mais doit être élargie aux populations déjà présentes dans le bois et à celles qui se développent sur les fèces façonnées dans les galeries par les adultes.

Vu la difficulté d'une telle entreprise, c'est par une démarche qui fait abstraction de la nature de ces micro-organismes que nous

nous proposons de confirmer l'intervention des Passalides dans la minéralisation du bois. Nous avons utilisé une approche de type pédologique c'est à dire que la décomposition est considérée comme une modification de la composition chimique du substrat. Des analyses chimiques permettent de mettre en évidence ce changement.

La biodégradation d'un tronc d'arbre gisant, réserve de nutriments, va entraîner, par destruction des molécules organiques complexes, le rejet dans l'environnement d'un certain nombre d'éléments minéraux. Nous avons choisi de suivre la biodécomposition du bois en observant l'évolution de la teneur en phosphore du substrat étudié. Le phosphore n'est pas l'élément minéral le plus abondant dans le bois (SWIFFT, 1977) mais c'est un indicateur du niveau de minéralisation et il présente selon FINDLAY (1934) et MERRILL et COWLING (1966), la particularité d'être un des facteurs limitants de la décomposition du bois ; ce rôle du phosphore a été observé aussi (CHAUHAN et al., 1981) dans la décomposition de la matière organique du sol.

METHODE D'ETUDE

Tous les échantillons analysés sont plus ou moins liés aux élevages effectués au laboratoire où les Passalides sont maintenus, par groupes d'effectif variable mais toujours inférieur à six, dans des boîtes plastiques (17x11x7 cm), chacune occupée par une couche de 2 cm environ d'épaisseur de débris de bois et de fèces de ces insectes, recouverte par une portion d'écorce. Les conditions de température ont fluctué entre 20° et 28° C, celles d'hygrométrie étant proches de la saturation par réhumidification périodique du substrat. Les caractéristiques des élevages : espèce présente et son stade de développement, nature et origine de l'aliment, durée de l'expérience, sont les critères de différenciation des échantillons à analyser.

Le maintien des élevages en France, région tempérée ne correspondant pas à l'aire de distribution des Passalides, posait le problème du bois complément alimentaire à additionner à leurs excréments. Comme MAYNE (1962) avait noté que les Passalides africains se rencontrent sur des troncs abattus d'essences forestières très diverses, nous avons mis à la disposition de certains de nos insectes du bois local dont la dégradation avancée ne nous a pas permis de déterminer l'espèce. Ce type d'aliment non utilisé par les Passalides correspond aux échantillons 1 et 4 ; son ingestion aux échantillons 2 et 5. Les échantillons 1 et 2 sont constitués de bois prélevé dans une chênaie, déstructuré mécaniquement en fragments de petite taille et stérilisé par autoclavage ; dans le cas de l'échantillon 2, deux adultes de l'espèce *Didimus africanus* provenant de YAOUNDE (Cameroun) ont façonné le substrat et s'en sont nourri pendant six semaines. Pour l'échantillon 5, l'aliment complément, proposé pendant trois mois aux cinq *Pentalobus barbatus* adultes originaires également de YAOUNDE, se présentait sous forme de bois oeuvré dégradé par des Anobiidae et par un séjour à même le sol dans un lieu humide. Utilisé tel quel en remplacement de l'écorce comme partie supérieure du biotope reconstitué dans la boîte d'élevage, la totalité de la pièce n'a pas été déstructurée par les insectes et c'est la partie restante qui constitue l'échantillon 4.

Tous les autres échantillons correspondent à de la matière organique fragmentée et ingérée itérativement dans le biotope puis, après leur prélèvement, dans les boîtes d'élevage. Dans ce cas on est amené à reconnaître la difficulté d'estimer la durée d'action des Passalides vu l'incertitude sur la période écoulée en milieu naturel.

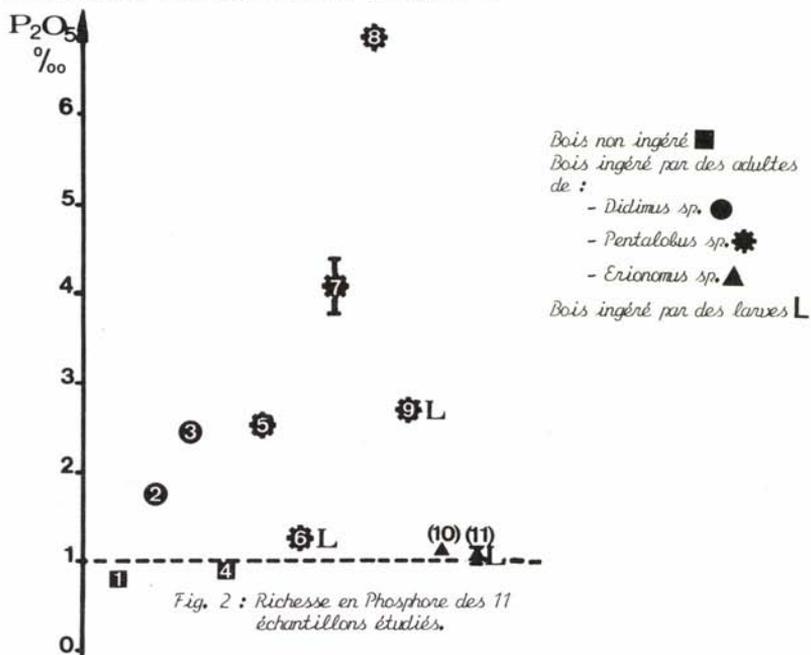
Les espèces utilisées sont au nombre de cinq. Aux deux déjà citées : *Didimus africanus* et *Pentalobus barbatus* (4.5.6) il faut ajouter *Didimus parastictus* (3) récoltée en forêt de THAY (Côte d'Ivoire), *Pentalobus palinii* (7.8.9) et *Ericnomus platypleura* (10.11) prélevées dans les environs de YAOUNDE.

Les débris de bois et les fèces, éléments constitutifs des échantillons à analyser, ont été séchés à 105° C jusqu'à masse constante, puis finement broyés au mortier. La méthode de dosage du phosphore retenue (DUCHAUFOUR et BONNEAU, 1959) est

habituellement utilisée pour les sols forestiers. Elle a pour but d'extraire à l'aide de réactifs en milieu acide puis en milieu basique les phosphates solubles immédiatement assimilables par les plantes.

RESULTATS

Les résultats exprimés en part pour mille de P_2O_5 (anhydride phosphorique) sont reportés sur la figure 2.



La représentation des valeurs utilise quatre figurés différents : un pour les échantillons non ingérés par les insectes et un pour chaque genre avec pour certains d'entre eux une sous-différence indiquant que c'est le stade de développement larvaire qui a été le dernier utilisateur de la matière analysée. Chaque analyse a été réalisée en totalité deux fois et c'est la valeur moyenne des deux résultats qui a été retenue. Pour les échantillons 7 et 11 le nombre d'analyses plus important a permis de définir avec le test "t" l'intervalle de confiance de leur moyenne pour un risque de 5%.

DISCUSSION

La comparaison de nos résultats avec ceux cités dans la littérature est délicate car, comme l'indique BENNETON (1986) au sujet d'un cas similaire en milieu aquatique, on se heurte à plusieurs types de difficultés : importantes différences sur les conditions expérimentales, les méthodes d'analyse utilisées, l'imprécision sur la terminologie et les unités.

Pour les échantillons 1 et 4 les teneurs en P_2O_5 sont très

proches et légèrement inférieures à 1°/oo. On les considèrera comme les valeurs de référence d'un bois biodégradé dans la nature mais n'ayant été ni ingéré ni façonné par les Passalides. On sait toutefois que le bois à l'origine de l'échantillon 4 a été en contact avec les Passalides sans que cela entraîne de modification dans la minéralisation du phosphore, donc l'hypothèse d'un ensemencement en micro-organismes par ces insectes n'est pas à retenir pour un substrat compact et non déstructuré par leur activité de prise de nourriture ou de creusement. La fragmentation du même bois, son mélange aux excréments et son ingestion itérative a contribué à la formation de l'échantillon 5 dont le taux de phosphore se trouve être pratiquement triplé. Avec l'échantillon 2 qui ne diffère du 1 que par l'action des Passalides à laquelle il a été soumis, on constate également une augmentation significative de la teneur en phosphore inorganique plus faible cependant qu'entre 4 et 5, ceci pouvant s'expliquer par la durée plus courte de l'intervention des Passalides, par l'effectif plus faible des insectes ou la mise à disposition d'un bois appauvri, par autoclavage, en substances organiques aisément décomposables telles que les sucres et les vitamines, ce qui a pu constituer un handicap pour la flore bactérienne digestive des Passalides. Dans le cas des échantillons 11 et 12 constitués de fragments de bois d'origine tropicale, peu remanié par un bref séjour en boîte d'élevage, nous obtenons des résultats proches des valeurs prises comme références. Ceci montre que, quelle que soit l'origine géographique du bois biodégradé utilisé, la teneur en phosphore soluble est faible.

Ces résultats prouvent que les adultes de Passalides interviennent dans la minéralisation du phosphore organique. Ceux obtenus à partir des échantillons 3 et 8 dont le substrat provient uniquement du biotope, ne font que conforter cette constatation avec pour l'échantillon 8, une valeur très élevée - 7 fois la valeur de référence -. La différence de taille de *Pentalokus palinii* (34 mm de long et 11,5 mm de large) responsable de l'élaboration de cet échantillon par rapport à *Pentalokus barbatus* (22,7 mm de long et 7,6 mm de large - LARROCHE et LAUGA, 1978) espèce voisine utilisée dans notre étude (échantillon 5) pourrait expliquer ce taux. En effet à une taille plus grande correspond un métabolisme plus important et donc une activité de prise de nourriture supérieure c'est-à-dire, pour des insectes situés dans une boîte d'élevage non réapprovisionnée en bois, une réingestion répétitive et abondante des mêmes matériaux "saprocoprobiontiques". En fait on pourrait également penser que la teneur en phosphore moindre de l'échantillon 5 résulte des conditions particulières de l'obtention en laboratoire de la matière constitutive de cet échantillon, mais l'échantillon 3 produit par l'action, essentiellement en milieu naturel, de *Didymus parastictus*, espèce de taille très proche de celle de *Pentalokus barbatus*, donne un résultat d'analyse similaire.

Les teneurs en phosphore trouvées pour les échantillons 6 et 9, constitués d'un substrat façonné par les adultes dans le tronc d'arbre et proposé comme aliment unique à des larves en élevage, montrent une différence à la baisse très marquée par rapport aux valeurs des échantillons 5 et 8 composés initialement du même substrat (prélevé dans le même biotope à la même date) mais ensuite soumis en élevage à des formes adultes des mêmes espèces. Il semble donc que les larves qui ne réingèrent pas leurs excréta à forme sphérique caractéristique et ne les façonnent pas, ne génèrent pas de phosphore inorganique mais au contraire paraissent en assurer la diminution par prélèvement. L'échantillon 7 représente un cas intermédiaire tant par la teneur en

phosphore que par le stade de développement de *Pentalokus palinii* : la matière analysée a suivi dans un autre élevage le même cheminement que celle de l'échantillon 9, mais les imagos obtenus ont réexploité les débris et les excréta laissés par les larves ; cela pourrait expliquer la remontée du taux de phosphore.

CONCLUSION

Cette étude a permis de mettre en évidence l'intervention des Passalides dans la libération du phosphore inorganique à partir du substrat alimentaire composé de bois biodégradé et de leurs excréta, mais sans en expliquer le mécanisme. Toutefois nous pouvons formuler quelques hypothèses déduites du comportement du stade adulte de ces insectes. En poursuivant sur l'arbre mort la déstructuration commencée par les insectes xylophages sur l'arbre encore en sève, ils créent une porosité permettant l'aération de la matière organique initialement compacte. Cette activité peut être comparée à celle de la mésofaune du sol décrite par GRAS (1969).

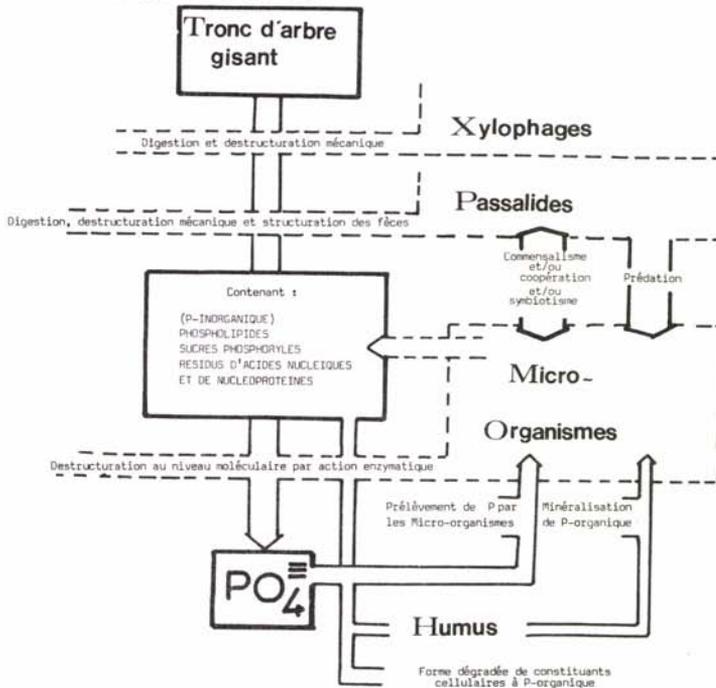


Fig. 3.- Les Passalides et la minéralisation des phosphates dans leur Biotope.

(imité d'un schéma simplifié de la circulation du phosphore dans l'écosystème terrestre de S.E. ALLEN et al. 1974)

La fragmentation du bois a également pour effet d'augmenter la surface d'attaque offerte aux micro-organismes. Quant aux conséquences de l'ingestion d'un aliment saprobiontique, sujet de nombreuses études réalisées sur des Protozoaires et des Invertébrés (SATCHELL, 1974), dans le cas des Passalides elles peuvent correspondre : à une sélection de certains micro-organismes dans la matière fécale façonnée et parmi ceux-ci les espèces responsables de la minéralisation du phosphore si elles ne sont pas les hôtes de l'intestin, à une élimination des substances à rôle myco- et bactériostatique présentes dans le substrat biodégradé, à un enrichissement en azote des excréta alimentaires réutilisés, à une prédation de la microflore saprophage. Comme le supposait déjà UVAROV (1928) et comme nous l'indiquons sur la figure 3, les Passalides possèdent deux types de relations à effet antagoniste avec les micro-organismes : ils favorisent leur croissance et leur activité et ils participent à leur élimination. Or, on remarque que dans la minéralisation du phosphore ces relations ont au contraire un effet synergique. D'après DOMMERGUES et MANGENOT (1970) un effectif plus important des micro-populations concernées correspondra à une intervention plus efficace sur la minéralisation lente du phosphore d'origine végétale et à une lyse plus abondante de cellules microbiennes dans le tube digestif des passalides, avec libération facile et rapide du phosphore qu'elles avaient immobilisé. Ceci a déjà été démontré expérimentalement avec comme prédateurs des Protozoaires, d'abord en milieu aquatique (JOHANNES, 1965) et plus récemment en milieu terrestre (COLE et al., 1978). Tous ces faits peuvent également expliquer l'action différente des larves vis-à-vis de la minéralisation du phosphore ; en effet elles ne façonnent pas comme les adultes leurs fèces et donc ne facilitent pas la régénération des micro-communautés saprophages. Si le comportement prédateur existe chez ces larves (il a été observé sur des cultures fongiques), il n'a pas le même effet que celui des adultes car le phosphore ainsi libéré va être absorbé et immobilisé en nucléoprotéines par l'anabolisme de croissance de ce stade de développement.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer toute notre gratitude à Monsieur le Professeur AMIET de l'Université de YAOUNDE et à nos collègues M. Y. CAMBEFORT du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et M. J.J. LAZARE de l'Université de Bordeaux I qui ont bien voulu récolter et nous ramener des Passalides et leur substrat alimentaire. Sans leur aide amicale, la présente étude n'aurait pu être faite.

REFERENCES

- ALLEN S.E., GRIMSHAW H.M., PARKINSON J.A., QUARMBY C., 1974. - Chemical Analysis of Ecological Materials. Allen S.E. ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- BAKER W.V., 1968. - The gross structure and histology of the adult and larval gut of *Pentacolon barbatus* (Coleoptera Passalidae). Can. Ent., 100, 10, 1080-1090.
- BENNETON J.P., 1966. - Eutrophisation des plans d'eau. Inventaire des principales sources de substances nutritives azotées et phosphorées. Trib. Cebedeau, 506, 39, 15-26.
- CHALHAN B.S., STEWART J.W.B., PAUL E.A., 1981. - Effect of labile inorganic phosphate status and organic carbon additions on the microbial uptake of phosphorus in soils. Can. J. Soil Sci., 61, 373-385.
- COLE C.V., ELLIOT E.T., HUNT H.W., COLEMAN D.C., 1978. - Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. V. Phosphorus transformations. Microb. Ecol., 4, 381-387.

- DAJÓZ R., 1966.- Ecologie et biologie des Coléoptères de la forêt de La Massane. Thèse Doctorat Sc. Nat., Paris, 243 p.
- DOMMERGUES Y., MANGENOT F., 1970.- Ecologie Microbienne du sol. Masson éd., Paris, 796 p.
- DUCHAUFOUR P., BONNEAU M., 1959.- Une méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. Bull. Assoc. Etud. Sol, 41, 193-198.
- FINDLAY W.P.K., 1934.- Studies in the physiology of wood-decay fungi. I. The effect of nitrogen content upon the rate of decay. Ann. Bot., 46, 109-117.
- GARRET S.D., 1963.- Soil Fungi and soil Fertility. Pergamon éd. Oxford.
- GRAS R., 1969.- Considérations sur la porosité et l'étude des milieux poreux, Sci. Sol, 2, 79-90.
- GRASSE P.P., 1951.- Biocoenotique et phénomène social. L'Année Biologique, 55, 153-160.
- HEYMONS R. et HEYMONS H., 1934.- *Passalus* und seine intestinale Flora. Biol. Zentr., 54, 40-51.
- JOHANNES R.E., 1965.- Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. Limnol. Oceanogr., 10, 434-442.
- LARROCHE D., LAUGA J., 1978.- Recherches sur les Passalides africains. II. Analyse morphométrique des variants sexuels chez *Pentalobus barbatus* F.. Ann. Fac. Sciences Yaoundé, 25, 147-157.
- LEIDY J., 1851.- A Flora and Fauna within Living Animals. Smithsonian Contributions to Knowledge, 5, 2, 5-57.
- LESEL M., LESEL R., CHARARAS C., LARROCHE D., 1987.- Quelques caractéristiques du métabolisme de la flore bactérienne digestive de divers Passalidae xylophages. Bul. Sc. Tech. Dep. Hydr. I.N.R.A., 22, 94-101.
- MASON W.H., ODUM E.P., 1969.- The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides by detritus-feeding animals. Proc. Second Nat. Symp. Radiocol. Michigan, 721-724.
- MAYNE R., 1962.- Hôtes entomologiques du bois. II Distribution au Congo, au Rwanda et au Burundi et observations éthologiques. Publi. I.N.E.A.C., 100, 13-16, 257-264.
- MERRILL W., COWLING E.B., 1966.- Role of nitrogen in wood deterioration IV. Relationship of natural variation in nitrogen content of wood to its susceptibility to decay. Phytopathology, 56, 1324-1325.
- ODUM E.P., 1971.- Fundamentals of Ecology. Third Ed., W.B. Saunders College Publishing, Philadelphia, XIV + 574 p.
- PEARSE A.S., PATTERSON M.T., RANKIN J.S., WHARTON G.W., 1936.- The ecology of *Passalus cornutus* Fab., a beetle which lives in rotting logs. Ecol. Monographs, 6, 455-490.
- REYES-CASTILLO P., HALFFTER G., 1983.- La structure sociale chez les Passalidae (Col.). Bull. Soc. ent. France, 88, 619-635.
- SATCHELL J.E., 1974.- Litter : Interface of Animate/Inanimate Matter. in Biology of Plant Litter Decomposition, vol. I, Dickinson C.H., Pugh G.J.F. ed., Academic Press, London, XIV-XLIV.
- SWIFT M.J., 1977.- The roles of fungi and animals in the immobilisation and release of nutrient elements from decomposing branch-wood. Ecol. Bull., 25, 193-202.
- UVAROV B.P., 1928.- Insect nutrition and metabolism. Trans. R. Ent. Soc. Lond., 76, 255-343.
- VALENZUELA-GONZALES J., CASTILLO M.L., 1983.- Contribution à l'étude du comportement chez les Passalidae (Col.). Bull. Soc. ent. France, 88, 607-618.
- WILSON E.O., 1959.- Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. Ecology, 40, 3, 437-447.

ESSAI D'INTERPRETATION DE LA SYMBIOSE DIGESTIVE CHEZ
MACROTREMES MULLERI (TERMITIDAE, MACROTERTITINAE)

par

C. ROULAND, Ph. MORA & J. RENOUX

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

Résumé : Des expériences sur le temps de survie d'ouvriers de *Macrotermes mülleri* ont montré que la présence du champignon symbiotique est indispensable à leur nutrition particulièrement en ce qui concerne la dégradation de la cellulose.

L'existence d'un synergisme entre l'exocellulase purifiée chez le termite et l'endocellulase produite par le champignon a pu être observée. L'importance de ces activités enzymatiques synergiques dans le métabolisme digestif du termite est discutée.

Mots-clés : cellulases, *Macrotermes mülleri*, *Termitomyces*, synergie.

Digestive symbiosis in *Macrotermes mülleri* (Termitidae, Macrotermitinae)

Summary : Experiments on the survival time of *Macrotermes mülleri* workers indicated that the presence of the fungus *Termitomyces* sp. was necessary for nutrition particularly in the cellulolysis process.

Cellulases purified from the termite and from the mycotètes of its symbiotic fungus has been studied. Synergism was observed between cellulase I_F (fungus) and cellulase II (termite). The importance of this synergistic activity in the digestive metabolism of *M. mülleri* was discussed.

Key-words : cellulases, *Macrotermes mülleri*, *Termitomyces*, synergism.

INTRODUCTION :

Macrotermes mülleri est un termite champignonniste fréquent dans la forêt du Mayombe (Congo). Des résultats préliminaires (Rouland et col., 85; Rouland & al, 1987) montrent clairement que, chez ce termite, le métabolisme primaire de la cellulose met en jeu un système enzymatique composé des cellulases I_F et II et de la β-glucosidase A. Le champignon *Termitomyces*, spécifique de la termitière, est également muni d'un système cellulolytique formé de la cellulase I_F et de la β-glucosidase B que nous avons isolées et purifiées à partir des mycotètes de cet organisme.

L'endocellulase comme l'exocellulase présentant, seule, une capacité importante de dégrader la cellulose, nous avons voulu essayer de préciser l'apport de la symbiose dans la nutrition du termite. Dans ce but, nous avons effectué deux approches différentes mais complémentaires : tout d'abord, un essai d'alimentation artificielle d'animaux en élevage nous a permis de préciser l'importance de plusieurs facteurs alimentaires dans la survie du termite; puis une étude en synergie de la dégradation de la cellulose par les différentes enzymes purifiées a été réalisée.

MATERIEL ET METHODES :

Matériel biologique

Les termites étudiés proviennent de la forêt du Mayombe en République Populaire du Congo. Les animaux sont prélevés sur le terrain avec des fragments de nid puis mis en élevage dans une salle tropicalisée maintenue à une température constante de +25°C avec 90% d'humidité relative et une périodicité de 12h de jour et de 12h de nuit.

Solutions enzymatiques

Les cellulases I_T et I_F ont été isolées et purifiées par des techniques de chromatographie liquide. Chaque enzyme purifiée présente une seule bande protéique après électrophorèse sur gel de polyacrylamide. Les deux solutions enzymatiques sont utilisées à la même concentration de 20 µg/ml.

Substrats

Trois celluloses naturelles, une cellulose microcristalline (Whatman), une avicellulose (type SF), une cellulose en poudre (Schleicher & Schüll), et une cellulose prétraitée, la carboxyméthyl cellulose (Pronoval-France) ont été utilisées pour la détection des activités cellulolytiques.

Dosage enzymatique

La détection de l'activité CMCase est réalisée par l'incubation de 100 µl de solution enzymatique avec 100 µl d'une solution de CMCellulose à 8mg/ml et de 50 µl de tampon pH=4,5 à +37°C. Les activités cellulases sont déterminées après incubation, sous agitation, de 200 µl de solution enzymatique avec 100 µl du même tampon et 10mg de cellulose insoluble.

La quantité de sucres réducteurs libérés par l'hydrolyse de ces substrats est déterminée par un microdosage (Williams *et al*) utilisant les réactifs de Somogyi (1945) et de Nelson (1944).

Le taux de protéines est estimé par la méthode de Sedmak et Grossberg (1977), la serumalbumine bovine étant utilisée en référence.

L'activité spécifique est exprimée en µMole de glucose libérée par minute et par mg de protéine.

RESULTATS

A - Essai d'alimentation artificielle

50 ouvriers, grands et petits, et 10 petits soldats prélevés directement dans la termitière sont placés dans des boîtes de Pétri de 15 cm de diamètre dont le fond a été rayé au papier de verre. Dans chaque boîte, un peu de sable de Fontainebleau stérilisé est humidifié tous les 3 jours avec 0,25 ml d'eau distillée.

Plusieurs types de boîtes d'élevage sont constitués :

- **Boîtes A** : contenant uniquement de la terre prélevée à la périphérie de la termitière et stérilisée.
- **Boîtes B** : le fond de ces Boîtes est tapissé de papier Whatman.

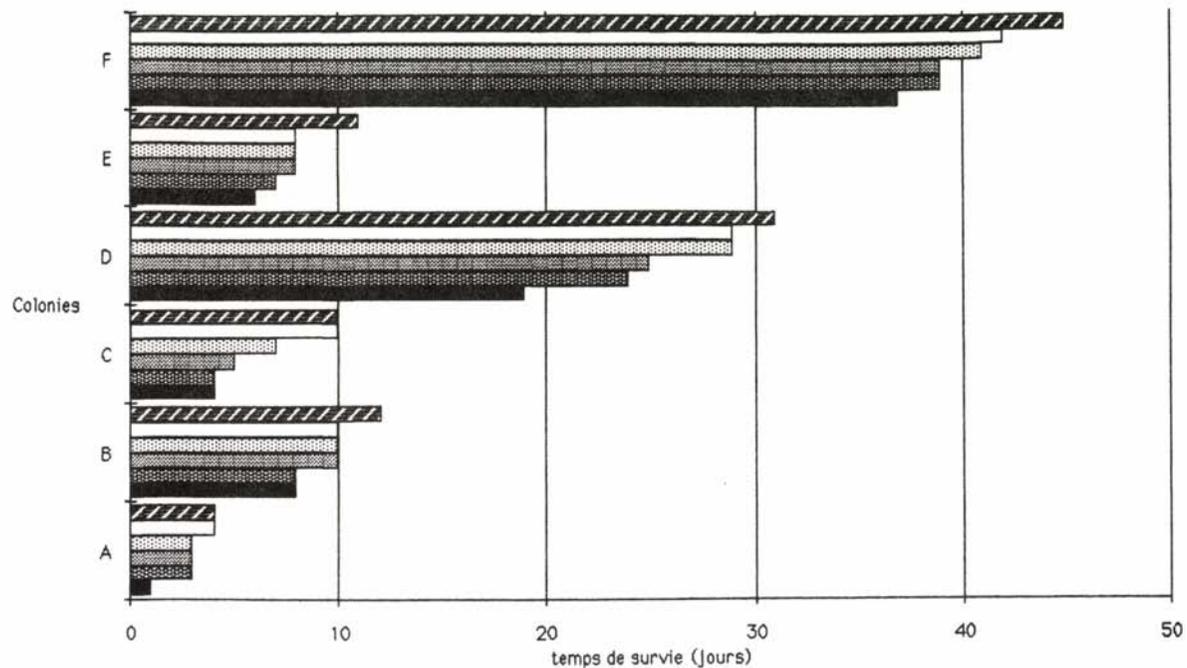


Fig. 1 : Durée de vie des différents élevages, pour chaque catégorie (A à F) six boîtes ont été étudiées.

- Boîtes C : contenant de la terre stérilisée et des rondelles de feuilles prélevées dans le nid.
- Boîtes D : tapissées de papier Whatman et renfermant 20 mycotètes prélevées sur des meules fraîches.
- Boîtes E : contenant de la terre stérile et 20 mycotètes prélevées comme précédemment.
- Boîtes F : tapissées de papier Whatman et contenant des fragments de meules dépouillées de leurs mycotètes.

Six boîtes de chaque type sont réalisées. Tous les jours, les morts sont dénombrés et retirés de la boîte. Les élevage se sont déroulés sur 45 jours maximum, dans aucune boîte il n'y a eu de renouvellement des éléments nutritifs. Les résultats obtenus sont donnés dans la figure 1.

Il apparaît que:

- série A : Les animaux ont perdu très rapidement (en 2 jours) toute activité et n'ont pas survécu plus de 5 jours.
- série B : Les premiers jours, les insectes ont manifesté une certaine activité; en particulier, ils ont commencé à découper les bords de la feuille de papier mise à leur disposition. L'activité des ouvriers s'est considérablement ralentie au bout de 4 à 5 jours et les morts sont devenus très abondants dans les boîtes. Les boîtes dans lesquelles les animaux ont survécu le plus longtemps ne contenaient en général plus que 5 à 6 ouvriers depuis plusieurs jours.
- série C : Les rondelles de feuilles ont été tout de suite disposées par les ouvriers de part et d'autre de la boîte, puis, il ne semble pas qu'elles aient été ni consommées ni même redéplacées par les termites. Les animaux ne sont restés actifs que 2 à 3 jours, les animaux sont morts massivement à partir du cinquième jour.
- série D : Les ouvriers ont, en 2 à 5h, consommé toutes les mycotètes puis le papier s'est révélé largement attaqué pendant toute la période d'élevage. L'activité des ouvriers s'est maintenue sans faiblir pendant 20 jours sauf pour une des boîtes. Les mortalités ont été très progressives et sont restées très faibles jusqu'au 18ème jour environ.
- série E : Comme pour les boîtes D, les ouvriers ont tout de suite ingéré les mycotètes mis à leur disposition. Ils sont devenus en 3 jours très peu actifs et le nombre de morts n'a cessé de croître du 4ème au 8ème jour, date à laquelle il ne restait plus que 7 animaux vivants dans une des 6 boîtes.
- série F : Les ouvriers ont manifesté une grande activité dans les boîtes pendant plus de 40 jours. Cette activité s'est traduite par un remaniement permanent des fragments de meules et par une consommation quasi totale du papier. Sur certaines meules des mycotètes ont réapparu au cours de l'élevage. La mortalité de tous les individus des boîtes a fait suite pour 5 d'entre elles à la contamination des meules par des moisissures.

Ces résultats permettent de constater que les mycotètes seules comme la cellulose seule ne peuvent suffire à assurer la survie du termite. Par contre, l'effet alimentaire combiné de la cellulose et

des mycotètes, permet de doubler et même de tripler la durée de vie des élevages.

Il apparaît clairement cependant que seules les boîtes contenant des fragments de meule et de la cellulose apportent une alimentation suffisante. Le nombre d'individus vivants par boîte diminuant cependant au cours du temps, il semble que les ouvriers restant ne puissent plus maintenir la meule en état. La mortalité s'accélère par suite de la contamination des meules.

B - Etude biochimique

Nous avons étudié l'activité en synergie des deux cellulases purifiées en faisant varier la concentration des enzymes les unes par rapport aux autres.

L'étude synergique des cellulases I₁ et I₂ a été effectuée sur quatre substrats différents :

+ carboxyméthylcellulose (Fig.2a) : il n'apparaît aucune synergie entre ces deux enzymes pour la dégradation de ce substrat.

+ cellulose microcristalline (Fig.2b) : l'augmentation d'activité due à la présence simultanée des deux cellulases est très importante surtout lorsque les enzymes sont présentes dans le milieu à des concentrations voisines. Le maximum d'activité est atteint avec environ 45% d'exocellulase et 55% d'endocellulase. Ce maximum représentant plus de 126% d'augmentation de leur capacité d'hydrolyse.

+ cellulose Schleichert et Schull (Fig.2c) : cette cellulose est plus nettement dégradée par les deux enzymes. Le profil de la courbe de synergie est très proche de celui observé pour la cellulose microcristalline. Le maximum d'activité étant obtenu avec 40% de l'exocellulase et 60% de l'endocellulase, cette activité représentant 160% d'augmentation.

+ cellulose Whatman (Fig.2d) : ce substrat, beaucoup moins dégradé que les précédents est, par contre, plus attaqué par l'endocellulase que par l'exocellulase. Les activités en synergie présentent cependant le même type de variations que les autres celluloses étudiées. L'activité de dégradation est maximum pour une concentration dans le milieu de 42% d'exocellulase et de 58% d'endocellulase. Cette activité est dans ces conditions augmentées de 112%.

Bien que les ouvriers de *M. mülleri* possèdent les enzymes nécessaires à la dégradation de la cellulose, on peut constater qu'ils ne peuvent vivre longtemps avec un substrat cellulosé comme seule source de nourriture. Par contre lorsqu'ils reçoivent des mycotètes et du papier Whatman, leur longévité est nettement plus grande et le papier est largement ingéré par les ouvriers, ce qui confirme l'importance de l'apport enzymatique par les mycotètes. Sands (1956) et Ansar *et al.* (1960) ont obtenu les mêmes résultats sur des élevages expérimentaux d'*Odontotermes*, ils constatent qu'une certaine quantité de

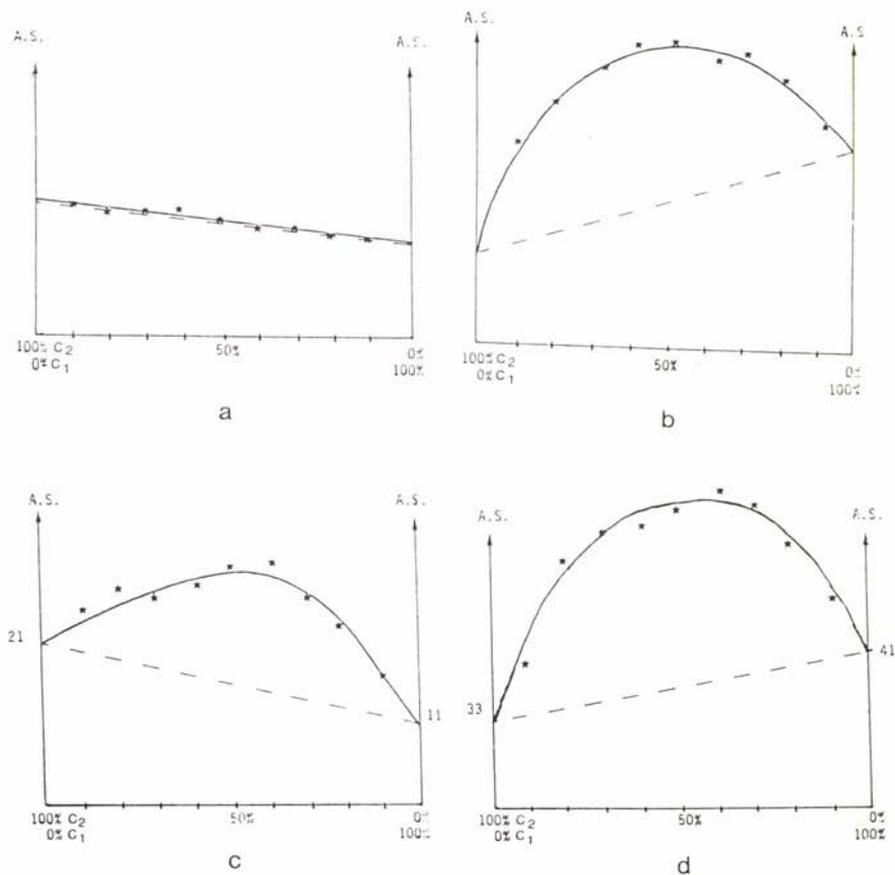


Fig. 2 : Activités en synergie de l'exocellulase et de l'endocellulase sur : a, carboxyméthylcellulose; b, cellulose microcristalline; c, cellulose Schleicher et Schüll; d, cellulose Whatman.

AS = Activité spécifique en micromoles de glucose par mg de protéines et par mn.

C₁ = endocellulase; C₂ = exocellulase.

meule ou de mycotêtes est indispensable à la survie de ces insectes. Les expériences de fondation de colonies, en laboratoire, de termites champignonnistes ont montré que la jeune colonie ne pouvait survivre que si les meules étaientensemencées par des spores de *Termitomyces* (Johnson, 1981; Johnson *et al.*, 1981). L'apport énergétique en vitamine et en azote des mycotêtes, proposé par Abo-Khatwa (1976) ne semble pas vérifiée dans le cas de *M. mülleri* puisque la durée de vie des ouvriers est pratiquement la même lorsqu'ils sont nourris avec des mycotêtes ou lorsqu'ils ne reçoivent aucun apport nutritif, par contre, ils survivent plus longtemps avec du papier comme seul élément nutritif. Il est même possible que la présence ou non du champignon symbiotique modifie le comportement alimentaire des ouvriers, en effet dans les boîtes d'élevage qui ne contenaient que des rondelles de feuilles ou que du papier, les animaux n'ont pratiquement pas touché à ces substrats, par contre lorsque la boîte contenait des mycotêtes ou de la meule les animaux, lorsqu'ils en avaient à leur disposition, ont largement consommé les substrats cellulés.

Les données biochimiques confortent et expliquent les résultats précédents. L'endocellulase du champignon et l'exocellulase produite par le termite présentent un synergisme très efficace pour la dégradation des celluloses natives : l'action conjointe de ces deux enzymes sur la cellulose microcristalline, par exemple, augmente de plus de deux fois la dégradation de ce substrat; on n'observe, par contre, aucun synergisme pour l'hydrolyse de la CMC, ce qui confirme les résultats obtenus par Henrissat *et al.* (1985) sur la dégradation des celluloses prétraitées. De nombreux auteurs avaient signalé depuis longtemps les pertes d'activité dues à la séparation des enzymes d'un même complexe enzymatique et ainsi introduit la notion de synergie; cette synergie a été mise en évidence chez la plupart des champignons cellulolytiques : *Trichoderma viride* (Li *et al.*, 1965; Selby & Maitland, 1966); *Trichoderma koningii* (Wood, 1971; Halliwell & Riaz, 1970); *Fusarium solani* (Wood & Mac Crae, 1979); *Trichoderma reesei* (Henrissat *et al.*, 1985); *Penicillium pinophilum* (Wood & Mac Crae, 1986) mais l'originalité de ce travail résulte dans le fait que le mécanisme de synergie mise en évidence dans le tractus digestif de *M. mülleri* s'effectue entre deux enzymes produites par des organismes différents.

Une analyse plus approfondie des sites d'attaque sur la molécule de ces deux cellulases permettrait de mieux comprendre les mécanismes de cette synergie mais nous pouvons supposer que la cellulase provenant du champignon ne dégrade pas les cellodextrines de faibles poids moléculaires alors qu'elle s'attaque aux longues fibres de cellulose, l'exocellulase du termite ayant, au contraire, une prédilection pour les cellodextrines; lorsque les deux enzymes sont en présence, l'exocellulase verrait son activité considérablement augmentée grâce à l'endocellulase du *Termitomyces* qui lui "préparerait" des cellodextrines plus facilement attaquables par cette enzyme. Ainsi l'exocellulase et la β -glucosidase produites par le termite, bien que capables de produire du glucose à partir de la molécule de cellulose, seraient incapables d'avoir un rendement suffisant pour maintenir l'ouvrier de termite en équilibre nutritionnel.

BIBLIOGRAPHIE

- ABO-KHATWA N. (1976) - Natural product from the tropical termite *Macrotermes subhyalinus* : chemical composition and fonction of the fungus garden. *Proc. Pont. Acad. Sc.*, 1-21.
- ANSAT A., CHEEMA P.S., KOSHI T., PETRI T. & RANGANATHAN S.K. (1960) - Laboratory culturing of termites. *Proc. New Delhi symp. UNESCO Paris*, 121-125.
- HALLIWELL G. & RIAZ M. (1970) - The formation of the short fibres from native cellulose by components of *Trichoderma koningi*. *Biochem. J.*, **135**, 587-594.
- HENRISSAT B., DRIGUEZ H., VIET C. & SCHULEIN M. (1985) - Synergism of cellulases from *Trichoderma viride* in the degradation of cellulose. *Biotechnol.*, **3**, 12-23.
- JOHNSON R. A. (1981) - Colony development and establishment of the fungus comb in *Microtermes umbaricus* from Nigeria. *Insec. Soc.*, **28**, 1, 3-12.
- JOHNSON R.A., THOMAS R.J., WOOD T.G. & SWIFT M.J. (1981) - The inoculation of the fungus comb in newly founded colonies of some species of *Macrotermitinae* from Nigeria. *J. Natural History*, **15**, 751-756.
- LI L.H., FLORA R.M. & KING K.W. (1965) - Individual roles of cellulases components derived from *Trichoderma viride*. *Arch. Biochem. Biophys.*, **III**, 439-447.
- NELSON N. (1944) - Photometric adaptation of Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.*, **153**, 375-380.
- ROULAND C., MORA P., MATOUB M., RENOUX J. et PETEK F. (1986) - Etude comparative entre la β -glucosidase présente dans le tube digestif du termite *Macrotermes mülleri* et celle de son champignon symbiotique *Termitomyces sp.* *Act. Insec. Soc.*, **3**, 109-118.
- ROULAND C., CIVAS A., RENOUX J. & PETEK F. (1987) - Purification and properties of cellulases from the termite *Macrotermes mülleri* and from its symbiotic fungus *Termitomyces sp.* *Comp. Biochem. Physiol.*, soumis le 29/10/ 87.
- SANDS W. A. (1956) - Some factors affecting the survival of *Odontotermes badius*. *Insec. Soc.*, **7**, 251-259.
- SEDMARK J.J. & GROSSBERG S.E. (1977) - A rapid, sensitive and versatile assay for protein using Coomassie Brilliant blue G 250. *Anal. Biochem.*, **79**, 544-552.
- SELBY K. & MAITLAND C.C. (1967) - The cellulase of *Trichoderma viride*, separation of the components involved in the solubilization of cotton. *Biochem. J.*, **104**, 716-724.
- SOMOGYI M. (1945) - Determination of blood sugar. *J. Biol. Chem.*, **160**, 61-68.
- WOOD T.M. (1971) - The cellulase of *Fusarium solani*. Purification and specificity of the β -1,4 glucanase and the β -glucosidase components. *Biochem. J.*, **121**, 353-362.
- WOOD T.M. & MAC CRAE S.I. (1979) - Synergism between enzymes involved in the solubilisation of native cellulose. In *Hydrolysis of cellulose : Mechanisms of enzymatic and acid catalysis*. Ed. R.D. Brown., 181-209.
- WOOD T.M. & MAC CRAE S.I. (1986) - The cellulase of *Penicillium pinophilum*. Synergism between components in solubilizing cellulose with special reference to the involvement of two immunologically distinct cellobiohydrolases. *Biochem. J.*, **234**, 93-94.

L'EVOLUTION DES RESERVES ENERGETIQUES CHEZ LES
 OUVRIERES ET LES SEXUES DE LA FOURMI D'ARGENTINE
 (IRIDOMYRMEX HUMILIS) (MAYR) : UNE STRATEGIE EN
 RELATION AVEC LE MODE DE FONDATION DES SOCIETES

par

L. PASSERA⁽¹⁾ & L. KELLER⁽²⁾

(1) Lab. d'Entomologie, Univ. Paul-Sabatier, 118 rue de Narbonne,
 31062 Toulouse Cedex, France. UA n°333

(2) Musée Zoologique, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17,
 Suisse

Résumé : Le poids sec, le rapport corps gras/poids sec et le contenu énergétique du dernier stade larvaire, de la nymphe et de l'adulte ont été mesurés chez les reines, les mâles et les ouvrières de la fourmi d'Argentine, une espèce caractérisée par une fondation de type dépendant. Deux principaux résultats ont été obtenus.

- En ce qui concerne les reines, nous avons montré qu'il existe une accumulation de corps gras entre l'émergence et l'accouplement. Toutefois cette augmentation du contenu énergétique se révèle moins importante chez cette espèce que chez celles qui possèdent une fondation de type indépendant. L'intérêt adaptatif de cette différence est discuté.

- En ce qui concerne les ouvrières adultes, c'est au moment de l'émergence que nous avons rencontré le plus de corps gras. En vieillissant les ouvrières perdent de l'énergie. On peut penser que ces variations sont en relation avec les tâches accomplies par les ouvrières, à l'intérieur et à l'extérieur du nid.

Mots clés : fourmi d'Argentine, sexes, ouvrières, corps gras, contenu énergétique, fondation des sociétés, division du travail.

Summary : The change in energy reserves during the lifetime of workers and sexuals in the Argentine ant : a strategy connected with the foundation mode of the societies.

The dry weight, fat/dry weight ratio and energy content of the last instar larvae, pupae and imago were measured in queens, males and workers of the Argentine ant, a species exhibiting dependent colony foundation. Two major results were obtained.

- Concerning the queens, we have shown that an increase in the amount of fat occurs between the time of emergence and the time of mating. Nevertheless, this increase in the energy content is weaker in the Argentine ant than in species exhibiting independent colony foundation. Adaptive value of this difference is discussed.

- Concerning the adult workers, the highest amount of fat is found at the time of emergence. While aging, the workers lose energy content. We hypothesize that this change is connected with the tasks performed by the workers inside and outside the nest.

Key words : Argentine ant, sexuals, workers, fat body, energy content, foundation of societies, division of labour

INTRODUCTION

Le bilan énergétique d'une société de fourmis fait apparaître qu'environ 8 à 16% de la dépense énergétique est consacrée à l'élevage des nouveaux individus (MacKay, 1985).

La connaissance de la part de l'investissement consacrée à la production des reines, des mâles et des ouvrières permet d'alimenter deux types de discussion:

-) Celle relative aux travaux de Trivers et Hare (1976) qui soutiennent que chez les Hyménoptères sociaux, la reine et les ouvrières peuvent être en conflit sur la part respective de l'investissement à consacrer à l'élevage de chacun des deux sexes.

-) Celle relative aux conditions physiologiques qui gouvernent les divers modes de fondation chez les fourmis (Hölldobler et Wilson, 1977). D'une manière générale on peut considérer qu'il existe deux grands types de fondation: celui où la jeune reine après avoir effectué le vol nuptial s'isole dans une logette et élève elle-même la première génération d'ouvrières; on parle alors de fondation indépendante; celui où la jeune reine ayant effectué ou non le vol nuptial se fait aider par des ouvrières pour élever la première génération d'ouvrières; il s'agit alors d'une fondation dépendante. On peut s'attendre à ce que les reines impliquées dans ces deux types de fondation présentent des stratégies d'accumulation des réserves sensiblement différentes.

Dans le présent travail, nous nous intéresserons surtout à ce deuxième aspect en étudiant l'évolution du contenu énergétique des individus depuis la fin de la vie larvaire jusqu'à la vie adulte chez les ouvrières et les sexués de la fourmi d'Argentine.

Cette espèce est caractérisée par l'absence de vol nuptial (Newell et Barber, 1913). L'accouplement a donc lieu dans le nid. Les reines sont alors âgées de $5,1 \pm 2,0$ (N = 36; Keller et Passera, 1988). Très vite les ailes tombent et la ponte débute. Les nouvelles reines restent donc dans leur nid d'origine dont elles augmentent le degré de polygynie.

MATERIEL ET METHODE

A partir d'élevages réalisés au laboratoire dans des conditions exposées ailleurs (Passera *et al.*, 1987) nous avons sélectionné des larves du dernier stade, des prénymphe, des nymphes blanches à oeil noir et des imagos à l'émergence âgés de moins

de 24 heures pour chacune des trois castes. Nous avons également retenu des sexués mâles et femelles au jour de l'accouplement. Quant aux individus âgés, il s'agissait pour les reines fécondes de sujets élevés depuis au moins un an au laboratoire et pour les ouvrières de sujets choisis au hasard dans des élevages de masse.

Le poids du corps gras a été mesuré selon la procédure mise au point par Peakin (1972). Les différentes pesées permettant d'estimer les poids frais et sec et celui du résidu. Des carbohydrates et protéines ont été effectuées à l'aide d'une balance Mettler® sensible à $\pm 1 \mu\text{g}$.

La valeur calorique des individus est calculée selon les données de Peakin (1972) et Beroni-Urbani *et al.* (1978). Un gramme de corps gras est équivalent à 39,33 KJ et le résidu sec, c'est-à-dire les carbohydrates plus les protéines valent 18,83 KJ pour un gramme.

RESULTATS

1° - Poids sec des individus

Le figure 1 montre qu'entre le dernier stade larvaire et l'émergence, le poids sec des trois formes (reine, mâle et ouvrière) décroît: si une larve de reine pèse 2 fois plus que celle d'un mâle et 6,2 fois plus que celle d'une ouvrière, à l'émergence le jeune adulte reine ne pèse plus que 1,7 fois plus que le jeune mâle et 5,2 fois plus que la jeune ouvrière. Les processus morphogénétiques et physiologiques qui accompagnent la nymphose royale sont donc plus coûteux que dans les autres castes.

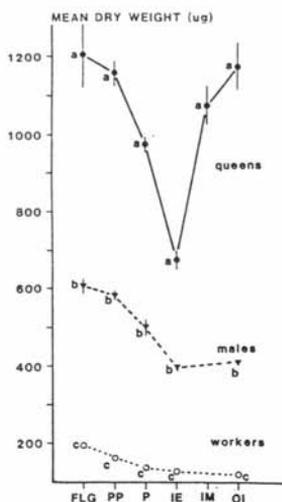


Fig 1: Poids sec moyen en μg des reines, des mâles et des ouvrières.

FLG = larve du dernier stade; PP = prénymphe; P = nymphe; IE = imago à l'émergence; IM = reine lors de l'accouplement; OI = imago âgé.

Chaque point représente une moyenne d'au moins 10 échantillons; chaque échantillon comprend respectivement 1 individu (pour les reines), 5 individus (larves d'ouvrières et de mâles), 7 individus (ouvrières à l'émergence) 10 individus (prénymphe et nymphes ouvrières) ou 100 individus (ouvrières âgées). Les points homologues des trois courbes suivis d'une lettre différente sont significativement différents entre eux (Duncan's Multiple Range Test). Les erreurs standards lorsqu'elles sont assez grandes pour être représentées sont figurées par une barre verticale.

Après l'émergence le poids sec des reines augmente fortement, celui des mâles légèrement alors que celui des ouvrières continue à décroître.

2° - Le corps gras

La mesure du corps gras constitue un bon indice de l'importance des réserves énergétiques des individus (Peakin, 1972, Nielsen *et al.*, 1985). La figure 2 révèle qu'à la fin de la vie larvaire les reines, les mâles et les ouvrières ont le même pourcentage de corps gras (respectivement 25,6 %, 25,0 % et 24,8 %).

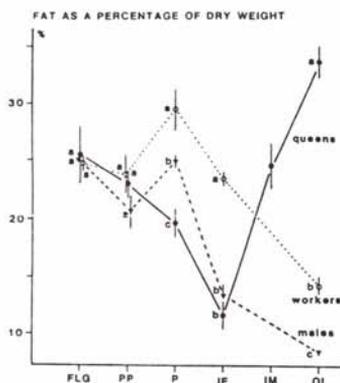


Fig 2 : Pourcentage du corps gras par rapport au poids sec. Même légende que pour la figure 1.

Cette teneur en corps gras baisse légèrement pour les trois formes au moment de la prénymphe. Lors de la nymphose seules les reines perdent des réserves, toujours à cause de l'édification du système reproducteur. Ce sont alors les ouvrières qui ont le plus fort pourcentage de corps gras. Après l'émergence le processus s'inverse : ouvrières et mâles perdent des réserves alors que les reines accumulent fortement du corps gras.

3° - Contenu énergétique global

On retrouve des courbes comparables à celles obtenues pour la mesure du poids sec (fig. 3).

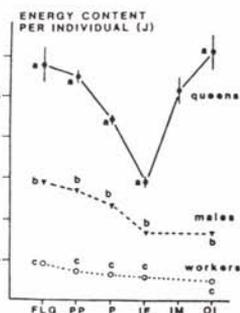


Fig 3 Contenu énergétique individuel en joules. Même légende que pour la figure 1.

DISCUSSION

On peut tirer de ce travail deux types de commentaires ayant trait aux ouvrières, aux reines et au coût relatif des sexués.

1°. - L'évolution du contenu énergétique des ouvrières

Le point le plus marquant est l'accumulation de corps gras pendant la nymphose, si bien que l'ouvrière est plus riche en énergie lors de l'éclosion qu'à n'importe quel autre moment de sa vie adulte. On peut penser qu'ainsi l'ouvrière est immédiatement utilisée au sein de sa société. Bien que nous n'ayons pas réalisé d'observations particulières on peut penser qu'à l'image des autres fourmis, l'ouvrière nouveau-née de la fourmi d'Argentine consacre les premiers jours de sa vie à des tâches domestiques à l'intérieur du nid (Passera, 1984). L'abondance du corps gras peut par exemple favoriser la vitellogenèse, l'état de nourrice associé à celui de pondreuse étant assez répandu (Hohorst, 1972; Ceusters *et al.*, 1981; Billen, 1982; Fresneau, 1984). Nos résultats sont semblables à ceux exposés par Porter et Jorgensen (1981) chez *Pogonomyrmex awayi* ou par MacKay (1985) chez *P. subnitidus* et *P. rugosus*. Chez ces trois granivores on relève une perte du poids sec et/ou une diminution des réserves lipidiques lorsqu'on compare les jeunes ouvrières du service intérieur aux vieilles ouvrières du service extérieur. La situation est analogue chez la granivore européenne *Messor sancto*: les jeunes ouvrières du nid, plus lourdes (1,5 mg en moyenne) que celles plus âgées récoltées sur la piste (1,0 mg en moyenne), possèdent deux fois plus de corps gras (14% contre 7%) (Passera, non publié).

Ce n'est que lorsque les ouvrières ont restitué l'énergie stockée au profit du couvain qu'elles accéderont à la fonction de fourrageuse. Cette tâche comprend de nombreux risques du fait de la prédation et des dangers inhérents à la fonction (Porter et Jorgensen, 1981; Schmid-Hempel et Schmid-Hempel, 1984). Il est sûrement moins risqué pour la fourmière d'y investir des individus vidés d'une grande partie de leur énergie.

2°. - L'évolution du contenu énergétique des reines

Concernant les reines, l'évènement majeur est sans doute l'accumulation des réserves entre l'émergence et l'accouplement. Le gain de poids sec entre l'émergence et l'accouplement atteint 146% et

le corps gras représente 25% du poids sec lors de ce même accouplement.

Ces valeurs peuvent sembler élevées. Pourtant il n'en est rien lorsqu'on les compare à celles relatives à des espèces à fondation indépendante. Le gain de poids sec chez *Lasius flavus* atteint 335 % (Nielsen *et al.*, 1985) et 388 % chez *Lasius niger* (Boomsma et Isåaks, 1985); le pourcentage du corps gras s'élève à 42 % chez *L. niger* (Boomsma et Isåaks, 1985), à 51 % chez *Tetramorium caespitum* (Peakin, 1972) et même à 60 % chez *Lasius flavus* (Nielsen *et al.*, 1985). Chez ces espèces à fondation indépendante il y a donc de 1,7 à 2,4 fois plus de réserves lipidiques que chez la fourmi d'Argentine. Il semble peu probable que ces différences soient dues à l'appartenance des espèces étudiées à des familles différentes (Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae) encore que l'on puisse imaginer entre elles des différences physiologiques. Nous proposons plutôt l'hypothèse d'une stratégie différente liée au mode de fondation. Les espèces à fondation indépendante accumulent d'abondantes réserves sous forme de corps gras car la charge d'élever les premières ouvrières leur incombe totalement. Au contraire chez la Fourmi d'Argentine les reines sont fécondées dans le nid même car il n'y a pas de vol nuptial. De ce fait les jeunes reines sont immédiatement aidées par des ouvrières. Elles n'ont donc pas besoin de posséder des réserves propres en abondance. On remarquera d'ailleurs qu'elles continuent à grossir et à accumuler des réserves après la fécondation ce qui n'est pas le cas des espèces à fondation indépendante. Bien entendu ces différentes stratégies dans le mode de fondation doivent être examinées dans le cadre évolutif qui conduit de la monogynie à la polygynie. En effet les fondations indépendantes conduisent plutôt à l'établissement de sociétés monogynes alors que les fondations dépendantes favorisent la réalisation de la polygynie (Hölldobler et Wilson, 1977). Le mode d'investissement choisi lors du développement des sexués, avec ses deux alternatives, accumulation ou non de réserves énergétiques, est donc peut-être lié au degré de polygynie de la société (voir Keller et Passera, sous presse).

REFERENCES

- BARONI-URBANI C., JOSENS G. et PEAKIN G., 1978. Empirical data and demographic parameters. In : M.V BRIAN (ed.), Production ecology of ants and termites, Cambridge University Press, 5-44.
- BILLEN J., 1982. Ovariole development in workers of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Insectes soc., **29**, 86-95.
- BOOMSMA J.J. et ISAACS J.A., 1985. Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., **18**, 19-27.
- CEUSTERS R., BERTRANDS H., PETIT H. et VAN DE PEER H., 1981. Polyéthisme chez *Formica polyctena* et *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). Stratification des ouvrières dans le nid selon leur état physiologique par rapport à un gradient de températures. Assemblée gén. Section française U.I.E.S., Toulouse, 36-43.
- FRESNEAU D., 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym. Formicidae, Ponerinae). Insectes soc., **31**, 387-402.
- HÖHRST B., 1972. Entwicklung und Ausbildung der Ovarien bei ArbeiterInnen von *Formica (Serviformica) rufibarbis* Fabricius (Hymenoptera : Formicidae). Insectes soc., **19**, 389-402.
- HÖLDOBLER B. et WILSON E.D., 1977. The number of queens : an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften, **64**, 8-15.
- KELLER L. et PASSERA L., 1988. Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera : Formicidae). Intern. J. Invert. Reprod. Develop. (sous presse).
- MACKAY W.P., 1985. A comparison of the energy budgets of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). Oecologia, **66**, 484-496.
- NEWELL W. et BARBER T.C., 1913. The Argentine ant. USDA Bureau of Entomology Bull., **122**, 98 pp.
- NIELSEN W., SKYBERG N. et PEAKIN G., 1985. Respiration in the sexuals of the ant *Lasius flavus*. Physiol. Entomol., **10**, 199-204.
- PASSERA L., 1984. L'organisation sociale des fourmis. Privat, Toulouse, 360 pp.
- PASSERA L., KELLER L. et SUZZONI J.P., 1987. The control of the brood male differentiation in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). Insectes soc. (sous presse).
- PEAKIN G., 1972. Aspects of productivity in *Tetramorium caespitum* L. Ekologia Polska, **20**, 55-63.
- PORTER S.D. et JØRGENSEN C.D., 1981. Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex bwyheei* : a disposable caste ? Behav. Ecol. Sociobiol., **9**, 247-256.
- SCHMID-HEMPEL P. et SCHMID-HEMPEL R., 1984. Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). Insectes soc., **31**, 345-360.
- TRIVERS R.L. et HARE H., 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science, **N.Y.**, **191**, 249-263.

L'ECHANTILLONNAGE PAR RELEVÉ PONCTUEL POUR L'ÉTUDE
DE L'ORGANISATION SOCIALE DES FOURMIS :
LIMITES ET OPTIMISATION

par

B. CORBARA, J-P. LACHAUD, D. FRESNEAU & B. PROVENT

Laboratoire d'Éthologie et Sociobiologie, UA CNRS n°667, Univ. Paris XIII

F - 93430 Villetaneuse

Résumé : Dans une approche éthologique des groupes sociaux, la nécessité de simplifier la saisie des données comportementales a conduit les chercheurs à utiliser largement la méthode des "relevés ponctuels". La difficulté majeure de cette technique réside dans le choix de la quantité et de la fréquence de ces relevés pour obtenir une bonne représentation des activités sociales. Le présent travail se propose d'étudier, à partir d'un échantillon de référence obtenu sur une société de fourmis, les conséquences d'un appauvrissement progressif de l'échantillonnage des relevés sur l'analyse quantitative de l'organisation sociale.

Mots-clés : échantillonnage par relevé ponctuel, polyéthisme, organisation sociale.

Summary : Use of scan sampling for the study of social organization in ants : limits and optimization.

The widespread need to simplify the acquisition of behavioural data has lead investigators of the ethology of social groups to use a method based on "scan sampling". The main problem with this method involves the choice of the best frequency and number of observations needed to obtain a representative sample of the social activities. The present study examined the effects of progressively reducing the sample size from a known reference set of data involving the behaviour of an ant society.

Key-words : scan sampling, polyethism, social organization.

INTRODUCTION

Dans une perspective d'étude comparée de l'organisation sociale des différentes espèces de fourmis nos travaux font appel à la construction de sociogrammes. Par sociogramme nous entendons une représentation qui utilise les techniques de la graphique (BERTIN, 1977) et qui, à partir des profils comportementaux des individus d'une société étudiée permet de mettre en évidence les caractéristiques de l'organisation sociale de cette colonie en termes de division du travail (voir ce même volume : LACHAUD et coll., 1988; DANTAS DE ARAUJO et coll., 1988).

La démarche préliminaire à la construction d'un tel sociogramme consiste à établir un répertoire comportemental de l'espèce étudiée, c'est-à-dire un inventaire de tous les items comportementaux observés. Ce répertoire servira de grille d'analyse pour le recueil ultérieur des données sur des sociétés appartenant à l'espèce considérée.

La phase suivante est celle du marquage individuel, le plus souvent exhaustif, des membres de la société.

Il s'agit ensuite de relever, à intervalle régulier, le comportement de chaque individu pendant une période prédéterminée. Pour cela nous utilisons désormais une technique photographique automatisée dont la fiabilité par rapport à l'observation directe a été démontrée (CORBARA et coll., 1986a, 1986b).

Les données ainsi recueillies et classées permettent d'obtenir une matrice Individus/Comportement qui à chaque individu associe un profil comportemental, c'est-à-dire une succession de fréquences d'occurrence qui correspondent à chaque item comportemental.

La phase finale utilise des techniques d'analyse des données et/ou des techniques graphiques permettant la construction du sociogramme.

Le problème abordé ici concerne la phase de relevé du comportement des individus. L'impossibilité de noter de façon exhaustive ce qui se passe dans une colonie de fourmis nous oblige à utiliser une technique d'échantillonnage temporel. Dans notre cas, où c'est le comportement instantané qui est relevé à intervalles prédéterminés, il s'agit d'un échantillonnage dit par relevé ponctuel. Cette technique d'échantillonnage est largement utilisée par les éthologistes comme en témoigne la foison de termes utilisés par les anglo-saxons pour la nommer. Outre "scan-sampling" (ALTMANN, 1974) traduit par "relevé ponctuel" (LENOIR, 1979), on rencontre dans la bibliographie les termes de "time-sampling" (HUTT et HUTT, 1974; POWELL et coll., 1975), "point-sampling" (DUNBAR, 1976) et "on-the-dot-sampling" (SLATER, 1978). D'après ALTMANN (1974), cette technique d'échantillonnage serait une des mieux adaptées à la détermination de données de type budget-temps, c'est-à-dire pour l'évaluation du pourcentage de temps consacré par chaque individu à chaque activité. Dans notre cas, de par la technique photographique, l'échantillonnage est synchro-

ne pour tous les individus, il s'apparente à un véritable "échantillonnage instantané" au sens de ALTMANN ("instantaneous sampling"), terme réservé classiquement au suivi d'un seul animal.

MATERIEL ET METHODES

Jusqu'à présent, pour des raisons à la fois techniques et empiriques, nous avons utilisé dans des travaux antérieurs des intervalles variant entre 2 heures et 30 minutes. C'est sur cette dernière durée que nous en avons réalisé le plus grand nombre, sans connaître l'incidence du choix de cet intervalle sur les données. Pour évaluer celle-ci nous avons mis au point le protocole suivant, illustré par la Figure 1.

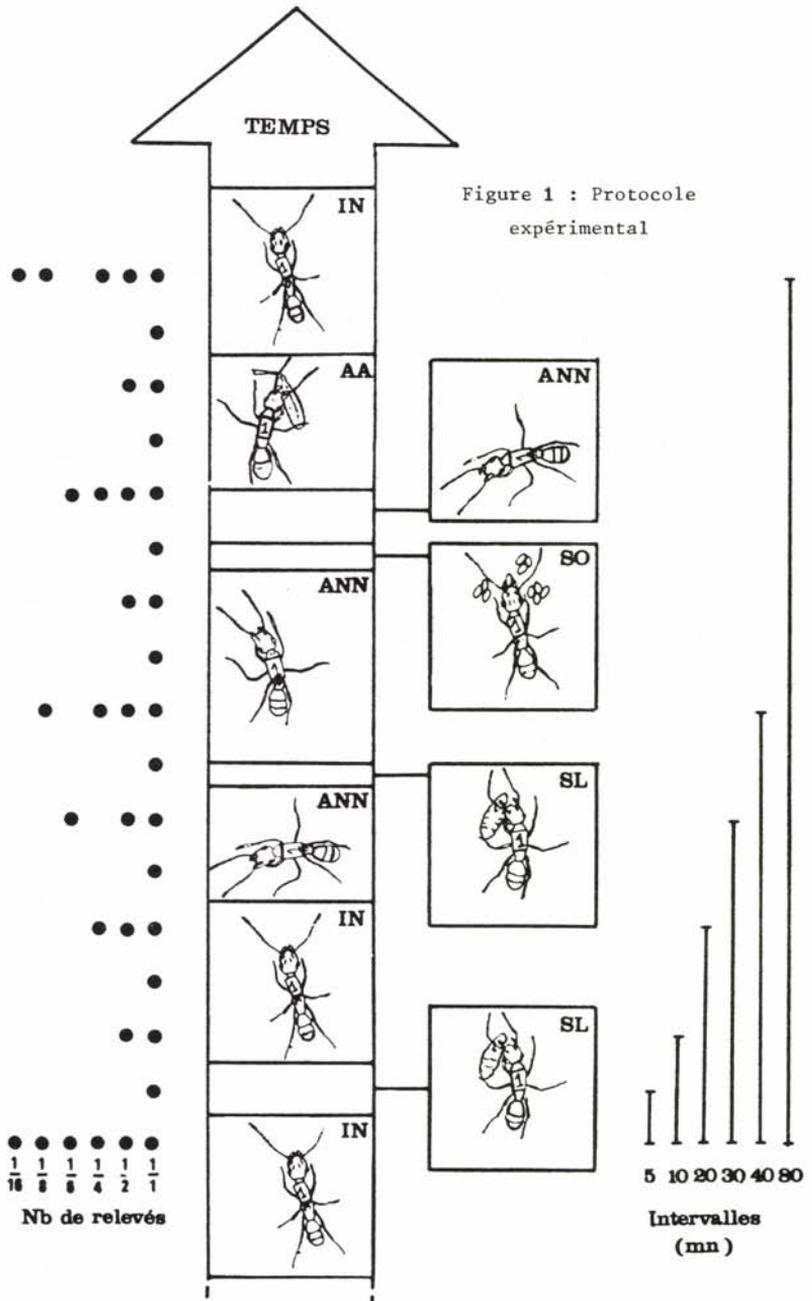
Chez l'espèce *Ectatomma ruidum* (Ponerinae) dont l'organisation sociale a été décrite par ailleurs (CORBARA et coll., 1986a et 1986b), nous avons marqué 20 individus appartenant à une même société. Leur comportement a été relevé 400 fois à raison d'un pointage (une photographie) toutes les 5 minutes. La grille d'analyse retenue ici comporte les 14 items suivants :

- SO : soins aux oeufs
- IO : inactivité en contact avec les oeufs
- SL : soins aux larves
- IL : inactivité en contact avec les larves
- SC : soins aux cocons
- IC : inactivité en contact avec les cocons
- IN : inactivité dans le nid
- ANN : activités non spécifiques dans le nid
- AAN : activités alimentaires dans le nid
- ADN : activités domestiques dans le nid
- GEN : garde à l'entrée du nid
- ISD : interactions sociales données dans le nid
- ISR : interactions sociales reçues dans le nid
- AE : activités à l'extérieur

A partir de l'échantillonnage obtenu à l'aide de 400 relevés photographiques, et qui correspond donc à un relevé toutes les 5 minutes, nous avons pris en compte simultanément :

- les profils comportementaux individuels obtenus à l'aide de ces 400 relevés photographiques, cet échantillonnage étant considéré comme le niveau de référence,
- et les profils comportementaux obtenus à l'aide d'un relevé photographique sur deux, puis d'un relevé sur quatre, d'un sur six, d'un sur huit et enfin d'un sur seize. Ceci correspond respectivement à un relevé toutes les 10, les 20, les 30, les 40 et les 80 minutes.

Pour la même période d'étude de la même colonie nous avons donc six niveaux de précision différents dans



l'échantillonnage auxquels correspondent six matrices Individus/Comportement.

Afin de mettre en évidence les modifications des profils comportementaux individuels induites par l'augmentation de la durée des intervalles (et la diminution corrélative du nombre de relevés) nous avons procédé de la façon suivante. Considérons l'ensemble des six fois vingt, c'est-à-dire 120, profils comportementaux individuels que nous définissons comme unités individuelles d'analyse : il va être possible, à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances (AFC), d'étudier comment se positionnent, entre elles, et par rapport aux 14 items comportementaux, ces 120 unités d'analyse. Le programme d'analyse utilisé, ANCORR, appartient à la bibliothèque ADDAD. Le résultat de cette AFC est illustré par la figure 2.

RESULTATS

Jusqu'au niveau "une photographie toutes les 30mn" nous remarquons une bonne stabilité des profils comportementaux individuels par rapport aux profils obtenus pour le niveau de référence. Dans tous les cas nous pouvons, en effet, caractériser très nettement :

- un individu lié aux IO et aux SO : la reine,
- un individu lié aux activités à l'extérieur : l'ouvrière 5,
- trois individus liés à la garde : les ouvrières 8 et 23 et surtout l'ouvrière 4,
- un individu, l'ouvrière NH, qui présente dans son profil à la fois des soins au couvain et des activités tournées vers l'extérieur,
- un groupe lié aux soins aux larves et aux cocons,
- un groupe lié à l'inactivité et aux activités non spécifiques.

Pour les niveaux d'analyse correspondant à un relevé toutes les 40mn et toutes les 80mn, les profils comportementaux s'éloignent sensiblement des profils du niveau de référence. Cependant les tendances générales se maintiennent quant à la position relative des individus pris à un même niveau d'analyse.

CONCLUSION

Les problèmes d'échantillonnage temporel sont des problèmes rencontrés par beaucoup d'éthologistes. La comparaison des données obtenues à l'aide de différentes techniques d'échantillonnage a fait l'objet de travaux qui ont montré que la technique choisie pouvait modifier les données recueillies et donc biaiser les études comparatives (POWELL et coll., 1975; DUNBAR, 1976).

Dans le cas de cette étude préliminaire, les résultats obtenus vont nous permettre d'appréhender plus facilement

les études comparatives lorsque, pour des raisons techniques, la standardisation de l'échantillonnage n'est pas envisageable. Il nous est déjà possible de considérer, au vu de ces résultats, que les données jusqu'à présent recueillies sur différentes sociétés de fourmis, appartenant à différentes espèces, en utilisant des intervalles différents, sont pour la plupart comparables.

La suite de cette recherche, actuellement en cours, a pour objectif d'utiliser des intervalles de plus en plus courts pour déterminer à quel niveau l'incidence sur les profils obtenus disparaîtra. Ceci nous permettra, pour le matériel étudié ici, les sociétés de fourmis, d'appréhender l'échantillonnage le plus représentatif de la réalité.

Remerciements : Nous tenons à remercier Y. Leclerc pour son aide technique.

.....

Figure 2 : Nous n'avons retenu que les deux premiers axes de l'AFC qui correspondent à près de 80% de la variance totale. Pour des raisons de lisibilité la partie centrale a été agrandie (échelle x2).

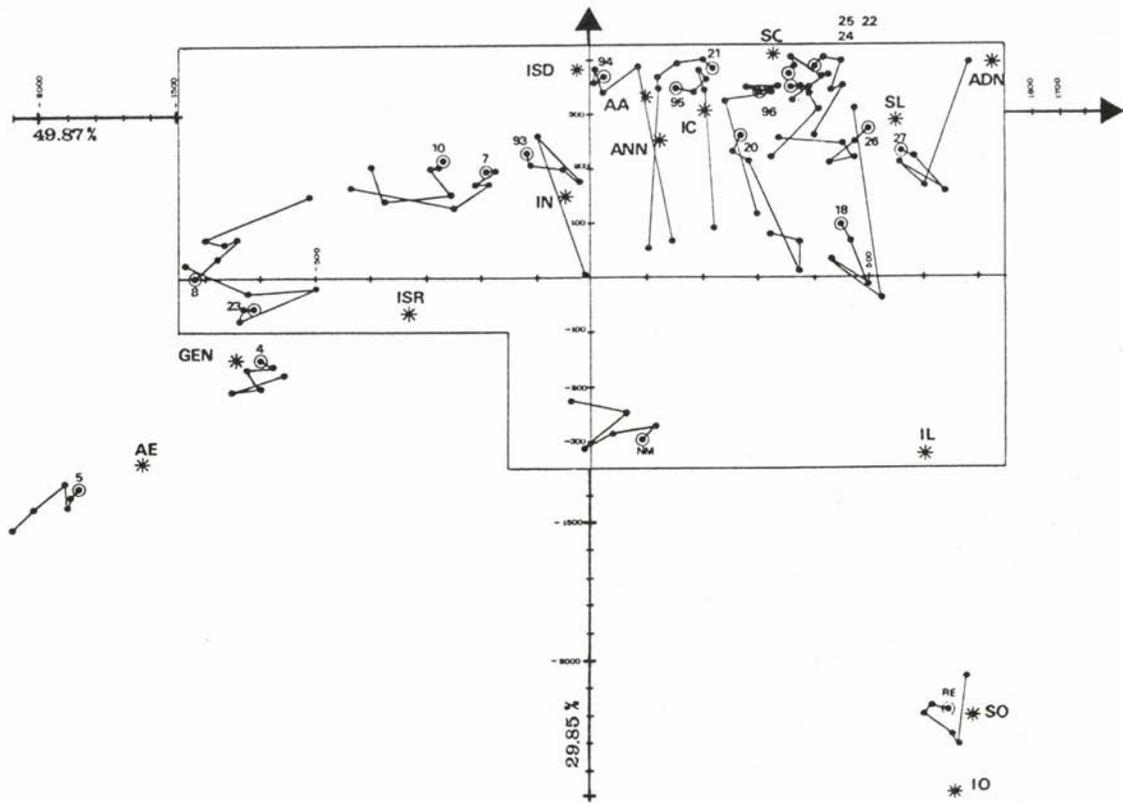
Chacun des 14 items comportementaux est représenté par une astérisque.

Chaque point reporté sur la figure positionne ce que nous avons défini comme une "unité individuelle d'analyse" (U.I.A), chacune correspondant à un profil comportemental individuel pour l'un des six niveaux d'analyse.

Si l'on considère, par exemple, le cas de l'individu marqué R, la reine :

- le point cerclé positionne l'U.I.A correspondant au profil comportemental de la reine pour le niveau "un relevé toutes les 5mn", c'est-à-dire le niveau de référence,
- le point suivant, relié par un segment au précédent, positionne l'U.I.A correspondant au profil comportemental de la reine pour le niveau "un relevé toutes les 10mn",
- et ainsi de suite jusqu'au sixième point qui correspond au profil comportemental de la reine pour le niveau "un relevé toutes les 80mn".

Les U.I.A sont représentées de la même façon pour les 20 individus étudiés.



REFERENCES

- ALTMANN J., 1974. - Observational study of behavior : sampling methods. Behaviour, 49, 221-267.
- BERTIN J., 1977. - La graphique et le traitement graphique de l'information. Flammarion, Paris, 223 pp.
- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J-P., LECLERC Y., GOODALL G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. Behav. Proc., 13, 237-249.
- CORBARA B., LACHAUD J-P., FRESNEAU D., 1986. - Organisation sociale d'une fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger : comparaison de deux méthodes d'enregistrement. Act. Coll. Ins. Soc., 3, 153-162.
- CORBARA B., LACHAUD J-P., FRESNEAU D., 1988. - Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae), Ethology, sous presse.
- DANTAS DE ARAUJO C., FRESNEAU D., LACHAUD J-P., 1988. - Résultats préliminaires sur l'éthologie de *Dinoponera quadriceps*. Actes Coll. Ins. Soc., 4, ce volume.
- DUNBAR R.I.M., 1974. - Some aspects of research design and their implications in the observational study of behaviour. Behaviour, 58, 78-98.
- HUTT S.J., HUTT C., 1974. - Direct observation and measurement of behavior. Charles C. Thomas, Springfield, Ill., 224 pp.
- LACHAUD J-P., FRESNEAU D., CORBARA B., 1988. - Mise en évidence de sous-castes comportementales chez *Amblyopone pallipes*. Actes Coll. Ins. Soc., 4, ce volume.
- LENOIR A., 1979. - Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. Bull. Biol. Fr. Belg., 113, 79-314.
- POWELL J., MARTINDALE A., KULP S., 1975. - An evaluation of time-sampling measures of behavior. J. Appl. Behav. Analysis, 8, 463-469.
- SLATER P.J.B., 1978. - Data collection. In : Quantitative Ethology. Colgan P. (ed.), pp. 7-24, John Wiley, New York.

FLEXIBILITE DU REPERTOIRE COMPORTEMENTAL CHEZ
LES OUVRIERES MAJOR DE PHEIDOLE PALLIDULA

par

A. AARAB, J-P LACHAUD & D. FRESNEAU

*Lab. d'Ethologie et Sociobiologie, UA CNRS n°667,
Univ. Paris XIII, Av. J.B. Clément, Villetaneuse 93430 (France)*

Résumé : L'utilisation d'une méthode d'enregistrement prenant en compte la pondération des observations réalisées sur les deux sous-castes rencontrées chez Pheidole pallidula permet de formuler des conclusions très différentes de celles auxquelles conduisent les enregistrements traditionnels, où le nombre d'observations réalisées est proportionnel à la taille de chaque sous-caste. L'écart entre le répertoire des minor et des major est réduit de moitié en équilibrant le nombre d'enregistrements (500) effectués sur chaque groupe. Cet écart tend, par ailleurs, à s'annuler au fur et à mesure que la proportion des ouvrières major augmente dans la société. Cette remarquable flexibilité comportementale manifestée par les major lors des régulations sociales traduit leur aptitude à pouvoir se comporter de façon comparable aux minor, au moins en ce qui concerne le type d'actes réalisés.

Mots-clés : Pheidole, flexibilité comportementale, répertoire comportemental, régulation sociale.

Summary : Behavioral repertoire flexibility for major workers of Pheidole pallidula.

The traditional method of recording the behavior of ants of the species Pheidole pallidula, is based on sampling the behavior of the workers of the two sub-castes a number of time proportional to the relative number of workers in each sub-caste. The use of our method which involves weighting the observations for the two groups according to the number of workers yielded very different conclusions. When an equal number of recordings were obtained for each sub-caste (500), the difference in the behavioral repertoire between majors and minors was only half of that obtained by using traditional methods. Furthermore, this difference is inversely related to the ratio of majors in the colony. This remarkable behavioral flexibility shown by the majors as a consequence of social regulation reveals

their ability to behave in a comparable way to minors, at least as concerns the types of observed behaviors.

Key words : Pheidole, behavioral flexibility, behavioral repertoire, social regulation.

INTRODUCTION

L'analyse de la littérature concernant l'étude du comportement chez les insectes sociaux révèle l'existence de lacunes énormes sur le plan méthodologique, lacunes qui, dans bien des cas, aboutissent à une vision trop partielle et parfois même totalement erronée de certains phénomènes. C'est notamment le cas en ce qui concerne la division du travail entre sous-castes comportementales (voir Jaisson et coll., 1987) et de façon encore plus évidente entre sous-castes morphologiques.

Tous les auteurs ayant jusqu'à présent travaillé sur le comportement d'espèces dimorphiques telles que celles du genre Pheidole s'accordent à dire qu'à l'exception de la trophallaxie il n'existe pas de recouvrement entre les répertoires comportementaux des deux sous-castes morphologiques (voir notamment Wilson, 1976, 1984 ; Calabi et coll., 1983 ; Wilson et Hölldobler, 1985). Les ouvrières minor sont généralement considérées comme spécialisées dans les activités de soin au couvain et les activités domestiques tandis que les ouvrières major seraient spécialisées dans le découpage des graines, le stockage abdominal de nourriture et la défense de la société.

Malgré l'unanimité de ces auteurs, ces résultats peuvent néanmoins paraître suspects si l'on considère que, dans toutes ces études qui visent à comparer deux groupes de taille très inégale, le moins peuplé de ces deux groupes (qui correspond toujours à celui des major) est également toujours celui qui totalise, et de très loin, le moins d'observations. En toute logique, ceci doit forcément conduire à minimiser les chances de mettre en évidence la réalisation par ce groupe d'actes peu fréquents. De plus, ces conclusions ne tiennent pas compte de la plasticité comportementale manifestée par les deux sous-castes lors des régulations sociales, ou du moins, le plus souvent, en sous-estiment l'amplitude.

MATERIEL ET METHODES

Afin de vérifier l'importance du facteur "nombre d'observations" dans la détermination du répertoire comportemental, nous avons décidé d'enregistrer, chez l'espèce dimorphique Pheidole pallidula, le comportement de ses deux sous-castes ouvrières selon deux protocoles différents :

- Dans un premier temps, nous avons respecté une stricte proportionnalité entre la taille de cha-

que sous-caste et le nombre d'observations réalisées pour chacune d'elles : compte tenu de la proportion naturelle qui est de l'ordre de 12% de major pour 88% de minor (Bonpart, 1964), sur un total de 1000 observations obtenues pour chaque lot, 120 portaient sur les major et 880 sur les minor.

- Dans un second temps, nous avons pondéré les enregistrements de façon à obtenir le même nombre d'observations pour les deux sous-castes (soit 500 observations pour chacune de ces deux sous-castes).

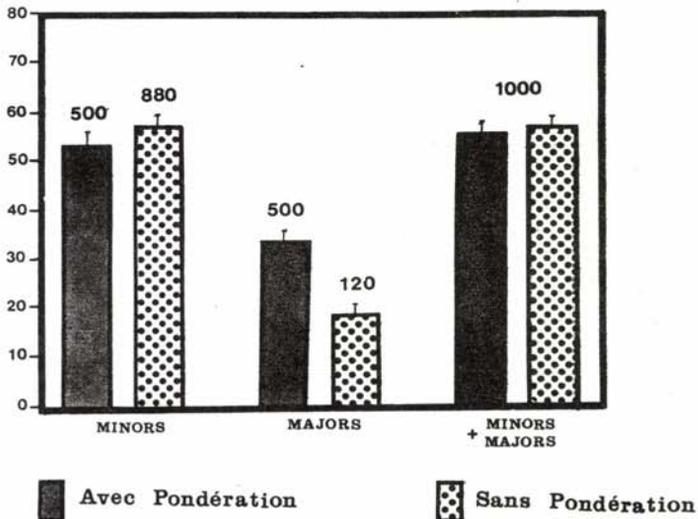


Figure 1 : Influence du nombre d'enregistrements sur la taille du répertoire des sous-castes ouvrières chez *Pheidole pallidula*. Les enregistrements "sans pondération" ont été réalisés proportionnellement à la quantité d'ouvrières constituant chacune des sous-castes (12% de major - 88% de minor). Les enregistrements "avec pondération" ont été réalisés de façon à obtenir le même nombre de pointages sur chacune des deux sous-castes.

Un lot de 7 nids expérimentaux de 50 ouvrières, sans reine mais pourvus d'une quantité fixe de couvain de toutes les classes (10 nymphes, 10 grandes larves, 10 petites larves et un petit amas d'oeufs), a été constitué en respectant le rapport major/minor rencontré dans la nature (6 major pour 44 minor par nid).

Les fourmis n'étant pas marquées individuellement, les observations ont été réalisées par pointages visuels en effectuant un balayage de toutes les chambres du nid ainsi que du monde extérieur de façon à éviter d'enregistrer plusieurs fois les mêmes individus.

Un second groupe d'expériences, visant à étudier la flexibilité du répertoire des ouvrières major en fonction de leur proportion (0%, 25%, 50%, 75%, 100%) au sein des nids, a été réalisé sur 5 autres lots de 7 nids chacun renfermant également 50 ouvrières sans reine mais pourvues de couvain.

RESULTATS

Les résultats mettent clairement en évidence (Fig. 1) l'importance du nombre d'observations dans la détermination de la taille du répertoire des ouvrières major qui croît avec celle de l'échantillonnage.

Si la taille du répertoire général, qui regroupe celui des major et des minor, ne se modifie pas (le nombre de pointages étant identique dans les deux cas), celle du répertoire des major subit, par contre, une variation importante, statistiquement très significative. En effet, le simple fait de passer de 120 observations par lot à 500 permet de doubler pratiquement leur répertoire comportemental qui passe en moyenne de 18 comportements à 33.

De même, dans le cas des ouvrières minor, et bien que les résultats ne soient pas statistiquement significatifs, on peut noter que le fait de passer de 500 observations à 880 tend également à augmenter le répertoire puisqu'on passe de 53 comportements en moyenne à 57.

En utilisant cette méthode d'enregistrement pondéré et en essayant de pousser notre étude plus loin, nous avons voulu analyser les effets dus à des modifications du rapport major/minor sur la taille du répertoire des major de façon à tester la capacité de ces derniers à répondre à une pression de régulation sociale. Cette question avait déjà été abordée sur d'autres espèces de Pheidole (P. quilelmi-muelleri, P. megacephala, et P. pubiventris : Wilson, 1984), mais sans tenir compte de la taille des lots ni de la pondération des observations.

Les résultats obtenus dans ce cas sont spectaculaires par rapport à tout ce qui avait été rapporté jusqu'à présent pour les diverses espèces de Pheidole étudiées.

En effet, lorsqu'on considère l'évolution de la taille du répertoire global de chacune des sous-castes (obtenu, pour chaque rapport des sous-castes, à partir de la compilation de l'ensemble des observations enregistrées sur les 7 nids de chaque lot, voir figure 2), on constate que la différence de taille des répertoires entre minor et major tend à s'annuler au fur et à mesure que la proportion relative de chaque sous-caste augmente dans les nids.

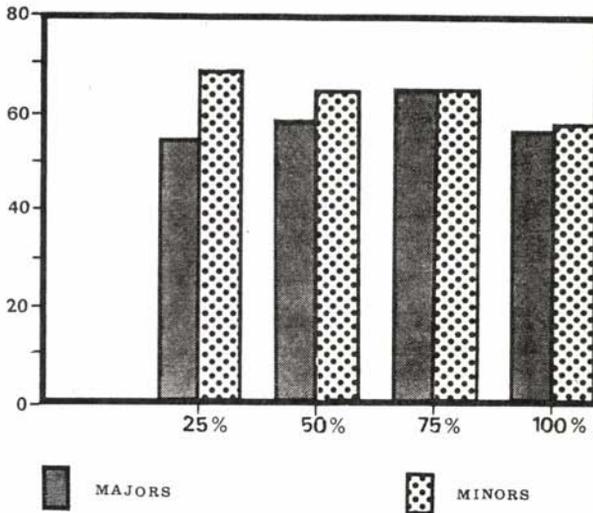


Figure 2 : Evolution, chez *Pheidole pallidula*, de la taille du répertoire global des major et de celui des minor en fonction de la proportion relative de ces sous-castes dans les nids expérimentaux. Les répertoires globaux ont été obtenus par compilation des répertoires enregistrés sur les 7 nids composant chacun des lots servant à tester un rapport major/minor différent.

De façon tout aussi significative, on peut noter que lorsqu'on constitue des lots composés à 100% de major ou à 100% de minor, les tailles des répertoires des deux sous-castes deviennent pratiquement identiques (56 items comportementaux pour les major contre 58 pour les minor). Encore plus important est le fait qu'à l'exception de deux comportements présentés uniquement par les ouvrières minor (à un taux extrêmement faible d'ailleurs) et des comportements liés à la présence simultanée obligatoire des deux sous-castes (par exemple : "major donne une trophallaxie à une minor" ou "minor reçoit une toilette d'une major"), le recouvrement des répertoires est total.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Pour une proportion de major correspondant aux valeurs observées dans la nature, si la différence de taille entre les répertoires des deux sous-castes ouvrières reste importante et bien réelle comme le laissaient apparaître les résultats antérieurs concernant le genre *Pheidole*, son amplitude dépend néanmoins, dans une grande mesure, du nombre

d'observations réalisées sur chacune de ces sous-castes. On arrive en effet à réduire de moitié l'écart entre les deux répertoires simplement en équilibrant le nombre d'enregistrements réalisés sur chaque groupe.

Bien que le recouvrement entre les répertoires comportementaux des minor et des major soit habituellement considéré comme nul, on se rend compte que les major présentent, en fait, une flexibilité comportementale tout à fait remarquable qui traduit leur aptitude latente à pouvoir se comporter de façon comparable aux minor, tout au moins en ce qui concerne le type d'actes réalisés.

Ces résultats sont bien loin de ceux rapportés dans la bibliographie pour les espèces du genre Pheidole et, plus généralement, pour les espèces dimorphiques. Encore faut-il préciser que la méthodologie utilisée ici peut introduire certains biais, comme par exemple la surestimation de la fréquence de réalisation de certains comportements enregistrés, notamment pour les major. Ces biais, qui n'interviennent en rien dans la taille des répertoires comportementaux mis en évidence, ne doivent cependant pas être négligés lorsque l'on veut établir l'éthogramme quantitatif de l'espèce. L'important reste finalement de ne pas vouloir, à toute force, faire dire à une expérience ce que la méthodologie utilisée ne lui permet pas de conclure, ce qui malheureusement est trop souvent le cas dans les travaux portant sur le comportement des insectes sociaux.

REFERENCES

- BONPART H., 1964. - Recherches préliminaires sur la biologie de Pheidole pallidula (Nyl.) (Hymenoptera, Formicoidea, Myrmicidae). Thèse 3^{ème} cycle, Toulouse, 155 pp.
- CALABI P., TRANIELLO J.F.A., WERNER M.H., 1983. - Age polyethism: its occurrence in the ant Pheidole hortensis and some general considerations. Psyche, 85, 395-412.
- JAISSON P., FRESNEAU D., LACHAUD J.P., 1988. - Individual traits of social behavior in ants. In : Interindividual Behavioral Variability in Social Insects. Jeanne R.C. (ed.), Westview Press, Boulder, Colorado, sous presse.
- WILSON E.O., 1976. - The organization of colony defense in the ant Pheidole pallidula Mayr (Hymenoptera, Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 1, 63-81.
- WILSON E.O., 1984. - The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus Pheidole (Hymenoptera : Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 17, 35-37.
- WILSON E.O., HOLLOBLER B., 1985. - Caste-specific techniques of defense in the polymorphic ant Pheidole embolopyx (Hymenoptera : Formicidae). Ins. Soc., 32, 3-22.

MISE EN EVIDENCE DE SOUS-CASTES COMPORTEMENTALES

CHEZ AMBLYOPONE PALLIPES

par

J.P.LACHAUD, D.FRESNEAU & B.CORBARA

Lab. d'Ethologie et Sociobiologie, UA CNRS n°667, Univ. Paris XIII
Avenue J.B. Clément, Villetaneuse 93430 (France)

Résumé : Sur la base de certains critères comportementaux, les Amblyopone n'apparaissent pas aussi primitives du point de vue de leur organisation sociale que ne le laisseraient penser certains travaux antérieurs. Contrairement aux idées couramment admises pour ce genre de la sous-famille des Ponerinae, l'analyse individuelle, chez Amblyopone pallipes, des profils comportementaux de tous les membres de la société montre clairement l'existence d'une réelle division du travail. Malgré une grande hétérogénéité à l'intérieur des sous-castes comportementales mises en évidence, le degré de spécialisation qui les caractérise apparaît aussi important que celui rencontré chez d'autres espèces de Ponerinae considérées comme beaucoup plus évoluées.

Mots-clés : Amblyopone, organisation sociale, sous-castes comportementales, évolution.

Summary : Demonstration of behavioral sub-castes in Amblyopone pallipes.

With reference to certain behavioral criteria, the Amblyopone do not appear as primitive as suggested by certain earlier work. In contrast to the usually accepted beliefs concerning this genus of the ponerine sub-family, individual analysis of behavioral profiles clearly reveals a real division of labor in Amblyopone pallipes. Despite a significant degree of variability within the identified behavioral sub-castes, their distinctive degree of specialization is just as marked as is observed in other purportedly more evolved species of ponerines.

Key words : Amblyopone, social organisation, behavioral sub-castes, evolution.

INTRODUCTION

Les Ponerinae du genre Amblyopone sont considérées, avec les Myrmecia et les Nothomyrmecia, parmi les fourmis les plus primitives tant du point de vue anatomique que du point de vue de la structure de leurs sociétés. D'après Traniello (1978), chez A. pallipes cet aspect primitif se traduit par l'absence de polyéthisme d'âge et il va même jusqu'à considérer que cette espèce ne possède pas une réelle division du travail, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de véritable spécialisation de certaines ouvrières dans des tâches bien définies : "This lack of a well-defined division of labor in Amblyopone appears to be an extremely primitive character and may provide insight into the basic theme of sociality in ancestral ants".

Compte tenu de la faiblesse des arguments présentés par cet auteur pour mettre en évidence un fait aussi original, nous avons voulu vérifier cet aspect de leur organisation sociale en analysant le comportement individuel de tous les membres de la société.

MATERIEL ET METHODES

Amblyopone pallipes est une espèce endogée que l'on rencontre typiquement dans les zones froides, humides et boisées (Brown, 1960), et dont les nids paraissent être polycaliques (Wheeler, 1900 ; Traniello, 1982). Chaque unité est de taille très réduite, sa composition dépassant rarement une vingtaine d'individus et la polygynie y est fréquente (environ dans la moitié des cas). Les sociétés récoltées au Canada en septembre 1986 ont été étudiées au laboratoire dans des nids en plâtre où l'humidité était maintenue élevée. Ces nids étaient connectés avec un monde extérieur où étaient déposées les proies (Myriapodes).

Le comportement et la localisation de chaque fourmi, marquée individuellement, ont été relevés toutes les 1/2 heures sur une période de 3 jours suivant une méthode photographique automatisée (Corbara et coll., 1986). Les enregistrements ont été réalisés sur 3 sociétés possédant suffisamment de larves et d'oeufs et dont une seule contenait des cocons. Nous ne présentons ici que les résultats obtenus à partir de la société la plus complète, portant sur 2148 relevés individuels. Cette société était composée d'une reine, d'une femelle désailée et de 8 ouvrières.

L'objet de notre étude n'étant pas d'établir un répertoire comportemental exhaustif pour cette espèce (voir celui présenté par Traniello, 1982), nous n'avons retenu que 16 catégories comportementales pouvant chacune regrouper plusieurs actes comportementaux apparentés (par exemple les soins au couvain regroupent les léchages, transports et explorations et les activités à l'extérieur recouvrent la recherche de nourriture, la chasse et le transport de nourriture).

RESULTATS ET DISCUSSION

Le dendrogramme obtenu à la suite d'une analyse par classification hiérarchique (fig. 1) montre qu'il existe une spécialisation fonctionnelle bien marquée des différents individus qui se répartissent en quatre sous-castes comportementales.

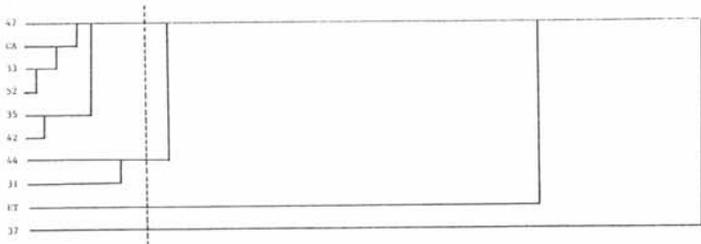


Figure 1 : Dendrogramme des individus regroupés d'une société d'*Amblyopone pallipes* obtenu par une analyse de classification hiérarchique (CAH2CO). La reine correspond à l'individu "ET" et la femelle désailée à l'individu "CA".

Cette division du travail entre les membres de la société apparaît cependant plus nettement lorsqu'on regarde le sociogramme (fig. 2) obtenu pour cette colonie d'*A. pallipes*.

Les quatre groupes, qui apparaissent en colonne sur ce sociogramme, se caractérisent de la manière suivante :

- Le groupe 1 est constitué par la reine ("ET") qui se distingue très nettement des autres individus de la société par sa très forte spécialisation sur les soins aux larves, que ceux-ci soient actifs (SL) ou passifs (IL), et par un désengagement total vis-à-vis des activités domestiques (ADN) et alimentaires (AA), de la garde (GEN) et des activités extérieures (EE). De plus, si elle reçoit des toilettes (ISR), elle n'en donne aucune (ISD nul).
- Le groupe 2 est composé de 2 individus ("44" et "31") assez hétérogènes qui jouent le rôle d'intermédiaires. Leur profil est caractéristique des généralistes effectuant un peu de toutes les tâches aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur, notamment pour la fourmi "31" qui est fortement spécialisée dans l'approvisionnement. Ces deux fourmis assez fortement spécialisées dans les interactions sociales, le sont également dans les soins aux larves.

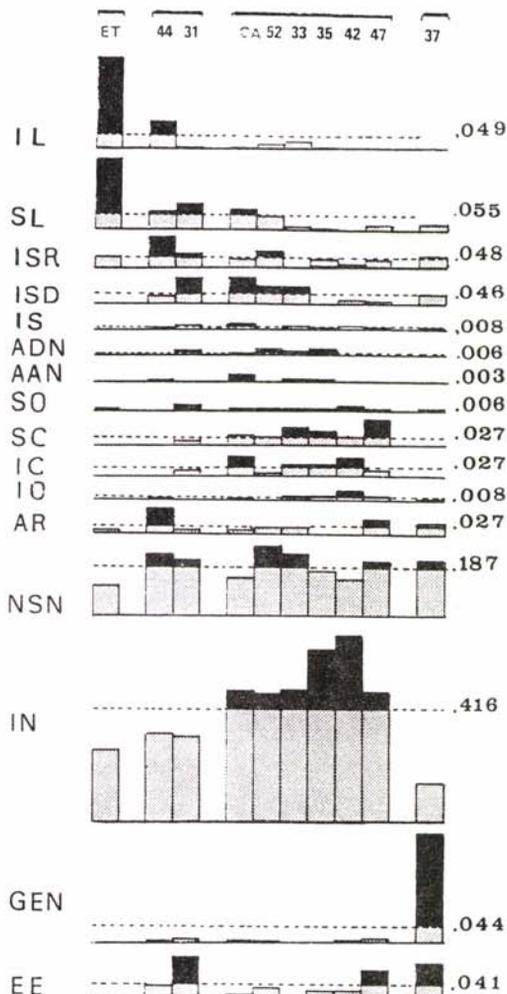


Figure 2 : Sociogramme d'une société d'*Amblyopone pal-lipes*. La représentation utilisée ici est dérivée d'une méthode de représentation graphique mise au point par Bertin (1977). Les 4 groupes définis par l'analyse de classification hiérarchique ont été reportés en colonnes où sont présentés les profils comportementaux de chaque individu. Les comportements sont eux présentés en ligne. Pour chaque comportement, toute valeur dépassant la valeur moyenne (chiffres présentés à droite du graphique) qui correspond à ce que serait la répartition de ce comportement si tous les individus étaient homogènes, est figurée en noir et traduit finalement une spécialisation sur cette tâche. Par permutation des lignes et des colonnes nous avons essayé de diagonaliser ces spécialisations depuis les soins au couvain jusqu'aux activités extérieures.

- Le groupe 3 est composé de façon relativement homogène par rapport au reste de la société de 6 individus généralistes ("CA", "52", "33", "35", "42" et "47") qui assurent l'essentiel des activités domestiques et des activités alimentaires et se caractérisent surtout par une forte spécialisation sur les soins aux oeufs et aux cocons. Il est à noter que la femelle désailée ("CA") appartient à ce groupe qui est, de très loin, le plus inactif de la société.
- Le groupe 4 enfin, est constitué d'un seul individu ("37") spécialisé dans la garde (dont il effectue, à lui seul, la presque totalité à l'échelle de la société) et spécialisé également dans les activités à l'extérieur.

D'une façon générale, et comme le fait remarquer Traniello (1978), on peut constater que par rapport à d'autres sociétés de Ponerinae (Ectatomma, Neoponera, Pachycondyla) dont nous avons déjà étudié l'organisation sociale par les mêmes techniques, l'hétérogénéité à l'intérieur d'un même groupe fonctionnel semble beaucoup plus importante. Cette hétérogénéité se traduit au niveau de la réalisation du sociogramme (fig. 2) par la difficulté à obtenir une nette diagonalisation des spécialisations fonctionnelles. L'essentiel de la société apparaît composé d'individus capables de réaliser, à des degrés plus ou moins variables, n'importe quelle tâche.

Ce "remarquable degré de plasticité comportementale" (Traniello, 1978) se rapproche beaucoup en fait de celui rencontré dans les fondations d'autres espèces, comme E. ruidum (Lachaud et Fresneau, 1987 ; Corbara et coll., 1987), et on peut se demander s'il correspond réellement à une caractéristique propre aux Amblyopone et en relation avec leur statut "primitif" ou bien s'il n'est qu'une conséquence de la très faible taille de la société. L'analyse comparative de certaines autres espèces à effectifs aussi réduits, comme certaines Hypoponera par exemple, serait intéressante pour lever cette ambiguïté.

Si l'on considère le comportement des soigneuses de larves ("44" et "31"), on doit admettre que l'organisation sociale d'A. pallipes présente des aspects relativement primitifs. En effet, contrairement aux autres espèces où les soigneuses sont toujours sédentaires dans le nid, on remarque que les deux meilleures soigneuses, tout en réalisant des performances élevées sur les soins au couvain, présentent également des performances élevées en ce qui concerne les activités à l'extérieur, notamment dans le cas de la fourmi "31".

Par contre, si l'on considère d'autres aspects de l'organisation sociale, le caractère primitif de cette espèce devient beaucoup moins évident. Ainsi la division du travail, loin d'être absente comme le concluait un peu trop

rapidement Traniello (1978), est non seulement présente, permettant de définir des sous-castes comportementales caractérisées par une spécialisation fonctionnelle sur certains comportements, mais de plus ces spécialisations fonctionnelles sont tout aussi importantes que celles mises en évidence chez les autres espèces de Ponerinae que nous avons étudiées, notamment en ce qui concerne les soins au couvain et la garde. Par ailleurs, le comportement des reines, centré presque exclusivement sur les soins aux larves, est très proche de celui rencontré chez certaines Ponerinae considérées comme plus évoluées, et semble renforcer cette idée. En effet, le profil comportemental des reines d'A. pallipes présente davantage de similitude avec celui des reines peu actives d'Ectatomma (Fresneau et coll., 1982 ; Corbara et coll., 1986) qu'avec celui des reines d'espèces moins évoluées telles que celles du genre Neoponera (Fresneau et coll., 1982 ; Fresneau, 1984 ; Perez Bautista et coll., 1985) qui s'investissent partiellement dans les tâches diverses réalisées à l'intérieur du nid.

Il apparaît donc, au moins sur la base de ces critères comportementaux, que les Amblyopone ne sont peut-être pas aussi primitives sur le plan de leur organisation sociale qu'on a bien voulu le croire jusqu'à présent. D'autres vérifications, mais concernant le polyéthisme d'âge cette fois, seraient peut-être intéressantes à envisager et permettraient de nuancer certaines des conclusions que l'on croyait définitives pour ce genre.

Remerciements : Nous tenons à remercier P. Jaisson qui a effectué les récoltes au Canada.

REFERENCES

- BERTIN J., 1977. - La graphique et le traitement graphique de l'information. Flammarion, Paris, 223 pp.
- BROWN W.L., 1960. - Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 122, 230 pp.
- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.P., LECLERC Y., GOODALL G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. Behav. Processes, 13, 237-249.
- CORBARA B., LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1987. - The genesis of the society : a natural model of social regulation. In: Chemistry and Biology of Social Insects. Eder J. et Rembold H. (eds.), pp. 128, Verlag J. Peperny, München.
- FRESNEAU D., 1984. - Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive : Neoponera obscuricornis (Hym., Formicidae, Ponerinae). Ins. Soc., 31, 387-402.

- 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.), vol. 1, pp. 129-155, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1987. - An approach to some aspects of social regulation in primitive ants. In : From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M. et Deneubourg J.L. (eds.), Experientia Supp., 54, pp. 197-218, Birkhäuser Verlag, Basel.
- PEREZ BAUTISTA M., LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1985. - La division del trabajo en la hormiga primitiva Neoponera villosa (Hymenoptera, Formicidae). Folia Entomol. Mex., 65, 119-130.
- TRANIELLO J.F.A., 1978. - Caste in a primitive ant : absence of age polyethism in Amblyopone. Science, 202, 770-772.
- TRANIELLO J.F.A., 1982. - Population structure and social organization in the primitive ant Amblyopone pallipes (Hymenoptera : Formicidae). Psyche, 89, 65-80.
- WHEELER W.M., 1900. - The habits of Ponera and Stigmatomma. Biol. Bull., 2, 43-69.

PREMIERS RESULTATS SUR L'ETHOLOGIE D'UNE FOURMI

SANS REINE : DINOPONERA QUADRICEPS

par

C.DANTAS DE ARAUJO, D.FRESNEAU & J-P LACHAUD

Lab. d'Ethologie et Sociobiologie, UA CNRS n°667, Univ. Paris XIII,
Avenue J.B. Clément, Villetaneuse F-93430

Résumé : Les Ponerinae du genre Dinoponera sont caractérisées par l'absence de reines morphologiquement distinctes des ouvrières. Chez D. quadriceps, l'organisation sociale des colonies reprend cependant un schéma classique chez les fourmis : une ouvrière fécondée assure la reproduction et présente un profil comportemental très proche de celui que l'on connaît chez les reines de Ponerinae, à la fois inactives et soigneuses. L'absence de caste reine est toutefois à l'origine d'une compétition aboutissant à des rituels d'agression entre plusieurs ouvrières qui partagent la même aptitude à pondre. Cette particularité, exceptionnelle chez les Formicidae, fait de D. quadriceps un modèle particulièrement intéressant pour les études concernant l'organisation des sociétés.

Mots clés : Ponerinae, organisation sociale, ergatogynes.

Summary : First results on the ethology of a queenless ant : Dinoponera quadriceps.

The ponerine ants of genus Dinoponera are characterized by the lack of a female caste morphologically distinguishable from the workers. However, we observed a classical pattern with regard to the social organization of D. quadriceps : one fertilized worker carrying out the reproductive function and showing a behavioural profile similar to those previously encountered in other ponerine queens. The egg-layer worker establishes its dominance between other potential egg-layers by aggressive rituals. On the basis of these characteristics, D. quadriceps is an interesting model for the studies of social organization.

Key words : Ponerinae, social organization, ergatogynes.

INTRODUCTION

Chez les fourmis, la séparation radicale en deux castes de femelles : les reproductrices et les neutres, est à la base de l'organisation de la société. Ce schéma, qui est la règle générale, souffre cependant de quelques exceptions que l'on rencontre principalement dans les sous-familles primitives.

L'approche éthologique de l'organisation sociale de l'une d'entre elles, celle des Ponerinae, nous a permis de montrer que les reines qui sont morphologiquement proches des ouvrières ont une certaine propension à participer activement à des activités normalement réservées aux ouvrières (Fresneau et coll., 1982 ; Perez-Bautista et coll., 1985). Dans les sociétés adultes, les tâches fondamentales sont en effet réalisées par des groupes fonctionnels d'individus spécialisés dans l'approvisionnement, les tâches domestiques ou les soins au couvain, et c'est souvent parmi les soigneuses d'oeufs ou de larves que l'on rencontre les reines chez les Ponerinae inférieures.

Inversement, l'exclusion des ouvrières de la fonction reproductrice n'est pas non plus sans exception et certaines espèces de Ponerinae ont la capacité de former des sociétés sans reine où des ouvrières fécondées font office de reproductrices. Il en est ainsi dans les genres Rhytidoponera (Haskins et Whelden, 1965), Diacamma, Leptogetys, Streblognathus, Dinoponera (Haskins et Zahl, 1971) et Ophthalmopone (Peeters, 1982). Si ces faits sont maintenant bien établis, on ignore toutefois encore tout du comportement social de ces ouvrières reproductrices (appelées "ergatogynes" par Haskins et Zahl, 1971, ou encore "gamergates" par Peeters et Crewe, 1985) et des conséquences de ce phénomène sur l'organisation sociale des colonies.

C'est pour apporter les premières réponses à ces questions que nous rapportons ici les résultats de l'étude d'une de ces espèces : Dinoponera quadriceps.

Exclusivement distribuées en Amérique du Sud, notamment au Brésil (Kempf, 1971), les Dinoponera seraient, selon Carpenter (1930), d'origine très ancienne et constitueraient une des reliques d'un complexe Ponerioïde archaïque. Peu d'informations sont rapportées concernant ce genre : les sociétés sont exclusivement constituées d'ouvrières monomorphes de très grande taille et la dissémination des colonies (Overal, 1980) s'effectue par bouturage à partir d'une société mère selon un mode de recrutement en "tandem", très commun chez les Ponerinae.

MATERIEL ET METHODES

Trois colonies ont été récoltées dans l'état de Sergipe au nord-est du Brésil. Elles comprenaient 20, 58 et 62 ouvrières réparties dans plusieurs chambres situées entre 0,2 m et 1 m de profondeur. La structure du nid est très

simple : toutes les chambres communiquent dans une galerie unique située généralement au pied d'un grand arbre.

D'un élevage particulièrement délicat, les colonies ont été installées au laboratoire dans des nids en plâtre où les chambres étaient disposées de chaque côté d'un couloir central afin de respecter, dans la mesure du possible, la disposition naturelle du nid. Une nourriture variée (essentiellement constituée de morceaux d'arthropodes fraîchement tués) a été renouvelée journalièrement dans l'aire de chasse. Une période d'acclimatation de trois mois nous a permis de mieux connaître le cycle biologique de développement et de marquer individuellement toutes les fourmis.

L'étude éthologique a été conduite selon la méthode décrite par Corbara et coll. (1986). Le comportement et la localisation de chaque fourmi ont été relevés toutes les 30 minutes durant 6 jours à l'aide d'enregistrements photographiques automatisés. Ces observations ont été complétées par des observations visuelles et des enregistrements vidéo.

RESULTATS

Les observations réalisées durant la période préliminaire nous ont permis de constater que l'activité de D. quadriceps est essentiellement nocturne et se répartit entre 17:00H et 09:00H. Dans le nid, les larves et les cocons sont répartis de façon assez homogène entre les différentes chambres. Les oeufs, regroupés en paquets, sont concentrés dans une chambre et ont rarement excédé 40 unités dans les nids les plus peuplés, dénotant ainsi une fécondité très faible. Le développement du couvain est extrêmement lent : les larves n'éclosent qu'au bout de 10 jours en moyenne et leur développement s'effectue en 38 jours. La nymphose se réalise en 52 jours chez les ouvrières et en 61 jours pour les mâles. Ces derniers ne peuvent émerger seuls de leur cocon, ce qui n'est pas le cas des jeunes ouvrières, un caractère considéré par Le Masne (1953) comme primitif chez les fourmis.

En ce qui concerne l'étude éthologique quantitative, nous avons choisi de ne rapporter ici que les résultats obtenus sur la société la plus stable qui comprenait 19 individus, 20 oeufs, 3 larves et 1 cocon. Les analyses ont porté sur 207 enregistrements, soit un total de 3933 pointages individuels. Ces relevés ont été répartis en fréquences sur une grille comportementale comprenant 13 catégories. Sur cette base les profils individuels ont été visualisés graphiquement (Figure 1). En ordonnant, par permutations successives, les lignes (comportements) et les colonnes (individus) on obtient une carte détaillée des spécialisations dans l'ensemble de la société. L'analyse de classification hiérarchique nous aide à clarifier l'interprétation en définissant 5 groupes de fourmis (représentés verticalement sur la figure 1) en fonction de la similarité de leur profil comportemental :

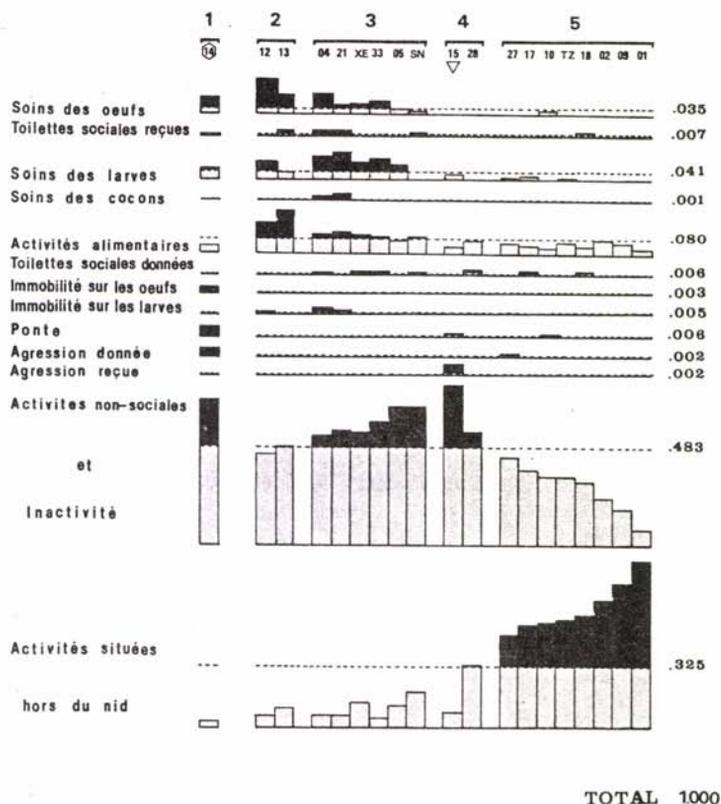


Figure 1 : Sociogramme d'une colonie de *Dinoponera quadriceps*. Les cinq groupes préalablement définis par une analyse de classification sont reportés en colonnes où nous avons détaillé les profils comportementaux de chaque individu qu'on peut lire verticalement. Les comportements sont présentés en ligne, on peut donc lire horizontalement les variations des performances individuelles. Pour chaque comportement la ligne en pointillés permet de visualiser le niveau moyen de fréquence qui correspond à la part de cette activité sur la totalité des pointages. Les portions d'histogramme dépassant cette norme sont marquées en noir, ce qui facilite la description des tendances dominantes du profil d'activité de chaque fourmi.

- Groupe 1 : constitué d'un seul individu ("14") très nettement séparé du reste de la société par l'analyse de classification hiérarchique. L'examen détaillé de son profil nous aide à comprendre pourquoi : cette ouvrière est largement inactive et stationne à proximité des oeufs qu'elle soigne ainsi que les larves, mais elle est aussi caractérisée par la ponte et les agressions ritualisées qu'elle dirige principalement vers une autre ouvrière du groupe 4. Cette ouvrière "14" est, selon toute vraisemblance, la reproductrice principale. Des analyses complémentaires, actuellement en cours, confirment que cette ouvrière stationne, dans 80 % des relevés, dans la chambre aux oeufs qu'elle partage avec les ouvrières soigneuses du groupe 2.
- Groupe 2 : constitué de 2 ouvrières ("12" et "13" spécialisées dans le soin aux oeufs et les activités alimentaires. L'ouvrière "12" stationne, le plus souvent, à proximité de la reproductrice dans la chambre aux oeufs.
- Groupe 3 : comprenant 6 ouvrières ("04", "21", "XE", "33", "06" et "SN") qui soignent principalement les larves et le cocon. Elles reçoivent sensiblement plus de toilettes sociales que les autres fourmis. Elles se différencient nettement des ouvrières du groupe 2 par un taux d'inactivité plus élevé.
- Groupe 4 : comprenant les ouvrières ("15" et "28") dont le statut est particulier. Ces ouvrières ne soignent pas le couvain et l'une d'entre elles la ("15") est essentiellement inactive (90 % de ses relevés) et est la cible privilégiée des attaques de la reproductrice principale ("14"). Cette qualité pourrait être rapprochée du fait que cette ouvrière a aussi manifesté quelques activités de ponte, mais nous ignorons si elle est fécondée.
- Groupe 5 : constitué de 8 ouvrières au profil très homogène. Toutes ces ouvrières effectuent de fréquentes sorties à l'extérieur du nid. La méthode d'enregistrement ne nous permet pas de préciser le détail de leur activité dans l'aire de chasse mais nous savons, par recoupement avec les observations visuelles, qu'elles assurent l'approvisionnement de la société.

Lorsqu'on examine la répartition collective des activités (fréquences marquées à droite sur la figure 1), on constate que la part réservée aux activités de soins au couvain est relativement faible (environ 7% du total). Il est par contre frappant de noter la part importante du service extérieur qui représente 32 % du total des relevés. Ce point distingue très nettement cette espèce des autres Ponerinae que nous avons déjà étudiées comme N. apicalis

(Lachaud et Fresneau, 1987) et E. ruidum (Corbara et coll., sous presse), d'autant plus que toutes les ouvrières, y compris la reproductrice, ont effectué épisodiquement des sorties à l'extérieur du nid.

DISCUSSION

L'organisation sociale de cette société de D. quadri-
ceps reprend le schéma classique du polyéthisme rencontré chez les Ponerinae, nous y avons retrouvé des soigneuses d'oeufs et de larves, des individus principalement inactifs et un groupe de pourvoyeuses. L'ouvrière reproductrice, à la fois soigneuse d'oeufs et inactive, présente un profil comportemental très proche de celui des reines de Ponerinae dont elle assure la fonction équivalente au niveau de la reproduction. Cette capacité semble néanmoins être partagée avec d'autres ouvrières dont nous ignorons cependant si elles sont fécondées. L'absence de reines serait à l'origine d'une compétition entre des ouvrières potentiellement reproductrices, compétition se traduisant par des interactions agonistiques. Nous avons en effet remarqué que la reproductrice dominante dirige invariablement des simulacres d'agression vers le (ou les) même(s) individu(s). L'analyse détaillée de documents video devrait nous permettre de préciser les différentes phases de la ritualisation de ces interactions qui rappellent les cas de hiérarchie de dominance décrits par Cole (1981) chez les ouvrières de Leptothorax allardycei. Très répandus chez les guêpes, les rituels de dominance entre membres d'une même société sont très rares chez les fourmis et il est vraisemblable que l'organisation sociale particulière rencontrée chez les espèces dépourvues de reine comme les Dinoponera, contribue à l'émergence de tels phénomènes.

REFERENCES

- CARPENTER F.M., 1930. - The fossil ants of North America. Bull. Mus. Comp. Zool., 70, 27-29.
- COLE B.J., 1981. - Dominance hierarchies in Leptothorax ants. Science, 212, 83-84.
- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.P., LECLERC Y. et GOODALL G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. Behavioural Processes, 13, 237-249.
- CORBARA B., LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1988. - Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant Ectatomma ruidum (Hymenoptera, Formicidae). Ethology, (sous presse).
- FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSON P., 1982. - Evolution of polyethism in ants : observational results and theories. In : Social Insects in the Tropics, Vol. 1,

- Jaisson P. (ed), pp. 129-155, Presses de l'Université Paris Nord.
- HASKINS C.P., WHELLEN R.M., 1965. - Queenlessness worker sibship, and colony versus population structure in the formicid genus Rhytidoponera. Psyche, 92, 87-112.
- HASKINS C.P., ZAHL P.A., 1971. - The reproductive pattern of Dinoponera grandis Roger (Hymenoptera, Ponerinae) with notes on the ethology of the species. Psyche, 78, 1-11.
- KEMPF W.W., 1971. - A preliminary review of the ponerine ant genus Dinoponera Roger (Hym., Formicidae). Studia Ent., 14, 369-392.
- LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1987. - An approach to some aspects of social regulation in primitive ants. In : From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M. et Deneubourg J.L. (eds), Experientia supp., 54, pp. 197-218, Birkhauser Verlag, Basel.
- LE MASNE G., 1953. - Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. Ann. Sc. Nat. Zool., 15, 1-56.
- OVERAL W.L., 1980. - Observations on colony founding and migration of Dinoponera gigantea. J. Georgia Entomol. Soc., 15, 467-469.
- PEETERS C.P., 1982. - The reproductive strategy of the ponerine Ophthalmopone berthoudi : an insight into the evolution of ant eusociality. In : The Biology of the Social Insects. Breed M.D., Michener C.D. et Evans H.E. (eds), pp. 220-221, Westview Press, Boulder.
- PEETERS C.P., CREWE R.W., 1985. - Worker reproduction in the ponerine ant Ophthalmopone berthoudi : an alternative form of eusocial organization. Behav. Ecol. Sociobiol., 18, 29-37.
- PEREZ-BAUTISTA M., LACHAUD, J.P., FRESNEAU D., 1985. - La division del trabajo en la hormiga primitiva Neoponera villosa (Hymenoptera, Formicidae). Folia Entomol. Mex., 65, 119-130.

LA PREDATION CHEZ PALTOTHYREUS TARSAUS
(FORMICIDAE - PONERINAE)

par

A. DEJEAN

Lab. d'Ethologie, Univ. Paris XIII, Av. J.B. Clément
F 93430 Villetaneuse

RESUME

La fourmi *P. tarsatus* est un prédateur généraliste présentant la particularité d'avoir deux spécialités. 1) La prédation des termites groupés est favorisée par une recherche concentrée et par la capture successive de 2 à 10 proies que l'ouvrière maintient entre ses mandibules. 2) La capture de très grosses proies, principalement des *Iules* géantes a lieu dans les interstices du sol. Elle est rendue possible par la pugnacité des ouvrières, leurs très grandes mandibules, l'efficacité du venin et le recrutement par piste chimique.

Mots clés : comportement prédateur, fourmi, Ponerinae.

SUMMARY

Prédation in *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae-Ponerinae)

The ant *P. tarsatus* is a generalist predator which has yet two specialities. 1) The predation upon termites in groups is favored by an area concentrated searching and by a successive capture of 2 to 10 prey that the worker holds between its mandibles. 2) The capture of very great prey, principally giant *Iules*, is made in crevices of the soil. This is possible thank to the pugnacity of the workers, their very great mandibles, the efficiency of their venom and their recruitment by chemic trail.

Key words : Predatory behaviour, ant, Ponerinae.

INTRODUCTION

Les études portant sur le système prédateur-proie font appel à 3 types de réactions, d'après Eveleigh et Chant (1981).

- 1) La Réaction du prédateur à la densité de la proie se divise en :
 - Réponse fonctionnelle qui établit une corrélation entre le taux de proies tuées et la densité en proies. Ce type d'étude permet dans certains cas d'obtenir des courbes sigmoïdes mettant en évidence l'apprentissage du prédateur.
 - Réponse numérique qui établit une variation de la densité du prédateur en fonction de celle des proies. Elle peut être reproductrice (fécondité du prédateur) ou aggrégative. Le recrutement chez les insectes sociaux illustre une forme très efficace de réponse numérique, toutefois limitée à 1 seule société.
- 2) La Réaction du prédateur à la distribution des proies.

Dans la nature, les prédateurs déploient une stratégie où ils consacrent plus de temps sur les zones favorables. Il peut y avoir attraction du prédateur par la proie (sons, kairomones) ou par le support de la proie (plante spécifique, émission de terpénoïdes par la plante attaquée). On rencontre une recherche concentrée sur les zones favorables chez les prédateurs de Pucerons (Curio 1976).

- 3) La Réaction du prédateur à sa propre densité n'est pas envisagée dans cette étude, (compétition entre sociétés homospécifiques).

On peut remarquer que la plupart des travaux effectués sur le système-prédateur-proie, qu'ils relèvent de recherches théoriques, fondamentales ou appliquées se réfèrent continuellement à des considérations éthologiques. C'est ainsi que j'ai entrepris une étude comparative de l'éthologie de la prédation chez les fourmis tropicales.

J'ai choisi *P. tarsatus* car il s'agit d'une Ponerinae très connue ("fourmi cadavre") présentant deux caractéristiques essentielles :

- Sa nidification est terricole avec de longues galeries souterraines débouchant directement sur les zones de chasse (Arnold 1925).
- Les ouvrières peuvent capturer successivement plusieurs termites fourrageant en groupe et les accumuler entre les mandibules pour les ramener au nid (Wheeler 1936).

MATERIEL ET METHODE

Ce travail a été effectué au Zaïre sur six sociétés.

- Sur le terrain, les aires de chasses sont quadrillées avec de la ficelle (15 cm de côté). Les relevés de longs parcours sont effectués approximativement sur des feuilles à l'échelle. Les relevés précis sont effectués sur des feuilles de plastique transparent posées sur des plaques de plexiglas, pourvues de taquets que l'on dispose sur le sol.
- Au laboratoire une société a été élevée dans deux tubes (nids de type Chauvin) disposés dans une aire de chasse de 110 x 110 cm, communiquant par 1 tube avec une autre aire de même dimension. Ces aires de chasse sont recouvertes d'un vitrage sur lequel on dépose des feuilles de plastique transparent pour le relevé de trajets. On calcule la vitesse de déplacement en cm/sec et l'indice de sinuosité $IS = \text{distance parcourue} / \text{distance à vol d'oiseau}$.
- L'étude de la capture des proies chez cette fourmi de grande dimension (plus de 2 cm) est directe.

RESULTATS

* - Différents types des Proies.

- Dans les débris rejetés au niveau de certains orifices des nids, on peut identifier des éléments d'exosquelettes de différents arthropodes. L'observateur est étonné par l'abondance des anneaux de Iules. Certains, ayant plus de 1cm de diamètre, appartenaient à des spécimens de grand taille on trouve aussi des têtes de termites, de fourmis, des têtes et thorax de coléoptères, d'orthoptères. etc...

- En 18 sorties (oct. 84 - juil. 85) nous avons relevé : 468 termites, 85 myriapodes dont 75 iules, 58 lépidoptères dont 55 chenilles, 29 orthoptères, 29 coléoptères, 10 araignées, que les ouvrières pourvoyeuses ramenaient au nid.

Les plus grosses proies (Iules, chenilles de Sphingidae mesurent 7 à 15 cm).

* - La capture des proies (Tableau 1)

Elle est caractérisée par une séquence classique où, après la détection de la proie on trouve : localisation, approche, contact antennaire, palpation, saisie et piqûre. L'ouverture des mandibules a lieu entre la localisation et la palpation.

La détection à distance augmente avec la taille de la proie. Les très grosses proies peuvent être abandonnées.

Les petites proies sont soulevées alors que les grosses sont tirées en arrière .

La piqûre, constante chez les grosses proies, est facultative chez les petites. Les larves de Tenebrionidae qui se débattent en des mouvements rotatifs et pendulaires sont plus souvent piquées que les termites de taille voisine.

Les termites déclenchent une "recherche concentrée" avant le retour au nid.

Pour les très gros grillons, l'ouvrière effectue une série cyclique où se succèdent saisi, traction en arrière piqûre et recul. Quand la proie est engourdie, elle l'abandonne pour recruter des congénères. La proie sera dépecée sur place. Les plus gros morceaux, difficile à découper (Tête et thorax de grillon) ainsi que les Iules entières sont tractés par 2 à 4 ouvrières qui coopèrent.

En ce qui concerne les termites groupées, on assiste à un phénomène très intéressant. A l'issue de la 1° capture conforme à ce que nous avons observé pour les termites isolés, l'ouvrière entreprend toujours sa "recherche concentrée". Elle trouve très vite une 2° proie qu'elle capture tout en gardant la 1° entre ses mandibules. Après avoir ainsi capturé successivement 2 à 10 proies, elle rentre

au nid par un trajet très direct. (Sans déposer de piste chimique). Elle reviendra à la source de proies jusqu'à ce qu'il n'y en ait plus.

* - Différents types de trajets enregistrés.

- La recherche de proies (40 cas) est caractérisée par un indice de sinuosité moyen de 4,52 et une vitesse de 3,25 cm/sec.
- Pour la "recherche concentrée" (20 cas), l'indice de sinuosité moyen (8,5) est supérieur au précédent ($\chi^2 = 16,9; P < 0,001$), la vitesse (0,88 cm/sec) étant inférieure ($\chi^2 = 55,6; P < 0,001$).
- Le retour au nid avec une petite proie (ouvrier de *Cubitermes* de 5 à 7 mm ; 15 cas) est direct (IS = 1,32 ; comparaison avec les trajets de recherche : $\chi^2 = 43,2 ; P < 0,001$) et la vitesse (5,19 cm/sec) est supérieure à celle des trajets exploratoires ($\chi^2 = 50 ; P < 0,001$).
- Le retour au nid avec une proie de taille "moyenne" de forme cylindrique (larve de Tenebrionidae de 19 à 21 mm ; 18 cas) est caractérisé par un indice de sinuosité (1,43) très voisin du précédent ($U = 86 > 80 ; N.S.$). Par contre la vitesse est inférieure (4,5 cm/sec ; $U = 6 ; P < 0,01$). Ainsi, ce type de proie transporté "entre les pattes" ne perturbe pas l'orientation des ouvrières. Il ne fait que ralentir leur déplacement.
- Le retour au nid avec une proie encombrante (Acrididae de 20 à 25 mm ; 9 cas) est très modifié par rapport au précédent bien que les proies aient des poids comparables . L'indice de sinuosité (2,32) est supérieur ($U = 17 < 31 ; P < 0,01$) et la vitesse (3,7 cm/sec) plus faible ($U = 17 ; P < 0,01$). Les pattes et les ailes d'une telle proie perturbent l'orientation des ouvrières et les entravent dans leurs déplacement.
- Les grosses proies (Acrididae de 30 à 40 mm ; 10 cas) sont ramenées en marche arrière. L'ouvrière percevant qu'elle s'écarte beaucoup de la trajectoire idéale lâche sa proie, effectue un parcours d'orientation en boucle, revient à la proie et rectifie son trajet. Un tel comportement peut avoir lieu jusqu'à 3 fois

pour une distance de 1 m, l'ouvrière dans son parcours d'orientation pouvant parvenir jusqu'au nid.

L'indice de sinuosité, sans les parcours d'orientation, est voisin du précédent (2,14 ; $U = 45 > 23$; N.S.) mais la vitesse est inférieure (1,2 cm/sec ; $U = 0$; $P < 0,01$).

- Pour les très grosses proies, intransportables par une seule ouvrière (grillidae de 60 à 70 mm ; 12 cas), l'ouvrière rentre au nid "à vide" en déposant une piste. Son trajet très direct ($IS = 1,26$) est comparable au cas des petites proies ($U = 69 > 45$; N.S.) tout comme sa vitesse (5,48 cm/sec ; $U = 74$; N.S.).

* - Effet de la faim.

La société élevée au laboratoire est soumise à des périodes de jeûne de 5 jours. En présence de groupes de termites, l'ouvrière qui rentre au nid avec 2 à 10 proies entre les mandibules dépose une piste comme on a pu le voir avec des très grosses proies:

DISCUSSION

Notre analyse montre que ce prédateur capable de capturer toutes sortes de proies, donc, généraliste, possède néanmoins deux spécialités.

- La capture des termites groupés pour laquelle deux stratégies se complètent : La recherche concentrée et la capture successive de 2 à 10 termites. A cela s'ajoute une bonne orientation des ouvrières qui effectuent une série d'allers et retours sans perdre de temps ainsi que le recrutement de congénères dans certaines conditions (état de faim -satiété de la colonie). La recherche concentrée est connue chez les prédateurs de pucerons, animaux vivant en groupe (revue de Curio 1976) mais c'est la première fois qu'elle est citée chez une fourmi.
- La capture des très grosses proies où intervient nécessairement le recrutement de congénères.
L'abondance des débris de Iules dans les déjections des colonies, qui avait été soulignée par Lamotte (1978) en Côte d'Ivoire, suggère une deuxième spécialité. La capture de telles proies, bien protégées par une cuticule épaisse et très dure, qui prennent une posture

spirale quand elles sont attaquées, oblige les ouvrières à glisser leur gastre dans la "spirale" afin de piquer entre les insections des pattes. L'étude de ce comportement et son éthogène méritent d'être approfondis.

- Les modalités de l'orientation lors du retour au nid ont été étudiées par Holldobler (1980) qui montre le rôle de la canopée des arbres. Il observe (1984) aussi des ouvrières qui rentrant au nid en tirant (en marche arrière) une grosse proie, effectuent des "boucles d'orientation". Il conclut à une perturbation de l'orientation visuelle alors que le même phénomène décrit chez *Odontomachus troglodytes* (Dejean et al 1984) avait été interprété comme multifactoriel, des marquages territoriaux ayant un rôle.
- Le recours à une piste chimique pour recruter des congénères, cité par Holldobler (1984) dans le cas des termites groupés, est une forme de recrutement très évoluée et efficace.
- Le transport collectif, observable pour les Iules et les gros fragments de proies, après dépeçage, est rare chez les Ponerinae où il est cité chez *Mesoponera coffraria* (Açbogba 1982).

Paltothyreus tarsatus est vraisemblablement la fourmi qui dispose de la plus grande panoplie de tactiques prédatrices, son efficacité étant renforcée par un mode de recrutement évolué. Cette espèce, à la fois généraliste et spécialisée dans la capture de grosses proies et des termites, pourra s'accomoder de fortes variations saisonnières des populations d'arthropodes. Les plus grosses proies, les dernières à s'enfoncer dans le sol quand l'humidité baisse, restent profitables à des densités faibles. Les termites restent actifs en saison sèche.

R é f é r e n c e s

- AGBOGBA C., 1982.- Contribution à l'étude de la prédation et de l'approvisionnement de la société chez des fourmis carnivores. Thèse doct. Marseille, 131 p.
- ARNOLD G., 1925.- A monograph of Formicidae of South Africa. *Ann. South Afr. Mus.*, 23, 191-295.
- CURIO E., 1976.- The éthology of predation. Springer-verlag, 242 p.
- DEJEAN A., MASENS D., KANIKA K., NSUDI M. et BUKA M., 1984.- Première approche des modalités de retour au nid chez les ouvrières chasseuses d'*Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae-Ponerinae). Actes coll. Insectes soc. 1, 39-47.
- EVELEIGH E.S. and CHANT D.A., 1981.- Experimental studies on acarine predator-prey interactions : effects of predator age and feeding history on prey consumption and the functional response (Acarina: Phytoseiidae). *Canad. J. zool.*, 59, 1387-1406.
- HOLLOBLER B., 1980.- Canopy orientation : a new kind of orientation in ants. *Science*, 210, 86-88.
- HOLLOBLER B., 1984.- Communication during foraging and Nest-relocation in the African stink-ant, *Paltothyreus tarsatus* Fabr. (Hymenoptera Formicidae, Ponerinae). *Z. Tierpsychol.* 65, 40-52.
- LAMOTTE M., 1978.- La savane préforestière de Lamto, Côte d'Ivoire. In : Problèmes d'écologie : Ecosystèmes terrestres. Lamotte M. et Bourlière F., Masson éd., 231-311.
- WHEELER W.M., 1936.- Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, 71, 159-243.

	Larve de Tenebrionidae 5 à 7 mm		ouvrières de cubitermes		Acridiaae adultes 20 à 25mm		Grillidae adultes 60 à 70 mm	
Recherche	100 %		100 %		100 %		100 %	
Détection	à dist. 66,6 %	au cont. 33,33 %	à dist. 70 %	au cont. 30 %	à dist. 88 %	au cont. 12 %	à dist. 93,3 %	au cont. 6,6 %
Localisation	66,6 %	↓	70 %	↓	88 %	↓	93,3 %	↓
Approche	66,6 %		70 %		88 %		93,3 %	
Palpation	66,6 %		70 %		88 %		93,3 %	
Saisie	100 %		100 %		100 %		100 %	
Soulèvement ou Traction	soul. 100 %		soul. 100 %		Trac. 100 %		Trac. 86,6%	
Piqûre	83,3 %		40 %	↓	100 %		86,6%	
Recherche concentrée	0 %	↓	83,3 %		0 %	↓	0 %	↓
Retour avec proie	100 %		100 %		100 %		0 %	
Recrutement	0 %		0 %		0 %		86,66 %	
nbre de cas	30		30		30		15	

Annotations: 13,3% (vertical arrow on the right), ABANDON (horizontal arrow from Saisie), and circular arrows (from Piqûre and Retour avec proie).

Tableau 1 : représentation des séquences de capture de proies de taille croissante.

EVOLUTION ONTOGENIQUE DE L'OCCUPATION DE
L'ESPACE ET DES RELATIONS AGONISTIQUES CHEZ
L'ARAIGNEE ZYQIELLA X-NOTATA (CLERCK)

par

P. KREMER

Lab. Biologie du Comportement, Univ. de Nancy I,
B.P. 239, 54506 Vandoeuvre-les-Nancy Cedex

RESUME

Il existe chez Zyqiella x-notata une augmentation des distances interindividuelles entre les stades II et III. L'étude ontogénétique de confrontations montre l'existence d'une évolution des comportements agonistiques entre ces deux stades qui seraient due aux perdants des confrontations.

Mots clés : ontogenèse du comportement, interactions agonistiques, Araignées orbitèles.

SUMMARY

Ontogenetic evolution of spacing behaviour and agonistic relations in Zyqiella x-notata (Clerck).

There is in Zyqiella x-notata an increase of individual distances between instars II and III. The study of agonistic interactions during ontogenesis shows the same sort of behavioural evolution which would be due to losers of contests.

Key words : behavioural ontogenesis, agonistic interactions, orb-weaving spiders.

INTRODUCTION

L'étude des stratégies prédatrices s'intéresse à l'ensemble des relations spatio-temporelles entre le prédateur et sa proie. Pour cette raison les Araignées à toile géométrique sont un modèle intéressant dans la mesure où leur toile rend compte d'une certaine manière de l'occupation minimale de l'espace.

L'étude d'une population naturelle de Zyqiella x-notata colonisant le pourtour des fenêtres de l'Université de Nancy a montré l'existence d'une agrégation des individus (LEBORGNE & PASQUET, 1987). Le même type d'étude réalisée en laboratoire sur des jeunes de Zyqiella x-notata a permis de mettre en évidence l'existence de cette agrégation à tous les stades du développement avec une augmentation significative des

distances au plus proche voisin entre les stades II et III sans rapport avec une augmentation de la taille des toiles entre ces stades (KREMER, 1984).

Afin de déterminer s'il existe des variations dans les relations interindividuelles qui pourraient être responsables des variations de distances au plus proche voisin observées au cours de l'ontogénèse, nous avons réalisé des confrontations en laboratoire au cours desquelles on enregistre les items comportementaux exprimés par les individus.

MATERIEL ET METHODES

Des jeunes de *Zygiella x-notata* sont élevés en laboratoire de l'émergence du cocon jusqu'au stade adulte et placés en cadres en bois. Lorsque deux Araignées du même stade ont tissé, on place l'une des deux sur la toile de l'autre et on enregistre les comportements (14 différents) exprimés par les deux Araignées lors de la confrontation qui s'en suit. On réalise de 18 à 22 confrontations entre individus non expérimentés par stade.

Les variations observées durant les séquences peuvent être estimées de différentes façons : la formule de Shannon (PIELOU, 1966) permet de comparer des complexités relatives de comportements durant les séquences mais ne permet pas de comparer leur abondance ou même la présence ou l'absence de patterns comportementaux spécifiques. Pour ces raisons on calcule un coefficient de stéréotypie défini par RIECHERT (1978) qui varie entre 0 (faible stéréotypie) et 100 (forte stéréotypie) pour chaque confrontation par rapport à une confrontation théorique.

On calcule ainsi trois coefficients de stéréotypie différents par confrontation : celui des gagnants, celui des perdants et un coefficient global ne tenant pas compte du statut des deux individus (perdants et gagnants confondus). Les trois coefficients de stéréotypie caractérisant un stade sont donnés par les trois moyennes de chaque type de coefficient de stéréotypie des confrontations du stade considéré. Ces coefficients nous permettent de comparer les différents stades entre eux ainsi que les perdants aux gagnants à chaque stade.

RESULTATS ET DISCUSSION

Il existe une augmentation des coefficients globaux (gagnants et perdants confondus) de stéréotypie entre les stades II et III. Cette augmentation entre les stades II et III existe chez les perdants lorsqu'on les prend séparément des gagnants qui ne présentent eux aucune variation.

De plus les perdants ont un coefficient de stéréotypie plus important que les gagnants du stade III au stade adulte, les perdants auraient donc un comportement plus stéréotypé et ne seraient pas capables de répondre aux variations de comportement exprimés par les gagnants.

Cette évolution observée lors d'interactions agonistiques est à mettre en parallèle avec l'augmentation des distances au plus proche voisin observée en laboratoire sans qu'il existe nécessairement de relation de cause à effet entre eux.

Ces variations comportementales et d'occupation de l'espace observées lors du développement ont également été mises en évidence chez d'autres invertébrés notamment les crabes (JACOBY, 1983) et ne sont donc pas des phénomènes propres aux Araignées.

REFERENCES

- JACOBY C.A., 1983. - Ontogeny of behavior in the crab instar of the Dungeness crab, Cancer magister Dana 1852. Z. Tierpsychol., 63(1), 1-16.
- KREMER P., 1984. - Contribution à l'étude de l'ontogenèse du placement chez Zygiella x-notata (Araneae, Argiopidae). D.E.A. de Neurosciences, Nancy.
- LEBORGNE R., PASQUET A., 1987. - Influence of aggregative behaviour on space occupation in the spider Zygiella x-notata (Clerck). Behav. Ecol. Sociobiol., 20, 203-208.
- PIELOU E.C., 1966. - Shannon's formula as a measure of species diversity it's use and misuse. Am. Nat., 100, 463-465.
- RIECHERT S.E., 1978. - Games spiders play : behavioural variability in territorial disputes. Behav. Ecol. Sociobiol., 3, 135-162.

CYCLE ANNUEL DE LEPTOTHORAX UNIFASCIATUS (LATR.)

ELEVE EN LABORATOIRE. RESULTATS PRELIMINAIRES

par

P.MARTIN

*(Aspirant du Fonds Nat. Belge de la Recherche Scientifique)**Univ. Libre de Bruxelles, Lab. de Zoologie Systématique et**d'Ecologie Animale, C.P. 160, Av. F-D Roosevelt, 50**B-1050 Bruxelles, Belgique*

Résumé : Leptothorax unifasciatus est une espèce monogyne qui présente normalement un cycle annuel du type long. Les oeufs pondus en été donnent naissance à des larves qui hibernent et muent en nymphes et imagos au cours de l'année suivante. Le couvain rapide qui donne des ouvrières en une saison est habituellement abondant. Or, dans cette étude, il est très minoritaire. Cette contradiction peut s'expliquer par la provenance septentrionale des sociétés étudiées.

Mots-clés : Leptothorax unifasciatus, cycle annuel, développement, société.

Summary : Annual cycle of Leptothorax unifasciatus reared in laboratory. Preliminary results.

L. unifasciatus has generally a long annual cycle. Eggs laid in summer give rise to larvae of a certain stage by winter; these develop into nymphs and adults in the next year. Rapid brood, giving workers in one season, is normally abundant. However in this study, they are a lot rarer. This paradox can be explained by the societies' origin. They come from Belgium, in an area at the northern limit of the species' european extension.

Key-words : Leptothorax unifasciatus, annual cycle, development, society.

INTRODUCTION

La connaissance du cycle annuel dans le développement d'une société de fourmis est l'étape préliminaire et indispensable à toute étude traitant de la dynamique de population et plus particulièrement de la production. Mais elle devrait aussi souvent être préalable aux études éthologiques. En effet, parmi le répertoire éthologique des ouvrières, le soin au couvain prend une part considérable et de nombreux comportements y sont adaptés. Or, comme le cycle de vie du couvain est souvent différent du cycle climatique annuel, une périodicité dans le développement larvaire est inévitable (BRIAN,

1965). A ces périodes de développement successives, les ouvrières doivent nécessairement adapter un comportement adéquat. En été, le recouvrement des types larvaires est important et nécessite une certaine plasticité comportementale. Cependant, la plupart du temps, à des périodes différentes du cycle annuel correspondent des adaptations comportementales différentes. Dans ces conditions, il ne semble pas évident que des études éthologiques effectuées à différents moments de l'année soient similaires et comparables, même si le comportement étudié est observable toute l'année (stratégie de recrutement, par exemple). Or, il faut bien reconnaître que cette étude préalable est rarement faite. La raison vraisemblable est que cette dernière est fastidieuse et demande beaucoup de temps (un *an minimum*).

Dans le cas présent, ce travail fait partie d'une étude plus générale qui consiste à établir le bilan énergétique d'une société de Leptothorax unifasciatus. Dans ce contexte, la connaissance du cycle annuel est indispensable pour estimer la production qui est un post-clé dans un bilan énergétique.

MATERIEL ET METHODES

1. Méthode d'élevage

Les sociétés de L. unifasciatus ont été prélevées dans une carrière schisto-gréseuse à Vierves-sur-Viroin dans le Namurois (Belgique) fin avril 86.

Elles sont élevées en laboratoire dans des conditions semi-naturelles (pièce non chauffée et sans éclairage artificiel). Cette méthode ne permet pas d'éviter un effet de serre, ce qui se traduit par une vitesse de développement plus élevée dans les sociétés de laboratoire que dans les sociétés naturelles.

Les fourmis sont élevées dans un nid en plâtre inspiré du nid JANET (1893) et adapté afin de correspondre le plus possible aux nids rencontrés sur le terrain. Le nid consiste en un parallélépipède rectangle de 8 x 7 x 2 cm en plâtre teinté de terre de Siègne utilisée comme indicateur d'humidité. A une extrémité, une cuvette est creusée et sert d'humidificateur. Une loge rectangulaire de 5 x 3 cm y est délimitée. Sa profondeur correspond à environ 7/10 de la longueur des ouvrières (MELDAHL, in FOREL, 1922), soit 2 mm, ce qui permet de tenir compte du thigmotropisme caractéristique de ces fourmis (BERNARD, 1968). Elle est recouverte d'une vitre occultée d'un carton épais et communique via un tunnel de 3 mm creusé dans le plâtre à une aire de fourragement. Celle-ci consiste en un bac de 24 x 35 cm à bords talqués, ce qui empêche les fourmis de s'échapper.

Les sociétés sont nourries de drosophiles et d'une solution sucrée à 10 % vitaminée. La composition vitaminique (ALVITYL PLUS, TRIOSOL S.A. Bruxelles) est la plus proche possible de celle conseillé par BHATKAR *et al.* (1970). La concentration en sucre est choisie sur base d'une étude faite sur Myrmica (BRIAN, 1973) où 10% correspond à la concentration optimale pour l'élevage.

2. Méthode d'étude

Trois sociétés ont été suivies par dénombrement des ouvrières, oeufs et larves selon un rythme initialement hebdomadaire et ensuite bimensuel.

Il est nécessaire d'anesthésier les fourmis pour effectuer les dénombrements. A l'origine, nous avons utilisé l'anesthésie par le froid au moyen de briques réfrigérantes (PLATEAUX, 1970) mais cette méthode a provoqué une mortalité élevée.

Nous avons alors fait des anesthésies au dioxyde de carbone qui est très bien supporté. Son emploi n'est pas toujours sans risques (WEIR, 1957) mais une utilisation à fréquence modérée et avec de faibles doses (flux continu pendant ± 1 minute) semble avoir des répercussions négligeables sur les fourmis (par comparaison avec des sociétés témoins non anesthésiées). Nous n'avons pas observé d'effet néfaste sur les jeunes nymphes comme mentionné par PLATEAUX (1970).

Au cours de chaque observation, le couvain est photographié, ce qui permet d'écourter le temps de manipulation et de mesurer ultérieurement les tailles larvaires sur négatif, d'établir des histogrammes de taille et d'en suivre leur évolution.

RESULTATS

L'ensemble des résultats obtenus montrent une similarité remarquable dans la succession des événements au cours d'un cycle annuel pour les trois sociétés étudiées. Par conséquent, le cycle décrit ici ne concerne qu'une société estimée représentative (fig. 1).

Le cycle annuel est caractérisé par une période d'activité et une période de repos hivernal. La sortie de l'hibernation se passe en avril-mai lorsque la température dépasse 12°C. Dès le réveil de l'activité biologique la reine recommence à pondre. La ponte est continue au cours de la saison active mais elle n'est pas constante. Elle subit une brusque accélération entre la mi- et la fin juin, au moment où la quantité de larves "actives" (consommatrices de nourriture) est la plus faible, où les nymphes ouvrières sont les plus nombreuses, où apparaissent les premières ouvrières juvéniles et où se produisent les éclosions massives des oeufs issus de la ponte printanière. Cette poussée de ponte se traduit par une grande dilatation du gastre de la reine. La ponte continue ensuite à un taux élevé jusqu'au début août où elle décline progressivement pour s'arrêter avec l'entrée en hibernation. Quelques oeufs peuvent encore être pondus exceptionnellement en fin de saison si la température est particulièrement clémente.

Environ un mois et demi après la reprise d'activité se produisent les premières éclosions (mi-juin). Les larves issues de celles-ci ont une croissance continue et rapide. Elles sont nourries dans un premier temps d'oeufs alimentaires pondus par les ouvrières, ce qui donne à leur méconium une teinte claire. Plus tard,

lorsqu'elles ont atteint environ 0,9 mm, elles reçoivent de la nourriture carnée que les ouvrières vont récolter à l'extérieur. Leur croissance étant rapide, elles finissent par rattraper (fin juillet) les dernières larves du couvain hibernant qui achèvent leur développement. Si les conditions de température sont favorables, elles sont capables d'entamer la prénymphose fin juillet et d'achever leur cycle pour donner des ouvrières au cours de la même année. Ces larves forment le couvain rapide mais celui-ci reste toujours très minoritaire. La majorité des larves issues des premières éclosions n'apparaît qu'au début juillet et ne deviennent capable d'entamer la prénymphose qu'à la seconde moitié d'août. Or, à ce moment, leur croissance subit un fort ralentissement et finit par s'arrêter complètement jusqu'au printemps prochain de sorte que la plupart de ces larves ne se prénymphosent pas au cours de la même année.

Conjointement à ce ralentissement de la croissance larvaire, l'activité fourrageuse des ouvrières diminue également, bien que la température reste élevée. La nourriture carnée est progressivement délaissée mais la solution sucrée reste exploitée normalement.

Les larves de grande taille ne sont plus nourries qu'occasionnellement et partiellement jusqu'à l'entrée en hibernation. Par contre, les éclosions se poursuivent tout au long de la saison et épuisent progressivement le stock d'oeufs qui se réduit à presque rien en fin de saison.

Les petites larves sont toujours nourries d'oeufs alimentaires mais leur croissance s'arrête au moment où elles doivent consommer de la nourriture carnée qui ne leur est plus fournie.

Début octobre (un mois avant l'hibernation), la croissance du couvain entier est bloquée. Les larves se ratatinent, les ouvrières colmatent l'entrée du nid au moyen de débris divers, elles se regroupent avec le couvain dans le nid et la société entame l'hibernation dans cet état.

La reprise de l'activité vernale se traduit par une sortie massive des ouvrières du nid qui recommencent à fourrager. La croissance larvaire redémarre très vite et fin mai, les plus grosses larves muent en prénymphes. A ce moment, leur nombre est le plus important. Fin juillet, un deuxième petit pic apparaît et correspond au couvain rapide. Six à sept jours plus tard, les prénymphes donnent les premières nymphes qui sont en général des mâles, suivis rapidement par les nymphes d'ouvrières. Enfin, un mois plus tard apparaissent les premiers imagos, fin juin pour les mâles, début juillet pour les ouvrières, ce qui boucle le cycle larvaire. Les premières ouvrières juvéniles apparaissent conjointement aux premières éclosions larvaires. Le synchronisme est remarquable car il permet d'augmenter brutalement la force ouvrière au moment où la société doit faire face aux charges importantes que représentent les jeunes larves.

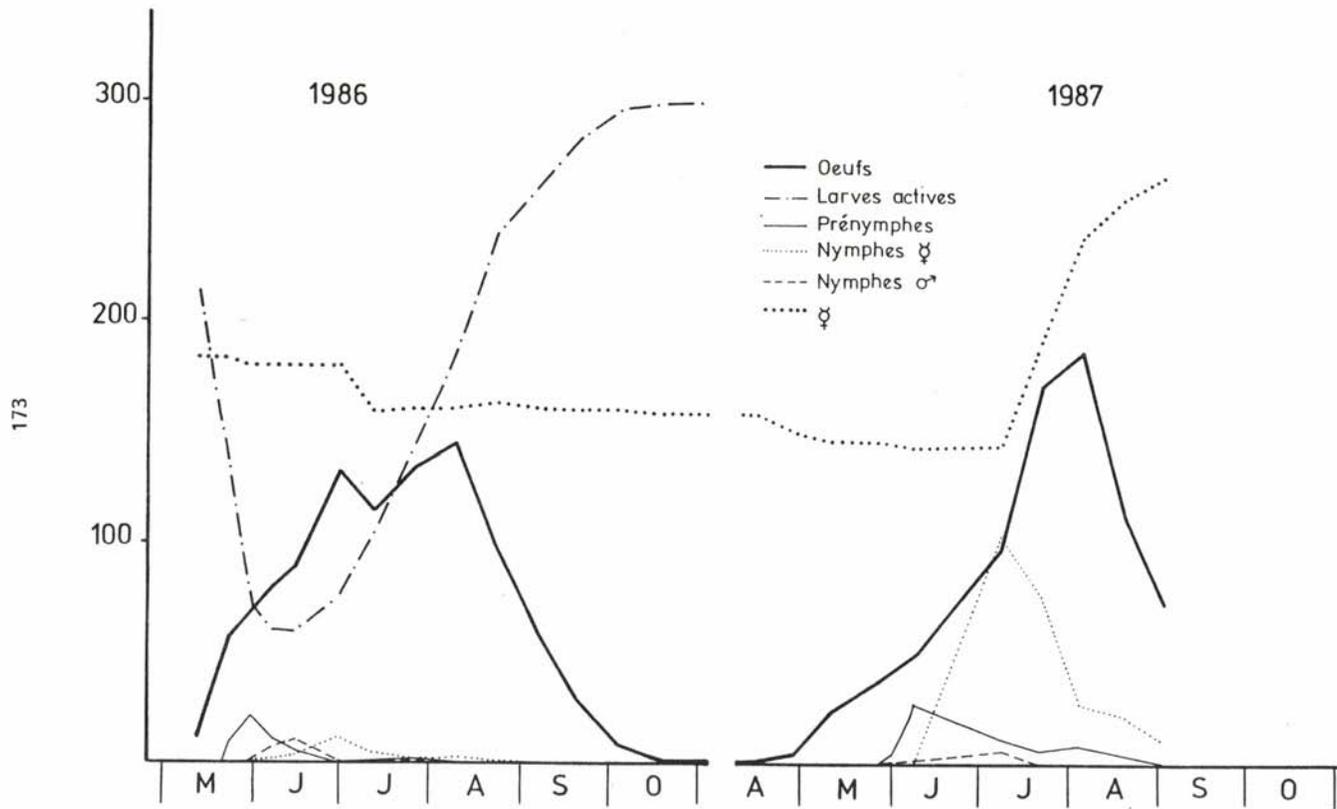


Fig. 1: Cycle annuel de *Leptothorax unifasciatus* (Latr.)

DISCUSSION

Le début du cycle en 1986 a été altéré par les séquelles du prélèvement des sociétés sur le terrain et par une méthode d'anesthésie inadéquate en début d'étude (anesthésie par le froid). Ceci explique la forte mortalité nymphale en 86 et un effectif d'ouvrières qui ne croît pas. Pour ces raisons, notre étude a été étalée sur deux ans consécutifs. Des prélèvements en nature montrent que le cycle de 1987 correspond à une situation plus proche de la réalité.

D'autre part, aucune société n'a produit de sexué femelle en laboratoire. Il est fort probable que ce phénomène soit dû à la relative jeunesse des sociétés élevées qui, en raison d'un effectif d'ouvrières trop faible, n'investissent pas encore dans la production de jeunes reines.

Il est possible de distinguer chez les Leptothorax en général un couvain lent constitué de larves qui vont hiberner et un couvain rapide constitué de larves issues de la ponte printanière et qui se développent directement en ouvrières au cours de la même année (PLATEAUX, 1982). Selon l'importance relative de ces deux types de couvain pendant un cycle annuel, on peut séparer les espèces à cycle court où le couvain rapide est très minoritaire par rapport au couvain lent et les espèces à cycle long où le couvain rapide est abondant et parfois plus important que le couvain lent.

Selon PLATEAUX (1982), L. unifasciatus est typiquement une espèce à cycle long. Or, notre étude montre que nos sociétés ont un couvain rapide pratiquement inexistant et présentent par conséquent un cycle court. Cette contradiction peut s'expliquer en prenant en compte l'origine des sociétés étudiées. Nos sociétés proviennent d'une région correspondant à la limite nord de l'extension européenne de cette espèce (GASPAR, 1971). Par contre, les sociétés étudiées par PLATEAUX (com. pers.) ont été récoltées dans le midi de la France.

L. unifasciatus est une espèce xérophile méditerranéenne (GASPAR, 1973). Il est donc raisonnable de supposer qu'un cycle long est la règle chez cette espèce. Par conséquent, son adaptation à des régions plus froides ne peut se faire que par une diminution, voire même une disparition du couvain rapide qui n'a plus le temps de se développer au cours de la même année.

Dès lors se pose le problème de savoir si l'adaptation à ces milieux différents est génétique ou est simplement l'expression phénotypique de deux populations génétiquement semblables à des conditions climatiques différentes. Un élevage de ces deux populations dans les mêmes conditions mésologiques devrait nous éclairer à ce sujet.

Enfin, une dernière remarque : on a vu que l'activité biologique de L. unifasciatus diminue dès la seconde moitié d'août (diminution de la ponte royale, de la croissance larvaire et de l'activité fourrageuse des ouvrières). Un travail en cours, basé sur des mesures respirométriques montre qu'il s'agit d'une réelle préparation

physiologique à l'hibernation. L'utilisation du terme hibernant à propos des larves est donc incorrect (PLATEAUX, 1982) et la dénomination "larves hibernantes" est plus adaptée à la réalité (HANSE, 1987).

REFERENCES

- BERNARD F., 1968. - Les Fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen. Masson, Paris, 411 pp.
- BHATKAR A., WHITCOMB W.H., 1970. - Artificial diet for rearing various species of ants. Fla Entomol. 53, 229-232.
- BRIAN M.V., 1965. - Social Insect Populations, London, N.-Y., Academic Press, 132 pp.
- BRIAN M.V., 1973. - Feeding and Growth in the Ant Myrmica. J. Anim. Ecol., 42, 37-53.
- FOREL A., 1922. - Le monde social des fourmis du globe comparé à celui de l'homme. Genève, Kundig, T.III, 227 pp.
- GASPAR C., 1971. - Les Fourmis de la Famenne. I. - Une étude zoogéographique. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 47, 20, 1-116.
- GASPAR C., 1973. - Les Formicidae et la zoogéographie, zoosociologie et l'écologie. Proceedings I.U.S.S.I., VIIth Internat. Cong., London, 122-139.
- HANSE J., 1987. - Nouveau dictionnaire des difficultés du français moderne. Duculot, Paris-Gembloux, 1031 pp.
- JANET Ch., 1893. - Appareil pour l'élevage et l'observation des fourmis et d'autres petits animaux qui vivent cachés et ont besoin d'une atmosphère humide. Ann. Soc. ent. Fr., 467-482.
- PLATEAUX L., 1970. - Sur le polymorphisme social de la fourmi Leptothorax nulneri (Förster). I. - Morphologie et biologie comparées des castes. Ann. Sci. Nat., Zool., 12^{***} sér., 12, 4, 373-478.
- PLATEAUX L., 1982. - Exposé de titres et travaux scientifiques Univ. P. et M. CURIE, Paris, VIII + 44 pp.
- WEIR J.S., 1957. - Effect of anaesthetics on workers of the ant Myrmica. J. exp. Biol., 34, 464-8.

QUELQUES ASPECTS DE LA BIOLOGIE DE
WASMANNIA AUROPUNCTATA (ROGER)

(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

par

P. ULLOA-CHACON⁽¹⁻²⁾ & D. CHERIX⁽²⁾

(1) Dept. de Biología, Univ. del Valle, AA 25360, Cali, Colombia

(2) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17 Suisse

Résumé

La petite fourmi de feu, Wasmannia auropunctata (R), est une espèce polygyne, originaire d'Amérique tropicale. Cette fourmi a été introduite dans plusieurs régions du monde, en entraînant d'importants problèmes écologiques et économiques.

Cette étude, réalisée en laboratoire, est une première contribution à la connaissance de la biologie de l'espèce. On décrit les différents stades de développement de la caste ouvrière et la durée de son cycle biologique (oeuf: 9 jours; larve: 17 jours; nymphe: 11-12 jours; soit 35 jours de l'oeuf à l'adulte).

Des résultats préliminaires sur la fécondité des reines en société monogyne, indiquent une ponte élevée (599 ± 193 oeufs par reine en 12 semaines) en regard de la taille de cette espèce, comparée à d'autres espèces de Formicidae.

mots-clés: Formicidae, Wasmannia auropunctata, développement, fécondité.

Biological aspects of the little fire ant, Wasmannia auropunctata (R.)

Summary

The little fire ant, Wasmannia auropunctata (R), is a polygynous species originated from tropical America. This ant has been introduced into several areas of the world, causing important economical and ecological problems.

This study made in laboratory, is a first contribution to the knowledge of the biology of this species. The immatures stages are described. Development from egg to imago lasts an average of 35 days (egg: 9 days; larvae: 17 days; pupae: 11-12 days).

Preliminary observations on queen fecundity in monogynous society, show a high rate of egg production (599 ± 193 eggs per female in 12 weeks) in this species of minute size, compared to others species of Formicidae.

key-words: Formicidae, Wasmannia auropunctata, life history, fecundity.

Introduction

Cette fourmi, appartenant à la sous-famille des Myrmicinae, est originaire d'Amérique tropicale et fut décrite pour la première fois en 1863 par ROGER, qui, se basant sur des spécimens provenant de l'île de Cuba, l'appela Tetramorium auropunctatum. C'est en 1893 que FOREL établit le nouveau genre Wasmannia qui à l'heure actuelle contient dix autres espèces, W. auropunctata étant l'espèce dont la dispersion géographique est la plus vaste. En effet on la rencontre en de nombreux endroits d'Amérique Centrale, d'Amérique du Sud et dans les îles des Caraïbes.

En dehors de son aire de répartition géographique, *W. auropunctata* a été introduite accidentellement par l'homme dans différentes régions chaudes du monde, jusqu'à devenir un insecte créant des problèmes économiques importants. Actuellement cette espèce est bien implantée aux Etats Unis, au sud de la Floride (SMITH, 1929; WHEELER, 1929; CREIGHTON, 1950), dans cinq îles de l'archipel des Galapagos (SILBERGLIED, 1972; LUBIN, 1984) et en Nouvelle Calédonie dans le sud du Pacifique (FABRES et BROWN, 1978).

L'impact de cette espèce en tant que "peste" peut être considéré sous trois aspects:

1. Invasion de champs cultivés

Ce premier point comprend la symbiose avec d'autres espèces nuisibles producteurs de miellat comme les Homoptères (pucerons, mouches blanches et cochenilles), provoquant un déséquilibre écologique au sein des communautés d'insectes phytophages parmi les cultures d'agrumes en Floride (SPENCER, 1941); café, agrumes et plantes d'ornement en Nouvelle Calédonie (Fabres et Brown, 1978); café à Puerto Rico (SMITH, 1936); café et cacao en Colombie (POSADA *et al.*, 1976; FIGUEROA, 1977).

A cela s'ajoute le fait que la piqûre de *W. auropunctata* est très douloureuse et provoque des réactions qui peuvent durer plusieurs jours suivant la victime (SPENCER, 1941). Ceci a donné à l'espèce son surnom de petite fourmi rouge de feu, par comparaison avec la véritable fourmi de feu, *Solenopsis invicta* Buren.

2. Infestation des habitations humaines

W. auropunctata est une espèce pénétrant facilement à l'intérieur des maisons où elle contamine les aliments. Elle est attirée par le linge sale et peut infester les chambres d'habitation (SPENCER, 1941).

3. Compétition interspécifique

Son introduction entraîne l'élimination d'autres espèces de fourmis natives ainsi que des invertébrés terrestres dans les zones envahies. Cet aspect a été étudié dans les îles Galapagos par plusieurs auteurs, (notamment, CLARK *et al.*, 1982; LUBIN, 1984; MEIER, 1985). Jusqu'à présent, cette fourmi a surtout fait l'objet d'études éthologiques et écologiques qui tentent d'expliquer son succès en tant qu'espèce colonisatrice.

De par son importance en tant qu'insecte nuisible, certaines méthodes de lutte chimique classique (DDT et autres dérivés organochlorés), ont été utilisées avec de résultats peu encourageants (FERNALD, 1947).

Le but de notre travail est l'étude de la biologie de la reproduction chez *W. auropunctata* vu sous l'angle des facteurs affectant la reproductivité des reines. Toutefois le manque de connaissances générales sur la biologie de cette espèce, nous a poussé à aborder certains aspects plus classiques comme l'étude des stades de développement du couvain et le rythme de la ponte des reines. Cette première approche a été réalisée en laboratoire.

Matériel et méthodes

Récolte du matériel

Les premières sociétés que nous avons utilisées proviennent de Colombie, Vallée du Cauca, située à une altitude de 970 m. et avec une température moyenne annuelle de 24°C et 65-70% d'humidité relative. Ces données caractérisent la forêt tropicale sèche (ESPINAL, 1968). Les colonies polygynes sont très diffuses; elles ont été récoltées dans des arbres de *Pithecelobium dulce*, *Theobroma cacao* (cacaotier), *Mangifera indica* (manguier), *Annona cherimolia*, *Citrus limon* (citronnier), *Gilicida sepium* et *Erythrina rubrinervia*. Ces plantes possèdent des écorces très irrégulières, un feuillage abondant, et des creux où l'eau s'accumule, contribuant ainsi à un microclimat très propice à l'espèce même durant la saison sèche. Nous avons aussi reçu des sociétés en provenance de l'île Santa Cruz (Galapagos) dont l'altitude maximale est de 874 m. et la température moyenne de 24-28°C pendant la saison chaude et pluvieuse (HAMANN, 1979).

Techniques d'élevage

Notre choix s'est porté sur le type de nid s'adaptant le mieux aux exigences de l'espèce, pour laquelle le facteur humidité est primordial. Après plusieurs essais, nous avons choisi le nid dessiné par PASSERA *et al.*, (1988) dans le cadre des recherches sur la fourmi d'Argentine.

Les élevages sont maintenus à une température de 26°C (24-28) et une humidité relative de 55 à 65%. Les colonies sont nourries avec du miel, de l'eau administrée au moyen d'un petit tube

de verre bouché avec de l'ouate et de cubes de nourriture (régime artificiel de KELLER *et al.* en préparation) composé de viande de boeuf, oeufs, larves de *Tenebrio molitor* , sucre, sel, vitamines et acide scorbique). Des larves d'insectes coupées en petits morceaux constituent l'apport alimentaire en proies fraîches. L'observation et comptage de tous les stades de développement, oeufs, larves et nymphes, s'est fait in vivo sous la loupe binoculaire.

Développement du couvain

La détermination du cycle de développement de la caste ouvrière a été réalisée en suivant cinq sociétés, composées chacune d'une reine et de cent ouvrières. A l'apparition des premiers oeufs, les observations quotidiennes suivantes ont été poursuivies: éclosion des oeufs, croissance larvaire, formation de la nymphe jusqu'à l'apparition des nouvelles ouvrières.

Etude expérimentale de la ponte

Afin de savoir si les ouvrières sont capable de pondre, dix colonies orphelines composées uniquement de cent ou cent-cinquante ouvrières jeunes et plus âgées, ont été suivies pendant quatre- vingt jours.

Les observations sur la fécondité des reines ont porté sur 19 sociétés monogynes comptant chacune 100 ouvrières. Ces sociétés ont été formées à partir d'une même société naturelle polygyne. Chaque semaine (laps de temps inférieur à la durée de développement des oeufs) pendant quatre mois, les oeufs ont été prélevés avec un pinceau, dénombrés et enlevés.

Resultats et Discussion

Les différents stades de développement

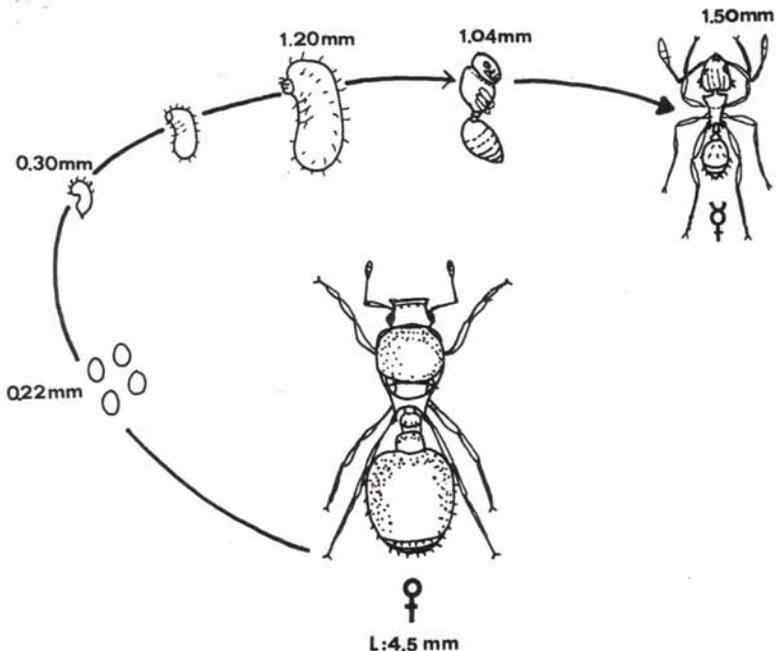


Fig.1. Cycle de développement de la caste ouvrière de *W. auropunctata*

Dans cette première partie de notre travail, les différents stades de développement, de l'oeuf fécondé pondu par la reine jusqu'à l'émergence de l'adulte de la caste ouvrière sont décrits (Fig.1).

Les oeufs: Ils sont blancs translucides, de forme ovale; avec la surface du chorion lisse, une longueur moyenne de $0.22 \text{ mm} \pm 0.01$ (0.20-0.23) et une largeur moyenne de $0.15 \text{ mm} \pm 0.01$ (N= 110). La période d'incubation dure en moyenne neuf jours, avec un minimum de huit et un maximum de dix.

Les larves: Les larves fraîchement écloses sont presque transparentes et minuscules, elles mesurent 0.27 à 0.30 mm de long (N=231); elles ont une forme de poire et sont mobiles dans leur partie postérieure. Lorsque la larve atteint son volume maximal soit une longueur d'environ 1.2 mm , elle se transforme en prénymphe et au bout de deux jours, la cuticule est dégagée donnant lieu à la mue nymphale. La durée totale du stade larvaire est en moyenne de 17 jours avec un minimum de 16 et un maximum de 18.

Les nymphes: nouvellement formées ont une coloration blanche opaque, leur longueur moyenne est de $1.04 \text{ mm} \pm 0.04$ avec un minimum de 0.95 et un maximum de 1.13 (N=176). La période nymphale dure en moyenne de 11 à 12 jours. Les ouvrières sont monomorphes et de très petite taille (longueur: $1.50 \text{ mm} \pm 0.04$; N=358), elles ont une couleur brun-rouge.

Le cycle total de l'oeuf à l'adulte en conditions de laboratoire (26°C et 60% H.R.), dure au minimum 35 jours et au maximum 40, pour une valeur moyenne de 37 jours.

Fécondité

Jusqu'à présent, on n'a pas observé d'oeufs pondus par les ouvrières. Dans les colonies orphelines, aucune oviposition n'a été observée dans un laps de temps de quatre-vingt jours. Ceci confirme les résultats préliminaires obtenus par Clark *et al.*, (1982). La stérilité des ouvrières est un phénomène en principe connu chez certaines espèces de fourmis appartenant à plusieurs genres, comme par exemple, *Tetramorium*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Atta*, *Iridomyrmex* (PASSERA, 1984). HÖLLDOBLER (1952), (cité par PASSERA, 1969), suggère que la stérilité des ouvrières de *Solenopsis fugax* peut être due au fort dimorphisme entre les femelles des différents castes. Cependant, chez des espèces de *Lasius* au sein desquelles, il existe aussi des différences très marquées, les ouvrières sont capables de pondre (PASSERA, 1984). Dans le cas de *W. auropunctata*, nous trouvons un remarquable dimorphisme qui pourrait être un des facteurs influençant directement l'absence de ponte chez les ouvrières. En effet, la reine est très volumineuse comparée à l'ouvrière; elle est approximativement 3 à 3.5 fois plus longue (L: $4.5\text{-}5.0 \text{ mm}$) et 16 à 20 fois plus lourde (poids moyenne de la femelle à l'émergence = $1.75 \text{ mg} \pm 0.12$, (N=18).

Les résultats concernant la fécondité des reines de *W. auropunctata* montrent que la production totale moyenne par femelle au bout de douze semaines d'expérimentation est de 599 oeufs ± 193 ; N=19 (Fig.2)

On constate que le nombre total d'oeufs par reine varie de 305 à 942. De telles variations individuelles ont aussi été observées chez d'autres espèces comme *Monomorium pharaonis* (PEACOCK, 1950), *Solenopsis invicta* (FLETCHER *et al.*, 1980), *Cataglyphis cursor* (CAGNIANT, 1982), *Myrmica rubra* (BRIAN, 1986) et *Iridomyrmex humilis* (KELLER, 1988). Ces variations pourraient être attribuées en partie, à l'état physiologique des femelles (différents degrés de développement ovarien (voir KELLER, 1988), et apparemment à leur âge (PLATEAUX, 1970) chez *Leptothorax nylanderii*).

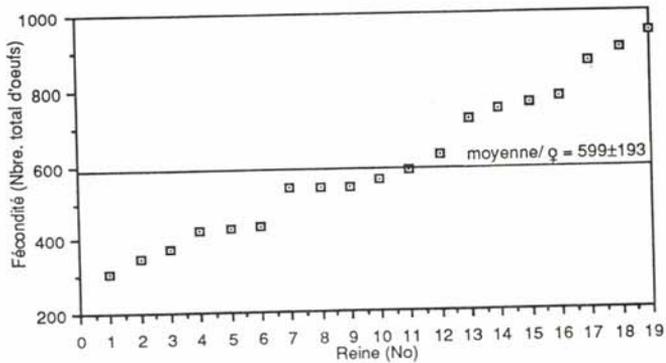


Fig. 2. Fécondité individuelle de 19 reines de *W. auropunctata* pendant 12 semaines.

Le nombre d'oeufs pondus par la reine de *W. auropunctata*, est très élevé au cours des cinq premières semaines de l'expérience (Fig.3). La ponte atteint son maximum pendant la troisième semaine, où la production par jour s'élève à 13 ± 4.8 oeufs. Au - delà de la sixième semaine, l'oviposition va en diminuant jusqu'à 2.6 ± 1.3 oeufs par jour pendant cette période de ponte minimale.

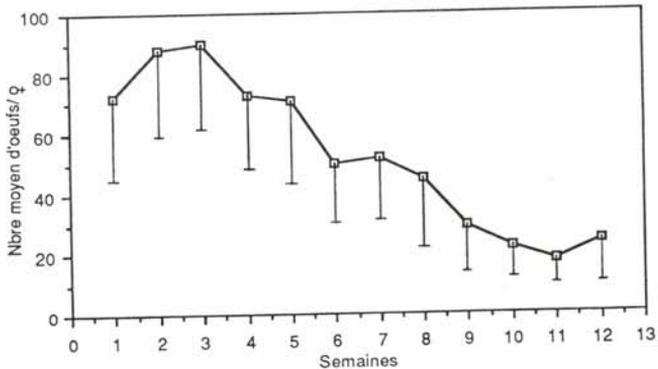


Fig. 3. Fécondité au cours du temps des femelles (N=19) de *Wasmannia auropunctata*.

Ces résultats indiquent un potentiel reproductif assez élevé chez la petite fourmi de feu comparée à d'autres espèces de fourmis. Ainsi, chez *Plagiolepis pygmaea*, élevée en conditions similaires, PASSERA (1972) obtient une moyenne cumulée de 244 oeufs par femelle en huit semaines; alors que nous obtenons pour la même durée plus du double (522 oeufs \pm 150); mais il faut noter que les ouvrières de *P. pygmaea* sont fertiles (PASSERA, 1969). Chez *Cataglyphis cursor*, CAGNIANT (1982), trouve que le nombre moyen d'oeufs pondus dans des colonies monogynes avec 300 ouvrières, est de 900 à 1100 pendant 4 mois de ponte; en isolant les reines de *Myrmica rubra* durant 24 heures, BRIAN (1986), obtient une moyenne de 4 à 5 oeufs par femelle pendant les périodes de ponte élevée. FLETCHER *et al.* (1980), ont montré que femelles isolées de *Solenopsis invicta* qui avaient été collectées de sociétés polygynes, pondent de 5.8 à 31.3 oeufs pendant 5 heures. KELLER (1985), observe une moyenne de 23 oeufs chez *Iridomyrmex humilis* pendant 14 heures. Chez *Monomorium pharaonis*, où les ouvrières sont aussi stériles, la fécondité, calculée par PEACOCK (1950) est estimée à 1.5 oeufs par jour, mais cet auteur pense que la ponte a été très sous-estimée.

Il est toutefois difficile d'établir des comparaisons lorsque les différentes espèces ne possèdent pas les mêmes caractéristiques (durée de la ponte, fertilité ou stérilité des ouvrières, etc); et lorsque les conditions d'expérimentation comme la composition des élevages (nombre d'ouvrières et de couvain) ainsi que les divers tests d'oviposition sont très différents. Elles permettent de calculer soit une oviposition partielle (isolation des femelles pendant de courtes périodes), soit un total approximatif (ponte cumulée).

Néanmoins il convient de relever les potentialités de ponte très élevées chez une espèce dont la taille est réduite. Cette potentialité favorise certainement l'espèce en tant que colonisatrice; ceci d'autant plus que sa structure sociale est de type unicolonial (HÖLDOBLER et WILSON, 1977).

Toutefois, il convient de distinguer fécondité et productivité. Ainsi il est vraisemblable que dans notre situation la fécondité soit stimulée par l'absence complète du couvain et le prélèvement des oeufs. En effet, plusieurs auteurs ont observé une diminution de la fécondité des reines de fourmis en présence de leurs larves (BIER, 1956; MAMSCH, 1967; WILSON, 1974).

La suite de notre étude porte sur, le nombre d'ouvrières obtenues par rapport aux oeufs pondus par la reine de *W. auropunctata* et la proportion des oeufs consommés (oophagie) à l'intérieur des sociétés (P.ULLOA, en cours). De même nous abordons, les facteurs qui agissent sur le devenir de ces oeufs en ce qui concerne le déterminisme des castes, ainsi que les problèmes liés au nombre des reines et à l'âge des reines.

Resumen

La pequeña hormiga de fuego, *Wasmannia auropunctata* (R), es una especie polígina, originaria de América tropical. Esta hormiga ha sido introducida en varias regiones del mundo, causando importantes problemas ecológicos y económicos.

El presente estudio, realizado en laboratorio, es una primera contribución al conocimiento de la biología de la especie. Se describen los diferentes estados de desarrollo de la casta obrera y la duración de su ciclo biológico (huevo: 9 días; larva: 17 días; pupa: 11-12 días; para un total de 35 días de huevo a adulto).

Resultados preliminares sobre la fecundidad de las reinas en sociedades monoginas, indican una alta tasa de oviposición (599 \pm 193 huevos por hembra en 12 semanas) en esta especie de talla pequeña, comparada a otras especies de Formicidae.

Remerciements

Nous tenons à remercier les Drs. Marcia Wilson (Estacion Biologica "Charles Darwin", Galapagos, Ecuador), Martha Rojas de Hernandez et Amanda Quintero (Departamento de Biologia, Universidad del Valle, Cali, Colombia), pour leur immense aide apportée lors des récoltes des sociétés de la petite fourmi de feu.

P.Ulloa tient aussi à remercier l'Universidad del Valle, pour son soutien et son aide financière.

Références

- Bier K., 1956. - Arbeiterinnenfertilität und Aufzucht von Geschlechtstieren als Regulationsleistung des Ameisenstaates. *Ins. Soc.*, 3, 177-184.
- Brian M. V., 1986. - The distribution, sociability and fecundity of queens in normal groups of the polygyne ant *Myrmica rubra*. *Ins. Soc.*, 33, 118-131.
- Cagniant H., 1982. - La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hym. Formicidae). Etude des oeufs pondus par les reines et les ouvrières: morphologie, devenir, influence sur le déterminisme de la caste reine. *Ins. Soc.*, 29, 175-188.
- Clark D. B., Guayasamin C., Pazmiño O., Donoso C., Paez de Villacis Y., 1982. - The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: Autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica*, 14, 196-207.
- Colombel P., 1970. - Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L., biologie des reines. *Ins. Soc.*, 17, 199-204.
- Creighton W. S., 1950. - The Ants of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 104, 1-585.
- Espinal L. S., 1968. - *Visión Ecológica del Departamento del Valle del Cauca*. Universidad del Valle, Cali-Colombia., 40 pp.
- Fabres G., Brown Jr. W. L., 1978. - The recent introduction of the pest *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *J. Aust. Entomol. Soc.*, 17, 139-142.
- Fernald H. T., 1947. - The little fire ant as a house pest. *J. Econ. Entomol.*, 40, 428.
- Figueroa A., 1977. - *Insectos y Acarinos de Colombia*. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional Palmira- Colombia., 420 pp.
- Fletcher D. J. C., Blum M. S., Whitt T. V., Tempel N., 1980. - Monogyny and polygyny in the fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73, 658-661.
- Forel A., 1893. - Formicides de l'Antille St. Vincent, récoltées par M. H.H. Smith. *Trans. Ent. Soc. London*, 4, 333-418.
- Hamann O., 1979. - On climatic conditions, vegetation types and leaf size in the Galapagos Islands. *Biotropica*, 11, 101-122.
- Hölldobler B., Wilson E. O., 1977. - The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.
- Keller L., 1985. - Etude de la monogynie expérimentale et de ses implications chez une espèce de fourmis polygynes (*Iridomyrmex humilis* (Mayr)). *Travail de diplôme Université de Lausanne*, 63 pp.
- Keller L., 1988. - Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hym. Formicidae): an experimental study. *Anim. Behav.*, 36, 159-165.
- Lubin Y. D., 1984. - Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 21, 229-242.
- Mamsch E., 1967. - Quantitative Untersuchungen zur Regulation der Fertilität in Ameisenstaat durch Arbeiterinnen, Larven und Königin. *Zeit. Verh. Physiol.*, 55, 1-25.
- Meier R. E., 1985. - Coexisting patterns and foraging of ants on giant cacti on three Galapagos Islands, Ecuador. *Experientia*, 41, 1228.
- Passera L., 1969. - Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latr. et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *P. xene* Stårcke (Hym. Formicidae). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11, 327-482.
- Passera L., 1972. - Etude de quelques facteurs réglant la fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *Ins. Soc.*, 19, 369-388.
- Passera L., 1984. - *L'organisation sociale chez les fourmis*. ed. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 360 pp.
- Passera L., Keller L., Suzzoni J. P., 1988. - The control of the brood male differentiation in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ins. Soc.*, In press.
- Peacock A.D., 1950. - Studies in Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.) (4): Egg production. *Ent. Mon. Mag.*, 86, 294-298.
- Plateaux L., 1970. - Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderii* (Förster). I. Morphologie et Biologie comparées des castes. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12, 373-478.

- Posada L., de Polania I. Z., de Arevalo I. S., Saldarriaga A., Garcia F., Cárdenas R., 1976. - Lista de insectos daninos y otras plagas en Colombia. 3a. ed. Boletín Técnico. Instituto Colombiano Agropecuario, ICA. Programa de Entomología, 43, 97 pp.
- Roger J., 1863. - Die neu aufgeführten Gattungen und Arten meines Formiciden-Verzeichnisses, nebst Ergänzungen einiger früher gegebenen Beschreibungen. Berl. Ent. Zeitschr., 7, 131-214.
- Silberglied R., 1972. - The little fire ant, Wasmannia auropunctata, a serious pest in the Galapagos Islands. Noticias de Galápagos, 19, 13-15.
- Smith M. R., 1929. - Two introduced ants not previously known to occur in the United States. J. Econ. Entomol., 22, 241-243.
- Smith M. R., 1937. - The ants of Puerto Rico. J. Agric. Univ. Puerto Rico, 20, 819-875.
- Spencer H., 1941. - The small fire ant Wasmannia in citrus groves a preliminary report. Florida Entomologist, 24, 6-14.
- Wheeler W. M., 1929. - Two neotropical ants collected in the United States. Psyche, 36, 89-90.
- Wilson E. O., 1974. - The population consequences of polygyny in the ant Leptothorax curvispinosus. Ann. Ent. Soc. Amer., 67, 781-786.

ETUDE DU REVEIL PRINTANIER CHEZ LES FOURMIS DES BOIS
(GROUPE FORMICA RUFA) DANS LE JURA VAUDOIS (SUISSE)

par

D. CHAUTEMS⁽¹⁻²⁾, N. JAQUET⁽¹⁾ & D. CHERIX⁽²⁾

(1) *Inst. de Zoologie et d'Ecologie Animale, Univ. de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse*

(2) *Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse*

Résumé

Les auteurs ont étudié les différentes étapes du réveil printanier chez deux espèces du groupe Formica rufa dans le Jura vaudois. Les variables considérées ont été la température externe et les températures à l'intérieur de la fourmière à des profondeurs variables. Le processus du réveil printanier est fortement dépendant des conditions météorologiques. Il dure en moyenne 6 semaines (mi-avril - fin mai).

L'apparition des reines à la surface a permis de mettre en évidence les points suivants:

- 3 à 30 % des reines ne sont pas fécondées (moyenne 16 %)

- 90% environ des reines récoltées en surface possèdent des ovocytes matures, qu'elles soient fécondées ou non ainsi que des muscles alaires intacts. Les auteurs formulent l'hypothèse que seules les reines âgées de moins d'une année viennent à la surface.

Mots-clés: Fourmis des bois, réveil printanier, thermorégulation, reines fécondées et non fécondées

Study of the sunny period among red wood ants (Formica rufa group) in the Swiss Jura.

Summary

The authors studied the different stages of the sunny period among two species belonging to the Formica rufa group in the Jura (canton of Vaud, Switzerland). External air temperature and temperature inside the nest at different depths have been considered. The pattern of the sunny period is strongly dependant of meteorological context. It lasts up to 6 weeks (middle April - end of May). The apparition of queens at nest surface allowed to show that:

- 3 up to 30 % of queens are unmated (mean 16 %)

- about 90% unmated as well as mated queens, collected at the surface, have mature oocytes as well as untouched alary muscles. The authors hypothesize that only less than one year old queens come at nest surface.

Key words: Red wood ants, sunny period, thermoregulation, mated and unmated queens

Introduction

Le cycle annuel des fourmis des bois du groupe Formica rufa comprend plusieurs étapes, dont le réveil printanier, que nous présentons dans ce travail.

Durant l'hiver, l'activité de la société est très réduite; mais dès que le sommet de la fourmière est dégagé de neige, un certain nombre d'ouvrières ("Aussendienstiere" au sens d'OTTO, 1958) apparaissent à la surface. Celles-ci semblent posséder, de par la dégénérescence de

leurs corps gras, un thermotropisme positif (SCHMIDT, 1974). Suivant KNEITZ (1964), elles joueraient une fois réchauffées le rôle de messagères thermiques, communiquant aux ouvrières des profondeurs, par d'incessants trajets, l'augmentation de la température externe. A partir de ce moment, les ouvrières gagnent la surface du nid par vagues et il n'est pas rare d'observer parfois une couche extrêmement dense formée d'individus quasiment immobiles. Ce phénomène assimilé à un "bain de soleil printanier" ("Frühlingssonnung", GÖSSWALD, 1951) permet aux ouvrières une intensification de leur métabolisme nécessaire au démarrage des activités de la société. Dans les sociétés polygynes, on observe souvent des reines parmi ces ouvrières.

Suivant l'élévation de la température moyenne de l'air et l'activité des ouvrières, il se crée des zones à thermorégulation active à l'intérieur du nid. Parmi les auteurs ayant abordé ce problème trois causes principales sont signalées comme responsables des températures relativement élevées que l'on trouve à l'intérieur des fourmilières pendant la période d'activité, à savoir:

1) la fermentation des matières végétales entrant dans la composition du nid (WASMAN, 1915 in RAINIER, 1948; COENEN-STASS et al., 1980).

2) l'accumulation de la chaleur solaire absorbée par les nids (FOREL, 1920).

3) la chaleur métabolique produite par ses habitants (KNEITZ, 1970; HORSTMANN et SCHMID, 1986; ROSENGREN et al., 1987).

L'un des buts de ce travail consiste à établir les différentes phases du réveil printanier (durée et intensité) en relation avec les variations de températures externe et internes de la fourmilière, son ensoleillement et l'altitude des stations.

Le second aspect de cette étude est lié aux modalités de l'apparition des reines à la surface, ainsi qu'aux caractéristiques physiologiques de ces dernières. En effet, dans les sociétés polygynes, un certain nombre de reines sont non fécondées (EHRHARDT, 1970; CHERIX, 1980). La question est de savoir si toutes les reines participent au réveil printanier, c'est à dire viennent à la surface de la fourmilière, (quel que soit leur état (âge, physiologie)), ; et deuxièmement si les reines non fécondées sont capables de pondre.

Matériel et méthodes

Notre étude porte sur deux espèces de fourmis du groupe rufa: Formica rufa, L. et Formica lugubris, Zett.. Ces deux espèces sont fréquentes dans le Jura; F. lugubris étant distribuée principalement entre 800 et 1400 m. d'altitude, alors que F. rufa colonise des zones plus basses, entre 700 et 1000 m. (CHERIX et BURGAT, 1979).

Le terrain d'étude se situe dans la région du col du Marchairuz, dans le Jura vaudois (Suisse). Nous avons choisi cinq stations d'altitude et d'exposition différentes (Tableau 1), (ainsi que quelques nids situés entre les stations 4 et 5 et nommés par la suite "Chalet à Roch 1, 2 et 3"). Les observations sur le terrain se sont déroulées du 16 avril 1985 au 29 mai 1985, sur 16 journées. Chaque fois les mesures et observations suivantes ont été réalisées:

- mesure de la température de l'air, du sol à -10 cm, de la surface du nid, et de l'intérieur du nid à -10, -30 et -50 cm. Ces mesures avaient lieu en milieu de journée, vers 12-13 h. et étaient réalisées avec un téléthermomètre "Yellow Springs Instrument" et diverses sondes à thermocouple (modèles n° 405, 408, 418 et 419).

- observation de l'activité à la surface du nid.

- observation de la présence éventuelle de reines et prélèvement d'un certain nombre d'entre elles.

Les reines prélevées ont ensuite été disséquées en plusieurs étapes:

- prélèvement de la spermathèque afin de faire un squash et observation des spermatozoïdes au microscope

- observation du développement des ovaires

- observation de l'état des muscles alaires.

De telles observations ont permis de caractériser l'activité physiologique de ces reines au printemps.

Tableau 1. Présentation des stations.

Station 1	860 m.	versant SE	3 nids petits	 	F. rufa
Station 2	1230 m.	versant SE	3 nids petits	 	F. lugubris
Station 3	1330 m.	versant NW	4 nids moyens		F. lugubris
Station 4	1360 m.	versant NW	2 nids gros		F. lugubris
Station 5	1400 m.	versant NW	2 nids gros		F. lugubris

Résultats et discussion

Le cas de la station 1 est à prendre à part. En effet, c'est la seule station située à moins de 1000 m. d'altitude. Le 16 avril, date du début de l'étude, le réveil printanier avait déjà eu lieu, et la température à l'intérieur du nid n'a pas augmenté durant les 6 semaines d'observations (Figure 1). Nous pouvons dès lors admettre que la thermorégulation active dans les nids a déjà débuté; pourtant les fluctuations restent assez importantes, et la température des nids est relativement basse (14-17°C à fin mai). La thermorégulation semble plus faible que pour les nids d'altitude. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la période de végétation est plus longue (165 à 180 jours, contre 120 à 135 jours pour les stations 3,4 et 5 (SCHREIBER, 1964)), ce qui permet aux ouvrières de ne pas consacrer toute leur énergie à la thermorégulation, celle-ci s'installant peu à peu du fait de l'apport de nourriture.

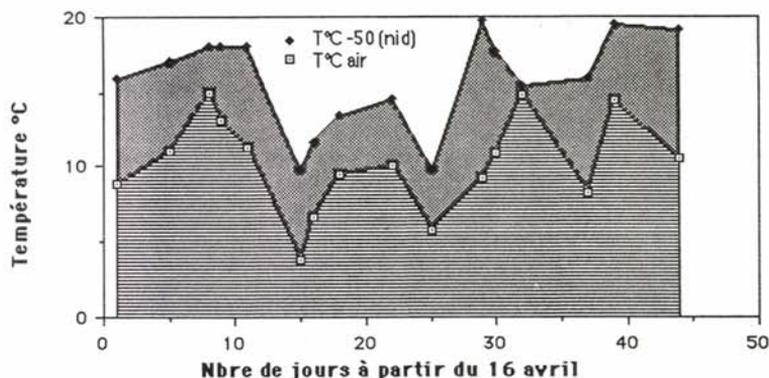


Fig. 1. Courbes des températures mesurées au nid 3 de la station 1. Par souci de clarté nous n'avons représenté ici que la température de l'air et la température à -50 cm à l'intérieur du nid.

Par contre, pour les quatre stations à plus de 1000 m. d'altitude, la thermorégulation active ne débute vraiment qu'à mi-mai. C'est à partir de ce moment-là qu'on constate une diminution des variations de température dans les nids, ainsi qu'une certaine indépendance face à la température de l'air (Figure 2).

Pour les trois stations du versant NW du Jura (stations 3,4 et 5), le réveil printanier a été suivi dès le tout début; en effet, à mi-avril la neige couvre encore les nids dans ces trois stations. A partir de mi-avril la neige commence à fondre et on observe l'apparition des premières

ouvrières; puis très rapidement on assiste à la montée en masse de celles-ci. Nous avons également pu observer quelques reines isolées en surface. Mais la température du nid suit encore assez étroitement celle de l'air.

Puis durant la première moitié du mois de mai on constate une chute de la température de l'air, ainsi qu'une forte augmentation de l'humidité due à des chutes de pluie. Ces facteurs entraînent une diminution de l'activité des ouvrières, et aucune reine n'est observée en surface durant cette période.

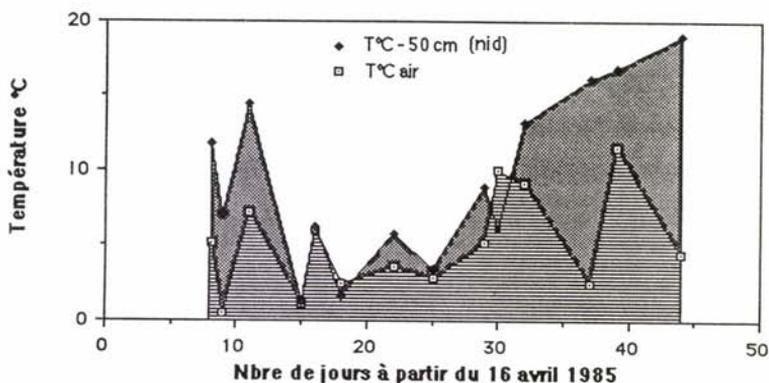


Fig. 2. Courbes des températures mesurées au nid 1 de la station 5.

Dès mi-mai il y a une importante augmentation de la température, ce qui provoque une fonte de la neige autour des nids ainsi que l'apparition de la végétation. Simultanément les premiers pucerons apparaissent, ce qui va permettre aux ouvrières d'effectuer leurs premières récoltes de miellat. Nous observons alors une augmentation de l'activité des ouvrières et une apparition massive de reines en surface (jusqu'à 300 reines sur le nid 3.1) (Figure 3).

Les reines ne sortent à la surface du nid que durant une dizaine de jours. Cette apparition ne semble pas être conditionnée uniquement par la température du nid, mais par un ensemble de facteurs (conditions météo générales, température, activité sur le nid). Toutefois nous avons remarqué que les reines ne sortent que si la température de l'air est supérieure à 6-7°C et si le sommet du nid est au moins partiellement ensoleillé. Il a par contre été impossible de définir une température à l'intérieur du nid favorisant cette sortie, laquelle varie pour chaque nid.

De plus, cette apparition des reines n'a pas lieu sur tous les nids; il est possible que dans certains cas elles restent dans le nid mais à proximité de la surface.

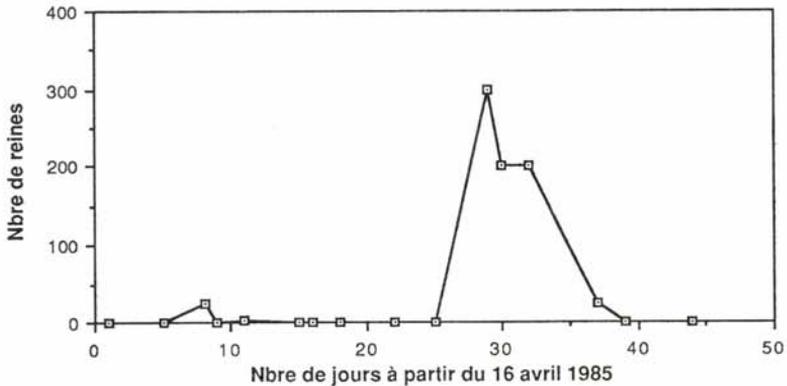


Fig. 3. Apparition des reines à la surface du nid 1 de la station 3.

Durant la seconde moitié du mois de mai, la température du nid augmente et ne dépend plus de celle de l'air. Nous assistons à un début de thermorégulation active, découlant directement de l'apport d'énergie constitué par le mielat (les fourrageuses retournent à la fourmière avec l'abdomen distendu). En effet, nous observons (Figure 4) un pic pour la température du nid correspondant à une chute de la température de l'air; ceci représente un argument en faveur d'une thermorégulation active (ROSENGREN *et al.*, 1987) qui n'est pas uniquement due à un phénomène d'accumulation de l'énergie solaire, ou de thermorégulation par le matériel du nid par l'intermédiaire de microorganismes, comme l'ont proposé certains auteurs (COENEN-STRASS *et al.*, 1980). Car il serait assez surprenant que les microorganismes soient activés par des températures de l'air en baisse.

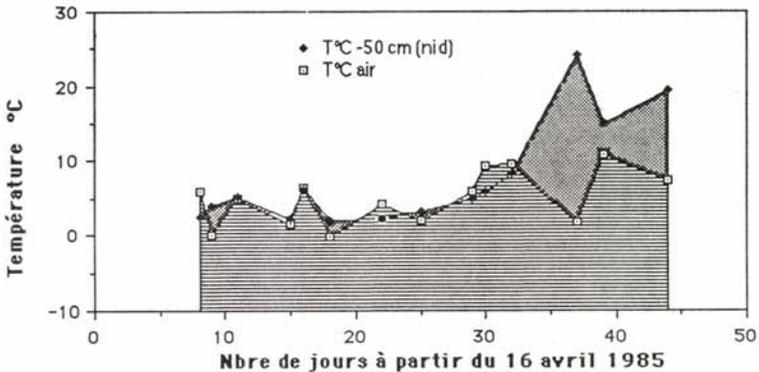


Fig. 4. Courbes des températures mesurées au nid 2 de la station 5.

Nous pouvons relever que les nids bien ensoleillés, tout comme ceux situés à plus basse altitude, ont une thermorégulation plus faible, la chaleur provenant de l'environnement permettant probablement aux ouvrières de consacrer leur énergie à d'autres tâches qu'à la thermorégulation. En effet, les nids ombragés ou situés en altitude ont une température interne plus élevée en fin de réveil. Tous ces nids sont également plus escarpés, ce qui limite les pertes de chaleur.

En ce qui concerne l'état physiologique des reines, 94 reines provenant de 5 nids (versant NW, altitude supérieure à 1300 m.) ont été prélevées et disséquées. 16% sont non fécondées, cette proportion variant de 3 à 30 % selon les nids (Tableau 2). On observe le développement d'oocytes chez 99 % des reines (Tableau 3), donc toutes devraient être potentiellement capables de pondre, les non fécondées pouvant produire des mâles; ce qui justifierait la présence des deux types de reines en surface pour intensifier leur métabolisme.

Tableau 2. Proportion de reines fécondées et non fécondées dans les échantillons recueillis à la surface des nids.

NID	Nbre d'INDIVIDUS	FECONDATION	
		+	-
Chalet à Roch 1	9	78 %	22 %
Chalet à Roch 2	11	73 %	27 %
Chalet à Roch 3	19	84 %	16 %
Nid 3.1	35	97 %	3 %
Nid 5.2	20	70 %	30 %
Total	94	84 %	16 %

Enfin, chez la majorité des reines disséquées les muscles alaires ont une structure fibreuse encore aisément reconnaissable (Tableau 4). Ceci serait en faveur de l'hypothèse suivante: les reines rencontrées à la surface des fourmilières lors du réveil printanier seraient en grande majorité des reines âgées de moins d'une année. Dans les sociétés polygynes (comme celles de *E. lugubris* étudiées), nous avons constaté que les jeunes reines pouvaient s'accoupler sur le nid (dans le cas de nids mixtes, c'est-à-dire produisant des sexués mâles et femelles), mais aussi que certaines reines étaient empêchées de quitter le nid lors de la période de vol nuptial et n'avaient, par conséquent pas la possibilité d'être fécondées par des mâles. Ceci expliquerait les proportions différentes de reines fécondées et non fécondées trouvées sur chaque nid (voir Tableau 2). Malheureusement nous ne savons pas si les nids étudiés sont des nids ne produisant que des femelles et par conséquent possédant un pourcentage élevé de reines non-fécondées (par exemple nid 5.2) ou des nids mixtes ou encore des nids ne produisant pas de sexués. D'autre part l'état des muscles alaires (voir Tableau 4) pourrait renforcer cette hypothèse. En effet d'une manière générale seules 6 % des reines présentaient une dégénérescence quasi totale des muscles alaires. Tant le système de fondation (parasitisme temporaire) que le remplacement des sexués dans les sociétés polygynes ne sont pas des grands consommateurs d'énergie (énergie stockée en partie dans les muscles alaires). Les individus jeunes possèderaient ainsi des muscles alaires presque intacts. Toutefois, seule une comparaison avec des sexués âgés nous permettra de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

Tableau 3. Etat de développement ovarien des reines recueillies à la surface des nids.

NID	Nbre d'IND.	OVAIRES				
		Aucun dévelop.	Ovaires dégénérés	Format. ovocytes	Ovocytes dévelop.	Oeufs
Chalet à Roch 1	9	0 %	0 %	89 %	11 %	0 %
Chalet à Roch 2	11	9 %	0 %	91 %	0 %	0 %
Chalet à Roch 3	19	0 %	0 %	0 %	47 %	0 %
Nid 3.1	35	0 %	23 %	57 %	14 %	23 %
Nid 5.2	20	0 %	0 %	90 %	10 %	0 %
Total	94	1 %	9 %	60 %	18 %	13 %

Tableau 4. Etat des muscles alaires des reines recueillies à la surface des nids

NID	Nbre d'IND.	MUSCLES		
		Dégénér. totale	Début dégénér.	Pas de dégénér.
Chalet à Roch 1	9	0 %	33 %	67 %
Chalet à Roch 2	11	9 %	27 %	64 %
Chalet à Roch 3	19	0 %	21 %	79 %
Nid 3.1	35	11 %	46 %	33 %
Nid 5.2	20	5 %	50 %	45 %
Total	94	6 %	38 %	56 %

Conclusion et scénario du réveil printanier

En fonction des conditions météorologiques du début de l'année 1985, le réveil printanier s'est étalé sur une longue période, à savoir 6 semaines.

Pour les stations d'altitude, nous avons pu remarquer les phases suivantes:

- à mi-avril la neige recouvrant les nids commence à disparaître. Les premières ouvrières sortent immédiatement, d'abord en petites grappes puis rapidement en très grand nombre. Simultanément on observe l'apparition de quelques reines isolées.

- durant la première moitié du mois de mai, l'air est très humide et avec une température assez basse. L'activité des ouvrières diminue notablement et il n'y a plus aucune apparition de reine.
- dès mi-mai on assiste à une augmentation de la température de l'air ainsi qu'à l'apparition des pucerons conjointement à l'éclosion de la nouvelle végétation. Ceci permet l'établissement de la thermorégulation active.

Dès lors, la température du nid commence à augmenter et elle est beaucoup moins influencée par les conditions externes.

On observe alors une reprise de l'activité intense des ouvrières ainsi que l'apparition massive des reines à la surface des nids. Cette apparition des reines ne dure que peu de temps et elle n'est apparemment pas uniquement conditionnée par la température interne du nid.

En ce qui concerne les reines venant à la surface, nous avons mis en évidence deux points principaux. Tout d'abord l'échantillon des reines prélevées en surface comporte les mêmes proportions de reines fécondées et non fécondées que celles trouvées pour l'ensemble des reines d'un nid (EHRHARDT, 1970; CHERIX, 1981). Il n'y aurait donc pas de modifications fondamentales de comportement entre reines fécondées et non fécondées, puisque les mêmes proportions se retrouvent parmi les individus récoltés en surface. Deuxièmement, tous ces individus paraissent susceptibles de pondre vu l'état de développement de leurs ovaires.

Remerciements

Nous tenons à remercier l'Institut de Zoologie et Ecologie Animale de l'Université de Lausanne pour les facilités accordées lors de la réalisation de ce travail, ainsi que l'Institut de Botanique Systématique et Géobotanique de l'Université de Lausanne pour nous avoir aimablement prêté les sondes et téléthermomètres.

Références

- CHERIX, D. et BURGAT, M. 1979. A propos de la distribution verticale des fourmis du groupe rufa dans les parties centrale et occidentale du Jura suisse. Bulletin SROP 11-3: 37-48.
- CHERIX, D. 1981. Contribution à la biologie et à l'écologie de Formica lugubris Zett. Le problème des super-colonies. Thèse Lausanne, 212 pp.
- COENEN-STASS, D., SCHAARSCHMIDT, B. and LAMPRECHT, I. 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant Formica polyctena (Hymenoptera, Formicidae). Ecology 61(2): 238-244.
- EHRHARDT, H.-J. 1970. Die Bedeutung von Königinnen mit steter arrhenotoker Parthenogenese für die Männchenerzeugung in den Staaten von Formica polyctena Förster. Dissertation, Würzburg, Nat. Fak. 106 S.
- FOREL, A. 1920. Les fourmis de la Suisse. 11e éd. La Chaux-de-Fond. 333 pp.
- GÖSSWALD, K. 1951. Die rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Metta Kissau Verlag. 160 S.
- HORSTMANN, K. and SCHMID, H. 1986. Temperature regulation in nests of the wood ant Formica polyctena (Hymenoptera, Formicidae). Entomol. Gener. 11: 229-236.
- KNEITZ, G. 1964. Untersuchungen zum Aufbau und zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei Formica polyctena Förster. Dissertation, Würzburg, Nat. Fak. 156 pp.
- KNEITZ, G. 1969. Temperaturprofile in Waldameisennestern. Proc. VI th. Congress I.U.S.S.I., Bern: 95-100.
- OTTO, D. 1958. Über die Arbeitsteilung im Staate von Formica rufa rufopratensis minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. 30. Akademie-Verlag Berlin. 166 pp.
- RAIGNIER, A. 1948. L'économie thermique d'une colonie polycalique de la Fourmi des bois. La Cellule 51: 279-367.
- ROSENGREN, R., FORTELIUS, W., LINDSTRÖM, K. and LUTHER, A. 1987. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the Formica rufa group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. Ann. Zool. Fennici 24: 147-155.
- SCHMIDT, G. H. 1974. Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich. G.H. Schmidt (Ed.), Wiss. Verlag-gesellschaft mbH, Stuttgart. 974 S.
- SCHREIBER, K. F. 1964. Niveaux thermiques du Canton de Vaud. Orell Füssli, Zürich. 1 carte.

RECHERCHES ECOLOGIQUES SUR LES FOURMIS DU SAHARA

par

F. BERNARD

Professeur, 35 avenue Ratti, 06000, Nice

Résumé:

Le Sahara a 51 espèces de Fourmis, dont 19 endémiques (37%) On a insisté sur *Monomorium salomonis* (L.), très dominante (65% des nids) parce que la plus xérophile. *Acantholepis frauenfeldi* Mayr supporte seule assez bien les terrains salés. 2 *Cataglyphis* sont remarquables par leur vitesse (1.40 m à 2.80 m par seconde) soit 10 à 20 fois plus que les autres espèces.

Summary:

Sahara has 51 species of Ants, about them 19 endemics. *Monomorium salomonis* (L.) is chiefly preminent, (65% af all nests), being the most xerophile. *Acantholepis frauenfeldi* Mayr is the only Ant supporting well salted grounds, so common in Fezzan (south Libya). 2 *Cataglyphis* are conspicuous by their speed (1,40 to 2,80 m/s), 10 to 20 times more than in the other species.

Key words: Ants, Sahara, Soil preferences.

Mots clés: Fourmis, Sahara, préférences écologiques.

Introduction - Méthodes

Cet exposé a pour but de résumer en une synthèse de nombreuses mesures et observations faites au Sahara, de 1944 à 1970, et publiées seulement en partie. Presque toutes proviennent du

du Sahara algérien, sauf 14 localités au Fezzân (sud libyen), à l'occasion de la mission française de 1944. Le Fezzân est très original, à cause de ses larges affleurements de sels du Trias, qui sélectionnent les insectes les plus halophiles.

La station la plus au Nord est Béchar, la plus au Sud est Tamanrasset (A'Haggar). La plus occidentale est Beni-Abbès, lieu du laboratoire saharien du C.N.R.S., la plus orientale est à Zouila (Fezzân). En chacune des 105 stations quantitatives, on délimite un carré de 100 m², où l'on dénombre plantes et fourmi-nières: rarement absents, ces nids sont en moyenne de 12 dans un carré, au plus de 38. Pour comparer avec le Maghreb non désertique, on y a fait 167 stations, dans le Tell et l'Atlas. Elles ont fourni en tout 240 espèces, mais le Sahara n'en a donné que 51, dont 19 spéciales au désert. Cet endémisme de 37% est du même ordre en de nombreuses régions, mais le record est sans doute pour les animaux du lac Baïkal, dont 66%, y compris 5 familles, sont particulières à ce grand lac. J'insisterai particulièrement sur les 8 Fourmis les plus communes, en commençant par *Monomorium salomonis*, qui offre la remarquable prépondérance de 65% des nids, étant la seule qui habite les lieux les plus arides.

1/ Monographie de *Monomorium salomonis* (L.)

C'est une petite Fourmi brune, de 2,9 à 3,4 mm, noire dans les biotopes très ensoleillés. Les Reines de 8 à 12 mm sont plus claires. Il y en a en moyenne 12 par nid, les mâles sont petits (2,5 à 3 mm), rares dans les collections parce qu'ils essaient de nuit. L'espèce est très omnivore et seule la race *didonis* Sant., rouge clair, n'a que de petites graines dans son terrier. Les ailés de *didonis* sont mal connus, mais il serait possible d'en faire, une espèce distincte, bien qu'elle est, approximativement, en gros, la même distribution que le type.

Chaque société contient 2000 à 3000 ouvrières, tandis que *Tapinoma simrothi* en a souvent jusqu'à 50.000, mais ne supporte pas le plein désert. *M. salomonis* est commun sur les Hauts Plateaux, plus localisé dans l'Atlas et le Tell, où elle représente 24% des fourmi-nières.

Gérard Délye a pu donner une explication valable de la xérophilie remarquable de *M. salomonis*: à l'aide des techniques du microscope électronique, la photographie des surfaces cuticulaires de *Salomonis* et de 10 autres espèces, dont 3 sahariennes montrent que ces cuticules ont toutes des pores microscopiques, laissant passer l'air à l'intérieur du corps. Ces pores sont 3 à 4 fois moins denses chez *salomonis* que chez toutes les autres Fourmis étudiées. Ainsi, ce *Monomorium* a sans doute 3 ou 4 fois plus de chances de conserver son eau corporelle, ce qui suffit largement à justifier sa résistance à l'aridité. Le lieu probablement le plus désertique des 95 stations sahariennes est un Acacia épineux très isolé nommé *Gdeniet Madjoul*, ce qui, en berbère, signifie "point de repère", car il est très utile aux caravanes. Je n'ai trouvé au pied de cet arbre que 4 Araignées et un nid de *salomonis*. Ce *Gdeniet Madjoul* était à 200 km de l'oasis la plus proche vers le sud, et à 250 km du lieu habité le plus près vers le Nord.

Salomonis est une des Fourmis probablement d'origine saharienne, car elle est plus répandue et plus variable dans le désert que dans les régions voisines. Au contraire, beaucoup d'espèces vivant au Sahara proviennent plutôt de l'Atlas, où elles sont le plus polymorphes.

21 *Acantholepis frauenfeldi* Mayr :

Décrite du sud de l'Autriche, cette Fourmi, un peu plus petite et plus grêle que la précédente, est avant tout adaptée aux terrains salés du sud méditerranéen. On la trouve ailleurs presque partout, mais elle y représente au plus 4% des fourmilières, tandis qu'elle constitue 40 à 100% des nids en terrains salés. Une des stations record se situe au sud de Mourzouk (Fezzân) :

Il y a là de grandes étendues de sels triasiques : couche blanche, épaisse de 1 à 3 cm. En piochant sous cette couche, on trouve une argile jaune, épaisse et très humide, où la seule Fourmi, en peuplements très denses, est *A. frauenfeldi*. Elle y est souvent noire, alors que le type et la plupart des autres ouvrières de cette espèce ont le thorax rouge clair.

En moyenne, au Sahara, zones salées comprises, cet *Acantholepis* fait 7,9% du total des fourmilières, et vient donc en second, avant les autres espèces communes.

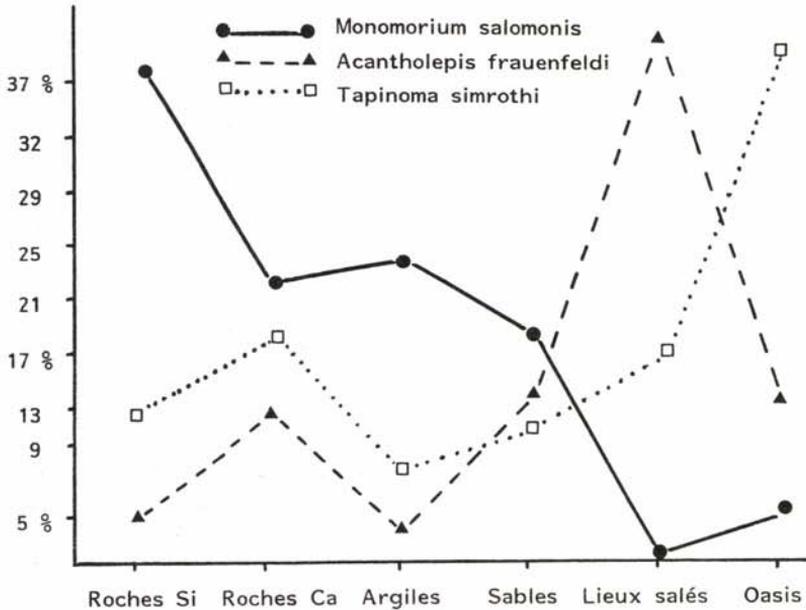


Fig.1. Pourcentage des nids de 3 espèces de Fourmis dans 6 milieux différents. On remarque la préférence de *Monomorium salomonis* pour les roches siliceuses (qui dominent au Sahara), et celle d'*Acantholepis frauenfeldi* pour les terrains salés (qui dominent au Fezzân). *Tapinoma simrothi*, introduite depuis la Palestine vers 1891, pullule en sols cultivés.

3/ Le genre *Cataglyphis* Förster :

C'est très probablement le seul genre de Formicide d'origine saharienne indiscutable, d'après ses nombres d'espèces :

11 espèces au Sahara : dont la plus primitive : *C. (Paraformica) emmae* Forel, la plus proche des *Formica*, dont les *Cataglyphis* dérivent, d'après l'avis de Forel (1898).

Il existe une espèce en Espagne, une en France méridionale, deux seulement au Moyen Orient, trois en URSS. De plus, Pisarski et Dlussky viennent d'en trouver une dans le désert de Gobi.

La dernière à citer : *C. adenensis* Forel, est spéciale à la côte d'Aden, un des lieux les plus chauds du monde. C'est la plus petite, intéressante par ses pattes très longues.

- Vitesses de course des *Cataglyphis*

Les *Cataglyphis* sont parmi les Fourmis les plus rapides du monde et leurs vitesses de déplacement ont été mesurées en 1969 et 1970, où 4 espèces de *Cataglyphis*, ont été comparées à 17 autres Fourmis nord-africaines et 32 Fourmis de France.

Cataglyphis albicans Roger est la plus rapide: 280 cm/s. Cette vélocité a été constatée en plusieurs endroits : Casablanca, Carthagène (Andalousie), dunes de Ghourd el Baghel (la vallée de la chèvre), au nord du Grand Erg oriental. Cette vitesse représente, par seconde, 330 fois la longueur de son corps. *C. albicans* est commune dans tout le Maghreb, surtout sur argile sèche, mais elle garde une vélocité analogue sur du sable fin, moins favorable à la course. *Cataglyphis bombycina* Roger, la classique Fourmi argentée des dunes de l'erg, possède une vitesse de moitié inférieure à celle d'*albicans*, soit 1m40 par seconde.

Cataglyphis bicolor (Fab.), très banal au Maghreb, est de 10 à 20 fois plus lent : 15 cm par seconde, comme les *Formica* et la plupart des *Tapinoma*.

A. frauenfeldi parcourt 24 cm/s, mais elle est 2 à 3 fois plus petite que les précédentes.

M. salomonis est très lent (1,9 cm/s), ainsi que l'espèce voisine *M. subopacum* Nyl. : 1,8 cm/s. Un peu moins lentes sont les Fourmis moissonneuses : 3 à 4 cm/s chez *Messor barbara* et *M. korelli*. On peut se poser la question de savoir si les grandes vitesses des *Cataglyphis* leur sont avantageuses. Cela est possible, car on remarque au Fezzân que les Oiseaux et Lézards chassent surtout de grosses Fourmis lentes, comme les *Camponotus*, mais aucun ne tente de suivre les *Cataglyphis* les plus rapides.

Les grandes ouvrières déboucheuses de *C. bombycina* : (Fig.2) : les anciens auteurs avaient appelé "soldats" de grands individus (de 11,7 à 12,3 mm), sans intermédiaires avec les ouvrières normales (6,6 à 9,0 mm), parce qu'ils voyaient là une caste défensive de la société. Or, il n'en est rien, d'après les observations de deux myrmécologues.

Au Fezzân (1944), quand je fouillais à la pioche dans un nid de *bombycina*, les grandes ouvrières s'enfuyaient toutes, mais les petites restaient et me mordaient vivement.

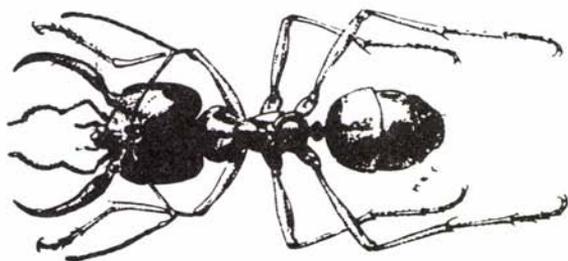


Fig. 2. Le soi disant "soldat" de la Fourmi argentée des sables (*Cataglyphis bombycina* Roger), x 5,5 (taille 12 mm). Ce n'est pas un défenseur, mais un "déboucheur", transportant de grosses boulettes de sable.

De son côté, Santschi (1949) a observé des *bombycina* à Tozeur, au sud tunisien. Quand il y a du vent de sable, fréquent au désert et qui peut durer une semaine, tous les individus collaborent pour déboucher le terrier, mais les soi-disant "soldats" peuvent en sortir des boulettes de sable de 5 à 6 mm de diamètre, tandis que les petites ne portent chacune que quelques grains de sable. Le nid est ainsi débouché au moins dix fois plus vite par les grands individus. Ils ont d'ailleurs des mandibules immenses (Fig. 2), incurvées, mesurant 2,8 mm, mais les petites ouvrières ont des mandibules droites, de 0,8 à 1,2 mm.

Voilà donc une adaptation remarquable, unique au monde, d'un Insecte social ayant spécialisé une caste de déboucheurs, et non de défenseurs.

4/ Quelques mots sur les autres Fourmis sahariennes :

Les espèces ci-dessus représentent 86% des fourmilières, donc l'essentiel de la faune myrmécienne du désert. Trois Fourmis moisonneuses représentent au total 12,2% et sont peu communes, car il leur faut une végétation relativement dense. *Messor foreli* monte souvent aux arbres. Ensuite, citons seulement des *Monomorium*, pour lesquels Santschi avait créé le sous genre *Equesimessor*, parce qu'ils chevau-

chent la graine récoltée, et la maintiennent contre les mandibules à l'aide de longs poils incurvés. *E.chobauti* Forel, le premier décrit, rapporte sa graine au nid à reculons, détail que Forel avait remarqué. Mais, au Gassi Touil (nord de l'Erg oriental), j'ai trouvé une race marchant tout droit, à part cela identique aux *chobauti* habituels. Au Tassili, j'ai trouvé *Equesimessor ajjer*, inédit à tête brune et non rouge comme chez *chobauti*.

Références

- Il n'est pas nécessaire de citer tous les travaux italiens sur le Fezzân, à l'exception de l'ouvrage général de 1937:
- Il Sahara italiano. Parte prima; Fezzan i oasis di Gat. Reale Soc.geografica italiana, Vol. speciale, 1937, Roma.
- Bernard F., 1934. - Répartition des Fourmis en Afrique du Nord. Bull.Soc.Hist.nat.Afr. du Nord. 35, 117-124.
- Bernard F., 1945. - Compte rendu sommaire de la mission du Fezzân. Rev. trav.Institut des études sahariennes. 8, 74-78.
- Bernard F., 1950. - Les Fourmis du Tassili n'Ajjer. Ibid., série Tassili, 70-141.
- Bernard F., 1951. - Adaptation des Fourmis sahariennes. Congrès de la FAS, Toulouse, Bull.Soc.Sc.nat.Toulouse. 12, 44-58.
- Bernard F., 1961. - Biotopes habituels des Fourmis sahariennes de plaine. Bull.Soc.Hist.nat.Afr. du Nord. 52, 21-40.
- Bernard F., 1964. - Recherches sur les Fourmis des sables sahariens. Rev. Ecol. Biol. Sol, 4, 615-638.
- Bernard F., 1966. - Remarques sur diverses Fourmis sahariennes. Bull. Soc. Zool. Fr. 56, 1-9.
- Bernard F., 1985. - Recherches sur les vitesses des Fourmis. Congr. Union Et. Insectes Sociaux, Diefenbeek, 34-39.
- Finzi B., 1936. - Risultati scientifici della spedizione nel Egitto et Penisola di Sinai. Bull. Soc. roy. Entom. Egypte. 3, 155-210.
- Forel A., 1909. - Observations sur quelques Fourmis sahariennes. Bull. Soc. vaudoise Sci. nat. 45, 389-391.
- Lameere A., 1902. - Notes sur les moeurs des Fourmis du Sahara. Ann. Soc. Entom. Belgique. 46, 160-169.
- Menozzi C., 1931. - Spedizione scientifica all'Oasi di Cufra (Formicidae). Ann. Mus. civ. Genova, 15, 451-456.
- Menozzi C., 1932. - Missione scientifica del Prof. E. Zavattari nel Fezzan. (Formicidae). Bull. Soc. entom. ital., 64, 93-101.

Tableau I : Comparaison écologique entre les 11 Fourmis les plus communes au Sahara, classées par abondance décroissante du % moyen des nids. *C.bombycina* atteint 38% du sable seul.

ESPECE	% AU SAHARA	% DANS LE TELL ET L'ATLAS	% SUR SOLS SALES		
<i>Monomorium salomonis</i> (L.)	65%	24%	2%	Roches siliceuses	Gdeniet Majdoul 100%
<i>Cataglyphis bombycina</i> Roger	38% sur sable seul	0	rare	Sable très fin	Dunes nombreuses 100%
<i>Acantholepis frauenfeldi</i> Mayr	7,9%	13%	49%	Couches de sel épaisses	Sels triasiques 100%
<i>Tapinoma simrothi</i> Krausse (venue de Palestine en 1891)	6,7%	18%	4%	Cultures 40%	Divers champs 100%
<i>Cataglyphis bicolor</i> (Fab.)	3,2%	18%	2%	Argiles habitées	Ville de Ghardaia 75%
<i>Cataglyphis albicans</i> Roger	2,3%	4,7%	rare (*)	Argiles nues	Dider (Tassili) 100%
<i>Pheidole pallidula</i> (Nyl.)	0,4%	5,7%	0,3%	Argiles (en France:rochers)	Hamman Lif,Tunisie 58%
FOURMIS MOISONNEUSES (là où la végétation est dense)		17,6%:Provence			
<i>Messor Foreli</i> Santschi	5,2%	0,9%	1,5%	Bois d'Acacias	2 bois à El abiod (Fezzân) : 9%
<i>Messor aegyptiaca</i> (Forel)	3,1%	0	0	Jardins	Brâk (Fezzân) 13%
<i>Cratomyrmex arenarius</i> (Fab.)	3,6%	4%	2,1%	Argiles et sables	Alexandrie 95% Pr. Gabbour
<i>Monomorium</i> (<i>Equesimessor</i>) <i>chobauti</i> Forel	3,4%	0	rare	Sables un peu grossiers	Oued Issandilène (Tassili) : 85%

(*) la plus rapide : 2,80 m/s

PATRON D'EXPLORATION CHEZ IRODOMYRMEX HUMILIS

par

J.L.DENEUBOUG, S.ARON⁽¹⁾ & J.M.PAST EELS⁽¹⁾*Chimie Physique II, CP 231**Laboratoire de Biologie Animale (1)*

ULB

1050 Bruxelles (Belgique)

RESUME

Chez Iridomyrmex humilis une nouvelle aire de fourragement située à proximité du nid est explorée collectivement. Une piste issue de la progression des exploratrices se forme entre le nid et la zone explorée. La modélisation du phénomène montre que les comportements individuels de marquage expliquent relativement bien la genèse de ces pistes collectives. Nous présentons ici les premiers résultats expérimentaux et théoriques.

Mots-clefs : Exploration, Piste, Iridomyrmex humilis, Modélisation

SUMMARY

Iridomyrmex humilis workers are recruited to explore new-unmarked foraging areas near their nest, progressively forming a trail into the new area as the exploration advances. Using a model it is possible to show how the individual explorers' marking and trail following behaviour may generate their collective trail.

Keywords : Exploration, Trail, Iridomyrmex humilis, Mathematical Models.

INTRODUCTION

Classiquement, les espèces qui recrutent à l'aide d'une piste chimique ne tracent celle-ci qu'après la découverte d'une source de nourriture, d'un ennemi... Cependant plusieurs espèces sont connues pour pister de manière permanente. Les scouts de Leptogenys chinensis déposent une piste qui est utilisée pour rentrer au nid (Maschwitz and Schönege, 1983). Chez Iridomyrmex humilis les scouts déposent une phéromone de piste sur une nouvelle aire de fourragement. Cependant pour cette espèce à la différence des autres, ce comportement va dépasser le niveau individuel pour conduire à la genèse de pistes collectives. Nous présentons ici les premiers résultats d'une étude

expérimentale et théorique portant sur les mécanismes et les conditions de formation de ces pistes.

MATERIEL ET METHODE

Une aire de fourragement de 0,8 m x 0,8 m dont le fond est recouvert de sable est connectée au nid. Les fourmis n'ont accès à l'aire que pendant l'expérience. Pour éliminer tout marquage chimique, le sable est renouvelé avant chaque test. Excepté ce changement de substrat, le dispositif expérimental et son environnement sont maintenus constants d'une expérience à l'autre.

Un second dispositif simplifié a été utilisé. Il s'agit d'un pont en carton à deux branches. Chaque branche a une longueur de 16 cm (FIG 1). Ce pont, placé entre le nid et l'aire de fourragement, offre deux chemins possibles aux fourmis. L'étude et la mesure des flux sur chaque branche nous permettra de montrer l'apparition d'un comportement collectif, c'est-à-dire une dissymétrie dans l'utilisation des deux branches du pont. Un nouveau pont est utilisé pour chaque expérience. Nous supposons que le comportement des fourmis sur le pont est analogue à celui sur l'aire de fourragement. Les résultats présentés ont été obtenus sans affamement mais nos tests montrent que celui-ci n'affecte pas le phénomène.

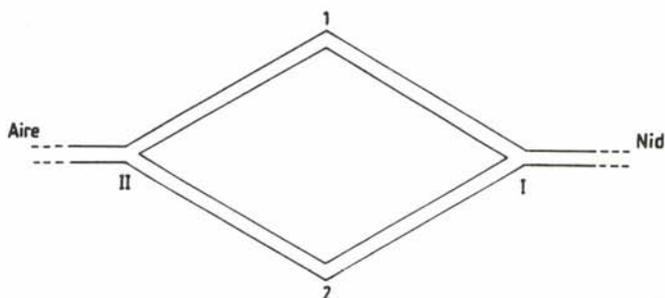


Fig 1. Pont à choix binaire.

EXPLORATION DE L'AIRES

Dès que l'on permet aux fourmis d'accéder à l'aire de fourragement, quelques individus commencent à explorer la zone proche de la sortie du nid. Peu à peu cette zone d'exploration progresse sur l'aire, faisant place à une piste la reliant au nid et empruntées par les fourmis (FIG 2). Simultanément la population sur l'aire croît exponentiellement. Cette première indication d'un recrutement sera confirmée par l'observation d'invitations manifestées par les exploratrices qui rentrent au nid.

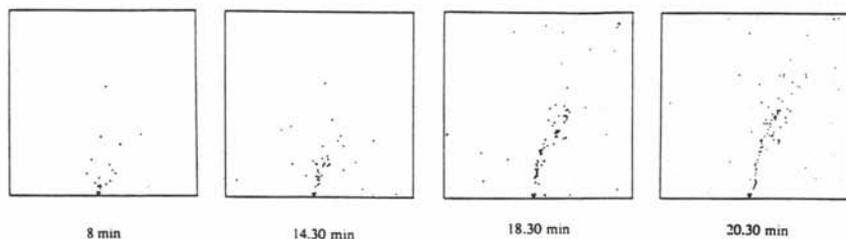


Fig. 2 Déplacement de la zone d'exploration et formation de la piste sur l'aire de 0,8 m x 0,8 m.

La population d'exploratrices sur l'aire croît d'autant plus vite que la colonie est grande, la piste se forme plus rapidement et est mieux marquée.

Les fourmis dans la zone d'exploration décrivent tous azimuts des trajectoires circonvoquées, variables dans leur longueur. La piste est empruntée pour aller vers la zone d'exploration ou en revenir.

ETUDE SUR LE PONT A DEUX BRANCHES

Afin de simplifier le mouvement des fourrageuses essentiellement au niveau de l'exploration, les fourmis ont été suivies sur un pont à deux branches. Dans ce cas :

- La fourmi qui se déplace sur le pont vers l'aire de fourrageage n'a qu'un choix gauche ou droite à exprimer au point I (FIG. 1). Au point II, elle n'a pas de choix à formuler, l'inertie de son mouvement et son orientation la conduit à progresser vers l'avant en ignorant la branche latérale à son mouvement. Pour les individus rentrant au nid, le site II est le site de choix.

- A tout moment de sa progression sur le pont une fourmi peut faire demi-tour et retourner sur ses pas pour à nouveau faire demi-tour quelques instants plus tard, ... Ces demi-tours diminuent au cours du temps : fréquents au début de l'expérience, ils deviennent rares sur les branches fortement empruntées.

MESURE DES FLUX SUR CHAQUE BRANCHE

Dans les premières minutes d'accès au pont, les fourmis choisissent également chaque branche (FIG 3). Cette égalité se maintient jusqu'au moment où l'une des branches est empruntée de manière dominante par rapport à l'autre. La période pendant laquelle les deux branches sont empruntées également correspond à la situation où la zone d'exploration couvre le pont. Avec le temps, une des deux

branches devient le chemin privilégié, situation qui correspond pour nous à la formation d'un segment de piste sur l'aire de fourragement.

La même expérience mais avec une petite colonie montre une évolution différente : les deux branches sont empruntées également et faiblement pendant des temps beaucoup plus longs. Finalement, un chemin privilégié se forme mais la dissymétrie d'utilisation est moins marquée que dans le cas de colonies importantes.

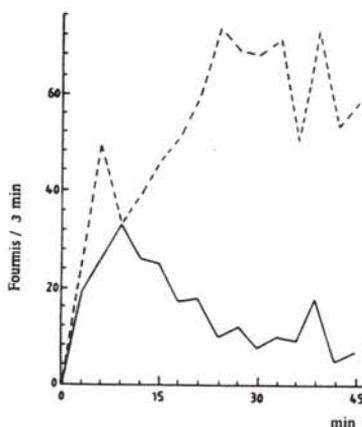


Fig. 3 Evolution temporelle du nombre de fourmis (par 3 min) passant sur chacune des branches du pont.

MISE EN EVIDENCE D'UN MARQUAGE CHIMIQUE

Ces observations laissent supposer l'existence d'une piste chimique, laquelle a d'ailleurs été clairement mise en évidence (Aron, en préparation). Il apparaît que les fourmis qui quittent le nid vers l'aire de récolte déposent sur le substrat de courtes traces chimiques avec la face ventrale de l'abdomen. Au retour les fourrageuses marquent plus intensément. Ce comportement reste constant au cours de l'expérience. Ces observations font supposer que le même signal chimique décrit par Van Vorhis Key and Baker (1986) est utilisé dans le recrutement alimentaire.

SCENARIO DU MODELE

Disposant d'observations aux niveaux global et individuel, la modélisation va nous permettre de montrer que les comportements individuels observés sont suffisants pour expliquer la genèse des pistes. Pour des raisons de place et de simplicité nous présentons ici une version sim-

plifiée du modèle qui "capture" l'essentiel du phénomène. Ce modèle comprend quatre variables : les concentrations de phéromone et le flux total de fourmis (allant et venant) sur chacune des branches. Nous négligerons la dynamique des demi-tours.

La logique du modèle est la suivante : les fourmis passent sur chaque branche et marquent celle-ci. Le choix d'une branche par les fourmis au point I ou II dépend des concentrations relatives de ces branches. Plus une branche est marquée plus elle attire les fourmis et augmente ses chances de devenir, si les conditions sont favorables, le chemin privilégié.

Concentration de la phéromone de piste

Chaque branche du pont est caractérisée par une concentration de phéromone (C_i , $i = 1, 2$) qui évolue au cours du temps en fonction de la vitesse de dépôt et de disparition (évaporation, diffusion,...).

VITESSE DE DEPOT : Proportionnelle au total des fourmis se déplaçant sur la branche considérée (F_i) et une quantité q de phéromone déposée par fourmi. Si cette quantité q est l'unité de mesure alors $q = 1$.

VITESSE DE DISPARITION : Proportionnelle à sa concentration et à e qui est l'inverse du temps de vie de la phéromone (fonction des caractéristiques physico-chimiques de la phéromone et du substrat).

$$dC_i = \text{DEPOT} - \text{DISPARITION}$$

$$dt$$

$$= F_i - e C_i \quad i = 1, 2 \quad (I,1)$$

Flux de fourmis se présentant à l'entrée du pont ($Q(t)$)

Le nombre moyen de fourmis empruntant le pont par min, $Q(t)$, suit une courbe logistique qui atteint une valeur de plateau Q_m d'autant plus grande que la colonie est grande.

Flux de fourmis sur chaque branche.

La fraction empruntant une branche est déterminée par l'attractivité de celle-ci, fonction des concentrations relatives. La forme suivante a été choisie :

$$\text{ATTRACTIVITE BRANCHE } i = \frac{(c + C_i)^n}{(c + C_1)^n + (c + C_2)^n}$$

$$F_i = Q(t) \text{ ATTRACTIVITE BRANCHE } i \quad (I,2)$$

Les insectes se dirigent en majorité vers la branche la plus marquée. La puissance n modulant l'aspect tout ou rien de la réponse.

Deux résolutions numériques du modèle sont présentées à la Figure 4 pour une grande et une petite colonie. Le modèle évolue en bon accord avec nos observations et en particulier la différence de dynamique entre les deux colonies. La constante de disparition de la phéromone (e) est un autre paramètre intéressant. Cette constante qui est fonction de la nature du substrat, de sa température ou de la nature de la phéromone si nous comparons des espèces différentes contrôle la formation de la piste cohérente : plus e croît, plus la différence d'utilisation des deux branches est faible pour e à la limite disparaître. e et Q_m (=la taille de la colonie) jouent un rôle complémentaire : à l'état de régime une grande colonie (Q_m grand) avec un e important peut donner le même résultat qu'une petite colonie avec une petite valeur de e .

Ces résultats nous conduisent à avancer l'hypothèse que nombre d'espèces auraient la potentialité de développer un patron structuré d'exploration mais que les conditions empêchent celui-ci de se manifester.

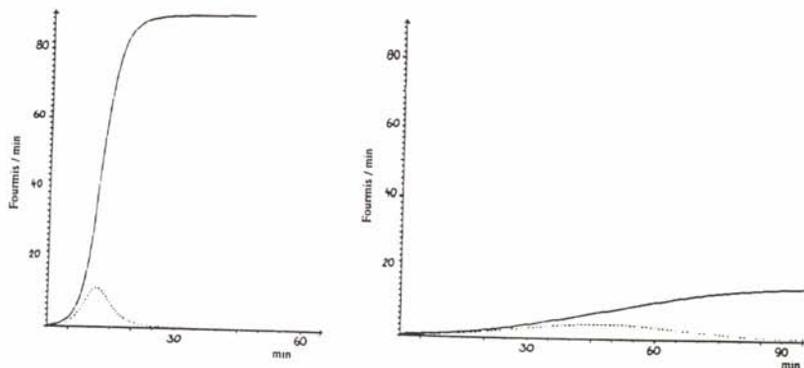


Fig. 4 Evolution temporelle des populations empruntant chaque branche du pont pour une grande colonie ($Q_m = 90$, à gauche) et pour une petite ($Q_m = 16$, à droite).

DISCUSSION

Les observations présentées ici ont été obtenues au laboratoire. L'étude sur le terrain montrera certainement que ce comportement collectif n'est pas un artefact lié aux conditions d'expérimentation.

Au cours de l'exploration nous passons d'une phase incoordonnée (la zone d'exploration) à une phase coordonnée (la piste). Dans le cas du pont en losange, la phase incoordonnée correspond à l'utilisation égale des deux branches. Nous reprenons ici délibérément les termes que Grassé (1959) a utilisés - phases incoordonnée et coordonnée- dans ses études sur le comportement constructeur des termites et dans sa théorie de la stigmergie. Il est clair que la

formation de la piste d'exploration chez L. humilis est analogue à la construction non pas bien sûr dans la spécificité des mécanismes utilisés mais dans la logique du phénomène.

Ces structures et le scénario proposé pour L. humilis, ne sont pas sans rappeler, à une autre échelle, les fourmis légionnaires qui forment des patrons de chasse collective (voir par ex. Burton and Franks, 1985). Elles quittent le bivouac dans différentes directions, marquent le territoire en se déplaçant et en ramenant des proies. Un modèle de ce type est à l'étude actuellement avec Simon Goss et Nigel Franks (Bath University).

On en vient à se poser, la question du jeu entre les pistes d'exploration et les pistes alimentaires, L. humilis recrutant remarquablement bien vers une source de nourriture (Beckers, ce volume). Comment les pistes alimentaires s'articulent-elles sur les pistes d'exploration et comment un réseau se développe-t-il? De plus la sélection d'un chemin sur le pont présente beaucoup d'analogies avec la sélection d'exploitation d'une source parmi plusieurs. Les mécanismes décrits peuvent-ils ou non conduire à la sélection du chemin le plus court à l'instar de la sélection de la meilleur source? Nous espérons répondre à ces questions dans un proche avenir.

L'organisation de l'espace à partir de pistes déposées de manière permanente durant le fourragement est connu chez d'autres invertébrés. Un bon exemple est donné par les Merita, des mollusques intertidaux, où elles conduisent à la formation de clusters de repos (Focardi et al., 1985).

En conclusion, si nous voyons le conflit individualité - communication comme un élément de l'organisation du fourragement, nous sommes tentés de proposer un gradient débutant aux espèces pratiquant le fourragement individuel avec fidélité spatiale. Cataglyphis et Neoponera en sont des exemples (Wehner, 1987; Schmid-Hempel, 1987; Fresneau, 1985). Le stade suivant est illustré par Messor aciculatus (Onoyama and Abe, 1982) ou Ectatomma ruidum (Lachaud, com. pers.) qui présentent une fidélité spatiale et un recrutement non-directionnel (M. a.) ou faiblement directionnel (E. r.). Un pas plus loin, nous trouvons Leptothorax unifasciatus (Aron et al, ce volume) qui présente un comportement toujours très individualisé (mémoire et piste personnelle) mais possède un recrutement par tandem directionnel et fiable. Les espèces telles que Tetramorium, Lasius (Beckers, ce volume), Pheidole (Detrain, ce volume) possèdent des recrutements, groupe et/ou masse, intenses et directionnels, mais où les scouts n'interagissent que peu entre eux. Enfin vient Iridomyrmex où même les scouts communiquent. Le stade ultime est atteint par les légionnaires. En d'autres termes tout se passe comme si la taille de la colonie grandissant, les moyens mis en oeuvre pour intégrer l'individu dans un fourragement "social" ne faisaient que croître.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier L. Passera pour nous avoir fourni des colonies d'Iridomyrmex humilis aussi douées et performantes. Nous remercions également B. Herpigny et R. Beckers pour leur aide et les Profs I. Prigogine et G. Nicolis pour leur intérêt constant.

REFERENCES

- BURTON, J.L., and FRANKS, N.R. (1985) The foraging ecology of the army ant Eciton rapax : an ergonomic enigma? *Ecol. Ent.* 10, 131-141.
- FOCARDI, S., DENEUBOURG, J.L., and CHELAZZI, G. (1985) How shore morphology and orientation mechanisms can affect the spatial organization of intertidal molluscs. *J. theor. Biol.* 112, 771-782.
- FRESNEAU, D. (1985) Individual foraging and path fidelity in a Ponerine ant. *Ins. Soc.* 32, 109-116
- GRASSE, P.P. (1959) La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez Bellicositermes natalensis et Cubitermes sp. La théorie de la stigmergie : Essai d'interprétation des termites constructeurs. *Ins. Soc.* 6 41-83
- MASCHWITZ, U., and SCHONEGGE, P. (1983) Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine Leptogenys chinensis. *Oecologia* 57, 175-182.
- ONOYAMA, K., and ABE, T. (1982) Foraging behavior of the harvester ant Messor aciculatus in relation to the amount and distribution of food. *Jap. J. Ecol.* 32, 383-393.
- SCHMID-HEMPEL, P. (1987) Foraging characteristics of the desert ant Cataglyphis. Dans *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. Eds Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. *Experientia Supplementum* 54, 15-42.
- VAN VORHIS KEY, S.E., and BAKER, T.C. (1986) Observations on the trail deposition and recruitment behaviours of the Argentine ants, Iridomyrmex humilis (Hymenoptera : formicidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 79, 283-288.
- WEHNER, R. (1987) Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, Cataglyphis (Sahara desert) and Ocymyrmex (Namib desert). Dans *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. Eds Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. *Experientia Supplementum* 54, 15-42

DESCRIPTION ET EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DU
RESEAU DE PISTES CHEZ LASIVS FULIGINOSUS

par

Y.QUINET & J.M.PASTEELS

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, C.P. 160
Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique*

RESUME : Le réseau de pistes d'un nid de Lasius fuliginosus a été observé d'avril 1984 à septembre 1986. Quatre types de piste ont pu être distinguées chaque année : des pistes permanentes, des pistes temporaires de récolte de miellat, des pistes temporaires de chasse et des pistes éphémères de recrutement. Ces pistes diffèrent entre elles par leur(s) fonction(s), leur durée de vie au cours d'une saison d'activité et leur évolution spatiale au cours d'une saison d'activité et d'une année à l'autre.

Mots clés : Lasius fuliginosus, foraging, pistes.

SUMMARY : DESCRIPTION AND SPATIO-TEMPORAL EVOLUTION OF THE TRAILS NETWORK IN LASIVS FULIGINOSUS.

The trails network of a nest of Lasius fuliginosus was observed from April 1984 to September 1986. Four types of trail could be distinguished every year : permanent trails, temporary honeydew collecting trails, temporary hunting trails and ephemeral recruitment trails. These trails differ from one another by their function(s), their life-time in the course of a season of activity and their spatial evolution in the course of a season of activity and from one year to the other.

Key words : Lasius fuliginosus, foraging, trails.

INTRODUCTION

La fourmi Lasius fuliginosus est une espèce forestière caractérisée par l'édification d'un réseau de pistes rayonnantes qui drainent vers le nid la récolte de miellat et de proies (Dobrzanska 1966, Gaspar 1967, Hennaut-Riche et al. 1979). Hennaut-Riche et al. (1979) ont montré que ce réseau de pistes restait remarquablement constant d'une année à l'autre. L.fuliginosus est aussi caractérisée par une spécialisation territoriale des fourrageuses : les ouvrières qui fréquentent une piste particulière du réseau lui sont fidèles pendant au moins 4 mois. De plus, cette fidélité se maintient après l'hibernation (Hennaut-Riche et al. 1979, Quinet-en préparation).

Ces traits comportementaux indiquent une stratégie prédictive d'exploitation du territoire adaptée à un milieu stable, notamment en ce qui concerne les sources de nourriture. Dans cet article, nous présentons, de façon résumée, les résultats de l'étude du réseau de piste d'un nid de L. fuliginosus, de sa structure, de son évolution spatio-temporelle et de ses relations avec les sources de nourriture exploitées.

Cette étude du réseau routier constitue une première étape d'un travail plus vaste consacré à l'étude de (ou des) stratégie(s) d'exploitation du territoire chez L. fuliginosus.

MATERIEL ET METHODES

Le nid étudié est installé dans une excavation à la base d'un tronç de charme, à la lisière d'un bois de diverses essences (charmes, chênes, érables et coudriers) sur la commune de Treignes (Belgique). La lisière est bordée par une zone arbustive où poussent principalement des arbustes d'érables et de cornouillers. Au cours des saisons 1984, 1985 et 1986, une cartographie complète du réseau de pistes du nid a été effectuée une fois par semaine depuis le réveil du nid jusqu'à son entrée en hibernation. Une cartographie préliminaire du terrain et un balisage des pistes au moyen de petits piquets en plastique a rendu possible une cartographie aisée du réseau de pistes de semaine en semaine et d'une année à l'autre. Les arbres et les arbustes colonisés par des pucerons et exploités par L. fuliginosus ont été recensés une fois par semaine.

Cinq espèces de pucerons étaient exploitées par L. fuliginosus : Lachnus pallipes et Stomaphis quercus sur les chênes, Periphyllus obscurus sur les érables, Anoecia corni sur les cornouillers et Prociphilus bumeliae sur le seul frêne de la zone arbustive.

L'activité de récolte des fourmis a été mesurée tout au long de la saison d'activité (en 1984, 1985 et 1986) grâce à une mesure journalière du flux de fourmis sur chacune des pistes principales du réseau (pistes A, B, C, C', D, voir fig.1), au niveau du nid. Ces mesures ont été réalisées entre 16 H et 17 H, et le temps de mesure pour chaque flux était de 5 min.

RESULTATS

L'observation du réseau de pistes de ce nid pendant 3 années nous a permis de distinguer 4 types de piste : 1. des **pistes permanentes**. 2. des **pistes temporaires de récolte de miellat**. 3. des **pistes temporaires de chasse**. 4. des **pistes éphémères de recrutement**.

1. Pistes permanentes

Les pistes permanentes se distinguent des autres types de piste par deux caractères remarquables : leur constance d'une année à l'autre et leur permanence au cours de la saison d'activité. Ces pistes mènent les fourmis à des arbres et des arbustes colonisés par des pucerons dont elles exploitent la production de miellat.

La fig. 1 montre la très grande similitude du réseau de pistes

(●▲★■)(1), (○
 △☆)(2) : sites
 permanents (1) et
 temporaires (2)
 d'exploitation de
 pucerons. (●○) :
 chênes (Quercus
 robur), (▲△) :
 érables (Acer
 campestris), (★) :
 cornouillers (Cornus
 sanguinea), (■) :
 frêne (Fraxinus
 excelsior), (☆) :
 saules (Salix
 caprea).

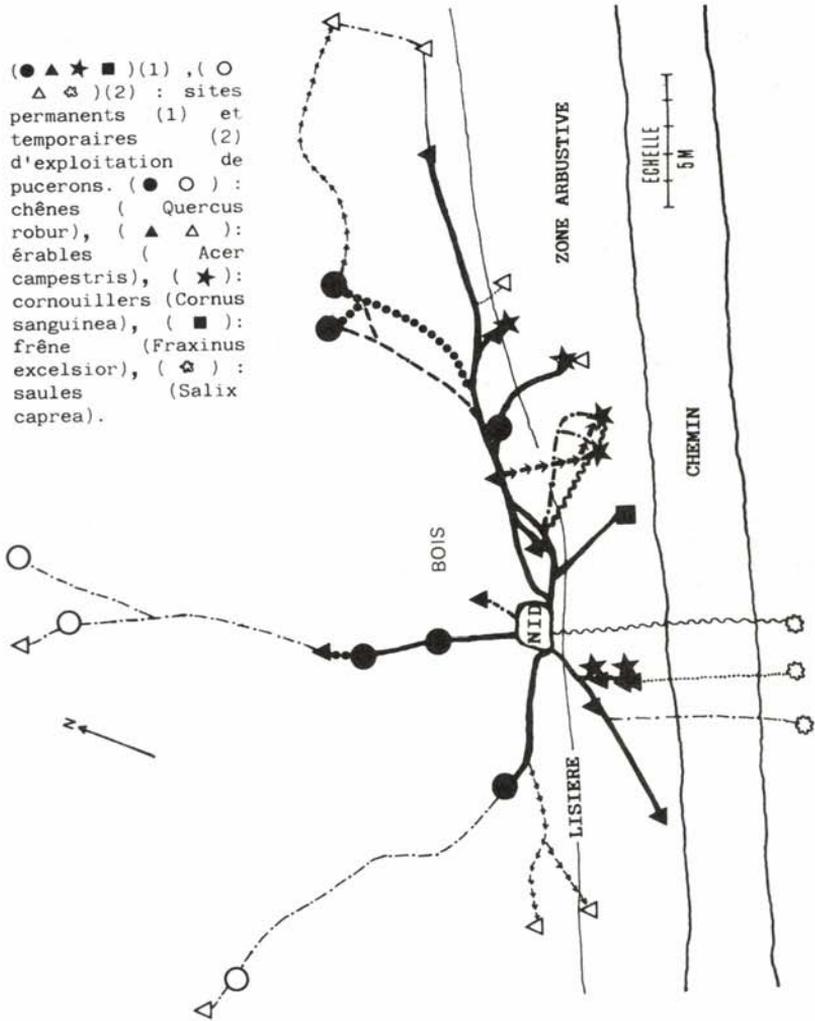


Fig.1 — Réseau des pistes permanentes et temporaires de récolte de miellat en 1984, 1985 et 1986. (—), (●●●●●), (---), (---), (→→→), (→→→), (→→→), (→→→) : pistes permanentes; (—), (.....), (---), (---), (---), (---) : pistes temporaires de récolte de miellat. —, — : pistes présentes en 1984, 1985 et 1986; ●●●●●, : pistes présentes en 1984 et 1985 seulement; ---, --- : pistes présentes en 1985 et 1986 seulement; ---, --- : pistes présentes en 1984 seulement; →→→, →→→ : pistes présentes en 1985 seulement; ~~~~~, ~~~~~ : pistes présentes en 1986 seulement.

permanentes durant trois saisons consécutives. Des modifications mineures sont néanmoins observées d'une année à l'autre, dues notamment à des changements de la topographie du sol (branche tombée au sol par exemple).

Chaque année, les premiers signes d'activité des fourmis en dehors du nid sont observés en début avril. Dès ce moment les pistes permanentes commencent à se former à partir du nid et aux premiers jours de mai la totalité du réseau de pistes permanentes est restauré. Ce réseau reste quasi inchangé jusqu'au début novembre. Les pistes sont ensuite de moins en moins fréquentées et le réseau de pistes permanentes se réduit progressivement à partir de ses extrémités. En début décembre, le nid entre en hibernation.

Les arbres et les arbustes exploités par les pistes permanentes au cours de la saison d'activité sont visités par les fourmis dès le début du mois d'avril alors que ces sites ne sont pas productifs en miellat avant le mois de mai (pas ou très peu de fourmis replètes sur les pistes permanentes en avril). La présence en avril des premiers pucerons de la saison, les fondatrices, explique que ces sites sont déjà visités par les fourmis malgré que les populations de fondatrices, de faibles effectifs, ne produisent que des quantités négligeables de miellat. En début mai, la deuxième génération de pucerons apparaît sur les différents sites (érables, chênes, cornouillers et frêne). Cette explosion démographique des populations de pucerons provoque en quelques jours une augmentation brutale des flux de fourmis sur les pistes permanentes et entraîne l'apparition de très nombreuses fourmis replètes. De mai à novembre, 40 à 80 % des fourmis retournant au nid sont replètes et le flux de fourmis sur une piste permanente (aller + retour) varie de 100 à 600 fourmis/5 min. suivant la piste et le moment de la saison.

A l'instar du réseau de pistes permanentes, les sites de récolte du miellat atteints par ces pistes sont très stables dans l'espace et le temps. Ainsi, 24 sites permanents de récolte du miellat ont été recensés en 1984, 23 en 1985 et 20 en 1986, les sites recensés en 1985 et 1986 étant les mêmes que ceux exploités en 1984. La plupart de ces sites, environ 70 %, ont été exploités chaque année pendant des périodes excédant la moitié de la saison d'activité.

2. Pistes temporaires de récolte de miellat

Ces pistes apparaissent chaque année en mai. Elles conduisent les ouvrières à des sites à pucerons dont l'exploitation ne dure que 3,5 semaines en moyenne. Elles ne persistent que le temps de l'exploitation de ces sites. Ces sites temporaires sont en majorité des érables colonisés par Periphyllus obscurus. 14 sites d'exploitation temporaires de miellat ont été recensés pour l'ensemble des 3 années d'observation.

De ces 14 sites 1 seul (un érable) a été exploité chaque année et 4 durant 2 années consécutives, tous les autres n'ont été exploités qu'au cours d'une seule saison. Le réseau de pistes temporaires de récolte de miellat est donc différent d'une année à l'autre (fig. 1).

La cause de la formation de pistes temporaires en mai et de la non-similitude des tracés d'une année à l'autre n'est connue que pour les pistes temporaires menant aux érables. En effet, la formation de pistes temporaires vers ces érables coïncide chaque année avec l'arrivée sur ceux-ci de pucerons ailés migrants Periphyllus obscurus. Ces pucerons ailés proviennent des érables colonisés de façon

permanente et donnent naissance à des populations de pucerons aptères sur les érables nouvellement colonisés. Cependant, ces populations de pucerons aptères ne se développent pas de façon consiérable et elles s'éteignent rapidement.

Le caractère aléatoire du choix par les pucerons ailés migrants des nouveaux érables qu'ils vont coloniser explique sans doute la non-similitude des sites temporaires d'une année à l'autre.

Très peu de miellat est rapporté par les fourmis exploitant les sites temporaires. Un flux de 15 fourmis replètes/5 min est le flux maximum mesuré sur les pistes temporaires.

Les raisons pour lesquelles les sites temporaires ne sont exploités que pendant quelques semaines et ne produisent que très peu de miellat sont encore ignorées. On peut néanmoins formuler une hypothèse basée sur deux observations : premièrement, ces sites sont toujours situés aux extrémités du territoire de la colonie et deuxièmement, leur apparition et leur découverte par les fourmis s'effectuent à une période où les flux de fourmis sur les pistes permanentes subissent une augmentation considérable suite à l'apparition de la seconde génération de pucerons sur les sites permanents. IL se pourrait alors que la collecte de grandes quantités de miellat sur les sites permanents mobilise la majeure partie des fourrageuses. Peu de fourmis seraient disponibles pour l'exploitation de sources de nourriture nouvellement apparues, moins riches et situées loin du nid.

3. Pistes temporaires de chasse

Ces pistes n'aboutissent pas à des sites à pucerons. Des fourmis chargées de miellat ne sont d'ailleurs jamais observées sur leur parcours. Par contre, des ouvrières chargées d'une proie sont fréquemment observées sur ces pistes.

Les pistes de chasse apparaissent en fin avril-début mai et disparaissent complètement à la mi-septembre.

Comme sur les pistes temporaires de récolte du miellat, le flux de fourmis sur les pistes de chasse est faible par rapport à celui mesuré sur les pistes permanentes. Par exemple, le flux moyen saisonnier de fourmis mesuré sur la piste C (fig. 1) est de + 400 fourmis/5 min (aller + retour) alors qu'il n'est que de + 10 fourmis/5 min sur les pistes de chasse.

La plupart des pistes de chasse se développent à partir de l'extrémité des pistes permanentes et quelquefois le long de ces dernières (fig. 2). Les pistes permanentes servent donc aussi de routes principales pour les fourmis allant et revenant de la chasse. Les pistes de chasse aboutissent soit en aucun point particulier du territoire soit au niveau de bouquets de charmes, ce qui est le cas le plus fréquent.

Les charmes ne sont pas escaladés par les fourmis. En fait, les fourmis s'éparpillent au pied des charmes et aussi à leur périphérie immédiate afin d'explorer individuellement le territoire environnant. Cet éparpillement de fourmis se produit également tout au long des pistes de chasse et aussi le long des pistes permanentes.

Comme le montre la fig. 2, le réseau de pistes de chasse n'est pas le même d'une année à l'autre. De plus, ce réseau subit des modifications au cours d'une même saison d'activité. En effet, la plupart des pistes de chasse ont une courte durée de vie (+ 6 semaines) et, le parcours et la longueur d'une piste de chasse se modifie parfois de semaine en semaine.

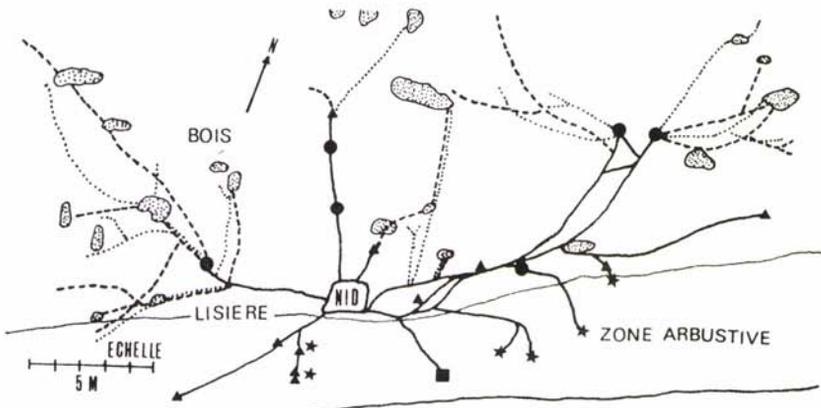


Fig.2 -- Principales pistes de chasse observées de mai à septembre en 1984 (- - - - -) et en 1985 (.....). Les pistes de chasse représentées sur cette figure sont celles observées à des moments précis de la saison, lorsqu'elles sont dans leur état de développement maximum. (———) : pistes permanentes, (● ▲ ★ ■) : sites permanents d'exploitation de pucerons (voir fig.1), (○) : bouquets de charmes (*Carpinus betulus*).

En somme, le réseau de pistes de chasse se révèle être mouvant dans l'espace et le temps. Néanmoins, la direction générale des pistes de chasse et les territoires explorés par ces dernières restent les mêmes d'une année à l'autre.

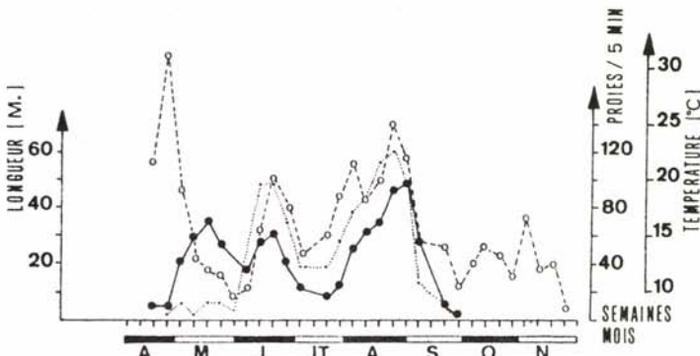


Fig.3 -- Evolution au cours du temps en 1984 de la longueur du réseau de pistes de chasse (● ——— ●) (1 mesure par semaine), du flux moyen hebdomadaire de fourmis transportant une proie sur l'ensemble des pistes permanentes (.....) (voir matériel et méthodes) et de la température moyenne hebdomadaire au sol (○ - - - ○).

La fig. 3 illustre pour la saison 1984 l'évolution au cours du temps de la longueur du réseau de pistes de chasse, et met en parallèle cette évolution avec, d'une part, l'évolution du flux de fourmis chargées d'une proie, mesuré sur l'ensemble des pistes permanentes, et, d'autre part, l'évolution de la température au sol mesurée simultanément sur les pistes permanentes. De juin à septembre, l'évolution de ces trois paramètres est assez similaire. La température semble donc être un facteur déterminant de l'activité de chasse chez Lasius fuliginosus. D'autres facteurs doivent cependant intervenir. En effet, l'activité de chasse disparaît complètement en octobre alors que la température au sol reste relativement élevée. Des facteurs tels que la disponibilité en proies et les besoins de la colonie en protéines doivent notamment intervenir.

4. Pistes éphémères de recrutement

Ce sont des pistes formées par les fourmis lorsqu'elles découvrent dans leur territoire des proies trop grosses pour être transportées telles quelles vers le nid. Les fourmis recrutées dépecent la proie qui est emportée morceau par morceau.

Ces pistes ne durent que le temps nécessaire au dépeçage de la proie (quelques heures). Elles ne sont observées que de fin avril à septembre, ce qui corrobore les limites de la saison de chasse déduites de l'étude de l'évolution du réseau de pistes de chasse.

Ces pistes, d'une longueur moyenne de $1,4 \pm 1,2$ M, prennent naissance en n'importe quel point du réseau de pistes de plus longue durée et elles ne sont jamais semblables dans leur parcours, que ce soit au cours d'une même saison ou d'une année à l'autre.

80 % des proies (N=90) vers lesquelles des pistes éphémères se forment sont des lombrics auxquels les fourmis font une chasse intense principalement en juin, juillet et août.

CONCLUSION

Les résultats de cette étude confirment ceux obtenus par Hennaut-Riche et al (1979) quant à l'existence chez Lasius fuliginosus d'un réseau de pistes permanentes remarquablement constant pendant plusieurs années. Ce réseau n'est cependant pas rigide (variations mineures observées d'une année à l'autre). La constance du réseau de pistes permanentes est expliquée par la spécialisation territoriale des ouvrières (Hennaut-Riche et al 1979, Quinet et al-en préparation) qui ont une mémoire topographique des repères visuels de la piste. Cette mémoire topographique est transmise au printemps des ouvrières spécialisées de l'année précédente aux ouvrières novices pas encore spécialisées. Les pistes permanentes assurent dès lors la communication entre les ouvrières spécialisées et non-spécialisées, favorisant par là le processus d'apprentissage (Deneubourg et al 1986).

Nos observations montrent que le réseau de pistes permanentes est lié à l'exploitation de sources de nourriture (colonies de pucerons) localisées et très stables dans l'espace et le temps.

Un tel réseau de pistes stable et une telle spécialisation territoriale des ouvrières se rencontrent chez les fourmis des bois (groupe Formica rufa) (Chauvin 1962, Rosengren 1971, Mabelis 1979) qui exploitent aussi des sources de nourriture stables, exprimant par là une stratégie prédictive (Cherix et Rosengren 1979).

Outre des sources de nourriture prévisibles et qui ont une longue "durée de vie" au cours d'une saison d'activité, Lasius fuliginosus exploite aussi des sources de nourriture non prévisibles (apparition de nouveaux sites à pucerons, proies disséminées sur de grandes surfaces, grosses proies d'une courte "durée de vie") pour l'exploitation desquelles L. fuliginosus développe, très probablement par un mécanisme de recrutement, des pistes non constantes, temporaires ou éphémères, mouvantes dans le cas des pistes de chasse et qui sont l'expression d'une stratégie opportuniste.

REFERENCES

- CHAUVIN, R., 1962. Observations sur les pistes de Formica polyctena. Ins.Soc., 9 : 311-321.
- CHERIX, D. et ROSENGREN, R., 1979. Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez Formica lugubris Zett. dans le Jura suisse, par la méthode de coloration au spray. C.R. UIEIS sct. française - Lausanne, 7-8 septembre : 61-69.
- DENEUBOURG, J.L., ARON, S., GOSS, S., PASTEELS, J.M., and DUERINCK, G., 1986. Random behaviour, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants, in: Evolution, Games and Learning. Eds D. Farmer, N. Packard and B. Wendroff. Physica D 22, 176-186.
- DOBZANSKA, J., 1966. The control of the territory by Lasius fuliginosus. Acta Biol. Exp. (Warsaw), vol. 26, N° 2, pp.193-213.
- GASPAR, CH., 1967. Sur les pistes et les moeurs de Lasius fuliginosus. Ins.Soc., vol.14, N° 2 : 183-190.
- HENNAUT-RICHE, Bl., JOSENS, G., PASTEELS, J.M., 1979. L'approvisionnement du nid chez Lasius fuliginosus : pistes, cycles d'activité et spécialisation territoriale des ouvrières. C.R. UIEIS sct. française - Lausanne, 7-8 septembre : 71-78.
- MABELIS, A.A., 1979. Wood ant wars. Nether. J. Zool., 29, 451-620.
- ROSENGREN, R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus Formica (Hymenoptera, Formicidae). Acta Zool. Fennica 133:1-106

LE RECRUTEMENT DE MASSE : UN EXEMPLE DE COMMUNICATION TROP EFFICACE?

par

R. BECKERS, J.L. DENEUBOURG & J.-M. PASQUELS⁽¹⁾

Service de Chimie Physique II et ⁽¹⁾*Laboratoire de Biologie Animale
U.L.B., Faculté des Sciences, B - 1050 Bruxelles*

RESUME

La flexibilité de différentes stratégies de recrutement est étudiée à l'exemple de 5 espèces de fourmis: *Lasius niger*, *Iridomyrmex humilis* qui pratiquent le recrutement de masse; *Tetramorium caespitum*, *Myrmica sabuletti* qui pratiquent le recrutement de groupe et de masse; *Leptothorax unifasciatus*, qui recrute par tandem. Lorsqu'un recrutement vers une solution de saccharose 0,1M est en cours, une solution de 1M est offerte. Tandis que *T. caespitum* et *M. sabuletti* réorientent rapidement leur recrutement vers la source riche grâce à la mémoire de leader, *L. niger* et *I. humilis* n'effectuent pas ce shift dû à l'inertie de leur piste.

Mots-clés: *Lasius*, *Tetramorium*, *Myrmica*, *Iridomyrmex*, *Leptothorax*, Recrutement, Masse, groupe, Tandem, Fourrageage.

SUMMARY

MASS RECRUITMENT:

AN EXAMPLE OF TOO EFFICIENT COMMUNICATION SYSTEM?

The flexibility of different recruitment strategies is tested on 5 ant species: *Lasius niger*, *Iridomyrmex humilis*: mass recruitment; *Tetramorium caespitum*, *Myrmica sabuletti*: group and mass recruitment; *Leptothorax unifasciatus*: tandem-running. During a recruitment towards a sugar solution 0,1M, a 1M source is introduced. *T. caespitum* and *M. sabuletti* readjust rapidly their recruitment to the richer food-source. *L. niger* and *I. humilis* cannot induce a shift of their foraging activity. The shift of the first results from group recruitment. The non-shift of the second is due to the inertia of the trail

Keywords: *Lasius*, *Tetramorium*, *Myrmica*, *Iridomyrmex*, *Leptothorax*, Recruitment, Mass, group, Tandem - running, Foraging.

INTRODUCTION

Face aux contraintes extérieures, comme la disponibilité de la nourriture, les sociétés d'insectes ont du choisir des stratégies de communication pour optimiser leur comportement. Au niveau des espèces qui pratiquent le recrutement alimentaire nous distinguons trois modes:

- 1- Le Tandem, où la précision de la transmission de l'information est favorisée par la présence d'un leader et le contact physique avec la recrutée.
- 2- Le recrutement de Groupe, où la recruteuse invite par un signal chimique quelques individus à la suivre. (Maschwitz, 1983; Verhaeghe, 1978)

3- Finalement, dans le recrutement de Masse la recruteuse trace une piste chimique entre la source et le nid - piste que les fourrageuses suivent indépendamment. Dans ces deux premiers modes la, "mémoire" du leader joue un rôle essentiel pour guider ses congénères vers une source de nourriture. Dans le recrutement de masse il n'y a pas de leader.

Nous présentons ici une étude comparative qui va mettre en évidence comment les modes de recrutement influencent directement la vitesse de "décision" de la colonie lorsqu'elle a le choix entre plusieurs sources de différentes qualités. Autrement dit, est-ce que toutes les espèces montrent un comportement optimal qui permet d'exploiter la meilleure ressource à chaque instant?

MATERIEL ET METHODES

Notre étude a porté sur 5 espèces qui pratiquent soit le:

Recrutement de Masse: *Lasius niger*, *Iridomyrmex humilis*

Recrutement de Groupe et de Masse: *Tetramorium caespitum*, *Myrmica sabuletti*

Recrutement par Tandem: *Leptothorax unifasciatus*

Les expériences ont été réalisées dans des dispositifs standardisés au maximum tout en les adaptant aux caractéristiques de l'espèce. Le dispositif comprend une colonie installée dans un nid en plâtre connecté par un pont en aluminium à une aire de récolte de 0,8m x 0,8m. Les sources sont disposées dans l'axe du pont dans le cas des recrutements vers une source, ou symétriquement par rapport à celui-ci dans le cas de recrutement vers deux sources. Pour des raisons pratiques les expériences menées sur *Myrmica sabuletti* et *Tetramorium caespitum* ont été réalisées dans un dispositif où le nid se trouve dans un coin de l'aire de récolte de dimensions 0,8m x 0,8m. L'aire de récolte de *Leptothorax unifasciatus* est, quant à elle, beaucoup plus petite (0,2m x 0,3m), car il s'agit de petites colonies aux individus peu mobiles, qui ne fourragent qu'à courte distance.

RESULTATS

Recrutement vers une source de solution sucrée.

Considérons d'abord les recrutements de *Tetramorium caespitum* et *Lasius niger* vers une source de solution de saccharose 1M. Chez *T.caespitum* des exploratrices découvrent la nourriture, retournent au nid et invitent quelques individus à les suivre. Les premiers groupes apparaissent après environ 15 min. et au fur et à mesure que la piste est renforcée, le recrutement de groupe est progressivement remplacé par un recrutement de masse qui débute après 30 min. environ (Parro et al, in prep.). Le nombre total de fourrageuses sur l'aire de récolte ainsi que la population à la source croissent de manière sigmoïdale ce qui indique qu'un recrutement a eu lieu (Wilson, 1962; Sudd, 1960; Verhaeghe et Deneubourg, 1983). Tous les résultats sur *T.caespitum* proviennent des travaux de M. Parro.

L.niger pratique uniquement un recrutement de masse. Comme précédemment, les populations sur l'aire de récolte et à la source de nourriture, après la découverte de celle-ci par des scouts, croissent de manière sigmoïdale.

Recrutement vers deux sources de même concentration.

Lorsque deux sources de solution sucrée et de même concentration, par exemple 1M, sont offertes à une colonie de *T.caespitum* ou *L.niger*, on voit que dans un premier temps les deux sources sont exploitées également. Puis, brusquement, on passe à une exploitation assymétrique.(Fig.1)

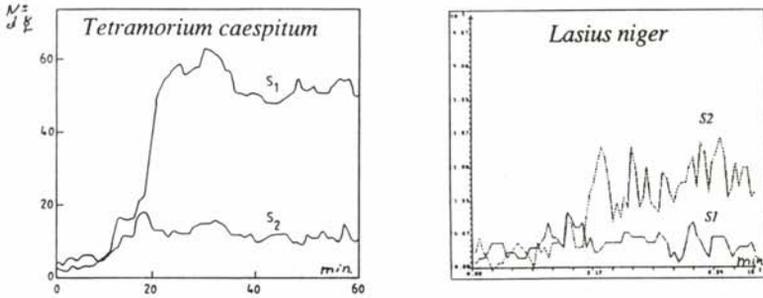


Fig.1. Recrutement de *T.caespitum* (Source Parro M.) et de *L.niger* vers deux sources de saccharose 1M introduites simultanément. Après une exploitation égale des deux sources, l'une des sources est exploitée préférentiellement.

Ce phénomène de bifurcation, inhérent au recrutement de masse, tend spontanément vers une exploitation assymétrique, comme nous l'avons montré à l'aide de modèles mathématiques. Les fourmis recrutées suivent sans préférence l'une ou l'autre piste qu'elles renforcent au retour après avoir bu. Par hasard une piste deviendra un peu plus forte et cela suffit pour déclencher un emballement: une piste plus attractive est suivie par plus de fourmis et, par conséquent, est renforcée davantage.

Recrutement vers deux sources de concentration différentes.

Lorsque deux sources de qualités différentes, par exemple 0,1M et 1M, sont introduites simultanément, les colonies des deux espèces exploitent préférentiellement la source la plus riche.

Dans la dernière série d'expériences, un recrutement est lancé vers une source 0,1M. Quand le recrutement est bien établi et que la population à la source arrive à sa valeur de plateau, une source de concentration 1M est introduite. Considérons d'abord le cas de *T.caespitum* (Parro et al.,in prep.).

Les fourrageuses qui explorent l'aire de récolte, découvrent la source 1M, boivent et rentrent au nid. Environ 10 min. plus tard, on voit les premiers groupes se diriger vers la nouvelle source. Progressivement, les groupes disparaissent et sont remplacés par un recrutement de masse, simultanément la source 1M l'emporte définitivement. (Fig.2)

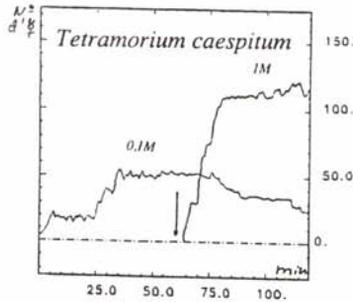


Fig.2. Recrutement de *T.caespitum* (Source Parro M.) vers deux sources de saccharose de concentration différentes - 0,1M et 1M - introduites successivement. Quelques minutes après l'introduction de la source 1M, des groupes se dirigent vers la source et la colonie réoriente rapidement son recrutement vers la source 1M. La flèche indique le moment d'introduction de la source 1M.

Cette expérience est reproduite pour *L.niger*. La source 1M est découverte, mais n'arrive pas à attirer davantage d'individus. Plus précisément, les fourmis qui se sont alimentées à la source 1M ont tracé une piste vers celle-ci, mais qui est trop faible pour attirer les recrutées vers cette nouvelle source, recrutées qui, dès qu'elles sortent du nid sont "pompées" par la piste conduisant à la source pauvre (0,1M). (Fig.3)

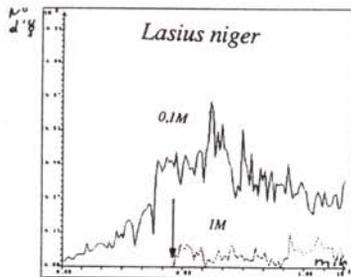


Fig.3. Recrutement de *L.niger* vers deux sources de saccharose de concentrations différentes - 0,1M et 1M - introduites successivement. Bien que la source 1M est découverte, la colonie est incapable de réajuster son activité d'affouragement. La flèche indique le moment d'introduction de la source 1M.

LE RECRUTEMENT DE GROUPE ET DE MASSE - SOURCE DE FLEXIBILITE ET D'INERTIE?

Les deux espèces que nous venons de présenter ont des caractéristiques similaires: elles se partagent souvent le même biotope, sont opportunistes, monogyne, polycalique et l'effectif de la population est, en moyenne, dans les deux cas de 5000 individus environ. Cependant le comportement d'affouragement s'avère plus flexible chez *T.caespitum* tandis que la dynamique de recrutement chez *L.niger* est plus inerte, comme il a été

montré dans les expériences de choix. Ceci nous a laissé penser que cette différence de comportement serait directement liée au mode de recrutement pratiqué. Nous avons testé l'hypothèse en reproduisant cette expérience avec d'autres espèces qui pratiquent un recrutement de groupe et de masse comme *Tetramorium: Myrmica sabuletti*, ou de masse pur comme *Lasius: Iridomyrmex humilis*.

Les résultats montrent que *Myrmica sabuletti* déplace rapidement son activité vers la meilleure source tandis que *Iridomyrmex humilis* ne peut plus réajuster son recrutement après l'introduction du 1M. La source riche ne parvient pas à déplacer la source pauvre ce qui montre que cette espèce, elle aussi, reste prisonnière de l'efficacité de son recrutement de masse. (Fig.4)

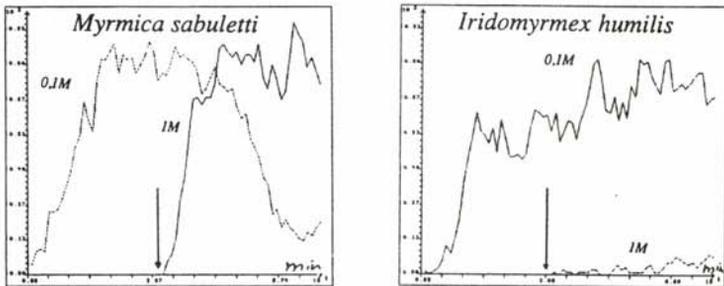


Fig.4. Recrutement de *M. sabuletti* et de *I. humilis* vers deux sources de saccharose de concentration différentes - 0,1M et 1M - introduites successivement. Tout comme *T.caespitum*, *M.sabuletti* réoriente son recrutement vers la source 1M, tandis que *I.humilis* reste, due à l'inertie de la piste, figé dans son recrutement vers la source 0,1M. La flèche indique le moment d'introduction de la source 1M.

Finalement nous avons mis une société de *Leptothorax unifasciatus* devant ce choix. Cette espèce pratique un recrutement par Tandem et présente un aspect très individualiste décrit par Aron (Aron et al., ce vol.). D'après Aron, *Leptothorax* utilise des pistes individuelles et possède une très bonne mémoire visuelle ce qui lui permet de guider efficacement un tandem et de transmettre des informations de manière très précise.

D'après notre raisonnement, *Leptothorax* devrait donc pouvoir effectuer le shift vers la source riche. (Fig.5)

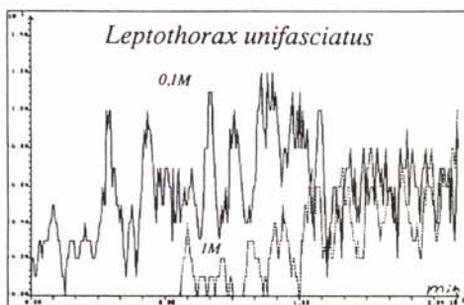


Fig.5. Recrutement de *L. unifasciatus* vers deux sources de saccharose de concentration différentes - 0,1M et 1M - introduites successivement. Les ouvrières exploitent également l'une et l'autre source.

Les courbes montrent cependant que la colonie tend vers une exploitation statistiquement égale des deux sources. Bien que des tandems arrivent après peu de temps à la source riche, ils n'arrivent pas à déplacer l'activité de la colonie vers cette source. Cela s'explique sans doute par la fidélité que manifestent les fourrageuses à la source qu'elles exploitent.

DISCUSSION

Le choix de la meilleure source que peuvent effectuer *Tetramorium* et *Myrmica* est évidemment un phénomène global et l'effet d'une décision collective résultant de processus autocatalytiques ayant des croissances différentes.

Néanmoins nous voudrions insister sur le rôle de l'individu en tant que détenteur d'information. Une recruteuse peut, dans sa fonction de leader d'un groupe, transmettre exactement l'information de l'existence d'une source de nourriture. L'élément important est que dans cette phase critique, qu'est le début d'un recrutement, une nouvelle information est gardée et peut subsister à côté d'une autre déjà bien établie par l'intermédiaire de la piste. Ceci est d'autant plus important que l'effectif de la société est petit et par conséquent, la première contrainte est de minimiser les erreurs de communication et, donc de comportement, et de garder l'information le plus fidèlement possible - fonction qui est assurée par le leader du groupe ou du tandem.

À côté de cette composante individuelle, *Tetramorium* et *Myrmica* disposent, grâce au recrutement de masse, d'un mécanisme qui permet l'amplification de l'information. Cette communication de masse rentre en jeu lorsque suffisamment d'individus sont en possession de la nouvelle information. Le signal chimique de la piste agit seul sur les fourrageuses et permet la propagation massive de l'information. Néanmoins, lorsqu'une nouvelle source est découverte, la mémoire du leader peut lutter contre l'effet de la piste.

Comparé aux deux espèces précédentes, *Lasius niger* présente un comportement qui, à première vue, semble sous-optimal. Cette espèce ne bénéficie pas d'une mémoire d'un leader et doit pister intensément pour compenser l'absence de transmission "personnelle" de l'information. Même si la nouvelle source découverte est riche, le message de son existence est aussitôt submergé dans le comportement global de la société et

tout recrutement est dévié par la piste déjà existante. Le recrutement de masse étant efficace, il fige cependant la colonie dans son choix.

Dans un environnement naturel, la distribution dans le temps et l'espace de la nourriture est souvent imprédictible. En plus différentes espèces peuvent être en compétition pour l'exploitation des ressources. Face à de telles conditions, on pourrait penser qu'un comportement plastique et facilement adaptable est avantageux puisqu'il permet à la colonie de réajuster et rediriger à tout moment son comportement d'affouragement - ce que l'on pourrait qualifier de stratégie 'Take it or leave it'.

Si par contre le milieu exploité s'avère assez stable, c'est à dire qu'on y trouve un petit nombre de grandes sources comme c'est le cas pour les espèces qui exploitent des colonies de pucerons, une stratégie de masse, qui implique une forte inertie sera plus avantageuse - stratégie qui, dans nos expériences entra

ne une exploitation sous-optimale du milieu. En effet, lorsque les ressources deviennent plus prédictibles, la colonie peut se lancer à fond dans leur exploitation en investissant un grand nombre d'individus dans le recrutement - individus qui peuvent développer une mémoire à long terme comme c'est le cas des espèces qui reconstruisent annuellement des réseaux permanents de pistes.

La faible exploitation des ressources nouvellement découvertes n'est pas nécessairement désavantageuse mais peut, au contraire, jouer le rôle d'une mémoire vivante qui revient à l'actualité lorsque la première source s'épuise. Car, rappelons-nous, bien que la source riche n'arrive pas à attirer un recrutement vers elle, elle est, néanmoins découverte et constamment exploitée.

Dans des travaux de conditionnement au thym, Jaisson (Jaisson, 1980) avait montré que, lors de déménagements, les fourmis avaient développées une préférence pour les endroits imprégnés de l'odeur connue. Il serait intéressant de savoir comment *Tetramorium* et *Lasius* effectueraient leur choix si les colonies avaient été préalablement conditionnées à un goût ou une odeur associés à la nourriture.

Nous allons, dans un avenir proche, réaliser des expériences visant à mieux éclaircir la relation qui existe d'une part entre la mémoire de l'individu et la stratégie de recrutement que pratique l'espèce et, d'autre part, la niche écologique qu'elle occupe.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, nous remercions Melle. M. Parro pour avoir mis à notre disposition tous les résultats qu'elle a obtenue sur *Tetramorium*. Nous tenons à remercier tout particulièrement Mrs. S. Aron et S. Goss pour leur aide et les discussions fructueuses, Mrs.les Prof. I. Prigogine et G. Nicolis pour leur intérêt qu'ils ont manifesté pour ce travail.

REFERENCES

- JAISSON P. 1980. - Environmental preference induced experimentally in ants (*Hym. Form.*). *Nature*, **286**, p.388-389.
- MASCHWITZ U. et al. 1983. - Foraging communication, nest moving recruitment and prey specialisation in the oriental ponerine *Leptogenys chinensis*. *Oecologia* (Berlin), **57**, 175-182
- SUDD J.H., 1960. - The foraging method of Pharaoh ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Anim. Behav.*, **8**, 67-75
- VERHAEGHE J.C., 1978. - Analyse comportementale et modelisation du recrute-

ment d'ouvrières vers une source de nourriture chez *Tetramorium caespitum* (L.).
Thèse de doctorat, Faculté des sciences, U.L.B.

VERHAEGHE et DENEUBOURG, 1983. - Experimental study and modelling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). *Insectes sociaux*, 30, p.347-360.

WILSON E.O. 1962. - Chemical communications among workers of the fire ants *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organisation of mass foraging. 2. An information analysis of the odor trail. 3. The experimental induction of social responses. *Anim. Behav.*, 10, 134- 144.

ORIENTATION VISUELLE ET PISTES PERSONNELLES CHEZ
LEPTOTHORAX UNIFASCIATUS :
 UN EXEMPLE DE STRATEGIE INDIVIDUALISTE

par

S.ARON⁽¹⁾, J.L.DENEUBOURG⁽²⁾ & J-M.PASTEELS⁽¹⁾

⁽¹⁾ *Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, C.P. 160*

⁽²⁾ *Service de Chimie-Physique II, C.P. 231*

Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique

RESUME: Les ouvrières de Leptothorax unifasciatus s'orientent principalement sur des repères visuels (ampoule lumineuse) au cours des activités d'affouragement. Néanmoins, les ouvrières tracent également une piste chimique n'agissant pas comme système de recrutement, mais comme repère d'orientation individuel. Ces pistes individuelles sont reconnues même parmi plusieurs autres pistes.

La stratégie individualiste des ouvrières utilisée par les sociétés de L. unifasciatus dans l'exploitation du champ trophique est comparée aux systèmes d'organisation collective développés par d'autres espèces (par ex. Iridomyrmex humilis). La sélection de l'une ou l'autre de ces stratégies est interprétée en fonction de la taille des sociétés et de l'efficacité de la technique de recrutement pratiquée.

Mots clés: Leptothorax, foraging, recrutement, mémoire, orientation.

SUMMARY: **Visual orientation and individual-specific trails of Leptothorax unifasciatus: An example of an individualistic strategy.**

Workers of Leptothorax unifasciatus orient principally on visual cues (60 watt light-bulb) when foraging. Nevertheless, these also lay down a trail, which does not recruits nestmates, but acts as an individual specific orientation cue. Individual trails are recognized even when several other trails are superimposed.

The individual strategy used by workers of L. unifasciatus societies when foraging is compared to the collective organisation-systems developed by other species (e.g., Iridomyrmex humilis). Selection of one of these strategies is interpreted in relation to the colony size and the accuracy of the recruitment mechanism performed.

Key words: Leptothorax, foraging, recruitment, memory, orientation.

I. INTRODUCTION

Trois modes de recrutement sont actuellement reconnus chez les fourmis, distincts les uns des autres par leur phase de retour à la nourriture: le tandem, le groupe et le recrutement de masse (voir revues de Wilson, 1971; Brian, 1983; Passera, 1984). Si il est indiscutable que le taux de recrutement (nombre d'individus recrutés par recruteuse, et par

unité de temps) des modes tandem et groupe est inférieur à celui de la masse, la "précision" des mécanismes de communication et la plasticité de ces premiers sont, elles, supérieures (les recrutées sont guidées par un leader) (Beckers et al., ce volume). Ces différences dans les stratégies d'exploitation du champ trophique pourraient constituer des réponses adaptatives à l'effectif des sociétés. En effet, certaines statistiques indiquent que le recrutement par tandem serait essentiellement lié aux sociétés de petite taille, par opposition au recrutement de masse caractéristique des sociétés les plus peuplées (Beckers et al. en prép.).

Récemment, une première approche strictement théorique (Deneubourg et al., 1987; Pasteels et al., 1987) a suggéré que le système d'orientation collective par pistes chimiques (recrutement de masse) ne pourrait être efficace que pour des sociétés de grande taille. Les sociétés de petite taille, au contraire, auraient développé des systèmes d'organisation reposant en majorité sur les capacités propres aux individus, par l'intermédiaire de mécanismes de communication précis et par l'existence d'une mémoire individuelle basée sur un processus d'apprentissage.

Leptothorax unifasciatus est caractérisée par de petites sociétés (100 à 500 individus), monogynes et recrutant en tandem. Nous présentons ici certains résultats quant à la contribution relative de la mémoire et de la communication dans l'orientation des fourrageuses chez cette espèce, au cours du recrutement alimentaire.

II. METHODES

Des recrutements alimentaires sont induits vers une ou deux sources de nourriture (saccharose 1M.) disposées dans une aire de récolte scindée en deux boîtes de Pétri (14 cm. diamètre). Les fourmis accèdent à la nourriture par l'intermédiaire d'un pont bifide en carton (30x1 cm.) constitué d'une branche statique (15 cm. long.) connectée au nid, et de 1 ou 2 branches mobiles et interchangeables, formant entre elles un angle de 60°, et menant chacune à une boîte de Pétri. Avant chaque expérience, les sociétés de L. unifasciatus sont mises à jeûner 12 à 14 jours.

La technique est basée sur des combinaisons de choix binaires entre des repères visuels d'ordre astroménotactiques (ampoule lumineuse de 60 watt) et chimiques (pistes) lorsque les ouvrières, après être rentrées au nid, reviennent vers la source de nourriture. Les expériences sont réalisées en deux périodes successives.

Période alimentaire: des recrutements sont maintenus pendant 60 minutes. Les fourrageuses atteignant la source de nourriture sont marquées (peintures Humbrol-Enamel) afin de pouvoir distinguer les fourmis expérimentées (marquées) des fourmis naïves (non-marquées, nouvellement recrutées) au cours de la période test.

Période test: afin d'amener les ouvrières à choisir entre les différents repères lors de la phase de retour à la nourriture, le dispositif expérimental est modifié par le déplacement des repères de 60°. Le choix des ouvrières est relevé pendant 30 minutes. Dans chaque cas, les fourmis ayant atteint l'une ou l'autre boîte de Pétri sont immédiatement retirées de l'expérience.

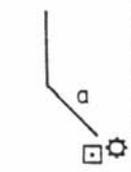
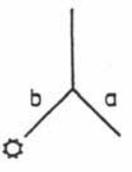
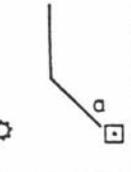
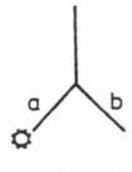
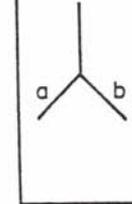
Dans certaines expériences nous avons exclu toute possibilité de repère visuel en réalisant les tests dans une arène aux parois blanches de 50 cm. de hauteur, et illuminée par sa partie supérieure à l'aide d'un plafond lumineux homogène.

Une étude préliminaire basée sur cette technique a montré qu'une orientation visuelle prédomine une orientation chimique au cours du recrutement alimentaire. De plus, les tests réalisés quant à l'attractivité potentielle de l'ampoule lumineuse sur les ouvrières se sont révélés être négatifs (Aron et al., soumis).

III. RESULTATS

A. Orientation des ouvrières naïves et expérimentées

Dans une première série d'expériences, les fourmis accèdent à une source de nourriture disposée en association avec l'ampoule lumineuse. Pour la période test, cette dernière est déplacée de 60° par rapport à sa position initiale, dans le même axe que la branche nouvellement disposée b (tableau I.1). Dans une seconde série expérimentale, la nourriture est opposée au repère visuel. La branche a est ensuite déplacée de 60° et remplacée par une branche b, vierge de tout marquage chimique (tableau I.2).

Période alimentaire	Période test	Nm	Nombre d'ouvrières				X ² Test	
			a		b			
			M	NM	M	NM		
1.			8-10	4	9	29	5	P < 0.001, n=4
2.			7-11	18	7	35	4	N.S. *, n=5
3.			2-9	32	16	6	14	P < 0.02, n=11

*: P=0.053; Fisher exact probability test

Tableau I: Dispositif expérimental et nombre d'ouvrières empruntant le pont par les branches a et b. Nm: nombre d'ouvrières marquées au cours de la période alimentaire. n: nombre d'expériences effectuées par test. M: ouvrières marquées (expérimentées). NM: ouvrières non-marquées (naïves).

□ : source ⚙ : ampoule lumineuse (60 Watt)

Les résultats obtenus indiquent que la majorité des ouvrières expérimentées (marquées) conservent une orientation ménotactique sur la lumière. Si les naïves semblent montrer une légère préférence pour la branche utilisée au cours de la période alimentaire, elle n'est cependant pas statistiquement significative, même lorsque les résultats des deux groupes d'expériences sont poolées.

B. Orientation chimique

Les résultats obtenus dans le tableau I suggèrent qu'en présence de repères visuels, les repères chimiques ne jouent qu'un rôle de seconde importance dans l'orientation des ouvrières. Afin de tester leur efficacité, certaines expériences ont été effectuées dans une arène excluant tout repère visuel. Dans de telles conditions, les ouvrières furent totalement incapables de s'orienter pour rentrer au nid! Une ampoule lumineuse a alors été disposée dans l'arène pendant la période alimentaire, et ôtée pour la période test, alors que la branche du pont fut déplacée de 60° de sa position et remplacée par une nouvelle branche (tableau I.3). Le fait que les ouvrières expérimentées suivent préférentiellement la branche du pont précédemment empruntée indique l'existence d'une piste chimique au cours du recrutement alimentaire. Toutefois cette piste ne semble pas recruter de nouvelles fourrageuses vers la nourriture: les naïves empruntent toujours au hasard l'une ou l'autre branche du pont.

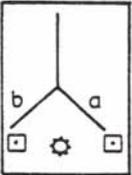
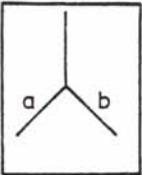
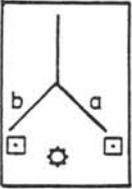
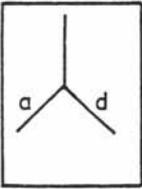
Période alimentaire	Période test	Nm	Nombre d'ouvrières						χ^2 Test
			a			b (ou d)			
			Ma	Mb	NM	Ma	Mb	NM	
1.			1 $\nless Ta, b \nless 4$						P < 0.05, n=13
1-5	12	4	5	3	13	7			
			5 $\nless Ta, b \nless 11$						P < 0.05, n=7
1-5	13	4	6	3	11	3			
2.			6 $\nless Ta, b \nless 14$						P < 0.01, n=5
3-7	10	17	13	2	1	12			

Tableau II: même légende qu'au tableau I. Ma, b: ouvrières marquées (expérimentées) a ou b. Ta, b: nombre de pistes sur les branches a ou b. d: branche connue.  : source  : ampoule lumineuse (60 Watt)

Pistes individuelles et première approche du comportement de suivi de piste

Deux hypothèses non exclusives expliquent que seules les fourmis expérimentées suivent la piste. Soit les ouvrières de Leptothorax unifasciatus suivent leur propre piste individuelle; soit, seules les ouvrières ayant atteint auparavant la source sont suffisamment "motivées" à suivre la piste.

Au cours de la période alimentaire, un pont bifide dont les branches a et b donnent chacune accès à une source de nourriture est disposé (tableau II.1). Les ouvrières sont marquées d'une couleur différente à chaque source. Pour la période test, les 2 branches sont interverties. Dans une telle situation, la majorité des ouvrières reste fidèle à la branche du pont qu'elles empruntèrent durant la période alimentaire, indiquant qu'elles suivent leur propre piste. Dans cette dernière série expérimentale, de 1 à 4 ouvrières empruntèrent l'une ou l'autre branche du pont au cours de la période alimentaire. Lorsque le nombre de pistes individuelles sur chaque branche est augmenté (5 à 11), les ouvrières conservent une orientation reposant sur leur propre piste. De plus, l'orientation des ouvrières naïves reste toujours aléatoire.

L'existence d'une certaine proportion de fourmis ne suivant pas leur propre piste suggère qu'en plus de la composante aléatoire intervenant dans l'orientation des ouvrières, la piste d'une congénère peut influencer leur comportement. L'analyse de l'influence d'une piste étrangère sur l'orientation des fourrageuses est reprise dans le tableau II.2. Comme précédemment, les deux branches du pont (a et b) donnent chacune accès à une source de nourriture et les ouvrières sont marquées différemment à chacune des sources durant toute la période alimentaire. Pour la période test, la branche a est déviée de 60°, la branche b ôtée de l'expérience, et une branche d placée à la position initiale de la branche a. Signalons que la branche d est connectée au nid 3 semaines avant l'expérience, et retirée avant la période alimentaire. Elle est donc territorialement connue mais ne possède aucune piste chimique. Dans une telle situation, les ouvrières marquées à la source a ont le choix entre une branche contenant leur propre piste et une branche vierge de toute piste; alors que les ouvrières marquées à la source b doivent choisir entre une branche contenant les pistes d'autres fourmis et une branche vierge de toute piste. Alors que les deux groupes d'ouvrières expérimentées empruntent préférentiellement la piste, les naïves présentent à nouveau une orientation totalement aléatoire. Une telle différence de comportement suggère que les ouvrières sont à même de suivre la piste de leurs congénères, mais ceci uniquement si elles se sont engagées au préalable dans la récolte de nourriture, et si elles ne peuvent percevoir leur propre piste au cours d'un recrutement alimentaire.

IV. DISCUSSION

Lane (1977) a déjà montré que les ouvrières de L. unifasciatus s'orientent principalement sur des repères visuels au cours des activités d'affouragement. Parmi ceux-ci, nous avons précédemment mis en évidence la prédominance des repères astroménotactiques (ampoule lumineuse) sur les repères topographiques ambiants dans l'orientation des ouvrières lors de leur retour à la nourriture (Aron et al., soumis). Une orientation de type visuel implique un apprentissage et une mémoire des repères, au moins le temps nécessaire à l'exploitation d'une source de nourriture. Certains résultats, non publiés ici,

suggèrent que L. unifasciatus est extrêmement apte à un tel processus: un trajet vers la nourriture suffit aux ouvrières pour s'orienter ensuite avec précision sur un repère astroménotactique. De plus, la proportion du nombre de fourmis atteignant effectivement la source ne varie plus après un, deux, ou trois trajets vers celle-ci (Aron et al., soumis). L'apprentissage rapide des repères d'orientation chez L. unifasciatus étaye les résultats obtenus pour d'autres espèces pour lesquelles le développement d'une mémoire à court terme de l'emplacement des sources de nourriture a été observé (Onoyama et Abe, 1982; Hahn et Maschwitz, 1985; Traniello, 1987).

En l'absence de repères visuels, les ouvrières s'orientent sur des repères chimiques au cours du recrutement alimentaire. Néanmoins, comme Maschwitz et al. (1986) l'ont observé chez L. affinis au cours du déménagement, les pistes ne recrutent pas de nouvelles fourrageuses, mais agissent comme moyen d'orientation strictement personnel. Ces pistes individuelles sont reconnues par les ouvrières même lorsqu'elles sont superposées à plusieurs autres pistes. Bien qu'il soit peu probable que des renforcements importants de pistes individuelles s'observent en nature (L. unifasciatus constituant de très petites sociétés à faible activité; Aron et al., 1986), en supposant que certaines pistes puissent être "masquées" par la superposition d'autres pistes, les ouvrières s'orienteraient sur les pistes de leurs congénères. En effet, une fourrageuse est capable de suivre la piste d'autres individus, mais ce uniquement si elle a bu et/ou pisté auparavant.

L'aspect individuel de l'orientation chez L. unifasciatus au cours du recrutement alimentaire contraste fortement avec l'orientation collective par pistes chimiques fréquemment observée chez bon nombre d'autres espèces (communication de masse sensu Wilson, 1962). Parmi celles-ci, ces expériences similaires à celles réalisées sur L. unifasciatus reproduites sur des sociétés d'Iridomyrmex humilis (Mayr) montrent chez ces dernières la dominance des signaux chimiques sur les signaux visuels (Aron, en prép.). L'importance relative des mécanismes d'orientation chez les fourmis a déjà été largement étudiée (voir revue de Passera, 1984).

La sélection de l'une ou l'autre de ces stratégies est, selon nous, à mettre en rapport avec l'effectif des sociétés. Le recrutement de masse permet l'accroissement rapide d'une population d'ouvrières à une source de nourriture, grâce à des mécanismes reposant sur une diffusion massive de l'information (la piste à elle seule recrute les ouvrières). Cependant, au moins en début de recrutement, la transmission de l'information dans un tel processus est peu fiable, et augmente l'aspect aléatoire de la communication. Cet aspect aléatoire pouvant entraîner la perte d'un certain nombre de fourrageuses influence directement le processus d'amplification propre au recrutement; et il est probable que ce dernier ne fonctionne que si le nombre de participants y est suffisant: si certaines ouvrières s'égarèrent le long de la piste, d'autres, par contre, arriveront à la source de nourriture. En d'autres termes, une certaine inefficacité dans le recrutement de masse, due à la faible fiabilité de la communication et conduisant à la perte d'ouvrières, est compensée par le grand nombre d'individus intervenant dans un tel processus. Le recrutement de masse ne serait dès lors concevable qu'à l'échelle de grandes sociétés (Deneubourg et al., 1986, 1987; Pasteels et al., 1987). Le comportement des sociétés d'I. humilis correspond bien à cette hypothèse: elles sont caractérisées par un grand nombre d'individus présentant un

comportement simple reposant sur des systèmes de communication extrêmement puissants par pistes chimiques (Robertson et al., 1980; Van Vorhis Key et Baker, 1982, 1986; Deneubourg et al., ce volume). Au contraire, dans les petites sociétés, les ouvrières sont trop peu nombreuses que pour pouvoir se perdre. La perte de quelques fourrageuses pouvant entraîner la disparition de l'information pour la société. Il semble plus important que les individus atteignent la nourriture plutôt que de développer une exploitation massive et rapide des ressources. Le comportement individuel et déterministe des ouvrières de Leptothorax au cours des activités d'affouragement s'accorde bien avec un tel schéma. L'utilisation de pistes personnelles associées à un apprentissage rapide des repères visuels optimaliserait l'efficacité de l'orientation des fourrageuses en diminuant les risques d'erreur au cours des activités d'affouragement, et augmenterait la fidélité des ouvrières aux sources de nourriture. Ces résultats convergent d'ailleurs avec l'observation de pistes individuelles chez d'autres espèces de fourmis vivant en petites sociétés et recrutant en tandem: Leptothorax affinis au cours du déménagement (Maschwitz et al., 1986) et Pachycondyla tesserinoda pendant le déménagement et les activités d'affouragement (Jessen et Maschwitz, 1985, 1986).

La découverte de nouvelles sources par les ouvrières naïves quittant seules le nid, d'une part; le recrutement très lent d'ouvrières par tandem et une grande fidélité aux sources, d'autre part, sont probablement à l'origine de l'exploitation simultanée et symétrique de plusieurs sources de nourriture observée chez L. unifasciatus (Beckers et al., ce volume).

Ce scénario nous pousse à croire que cette espèce exploite essentiellement de petites sources de nourriture récoltables individuellement, ou éventuellement de taille suffisamment grande que pour qu'il soit nécessaire de recruter des congénères en tandem. De plus, l'orientation très performante des ouvrières expérimentées et les sorties tous azimuts des ouvrières naïves suggèrent l'exploitation de sources de nourriture spatialement dispersées sur le territoire. Il n'existe, à notre connaissance, aucune information quant à l'éco-éthologie de L. unifasciatus pouvant étayer ou non une telle hypothèse.

V. REFERENCES

- ARON S., PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., BOEVE J.L., 1986. - Foraging recruitment in Leptothorax unifasciatus: The influence of foraging area familiarity and the age of the nest-site. *Ins. Soc.*, 33, 3, 338-351.
- ARON S., DENEUBOURG J.L., PASTEELS J.M. - Visual cues and individual specific trails in Leptothorax unifasciatus: An orientation process during foraging. *Soumis*.
- BRIAN M.V., 1983. - *Social Insects*. Chapman and Hall eds., London, pp. 377.
- DENEUBOURG J.L., ARON S., GOSS S., PASTEELS J.M., DUERINCK G., 1986. - Random behaviour, amplification processes and number of participants: How they contribute to the foraging properties of ants. *Proc. Los-Alamos conf. on Games, Learning and Evolution, New-Mexico. Physica*, 22 D, 176-186.
- DENEUBOURG J.L., GOSS S., PASTEELS J.M., 1987. - Spontaneous pattern generation in ant recruitment systems. *Soumis*.

- HAHN M., MASCHWITZ U., 1985. - Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant Messor rufitarsis (F.). *Oecologia* (Berlin), **68**, 45-51.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., 1985. - Individual specific trails in the ant Pachycondyla tesserinoda (Formicidae, Ponerinae). *Naturwissenschaften*, **72**, 549-550.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., 1986. - Orientation and recruitment behavior in the ponerine ant Pachycondyla tesserinoda (Emery): laying of individual-specific trails during tandem-running. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19**, 151-155.
- LANE A., 1977. - Recrutement et orientation chez la fourmi Leptothorax unifasciatus (Latr.): Rôle de la piste et des tandems. *Thèse de 3è cycle* (Dijon), pp. 124.
- MASCHWITZ U., LENZ S., BUSCHINGER A., 1986. - Individual specific trails in the ant Leptothorax affinis (Formicidae: Myrmicinae). *Experientia*, **42**, 10, 1173-1174.
- ONOYAMA K., ABE T., 1982. - Foraging behavior of the Harvester ant Messor aciculatus in relation to the amount and distribution of food. *Jap. J. Ecol.*, **32**, 383-393.
- PASSERA L., 1984. - L'organisation sociale des fourmis. Eds. Privat, pp. 360.
- PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., GOSS S., 1987. - Self-organization mechanisms in ant societies (I): trail recruitment to newly discovered food sources. In, Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. (eds.), *From individual to collective behavior in Social Insects*, Birkhäuser Verlag, 155-175.
- ROBERTSON P.L., DUDZINSKI M.L., ORTON C.J., 1980. - Exocrine gland involvement in trailing behaviour in the Argentine ant (Formicidae: Dolichoderinae). *Anim. Behav.*, **28**, 1255-1273.
- TRANIELLO J., 1987. - Social and individual responses to environmental factors in ants. In, Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. (eds.), *From individual to collective behavior in Social Insects*, Birkhäuser Verlag, 63-80.
- VAN VORHIS KEY S.E., BAKER T.C., 1982. - Trail-following of the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr), to a synthetic trail pheromone component and analogs. *J. Chem. Ecol.*, **8**, 1, 3-14.
- VAN VORHIS KEY S.E., BAKER T.C., 1986. - Observations on the trail deposition and recruitment behaviors of the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **79**, 283-288.
- WILSON E.O., 1962. - Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith). I. The organization of mass-foraging. II. An information analysis of the odour trail. III. The experimental induction of social responses. *Anim. Behav.*, **10**, 1-2, 134-164.
- WILSON E.O., 1971 - *The Insect Societies*. Belknap press, Harvard, pp. 548

L'ORIENTATION LE LONG DE LA PISTE CHEZ
MYRMICA RUBRA (HYMENOPTERA FORMICIDAE)

par

S. GERARDY & J-C VERHAEGHE

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire
 Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles
 Avenue F. Roosevelt, 50, C.P. 160. B-1050 Bruxelles

Résumé : La meilleure compréhension possible des mécanismes régissant le suivi de la piste chez les fourmis est indispensable à l'étude du recrutement. Nous nous sommes attachés à quantifier un maximum d'aspects du comportement de l'ouvrière afin de pouvoir vérifier les prédictions du modèle osmotropotactique. Nous avons montré que l'angle que forme la fourmi avec la piste est le facteur principal de son orientation, car il influence la probabilité de suivre la piste et la probabilité de la quitter. Ce résultat conforte l'hypothèse d'une orientation essentiellement osmotropotactique chez Myrmica rubra. Cependant, certains aspects du comportement de l'ouvrière sur la piste suggèrent l'existence d'autres mécanismes d'orientation.

Mots clés : orientation, osmotropotaxie, piste, phéromone de piste, Myrmica rubra

Summary : Trail orientation by the ant Myrmica rubra (Hymenoptera formicidae).

A better understanding of the mechanisms of orientation along terrestrial trails is essential to the study of recruitment. Hangartner (1967) has shown that two mechanisms are involved: osmotropotaxis and klinotaxis. A mathematical model has been proposed by Pasteels and al. (1966), based on the perception of a difference in trail pheromone concentration between the ant's two antennae. Different predictions of the model were experimentally tested, especially the role of the angle of orientation. This was confirmed to be a principal factor in osmotropotaxis and osmotropotaxis was seen to be the principal mechanism of trail following orientation in Myrmica rubra, without excluding the intervention of other mechanisms.

Key-words : orientation, osmotropotaxis, trail, trail pheromone, Myrmica rubra

Introduction

La meilleure compréhension possible des mécanismes régissant le suivi de la piste chez les fourmis est indispensable à l'étude du comportement de recrutement, alimentaire ou autre . Ces différents mécanismes ont été , jusqu'à présent, très peu étudiés .

Hangartner (1967) a montré que les fourmis utilisaient deux taxies pour s'orienter le long de la piste : l'une directe dans l'espace : l'osmotropotaxie ; l'autre indirecte, successive dans l'espace et dans le temps : la clinotaxie . La piste chimique est une zone tridimensionnelle, représentant un espace actif, situé le long de la ligne de dépôt de la phéromone de piste sur le substrat . En ce qui concerne l'osmotropotaxie, la piste est sondée simultanément en deux points de l'espace actif, par l'intermédiaire des antennes de l'animal . La fourmi s'oriente selon la différence de concentration perçue, en faveur de la concentration la plus élevée . Elle tend à équilibrer les perceptions des deux antennes (Hangartner, 1967) .

Le seul modèle mathématique ayant été proposé, à notre connaissance, est le modèle de Pasteels et al. (1986) . Ce modèle est basé sur la loi de diffusion de Fick (Bossert et Wilson, 1963), sur la perception d'une différence de concentration seuil par l'animal et ne tient compte que de l'osmotropotaxie .

Nous nous sommes attachés à quantifier un maximum d'aspects du comportement de l'ouvrière lorsqu'elle suit la piste et ce, afin de déterminer l'importance relative des différents mécanismes qui interviennent dans l'orientation des fourmis le long de la piste .

Matériel et méthodes

La colonie est installée dans un nid de Janet en plâtre situé dans un bac en aluminium de 90 X 90 cm dont le fond est recouvert de plâtre . Ce bac est relié à un second bac en chlorure de polyvinyle de 37 X 53 cm, par un pont en carton de 34,5 cm .

Des pistes artificielles circulaires, tracées au 3-éthyl-2,5-diméthylpyrazine synthétique (Evershed et al. 1982 ; 0,1 ml de solution par piste ; les dilutions sont réalisées dans de l'hexane) sont présentées aux fourmis sur un disque de papier bristol de 20 cm de diamètre (voir plus loin) . Chaque expérience dure 11 minutes et est enregistrée sur bande vidéo VHS . La piste est présentée aux fourmis dans la seconde aire de récolte, ceci pour éviter qu'il y ait trop de fourmis sur la piste, et placée à 10 cm de la base du pont .

Les expériences ont été effectuées à deux niveaux différents : nous avons suivi l'évolution de plusieurs paramètres (angle d'attaque, longueur moyenne de piste parcourue, inversions d'orientation, angle de sortie) en fonction de la concentration de la piste, ceci pour 9

concentrations différentes . Nous avons alors réalisé une étude plus détaillée pour la concentration en phéromone à laquelle la réponse à la piste était maximale : la concentration optimale .

Mise au point d'une technique de dépôt de la phéromone

Un tourne-disque est relié par un tube en teflon de 1mm (0,038 inches) à une pompe péristaltique . Une aiguille en acier est fixée à chaque extrémité du tube . Un petit flacon en verre d'une contenance de 0,1 ml contient la solution de phéromone . Son bouchon est percé par l'une des aiguilles et par un fin tube en acier afin d'assurer l'écoulement continu et homogène de la solution . L'autre aiguille est maintenue au bras du tourne-disque entre deux plaquettes vissées .

La piste est déposée sur un disque de papier bristol blanc, sur lequel est tracé au crayon noir un cercle de 5 cm de rayon divisé en 36 secteurs de 10 degrés. Le bras du tourne-disque est maintenu à une distance de 5 cm du centre, par un système de tiges verticales ajustables . Le tourne-disque tourne à une vitesse de 45 tours/minutes . La piste est déposée en 30 tours . L'utilisation d'un colorant nous a permis de mesurer la largeur du dépôt de phéromone . Celui-ci mesure 1 mm de large après diffusion de la solution colorée sur le papier. A titre de comparaison, l'envergure moyenne des antennes d'une ouvrière de Murmyca rubra est de 4 mm environ .

Resultats

Le modèle tropotactique prédit que la réponse à la piste dépend de l'angle d'attaque . Nos résultats confirment cette prédiction . En effet, un angle aigu augmente la probabilité de répondre et de suivre la piste, la fraction d'angles entraînant une réponse positive dépendant de la concentration (figure 1, a et b) .

Une fourmi qui aborde la piste perçoit d'abord la phéromone avec l'antenne la plus proche de l'axe de dépôt de celle-ci . Dans l'hypothèse d'une orientation osmotropotactique, il n'est donc pas étonnant que la fourmi pivote sur elle-même afin de s'orienter vers la concentration la plus élevée et inverse son orientation en attaquant la piste . Cependant, les inversions d'orientation observées ne se produisent pas pour tous les angles mais seulement pour ceux se rapprochant de l'angle droit . Ce résultat suggère, qu'en plus de l'angle d'attaque, d'autres facteurs puissent intervenir dans la probabilité qu'ont les fourmis de présenter ou non une inversion d'orientation .

Le nombre de fourmis restant sur la piste après avoir parcouru une certaine distance est une fonction exponentielle négative de la distance de piste parcourue . La représentation semi-logarithmique de cette fonction

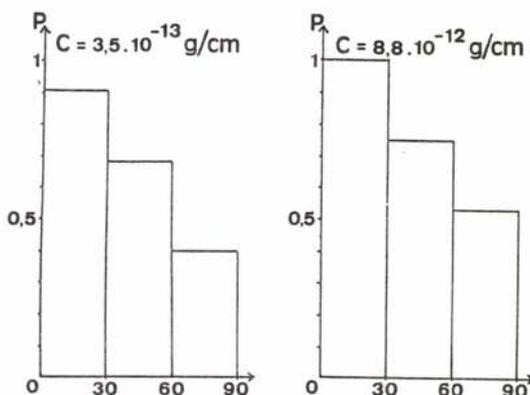


Figure 1 : Proportion de fourmis répondant à la piste (P)
 en fonction de l'angle d'attaque (en degrés)
 C : concentration
 a : $C = 3,5 \cdot 10^{-13}$ g/cm
 b : $C = 8,8 \cdot 10^{-12}$ g/cm (Conc. optimale)

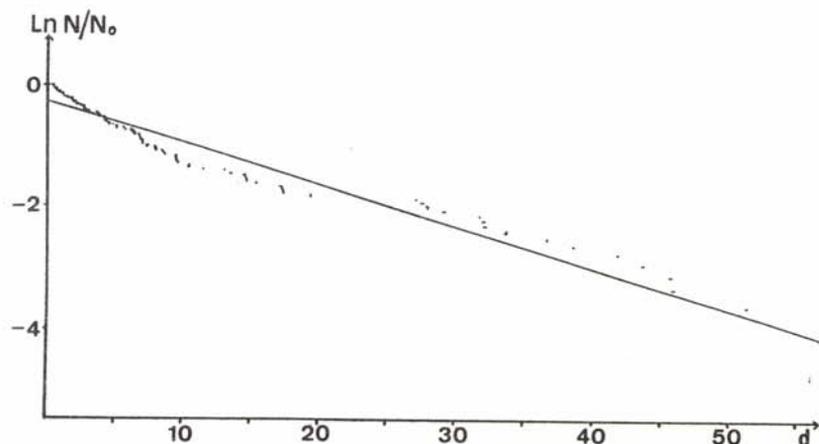


Figure 2 : Le logarithme népérien N/N_0 en fonction de la distance d (cm) parcourue sur celle-ci
 N = nombre de fourmis encore présentes sur la piste à la distance d
 N_0 = nombre total de fourmis ayant répondu à la piste

donne une droite (figure 2) dont la pente est égale à la probabilité de quitter la piste . Ceci a été vérifié pour toutes les concentrations étudiées . La relation exponentielle, reliant le nombre d'ouvrières sur la piste

au trajet effectué par celles-ci. montre que la probabilité de quitter la piste reste constante avec la longueur de piste parcourue, indépendamment d'un apprentissage ou de la fatigue. Ceci semble être dû au mécanisme tropotactique lui-même. En effet, l'orientation osmotropotactique induit une démarche sinusoidale au cours de laquelle la différence de concentration perçue est périodiquement inversée. Il n'y a pas de saturation des organes des sens et la perte de la piste semble être due à des mouvements fortuits de l'animal. Dans le cas de la distribution exponentielle, la probabilité de quitter la piste correspond à l'inverse de la distance moyenne parcourue. Cette dernière et la réponse à la piste évoluent de la même manière suivant une courbe en forme de cloche, comme l'ont observé plusieurs auteurs (Van Vorhis Key et al. 1981, Evershed et al. 1982 et Pasteels et al. 1986, Detrain et al. ce volume) (figure 3) .

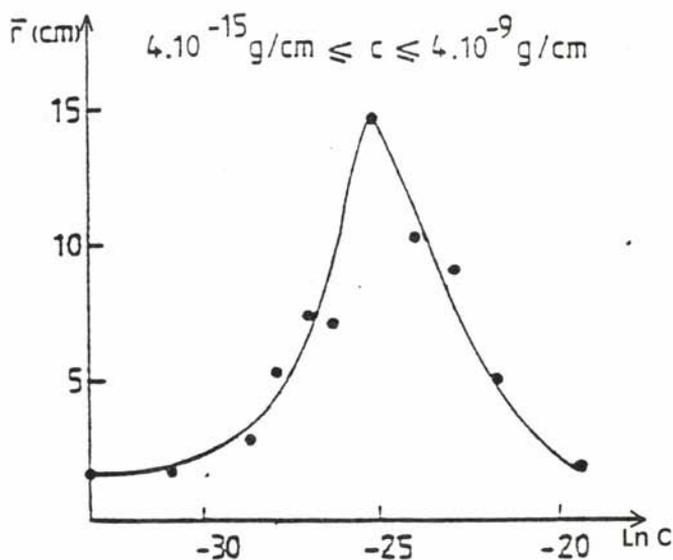


Figure 3 : Evolution de la distance moyenne parcourue (\bar{F}) en fonction du logarithme népérien de la concentration (C) en phéromone (de Pasteels et al. 1986)

Lorsqu'elle suit une piste, l'ouvrière se déplace selon une trajectoire sinusoidale. Cette dernière s'amortit progressivement avec la longueur de piste

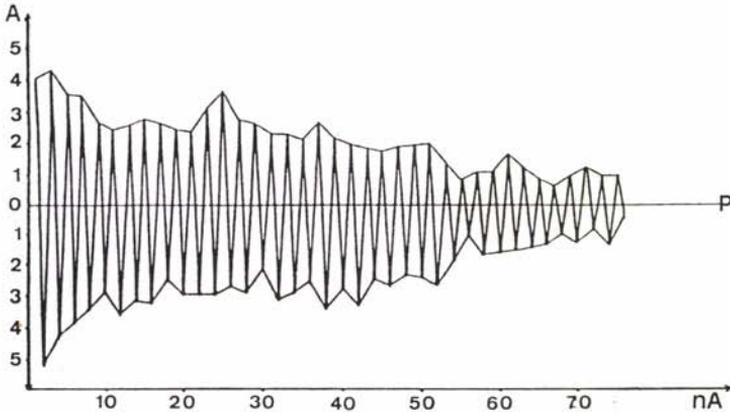


Figure 4 : Evolution de l'amplitude moyenne (A) du mouvement sinusoïdal en fonction du nombre d'amplitudes effectuées (nA)
 P : piste
 Test de corrélation de Spearman : $r_s = -0,58$

parcourue, semblant indiquer un perfectionnement de l'orientation de la fourmi au fur et à mesure qu'elle avance sur la piste (figure 4) . Ces mouvements situent la fourmi selon un certain angle par rapport à la piste . Si cet angle est aigu, la probabilité de quitter la piste est faible mais elle augmente lorsqu'il se rapproche de l'angle droit (figure 5) . La probabilité de quitter la piste, si elle ne dépend pas de la longueur de piste parcourue, dépend donc à chaque instant de l'angle que forme la fourmi avec la piste . Cette probabilité est complémentaire à la probabilité de répondre à la piste, confirmant l'existence d'un mécanisme commun .

Discussion

Nous avons pu démontrer que l'angle que forme la fourmi avec l'axe de dépôt de la phéromone est un facteur primordial dans le suivi de la piste . Il influence la probabilité de monter sur la piste et d'y rester .

L'introduction d'une certaine inertie , c'est-à-dire un temps de réaction à la phéromone, au niveau du comportement de la fourmi, pourrait être à l'origine du faible taux d'inversions d'orientation observé dans nos expériences . Cependant, on peut imaginer que d'autres facteurs interviennent, telle qu'une recherche active de l'axe de dépôt de la phéromone de piste dès que la fourmi la perçoit .

L'étude reliant l'efficacité de la piste à sa concentration montre un phénomène paradoxal qui n'est pas

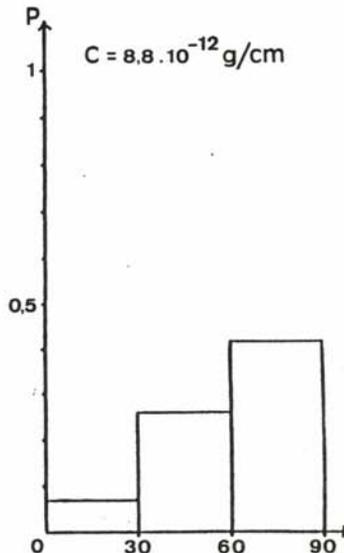


Figure 5 : Probabilité (P) de quitter la piste en fonction de l'angle (en degrés) formé par celle-ci et l'axe de la fourmi

expliqué par le modèle tropotactique . A fortes concentrations, le suivi de la piste est moins bon et cette perte d'efficacité ne semble pas résulter d'un effet répulsif de la phéromone . Une hypothèse est que l'orientation osmotropotactique se fait moins bien si l'espace actif est trop large . Il pourrait aussi y avoir saturation des antennes de la fourmi et celle-ci s'orienterait dès lors moins bien le long de la piste .

Notre étude suggère donc fortement que l'angle que forme la fourmi avec la piste est le facteur principal de l'orientation osmotropotactique chez Murmica rubra . Son influence sur le suivi de la piste a clairement été démontrée .

Bien que certains aspects du comportement de l'ouvrière indiquent l'intervention probable de facteurs secondaires dans le suivi de la piste, l'osmotropotaxie semble être le mécanisme central de l'orientation le long de celle-ci .

Remerciements : Nous remercions très vivement J.M. Pasteels J.-L. Deneubourg et S. Aron pour l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée dans la réalisation de ce travail .

Références

- BOSSERT W.H. and WILSON E.O., 1963.- The analysis of Olfactory Communication among animals . *J. Theoret. Biol.* 5, 443-469
- EVERSHED R.P., MORGAN E.D. and CAMMAERTS M.C. 1982.- 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants . *Insect Biochem.* Vol 12, 4, 383-391
- HANGARTNER W., 1967.- Specificität und Inaktivierung des Spurpheromons von *Lasius Fuliginosus* Latr. und Orientierung des Arbeiterinnen im Duftfeld . E . Orientierung der *fuliginosus*-arbeiterinnen im Spursubstanz-Duftfeld . *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 57, 103-136 .
- PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., VERHAEGHE J.C., BOEVE J.L., QUINET Y., 1986.- Mechanisms of Perception and Orientation to Insects Olfactory Signals . M.C. Birch and T.L. Payne Eds. *Oxford University Press, Oxford*, 131-138 .
- VAN VORHIS KEY S.E., GASTON L.K. and BAKER T.C. 1981.- Effects of gaster extract trail concentration on the trail following behaviour of the argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *J. Insect Physiol.*, Vol 27, 6, 363-370 .

CARACTERES MORPHO-PHYSIOLOGIQUES DU
FOURRAGEMENT DE MESSOR SANCTUS (FOREL)

par

Annie CARIOU

*Lab. de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier
118 route de Narbonne, Toulouse (France)*

mois-clés: polymorphisme, polyéthisme, fourragement, développement ovarien, système glandulaire.

résumé: Sur le terrain, on observe chez les fourrageuses de Messor sanctus deux types d'individus : ceux qui ramènent des "proies" au nid et ceux qui reviennent à vide. Des mesures biométriques en laboratoire ont permis de mettre en évidence des différences morpho-physiologiques entre ces deux catégories : celles qui transportent sont de petits individus de faible poids pourvus de petites mandibules alors que la deuxième catégorie concerne des individus de poids supérieur pourvus de larges mandibules. Il existe également des différences morpho-physiologiques entre fourrageuses et résidentes : les résidentes ont un poids supérieur à celui des fourrageuses chargées, une glande de Dufour moins développée que celle des fourrageuses (revenant chargées ou non). Par contre leur glande à venin est aussi développée que celle des fourrageuses.

Le polyéthisme traduit donc des différences morpho-physiologiques inter-individuelles ("service intérieur" - "service extérieur") et des sous-spécialisations (fourrageuses qui transportent et celles qui effectuent une tâche plus particulière (découpage des épis ou patrouilles)).

Morpho-physiological characters of the foragement
of Messor sanctus (Forel).

key-words: polymorphism, polyethism, foragement, ovarian development, glandular system.

summary: In the field, we observe in the foragers of Messor sanctus, two types of individuals: those which bring back "prey" to the nest and those which return without load. Biometrical measures in the laboratory showed clearly some morphological differences between these two types: the carriers are small individuals with low weight and small mandibles while the second type are individuals with higher weight and larger mandibles.

Morphological and physiological differences also exist between foragers and residents; residents have a higher weight than that of the charged foragers, a less developed Dufour's gland than that of the foragers (charged or not). On the other hand, their poison gland is as well developed as that of the foragers.

Polyethism then expresses morpho-physiological differences among individuals and sub specialisations (foragers which carry and those which execute a more specialised task (cutting of grain or patrolling)).

Introduction :

Au cours d'observations effectuées sur le terrain à Port-Leucate (région de Perpignan), nous avons pu remarquer qu'il existait chez une fourmi granivore, *Messor sanctus* (Forel), deux types de fourrageuses : celles revenant au nid chargées et celles rentrant à vide. Ce phénomène avait déjà été observé chez *Messor barbara* par Moggridge (1887) qui remarqua que 10% des individus ne ramènent que des cailloux ou des coquilles vides.

Cette variabilité individuelle du point de vue du rendement nous amène à aborder le problème du polymorphisme et du polyéthisme. Pour Delage (1974), chez *Messor*, les individus de grande taille ramèneraient les graines les plus dures à récolter et aideraient à décortiquer les graines les plus coriaces tandis que les plus petits individus seraient principalement affectés au rôle de nourrice, les individus de taille moyenne s'occuperaient de patrouiller aux alentours du nid.

De même les travaux de Tilles et Wood (1986) sur *Camponotus modoc* ont montré que ce sont les petits individus qui fréquentaient le plus les aphides et s'occupaient plus du transport des aliments solides que les gros individus.

Ce polyéthisme traduit un état physiologique précis : ainsi chez de nombreuses espèces de fourmis, le marquage des pistes vers la source de nourriture s'effectue grâce à la sécrétion de phéromones provenant de glandes abdominales variables selon les genres telles la glande à poison, la glande de Dufour, de Pavan,...

Or chez *Myrmica rubra*, la taille de la glande à poison, de la glande de Dufour augmente avec l'âge de l'individu : la réserve de la glande à poison est vide chez les ouvrières sans expérience ; ces dernières sont moins sensibles aux sécrétions que les plus vieilles (Cammaerts et Trioot (1974); Cammaerts, Trioot et Verhaeghe (1974)). Enfin les expériences de Hansen et Viik (1980) (in Passera 1984) effectuées sur *Formica aquilonia* démontrent que les jeunes ouvrières du service intérieur pondent (les ovaires sont donc développés) tandis que les ouvrières du service extérieur, plus âgées ont des ovaires régressés. Ceci concorde avec les résultats des travaux de Minkenbergh et Petit (1983) sur *Myrmica rubra linnaeus*.

Ces différents travaux nous ont donné l'idée d'établir chez *Messor sanctus*, le profil morpho-physiologique des résidentes (ouvrières du service intérieur) et des fourrageuses (ouvrières du service extérieur) et parmi celles-ci de distinguer celles qui reviennent à vide de celles qui sont chargées.

R-Présentation de l'espèce étudiée.

Messor sanctus est une espèce strictement méditerranéenne dominante sur les plages littorales. Faisant partie de la famille des Myrmicines, elle présente un polymorphisme des ouvrières parmi lesquelles on distingue :

- * les individus minor qui mesurent environ 4 millimètres.
- * les individus media de taille intermédiaire.
- * les individus major dont la tête peut en dimensions dépasser celle d'une ouvrière minor. (Bernard 1968).

Terricole, elle peut creuser son nid à plus de deux mètres de profondeur : sa partie superficielle servant d'entrepôt à grains. L'approvisionnement s'effectue par la formation de colonnes d'individus guidés par les sécrétions issues des glandes à venin et de Dufour, permettant ainsi de tracer une piste jusqu'à la source de nourriture.

B-Caractéristiques morphologiques des fourrageuses et des résidentes.

1-méthodes.

Sur le terrain, nous avons prélevé sur la piste les fourrageuses chargées ou non et rentrant au nid individualisées dans des microtubes type Eppendorf. Les excavations du nid ont parfois permis de faire un prélèvement de résidentes (récoltes des 3 et 20 mai 1987).

Au total de la fin mars à la fin juillet 1987 (soit deux fois par mois), on a ainsi pu récolter :
 - 157 fourrageuses chargées; 117 fourrageuses rentrant à vide; 55 résidentes.
 Nous avons mesuré chez ces individus les caractères morphologiques suivants :

* poids de l'animal en milligrammes.

Le poids a été mesuré avec une balance de précision (réf. Mettler ME30).

* la largeur de tête en millimètres.

Elle a été mesurée à la loupe binoculaire (25 x2) à l'aide d'une échelle micrométrique et dont la valeur donnée en unités micrométriques est convertie en millimètres.

* la largeur des mandibules en millimètres.

Elle a été mesurée comme le montre le dessin ci-dessous :

La = largeur de mandibule; h = hauteur de la plus grosse dent.

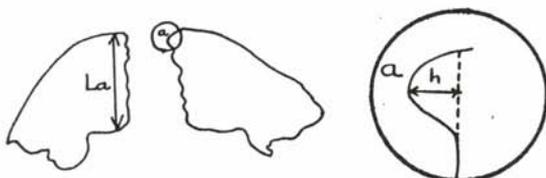


Figure 1 : Schéma de mesure de largeur de mandibule de *Messor sanctus*.

Cette largeur de mandibule a été mesurée uniquement chez les deux types de fourrageuses car elle a un rapport direct avec la charge portée : en effet un test de corrélation par rang de Spearman entre le poids de la charge et la largeur des mandibules de la fourrageuse montre qu'il existe une corrélation positive au seuil $S < 0,001$ entre ces deux caractères :

moyenne du poids de la charge (poids C1): $x_1 = 1,87 \text{ mg} \pm 0,23$

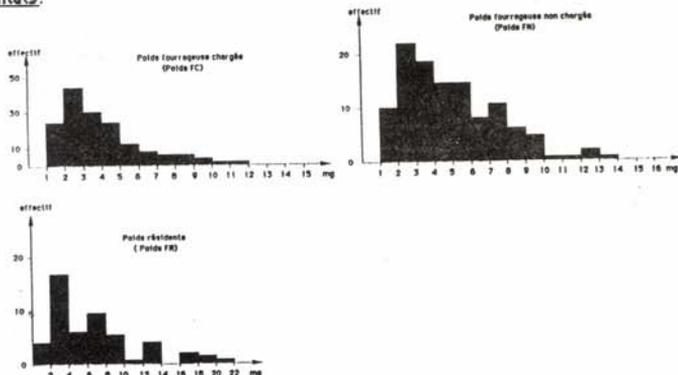
moyenne de la largeur de mandibule (La MC1): $x_2 = 45,62 \text{ mm} \pm 0,68$

RS = 0,46 ; T de Student = 6,50 ; N = 157

On mesure la plus grande largeur des mandibules et on retient la valeur moyenne des deux mandibules pour chaque individu.

Chaque critère morphologique a pu ainsi être découpé arbitrairement en intervalles de classe de dimension constante; cet intervalle de classe a été conservé pour chaque type d'individu (fourrageuse chargée ou non ou résidente) afin de pouvoir suivre et comparer cette distribution des effectifs.

2-résultats.



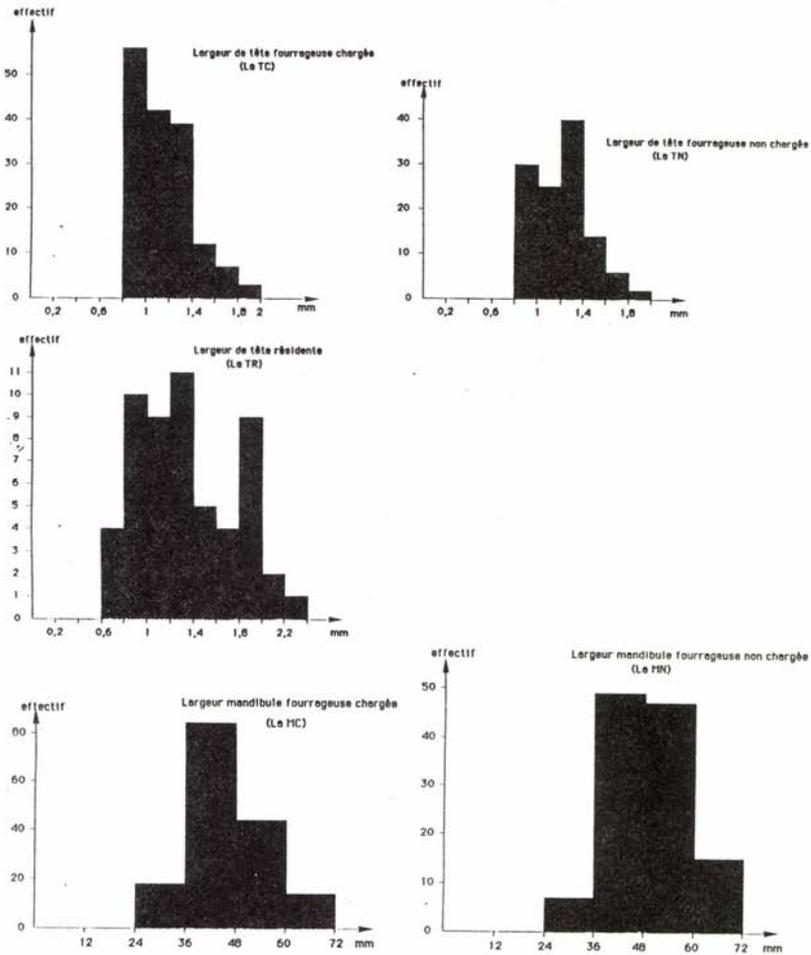


Figure 2 : Répartition des effectifs des trois types d'individus pour les trois critères morphologiques.

Si on dresse le tableau général des effectifs des trois critères pour chaque type d'individu, on obtient :

classe	poids FC	poids FN	poids FR
$1 \leq x < 5$ mg	76,4%	56,4%	43,6%
$5 \leq x < 10$	20,4%	39,3%	34,5%
$10 \leq x$	3,2%	4,2%	21,8%
effectif total	157	117	55
moyenne +/- erreur standard	4,04 +/- 0,18	5,00 +/- 0,46	7,06 +/- 0,68

Tableau 1 : Répartition des effectifs de poids pour les trois types d'individus.

classe	Le TC	Le TN	Le TR
$0,6 \leq x < 1,2$ mm	62,4%	47%	41,8%
$1,2 \leq x < 1,6$	32,5%	46%	29,1%
$1,6 \leq x < 2,8$	5,1%	7%	29,1%
effectif total	157	117	55
moyenne +/- erreur standard	1,15 +/- 0,09	1,21 +/- 0,02	1,33 +/- 0,05

Tableau 2 : Répartition des effectifs de largeur de tête pour les trois types d'individus.

classe	Le MC	Le MN
24-36 mm	10,8%	5,1%
36-48	53,5%	41,9%
48-60	27,4%	40%
60-72	8,3%	12,8%
effectif total	157	117
moyenne +/- erreur standard	45,62 +/- 0,68	49,15 +/- 0,80

Tableau 3 : Répartition des effectifs de largeur de mandibule pour les trois types d'individus.

En utilisant le test de Mann-Whitney, nous avons comparé les poids d'une part entre les deux types de fourrageuses, d'autre part entre les fourrageuses et les résidentes.

On obtient ainsi :

Poids FC = poids de la fourmi chargée
Poids FN = poids de la fourmi rentrant à vide
Poids FR = poids de la fourmi résidente.

poids FC	poids FN	poids FR	poids FC	poids FR	poids FN
U=11 299,5 Z=3,259 N=157	U=7 069,5 N=117	U=2 708 Z=-4,111 N=55	U=5 927 N=157	U=2 628 Z=-1,935 N=55	U=3 807 N=117
P<0,01 **		P<0,01 **		P>0,05 NS	

Tableau 4 : Test de Mann-Whitney entre les poids des deux types d'individus.

Un test de corrélation par rang de Spearman effectué entre la largeur de la tête et le poids de la fourmi donne une corrélation positive au seuil $S<0,001$.

Le test de Mann-Whitney effectué sur les largeurs de mandibules des deux types de fourrageuses nous donne :

Lo MC	Lo MN
U=11 383,5 Z=3,389	U=6 985,5
P<0,002 ***	

Tableau 5 : Test de Mann-Whitney entre les largeurs de mandibules des deux types d'individus.

3-discussion.

Les mesures des caractères morphologiques montrent que les fourrageuses rentrant au nid chargées ont un poids inférieur à celui des fourrageuses rentrant à vide. Ce caractère est corrélé à la taille (largeur de tête). Elles ont également une largeur de mandibule plus petite que celle des fourrageuses non chargées.

Les fourrageuses effectuant véritablement la récolte sont donc de petits individus ayant en majorité un poids de l'ordre de 1 à 5 mg pour 76,4% des effectifs ($x=4,04 \pm 0,18$) alors que la moyenne des individus non chargés est de 5,00 mg $\pm 0,462$.

Par ailleurs les résidentes sont des individus de poids significativement supérieur à celui des fourrageuses chargées $P<0,01$ alors que cette différence n'est plus significative entre ces résidentes et les fourrageuses rentrant à vide $P>0,05$ (moyenne de poids des résidentes $x=7,06 \pm 0,685$) : les résidentes sont donc des individus de taille et de poids supérieur à celui des approvisionnementneuses.

C- Caractéristiques physiologiques des résidentes et des fourrageuses.

1-méthodes.

Lors des différents échantillonnages, nous avons recueilli des résidentes et des fourrageuses (chargées et non chargées confondues).

Au laboratoire, ovaires et glandes sont examinés à la loupe binoculaire (10x4) puis dessinés à la chambre claire. À l'aide d'un planimètre polaire, nous mesurons la surface projetée des ovocytes et des glandes, puis nous corrigeons cette valeur en tenant compte du grossissement. Nous retenons seulement le plus gros ovocyte.

2-résultats.

Les histogrammes obtenus sont les suivants :

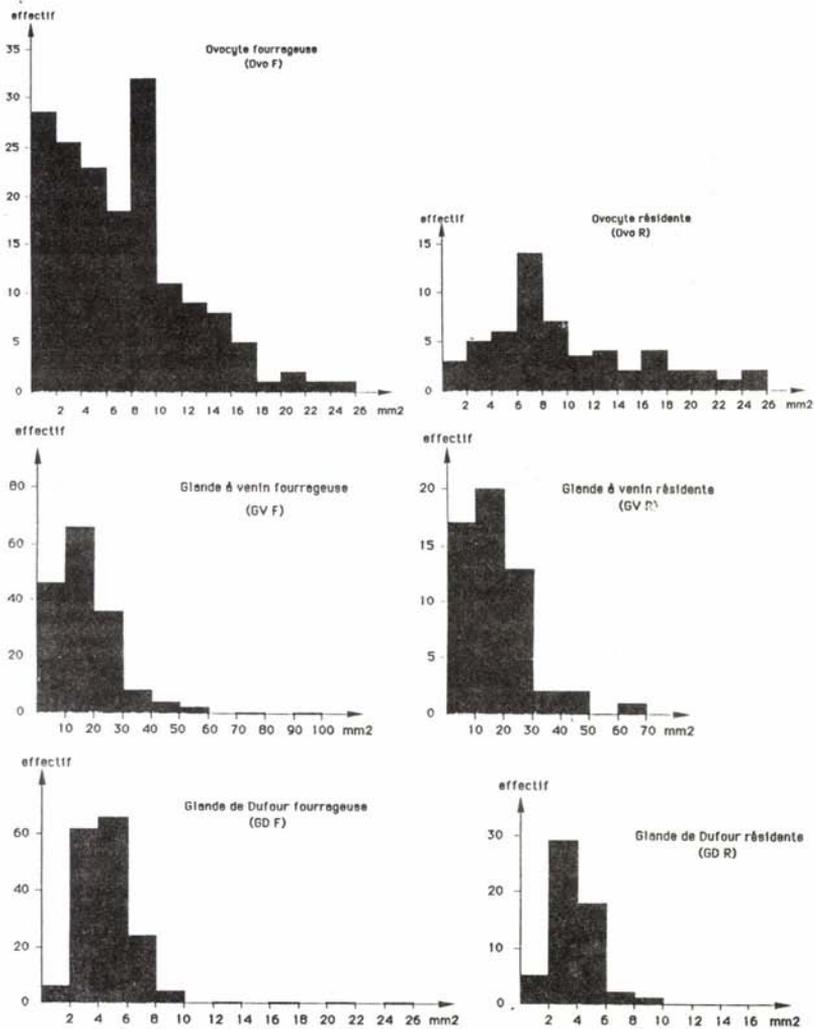


Figure 3 : Répartition des effectifs des trois types d'individus pour les trois critères physiologiques.

De la même manière nous effectuons le découpage des valeurs mesurées en intervalles de classe de dimension constante.

Le tableau général des effectifs pour les trois critères physiologiques nous donne :

- | | |
|--|---|
| OVO F = ovoctes des fourrageuses ; | OVO R = ovoctes des résidentes ; |
| GV F = glande à venin des fourrageuses ; | GV R = glande à venin des résidentes. |
| GD F = glande de Dufour des fourrageuses ; | GD R = glande de Dufour des résidentes. |

classe	OVO R	OVO F	GV R	GV F	GD R	GD F
Ov: $0 \leq x < 9 \text{mm}^2$ Gv: $0 \leq x < 25 \text{mm}^2$ Gd: $0 \leq x < 5 \text{mm}^2$	60%	69,7%	81,8%	89,7%	80%	66,1%
Ov: $9 \leq x < 18 \text{mm}^2$ Gv: $25 \leq x < 60 \text{mm}^2$ Gd: $5 \leq x < 10 \text{mm}^2$	27,2%	27,2%	16,3%	9,1%	20%	30,9%
Ov: $18 \leq x < 26 \text{mm}^2$ Gv: $60 \leq x < 95 \text{mm}^2$ Gd: $10 \leq x < 25 \text{mm}^2$	12,7%	3%	1,8%	1,2%	0%	3%
effectif total	55	165	55	165	55	165
moyenne surf. en mm^2	9,72 +/- 0,83	7,06 +/- 0,39	16,70 +/- 1,55	17,64 +/- 0,94	3,67 +/- 0,21	4,81 +/- 0,22

Tableau 6 : Répartition des effectifs des surfaces ovocytaire et glandulaire pour les deux types d'individus.

Si on effectue un test de corrélation par rang de Spearman entre les moyennes des surfaces ovocytaire et de la glande à venin chez les fourrageuses d'une part et les résidentes d'autre part, on obtient :

OVO F	GV F	OVO R	GV R
$x_1=7,06$ +/-0,393	$x_2=17,64$ +/-0,942	$x_3=9,72$ +/-0,828	$x_4=16,70$ +/-1,558
RS=0,0478 T=0,612 N=165		RS=0,380 T=2,995 N=55	
NS (0,05)		S (0,001)	

Tableau 7 : Test de corrélation par rang de Spearman entre ovocyte et glande à venin pour les types d'individus.

Enfin si on effectue un test de Mann-Whitney entre les moyennes des surfaces ovocytaires et des glandes entre les deux types d'individus, on obtient :

OVO R	OVO F	GV R	GV F	GD R	GD F
U=3 430 Z=-2,709 $x_1=9,72$ +/-0,83	U=5 645 $x_2=7,06$ +/-0,39	U=4 828,5 Z=0,7118 $x_3=16,70$ +/-1,56	U=4 246,5 $x_4=17,6$ +/-0,94	U=5 894 Z=3,318 $x_5=3,668$ +/-0,21	U=3 181 $x_6=4,812$ +/-0,22
S (0,01)		NS (0,05)		S (0,001)	

Tableau 8 : Test de Mann-Whitney des surfaces ovocytaire et glandulaire entre les deux types d'individus.

3-discussion.

Les fourrageuses possèdent donc de petits ovocytes dont la projection est comprise entre 0 et 9mm^2 pour 69,66% des effectifs totaux: ces ovocytes sont plus petits que chez les résidentes (différence significative au seuil S (0,01)) où la moyenne est de $9,72\text{mm}^2 (+/-0,83)$.

Par ailleurs les ouvrières chargées de l'approvisionnement ont une glande de Dufour plus développée que celle des résidentes (différence significative au seuil S (0,001) avec une moyenne de $4,81\text{mm}^2$ contre $3,67\text{mm}^2$ chez les résidentes).

Par contre il n'existe plus de différence significative en ce qui concerne la glande à venin qui n'est pas plus développée chez les fourrageuses que chez les ouvrières restant au nid.

Discussion générale.

Cette étude biométrique a été entreprise à la suite de la mise en évidence sur le terrain d'une différence comportementale entre ouvrières de Messor sanctus chargées du ravitaillement de la colonie.

Ce travail a permis de dégager plusieurs points intéressants:

1 - les ouvrières approvisionneuses se divisent en fait en 2 catégories:

- * des individus de faible poids possédant de petites mandibules revenant toujours chargés au nid.
- * des individus plus gros et donc plus lourds, ayant des mandibules plus larges et qui ne ramènent rien.

On peut supposer comme Delage (1974) l'a démontré chez le genre Messor que ces individus auraient de par la largeur de leurs mandibules plus imposante, mission de couper les tiges de graminées ou des épis entiers dont les épillets seraient ensuite ramenés par les petits individus ou ils pourraient encore être chargés d'effectuer des patrouilles le long des pistes de récolte afin d'éviter que d'autres espèces compétitrices n'interviennent.

Autre hypothèse: ces gros individus pourraient s'être nourris sur place et reviendraient donc au nid l'abdomen plein dont le contenu pourrait être régurgité par la suite...

2 - les résidentes seraient des individus de poids supérieur à celui des fourrageuses (7,06mg), relativement proche des grosses fourrageuses.

3 - les fourrageuses diffèrent également des résidentes du fait qu'elles possèdent de plus petits ovocytes que ces dernières ce qui rejoint les résultats des expériences de Hansen et Viik sur Formica aquilonia (1980) mais aussi ceux de Billen (1982) qui démontrent que les ouvrières voient leurs ovaires passer par différents stades de développement: les plus jeunes (ouvrières du service intérieur) ont des ovocytes bien développés tandis que chez les plus âgées (ouvrières du service extérieur), ceux-ci régressent.

4 - enfin en ce qui concerne la glande à venin et la glande de Dufour, impliquées chez les Myrmicines dans le traçage de piste, leur développement peut être également différent selon qu'on ait affaire à une résidente ou à une fourrageuse.

Si le développement de la glande à venin apparaît identique, la glande de Dufour quant à elle apparaît plus développée dans la deuxième catégorie, or on sait que non seulement cette glande intervient dans le traçage de piste mais également sert à produire des phéromones d'alarme, fonction très importante car prédation et compétition sont deux facteurs environnementaux influençant très fortement l'activité de récolte.

La production de phéromone d'alarme sera donc la deuxième fonction assurée par la glande de Dufour des récolteuses.

Le rôle de la glande à venin est donc axé sur la production de la phéromone de piste; or le dépôt de cette phéromone est fonction de la quantité et de la qualité de la nourriture rencontrée (travaux de Butler (1967), travaux de Jaffé (1980)): la quantité et la qualité de la source alimentaire fluctuant au

cours des saisons, la surface moyenne de cette glande apparaîtrait donc globalement identique à celle des résidentes.

Références bibliographiques :

- BERNARD F., 1968. - Les fourmis (Hymenoptera - Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Masson, Paris, 411 pages.*
- BILLEN J., 1982. - Ovariole development in workers of Formica sanguinea Latr. *Insectes soc.*, 29, 86-95.
- BUTLER C.G., 1967. - Insect pheromones. *Biol.Rev.*, 42, 42-87.
- CAMMAERTS M.C. et al., 1974. - Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of Myrmica rubra L. (Formicidae). *Insectes soc.*, 21 (3), 275-282.
- DELAGE-DARCHEN B., 1974. - Polymorphisme in der Ameisengattung Messor und ein Vergleich mit Pheidole. *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, sous la direction de G.H. Schmidt, *Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft Stuttgart*, 590-603.
- JAFFE K., 1980. - Theoretical analysis of the communication system for chemical mass recruitment in ants. *J. theor. Biol.*, 84, 589-609.
- MINKENBERG O.P.J.M. and PETIT M., 1985. - Ovariole development in workers of Myrmica rubra tinnæus (Hymenoptera: Formicidae) and its relation to age-polyethism. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 115, 1, 29-43, Bruxelles.
- MOGGRIDGE, 1887. - réf. citée par Bernard (1968) dans "Les fourmis" (Hymenoptera-Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale". *Masson, Paris, 411 pages.*
- PASSERA L., 1984. - L'organisation sociale des fourmis. *Ed. Privat, Bios.*
- RACCAUD-SCHOELLER J., 1980. - Les insectes: physiologie-développement. *Masson, Paris.*
- TILLES D.A. and WOOD D.L., 1986. - Foraging behavior of the carpenter ant Camponotus modoc (Hymenoptera-Formicidae), in a giant sequoia forest. *Can. Ent.*, 118: 861-867.

POLYGYNIE ET RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ LA
FOURMI D'ARGENTINE, IRIDOMYRMEX HUMILIS (MAYR)

par

L. KELLER⁽¹⁾, L. PASSERA⁽²⁾ & A. GRIMAL⁽²⁾

(1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 10000 Lausanne 17 (Suisse)

(2) Lab. d'Entomologie, UPS, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse (France)

Résumé

Afin d'étudier l'influence du nombre de reines par colonie sur les processus de reconnaissance, nous avons effectué des tests d'attraction d'ouvrières envers des reines homo et hétérocoloniales. Ces tests ont démontré que le niveau d'attraction des ouvrières était plus élevé envers les reines homocoloniales qu'envers les reines hétérocoloniales, ce qui démontre que les ouvrières sont capables de discriminer entre les deux types de reines. Cette discrimination résulte de l'apprentissage par les ouvrières de l'odeur coloniale probablement juste après l'émergence ou même peut-être avant. Dans nos expériences, les reines étaient vraisemblablement une source importante de cette odeur coloniale.

La comparaison entre des sociétés expérimentales monogynes et polygynes a montré que les processus de reconnaissance étaient perturbés en sociétés polygynes. Ces résultats nous amènent à formuler l'hypothèse qu'en sociétés polygynes, le mélange de plusieurs complexes phéromonaux produits par chacune des reines entraîne une odeur coloniale moins spécifique qu'en société monogyne où il y a production d'un complexe phéromonal royal unique. Ces résultats sont discutés par rapport aux autres implications de la polygynie et tout particulièrement la perte d'agressivité entre individus de différentes colonies chez I. humilis et d'autres espèces de fourmis polygynes.

Mots clés : Iridomyrmex humilis, polygynie, reconnaissance coloniale, attractivité.

Summary

Nestmate recognition in the argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr)

To investigate the influence of the number of queens per colony on nestmate recognition in I. humilis, comparative assays were performed to study the attraction of workers to queens. These assays demonstrate that a phenomenon of recognition is superimposed on the attraction of workers to queens. Workers are able to discriminate non-nestmate queens from their nestmate queen to which they are significantly more attracted. This discrimination is based on the learning by workers of queen and probably colony odor, which seems to occur at the time of emergence. In our experiments, the differentiation in odor between colonies resulted from cues which are produced at least partially by queens.

Comparison of experimental monogynous and polygynous colonies showed that the level of attraction of workers to non-nestmate queens was similar in monogynous and polygynous colonies, whereas the level of attraction of workers to nestmate queens was significantly lower in polygynous colonies. This difference in the level of attraction of workers to nestmate queens almost certainly resulted from a lower efficiency in nestmate recognition in polygynous colonies. It is hypothesized that the mixture of pheromonal sources produced by several queens in polygynous colonies may result in a less distinct colony odor than a single pheromonal source in monogynous colonies. The results are discussed with regard to some implications of polygyny

and particularly to the loss of intercolonial aggressiveness in *I. humilis* as well as in other polygynous ant species.

Key words : *Iridomyrmex humilis*, polygyny, nestmate recognition, queen attractiveness.

Introduction

Le pouvoir de discrimination entre individus apparentés et individus non-apparentés joue un rôle primordial dans la structure sociale d'un grand nombre d'espèces animales. Chez les insectes sociaux les individus d'une société sont aussi capables de discriminer entre les individus de leur propre colonie et les autres individus homosécifiques (Wilson, 1971). Chaque individu de la même société porte une "odeur" similaire. Différents travaux ont montré que cette odeur avait une origine partiellement génétique (Kukuk *et al.*, 1977; Greenberg, 1979; Jutsum *et al.*, 1979; Breed, 1981, 1983; Mintzer, 1982; Carlin et Hölldobler, 1983, 1986; Pfennig *et al.*, 1983 a, b; Rosengren et Pamilo, 1983; Mintzer et Vinson, 1985; Gamboa *et al.*, 1986) et partiellement environnementale (Jutsum *et al.*, 1979; Gamboa *et al.*, 1986). L'importance relative de ces deux sources semble varier considérablement selon les espèces.

Chez les fourmis, les individus de différentes sociétés sont généralement très agressifs entre eux. Toutefois, le niveau d'agressivité dépend de plusieurs facteurs comme par exemple la distance géographique entre colonies (Nowbahari et Lenoir, 1984; Rosengren *et al.*, 1986). Un autre facteur primordial est le nombre de reines présentes par colonie. Une très grande agressivité intercoloniale est la règle chez les espèces monogynes (=une seule reine pondeuse par société) alors que chez les espèces polygynes (=plusieurs reines pondeuses par société), l'agressivité intercoloniale est généralement plus faible (Hölldobler et Michener, 1980; Brian 1983; Fletcher et Blum, 1983). Chez des espèces unicoloniales comme *Iridomyrmex humilis* et *Monomorium pharaonis* par exemple, il n'y a jamais d'agressivité intercoloniale, ni même de territoire délimité entre sociétés (Hölldobler et Wilson, 1977). Deux mécanismes peuvent être à l'origine de la diminution de territorialité et d'agressivité intercoloniale chez les espèces polygynes: 1) diminution de l'agressivité des ouvrières. 2) diminution du pouvoir de discrimination intercoloniale par les ouvrières. Dans les deux cas, la question suivante se pose: par quel mécanisme la présence de plusieurs reines dans la même société influence-t-elle le niveau d'agressivité intercoloniale et/ou de discrimination intercoloniale?

Afin d'étudier ces questions, notre choix s'est porté sur une espèce typiquement polygyne: la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Newell 1909; Markin 1970), espèce où la tolérance entre individus de différentes sociétés est très grande (Newell, 1908; Newell et Barber, 1913; Skaife 1955). Chez cette espèce, le pouvoir attractif des reines envers les ouvrières dépend du nombre de reines par société (Keller et Cherix, 1987; Keller, 1988). Chez *Solenopsis invicta*, Jouvenaz *et al.* (1974) ont montré que ce pouvoir attractif des reines envers les ouvrières est lié à un facteur de reconnaissance des reines par les ouvrières. Dans ce travail, nous nous proposons d'étudier l'influence du nombre de reines présentes dans chaque colonie sur leur pouvoir attractif et sur les processus de reconnaissance coloniale.

Matériel et Méthodes

Quatre grandes colonies (appelées colonies-stock) de *I. humilis* ont été récoltées en novembre 1985 à Port Leucate (près de Perpignan) dans le Sud de la France. Chaque colonie-stock a été divisée en deux sociétés expérimentales polygynes contenant chacune huit reines et 16 sociétés expérimentales monogynes. Chaque société monogyne était formée de 0.9 cm³ d'ouvrières et de couvain (environ 600 ouvrières) et chaque société polygyne de 7.2 cm³ d'ouvrières et de couvain (8 x 0.9 cm³). Le nombre d'ouvrières par reine était ainsi identique dans les sociétés monogynes et polygynes. Toutes les sociétés ont été nourries de la même manière et maintenues dans des conditions de laboratoire similaires à celles décrites par Passera *et al.* (sous presse). Chaque reine a été marquée individuellement.

Tests d'attraction

Afin de comparer le pouvoir de discrimination des ouvrières entre reines de leur société et reines d'autres sociétés, nous avons étudié le pouvoir attractif des reines envers des ouvrières homo et hétérocoloniales par un test d'attraction similaire à celui décrit par Keller (1988). Cinquante ouvrières d'une société expérimentale sont placées dans une enceinte circulaire en

plastique (8 cm diamètre avec les bords enduits de Fluon) avec une reine de leur société et une reine d'une autre société. Chacune des deux reines est enfermée dans un anneau de treillis (1.5 cm diamètre, 4 mm haut) recouvert d'une lamelle de verre. La maille de ce treillis a été choisie de telle manière que seules les ouvrières peuvent le traverser. Après 15 minutes d'acclimatation, le nombre d'ouvrières présentes dans chaque anneau est déterminé toutes les 5 minutes durant une heure. Le pouvoir attractif de chaque reine est évalué par la moyenne de ces 12 valeurs. Les tests d'attraction ont été effectués 0, 30, 45, 60, 90 et 120 jours après le début de la formation des sociétés expérimentales. Tous les tests ont été effectués avec un nombre identique de sociétés originaires de chacune des 4 colonies-stocks.

Afin d'éliminer l'influence de l'odeur de la colonie-stock d'origine, tous les tests ont été effectués en choisissant des paires de reines et d'ouvrières provenant de la même colonie-stock. De plus, afin d'éliminer, pour une paire de reines données, l'erreur résultant des différences individuelles de leur pouvoir d'attraction envers les ouvrières, chaque paire de reines a subi 2 tests d'attraction, une fois avec les ouvrières de la société d'une des reines et une fois avec les ouvrières de la société de l'autre reine. Les deux tests ont été effectués à 24 heures d'intervalle.

Résultats

Expérience 1: sociétés monogynes

Afin de tester si les ouvrières des sociétés monogynes étaient préférentiellement attirées par des reines homo ou hétérocoloniales, les niveaux d'attraction des ouvrières envers les deux types de reines ont été comparés (Fig. 1).

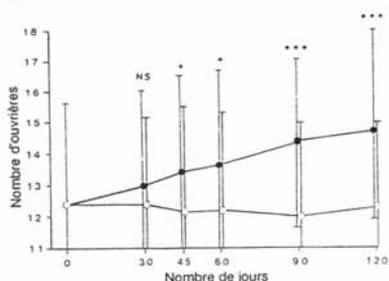


Fig.1 Niveau d'attraction des ouvrières en sociétés monogynes envers reines homocoloniales (cercles pleins) et reines hétérocoloniales (cercles vides). Moyennes \pm SE; NS= $P>0.05$; *= $P<0.05$; **= $P<0.01$; ***= $P<0.001$.

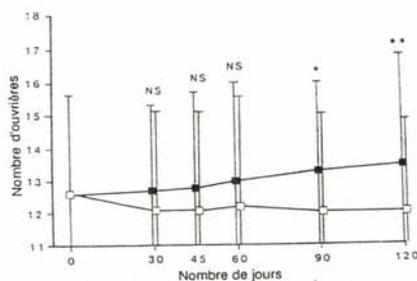


Fig.2 Niveau d'attraction des ouvrières en sociétés polygynes envers reines homocoloniales (carrés pleins) et reines hétérocoloniales (carrés vides). Probabilités identiques à la Fig. 1

Les 864 tests d'attraction effectués durant les 120 jours d'expérience montrent qu'il y a eu une augmentation régulière du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines de leur société expérimentale alors que le niveau d'attraction envers les reines d'autres sociétés est resté stable durant toute la durée de l'expérimentation. Dès le 45^{ème} jour d'expérimentation, les moyennes des niveaux d'attraction des ouvrières envers les reines homo et hétérocoloniales sont significativement différentes (Fig. 2). Il apparaît ainsi clairement que les ouvrières reconnaissent et sont préférentiellement attirées par les reines de leur société. Chez *L. humilis*, le temps de développement du stade de l'oeuf jusqu'à l'émergence est d'environ 65 jours (Benois, 1973). Toutes les ouvrières ayant émergé avant cette durée de 65 jours provenaient donc du couvain originaire des colonies-stock. Comme tous les tests d'attraction ont été effectués avec des paires de reines et ouvrières provenant des mêmes colonies-stock, le degré de parenté n'était pas supérieur entre reines et ouvrières de la même société qu'entre reines et ouvrières de sociétés différentes. Ainsi, avant le 65^{ème} jour, les facteurs génétiques n'ont pas pu jouer un rôle dans la capacité des ouvrières de reconnaître la reine de leur société. Comme la différence des niveaux d'attraction des ouvrières envers les reines homo et hétérocoloniales est significative dès le jour 45 ($t=2.17$; $dl=124$; $P<0.05$) il est possible de

conclure que la reconnaissance des reines par les ouvrières ne résulte pas d'un facteur génétique mais d'un apprentissage par les ouvrières. De plus, comme le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales ne semble pas augmenter plus vite après 60 jours (Fig. 1), il semblerait que des facteurs génétiques ne jouent pas un rôle primordial dans l'apprentissage par les ouvrières de l'odeur de la reine et/ou de l'odeur coloniale.

Expérience 2: Sociétés polygynes

Le protocole de cette série d'expériences était identique à celui de la première, mais il a été effectué avec des reines et ouvrières provenant de sociétés polygynes (fig. 2), (854 tests d'attraction). D'une manière similaire aux sociétés monogynes, le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales a augmenté durant toute la durée de l'expérimentation, alors que le niveau d'attraction des ouvrières envers des reines hétérocoloniales est resté stable. Toutefois, l'augmentation du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales semble être moins rapide dans les sociétés polygynes que monogynes.

Comparaison des niveaux d'attraction des ouvrières envers les reines entre sociétés monogynes et polygynes

Le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines hétérocoloniales est resté stable durant toute la durée d'expérimentation aussi bien pour les sociétés monogynes que polygynes (Fig.3).

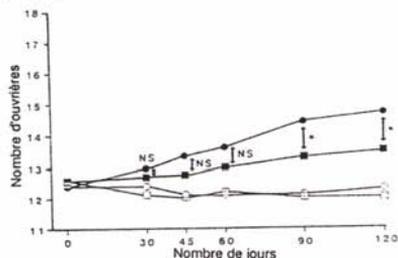


Fig.3 Niveau d'attraction des ouvrières en société monogynes envers les reines homocoloniales (cercles pleins) et reines hétérocoloniales (cercles vides) ainsi que de ouvrières en société polygynes envers reines homocoloniales (carrés pleins) et reines hétérocoloniales (carrés vides).

Le niveau moyen d'attraction des ouvrières envers les reines hétérocoloniales en sociétés monogynes (12.1 ± 0.2 ; $N=864$) ($X \pm SD$) a été très similaire à celui en société polygynes (12.0 ± 0.2 ; $N=854$). Un test de t montre que ces deux moyennes ne sont pas statistiquement différentes ($P > 0.05$). Par contre, le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales a augmenté plus vite dans les sociétés monogynes que polygynes (Fig. 3). Après 90 jours d'expérience, cette différence est significative (test de t; $P < 0.05$).

Discussion

Lorsque des ouvrières sont simultanément mises en présence de reines homo et hétérocoloniales, elles sont préférentiellement attirées par les reines homocoloniales. L'interaction d'un facteur de reconnaissance sur le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines pourrait résulter de deux mécanismes. 1) Les reines produiraient un complexe phéromonal unique agissant à la fois comme phéromone attractive envers les ouvrières et comme phéromone de reconnaissance. L'existence de complexes phéromonaux remplissant plusieurs fonctions simultanément a été démontré chez *Solenopsis invicta*, par exemple (Vander Meer, 1980). 2) Toutes les reines produisent une phéromone attractive, mais les ouvrières sont préférentiellement attirées par les reines homocoloniales qu'elles reconnaissent grâce à un ou plusieurs autres signaux autres que la phéromone attractive. Seule l'identification

et la synthèse du complexe phéromonal concerné permettra de déterminer lequel des deux mécanismes est responsable de l'interaction d'un facteur de reconnaissance sur le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines.

Dans nos expériences, la similarité génétique entre individus n'a probablement joué aucun rôle ou seulement un rôle négligeable dans le pouvoir de discrimination par les ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales. L'augmentation graduelle en fonction du temps du pouvoir de discrimination des ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales résulte de l'apprentissage par les ouvrières de l'odeur de la reine soit d'un complexe phéromonal d'attraction-reconnaissance ou d'un autre signal de reconnaissance comme par exemple les hydrocarbures cuticulaires (cf. Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987). L'augmentation régulière du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines pourrait résulter d'une imprégnation des ouvrières au moment de l'émergence ou même avant. Dans nos expériences, des ouvrières ont été régulièrement produites. Le nombre d'ouvrières écloses dans les sociétés expérimentales par rapport au nombre total d'ouvrières a donc constamment augmenté en fonction du temps. Ainsi, si l'apprentissage a eu lieu au moment de l'émergence ou avant, le rapport du nombre d'ouvrières imprégnées de l'odeur coloniale a augmenté régulièrement en fonction du temps, ce qui expliquerait parfaitement l'augmentation constante du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales. Chez les autres espèces de fourmis, l'imprégnation a aussi probablement lieu durant les premiers jours avant l'émergence (Jaisson, 1975; Jaisson et Fresneau, 1978; Le Moli et Passetti, 1978; Le Moli et Mori, 1982; Carlini et Hölldobler, 1983, 1986; Errard, 1984), ou même avant l'émergence (Isingrini *et al.*, 1985, 1986). D'autre part, les travaux mentionnés ci-dessus montrent aussi que l'odeur coloniale résulte de signaux chimiques qui sont transférés entre les différents individus de la société et appris au stade de jeune ouvrière ou larve. Si un tel mécanisme existe aussi chez *L. humilis*, il est vraisemblable que les ouvrières reconnaissent non seulement les reines mais aussi les ouvrières homocoloniales des ouvrières hétérocoloniales. L'absence d'agressivité intercoloniale chez *L. humilis* ne résulterait ainsi pas, pour les ouvrières, d'une perte totale de leur pouvoir de discrimination entre individus homo et hétérocoloniaux.

Le pouvoir de discrimination des ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales a augmenté plus rapidement dans les sociétés monogynes que polygynes, ce qui suggère que la présence de plusieurs reines au sein d'une même société altère certains processus de reconnaissance. Chez les insectes sociaux, l'odeur coloniale peut provenir des insectes eux-mêmes (avec des variations génétiques entraînant des odeurs coloniales différentes) et/ou de facteurs environnementaux tels que la nourriture ou le matériel utilisé pour la fabrication du nid (Crozier et Dix, 1979; Hölldobler et Michener, 1980). Dans nos expériences, il est peu probable que des facteurs environnementaux aient pu jouer un rôle dans la formation d'odeurs coloniales différentielles entre sociétés; toutes les sociétés provenaient des mêmes colonies-stock, ont été élevées dans des conditions similaires et ont été nourries de la même façon. Ainsi, la formation de différentes odeurs coloniales a résulté de facteurs de reconnaissance produits par les reines et/ou les ouvrières. Toutefois, l'hypothèse que les ouvrières sont les uniques responsables de la formation de l'odeur coloniale semble peu probable en regard du pouvoir de discrimination inférieur des ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales dans les sociétés polygynes; la production de facteurs de reconnaissance par les ouvrières pourrait expliquer la formation d'une odeur coloniale moins spécifique en société polygyne et ainsi une perturbation du processus de reconnaissance seulement s'il y avait un coefficient de parenté plus faible entre ouvrières en sociétés polygynes que monogynes. Toutefois, dans nos expériences, cela n'a pas été le cas avant le 65^{ème} jour de l'expérience. Comme l'odeur coloniale était déjà moins distincte dans les sociétés polygynes que dans les sociétés monogynes avant le 65^{ème} jour, l'hypothèse que les ouvrières sont la seule source de l'odeur coloniale semble peu probable.

Au contraire, si les reines étaient partiellement ou totalement responsables de la formation de l'odeur coloniale, la présence de plusieurs reines dans une même société pourrait expliquer une perturbation des processus de reconnaissance au sein des sociétés polygynes; l'odeur coloniale des sociétés polygynes résulterait du mélange de signaux de reconnaissance produits par plusieurs reines, alors que l'odeur coloniale des sociétés monogynes résulterait d'un signal de reconnaissance unique produit par une seule reine. Chez les insectes sociaux, ce sont sûrement des phéromones qui sont responsables des processus de reconnaissance (Crozier et Dix, 1979; Hölldobler et Michener, 1980). L'odeur des sociétés polygynes résulterait ainsi du mélange de plusieurs complexes phéromonaux produit par chaque reine, ce qui entraînerait une odeur coloniale moins spécifique chez les sociétés polygynes.

Chez les autres espèces de fourmis, l'agressivité intercoloniale est généralement plus faible chez les espèces polygynes que chez les espèces monogynes (Hölldobler et Wilson, 1977; Hölldobler et Michener, 1980; Miranda et Vinson, 1982; Brian, 1983; Fletcher et Blum, 1983). Notre hypothèse émise afin d'expliquer l'odeur coloniale moins spécifique des sociétés polygynes que monogynes de *L. humilis* pourrait aussi expliquer la plus faible agressivité des espèces polygynes si des facteurs génétiques étaient responsables de l'odeur coloniale chez les autres insectes sociaux. De nombreux travaux chez les abeilles (Breed, 1981, 1983), chez *Lasioglossum Zephyrum* (Kukuk et al., 1977; Greenberg, 1979), chez différentes espèces de *Polistes* (Pfennig et al., 1983 a, b; Gamboa et al., 1986) et chez les fourmis (Jutsum et al., 1979; Mintzer, 1982; Mintzer et Vinson, 1985; Carlin et Hölldobler, 1983, 1986; Rosengren et Pamilo, 1983) ont effectivement montré que des facteurs endogènes étaient impliqués dans l'odeur coloniale. A partir de nos résultats, nous suggérons que comme chez *L. humilis*, la présence de plusieurs reines dans la même société pourrait entraîner une diminution de la spécificité de l'odeur coloniale et ainsi, de l'agressivité intercoloniale.

Une autre particularité des espèces polygynes est que la fécondité des reines est inversement proportionnelle à leur nombre dans la société (Michener, 1964; Passera, 1969; Fletcher et al., 1980; Keller et Cherix, 1985; Mercier et al., 1985 a, b; Roisin et Pasteels, 1985; Vargo et Fletcher, 1985, 1987; Keller, 1988). Chez *L. humilis*, il a été démontré qu'il n'y avait pas de dominance hiérarchique entre reines et que la fécondité inférieure des reines en sociétés polygynes résulte probablement partiellement de la diminution de nourriture qu'elles reçoivent en raison de leur pouvoir attractif inférieur envers les ouvrières (Keller, 1988). Les résultats du présent travail montrent que la présence de plusieurs reines au sein de la même société peuvent perturber certaines régulations sociales telles que reconnaissance coloniale et pouvoir attractif des reines. Ces perturbations sociales jouent probablement un rôle important dans la fécondité inférieure des reines en sociétés polygynes.

Remerciements

Nous aimerions remercier le Dr. E. Vargo pour ses commentaires et suggestions, ainsi que les Drs. J. J. Boomsma, D. Cherix, R. H. Crozier, P. Pamilo, R. Rosengren et K. Ross pour leurs commentaires sur ce travail. Cette étude a été rendue possible grâce à une bourse de l'Université de Lausanne allouée à L.K. pour un stage d'une année à l'étranger.

Références

- Benois, A., 1973. - Incidences des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae), dans la région d'Antibes. *Insectes Soc.*, 20, 267-296.
- Bonavita-cougourdan, A., Clément, J. L. and Lange, C., 1987. - Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, 22, 1-10.
- Breed, M. D., 1981. - Individual recognition and learning of queen odors by worker honey bees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 78, 2635-2637.
- Breed, M. D., 1983. - Do workers honey bees discriminate among unrelated and related larval phenotypes? *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77, 737-739.
- Brian, M. V., 1983. - Social insects. *Ecology and behavioural biology*. London: Chapman and Hall 377 pp.
- Buckle, G. R. and Greenberg, L., 1981. - Nestmate recognition in sweet bees (*Lasioglossum zephyrum*): does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates? *Anim. Behav.*, 29, 802-809.
- Carlin, N. F. and Hölldobler B., 1983. - Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, 222, 1027-1029.
- Carlin, N. F. and Hölldobler B., 1986. - The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus spp.*) 1. Hierarchical cues in small colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* ,19, 123-134.
- Crozier, R. H. and Dix, M. W., 1979. - Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4, 217-224.
- Errard, L., 1984. - Evolution en fonction de l'âge des relations sociales dans les colonies mixtes hétérosécifiques chez les fourmis du genre *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. *Insectes Soc.*, 31, 185-198.

- Fletcher, D. J. C. and Blum, M. S., 1983. - Regulation of queen number by workers in colonies of social insects. Science, 219, 312-314.
- Fletcher, D. J. C., Blum, M. S., Whitt, T. V. and Tempel, N., 1980. - Monogyny and polygyny in the fire ant *Solenopsis invicta* Buren. Ann. Entomol. Soc. Am., 73, 658-661.
- Gamboja, G. J., Reeve, H. K. and Pfennig, D. W., 1986. - The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. Ann. Rev. Entomol., 31, 431-454.
- Greenberg, L., 1979. - Genetic component of bee odor in kin recognition. Science, 206, 1095-1097.
- Hölldobler, B. and Michener, C. D., 1980. - Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: Evolution of Social Behaviour: Hypothesis and Empirical Tests, (Ed. by H. Markl), Dahlem Konferenzen 1980, Verlag Chemie GmbH, Weinheim pp: 35-38.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O., 1977. - The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften, 64, 8-15.
- Isingrini, M., Lenoir, A. and Jaisson, P., 1985. - Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 82, 8545-8547.
- Isingrini, M., Jaisson, P. and Lenoir, A., 1986. - Influence of preimaginal experience on the social behaviour of adult ants and the importance of fellowship in nestmate recognition. In: The individual and the society Lachaud, J. P. and Passera L. Ed.) Privat, Toulouse, pp. 39-43.
- Jaisson, P., 1975. - L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements au sein des colonies chez la fourmi rousse (*Formica polyctena* Först.). Behaviour, 52, 1-37.
- Jaisson, P. and Fresneau, D., 1978. - The sensitivity and responsiveness of ants to their cocoons in relation to age and methods of measurement. Anim. Behav., 26, 1064-1071.
- Jouvenaz, D. P., Banks, W. A. and Lofgren, C. S., 1974. - Fire ants: attraction of workers to queen secretions. Ann. Ent. Soc. Am., 67, 833-839.
- Jutsum, A. R., Saunders, T. S. and Cherrett, J. M., 1979. - Intraspecific aggression in the leaf cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. Anim. Behav., 27, 839-844.
- Keller, L., 1988. - Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). An experimental study. Anim. Behav., 36, 159-165.
- Keller, L. and Chérix, D., 1985. - Approche expérimentale de la polygynie chez la fourmi d'Argentine. Actes Coll. Ins. Soc., 2, 263-279.
- Keller, L. and Chérix, D., 1987. - Queen competition in polygynous societies and other implications of polygyny in the Argentine ant. Proc. 10 th. Int. Cong. IUSSI München p. 563.
- Keller, L. and Passera, L., . - Energy investment in gynes of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). Int. J. Inv. Repr. in press.
- Kukuk, P. F., Breed, M. D., Sobti, M. D. and Bell, W. S., 1977. - The contributions of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition in primitively eusocial bee, *Lasiglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 319-327.
- Le Moli, F. and Mori, A., 1982. - Early learning and cocoon nursing behaviour in the red wood ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). Bull. Zool., 49, 93-97.
- Le Moli, F. and Passeti, M., 1978. - The effect of early learning on recognition, acceptance and care of cocoons on the ant *Formica rufa* L. Atti Soc. Ital. Sci. Nat. , 118, 49-64.
- Markin, G. P., 1970. - The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae), in southern California. Ann. Entomol. Soc. Am., 63, 1238-1242.
- Mercier, B., Passera, L. and Suzzoni, J. P., 1985a. - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). I. La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. Ins. Soc., 32, 335-348.
- Mercier, B., Passera, L. and Suzzoni, J. P., 1985b. - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). I. La fécondité des reines en condition expérimentale polygyne. Insectes Soc., 32, 349-362.
- Michener, C. D., 1964. - Reproductive efficiency in relation with colony size in hymenopterous societies. Insectes Soc., 11, 317-341.
- Mintzer, A., 1982. - Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the Acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. Behav. Ecol. Sociobiol., 10, 165-168.

- Mintzer, A. and Vinson, S. B., 1985. - Kinship and incompatibility between colonies of the *Acacia* ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*,17, 75-78.
- Miranda, J.T. and Vinson S.B., 1982. - Single and multiple colonies of imported fire ants in Texas. *The South. Entomol.*,7, 135-141.
- Newell, W., 1908. - Notes on the habits of the Argentine or New Orleans ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *J. Econ. Ent.*,1, 21-34.
- Newell, W., 1909. - The life history of the Argentine ant. *J. Econ. Ent.*,2, 174-192.
- Newell, W. and Barber, T. C., 1913. - The Argentine ant. *U.S.D.A. Bureau of Entomology Bull.*,122, 98 pp.
- Nowbahari, M. and Lenoir, A., 1984. - La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor*: relation avec la distance géographique. In: *Processus d'acquisition précoce. Les communications* (Ed. by K. De Haro and X. Espadaler) pp. 457-462.
- Passera, L., 1969. - Interaction et fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* et de ses parasites sociaux *P. grassei* et *P. xene* (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*,16, 179-194.
- Passera, L., Keller, L. and Suzzoni, J. P., 1988. - The control of brood male differentiation in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.*, in press.
- Pfennig, D. W., Gamboa, G. J., Reeve, H. K. Shellman-Reeve, J. and Ferguson, I. D., 1983a. - The mechanism of nestmate discrimination in social wasps (Polistes, Hymenoptera; Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*,13, 299-305.
- Pfennig, D. W., Reeve, H. K. and Shellman, J. S., 1983b. - Learning component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae). *Anim. Behav.*,31, 412-416.
- Roisin, Y. and Pasteels, J. M., 1985. - Polymorphism and polygyny in the Neo-Guinean termite *Nasutitermes princeps* Desneux. *Insectes Soc.*,32, 142-157.
- Rosengren, R., Cherix, D. and Pamilo, P., 1986. - Insular ecology of the red wood ant *Formica truncorum*: II. Distribution, reproductive strategy and competition. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*,59, 63-93.
- Rosengren, R. and Pamilo, P., 1983. - The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fennica*,42, 65-77.
- Skaife, S. H., 1955. - The Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Trans. Roy. Soc. South-Africa*,34, 355-377.
- Vander Meer, R. K., Glancey, B. M., Lofgren C. S., Glover, A., Tumlinson, J. H. and Rocca, J., 1980. - The poison gland of the red imported fire ant queens: source of a pheromone attractant. *Ann. Entomol. Soc. Am.*,73, 609-612.
- Vargo, L. E. and Fletcher, D. J. C., 1986. - Queen number and the production of sexuals in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*,19, 41-47.
- Vargo, L. E. and Fletcher, D. J. C., 1987. - Effect of queen number on the production of sexuals in natural populations of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*,12, in press.
- Wilson, E. O., 1971. - *The Insect Societies*. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press, 548pp.

OBSERVATION SUR LA FERMETURE DES SOCIÉTÉS
DE MESSOR BARBARUS (HYM. FORMICIDAE)

par

P. CERDAN & G. DELYE

Lab. de Biologie Evolutive, Univ. de Provence, 13331 Marseille Cedex 3

Résumé : Les sociétés de **Messor barbarus** sont fermées, sauf lors de leur fondation, pendant un mois environ après l'apparition des premières ouvrières. Des fusions de sociétés sont alors réalisables. Il est possible d'obtenir des fusions en dehors de cette période, en utilisant des sociétés à faible effectif (moins de 50 ouvrières) ou des sociétés digynes depuis peu de temps.

Mots clés : **Messor barbarus** - Fourmis - Fermeture de la société.

Summary : The societies of the ant **Messor barbarus** are closed, except when they are founded, during one month after the hatching of the first workers. Then, it is possible to join two societies. Out of this time, we can join only societies with less than 50 workers, or societies with two queens recently obtained.

Key words : **Messor barbarus** - Ants - Closure of the Society.

L'observation de société de **Messor barbarus** en cours de fondation nous a permis de distinguer 3 phases concernant leur fermeture (CERDAN et DELYE, à paraître).

1.- De la sortie de l'hibernation à quelques jours après l'apparition des premières ouvrières (70ème au 80ème jour, dans les élevages maintenus à 27°C), la fondatrice agresse et tue tout individu adulte qui lui est présenté. Cependant elle adopte du couvain étranger, s'il est à un stade identique à celui de sa progéniture.

2.- Pendant plus d'un mois, l'ouverture des sociétés est totale. La fondatrice a perdu toute agressivité, les jeunes ouvrières ne semblent pas reconnaître comme tel un individu étranger et l'intègrent rapidement dans la société. Des fusions sont alors possibles, donnant des sociétés définitivement di ou polygynes.

3.- Entre le 120ème et le 140ème jour, la fermeture de la société est progressivement assurée par les ouvrières, d'autant plus efficacement que leur nombre est plus élevé. On observe alors parfois le pillage de petites sociétés par des sociétés plus peuplées: la reine et les ouvrières sont agressées, les graines sont récupérées, ainsi que le couvain et quelques ouvrières immatures qui sont adoptés.

Les fusions ne sont alors plus possible entre sociétés monogynes à population nombreuse (plus de 50 ouvrières). Elles restent réalisables entre sociétés à effectif faible et entre sociétés polygynes récemment constituées.

Jusqu'à la fin de la lère année (250ème jour) la mise en présence de sociétés comptant moins de 50 ouvrières (de 100 jusqu'à 200 dans les sociétés prospères : CERDAN P., DELYE G., 1987), peut aboutir à une fusion donnant une société digyne. Mais le plus souvent, les deux reines sont tuées, et les ouvrières orphelines cohabitent sans agressivité.

Des fusions tardives peuvent également se produire entre sociétés digynes. Nous avons ainsi obtenu une société à 5 reines qui se développe bien et est actuellement parfaitement fermée.

Dans une batterie d'élevage voisinaient 2 sociétés digynes constituées en Novembre 1986 à partir de petites fondations, et une société monogyne comptant une cinquantaine d'ouvrières. En février 1987, lors de la reprise d'activité, nous avons observé des contacts sans agression entre ouvrières de sociétés voisines qui avaient réussi à franchir les cloisons les séparant. Au début de mars, une des sociétés digynes pillait successivement l'autre société digyne (dont la population était tombée à 50 ouvrières seulement) puis la société monogyne.

Contrairement à ce qui se passe d'habitude, de nombreuses ouvrières adultes ont suivi leur couvain emporté par les agresseurs et n'ont pas été chassées par ces derniers. Certaines de ces ouvrières sont retournées dans leur nid d'origine pour en ramener leurs reines qui furent acceptées. Le 20 mars fut ainsi formée une société comprenant 190 ouvrières et 5 reines. Le 1er septembre, les 5 reines se tiennent dans la même chambre du nid et pondent ; il y a 587 ouvrières, 250 nymphes, un nombre important d'oeufs et des larves. 250 cadavres (les ouvrières nées en 1986) ont été évacués du nid.

Discussion :

Deux conditions nous paraissent faciliter la réalisation de ces fusions tardives de sociétés.

La plus importante est la faiblesse de l'effectif des sociétés concernées. L'agressivité des ouvrières dépend de leur nombre : lors des tests d'introduction d'individus étrangers dans le nid, ceux-ci sont immédiatement tués dans les grandes sociétés, seulement menacés, parfois mordus, mais finalement tolérés dans les petites sociétés.

La polygynie par fusion des sociétés réduit temporairement l'agressivité des ouvrières. Lors d'un pillage effectué par une société polygyne depuis peu de temps, des ouvrières adultes sont ramenées avec le couvain et adoptées. Quand le pillage est effectué par une société monogyne ou polygyne fermée, les ouvrières adultes sont agressées et chassées ou tuées.

Après la fusion de deux sociétés les substances cuticulaires des différents individus donnent une nouvelle "odeur de société" que les ouvrières doivent apprendre à connaître. Il est possible que, durant cette période d'apprentissage, elles détectent difficilement les étrangers et soient ainsi moins agressives. Au bout de quelques

semaines, les sociétés mélangées sont aussi strictement fermées que les sociétés monogynes normales.

Les pillages suivis de fusion ont eu lieu lors de la reprise d'activité printanière. Les ouvrières explorent alors et redécouvrent leur arène. Peut-être doivent-elles également se réhabituer à leur "odeur de société" avant de retrouver un comportement normalement agressif vis à vis des individus étrangers.

Références :

- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.C., LANGE C., 1987 - Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant **Camponotus vagus** Scop. J. Entomol. Sci., 22, 1 - 10.
- CERDAN P., DELYE G., 1987 - La fondation et les premières années du développement de la société de **Messor barbarus** (L.) (Hym., Formicidae). C.R. Acad. Sc. Paris, 305, III, 31-34.
- CERDAN P., DELYE G., - Etude de la fermeture de la société au cours des premières phases de son développement chez la Fourmi **Messor barbarus** (L.) (Hym. formicidae) soumis pour publication.
- ERRARD C., 1984 - Evolution en fonction de l'âge des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis des genres **Camponotus** et **Pseudomyrmex**. Ins. Soc., 31, 185-198.
- HOLLOBLER B., MICHENER C., 1980 - Mechanism of identification and discrimination in social hymenoptera. Evolution of Social Behavior. Markl, ed.: Verlag Chemie. 35-58.
- LENOIR A., ISINGRINI M., NOWBAHARI M., 1986 - Colony recognition in the ant **Cataglyphis cursor** (Hym. Formicidae). 10 th International Congress I.U.S.S.I., Munich, sous presse.
- MOREL L., 1986 - Ontogénèse de la reconnaissance des membres de la société chez la fourmi **Camponotus floridanus**. Bul. S.F.E.C.A., 1, 73-81.
- PROVOST E., 1985 - Etude de la fermeture de la société chez les fourmis. I.- Analyse des interactions entre ouvrières de sociétés différentes lors de rencontres expérimentales chez des fourmis du genre **Leptothorax** et chez **Camponotus lateralis** Ol. Ins. Soc., 32, 445-462.

ANALYSE DE LA VARIATION DE DOMINANCE REPRODUCTIVE
DES REINES INDIVIDUELLES DE MYRMICA RUBRA

par

J.W. van VEEN & M.J.SOMMEIJER

Lab. de Physiologie Comparée, Université d'Utrecht, Pays-Bas

Résumé

Pendant les périodes de pénurie ce sont les reines dominantes qui reçoivent une quantité suffisante de nourriture et qui maintiennent une bonne reproduction.

Mots clés

Myrmica rubra; polygynie; dominance reproductive; trophallaxie;

Summary

ANALYSIS OF THE VARIATION OF REPRODUCTIVE DOMINANCE BY INDIVIDUAL QUEENS OF MYRMICA RUBRA

During periods of limited food supply the daily egg production of the three queens in the experimental nests demonstrated individual differences. One of the three queens became distinctly the dominant egg-layer after some time of food shortage.

Key words

Myrmica rubra; polygyny; reproductive dominance; trophallaxis;

Introduction

Grace aux travaux de différents chercheurs (Brian, 1986; Cammaerts & Scann, 1985; Evesham, 1984, 1985) nous savons actuellement qu'il existe des variations de dominance entre les reines individuelles d'une colonie. Comme mesure de différence nous avons utilisé le succès

réproductif des reines, exprimé par le nombre moyen des oeufs pondus par jour.

A partir de deux questions notre programme de recherche, nous soulevons par examinerons de quelle manière la dominance reproductive peut être une qualité avantageuse pour une colonie polygyne.

En premier lieu, d'après une idée de Brian (1986): L'alimentation est-elle importante par rapport à la variation de dominance entre les reines d'une colonie? On a supposé que les reines dominantes seraient favorisées pendant une période de mauvaise condition alimentaire.

En second lieu: à quel point les différences de dominance entre les reines s'exprimentelles par des différences de trophallaxie avec les ouvrières.

Matériel et Méthode

Les reines étaient placées séparément dans un nid de plâtre (Van Boven, 1977), chacune accompagnée de 30 ouvrières. Elles étaient nourries de larves non-colorées du Tenebrio molitor ou de larves colorées au Sudan black ou bien au Fat red (Smelton, 1981).

Après trois semaines ces colorants liposolubles furent retrouvés dans les oeufs pondus par les reines. Ces colorants restaient perceptibles dans les oeufs pondus par les reines pendant quelques semaines.

Pour effectuer la première expérience, pendant laquelle on a étudié l'importance de l'alimentation dans la variation de dominance, on a réalisé 7 colonies artificielles: la première non-colorée, la deuxième colorée au Sudan black, la troisième colorée au Fat red et composées de quatre-vingt-dix ouvrières. Comme mesure de la dominance d'une reine nous avons pris la quantité d'oeufs; ceci trois fois par semaine. Nous avons calculé la moyenne de la ponte quotidienne à partir de ces chiffres.

Dès la phase de coloration on a mesuré la moyenne de l'oviposition quotidienne de chaque reine. Les oeufs étaient enlevées de la colonie trois fois par semaine, afin de limiter l'oophagie autant que possible. Ensuite on a calculé la ponte moyenne par jour. Cinq colonies sur sept n'étaient nourries qu'une fois par semaine et ceci pendant deux heures, simulant ainsi une condition alimentaire défavorable. On a offert une nourriture constamment suffisante aux deux colonies de contrôle. On a pu observer la ponte individuelle de ces trois reines pendant trente jours.

Résultats et discussion

Nous voyons sur le tableau 1 la ponte quotidienne des trois reines des 7 colonies différentes. Les pontes qui ont eu lieu pendant la phase de coloration figurent dans la colonne de gauche, les pontes des mêmes reines pendant l'expérience proprement dite figurent dans celle de droite, d'une part par rapport aux conditions alimentaires favorables,

d'autre part par rapport aux conditions alimentaires défavorables. La grande variété individuelle est remarquable. D'autant plus qu'en composant les colonies on a cherché à mettre ensemble autant que possible des reines possibles dont la ponte ne différerait pas sensiblement.

Nous constatons que c'est toujours une seule reine qui a une ponte essentiellement plus importante que les deux autres.

Ce phénomène se manifeste le plus clairement dans les colonies "pauvres" en nourriture (tableau 2). Il est aussi intéressant de voir que la reine dont la ponte était plus importante pendant la phase de coloration ne devenait pas toujours la reine dominante pendant l'expérience proprement dite.

Pour se faire une idée du processus de ponte pendant l'expérience, la période d'observation a été divisée en trois parties. Le tableau 3 indique la ponte absolue et la ponte relative. La reine dominante présente la plus grande ponte relative. Dans six colonies sur sept l'oviposition relative de cette reine augmente au cours de la période entière.

En condition alimentaire défavorable il y a eu une trophallaxie très fréquente pendant le temps limité où on a offert une alimentation hebdomadaire. Aussi cette trophallaxie est-elle observée pendant quelques semaines dans trois colonies différentes pendant l'alimentation. On s'est restreint à l'observation de la trophallaxie entre les reines et une ou plusieurs ouvrières et entre les reines elles-mêmes. On a défini la durée de la trophallaxie et le nombre d'ouvrières avec lesquelles elle a eu lieu. La durée de la trophallaxie variait de quelques secondes à dix minutes. Nous avons vu très souvent qu'une reine effectuait une trophallaxie avec plusieurs ouvrières à la fois, jusqu'à un maximum de sept. A plusieurs reprises on a également constaté une trophallaxie des reines entre elles, qui avait lieu une fois par heure en moyenne. En total nous avons observé trois colonies différentes, ceci seize fois pendant deux heures.

Le tableau 4 indique les valeurs moyennes pour toutes les périodes d'observation. La colonne de gauche donne la durée totale de trophallaxie observée pendant une période de deux heures d'observation. Dans la colonne du milieu nous voyons que la durée moyenne de la trophallaxie est assez constante pour les reines différentes.

Certaines reines effectuent donc une trophallaxie avec un plus grand nombre d'ouvrières que d'autres reines! Dans la colonne de droite nous avons la ponte des mêmes reines.

Les astérisques indiquent les reines dominantes. Il est évident que ce sont les reines dominantes qui effectuent le plus fréquemment une trophallaxie. Compte tenu de la fréquence et de la durée parfois bien longue de la trophallaxie, il est probable qu'il ne faut pas y voir uniquement un transfert de nourriture. d'Après le résultat de nos recherches nous pouvons joindre Lenoir (1982) qui a supposé que la trophallaxie joue un rôle important dans la communication.

Conclusion

On conclut que la variation de dominance entre les reines individuelles de Myrmica rubra [e]t conférer d'avantages à la polygynie. Pendant les périodes de pénurie ce sont toujours les reines dominantes qui reçoivent une quantité suffisante de nourriture et qui maintiennent une bonne reproduction. Elles effectuent une trophallaxie plus longue et plus fréquente avec un plus grand nombre d'ouvrières. Ceci peut augmenter les chances de survivre de la colonie pendant les périodes "pauvres" en nourriture, tout en conservant la possibilité d'agrandir la colonie dans des conditions plus favorables, si toutes les reines contribuent alors ensemble à la reproduction.

Littérature

- BOVEN J.K.A. VAN, 1977. - De mierenfauna van België. Acta Zool. et Pathol., 67, juni 1977.
- BRIAN M.V., 1986. - The distribution, sociability and fecundity of queens in normal groups of the polygynous ant Myrmica rubra L. Insectes Soc., Paris, 33 (n° 2), 118-131.
- CAMMAERTS M.-C., SCANU M., 1985. - Etude de facteurs expliquant la variabilité des groupements d'ouvrières de Myrmica rubra L. (Hymenoptera: Formicidae) autour de leurs reines. Ann. Soc. Royal Zool. de Belg. Tome, 115, 13-27.
- CLARKE G.M., 1980. - Statistics and experimental designs. Sec. ed., Edward Arnold, London, pp. 118.
- EVESHAM E.J.M., 1984. - Queen distribution movements and interactions in a seminatural nest of the ant Myrmica rubra L. Insectes Soc., Paris, 31 (n° 1), 5-19.
- EVESHAM E.J.M., 1985. - A video-based study of the role of workers in the movement of queens in the polygynous ant Myrmica rubra. Entomol. exper. et appl., 37, 143-148.
- LENOIR A., 1982. - An informational analysis of antennal communication during trophallaxie in the ant Myrmica rubra L. Behavioural Processes, 7, 27-35.
- SMEETON L., 1981 - Source of males on Myrmica rubra L. Insectes Soc., Paris, 28, 263-278.

Tableau 1. Daily egg production (\pm S.D.) of 3 queens in 7 nests of *M. rubra*, during the coloring-phase, and during the experiment for both ample food supply and food shortage.

Queen Nr.	Color code	Colouring phase		Experiment	
		days of observation	egg production	days of observation	egg production
		A M P L E		F O O D	
1	Na	18	1,11 \pm 0,95	26	1,12 \pm 0,43
2	Fr	18	1,89 \pm 1,18	26	3,38 \pm 0,74
3	Sb	18	1,56 \pm 1,13	26	5,11 \pm 1,61
4	Na	18	1,11 \pm 0,76	23	4,48 \pm 1,97
5	Fr	18	1,61 \pm 0,76	23	2,83 \pm 0,80
6	Sb	18	1,61 \pm 1,43	23	1,83 \pm 1,10
		F O O D		S H O R T A G E	
7	Na	15	1,09 \pm 0,72	30	0,50 \pm 0,47
9	Sb	15	2,31 \pm 1,41	30	1,93 \pm 0,81
11	Fr	15	1,20 \pm 1,00	30	0,60 \pm 0,51
8	Fr	15	1,93 \pm 1,52	30	1,13 \pm 0,81
10	Na	15	4,20 \pm 1,94	30	1,57 \pm 1,49
12	Sb	15	3,27 \pm 1,96	30	2,97 \pm 0,87
26	Sb	23	1,35 \pm 0,95	26	0,65 \pm 0,70
22	Fr	23	1,04 \pm 0,42	26	0,27 \pm 0,25
27	Na	23	3,04 \pm 2,18	26	1,42 \pm 0,98
23	Sb	23	2,26 \pm 1,06	28	0,64 \pm 0,58
28	Fr	23	2,65 \pm 1,09	28	1,50 \pm 1,00
21	Na	23	3,52 \pm 1,79	28	3,29 \pm 2,58
29	Sb	23	2,74 \pm 0,71	28	3,82 \pm 1,71
25	Fr	23	3,13 \pm 1,20	28	1,32 \pm 1,41
24	Na	23	5,96 \pm 2,27	28	0,89 \pm 1,27

Tableau 2. Significancies in differences between average ovipositions on which the nest compositions were based (a), and at the termination of the experiment, calculated with a t-test (Clarke, 1980). Only significant differences are listed.

a)

queen nr.	queen nr.	Significancy	
1	2	t(34)=2,18	p<0,05
7	9	t(28)=7,22	p<0,001
9	11	t(28)=2,48	p<0,02
8	10	t(28)=3,57	p<0,002
8	12	t(28)=2,09	p<0,05
26	27	t(18)=2,99	p<0,01
22	27	t(18)=2,85	p<0,02
24	29	t(18)=4,28	p<0,001
25	24	t(18)=3,49	p<0,01

b)

nr.	nr.	Significancy	
1	2	t(20)=8,76	p<0,001
1	3	t(20)=7,94	p<0,001
2	3	t(20)=3,24	p<0,01
4	5	t(18)=2,45	p<0,05
4	6	t(18)=3,71	p<0,002
5	6	t(18)=2,33	p<0,05
7	9	t(24)=5,51	p<0,001
9	11	t(24)=5,01	p<0,001
8	12	t(24)=5,58	p<0,001
10	12	t(24)=2,96	p<0,01
26	27	t(20)=2,12	p<0,05
22	27	t(20)=3,77	p<0,002
21	23	t(22)=3,47	p<0,01
21	28	t(22)=2,24	p<0,05
23	28	t(22)=2,58	p<0,02
29	25	t(22)=3,91	p<0,001
29	24	t(22)=4,77	p<0,001

Tableau 3. Egg production during the three subsequent periods of the experiments.

3 periods in days	total egg production	Percentage of eggs produced per numbered queen (absolute egg numbers)		
		no. 7	no. 9	no. 11
9	32	13 (4)	59 (19)	28 (9)
10	19	11 (2)	74 (14)	16 (6)
11	40	23 (9)	63 (25)	15 (6)
		no. 8	no.10	no. 12
9	63	21 (13)	35 (22)	44 (28)
10	56	25 (14)	23 (13)	52 (32)
11	51	14 (7)	24 (12)	63 (32)
		no.26	no.22	no. 27
7	25	44 (11)	12 (3)	44 (11)
10	7	14 (1)	14 (1)	72 (5)
9	29	17 (5)	10 (3)	73 (21)
		no.23	no.28	no. 21
7	41	7 (3)	37 (15)	56 (23)
10	47	12 (6)	26 (12)	62 (29)
11	64	14 (9)	23 (15)	63 (40)
		no.29	no.25	no. 24
7	52	42 (22)	27 (14)	31 (16)
10	72	67 (48)	24 (17)	9 (7)
11	45	82 (37)	13 (6)	4 (2)
		no. 3	no. 2	no. 1
7	48	46 (22)	40 (19)	14 (7)
9	85	58 (49)	32 (27)	11 (9)
10	117	53 (62)	36 (42)	11 (13)
		no. 6	no. 5	no. 4
7	60	25 (15)	32 (19)	43 (26)
9	73	21 (15)	30 (22)	49 (36)
7	77	16 (12)	31 (24)	53 (41)

Tableau 4. Trophallaxis and egg production in three nests of M. rubra.

DURATION OF TROPHALLAXIS (MIN.)		DAILY EGG PRODUCTION
TOTAL	MEAN	(\pm S.D.)
56,25	1,95	0,50 \pm 0,47
75,00*	2,02	1,93 \pm 0,81*
24,75	1,55	0,60 \pm 0,51
26,30	1,99	0,89 \pm 1,27
77,80	2,14	1,32 \pm 1,41
113,50	2,24	3,82 \pm 1,71*
53,20	2,08	1,13 \pm 0,81
44,40	1,55	1,57 \pm 1,49
104,60*	2,60	2,97 \pm 0,98*

RECONNAISSANCE ET ATTRACTIVITE DE LA REINE DE
CATAGLYPHIS CURSOR (HYMENOPTERA FORMICIDAE)

par

F. BERTON⁽¹⁾, A. LENOIR⁽²⁾, A. M. LE ROUX⁽¹⁾ & G. LE ROUX⁽¹⁾

(1) *Lab. d'Ethologie et de Psychophysicologie, Fac. des Sciences, F-37200 Tours*

(2) *Lab. d'Ethologie et Sociobiologie, UA CNRS 667, Univ. Paris Nord, Av. J.B. Clément, F-93430 Villetaneuse*

RESUME

Les sociétés orphelines de Cataglyphis cursor soustraites à l'inhibition de la reine sont capables de reconstruire très rapidement une société normale composée de mâles mais aussi de femelles fécondables et d'ouvrières. Pour comprendre l'influence de la reine, nous avons utilisé un dispositif qui permet de mesurer l'attractivité différentielle d'une reine face à des ouvrières jeunes ou âgées. Les résultats montrent que :

1°) Les ouvrières âgées sont attirées par la reine homocoloniale même après une séparation de plusieurs mois, alors qu'une reine étrangère hétérocoloniale est peu attractive, provoque des réactions agressives (50% des cas) tout en étant différenciée des ouvrières.

2°) L'orphelinage non suivi de production de reine perturbe gravement la reconnaissance de la reine homocoloniale qui semble beaucoup moins attractive tandis que la reine hétérocoloniale est moins agressée (15% des cas).

3°) L'évolution de l'attractivité de la reine en fonction de l'âge des ouvrières semble liée à une augmentation de l'activité générale. La reconnaissance de la reine homocoloniale d'origine, peu modifiée par une séparation dès l'émergence des ouvrières, et la possibilité d'une cohabitation avec une reine hétérocoloniale suggèrent l'importance de l'expérience précoce (heures qui suivent la mue imaginale). L'attractivité d'une reine étrangère adoptée pouvant égaler celle de l'ancienne reine, un apprentissage est toujours possible après la mue imaginale.

Mots-clés : Attractivité, Reconnaissance, Reine, Orphelinage, Cataglyphis cursor, Hymenoptera, Formicidae.

SUMMARY : Recognition and attractivity of the queen of Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae).

Previous investigations of queenless societies of Cataglyphis cursor indicate that orphan workers are able to produce queenright societies with males, reproductive females and workers.

To understand queen influence on control of reproduction, we measured the differential attractive power of the queen opposite to young or old workers.

1°) For old workers, even some months after separation, nestmate queens are attractive whereas alien queens are significantly less attractive and lead to strong aggressive responses (50% of the cases) although obvious queen workers discrimination is noted.

2°) In orphaned societies queen recognition is disturbed while aggressiveness towards the alien queen is reduced (15% of the cases).

3°) Queen attractivity develops as a function of workers age and increases with activity. Nestmate queen recognition is little affected by partition following the emergence of workers and cohabitation with an alien queen which suggests the importance of early experience. Symmetrics in the attractive responses between the alien adopted queen and the kin missing one show that learning is possible after emergence.

Key-words : attractivity, recognition, queen, queenless societies, Cataglyphis cursor, Hymenoptera, Formicidae.

I - INTRODUCTION

L'étude des sociétés orphelines de Cataglyphis cursor montre que les ouvrières privées de reine sont biologiquement capables de produire très rapidement une société normale en donnant naissance non seulement à des mâles mais aussi à des femelles (ouvrières, reines fécondables) par parthénogénèse thélytoque (Cagniant, 1973).

Ces sociétés sont capables d'accomplir l'ensemble des tâches sociales : recherche et récolte de nourriture, nettoyage des nids, défense de la colonie (Berton et Lenoir, 1986).

Le rôle de la reine dans la fermeture de la société semble plus discret que chez la plupart des espèces monogynes (Berton et Lenoir, 1986) et pourtant les sociétés orphelines privilégient en début de saison la production de sexués et de femelles reproductrices en particulier (Cagniant, à paraître).

Nous avons choisi de mesurer le pouvoir attractif de la reine en mettant des ouvrières jeunes ou âgées, dans une situation de choix : reconnaissance d'ouvrières homocoloniales ou d'une reine homo ou hétérocoloniale. Les relations ouvrières à reconnaître/ouvrières testées servent de références aux relations reine à reconnaître/ouvrières testées. Les influences réciproques n'étant pas négligeables, les ouvrières sont toujours issues de la même société. Au cours de tests contrôlés, les actes comportementaux ont été notés afin d'établir les éthogrammes correspondants (en préparation).

II - MATERIEL ET METHODES

1) Le dispositif (Fig. 1) est un olfactomètre utilisé au laboratoire pour des travaux comparables sur Myrmica. C'est un parallélépipède rectangle divisé par des repères de couleur en 4 compartiments de surfaces égales. Dans chaque compartiment est fixé un tube communiquant avec la boîte grâce à une grille de toile à bluter de 120 µ de vide de maille. Cette grille permet une communication antennaire et la diffusion de substances volatiles. Chaque compartiment comprend 2 parties de surfaces très inégales : la grille d'une part et tout ce qui est en dehors de la grille, baptisé côtés d'autre part. Dix ouvrières sont déposées au centre du dispositif. Trois ouvrières issues de la même société sont enfermées chacune dans un des tubes. Le dernier tube contient une reine dont l'origine varie selon les cas.

Un petit morceau de coton hydrophile permet de maintenir les ouvrières et la reine près de la grille.

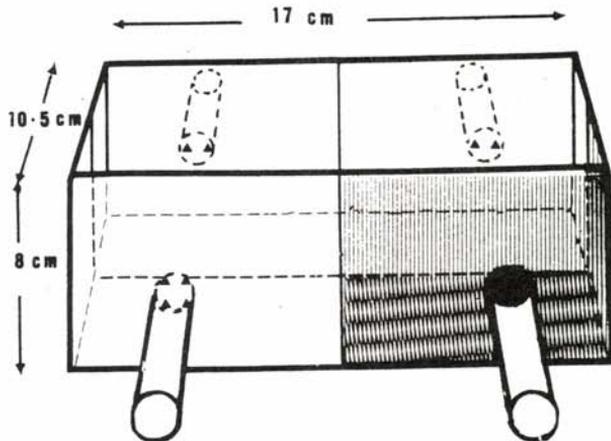
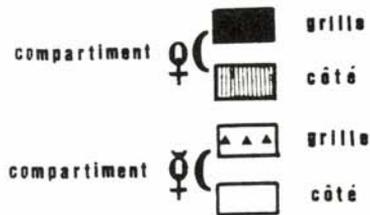


FIG. 1: OLFACTOMETRE



2) Tests

Les tests sont toujours effectués dans les mêmes conditions, à la température de 24°C, pendant 1 heure. Toutes les 5 minutes on note les positions des 10 ouvrières dans chacun des compartiments. 120 relevés sont donc obtenus par test. Les résultats des différentes expériences sont additionnés et exprimés en pourcentages de positions des ouvrières sur la grille et les côtés de chaque compartiment.

Un test complémentaire ainsi qu'une expérience témoin permettant de noter l'agressivité a été effectué dès la sortie de l'olfactomètre : la reine est placée au centre d'une boîte de Pétri et mise en présence des 10 ♀ testées, déposées une par une toutes les minutes. On considère que la reine est agressée dès l'observation du premier comportement agonistique.

Le traitement statistique utilisé est le suivant :

. comparaison de deux groupes indépendants : χ^2 , médiane

. comparaison de deux groupes appariés : test de randomization,
Analyse de variance de Friedman.

3) Protocole

1	2		3				4	5		
E	HmC	HtC	10 ♀ C	Agées	Jeunes	3 ♀ T	Agées	Jeunes	N	T
1°	♀ A		♀ A			♀ A			6	Aucun : témoin
2°	♀ A ^o		♀ A ^{oo}			♀ A ^{oo}			4	Scission colonie, ♀ A ^{oo} parthéno- génétique
3°	♀ A ^o		♀ A ^{oo}			♀ A ^{oo}			6	Scission colonie, ♀ A ^{oo} orphelines
4°		♀ B	♀ A			♀ A			6	Aucun : témoin
5°		♀ B	♀ A ^{oo}			♀ A ^{oo}			6	♀ A ^{oo} orphelines
6°	♀ A			♀ A			♀ A		3	Aucun : témoin
7°		♀ B		♀ A			♀ A		3	Aucun : témoin
8°	♀ A			♀ A ⁺			♀ A ⁺		3	♀ A ⁺ adoptant à l'émergence 1 ♀ B étrangère
9°		♀ B		♀ A ⁺			♀ A ⁺		3	♀ A ⁺ adoptant à l'émergence 1 ♀ B étrangère

Tableau 1 : Expériences permettant de mesurer l'attractivité d'une reine

1 - E : Expériences n°s 1° à 9°

2 : ♀ à reconnaître ; HmC = Homocoloniale ; HtC = Hétérocoloniale

3 : ♀ prélevées dans une même colonie ;

10 ♀ C = 10 ♀ testées (centre du dispositif)

3 ♀ T = 3 ♀ à reconnaître (isolées dans chaque tube)

4 - N : Nombre de colonies différentes testées

5 - T : Traitement subi avant les tests

A - Des ouvrières âgées de plus de 4 mois sont mises en présence :

1°) d'une reine homocoloniale ♀ A ou ♀ A^o

- expérience n°1 = témoin : leur propre reine dont elles n'ont jamais été séparées : ♀ A / ♀ A .

- expérience n°2 : leur ancienne reine lorsqu'elles ont subi un orphelinage artificiel (colonie scindée en 2 moitiés ♀ A^o + ♀ A^{oo} d'une part et ♀ A^{oo} d'autre part), les orphelines ayant alors redonné une nouvelle reine ♀ A^{oo} par parthénogénèse: ♀ A^{oo} / ♀ A^o.

- expérience n°3 : leur propre reine dont elles ont été séparées par orphelinage artificiel alors qu'elles n'ont pas encore pu produire une nouvelle reine : ♀ A^{oo} orphelines/♀ A^o.

2°) d'une reine hétérocoloniale ♀ B

- expérience n°4 = témoin : les ouvrières testées sont issues de colonies "normales" (possédant une reine ♀ A) : ♀ A/♀ B.

- expérience n°5 : les ouvrières testées sont orphelines depuis au moins 4 mois (après orphelinage naturel ou artificiel): ♀ A^{oo}orphelines/♀ B.

B - Des ouvrières jeunes marquées dès l'émergence sont mises en situation de tests à 15 jours, 1 mois, 1,5 mois ou 2 mois

1°) sans avoir subi aucun traitement (séparation ou orphelinage) = Témoins

- expérience n°6 : en présence de leur propre reine homocoloniale : ♀ A jeunes / ♀ A.

- expérience n°7 : en présence d'une reine étrangère hétérocoloniale inconnue : ♀ A jeunes / ♀ B.

2°) après avoir été enlevées de leur nid, dès la sortie de l'imago pour adopter une reine étrangère hétérocoloniale ♀ B

- expérience n°8 : en présence de leur ancienne reine homocoloniale : ♀ A⁺ jeunes transplantées / ♀ A.

- expérience n°9 : en présence de la reine hétérocoloniale adoptée : ♀ A⁺ jeunes transplantées / ♀ B.

III - Résultats

A - Ouvrières âgées et attractivité des reines homocoloniales

1°) Comparaison des compartiments ouvrières et reine (fig.2)

Les ouvrières préfèrent le compartiment de la reine ($P < 0,01$), surtout attirées par la grille (41%) malgré la disproportion des surfaces (Grille/Côtés : 1/100). Dans le compartiment ouvrières, la grille est encore attractive mais dans des proportions plus modestes (18%). La réponse aux signaux émis par les individus prisonniers privilégie donc la reine.

2°) Effet de l'orphelinage : (fig. 2)

a) Suivi de production d'une nouvelle reine : expériences 1 et 2

Les comparaisons des compartiments reines, ouvrières, grilles reines, ouvrières ou côtés reines ne montrent pas de différences significatives. L'environnement social et précisément la présence de la reine au sein de la société permet aux ouvrières orphelines d'ajuster normalement leur réponse aux signaux. Les relevés des positions des ♀ sur les côtés du compartiment ♀ montrent seulement qu'un certain nombre d'ouvrières deviennent plus difficilement mobilisables ($P < 0,05$). L'orphelinage ne provoque qu'une légère perturbation et élève probablement le seuil d'activité comme l'indique l'analyse de l'éthogramme (en préparation).

b) Non suivi de production de femelle parthénogénétique (ouvrières orphelines depuis plusieurs mois) : Expérience 3.

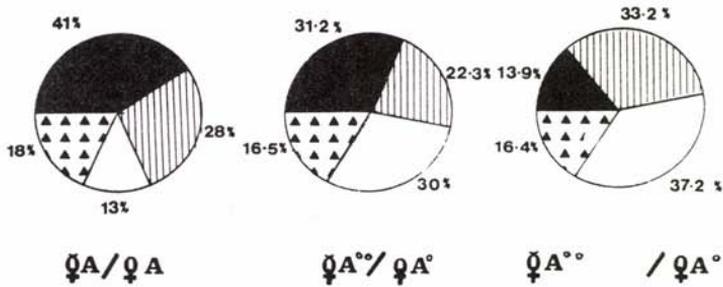


FIG. 2: OUVRIÈRES ÂGÉES ET ATTRACTIVITÉ DES REINES HOMOCOLONIALES



La grille de la reine devient beaucoup moins attractive (13,9%) alors que celle des ouvrières ne varie guère (16,4%). La reine n'est plus privilégiée. Outre l'élévation du seuil d'activité, l'orphelinage remet en cause la reconnaissance de la reine.

B - Ouvrières âgées et attractivité des reines hétérocoloniales (Fig. 3)

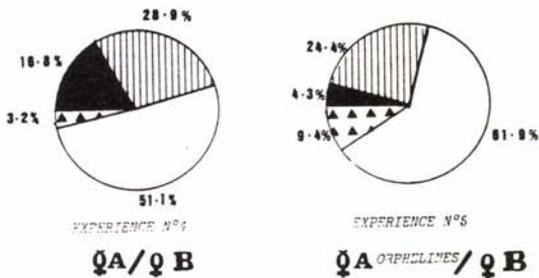
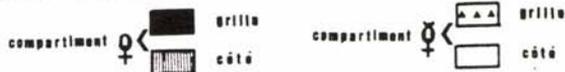


FIG. 3 : OUVRIÈRES ÂGÉES ET ATTRACTIVITÉ DES REINES HÉTÉROCOLONIALES



1°) Comparaison des reines homocoloniales et hétérocoloniales (expériences 1 et 4)

Les ouvrières se comportent très différemment envers une reine hétérocoloniale ($P < 0.01$). Les relevés sur la grille de la reine hétérocoloniale diminuent de moitié (16,8%). Une chute encore plus importante s'observe sur la grille des ouvrières (3,2%). Les ouvrières en présence de la reine étrangère fuient les grilles et se réfugient dans le secteur le plus éloigné de la reine. Dans 50% des cas, la reine est agressée.

La reine hétérocoloniale est donc beaucoup moins attractive que la reine homocoloniale et reconnue au moins en tant qu'individu étranger à la société.

2°) Effet de l'orphelinage (expériences 4 et 5)

Les différences s'accroissent dans le compartiment reine au profit du compartiment ouvrières ($P < 0,01$). La reine n'est plus agressée que dans 15% des cas. Ces résultats éclairés par l'analyse des éthogrammes (en préparation) semblent indiquer que l'activité diminue avec l'orphelinage et qu'un certain nombre d'ouvrières encore capables de se mobiliser sont perturbées et ont perdu la capacité de mettre en place une réponse cohérente au stimulus nouveau : reine étrangère.

C - Evolution du nombre des relevés sur la grille du compartiment reine en fonction de l'âge des ouvrières : expériences 6 à 9 (Fig. 4)

1°) Chez les jeunes ouvrières témoins, l'évolution en fonction de l'âge est très sensible et parallèle à une augmentation de l'activité (expériences 6 et 7 : $P < 0.01$).

2°) La différence entre l'attractivité de la reine homocoloniale et celle de la reine hétérocoloniale nette dès l'âge de 1 mois s'accroît à l'âge de 2 mois : à ce stade la grille reine étrangère est 5 fois moins fréquentée (expériences 6 et 7 : $P < 0.01$).

3°) Les tests effectués après les adoptions d'une reine hétérocoloniale montrent que les ouvrières transplantées au moment de l'émergence semblent légèrement moins actives que les témoins âgés de 1 mois bien que les résultats ne soient pas significatifs (expériences 6 et 8). Il est plus surprenant que les tests ne révèlent pas de différence entre l'attractivité de l'ancienne reine homocoloniale et celle de la nouvelle reine hétérocoloniale adoptée (expériences 8 et 9 : NS).

4°) A l'âge de 2 mois, les ouvrières transplantées se comportent comme les témoins envers leur reine homocoloniale d'origine (expériences 6 et 8 : NS). Les tests ne révèlent toujours pas de différence entre l'ancienne reine et la nouvelle (expériences 8 et 9 : NS). L'attractivité de la reine homocoloniale qui pourtant n'a été connue que quelques heures après l'émergence est peu modifiée par la séparation et la cohabitation avec une nouvelle reine inconnue. L'attractivité de la reine hétérocoloniale adoptée peut égaler celle de l'ancienne reine : un apprentissage est donc encore possible après la mue imaginale.

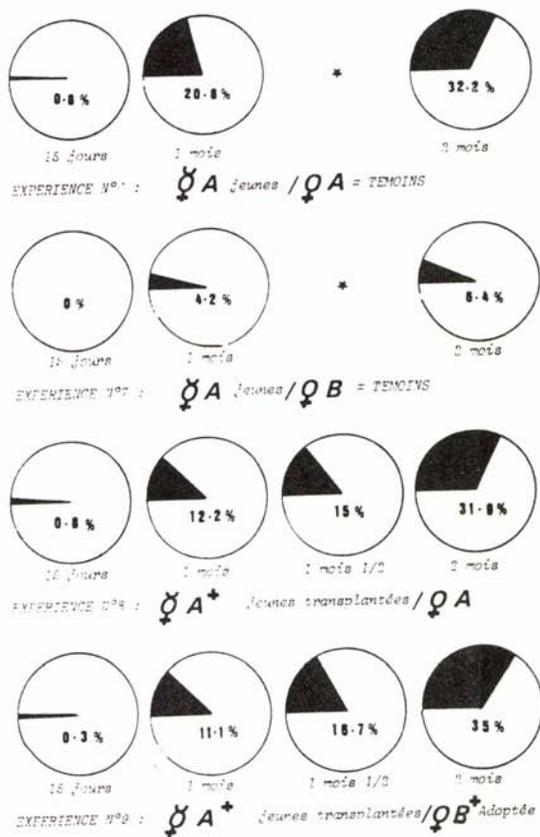


FIG. 4 : JEUNES MUVRIERES ET ATTRACTIVITE DES REINES HOMO ET HETEROLOGIALES

* absence de témoins



IV - DISCUSSION

Les ouvrières différencient aisément leur reine des ouvrières de leur propre colonie et d'une reine inconnue. L'expression de cette reconnaissance peut se définir en termes d'attraction, position d'arrêt, répulsion mais s'enrichit d'un catalogue comportemental relevé dans chaque compartiment qui démontre une conduite active, coordonnée (en préparation).

Les signaux liés à la reconnaissance de la reine sont sans doute de nature chimique. Les ouvrières issues de sociétés normales (possédant une reine) repèrent très rapidement la présence de la reine et, semble-t-il à distance, qu'elle soit homocoloniale ou hétérocoloniale. La reconnaissance est ensuite exaltée par les contacts sur la grille. L'émission de produits volatils est probable : des phéromones d'attraction mais aussi des phéromones d'alarme (Cammaerts, 1984) produites par la reine en situation de stress dans le dispositif expérimental, ainsi que le montrent également des observations fréquentes lors de manipulations de routine. Ces substances pourraient être de même nature que celles émises par les ouvrières. Le problème reste posé : la reine est-elle reconnue en tant que reine ou en tant qu'individu banal (congénère en danger ou individu étranger) ? La reconnaissance de la reine met-elle en jeu les mécanismes propres à la reconnaissance coloniale ? Le phénomène complexe pourrait être mieux compris après la définition de critères comportementaux (en préparation).

L'environnement social des ouvrières semble déterminant et surtout la présence d'une reine, soit d'origine, soit produite par parthénogenèse thélytoque après orphelinage. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer la démobilisation des ouvrières sur la grille de la reine : 1°) en l'absence de la reine, la levée de l'inhibition de la ponte des ouvrières est très rapide (4 à 8 jours en fonction de la température) (Cagniant, 1984 ; Berton, en préparation). Les ouvrières devenues elles-mêmes reproductrices refuseraient la reine "concurrente" (M.C. Cammaerts, communication personnelle). On peut imaginer que cette situation évolue au cours de la saison, les ouvrières et la reine de *Cataglyphis cursor* n'étant aptes à la reproduction que de Mai à Septembre et ne gardant aucun couvain l'hiver (Cagniant, 1976b) ; nous nous proposons de poursuivre ces expériences, pour infirmer ou confirmer cette hypothèse.

2°) Les orphelines à la suite de leur isolement social ne sont plus sensibles à l'odeur propre de la reine (Carlin, Hölldobler, 1986) ; soit elles ont perdu la faculté de reconnaître les signaux émis par la reine qui devient moins attractive, soit elles les reconnaissent (la reine reste attractive), mais elles sont incapables d'élaborer une réponse cohérente : l'environnement social désorganisé par la privation de reine perturbe la mise en place des processus de reconnaissance : la réponse au stimulus est plus confuse, moins bien adaptée et parallèle à une baisse du niveau de l'activité générale.

Des modèles concernant l'ontogenèse de la discrimination de l'odeur coloniale ont été proposés par divers auteurs : récemment, Jaisson, 1975 ; Hölldobler, 1980 ; Le Roux A.M., 1980 ; Morel, 1982 ; Isingrini, 1985, ont montré l'importance de l'acquisition durant les premiers jours de la vie adulte. En ce qui concerne la reconnaissance coloniale des larves, il a été prouvé que l'apprentissage de ces signaux s'effectue de manière déterminante au cours du développement larvaire (Isingrini et coll., 1985) ; cependant, les premières heures de la vie imaginaire sont décisives puisqu'elles permettent de

fixer les acquisitions faites avant l'émergence tout en laissant l'individu suffisamment plastique pour s'orienter vers une nouvelle odeur de larves étrangères. L'apprentissage de l'odeur de la reine peut s'inscrire dans ce contexte (Cammaerts, 1984 ; Carlin et coll., 1986). Nos résultats suggèrent la possibilité d'un mécanisme comparable. Il faudrait de nouvelles expériences pour voir si le stade nymphe et les premières heures après l'émergence ne sont pas suffisantes pour permettre une imprégnation à l'odeur de la reine. Il est démontré que les premières heures laissent des possibilités suffisamment larges pour permettre l'apprentissage d'une nouvelle odeur de reine étrangère.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTON F., LENOIR A., 1986 - La fermeture des sociétés parthénogénétiques de la fourmi Cataglyphis cursor. Actes Coll. Insectes Soc., 3, 197-209.
- CAGNIANT H., 1973 - Apparition d'ouvrières à partir d'oeufs pondus par des ouvrières chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonscolombe) (Hyménoptères, Formicidae). C.R. Acad. Sc. Paris, D, 227, 2197-2198.
- CAGNIANT H., 1976b - Cycle biologique de la fourmi Cataglyphis cursor (Fonscolombe). Vie Milieu, 26, C, 277-281.
- CAGNIANT H., 1984 - Influence de la reine sur l'apparition des sexués ailés et sur la ponte des ouvrières chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonscolombe), (Hyménoptères, Formicidae). Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse, 120, 99-102.
- CAGNIANT H., (soumis pour publication) - Etude expérimentale du rôle des ouvrières dans le développement des sexués ailés chez Cataglyphis cursor (Fonscolombe), (Hyménoptères, Formicidae).
- CAMMAERTS M.C., CAMMAERTS R., 1984 - Adoption ou élimination de reines étrangères par les ouvrières de Myrmica rubra L. (Formicidae). Devenir des sociétés orphelines. Ann. Sci. Nat. Paris, Zool., 6, 207-220.
- CARLIN N.F., HÖLLDOBLER B., 1986 - The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.). I. Hierarchical cues in small colonies. Behav. Ecol. Sociobiol., 19, 123-134.
- CARLIN N.F., HÖLLDOBLER B., 1987 - The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.). II. Larger colonies. Behav. Ecol. Sociobiol., 20, 209-217.
- HÖLLDOBLER B., MICHENER C.D., 1980 - Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In : Markl H. (ed) Evolution of social behavior : Hypotheses and empirical tests. Dahlem Konferenzen 1980. Verlag Chemie. Weinheim, 35-58.
- ISINGRINI M., LENOIR A., 1986 - La reconnaissance coloniale chez les Hyménoptères sociaux. Ann. Biol., 15:3, 219-254.
- JAISSON P., 1975 - L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (Formica polyctena Först.). Behaviour, 52, 1-37.
- LENOIR A., CAGNIANT H., 1986 - Role of worker thelytoky in colonies of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Entomol. General., 11, 153-157.
- LE ROUX A.M., 1980 - Possibilités de réintégration dans leur groupe d'origine d'individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social (Myrmica laevinodis Nyl. et Myrmica ruginodis Nyl.). Biologie-Ecologie méditerranéenne, 7, 203-204.
- MOREL L., 1982 - Mise en place des processus de régulation du comportement agressif et de la reconnaissance entre ouvrières d'une société de Camponotus vagus Scop. In : "La communication chez les Sociétés d'Insectes" Eds A. de HARO et X. ESPADALER, Presses Univ. Autònoma Barcelona, 127-136.

ATTRACTION FEMELLE \rightleftharpoons LARVES CHEZ
FORFICULA AURICULARIA : PRELIMINAIRES

par

G. BOUREZ, M. FORASTE & M. VANCASSEL

CNRS, UA 373, Lab. d'Ethologie, Univ. de Rennes I,
 Beaulieu, 35042 - Rennes Cedex

SUMMARY : Attraction between the female of *Forficula auricularia* and her larvae. Preliminary study.

MOTS-CLES : Attraction, Comportement Parental, Dermaptères.

KEY-WORDS : Attraction, Parental Behaviour, Dermaptera.

INTRODUCTION

Le comportement reproducteur de *F.auricularia*, remarquable par les soins prodigués aux oeufs par la femelle, donne lieu, à partir de l'éclosion, à la constitution dans le terrier de ponte d'un groupe familial (femelle + larves) plus ou moins durable selon les conditions et les populations. Les diverses modalités de rupture de ce groupe familial obtenues au laboratoire sous des conditions variées (Bourez, 1984), suggère qu' une attraction réciproque pourrait être à l'origine de ces groupes familiaux. Deux études succinctes ont été réalisées dans le but de confirmer ces premières impressions.

MATERIEL ET METHODES

La première étude consiste en la caractérisation de ces actions réciproques. Elle met en oeuvre une enceinte circulaire où l'orientation des femelles vers les larves (et inversement) est décelée à travers le pourcentage de visites qu'un individu consacre, pour une période d'observation constante de 30 minutes, aux différents tubes (8) placés à la périphérie du dispositif. Un seul de ces tubes contient le(s) individu(s) dont les qualités attractives, à l'exclusion de l'action des contacts physiques directs, sont étudiées (Bourez, 1984). La deuxième expérience vise la nature (chimique) de ces effets grâce à un dispositif de même type où sont seulement utilisés des extraits secs provenant de rinçages cuticulaires (hexane) de femelle (ou de larves).

RESULTATS

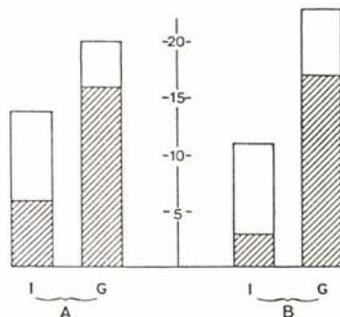
Les premiers résultats ont été obtenus avec des femelles parentales, 3, 10 et 20 jours après l'éclosion. Les individus testés étaient, uniformément, des larves néonates de 3 jours. La fraction des visites effectuées au tube renfermant une femelle était pratiquement toujours supérieure à celle attendue sous l'hypothèse de l'indifférence ou de l'absence d'attraction des individus testés.

De plus une modulation de cette attraction des femelles sur les larves paraissait plausible puisque les femelles maintenues en isolement à partir de l'éclosion étaient l'objet de taux de visites plus faibles que celles laissées en groupe avec leurs jeunes.

Les résultats présentés dans la figure n°1 confirment les précédents. Les extraits secs de femelles (A) ou de larves (B) utilisés sont considérés comme attractifs lorsque le temps passé dans un tube contenant ces extraits est égal ou supérieur au temps total consacré à trois autres tubes, identiques mais dépourvus de tout extrait, au cours d'une épreuve de 20 minutes. On remarquera d'abord (A) que les larves, de 10 jours ici, sont moins souvent attirées par les extraits provenant de femelles isolées à l'éclosion, ensuite (B) que de telles femelles sont elles mêmes moins attirées par les extraits de larves que celles laissées en groupe familial après l'éclosion.

FIGURE 1 : Attraction de la femelle sur les larves (A) et son attirance pour des larves (B) selon qu'elle est isolée (I) ou en groupe (G) avec ses jeunes.

La hauteur des blocs représentant l'attraction (hachures) et l'indifférence (blanc) indique le nombre d'extraits testés.



DISCUSSION

Ces premiers résultats confirment l'existence, sur le canal olfactif, d'une attraction réciproque entre les femelles et les larves de *F.auricularia*. En outre l'attraction que la femelle exerce sur les larves, son attirance vers les larves comme son activité ovarienne et sa fécondité ultérieure (Vancassel & Foraste, 1980; Bourez, 1984) dépendent, au moins pour partie, de ses contacts sociaux antérieurs. Les facteurs chimiques (phéromones ?) mis en jeu et la modulation de leur production seront étudiés dans le soucis d'éclaircir aussi ces diverses corrélations et leur place dans la constitution des stratégies de reproduction reconnues chez cette espèce (Vancassel, 1984).

REFERENCES

- BOUREZ G., 1984. - Les rapports femelle-larves au cours du cycle parental de *Forficula auricularia*. - Thèse 3e Cycle. Université de Rennes 1.
- VANCASSEL M. ET FORASTE M., 1980. - Importance des contacts entre la femelle et les larves chez quelques Dermaptères.- *Biol.Behav.*, 5 : 269-280.
- VANCASSEL M., 1984. - Plasticity and Adaptive Radiation of Dermapteran Parental Behavior: Results and Perspectives.- *Adv. Stud. Behav.*, 14 : 51-80.

ETUDE DES FACTEURS DETERMINANTS POUR LA DOMINANCE
REPRODUCTIVE DE LA REINE DE MELIPONA TRINITATIS

par

N.W.M. van BUREN & M.J.SOMMEIJER

Lab. de Physiologie Comparée, Univ. d'Utrecht, Pays-Bas

Résumé

A Trinidad une étude a été faite sur le mécanisme de dominance reproductive chez Melipona trinitatis. Pour cela les facteurs suivants ont été analysés: age de la reine et l'étendue de la colonie. Le mécanisme de la ponte des oeufs a été étudié sur quatre colonies et les différents comportements ont été relevés. Au bout de ces recherches il a été conclu que l'étendue des colonies ainsi que la nature des oeufs des ouvrières ne dépendaient pas de la durée de fécondation de la reine. Dans une colonie à reine longtemps fécondée le nombre et la fréquence du facteur comportement "bloquage" était largement plus élevé que dans les colonies à reine peu fécondées. Aucune différence majeure n'a été constaté entre nos grandes et petites colonies.

Summary

STUDY OF DETERMINANT FACTORS FOR THE REPRODUCTIVE DOMINANCE OF THE QUEEN OF MELIPONA TRINITATIS

In Trinidad W.I. a further study has been made of the mechanism of the reproductive dominance of Melipona trinitatis. Especially the factors, age of queen and size of the colony have been studied by analyzing the egg-laying processes of four colonies and various behavioural elements. It appeared that colonies with a recently or long fertilized queen did not differ in the number or sort of laying-worker-eggs. In a colony with a long fertilized queen the number and frequency of the behavioural element blockade was significantly higher than in colonies with recently fertilized queens. Between our large and small colonies no significant differences were found.

Introduction

Chez les insectes eusociaux on trouve une répartition déterminée des tâches concernant la reproduction, entre la reine et les ouvrières. La

reine produit la majeure partie, si ce n'est la totalité de la progéniture et elle contrôle l'activité reproductive individuelle des ouvrières. Ceci s'appelle la dominance reproductive.

Parmi les espèces de Melipona cette dominance reproductive consiste:

1. En l'influence du comportement de la reine sur le processus de ponte.
 2. En la ponte d'oeufs diploïdes, ce qui est uniquement réservé à la reine.
 3. Les oeufs pondus par les ouvrières sont mangés par la reine.
 4. L'influence de la reine sur l'oogenèse des ouvrières.
- Les ouvrières d'une colonie avec reine pondent des oeufs trophiques, qui sont mangés par la reine, des ouvrières orphelines pondent des oeufs reproducteurs, qui se développent en mâles haploïdes (Sommeijer, Zeijl, Dohmen, 1984). Après avoir trouvé que les ouvrières peuvent pondre des oeufs reproducteurs en présence de la reine (Buren, Sommeijer, 1986) il s'agit d'analyser plus en détail le mécanisme de la dominance reproductive. Une étude plus poussée de ce type de ponte est pour cela nécessaire.

Plusieurs facteurs peuvent jouer pour déterminer la dominance de la reine. L'âge de celle-ci et l'étendue de la colonie ont un rôle essentiel.

Matériel et méthodes

A la Trinité nous avons étudié l'importance de l'âge de la reine et l'étendue de la colonie dans quatre colonies. Deux colonies avaient des reines qui ont été fécondées pendant la période d'observation, une troisième avait une reine qui pondait depuis quelques temps. Trois colonies possédaient 250 abeilles, la quatrième en possédait 650 abeilles. Les colonies étaient placées dans des ruches d'observation; elles étaient en contact de l'extérieur. On a observé le déroulement d'un grand nombre de processus de ponte dans chacune de ces colonies.

La ponte typique des oeufs se décompose en un certain nombre de comportements:

- Approvisionnement de la cellule de nourriture larvaire.
- Oviposition de l'ouvrière.
- Cophagie par la reine.
- Oviposition de la reine soutenue par les ouvrières faisant des rocking mouvements et de la ventilation.
- Fermeture de la cellule par une ouvrière.

Résultats

Suite à la comparaison entre une colonie à reine longtemps fécondée et des colonies à reines peu fécondées, on a constaté:

- Que le processus de ponte dans sa totalité, y compris l'approvisionnement, était plus long dans la colonie dont la reine était plus âgée.
- Que l'ensemble des activités étaient plus nombreuses dans la colonie dont la reine était plus âgée.



Fig. 1: Un blocage. Une ouvrière interdit à la reine l'accès à la cellule en se plaçant en travers devant cette cellule.

- Que l'activité et la fréquence des comportements pendant le processus de ponte étaient plus restreints dans la colonie dont la reine était plus âgée (Tableau 1).

Discussion

Une différence intéressante, consiste dans le blocage (Fig. 1). Dans la colonie ayant une reine fécondée depuis plus longtemps leur nombre est plus élevé et leur fréquence plus grande (Tableau 1). La signification du blocage est encore inconnue. On pourrait peut-être considérer ce comportement comme:

1. Comportement agressif, l'ouvrière veille à ce que la reine ne puisse s'approcher de la cellule (la relation entre reine et ouvrière est caractérisée par des interactions antagonistes).
2. Comportement de ponte intentionnel des ouvrières (le blocage est toujours suivi d'une ponte).

Quel est le rapport entre ce phénomène et les différences de domination reproductive? On s'attendrait à des différences de comportement des ouvrières pondeuses. Dans ce cas-ci, nous n'avons pas pu trouver de différence quant au nombre d'ouvrières pondeuses. En outre, dans aucune des colonies il n'y a de ponte d'oeufs reproducteurs.

Quelle est l'importance du blocage pour la dominance reproductive? Afin d'y trouver une réponse on peut se demander comment la reine peut affirmer sa dominance:

1. En obtenant des oeufs de force.
2. En supprimant la ponte des ouvrières de façon à ce qu'elle soit la seule à manger la nourriture larvaire.

Par conséquent, ce sont deux systèmes contraires: stimulation de la ponte et suppression de la ponte.

Des comparaisons éthologiques nous montrent que le comportement du blocage est important par rapport au conflit entre la reine et l'ouvrière, bien que son importance exacte reste encore à définir.

Littérature

- Buren N.W.M. van, Sommeijer M.J., 1986. - Competition and aggression among laying workers of Melipona favosa. Proc. 3rd Eur. Congr. Entomol., Amsterdam, 2, 326.
- Sommeijer M.J., Zeijl M. van, Dohmen M.R., 1984. - Morphological differences between worker-laid eggs form a queenright colony and a queenless colony of Melipona rufiventris paraensis (Hymenoptera: Apidae). Entomol. Berichten, 44, 91-95.

Colonies <u>Caractéristiques</u>	Signification ⁺	
	Jeune ₁ /Vieille	Jeune ₂ /Vieille
Durée du processus de ponte dans sa totalité, y compris l'approvisionnement	Vieille	Vieille
L'ensemble des activités	Vieille	Vieille
L'activité et la fréquence de comportement	Jeune	Jeune
Le nombre des blocages	Vieille	Vieille
La fréquence des blocages	Vieille	Vieille

⁺ = Stat. Test
 X^2 -distribution
 Kruskal-Wallis
 Dunn Formula

Tableau 1. Les différences entre une reine récemment fécondée et une reine fécondée depuis un certain temps.

En observant les éléments du comportement spécifique nous trouvons notamment une grande différence en ce qui concerne le nombre et la fréquence des blocages (Fig. 1).

On emploie le terme de blocage lorsqu'une ouvrière empêche à la reine l'accès à la cellule en se plaçant en travers devant cette cellule. Dans la colonie ayant une reine fécondée depuis plus longtemps le nombre est plus élevé et la fréquence est plus importante (Tableau 1).

Colonies <u>Caractéristiques</u>	Signification ⁺		
	Petite ₁ /grande	petite ₂ /grande	petite ₃ /grande
N d'oeufs pondus par la reine par jour	grande	grande	grande
N d'abeilles qui s'occupent des balancements et des ventilations	grande	grande	grande

⁺ = Stat. Test
 χ^2 -distribution
 Kruskal-Wallis
 Dunn formula

Tableau 2. Les différences entre un petit nombre d'abeilles et un grand nombre d'abeilles.

Tableau 2 montre que les différences ne sont pas trop accusés, seulement, comme on a pu le prévoir, le nombre d'oeufs pondus par la reine par jour se trouve être plus élevé, ainsi que le nombre d'abeilles qui s'occupent des balancements et des ventilations. La population de la plus grande colonie n'était manifestement pas encore assez forte pour avoir obtenu une certitude au sujet de ce comportement.

MELIPONA TRINITATIS COMME PRODUCTRICE DE MIEL

A TRINIDAD, ANTILLES

par

M.J.SOMMEIJER & M.C. BOOTSMA

*Lab. Physiologie Comparée, Univ. d'Utrecht, Pays-Bas*Résumé

A partir d'une enquête parmi 47 meliponicultures on a constaté que la meliponiculture à Trinidad est une pratique primitive et traditionnelle. Les espèces domestiquées sont Melipona trinitatis et Melipona favosa. Malgré le fait que la production de miel des abeilles sans dard est inférieure à celle de l'Apis mellifera, il existe un vif intérêt pour la meliponiculture, aussi parmi les jeunes.

Mots clés

Melipona trinitatis; Meliponiculture; enquête; Apiculture; Trinidad; Antilles;

Summary

MELIPONA TRINITATIS AS PRODUCER OF HONEY IN TRINIDAD, WEST-INDIES.

A questionnaire among 47 stingless bee-keepers has shown that meliponiculture in Trinidad is a primitive and traditional practice. Two species are being domesticated: Melipona trinitatis and Melipona favosa. In spite of the fact that the stingless bees produce much less honey than the honeybee Apis mellifera, there is a vivid interest in meliponiculture, also among the younger generation.

Introduction

A Trinidad, où nous étudions depuis quelques années le comportement d'Apis mellifera et celui des mélipones, il existe depuis toujours une forme de meliponiculture. Cependant, il n'y a aucune information, ni sur les espèces domestiquées, ni sur la méthode de domestication.

Méthode

A Trinidad on trouve la meliponiculture surtout dans les régions les plus rurales. C'est pourquoi il est difficile d'obtenir le nombre total de personnes qui s'occupent de la meliponiculture. Nous avons fait une petite enquête préliminaire en 1985. En 1987, nous avons effectué un "survey" en coopération avec le Ministère de l'Agriculture.

Notre but était de dépister autant de meliponiculteurs possibles dans tout le pays. Nous avons seulement pu faire une enquête intensive dans la région de Nariva-Mayaro où l'apiculture est répandue. Cette région est aussi connue comme centre de meliponiculture.

Pendant la période de janvier à mai 1987 nous avons pu interviewer 47 meliponiculteurs qui domestiquaient un ensemble de 105 colonies.

Résultats

A Trinidad on trouve beaucoup d'espèces d'abeilles sans dard. Il est donc remarquable qu'il y ait seulement deux espèces du genre Melipona. Ce sont uniquement ces deux espèces, Melipona favosa et Melipona trinitatis, qui sont domestiquées. Seulement dans deux pour cent des colonies domestiquées il s'agissait de M. favosa. M. trinitatis est donc l'espèce la plus domestiquée. C'est très intéressant, parce que on ne trouve trinitatis qu'à Trinidad. M. trinitatis fait partie du complexe fasciata; on l'a appelée aussi M. scutellaris trinitatis. Son nom local est "Moko Grande" ou "Wallnut".

Le plus souvent le propriétaire obtient ses colonies en allant les chercher lui-même dans la forêt. Il arrive aussi que les colonies sont laissées dans leur habitat naturel dans la forêt et qu'elles y sont exploitées. Les ruches sont ouvertes une fois par an, et vidées de leur stock de miel. Parfois des souches sont élaguées dans la forêt et installées dans le même état chez les meliponiculteurs. En général, c'est déjà dans la forêt qu'on porte la colonie à son nouveau logement. Le plus souvent il s'agit d'une caisse simple en bois, qui peut avoir des dimensions différentes. Les dimensions des plus grandes étaient de 137 cm sur 16 cm sur 20 cm. Les plus petites étaient de 43 cm sur 34 cm sur 29 cm.

Les ruches les plus sophistiquées sont pourvues d'une cloison qui divise la ruche en deux compartiments. Ainsi, le couvain peut rester d'un côté; de l'autre côté, où les melipones font leur stock, on peut récolter le miel librement. Le trou de vol est petit. Comme c'est le cas des ruches naturelles, les melipones la munissent d'un cratère de boue spécifique.

Parfois les ruches sont placées en petits groupes, de la même façon habituelle que les colonies d'Apis mellifera. Les ruches sont souvent suspendues sous la maison ou sous l'auvent de la maison, afin de les protéger contre les fourmis. En moyenne les meliponiculteurs domestiquaient déjà des melipones depuis 13 ans. Il était tout de même

remarquable qu'environ 25 pourcent des meliponiculteurs aient des melipones depuis moins de 5 ans.

Les propriétaires accordent peu d'attention aux colonies de melipones. Les ruches ne sont ouvertes que pour en retirer le miel. Quelques meliponiculteurs, qui ont aussi des colonies d'Apis, nourrissent également leurs melipones d'eau sucrée.

L'absence de connaissance du déroulement de conditions des colonies s'accompagne d'un manque de connaissance des sources florales et de l'évolution de ces sources au cours des saisons. Le moment de la récolte est avant tout déterminé par le calendrier. Il est remarquable que 35 pour cent des meliponiculteurs récoltent le miel le vendredi saint. Ensuite, on récolte seulement entre mars et mai. Le plus souvent on ne récolte qu'une seule fois. Il y a beaucoup de conditions à remplir pour avoir une bonne récolte, p.e. la phase de la lune est un élément important.

On peut distinguer approximativement deux méthodes de récolte. En premier lieu: on peut enlever la partie de la ruche contenant les pots de provision et en presser le miel. En second lieu: on peut percer les pots dans la ruche et en laisser couler le miel. Il y a aussi quelques meliponiculteurs qui se servaient d'une grande seringue pour aspirer le miel. La quantité de miel produit par colonie varie énormément. La quantité déclarée pour les colonies à une récolte annuelle, varie de trois quarts de litre à dix litres. Les données les plus sûres, mises ensemble avec nos propres mesures, indiquent que la récolte est de 4 litre au maximum.

À côté de l'usage comme nourriture et édulcorant, importantes on attribue des qualités médicinales très fortes à ce miel. Ainsi, ce miel est utilisé comme médicament en cas d'ophtalmies, de maladies du coeur et de toutes sortes d'affections des voies respiratoires. Ce miel est également souvent utilisé à des buts religieux. En général le miel est vendu beaucoup plus cher que celui d'Apis mellifera.

Les fourmis, les oiseaux et les mouches de la famille des Phoridae constituent des parasites importants. On protège les colonies contre les fourmis en dressant des barrières spécifiques. Les phorides sont une menace sérieuse. Les larves de ces petites mouches se nourrissent du pollen stocké et de la nourriture stockée dans les rayons à couvain.

Discussion

Comme dans tous les pays voisins, la meliponiculture à Trinidad est très commune. M. trinitatis est intéressante en ce qui concerne la production de miel, surtout par le fait que l'apiculture avec Apis mellifera est difficile cause de l'agressivité des abeilles africaines. La production de miel est tout de même inférieure à celle d'Apis mellifera. Cependant, une amélioration de la méthode d'exploitation pourrait augmenter considérablement la production. Les résultats de nos recherches ont prouvé que les jeunes s'intéressent à la domestication des mélipones.

Littérature

Nogueira-Neto P., 1970. - A criação de abelhas indígenas sem ferrão (Meliponinae). 2a edição revista. Cháracas e Quintas, Sao Paulo.

ETUDE DES RESSOURCES FLORALES DE MELIPONA TRINITATIS
(HYM., MELIPONINAE) A QUATRE LOCALITES A TRINIDAD, ANTILLES

par

M.C. BOOTSMA⁽¹⁾, M.J. SOMMEIJER⁽¹⁾ & W. PUNT⁽²⁾

(1) *Lab. de Physiologie Comparée, Univ. d'Utrecht, Pays-Bas*

(2) *Lab. de Paleobotanie et Palynologie, Univ. d'Utrecht, Pays-Bas*

Résumé

On a étudié 8 colonies de Melipona trinitatis, placées à 4 différents endroits. L'analyse pollinique des échantillons de pollen, prélevés chaque semaine sur les butineuses qui rentrent, montre qu'il existe un recouvrement considérable dans les spectres polliniques. Néanmoins, il y a des différences dans l'importance relative des divers types de pollen pour Melipona trinitatis dans des emplacements différents.

Mots clés

Apidae, Melipona trinitatis, choix plantes nutritives, spectre pollinique, différences écologiques, analyse palynologique.

Summary

STUDY OF FLORAL RESOURCES OF MELIPONA TRINITATIS (HYM., MELIPONINAE) AT 4 LOCATIONS IN TRINIDAD, WEST-INDIES

A comparative palynological analysis of pollen resources of 8 colonies of Melipona trinitatis at 4 different locations revealed a considerable overlap of the pollen spectra. However, certain pollen types were of different importance to the bees at the different locations.

Key words

Apidae, Melipona trinitatis, choice of foodplants, pollen spectrum, ecological differences, palynological analysis.

Introduction

Sur les plantes utilisés par les abeilles dans les régions tropicales d'Amérique il existe un nombre restreint de données scientifiques, obtenues entre autres par des recherches palynologiques. Cependant on

a peu de données sur la signification des plantes nutritives en relation avec l'environnement où les échantillons ont été pris. Pour avoir une vue d'ensemble de la places des plantes comme plantes nutritives pour les différentes espèces d'abeilles il faut prendre des échantillons aux différents emplacements.

En Amérique Centrale et en Amérique du Sud l'intérêt pour la meliponiculture a fortement augmenté ces dernières années. Les espèces domestiquées dans ces régions appartiennent au genre *Melipona*. A Trinidad il s'agit de la *Melipona trinitatis* et la *Melipona favosa* (Sommeijer et Bootsma, 1988). Pour une culture réussie il est important de connaître les plantes nutritives des abeilles.

Le but de nos recherches a été d'étudier quel choix *Melipona trinitatis* effectue parmi les plantes nutritives et d'examiner la relation entre ce choix et les plantes accessibles des environs.

Matériel et Méthodes

Les observations ont été faites à 4 emplacements (A, B, C, et D) aux environs de Curepe, au Nord de Trinidad. A chaque emplacement deux ruches de *Melipona trinitatis* ont été étudiées.

Emplacement A: le laboratoire du Commonwealth Institute of Biological Control, situé dans un quartier d'habitation, avec un grand nombre de différentes plantes cultivées aussi bien que sauvages.

Emplacement B: un centre d'apiculture du Ministère d'Agriculture situé dans un verger d'agrumes. Aux environs il y a un quartier d'habitation avec un nombre remarquable de *Cocos nucifera*.

Emplacement C: un centre d'apiculture, où l'on cultive beaucoup de plantes, par exemple des légumes, des arbres fruitiers et aussi des plantes décoratives.

Emplacement D: dans la Vallée Maracas, à la limite d'une zone d'habitation (avec beaucoup de mango et d'agrumes) et d'une forêt secondaire étendue.

Un échantillon de pollen de chacune des ruches par semaine pour la période du 5 mai au 6 juin 1987. A partir de l'enregistrement des vols de butinage il s'est avéré que la fréquence de butinage est au maximum entre 7 et 8 heures du matin. C'est pourquoi les échantillons ont été pris à 7.30 du matin. Les échantillons ont été pris en capturant les butineuses qui revenaient avant qu'elles n'entrent dans la ruche et en enlevant le pollen des corbeilles.

Le pollen a été déshydraté et acétolysé, selon la méthode décrite par Reitsma (1969). Quatre préparations de chaque échantillon ont été analysées et l'importance relative des différents types de pollen a été déterminée (d'après Engel et Dingemans-Bakels 1980, Sommeijer et al. 1983).

De cette façon on a distingué 4 catégories de fréquences: cat. 1: 'dominant', plus du 30% du total; cat. 2: 'accompagnant', 5 à 30% du total; cat. 3: 'rare', moins de 5% du total; cat. 4: 'sporadique', pas repéré pendant le comptage, mais présent dans les préparations.

Résultats et Discussion

Quarante échantillons de pollen ont été recueillis, à partir d'une à sept abeilles.

Les résultats de l'analyse sont résumés dans le tableau no. 1. Il est remarquable que le spectre pollinique des ruches aux 4 emplacements montre de fortes ressemblances.

Notamment Psidium guajava est la ressource pollinique la plus importante pour Melipona trinitatis aux 4 emplacements. Cet arbre se trouve partout à moins de 100 ou de 150 mètres des ruches. Apparemment l'attraction pour cette espèce est tellement grande qu'elle est fréquentée malgré la présence d'une grande variété de ressources potentielles (aussi: Sommeijer et al. 1983, Kleinert-Giovanni et Imperatriz-Fonseca 1987). Cela se voit le mieux à l'emplacement B, où cette espèce livre toujours plus des 30% du pollen récolté.

Un autre ressource importante est Mimosa pudica. Spécialement en A et B cette herbe est bien visitée. A ces endroits elle pousse en abondance et très près des ruches, contrairement aux endroits C et D. Outre ces types importants qui se retrouvent à tous les 4 emplacements, il y a des différences nettes dans les spectres polliniques entre les emplacements.

Par exemple, Solanum spec. est une ressource importante à B et C. Aux emplacements A et D le pollen de cette espèce se trouve seulement avec la fréquence 4. Il s'agit ici d'une des espèces sauvages de Solanum.

Il y a deux types de Cassia qui ont une certaine importance en A et C. Il est remarquable que le premier type ne se retrouve pas du tout à B, et que les deux types sont absents de D. L'emplacement D se distingue en outre des autres par le fait qu'ici un type de Melastomataceae/Combretaceae et un type de Sapotaceae constituent des ressources importantes, types qu'on ne retrouve presque pas aux autres emplacements. Et également parce qu'ici deux autres types ont été trouvés qui pour le reste sont absents, c'est à dire le type 49 (probablement un type de la forêt secondaire) et un type de Cyperaceae.

Il est intéressant que, d'après nos échantillons, les palmiers n'ont pas d'importance comme ressource pollinique pour Melipona trinitatis, malgré le fait que ces arbres se trouvent régulièrement ou parfois même fréquemment à proximité des ruches. Nous n'avons même pas retrouvé Cocos nucifera, bien que cette espèce de Palmae s'y trouve en grande quantité, spécialement en B, et qu'elle est en fleur. A partir de la littérature il est connu que la Cocos nucifera est une ressource pollinique importante pour l'Apis mellifera. Nos recherches antérieures à Trinidad sur la Melipona trinitatis avaient montré que les abeilles de cette espèce ne visitent pas de palmiers le matin. Ces recherches avaient également constaté que pour l'Apis mellifera les palmiers sont certainement des ressources importantes (Sommeijer et al. 1983).

Littérature

- ENGEL, M.S., DINGEMANS-BAKELS, F., 1980. - Nectar and pollen resources for stingless bees (Meliponinae, Hymenoptera) in Surinam (South America). Apidologie, 11, 341-350.

- KLEINERT-GIOVANNI, A., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., 1987. - Aspects of the trophic niche of Melipona marginata marginata Lapeletier (Apidae, Meliponinae). Apidologie, 18, 69-100.
- REITSMA, T., 1969. - Size modifications of recent pollen under different treatments. Rev. Paleobot. Palynol., 9, 175-202.
- SOMMEIJER, M.J., DE ROOIJ, G.A., PUNT, W., DE BRUIJN, L.L.M., 1983. - A comparative study of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honeybees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. Apidologie, 14, 205-224.
- SOMMEIJER, M.J., BOOTSMA, M.C. 1988. Melipona trinitatis comme productrice de miel à Trinidad, Antilles. Actes Coll. Insectes Sociaux, Paimpont, 17-19 sept. 1987.

RUCHEE NO. SEMAINE NO.	A1					A2					B1					B2					C1					C2					D1					D2									
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5					
ANACARDIACEAE - SPONDIAS HOMBIN	4	3	4	2			3				4	4					4				4	4	4	4	3	3	3	4	4		4	4	4			4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
CAESALPINIACEAE- CASSIA TYPE 1		4			1	3	3	3	4	4											1	4	4	2	3	3	4	4	3	4						4									
- CASSIA TYPE 2	4	3	2		1		4				4	4	4		2										2																				
- DELONIX REGIA		4		4																																									
CYPERACEAE - TYPE		3				1	4		4			4					4	2		1					1	1		4			1					4	2		4						
LORANTHACEAE - TYPE																					4				1						3	3		4											
LYTHRACEAE - LAGERSTROEMIA SPEC.	2	4			2	1	3	4	4		4	4			4						4		4		4	4		3	4							2									1
MELASTOMATACEAE/COMBRETACEAE-TYPE																																													
MIMOSACEAE - MIMOSA PUDICA	2	1	1	2		4	1	1				3	3	1		4		1							3		2									3	4								
MYRTACEAE - SYZYGIUM MALACCENSE											2	3															3		4																
- PSIDIUM GUAJAVA	1	1	3	1	3	1	3	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1	1	1	3	4	1	2	1	1	1	3	1	3	4	1	1	1	2	1					
PALMAE - MAXMILIANA TYPE											4															3	4		4																
- TYPE 1											4	4				4	2				4	4				3	4		4							4									
- TYPE 2		4									4					4																													
- TYPE 3		4														2		2			4										2					4	4								
RUBIACEAE - COFFEA TYPE		3		3							4															4																			
SAPOTACEAE - TYPE																																													
SOLANACEAE - SOLANUM SPEC.				4		4					4	1				3	2	1			4					3	1	3	4	4						4	4								
TYPE 49																																													
TYPE 59						2	4				4										4																								

Tableau 1. Les types de pollen identifiés et leur importance relative pour les colonies de *Melipona trinitatis* aux 4 différents emplacements (A, B, C, D). 1 = 30 - 100 %; 2 = 5 - 30 %; 3 = 0 - 5 %; 4 = pas compté, sporadique.

OBSERVATIONS PRELIMINAIRES SUR LE MODE DE RENAISSANCE
SPECIFIQUE DES NIDS DE BOURDONS (BOMBUS SP.) PAR LES
FEMELLES DE PSITHYRUS RUPESTRIS FAB.
(HYMENOPTERA, APOIDEA, BOMBINAE)

par

A. POUVREAU

INRA-CNRS (UA 1190), Lab. de Neurobiologie Comparée des Invertébrés
F - 91440 BURES SUR YVETTE

Introduction.

Les Psithyres (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae, Psithyrus Lep.) ressemblent aux Bourdons (Bombinae, Bombus Latr.), et les analogies entre les deux genres sont telles qu'on les a longtemps confondus. Un certain nombre de caractères morphologiques, anatomiques et biologiques (absence de la caste des ouvrières chez les Psithyres) permettent cependant de distinguer les deux genres.

Les espèces de Psithyres vivent obligatoirement aux dépens des différentes espèces de Bourdons. Chaque espèce de Psithyre est commensale d'une ou de plusieurs espèces de Bourdons, mais le degré de spécificité n'est pas toujours facile à délimiter.

Notre objectif est de déterminer expérimentalement les préférences des femelles de Psithyrus rupestris F. pour les nids de différentes espèces de Bombus, en tenant compte des espèces hôtes dont les nids sont susceptibles d'être envahis dans la nature.

Biologie.

Dans ses traits généraux, l'évolution annuelle des Psithyres est très semblable à celle des Bourdons. Les femelles fécondées hivernent comme les reines de Bombus, mais reprennent leur activité printanière plus tardivement. Ce décalage, d'environ 3 à 4 semaines, permet à la femelle de Psithyre de trouver, à un stade de développement plus ou moins avancé, c'est-à-dire comportant une à plusieurs couvées d'ouvrières, un nid de l'espèce hôte à laquelle elle est inféodée.

Le comportement de la femelle de Psithyre vis-à-vis de la reine et/ou des ouvrières de Bourdons diffère selon les espèces et l'importance de la population du nid.

Une fois dans le nid, la femelle usurpatrice dépose ses oeufs et fait élever sa descendance, composée d'individus sexués - mâles et femelles -, par les ouvrières de l'hôte.

Conditions expérimentales.1) Matériel biologique.

L'élevage des colonies de Bourdons (Pyrobombus (Melanobombus) lapidarius (L.), Megabombus (Thoracobombus) pascuorum (Scop.), Bombus lucorum (L.)) est réalisé en serre. Après l'apparition des deux ou trois

premières couvées d'ouvrières, les colonies sont disposées sur le côté d'une cage de vol en plein air.

Les femelles de Psithyres (Ps. rupestris) sont capturées dans la nature, à leur sortie d'hibernation, lorsqu'elles butinent sur les fleurs. Elles sont maintenues dans des cages grillagées (38 x 25 x 32 cm.) et alimentées d'une solution de miel et d'eau et de pollen.

2) Matériel.

On a utilisé :

- une cage de vol grillagée, d'un volume d'un m³, comportant sur un demi côté une vitre coulissante, et recouverte d'un toit en toile plastique largement débordant ;
- des caisses de nidification de Bourdons disposées à l'extérieur de la cage de vol. Chaque caisse contenant une colonie présente deux orifices :

- . l'un permet aux Bourdons une libre circulation dans la nature ;
- . l'autre est équipé d'un tube en bambou d'une longueur de 20 cm et de 1,5 cm de diamètre, et relie la caisse de nidification à la cage de vol. L'extrémité du tube qui pénètre de 2 à 3 cm à l'intérieur de la caisse de nidification est obturée à l'aide d'un grillage métallique qui empêche le passage des Bombinae.

Certaines caisses ne contiennent que du coton cardé, matériau employé pour la nidification des Bourdons en élevage contrôlé.

Un tube de bambou "marqué" par les passages des butineuses d'une colonie de P. lapidarius a également été utilisé.

3) Méthode d'observation.

Une femelle de Ps. rupestris est introduite dans la cage de vol, à l'intérieur de laquelle se trouvent 2 nourrisseurs (sirop de miel et d'eau, pollen frais), et comportant sur 2 côtés, à l'extérieur, une caisse de nidification. Les caisses sont associées par paire, selon les combinaisons indiquées sur le tableau.

Le choix par la femelle de Psithyre du tube conduisant à l'une des deux caisses, est considéré comme positif lorsqu'elle tente de pénétrer dans la caisse de nidification, en mordillant, par exemple, le grillage placé à l'extrémité du bambou.

Dès qu'une femelle de Psithyre a effectué un choix, elle est retirée de la cage de vol et remplacée par une autre femelle.

Après chaque passage d'une femelle de Psithyre dans l'un des bambous, celui-ci est changé.

Nous avons employé le test χ^2 pour comparer les répartitions des visites.

Résultats.

Les préférences des femelles de Ps. rupestris en présence de nids de différentes espèces de Bourdons et de matériaux de nidification sont rapportées sur le tableau.

Dans les expériences mettant en comparaison le coton cardé et les colonies de Bourdons, le choix de la femelle de Psithyre s'exerce nettement en faveur de ces dernières. Toutefois, la comparaison entre les nombres de visites au matériau de nidification (8) et à un ancien nid de Bourdons (11) ne montre pas de différence significative ($P < 0,25$).

Les femelles de Ps. rupestris sont plus attirées par la colonie

de P. lapidarius (24 visites) que par celle de M. pascuorum (15 visites). Cette différence est encore plus nette lorsqu'elle met en comparaison une colonie de lapidarius (37 visites) et une de lucorum (5 visites).

Le tube de bambou "marqué" reçoit un peu plus de visites (21) que la colonie de lapidarius (18).

Discussion.

Les femelles de Ps. rupestris sont capables de reconnaître l'odeur du nid de leurs hôtes sans établir de contact avec le nid.

Lorsque la femelle de Psithyre est à la recherche d'un nid de Bourdons, elle se pose souvent, inspectant en détail la surface du sol.

Le comportement exploratoire de la femelle de Psithyre se manifeste probablement par un repérage visuel de l'entrée de la galerie conduisant au nid, la localisation exacte du nid mettant en oeuvre des perceptions olfactives.

D'après nos résultats au laboratoire, la préférence des femelles de Ps. rupestris pour l'une ou l'autre des espèces hôtes se manifeste en faveur de P. lapidarius par rapport à M. pascuorum, bien que la différence ne soit pas significative. La discrimination entre lapidarius et lucorum apparaît beaucoup plus nettement. P. lapidarius constitue l'hôte principal, M. pascuorum l'hôte secondaire, B. lucorum un hôte occasionnel. Ces résultats corroborent les observations faites dans la nature, à savoir que les femelles de Ps. rupestris sont capables d'envahir les nids de certaines autres espèces lorsque celui de l'hôte préféré n'est pas accessible.

Il a été démontré (CEDERBERG, 1983), dans des expériences de choix en olfactométrie, que les femelles de Ps. rupestris réagissent fortement à la phéromone de piste déposée par les ouvrières de P. lapidarius, mais qu'elles manifestaient également une certaine sensibilité à la phéromone de piste émise par d'autres espèces telles que M. pascuorum, P. sicheli ssp. alticola et M. sylvarum L.

Il convient de remarquer que ces 4 espèces de Bourdons appartiennent, deux à deux, aux mêmes sous-genres : Melanobombus pour lapidarius et sicheli, Thoracobombus pour pascuorum et sylvarum.

Dans la nature, la préférence des femelles de Ps. rupestris pour les nids de lapidarius par rapport à ceux des espèces précédemment citées pourrait s'expliquer, en partie, par certains facteurs écologiques, notamment :

- le début de la fondation du nid qui intervient plus précocement chez lapidarius que chez les autres espèces ;
- la fréquence des nids, plus importante chez lapidarius et pascuorum que chez les autres espèces.

Nos recherches vont s'orienter vers l'étude des différences de réponse des femelles de Psithyres en présence d'odeurs phéromonales émises par diverses espèces de Bombus, afin d'expliquer le rôle de ces substances dans la découverte et le choix d'un hôte.

Bibliographie.

- CEDERBERG B. (1983) - The role of trail pheromones in host selection by Psithyrus rupestris (Hymenoptera, Apidae).
- Ann. Ent. Fenn. 49, 11-16.

TABLEAU

Nombre de visites d'une femelle de Psithyrus rupestris à l'une des 2 caisses disposées de chaque côté de la cage de vol.

	Caisses contenant											
	Coton cardé	Colonie de lapidarius	Coton cardé	Colonie de pascuorum	Colonie de lapidarius	Colonie de pascuorum	Colonie de lapidarius	Colonie de luco-rum	Coton cardé	Ancien nid de lapidarius	Tube (bambou) "marqué"	Colonie de lapidarius
Nombre de visites	7	33	6	14	24	14	37	5	8	11	21	18
χ^2	16,90		3,2		2,63		24,38		0,47		0,23	
P	< 0,001		< 0,05		< 0,10		< 0,001		< 0,25		< 0,50	
	***		*		N.S.		***		N.S.		N.S.	

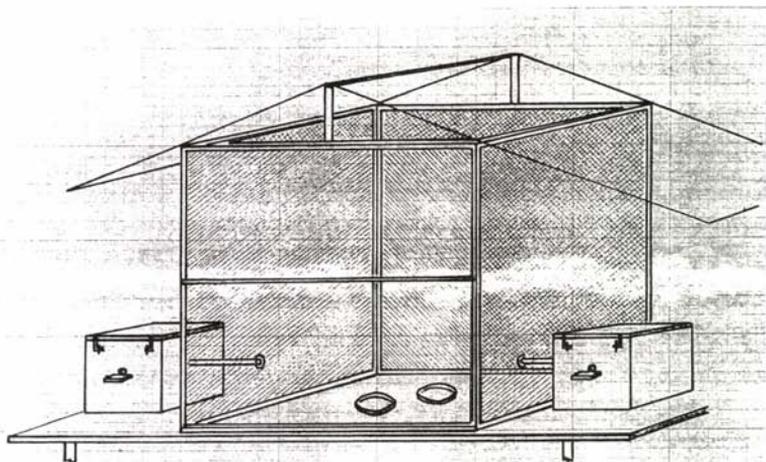


Figure . Cage de vol.

RESUME : Des observations ont été faites, en cage de vol, sur les préférences des femelles de Psithyrus rupestris F. pour les nids de différentes espèces de Bombus. Les résultats montrent que les femelles de Psithyrus rupestris sont capables d'envahir les nids de certaines espèces (Meg. pascuorum, et, à moindre degré, B. lucorum) lorsque celui de l'hôte préféré (Pyr. lapidarius) n'est pas accessible.

MOTS CLES : Bourdons, Psithyrus rupestris, choix spécifique.

SUMMARY : Observations were taken, in a flight cage, about the preferences of Psithyrus rupestris females for the nests of different Bombus species. The results showed that Psithyrus rupestris females were able to invade the nests of some species (Meg. pascuorum, and, to a lesser extent, B. lucorum) when the nest of preferred host (Pyr. lapidarius) was not accessible.

KEY WORDS : Bumble-bees, Psithyrus rupestris, specific choice.

NOURRITURE ET DISPERSION CHEZ LES JEUNES
LARVES DE BLATTELLA GERMANICA L.

par

L.DABOUINEAU & C.RIVAULT

CNRS UA 373, Lab. d'Ethologie, Univ. de Rennes 1,
Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex

RESUME

Le comportement des 3 premiers stades larvaires de *Blattella germanica* a été étudié dans un dispositif expérimental où 2 situations ont été confrontées: présence et absence de nourriture et d'eau à proximité du lieu de naissance des larves. L'absence de ces ressources provoque la dispersion des larves de stade 1. Si 70% des larves de stade 2 ont un comportement semblable, 30% d'entre elles reviennent après leur phase d'exploration, dans leur abri d'origine. 50% des larves de stade 3 retournent aussi au gîte. Il est important de noter que les déplacements et les prises de nourriture se font à des moments privilégiés à l'intérieur des cycles de mue, mettant ainsi en évidence un rythme d'activité lié à la mue.

MOTS-CLES

dispersion; ressources alimentaires; abris; rythme de mue.

SUMARY

We studied with an experimental device the behaviour of the three first instar larvae of *Blattella germanica*. Two situations have been tested: food and water are available near the birth shelter or they are not. The lack of these resources induces dispersal of the first instar larvae. If 70% of 2nd instar larvae have a similar behaviour, 30% of them are coming back to their birth shelter. 50% of 3rd instar larvae exhibit also this behavior. It is interesting to quote that movements and food intake are occurring at particular time during the moulting cycle, showing an activity rhythm subjected to the moulting rhythm.

KEY-WORDS

Dispersal; food resources; shelter; moulting cycle.

INTRODUCTION

Blattella germanica est l'espèce que l'on rencontre le plus fréquemment dans les cuisines, salles de bain, etc... où il est souvent fait état de populations importantes envahissant des immeubles entiers.

Il s'agit d'une espèce grégaire, dont chaque membre est capable d'émettre une phéromone d'agrégation provoquant la formation de groupes et contribuant ainsi à leur cohésion. (BROSSUT, 1980; ROTH et COHEN, 1973). Selon ISHII et KUWAHARA (1968) cette phéromone est sécrétée au niveau du rectum et contenue dans les fèces. Aussi, les mécanismes de leur dispersion et la contamination de zones nouvelles par cette espèce constituent un phénomène qui revêt beaucoup d'importance dans le

contrôle de ces populations dans les habitats humains.

Nous avons tenté par des expériences en laboratoire de mettre en relation des déplacements d'animaux avec certaines caractéristiques de leur environnement. ANDREWARTHA (1970) définit cinq composantes principales de l'environnement: les ressources, les partenaires sexuels, les prédateurs, les conditions climatiques, et enfin un facteur chance.

Nous avons notamment testé parmi les ressources de l'environnement, les effets de la présence de nourriture et d'eau à proximité des zones d'abris occupés par les jeunes larves. Nous avons comparé, chez les trois premiers stades larvaires, les caractéristiques spatio-temporelles des déplacements observés.

MATERIEL ET METHODES.

Le comportement de dispersion est analysé en relation avec la recherche d'eau et de nourriture, chez les trois premiers stades larvaires de *Blattella germanica*, dans les deux situations expérimentales suivantes.

Série A- Quatre boîtes transparentes de 170x100x75mm munies d'un abri en carton (Fig.1), pouvant contenir environ 25 larves et leur mère, sont reliées par un tuyau d'un mètre (Fig.2). La photopériode ambiante est de 14h. de jour et 10h. de nuit, la température est de 28°C. L'eau et la nourriture (biscuits pour chien) sont disponibles dans chacune des quatre boîtes.

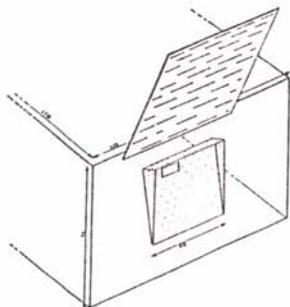


FIG.1 : Abri vu de l'extérieur de la boîte, le cache étant soulevé.

Une femelle porteuse d'une cothèque au stade 9 selon la classification de TANAKA (1970), est mise dans la boîte B1, qui ne sera connectée au reste du dispositif qu'après l'éclosion des larves.

Le même dispositif est utilisé pour les larves de stades 2 et 3, la connection des boîtes B1 avec les trois autres s'effectuant quand environ 50% des animaux ont mué.

Série B- Un dispositif identique est utilisé, il ne diffère du précédent que par l'absence d'eau et de nourriture dans les trois premières boîtes (Fig.2); cette ressource n'apparaissant que dans la boîte B4, c'est à dire dans la boîte la plus éloignée du lieu de naissance des jeunes larves.

Les larves de stade 1 qui éclosent en B1 sont privées de nourriture jusqu'à la connection de celle-ci avec le reste du dispositif. Les larves de stades 2 et 3 sont privées de nourriture la veille de la mue.

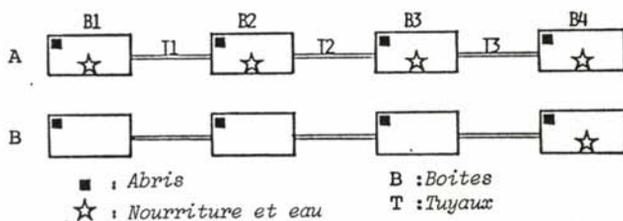


FIG. 2 : Schéma des 2 dispositifs expérimentaux : A et B

D'autre part, les relevés de position de tous les animaux sont effectués 4 fois par nyctémère: 1h. avant la tombée de la nuit, 1h., 4h. et 7h. après la tombée de la nuit. On note alors leur position dans les abris, sur les parois des boîtes, sur la nourriture et l'eau et enfin dans les tuyaux. Les observations pendant la phase nocturne sont faites en lumière rouge.

Dix répétitions des dispositifs A et B sont effectuées pour chacun des trois stades larvaires.

Le nombre total d'individus étudiés est:

	Stade 1	Stade 2	Stade 3
série A	417	385	332
série B	333	353	339

Chaque famille issue d'une oothèque étant composée d'un nombre d'individus différent, le traitement des données est fait en ramenant le total des 10 dispositifs d'une série à 100 individus. L'estimation de la différence entre deux pourcentages est effectuée grâce à la méthode de l'erreur standard (LAMOTTE, 1962).

Le nombre de larves ayant changé de lieu (boîtes ou tuyaux) entre deux relevés consécutifs (ce nombre est sous-estimé car les larves ne sont pas individualisées) nous permet d'évaluer le nombre d'individus qui se déplacent lors des 4 relevés. Les résultats sont ensuite exprimés en pourcentage pour faciliter les comparaisons entre stades et séries.

RESULTATS

1 - Localisation des larves dans le dispositif en période de repos.

La répartition des larves dans les différentes parties des dispositifs A et B au cours de chaque stade, est représentée par la fig. 3 ; elle met en évidence les pourcentages d'individus présents pendant la phase de repos dans les différentes parties du dispositif: Boîtes B1 à B4 et tuyaux.

Série A

Chez les larves de stade 1 on observe une diminution progressive du nombre d'individus présents dans la boîte B1. Puis environ 5 jours après la naissance, l'effectif tend à se stabiliser. On observe une tendance identique chez les larves de stades 2 et 3. Il est important de noter que le plateau observé ne se situe pas aux mêmes valeurs pour les 3 stades; elles sont significativement différentes (tableau 1).

En terme de dispersion ceci indique que 35% des larves de stade 1 quittent leur lieu de naissance pour adopter une autre boîte alors que seulement 23% des larves de stade 3 et 9% des larves de stade 2 se dispersent. Le nouveau site de repos est la boîte B4 pour les larves de

stades 1 et 3. On en trouve significativement moins dans les autres boîtes et tuyaux. La tendance des larves de stade 1 à se disperser et adopter un nouvel abri est donc supérieure à celle des larves de stades 2 et 3; et ceci malgré la présence d'eau et de nourriture à proximité de l'abri d'origine.

Série	A			B		
	n	%	t à p=0.01	n	%	t à p=0.01
Stade 1	417	65	8.9	307	3	9
Stade 2	385	91		345	30	
Stade 3	333	77	4.3	339	50	5.4

TABLEAU 1 : Comparaison des % de larves présentes en B1 le 5ème jour, entre les 3 stades larvaires.

Série B

Dans ce dispositif, seule la 4ème boîte contient de l'eau et de la nourriture. De même que dans l'expérience A, on trouve une tendance des larves de stade 1 à quitter la boîte d'origine supérieure à celle des larves de stades 2 et 3. Le pourcentage d'animaux présents en B1 en fin de stade est significativement supérieur chez les larves de stade 3 à celui des stades 2 et 1 (tableau 1).

Cette tendance à quitter l'abri d'origine est bien supérieure à celle observée dans le cas de l'expérience A. L'absence de nourriture et d'eau à proximité des abris d'origine a favorisé une délocalisation importante des animaux des trois stades, principalement en faveur des boîtes B4 et tuyaux T3.

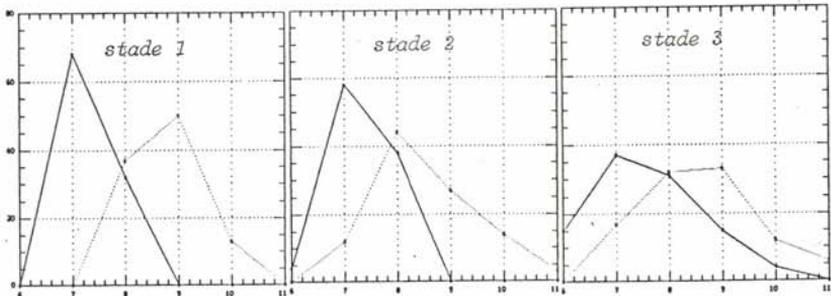


FIG. 4 : Nombre de mues exprimé en % de larves, en fonction du temps (jours), au cours des 3 premiers stades larvaires. (—) série A ; (.....) série B.

Notons cependant que 3% des stades 1, 30% des stades 2 et 50% des stades 3 sont capables de revenir en B1. Nous avons la certitude qu'elles ont quitté cette boîte pour aller s'alimenter et y sont revenues. En effet les larves de stade 1 qui n'ont pas trouvé de nourriture meurent avant le 4ème jour : 23 individus sur 329, quelques larves de stade 2 (15 sur 352) subissent le même sort. Aucune mortalité n'est enregistrée chez les stades 3. De plus, l'absence de nourriture à

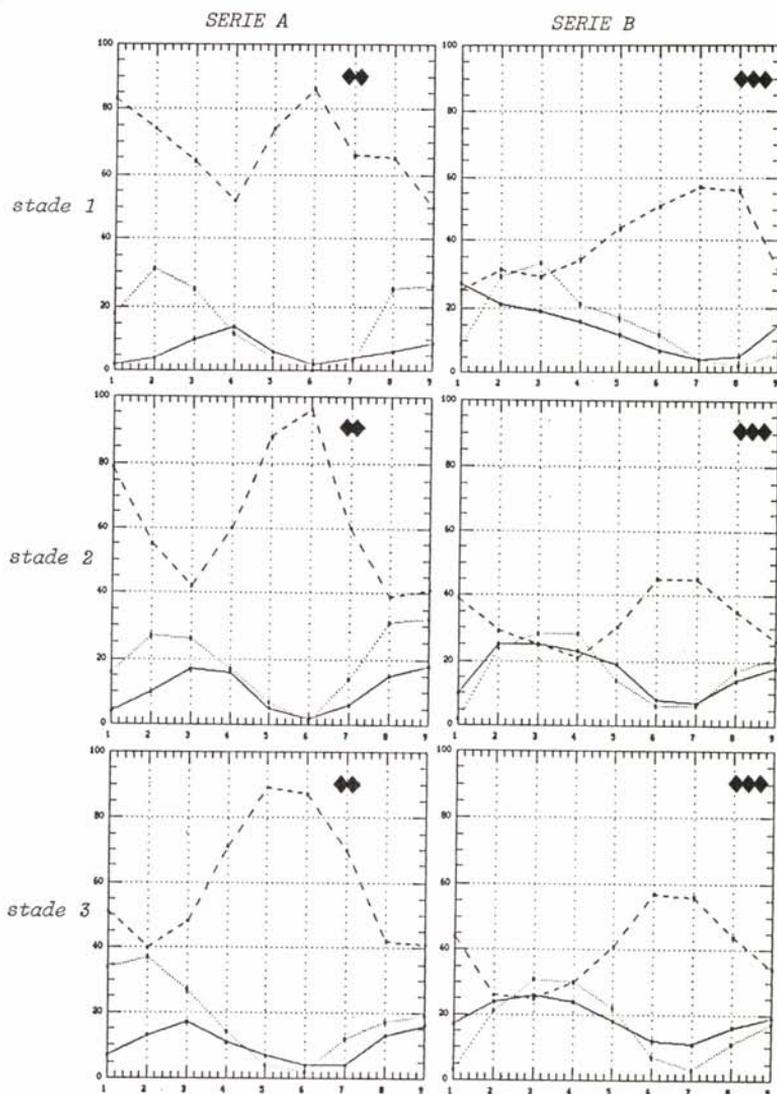


FIG.5 :Trois types d'activité enregistrés au cours des 3 stades larvaires: (—) % de larves qui se déplacent entre 2 parties du dispositif entre 2 relevés, par nycthémère; (---) % de larves présentes dans les abris au moment du pic d'activité nocturne; (.....) % de larves observées sur la nourriture chaque jour. (◆◆) localisation des mues.

proximité des abris provoque un retard dans la date de mue ainsi qu'un étalement de la période des mues d'une famille révélant ainsi que les retards dans la prise alimentaire provoquent un ralentissement de la croissance (Fig.4).

2 -Déplacements et prise alimentaire pendant la phase d'activité nocturne.

série A

Nous avons caractérisé l'activité des larves pendant toute la durée d'un stade larvaire par l'amplitude de leurs déplacements entre deux zones du dispositif, le taux d'occupation des abris pendant la phase nocturne, et la prise de nourriture (Fig.5, exprimée en pourcentage du nombre total d'animaux observés).

Le début du stade se distingue par une sortie des abris de plus en plus importante, parallèlement les déplacements augmentent. Puis, vers le milieu du stade, cette tendance s'inverse, les animaux restent de plus en plus dans les abris et les déplacements diminuent. Vers le 6ème jour, veille de la mue, les animaux sont presque tous inactifs. Pendant le 7ème jour, jour de la mue, on observe de nouveau une reprise de l'activité: les animaux qui muent en premier commencent à explorer le milieu et ceux qui muent en dernier s'isolent; ils sont parfois amenés à changer de boîte.

Le maximum de prise alimentaire se situe toujours avant le maximum de déplacements dès les jours qui suivent la naissance ou la mue. Les déplacements observés ne semblent donc pas liés à la recherche de nourriture mais plutôt à une exploration du milieu.

Les trois stades larvaires présentent le même déroulement.

Série B

La présence dans les abris, beaucoup plus faible que dans l'expérience A décroît aussi plus rapidement. De même l'activité nocturne est plus élevée, notamment chez les larves de stades 2 et 3.

L'absence de nourriture et d'eau en B1 provoque d'importants déplacements des animaux et se fait sentir dès le premier jour après la naissance pour les larves de stade 1 ou aussitôt après la mue pour les larves de stades 2 et 3. Dans cette expérience, le pic de prise alimentaire se situe non pas avant le maximum de déplacements mais après. Les déplacements observés sont ici directement liés à la recherche de nourriture et au retour au site d'origine pour les larves de stades 2 et 3. Les larves de stade 1 se déplacent moins car, comme nous l'avons vu précédemment, elles adoptent très rapidement un nouvel abri près de la source de nourriture. D'autre part, le jeûne que subissent les larves avant d'avoir trouvé la nourriture provoque un allongement de la durée du stade larvaire et un étalement de la période de mue (Fig.4). On peut penser que la rapidité avec laquelle les animaux vont muer dépend de leur aptitude à trouver rapidement de la nourriture.

DISCUSSION

Les maxima de déplacements ont lieu en milieu de stade larvaire lorsque la nourriture est abondante. Les différentes activités présentent donc un rythme d'apparition en opposition de phase avec le rythme des mues. Notons toutefois qu'en fonction des conditions ambiantes, le pic de prise alimentaire ne conserve pas une relation de phase stable avec le pic de déplacements. Ce phénomène en accord avec

les résultats obtenus chez *Periplaneta americana* (RIVAUT 1984) indiqueraient que le rythme de prise alimentaire n'est pas un rythme endogène.

Les difficultés pour trouver de la nourriture et le jeûne qui en résulte provoquent un allongement de la période d'inter-mue de plusieurs jours.

L'utilisation des ressources de l'environnement (abris et nourriture) est fonction de l'âge des animaux. En particulier, l'absence de nourriture et d'eau près du lieu de naissance provoque un abandon de l'abri d'origine par les larves de stade 1 qui en adoptent un autre situé très près de la nourriture. On constate par contre que 30% des larves de stade 2 et 50% des larves de stade 3 sont capables de retourner à l'abri d'origine après être allées se nourrir, malgré l'existence d'abris beaucoup plus proches des ressources.

ROSS *et al.* (1984), étudiant les déplacements de *Blattella germanica* sur un bateau, observent, en supprimant la nourriture dans l'une des salles, un même taux de migration des différentes classes d'âges. AKERS et ROBINSON (1981) ont montré que des adultes de *Blattella germanica* peuvent aller se nourrir dans un appartement voisin et revenir à leur site de repos. D'après nos résultats, il est peu probable que les larves de stade 1 effectuent de tels déplacements.

Les larves plus âgées et les adultes semblent donc avoir un domaine vital relativement plus vaste que celui des jeunes larves. En effet, ces dernières, si elles sont capables de parcourir une distance importante pour trouver de la nourriture, ne font que très rarement le chemin inverse. Elles vont potentiellement jouer un rôle dans la dispersion des populations, le terme de dispersion étant pris dans le sens de changement de localisation de l'animal et de l'ensemble de ses activités. Nos résultats sont en contradiction avec des données de la bibliographie où il est courant de considérer les jeunes larves comme très peu mobiles (LEDoux 1945, SOMMER 1975, BRET et ROSS 1985).

Cette dispersion due à l'absence de nourriture est confrontée au phénomène de retour au site de repos d'origine, plus marqué chez les animaux plus âgés. Un comportement semblable est observé chez *Lamproblatta albipalpus* en forêt tropicale de Guyane (GAUTIER et DELEPORTE 1986), ainsi que chez *Periplaneta americana* par SEELINGER (1984) en milieu naturel, où des mâles sont capables de parcourir une distance pouvant atteindre 28m.

La nourriture et l'eau sont indispensables à l'installation d'une population (SHERRON *et al.* 1982). Leur rarefaction provoque des comportements de dispersion plus ou moins importants selon les classes d'âge et éventuellement la colonisation de nouveaux milieux, répondant ainsi à une définition de la dispersion donnée par ANDREWARTHA et BIRCH (1954) comme étant: "The innate tendency... which seems to be present to a greater or smaller degree in all animals and may be accentuated by crowding, hunger, warmth, wind and so on."

REFERENCES

- AKERS R.C., ROBINSON W.H., 1981. - Spatial pattern and movement of German Cockroaches in urban, low-income apartments (Dict., Blattellidae). *Proc. Entomol. Soc. Washington*, 83, 168-172.
- ANDREWARTHA H.G., 1970. - *Introduction to the study of animal populations*. Chapman and Hall. 2nd Edition Methuen. 283 p.
- BRET B.L., ROSS M.H., 1985. - A laboratory study of german cockroach

- dispersal (Dict., Blattellidae). *Proc. Entomol. Soc. Washington*, 2, 448-455.
- BROSSUT R., 1980. - *La communication chimique chez les Blattes*. Thèse, Université de Dijon.
- GAUTIER J.Y., DELEPORTE P., 1986. - Behavioral ecology of a forest living cockroach, *Lamproblatta albipalpus* in french Guyana. In: *Behavioral ecology and population biology*. Brickamer L. Ed., Privat Toulouse, 17-22.
- ISHII S., KUWAHARA Y., 1968. - Agregation of german cockroach *Blattella germanica* nymphs. *Experientia* 24, 88-89.
- LAMOTTE M., 1962. - *Initiation aux methodes de statistiques en Biologie*. Masson et Cie.
- LEDoux A., 1945. - Etude experimentale du gregarisme et de l'interattraction sociale chez les Blattides. *Ann. Sci. Nat.*, 7, 76-103.
- RIVAULT C., 1984. - Social stimulation as a circadian Synchronizer in *Periplaneta americana*. *J. Interdiscipl. Cycle Res.*, 15, 4, 301-313.
- ROSS M.H., BRET B.L., KEIL C.B., 1984 - Population growth and behavior of *Blattella germanica* (Orth., Blattellidae) in experimentally established shipboard infestations. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77, 6, 740-752.
- ROTH L.M., COHEN S., 1973. - Aggregation in Blattaria. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 66, 6, 1315-1323.
- SEELLINGER G., 1984. - Sex-specific activity patterns in *Periplaneta americana* and their relation to mate-finding. *Z. Tierpsychol.*, 65, 309-326.
- SHERRON D.A., WRIGHT G.G., ROSS M.H., FARRIER M.H., 1982. - Density, fecundity, homogeneity and embryonic development of german cockroach populations in kitchens of varying degrees of sanitation. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 84, 376-390.
- SOMMER S.H., 1975. - Experimentelle Untersuchungen zur circadianen lokomotorischen Aktivität von *Blattella germanica* L. *Biol. Zbl. ,Dtschl.*, 94, 4, 455-467.
- TANAKA A., 1976. - Stages in the embryonic development of the german cockroach *Blattella germanica*. *kontyu, Tokyo*, 44, 512-525.

PHYLOGENESE ET EVOLUTION DE L'ORGANISATION SOCIALE
CHEZ LES BLATTES : A PROPOS DE LA METHODE

par

P. DELAPORTE

UA 373 CNRS, Station Biologique F-35380 Paimpont

Resumé : On révisé la phylogénie des Blattes et on l'utilise comme aide à l'interprétation de l'évolution sociale dans ce groupe. Les Blattes, à l'exception de *Cryptocercus*, auraient perdu l'organisation familiale caractérisant l'ancêtre xylophage à flagellés symbiontes. Divers aspects de la méthode sont discutés.

Mots-clés : *organisation sociale, phylogénie, évolution, Blattes.*

Summary : **Phylogeny and evolution of social organization in Cockroaches : methodological aspects.**

Cockroaches phylogeny is discussed and used as a support for the interpretation of social evolution in this group. Cockroaches, except *Cryptocercus*, would have lost the familial organization of the xylophagus, flagellates-harboring ancestor. Different methodological aspects are discussed.

Key-words : *social organization, phylogeny, evolution, Cockroaches.*

INTRODUCTION :

Tant que l'on s'intéresse à des catégories grossières de la structure ou de l'organisation sociale (familiale, grégaire, fermée, hiérarchique, polyéthique, ...), ces caractéristiques ne peuvent être considérées comme de "bons critères phylétiques", car elles présentent à travers le règne animal un caractère "éclectique et convergent" (WILSON, 1975) ou "polyphylétique" (LE MASNE, 1985) : il n'est pas évident d'établir le critère d'homologie pour ces caractères. La reconstitution de l'histoire évolutive de l'organisation sociale peut donc difficilement se faire "en soi", mais elle s'appuiera utilement sur l'aide à l'interprétation que constitue l'arbre phylétique du groupe d'espèces étudiées. On décrit alors l'évolution sociale comme un "scénario *ad hoc*" (HENNIG, 1969), qui n'a pas de valeur en soi mais dépend essentiellement de la vraisemblance de la phylogénie sous-jacente, d'où la nécessité de faire

l'analyse critique de cette phylogénie. Nous allons développer cette démarche en ce qui concerne les Blattes et discuter différents points de méthodologie.

MATERIEL ET METHODES :

Pour ce qui concerne la phylogénie des Blattes, le travail de REHN (1951) ne présente pas de manière explicite l'argumentation qui sous-tend la construction phylétique. McKITTRICK (1964) ne mentionne pas toujours clairement quels caractères sont les critères phylétiques et lesquels sont simplement interprétés après la construction de l'arbre. La plupart des phyléticiens actuels, comme MARTIN (1981), JANVIER *et al* (1980), MATILE *et al* (1986), considèrent que la méthode de HENNIG (1966) permet de conférer à la phylogénie un statut d'approche scientifique réfutable. Cette démarche consiste à différencier les traits dérivés (apomorphes), utilisés pour l'identification des lignées phylétiques, des traits archaïques (plésiomorphes) hérités d'un ancêtre commun par différentes lignées, apomorphie et plésiomorphie étant des états relatifs de chaque caractère qu'il s'agit de définir à chaque degré de la reconstruction phylétique.

Des méthodes modernes d'inférence de phylogénies permettent en outre de faciliter la discussion critique de la phylogénie par divers moyens : - un exposé clair des arguments, sous forme de matrice codée en état archaïque ou dérivé des caractères ; - la présentation de la méthode mathématique de construction de l'arbre (le lien entre les prémisses et l'arbre phylétique est explicite) ; - l'application du principe de parcimonie pour décider en cas d'incompatibilité entre les argumentations issues de différents caractères (on retient la construction la plus simple qui satisfait les plus grand nombre de critères).

Nous présentons ici notre propre contribution à la phylogénie des Blattes selon ces méthodes. Pour les 12 critères phylétiques utilisés (tab.1a), l'argumentation est tirée de McKITTRICK (1964), GRASSE (1984) LEBRUN, LEQUET, DELEPORTE (non publié); les 7 taxons sont les familles et sous-familles de Blattes selon la taxonomie de Mc.KITTRICK (1964). La matrice de construction phylétique (tab.1b), traitée par le programme d'inférence de phylogénie PENNY version 2.9 (FELSENSTEIN, 1986), donne un arbre plus parcimonieux que les autres arbres possibles (fig.1-3).

RESULTATS :

Si l'on accepte notre arbre phylétique, donc si l'on accepte les prémisses et la méthode de construction, *Cryptocercus* appartient phylétiquement aux Blattaria, précisément comme un groupe-frère des Blattes actuelles, et il n'est pas intégré parmi les Blattes comme groupe-frère des Blattidae (selon l'arbre de McKITTRICK, 1964 : fig.1-1) ni situé comme groupe-frère des Isoptera (selon une possibilité évoquée par HENNIG, 1969, et reprise par SEELINGER et SEELINGER, 1983 : fig.1-2).

L'arbre phylétique peut maintenant servir d'aide à l'interprétation de l'évolution de l'organisation sociale chez les Blattes. En raison du polyphylétisme déjà souligné de l'organisation sociale, il serait hasar-

<u>Caractères retenus</u>	<u>Etat plésiomorphe</u>	<u>Etat apomorphe</u>
1. Tête	plus ou moins prognathe	opisthognathe sous un pronotum recouvrant
2. Abdomen	9 tergites développés	réduction des tergites 8 et 9
3. Aile antérieure	membraneuse	tegmina
4. Suture basilaire de l'aile	absente	présente
5. Oothèque chitinisée	absente	présente
6. Spermathèque dorsale	présente	absente
7. Une ou plusieurs paires de spermath. ventrales	absentes	présentes
8. Sclérite vestibulaire	absent	présent
9. Musculation du sclérite vestibulaire	absente	présente
10. Musculation intersternale VII-VIII	indivise	divisée
11. Structure du proventricule	3 séries de pièces	4 séries de pièces
12. Symétrie du proventricule	radiale	bilatérale

a

CARACTÈRES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Parcimonie	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Poids	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ancêtre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CRYPTOCERCIDAE	1	1	?	?	1	0	0	1	0	0	1	1
BLATTIDAE	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
POLYPHAGINAE	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	?	1
BLATTELLINAE	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
BLABERIDAE	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1
MASTOTERMITIDAE	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0
TERMITIDAE	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0

b

TABLEAU 1 a, b : Critères et matrice de construction phylétique.
Programme PENNY, parcimonie de type SOKAL.

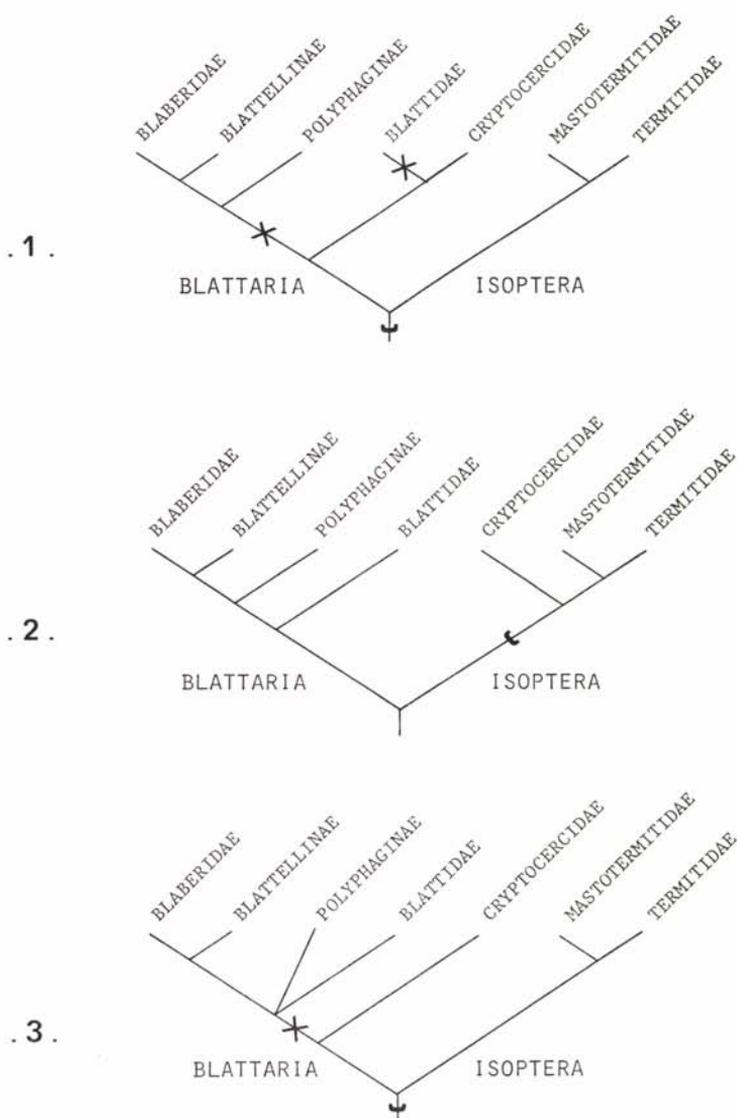


Figure 1 : Arbres phylétiques des Blattes.

- 1 : Mc KITTRICK (1964) ;
- 2 : hypothèse de HENNIG (1969) reprise par SEELINGER et SEELINGER (1983) ;
- 3 : DELEPORTE (1987).

deux d'inférer un passage direct d'une forme sociale à une autre entre les différentes lignées, surtout quand leur radiation est ancienne. Il devient alors souhaitable de disposer de "marqueurs phylétiques" qui permettent de conforter l'idée d'une stabilité de cette organisation sociale le long de certaines lignées. La symbiose avec les flagellés xylophages, présente chez *Cryptocercus* et différents Isoptères, peut fournir un tel marqueur phylétique. Si l'on considère que les flagellés symbiontes xylophages communs à *Cryptocercus* et à de nombreux termites sont hérités d'un ancêtre commun (conformément à l'hypothèse GRASSE-NOIROT, 1959), et que la structure familiale des groupes présente dans ces différentes lignées est nécessaire pour assurer le transfert par trophallaxie de la flore symbionte des parents à leurs larves (SEELINGER et SEELINGER, 1983 ; NALEPA, 1984), alors la présence des flagellés dans les formes actuelles est le marqueur de la pérennité de l'organisation familiale dans les lignées dont elles dérivent.

Le scénario de l'évolution sociale devient le suivant :

- à partir d'un ancêtre commun xylophage à flagellés symbiontes et à structure familiale (codé : C sur les arbres de la fig.1), les Blattes modernes, à l'exception de *Cryptocercus*, ont perdu la structure familiale ainsi que la symbiose avec les flagellés et la trophallaxie (perte codée: X, fig.1-3). Cette évolution accompagne une dérive de la niche trophique, de la xylophagie vers une mycétophagie (type *Lamproblatta albipalpus* - GAUTIER et DELEPORTE, 1986), ou une consommation de microorganismes et mycélium par ingestion massive de litières (type *Arenivaga*, *Heterogamia*, *Epilampra*...) ou une "omnivorie" (type *Periplaneta americana*, *Blattella germanica*...), etc. Ces Blattes présentent des distributions dispersées ou grégaires, parfois territoriales. Les Blaberidae Panesthiinae développent secondairement une niche de xylophages, mais cette fois avec l'aide de bactéries symbiontes et non de flagellés ; le genre *Salganea* présenterait une organisation de type familiale (MATSUMOTO, 1986). Il faut souligner que *Lamproblatta albipalpus* (Blattidae) présente, en forêt guyanaise, un très vraisemblable "modèle de transition" entre la niche de type *Cryptocercus* et celle d'autres Blattes : elle demeure inféodée aux bois pourris pour le gîte et la pose d'oothèques (cette dernière s'effectue exactement comme chez *Cryptocercus* - McKITTRICK, 1964), mais elle se nourrit de mycélium et de carpophores de champignons de la litière environnante (GAUTIER et DELEPORTE, 1986). Elle présente un gréganisme lâche et une capacité de retour au gîte après les périodes nocturnes.

- les Isoptères, à partir d'un même modèle initial, développent une socialité complexe. Les Termitidae perdent secondairement les flagellés symbiontes, également dans le cadre d'une dérive de la niche trophique, de la xylophagie vers des régimes graminivores, saprophylophages, champignonnistes, ou humivores, à bactéries symbiontes (GARNIER-SYLLAM, 1987), mais ils conservent une organisation de type eusociale.

Chez les Blattes, l'évolution de l'organisation sociale présenterait donc une "dédifférenciation" de la structure familiale ancestrale.

DISCUSSION :

WILSON (1975) admet la possibilité théorique de la "réversibilité"

de l'évolution sociale, mais il apporte peu d'exemples pour illustrer cette thèse. On peut y ajouter l'étude des fourmis du genre *Plagiolepis* (LE MASNE, 1956) qui montre la perte de la caste d'ouvrières chez des espèces parasites. Selon notre argumentation, les Blattes montrent un nouvel exemple de différenciation sociale. De tels scénarios ne peuvent être mis en évidence que sur la base d'une démarche "ouverte", sans *a priori* sur la polarité de l'évolution sociale.

Mais il est clair, comme pour toute interprétation de l'évolution de caractères sur lesquels on ne peut porter de jugement *a priori*, que ce scénario est dépendant de la structure de l'arbre phylétique sous-jacent. Si l'on avait retenu un arbre conforme à l'hypothèse de HENNIG (1969), dans lequel *Cryptocercus* est phylétiquement un Isoptère, il suffirait de décrire une seule apparition de la xylophagie et de la structure familiale chez les Isoptères (fig.1-2). En revanche, l'acceptation de l'arbre de McKITTRICK (1964) conduirait à inférer deux disparitions successives de la structure familiale chez les Blattes (fig.1-1). Il est donc nécessaire de porter un regard critique sur les arbres phylétiques et de chercher à les améliorer.

Nous insisterons sur deux aspects particuliers, à propos de la reconstruction phylétique :

- il faut chercher à éviter les raisonnements circulaires. Nous avons vu comment l'arbre phylétique peut aider à interpréter l'évolution, par exemple, de l'organisation sociale. Il faut se garder ensuite de réintroduire l'organisation sociale, sans autre argumentation, comme un critère phylétique dans une nouvelle matrice de construction phylétique, sous peine de conforter artificiellement l'arbre initial. Une telle forme de raisonnement circulaire peut être insidieuse si elle est développée dans des travaux successifs. La démarche correcte consiste, chaque fois que l'on veut réexaminer une phylogénie, à repartir d'une matrice initiale complète et d'une argumentation indépendante sur chacun des critères retenus.

- dès lors que le principe de parcimonie conduit à choisir l'arbre phylétique compatible avec le plus grand nombre de critères différents, on doit considérer que la vraisemblance d'un arbre phylétique est proportionnelle au nombre et à la diversité des critères indépendants utilisés pour sa construction. La diversité d'approches souhaitable pourrait être efficacement réalisée par la constitution d'un réseau de chercheurs spécialistes de différentes disciplines intéressés au problème et décidés à coordonner leurs efforts. L'objectif ne serait pas d'imposer un dogme phylétique, mais de chercher à réaliser les meilleures conditions pour la construction d'un "arbre consensus" utilisable dans les différents domaines de la biologie, par la prise en compte et l'intégration des contributions diverses, dans une démarche constamment ouverte à la discussion critique et à l'amélioration des critères phylétiques et des méthodes.

BIBLIOGRAPHIE

FELSENSTEIN, J., 1986. - PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 2.9 Manual. University of Washington.

GARNIER-SYLLAM, E., 1987. - Biologie et rôle des termites dans les processus d'humification des sols forestiers tropicaux du Congo. *Thèse*

Etat, Univ.Paris Val de Marne, 276 p.

GAUTIER, J.Y., DELEPORTE, P., 1986. - Behavioural ecology of a forest living cockroach, *Lamproblatta albipalpus* in French Guyana. *Behavioral ecology and population biology*, Lee C. Drickamer ed., Privat, I.E.C., Toulouse, 17-22.

GRASSE, P.P., 1984. - *Termitologia III*. Masson, Paris.

GRASSE, P.P., NOIROT, C., 1959. - L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia*, 15, 365-372.

HENNIG, W., 1966. - *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

HENNIG, W., 1969 - *Die Stammgeschichte der Insecten*. W. Kramer, Frankfurt.

JANVIER, P., TASSY, P., THOMAS, H., 1980. - Le cladisme. *La Recherche*, 117, 1396-1406.

LE MASNE, G., 1956. - Recherches sur les fourmis parasites *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *C.R.Acad.Sci. Paris*, 243, 673-675.

LE MASNE, G., 1985. - Sociétés animales. *Encyclopaedia Universalis*, Paris, 1058-1071.

MARTIN, R.D., 1981. - Phylogenetic reconstruction versus classification : the case for clear demarcation. *Biologist*, 28, 127-132.

MATILE, L., TASSY, P., GOUJET, D. - Introduction à la systématique Zoologique (concepts, principes, méthodes). *Biosystema*, 1, 1-126.

MATSUMOTO, T., 1986. - Colony composition of the monogamous wood-feeding cockroach, genus *Salganea* Roth (Blattariae, Blaberidae, Panesthiinae). *Abst. 10th Int. Congr. IUSSI*. J.Eder & H.Rembold ed., J.Peperny, München.

McKITTRICK, F.A., 1964. - Evolutionary studies of Cockroaches. *Cornell Univ. agric. exp. Sta. Mem.*, 389, 1-197.

NALEPA, C.A., 1984. - Colony composition, protozoan transfer and some life history characteristics of the woodroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera : Cryptocercidae). *Behav.Ecol.Sociobiol.*, 14, 273-279.

REHN, J.W.H., 1951. - Classification of the Blattaria as indicated by their wings (Orthoptera). *Amer.Ent.Soc.Mem.*, 14, 1-134.

SEELINGER, G., SEELINGER, U., 1983. - On the social organization, alarm and fighting in the primitive cockroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder. *Z.Tierpsychol.*, 61, 315-333.

WILSON, E.O., 1975. - *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge MA, 548p.

ANALYSE DES DISTRIBUTIONS SPATIO-TEMPORELLES D'UNE COMMUNAUTE DE FOURMIS DE PRAIRIE

par

L. DEFFERNEZ & J.C. VERHAEGHE

*Lab. de Biologie Animale et Cellulaire, Univ. Libre de Bruxelles,
C.P. 160, Avenue F. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles*

Résumé : Nous étudions la répartition spatio-temporelle de l'activité d'approvisionnement d'une communauté de fourmis de prairie.

Sur le site expérimental (carré de 4,5X4,5 m subdivisé en 81 quadrats de 0,5X0,5 m), nous relevons les flux des fourrageuses au travers des limites instaurées ainsi que divers facteurs climatiques. Dans chaque carré, nous estimons la densité à partir des flux, ce qui nous permet d'établir les distributions temporelles et spatiales des espèces étudiées.

Nous montrons ainsi que les espèces se ségrégent dans le temps et dans l'espace. Formica rufibarbis est active durant les heures chaudes de la journée et étend son activité loin du nid. Tetramorium caespitum, T. impurum et Tapinoma erraticum, présentes durant toute la journée, évitent cependant les conditions extrêmes. Mais, alors que les Tetramorium étendent leurs activités loin du nid, T. erraticum restreint son activité autour du nid. Myrmica shencki et M. sabuleti limitent leurs activités aux périodes plus fraîches et autour du nid. Le calcul des recouvrements spatio-temporels des niches écologiques confirment la ségrégation des espèces étudiées.

Les densités moyennes des fourrageuses sont estimées à 3 individus / m² pour F. rufibarbis; 0,5 individus / m² pour Myrmica sp.; 0,7 individus / m² pour Tetramorium sp. et 1 individu / m² pour T. erraticum.

Mots-clés : activité d'approvisionnement, distribution spatio-temporelle, ségrégation spatio-temporelle, densité, Formica rufibarbis, Tetramorium caespitum, T. impurum, Tapinoma erraticum, Myrmica shencki, M. sabuleti.

Summary : Analysis of the spatio-temporal distributions of a grassland ant community.

We studied the spatio-temporal distributions of a Belgian grassland ant community on a 4,5X4,5 m experimental site divided into 81 quadrats of 0,5X0,5 m. We measured the foragers flux across the quadrat limits and from this, we calculated their densities. We also took into account some climatic factors. So, we can establish the spatio-temporal distributions of the studied species.

The species appear to be segregated by climatic factors: Formica rufibarbis is active during the warme hours of the day,

Myrmica shencki and M. sabuleti are active during the coldest periods. Tetramorium caespitum, T. impurum and Tapinoma erraticum are active throughout the day but avoid the extreme conditions. Two strategies of spatial distribution were seen: F. rufibarbis, T. caespitum and T. impurum forage far from the nest; T. erraticum, M. shencki and M. sabuleti remain near the nest. The calculation of Lavin's (1968) index of niche overlapping confirm the observed segregation between these species.

The mean foragers densities are estimated at 3 foragers / m² for F. rufibarbis; 0,5 foragers / m² for Myrmica sp.; 0,7 foragers / m² for Tetramorium sp. and 1 forager / m² for T. erraticum.

Key-words : foraging activity, spatio-temporal distribution, spatio-temporal segregation, density, Formica rufibarbis, Tetramorium caespitum, T. impurum, Tapinoma erraticum, Myrmica shencki, M. sabuleti.

Introduction

Les informations relatives aux stratégies d'approvisionnement des fourmis de prairie sont très limitées. Des espèces telles que Tapinoma erraticum (Verhaeghe, 1980; Champagne, 1980), Tetramorium sp. (Verhaeghe, 1978; Verhaeghe, 1982), Myrmica sp. (Cammaerts, 1980; Evershed et al. 1982) sont surtout connues par des observations en laboratoire souvent axées sur les mécanismes de recrutement (tandem, groupe ou masse), l'origine et la nature des phéromones impliquées. Considérées isolément, ces espèces présentent des stratégies propres d'approvisionnement.

En milieu naturel, elles sont souvent amenées à vivre côte à côte et à exploiter le même milieu. On est donc implicitement amené à se demander comment ces espèces peuvent cohabiter.

Le présent travail est consacré à l'étude de la distribution spatio-temporelle des fourrageuses d'une communauté de fourmis de prairie. Nous verrons qu'il apporte des éléments de réponse au problème posé.

Matériel et méthodes

Cette étude a été menée à Treignes, petite localité du sud de la Belgique.

La diversité des espèces a conditionné le choix du site expérimental (Fig. 1). Ce dernier consiste en une grille de 4,5 X 4,5 m subdivisée en quadrats de 0,5 X 0,5 m. Les limites de ceux-ci sont constituées par des monticules de sable consolidés par de la peinture à l'émail blanche. Un tel dispositif oblige les fourrageuses en déplacement à franchir ces limites les rendant ainsi plus visibles durant quelques secondes.

Pour chaque carré pris en considération, nous comptabilisons les flux d'entrée et de sortie des fourmis en mentionnant le genre, le lieu exact de la traversée et la direction.

Diverses conditions climatiques ont également été enregistrées: l'intensité lumineuse (lux); les températures de l'air, sur sol herbeux et non herbeux, sous une ardoise, à -5 cm, à -10 cm et -20 cm

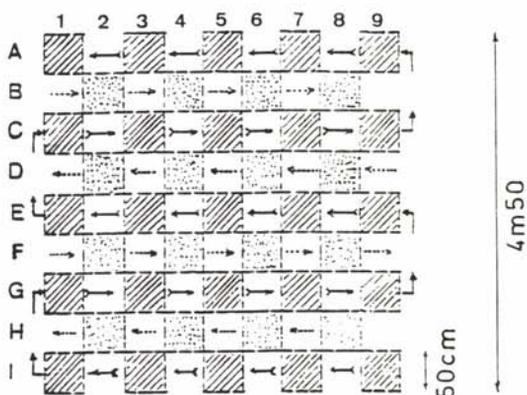


Fig. 1.- L'aire d'observation.

Le grand carré (4,5 X 4,5 m) est divisé en 81 quadrats .
 La première série d'observations porte sur les quadrats hachurés et commence au quadrat I9 pour se terminer au quadrat A1 . Les flèches noires montrent la séquence des observations . L'observation d'un quadrat dure 30 secondes . Un intervalle de 30 secondes sépare deux observations successives . Une série complète d'observations dure donc 25 minutes .
 La deuxième série d'observations porte sur les quadrats pointillés et commence au quadrat H8 pour se terminer au quadrat B8 . Les flèches noires montrent la séquence des observations dont les temps sont identiques à ceux de la première série . Cette deuxième série dure donc 16 minutes .
 Une expérimentation complète comprend les deux séries d'observations et dure 45 minutes . Elle a été réalisée 25 fois au cours de ce travail .

de profondeur (degrés Celsius), l'humidité de l'air à 10 cm du sol (mesurée par un psychromètre et convertie en déficit d'humidité absolue (mBar) qui tient compte du processus d'évaporation) .

Nous avons également relevé les trajectoires d'un grand nombre de fourmis . La connaissance du temps mis pour effectuer ces déplacements permet d'estimer les vitesses propres à chaque espèce, le relevé des températures permet d'établir la relation vitesse/température .

Connaissant les flux et les vitesses, il est possible, à l'aide d'un modèle mathématique simple, de calculer le nombre de fourmis dans chaque quadrat . Ce modèle est basé sur la relation mathématique suivante :

$$N = F / P(v)$$

où N = nombre de fourmis dans un quadrat

F = flux de sortie d'un quadrat

P(v) = probabilité pour une fourmi de sortir d'un quadrat . Elle est fonction de la vitesse de déplacement et s'estime à partir de ce paramètre par une simulation de type Monte-Carlo.

Ce modèle linéaire fait appel à deux hypothèses : il n'y a pas d'interaction entre les fourmis, le système est à l'état stationnaire.

Résultats

Les données ont été recueillies durant les mois de juin et juillet 1985. Les espèces qui ont fait l'objet de nos observations sont : Formica rufibarbis, Myrmica shencki et M. sabuleti, Tetramorium caespitum et T. impurum et, enfin, Tapinoma erraticum.

Activité temporelle—Influences climatiques (Fig. 2.)

1. Formica rufibarbis

Elle est principalement active durant les heures chaudes de la journée. Ses conditions optimales sont : 20-30.000 Lux, 25-40 degrés Celsius au sol et 2-4 mbar de déficit d'humidité absolue. Elle supporte néanmoins des déficits d'humidité absolue de 6 mbar. Ces caractéristiques permettent de la qualifier de sténotherme chaud.

2. Myrmica shencki et M. sabuleti

Tout à l'opposé de F. rufibarbis, elles évitent les intensités lumineuses supérieures à 10.000 Lux, les températures supérieures à 25 degrés Celsius et les déficits d'humidité absolue supérieurs à 1 mbar. Elles doivent donc être considérées comme des sténothermes froids.

3. Tapinoma erraticum, Tetramorium caespitum et T. impurum

Elles sont actives durant toute la journée mais évitent cependant les conditions extrêmes. Leurs conditions climatiques optimales semblent être 20.000 Lux, 25-30 degrés Celsius au sol et 1-3 mbar de déficit d'humidité absolue.

Distributions spatiales—Estimation des densités moyennes

1. Distributions spatiales (fig. 3.)

La répartition spatiale de chaque genre étudié est visualisée par des courbes d'isodensités. Celles-ci montrent clairement que les fourmis usent de deux stratégies d'approvisionnement :

- Formica rufibarbis et Tetramorium sp. étendent leurs activités loin du nid mais se distinguent cependant à deux niveaux :
 - à l'unique ouverture de nid de F. rufibarbis, il faut composer les multiples sorties de nid, instables dans le temps et dans l'espace, de Tetramorium sp.,
 - la densité des fourrageuses de F. rufibarbis est maximale à proximité du nid et décroît progressivement lorsqu'on s'éloigne de celui-ci. A l'inverse, celle de Tetramorium sp. est assez homogène et les densités les plus basses s'observent là où les ouvertures de nid sont les plus nombreuses. Ceci résulte de l'utilisation par Tetramorium sp. de galeries souterraines les amenant directement au niveau de l'aire d'exploration et limitant ainsi le temps de séjour en surface.
- Myrmica sp. et Tapinoma erraticum limitent leurs activités d'exploration autour du nid (1-1,5 m).
T. erraticum est cependant caractérisée par des déménagements fréquents des nids : durant les deux mois d'observation, nous avons enregistré 5 déménagements impliquant 3 nids. Ces déménagements font partie intégrante de la stratégie d'approvisionnement de cette espèce, ils permettent d'accroître la surface d'exploration tout en concentrant les efforts autour du nid (Deffrenz et al., in prep.) .

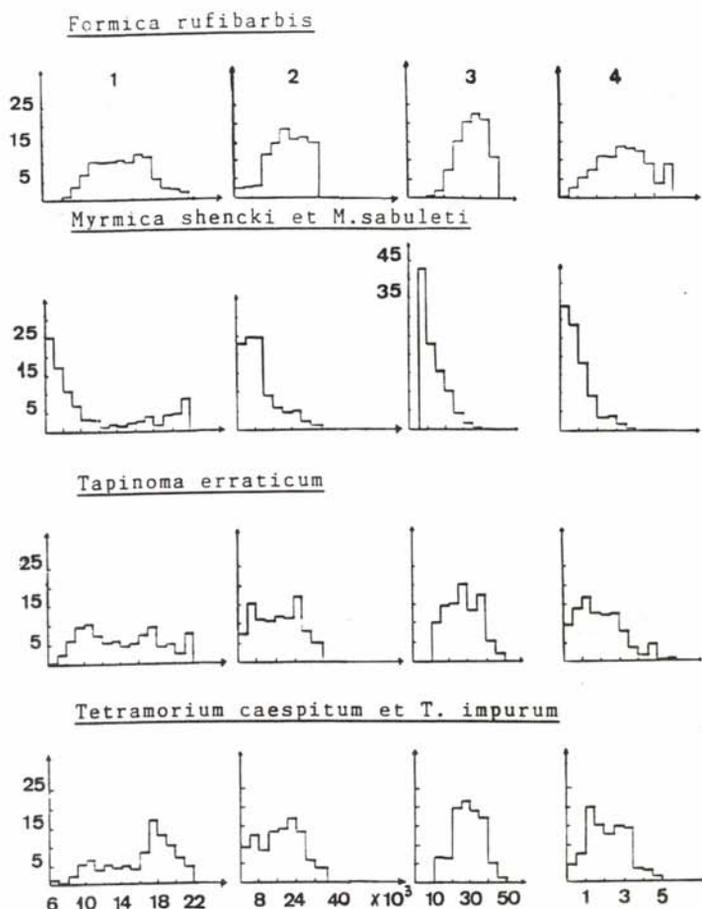


Fig. 2. - Activité temporelle - Influences climatiques
 Pour chaque figure, l'ordonnée représente :

$$X = \frac{X_i/N_i}{\sum_{i=1}^n X_i/N_i}$$

où X_i représente le nombre de fourmis observées sur la totalité de l'aire d'expérimentation à la valeur i du paramètre de l'abscisse et N_i le nombre d'observations réalisées à cette même valeur.

Pour chaque espèce :

1 = activité en fonction de l'heure du jour, 2 = activité en fonction de la luminosité (Lux), 3 = activité en fonction de la température au sol (degrés Celsius), 4 = activité en fonction du déficit d'humidité absolue (mbar).

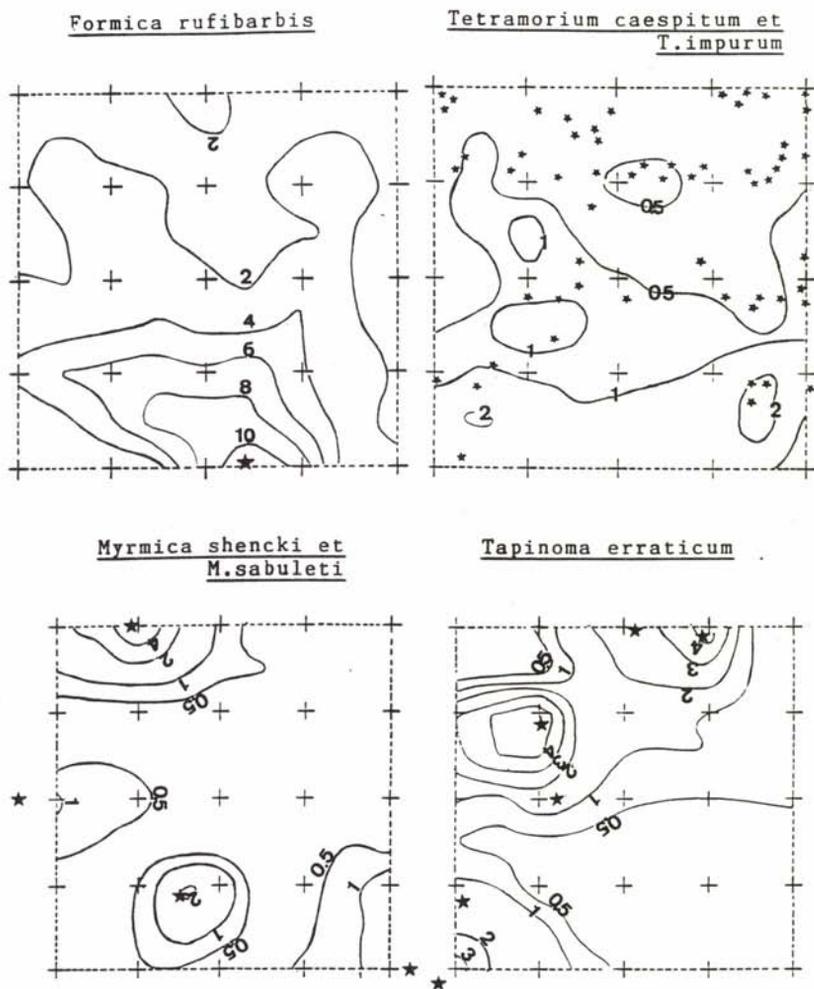


Fig. 3.- Distributions spatiales des fourrageuses sur l'aire d'expérimentation .

Les courbes d'isodensités joignent les points d'égaies densités en fourrageuses (individus/m²)

★ = position de chaque entrée de nid.

2. Estimation des densités moyennes des fourrageuses

A partir de l'ensemble des observations, nous pouvons estimer la densité moyenne des fourrageuses de chaque espèce étudiée sur l'aire d'expérimentation (fig. 4.).

GENRES	Densité moyenne des ouvrières sur l'aire.
<u>Formica rufibarbis</u>	3 individus/m ²
<u>Myrmica sp.</u>	0.5 individus/m ²
<u>Tetramorium sp.</u>	0.7 individus/m ²
<u>Tapinoma erraticum</u>	1 individus/m ²

Fig. 4.- Estimation des densités moyennes des fourrageuses sur l'aire de récolte (nombre d'individus/m²).

Remarquons que pour Myrmica sp., la valeur proposée est sous-estimée ; les activités nocturne et matinale ne sont pas prises en considération . Il en va de même pour Tetramorium sp. ; l'activité souterraine minimise celle en surface, ce qui engendre une sous-estimation de la densité moyenne .

Recouvrements spatio-temporels des niches écologiques

La ségrégation spatio-temporelle des espèces étudiées peut être quantifiée par les recouvrements spatio-temporels des niches écologiques . Ceux-ci, calculés sur base de la formule de Levin's (1968) sont présentés à la figure 5.

GENRES	<u>Formica rufibarbis</u>	<u>Myrmica sp.</u>	<u>Tetramorium sp.</u>	<u>Tapinoma erraticum</u>
<u>Formica rufibarbis</u>	1	0.21	0.62	0.37
<u>Myrmica sp.</u>	0.10	1	0.13	0.13
<u>Tetramorium sp.</u>	0.63	0.28	1	0.46
<u>Tapinoma erraticum</u>	0.32	0.23	0.39	1

Fig. 5.- Recouvrements spatio-temporels des niches écologiques (calculés sur base de la formule de Levin's (1968)).

Les valeurs les plus faibles s'obtiennent pour les Myrmica qui se ségrègent à la fois au niveau spatial et au niveau temporel .

Tapinoma erraticum présente des recouvrements un peu plus élevés ; bien que limitant son activité autour du nid, elle est active durant toute la journée . Les recouvrements les plus élevés s'observent entre S. rufibarbis et Tetramorium sp. : leurs stratégies d'occupation spatiale ainsi que leurs activités temporelles sont en effet très comparables . La compétition dans ce cas est probablement limitée par la récolte de proies de natures différentes (Deffernez et al., in prep) .

Discussion

Le présent travail montre que la cohabitation de plusieurs sociétés de fourmis est facilitée par une ségrégation spatio-temporelle des espèces considérées .

Outre leurs stratégies d'approvisionnement : stratégies à recrutement ou exploration individuelle, les fourmis sont donc caractérisées par un pattern particulier d'occupation spatio-temporelle du milieu .

Ce pattern est vraisemblablement modulable selon les conditions environnantes à savoir présence de compétiteurs intra ou interspécifiques, quantité de proies disponibles ...

L'exemple de Tapinoma erraticum est à ce titre particulièrement explicite . Lachaume (1984) a montré en effet que les déménagements se produisent lors d'un trop fort rapprochement de deux colonies voisines . La fréquence des déménagements est donc une fonction du degré d'occupation du milieu .

En conclusion, les stratégies d'approvisionnement et le pattern d'occupation spatio-temporelle du milieu sont deux mécanismes interdépendants qui permettent aux sociétés de fourmis d'exploiter efficacement le domaine qu'elles occupent .

Références

- CAMMAERTS M.C., CAMMAERTS R., 1980.- Food recruitment strategies of the ants Myrmica sabuleti and Myrmica ruginodis . Behavioural Processes, 5, 251-270.
- CHAMPAGNE Philippe, 1980.- Le recrutement alimentaire chez Tapinoma erraticum (Dolichoderinae) . Mémoire de Licence . Université Libre de Bruxelles .
- EVERSHED R.P., MORGAN E.D. and CAMMAERTS M.C., 1982.- 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of Myrmica ants . Insect Biochem., Vol 12, 4, 383-391.
- LACHAUME Philippe, 1984.- Exploration et Exploitation de l'habitat chez la fourmi Tapinoma erraticum . DEA : Biologie du comportement . Université Paris XIII .
- VERHAEGHE J.C., 1978.- Analyse comportementale et modélisation du recrutement d'ouvrières vers une source de nourriture chez Tetramorium caespitum (L.) . Thèse de Doctorat . Université Libre de Bruxelles .
- VERHAEGHE J.C., 1982.- Food recruitment in Tetramorium impurum (Hymenoptera Formicidae) . Ins. Soc., 29 (1), 67-85.
- VERHAEGHE J.C., CHAMPAGNE P., PASTEELS J.M., 1980.- Le recrutement alimentaire chez Tapinoma erraticum (Hymenoptera Formicidae) . Biologie - Ecologie méditerranéenne, VII (3), 167-168.

EVOLUTION SAISONNIERE COMPARATIVE DE POPULATIONS
DE TERMITES D'ECOSYSTEMES GUINEENS (COTE D'IVOIRE)

par

P.KOUASSI⁽¹⁾ & M.LEPAGE⁽²⁾

(1) *Lab. de Zoologie, Fac. des Sciences et Techniques, 04 BP 322, Abidjan 04, Côte d'Ivoire*

(2) *Lab. d'Ecologie, E.N.S., 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05*

RESUME: Les populations de termites (espèces, nombres et biomasses) ont été échantillonnées selon un cycle annuel, dans 6 biotopes naturels et cultivés de Côte d'Ivoire. Les termites constituent, avec les vers de terre, l'essentiel de la biomasse et ce travail met en évidence une "opposition" entre ces deux groupes, selon la saison: les premiers dominant en saison sèche alors que les seconds dominant lors de la saison des pluies. Un "équilibre" entre groupes trophiques de termites, les humivores et les champignonnistes, a également été mis en évidence.

MOTS CLES: Termites - Macrofaune - Ecosystèmes guinéens

SUMMARY: Termites populations have been sampled (species, abundances and biomasses) according to the season, in 6 guinean ecosystems: natural savanna (burned and unburned), fields (coconut and cacao plantations, pasture). Together with earthworms, termites constituted the bulk of macrofauna biomass. It was evidenced a balance between the two groups, according to the season: termites overcome earthworms in dry season, while the earthworms became dominant during rainy season. Also, an "equilibrium" was shown, between humivorous termites and fungus-growing species.

KEY WORDS: Termites - Macrofauna - Guinean ecosystems

INTRODUCTION

Cette étude a été réalisée à la station d'écologie de Lamto (5°02 W, 6°13 N), située à la pointe du "V Baoulé".

La savane est protégée depuis 1962 de toute intervention humaine: chasse, exploitation, mise en culture. Le milieu et les compartiments biologiques ont fait l'objet de nombreuses études depuis la création de la station.

En ce qui concerne la macrofaune endogée, il était utile de préciser ses variations saisonnières et les rapports entre les groupes trophiques. Il était intéressant également de pouvoir comparer les données déjà connues en milieu naturel avec des milieux anthropisés: plantations, ranch d'élevage.

Les données concernant les termites exposées dans cet article, sont extraites d'une étude qui a englobé l'ensemble des peuplements de la macrofaune du sol (KOUASSI, 1987).

L'étude des mécanismes d'organisation des peuplements de cette macrofaune, et en particulier des termites, constitue un préalable indispensable pour aborder son intervention dans le remaniement, la structuration des sols et le recyclage de la matière organique.

MILIEU ET METHODES

LE CLIMAT. Il appartient au groupe intertropical à quatre saisons (LECORDIER, 1974); une grande saison sèche de décembre à février, une grande saison des pluies de mars à juillet, une petite saison sèche en août et une petite saison des pluies de septembre à novembre. La moyenne des précipitations est de 1200 mm environ sur les 20 dernières années, mais on constate de grandes irrégularités interannuelles. Ainsi, lors des deux années d'étude, la pluviométrie a dépassé de 13 % cette moyenne en 1985 et a été inférieure de 19 % en 1986.

LES SOLS. Ils correspondent dans leur majorité aux sols ferrugineux tropicaux (DELMAS, 1967) et se caractérisent par une texture très sableuse (60 à 80 %) et par la présence d'un horizon gravillonnaire de profondeur variable. Ils sont pauvres en matière organique (1 à 2,5%)

LES MILIEUX ETUDIÉS. Les parcelles d'étude sont situées d'une part sur la réserve de Lamto: savane non brûlée (protégée du feu de brousse depuis 25 ans), savane brûlée régulièrement et d'autre part sur le territoire d'une plantation mise en culture depuis environ 20 ans; cocoteraies, comprenant des parcelles "âgées" (1972) et "récentes" (1978), des cacaoyères (1978) et des pâturages.

LES METHODES. Des parcelles ont été disposées dans chacun des milieux, et divisées en 50 emplacements tirés au sort lors de chaque campagne, qui comprend l'échantillonnage de 5 carrés de fouille de 1/2 m². Ces carrés sont découpés en tranches de 5 ou 10 cm d'épaisseur, jusqu'à 60-70 cm de profondeur, selon une technique largement utilisée à Lamto pour l'étude de la faune du sol (JOSENS, 1972; LAVELLE, 1978).

RESULTATS

1 - Les populations

Les résultats sont résumés dans les tableaux 1 et 2, pour 3 dates d'échantillonnage: la grande saison sèche, la petite saison sèche et la fin de la saison des pluies. De manière générale, on constate un grand contraste entre les milieux selon les saisons: les effectifs et les biomasses étant maximum en fin de saison des pluies et minimum pendant la grande saison sèche. La petite saison sèche présente une situation intermédiaire.

Dans les milieux naturels, les termites sont relativement abondants dans le milieu protégé par rapport à la savane brûlée tous les ans. Le contraste est également moins grand entre les saisons dans ce milieu protégé: on relève un facteur 3 entre les abondances en saison sèche et en saison des pluies contre un facteur 15 en savane brûlée.

Dans les milieux anthropisés, les biotopes étudiés se caractérisent par une richesse relative de tous les milieux en populations de termites, ce qui est étonnant compte tenu de la simplification de ces écosystèmes, et même des traitements insecticides dans certains cas. Cependant, l'abondance de litière (les cacayères) et la présence d'une plante de couverture (cocotiers) tamponnent en quelque sorte le milieu et permettent à une population de termites de subsister.

Comparés à l'ensemble du peuplement de la macrofaune, les termites représentent de 70 à 95% des effectifs et de 5 à 30% des biomasses.

2 - Les groupes trophiques de termites

Il est possible de synthétiser les informations recueillies en regroupant les données selon les groupes trophiques: les Macrotermitinae ou termites champignonnistes, les fourrageurs et enfin les termites humivores. Les résultats sont exposés sur la figure 1, pour 3 milieux choisis comme exemple: la savane brûlée, la savane naturelle protégée du feu et les pâturages.

Trois faits se dégagent de cette figure. D'une part, les humivores sont dominants lorsque le milieu devient plus humide (saison des pluies). Ensuite, les fourrageurs jouent un faible rôle dans ces biotopes, excepté lors de la saison sèche en savane brûlée. Enfin, les Macrotermitinae dominent lorsque le milieu présente une litière abondante (la savane protégée comparée à la savane brûlée). Les pâturages, milieu très transformé, se caractérisent par une dominance générale des humivores, même en saison sèche.

Tableau 1

Populations de termites (nombres par m² +/- écart standard de la moyenne), selon les saisons, dans 6 biotopes différents.

	Grande Saison sèche	Petite Saison sèche	Fin de Saison des pluies
Savane brûlée	103,2 +/-54,9	505,2 +/-184,7	1535,2 +/-664,4
Savane non brûlée	987,8 +/-403,5	1304,6 +/-343,3	3010,4 +/-760,4
Cocotiers jeunes	442,4 +/-146,5	3854,4 +/-868,2	4890,0 +/-1586,5
Cocotiers âgés	293,6 +/-97,6	2516,4 +/-369,8	3056,8 +/-998,0
Pâturage	576,0 +/-136,8	3417,8 +/-695,4	2428,8 +/-317,4
Cacaoyère	656,4 +/-396,3	3217,6 +/-733,5	1319,2 +/-314,2

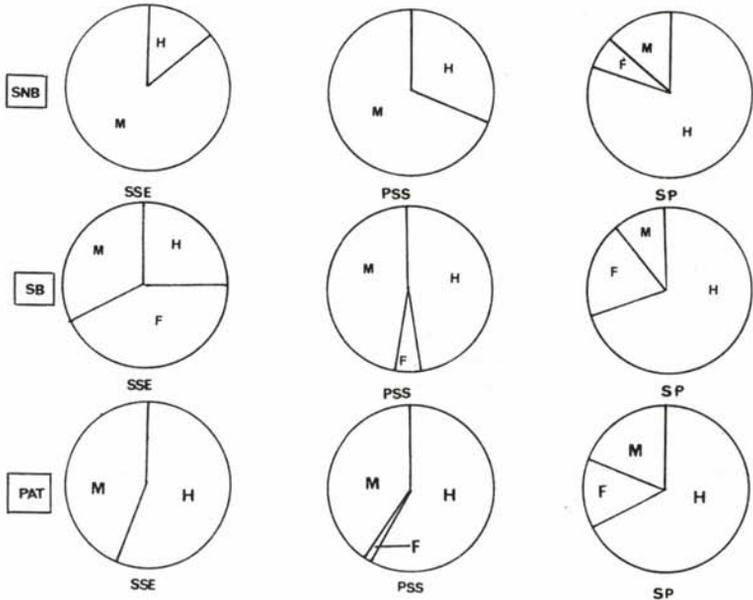
Tableau 2

Populations de termites (biomasses vivantes en g par m² +/- écart standard de la moyenne) dans 6 biotopes différents.

	Grande Saison sèche	Petite Saison sèche	Fin de Saison des pluies
Savane brûlée	0,32 +/-0,22	0,54 +/-0,20	1,86 +/-0,96
Savane non brûlée	1,27 +/-0,46	3,70 +/-0,80	5,70 +/-1,97
Cocotiers jeunes	0,91 +/-0,45	6,69 +/-1,95	9,07 +/-3,17
Cocotiers âgés	0,53 +/-0,16	3,29 +/-0,84	3,97 +/-1,30
Pâturage	0,98 +/-0,50	4,96 +/-1,47	3,69 +/-1,59
Cacaoyère	1,05 +/-0,70	5,56 +/-1,06	1,45 +/-0,32

Figure 1

Proportions des différents groupes trophiques de termites: (H = Humivores; M = Macrotermitinae; F = Fourrageurs;) selon les milieux: savane brûlée (SB), savane non brûlée (SNB), pâturage (PAT) et selon les saisons: SSE = grande saison sèche; PSS = petite saison sèche, SP = saison des pluies.



3 - Les groupes trophiques de la macrofaune

Les variations relatives entre les groupes trophiques de la macrofaune traduisent les modes de fonctionnement des systèmes de recyclage de la matière organique

Dans cette optique, nos résultats permettent une comparaison intéressante entre deux groupes dominants de cette macrofaune, les termites et les vers de terre. Il est possible de mettre en évidence une "opposition" entre les deux groupes selon les saisons. En d'autres termes, on retrouve à l'échelle de l'écosystème ce qui est connu à l'échelle d'un gradient climatique d'aridité croissante (LEPAGE, 1980, 1984): les vers de terre dominent lors de conditions très pluvieuses (humidité importante du sol, décomposition rapide du matériel végétal), et les termites dominent lorsque la saison sèche s'étend et que le milieu

devient plus sec. Cet "équilibre" correspond à des stratégies différentes de la croissance des populations et de leur exploitation du milieu:

- les vers de terre seraient plus "opportunistes", capables de coloniser plus rapidement les milieux, exploitant ainsi les sources de nourriture transitoires. Par contre, ces animaux sont fortement dépendants du climat et ne peuvent survivre à un accroissement de la saison sèche qu'en devenant quiescents;

- les termites, en revanche, peuvent pallier aux modifications du climat à l'aide de leur système social et de la constitution de réserves de nourriture permettant de survivre aux conditions défavorables, mais leurs déplacements sont limités en raison de leur structure sociale.

Cette opposition entre les deux groupes apparaît nettement sur la figure 2, qui montre la variation du rapport termites/vers de terre en fonction de la pluviométrie. On constate une dominance (en biomasse) des termites pour une pluviométrie mensuelle de 40 mm, et une dominance de plus en plus accentuée des vers de terre pour des pluviométries mensuelles supérieures à 57 mm. Il faut mettre à part le prélèvement de saison sèche (7,7 mm/mois), où les populations de la macrofaune sont très perturbées (il s'agit d'une saison sèche particulièrement drastique). Par contre, le milieu pâturage se distingue nettement des autres biotopes: les vers de terre y sont toujours dominants quelque soit la saison.

DISCUSSION

L'étude comparative de la faune du sol que nous avons entreprise se rapproche d'autres analyses effectuées dans d'autres écosystèmes (ATHIAS et al., 1974; ABE & WATANABE, 1983; LAVELLE & KOHLMANN, 1984). Cependant, notre approche comparative, entre saisons et biotopes, nous permet de tirer des conclusions originales quant à la répartition des groupes trophiques de la macrofaune et leur variation saisonnière selon les biotopes.

Les pâturages se révèlent un milieu très transformé, à cause de la présence du bétail et des plantes introduites. Paradoxalement, ce milieu est celui qui se distingue le plus de la savane naturelle: il se caractérise par une forte répartition des géophages, les vers de terre, qui dominent tout le peuplement et les autres groupes de la macrofaune et en particulier les termites.

L'étude a montré la prédominance des termites et des vers de terre, les premiers constituant l'essentiel des effectifs. Une opposition entre ces deux groupes a été mise

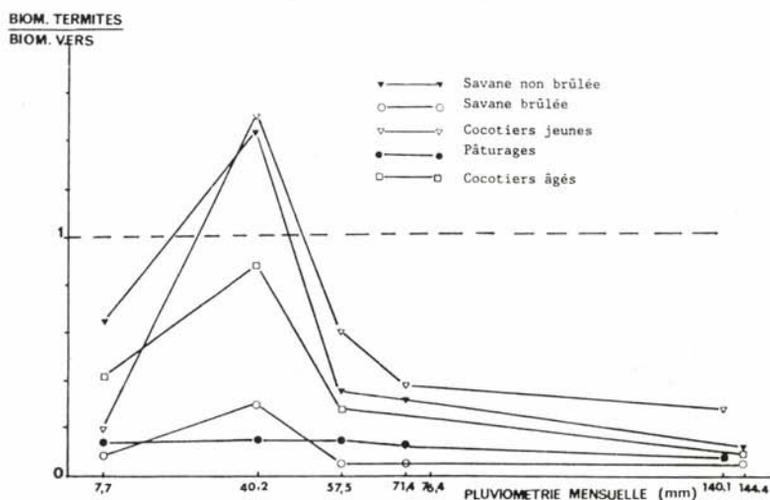
en évidence, reliée au facteur humidité du sol, et correspondant à des stratégies différentes des deux groupes dans l'exploitation du milieu et des ressources alimentaires.

A l'intérieur du groupe des termites, l'étude fait ressortir également une opposition entre les humivores (consommateurs de matière organique décomposée) et les champignonnistes (consommateurs de litière peu décomposée); les premiers dominants en saison des pluies, et les seconds en saison sèche.

Les éléments issus de ces recherches et les hypothèses formulées quant à la structure des peuplements et aux variations selon le milieu et la saison, constituent une première approche pouvant, à plus ou moins long terme, déboucher sur une manipulation de ces peuplements pour une meilleure gestion des ressources du sol dans ces écosystèmes (cf. SWIFT, 1984, 1987).

Figure 2

Variation du rapport en biomasses termites/vers de terre, dans les différents biotopes, en fonction de la pluviométrie mensuelle (mm)



REMERCIEMENTS: ce travail a pu être mené à bien grâce à l'aide d'un contrat UNESCO/MAB, d'une ATP "Pays en développement" et d'un appui logistique du laboratoire ECOTROP.

REFERENCES

- ABE, T. & WATANABE, H., 1983 .- Soil macrofauna in a subtropical rain forest and its adjacent cassava plantation in Okinawa - with special reference to the activity of termites. *Physiol. Ecol. Japan*, 10: 101-114.
- DELMAS, J., 1967 .- Recherches écologiques dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Premier aperçu sur les sols et leur valeur agronomique. *La Terre et la Vie*, 3: 216-227.
- JOSENS, G., 1972 .- Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Thèse ès Sciences, Bruxelles, 262 p.
- KOUASSI, P., 1987 .- Etude comparative de la macrofaune endogée d'écosystèmes guinéens naturels et transformés de Côte d'Ivoire. Thèse 3e cycle, Abidjan, 129 p.
- LAVELLE, P., 1978 .- Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse ès Sciences, Paris, 301 p.
- LAVELLE, P. & KOHLMANN, B., 1984 .- Etude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). *Pedobiologia*, 7: 377-393.
- LECORDIER, C. 1974 .- Le climat. In "Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). I. Les facteurs physiques du milieu", n° spécial, Bulletin de liaison des Chercheurs de Lamto; 45-103.
- LEPAGE, M., 1980 .- Données préliminaires sur les populations de termites du sous-système sol en zones guinéenne et soudanienne (Côte d'Ivoire). *Biologie-Ecologie médit.*, 7 (3): 185-186.
- LEPAGE, M., 1983 .- Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 4 (1): 65-87.
- SWIFT, M. J., 1984 .- Soil biological processes and tropical soil fertility. A proposal for a collaborative programme of research. *Biology International, special issue n° 5*, 38 p.
- SWIFT, M.J., 1987 .- Tropical Soil Biology and Fertility (TSBF). Inter-regional research planning workshop. *Biology International, special issue n° 14*, 52 p.

DYNAMIQUE ET REPARTITION DES TERMITIÈRES DE MACROTERMES
BELlicosus DANS UN BASSIN VERSANT EN ZONE SOUDANIENNE

par

M. LEPAGE⁽¹⁾ & Y. TANO⁽²⁾

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

(2) Lab. de Zoologie, Fac. des Sciences et Techniques, 04 BP 322
Abidjan 04, Côte d'Ivoire

RESUME: Les termitières épigées de Macrotermes bellicosus, à différents stades d'érosion, interviennent dans la dynamique d'une savane sud-soudanienne. L'étude montre une répartition préférentielle des nids selon la végétation ou le sol. Ces nids de Macrotermes sont importants par leur volume de terre remaniée apportée au dessus du sol et par leurs surfaces de base

MOTS CLES: Termites - Nids épigés - Macrotermes - savane soudanienne

SUMMARY: Macrotermes bellicosus epigeous mounds, at different stages of mound degradation, play a prominent role in the dynamics of the sudanian savanna studied. It was demonstrated vegetation and soil preferences in nests location. Macrotermes nests have a large action related to the volume of soil rehandled above the ground and to their basal area.

KEY WORDS: Termites - Epigeous nests - Macrotermes - Sudanian savanna

INTRODUCTION

L'étude a été réalisée dans un bassin versant de 150 ha en zone sud-soudanienne, au nord-ouest de la Côte d'Ivoire (8°28 N, 7°35 W). Cette savane fait l'objet de recherches pluridisciplinaires (pédologie, hydrologie, botanique).

Le milieu a été décrit dans une publication précédente (LEPAGE & TANO, 1986), ainsi que les raisons qui justifient la prise en compte des termites dans cet écosystème.

Ce travail s'intéresse plus particulièrement à l'espèce Macrotermes bellicosus (Macrotermitinae), dont l'action sur les sols, souvent prépondérante, a fait l'objet de nombreuses études (BOYER 1975 a & b; POMEROY,

1976). Nos recherches ont précisé l'importance des différents stades d'érosion de ces termitières dans les milieux définis par la végétation et le type de sol, afin de dégager les différents modes d'intervention des termites dans la dynamique du bassin versant.

METHODES D'ETUDE

La méthode de base a déjà été décrite par ailleurs (LEPAGE & TANO, 1986). Nous analyserons les résultats fournis par l'échantillonnage de 8 transects disposés selon les toposéquences du bassin versant et totalisant une longueur de 4 950 m sur 10 m de large (soit près de 5 ha au total). Ces transects sont découpés en unités de 25 m (n = 198), considérées, pour les besoins de l'analyse, comme homogènes en ce qui concerne les conditions du milieu (sols, végétation).

Les résultats ont été analysés en utilisant le programme ITCF.

RESULTATS ET DISCUSSION

1) Répartition des termitières selon les types de sol

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 1, en ce qui concerne les volumes des nids et leurs surfaces de base, calculées par portions de 25 x 10 m (soit 250 m²). Afin d'avoir une estimation par ha, il faut donc multiplier ces valeurs par 40.

Tableau 1

Répartition des volumes et des surfaces de base des nids de *Macrotermes bellicosus* selon les types de sols.
(+/- E.S. = erreur standard sur la moyenne)

TYPE DE SOL	1	2	3	4	5	6	7	8
n (unités)	18	25	43	68	39	33	9	3
Volumes (m ³ /250 m ²)	0,42	2,75	2,55	1,27	3,06	1,42	2,83	11,93
+/- E.S.	0,21	0,90	0,75	0,27	0,79	0,49	2,26	9,57
Surfaces (m ² /250 m ²)	5,09	12,03	11,66	8,46	13,56	6,20	6,96	39,09
+/- E.S.	2,48	4,08	2,25	1,73	2,73	1,70	4,86	23,32

(Types de sol: 1 = sol cuirassé de plateau; 2 = sol cuirassé de versant; 3 = sol ferrallitique induré; 4 = sol ferrallitique rouge; 5 = sol brun ferrugineux; 6 = sol jaune ferrugineux; 7 = sol sableux hydromorphe; 8 = sol argileux hydromorphe)

Les volumes calculés sont particulièrement importants sur certains types de sols: de 2 à 3 m³/250 m², et même plus de 11 m³ pour le sol argileux hydromorphe (mais le nombre d'unités est faible). Les surfaces de base indiquent le rôle joué par les termitières de Macrotermes dans les phénomènes d'érosion. De ce point de vue, on distingue les sols indurés de versant (sols 2 et 3), ainsi que les sols bruns ferrugineux. On remarque également la surface importante couverte sur sol argileux hydromorphe (plus de 39 m²/250 m², soit près de 16% de la surface).

2) Répartition des termitières selon la végétation

Les résultats sont rassemblés sur le tableau 2.

Tableau 2

Répartition des nids de Macrotermes selon la végétation (MVI = nids vivants; MMO = nids abandonnés; MVO = volume des nids (en m³); MSU = surfaces de base des nids (en m²)
(Moyennes +/- erreur standard sur la moyenne;
n = nombre d'unités de 250 m²)

VEGETATION	n	MVI	MMO	MVO	MSU
Champs cultivés	23	0,087 +/-0,052	0,91 +/-0,17	1,66 +/-0,53	6,73 +/-1,71
Jachères récentes	22	0,00	0,50 +/-0,16	1,12 +/-0,65	9,05 +/-4,17
Savanes herbeuses	5	0,00	0,20 +/-0,12	10,25 +/-6,49	24,28 +/-16,15
Savanes érodées	49	0,05 +/-0,01	1,06 +/-0,13	1,65 +/-0,36	8,09 +/-1,25
Savanes arbust.clares	18	0,00	0,69 +/-0,18	0,38 +/-0,15	4,07 +/-1,87
Savanes arbust.denses	73	0,02 +/-0,01	1,03 +/-0,10	3,46 +/-0,64	14,04 +/-2,15
Savanes boisées	11	0,36 +/-0,15	1,18 +/-0,33	1,02 +/-0,38	14,15 +/-4,96
Forêts galeries	12	0,04 +/-0,04	0,29 +/-0,22	1,45 +/-1,16	7,78 +/-5,73
Flanc de cuirasse	10	0,07 +/-0,07	0,50 +/-0,19	0,19 +/-0,09	1,09 +/-0,54
Plateau cuirassé	11	0,00	0,58 +/-0,16	0,89 +/-0,49	8,68 +/-4,13

Les nids vivants se rencontrent dans les milieux boisés (15 nids/ha). Les nids situés dans leurs champs sont tués par le paysan, ce qui a pour effet une érosion plus intense: 8 m²/1 m³ de nid dans les jachères, contre 4 m² dans les champs cultivés.

Les surfaces de base des nids sont très importantes en savane herbeuse (bas de pente): 24 m²/250 m², ainsi que dans les milieux boisés (abondance des nids, vivants et abandonnés), et sur le plateau cuirassé.

On peut estimer que les termitières de Macrotermes interviennent à trois niveaux dans la dynamique de ce bassin versant:

- Dans l'érosion de surface, surtout en milieu de versant, où les surfaces indurées sont importantes. Il serait intéressant d'entreprendre des expériences de simulation de pluie, par comparaison avec l'espèce Trinervitermes (JANEAU & VALENTIN, 1987). Cet effet d'érosion est particulièrement visible dans les jachères.

- Dans les remaniements de sol, en particulier sur plateau cuirassé, où les termites peuvent descendre très en profondeur et modifier les profils (E. FRITSCH, comm. pers.).

- Dans la canalisation des eaux de ruissellement, dans le cas des puissants édifices épigés de bas de pente. Ces monticules, d'origine termitique, sont remaniés par plusieurs espèces de termites et par toute la macrofaune du sol (dont les vers de terre).

REMERCIEMENTS: Ce travail a été réalisé grâce à un contrat UNESCO-MAB et une ATP-PVD du CNRS.

BIBLIOGRAPHIE

- BOYER, P., 1975 a .- Etude particulière de trois termitières de Bellicositermes et de leur action sur les sols tropicaux. Ann. Sc. Nat. Zoologie, Paris, 17, 12e série: 273-446.
- BOYER, P., 1975 b .- Les différents aspects de l'action des Bellicositermes sur les sols tropicaux. Ann. Sc. Nat. Zoologie, Paris, 17, 12e série: 447-504.
- JANEAU, J.L. & VALENTIN, C., 1987 .- Relations entre les termitières de Trinervitermes sp. et la surface du sol: réorganisations, ruissellement et érosion. Rev. Ecol. Biol. Sol, 24 (4): 637-647.
- LEPAGE, M. & TANO, Y., 1986 .- Les termitières épigées d'un bassin versant en zone soudanienne: premiers résultats obtenus. Actes Coll. Ins. Soc., 3: 133-142.
- POMEROY, D., 1976 .- Some effects of mound building termites on soils in Uganda. Ecol. Entom., 1:49-61.

ROLE DES TERMITES DANS DE JEUNES PLANTATIONS
D'EUCALYPTUS DU CAP-VERT (SENEGAL)

par

N.GUEYE⁽¹⁾ & M.LEPAGE⁽²⁾

(1) *Direction des Eaux et Forêts du Cap-Vert, B.P. 1831, Dakar - Hann, Sénégal*

(2) *Lab. d'Ecologie, E.N.S., 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05*

RESUME: Ce travail étudie l'influence des termites dans les plantations d'Eucalyptus de la presqu'île du Cap-Vert, en distinguant les cas de présence des attaques réelles. On montre l'influence essentielle de la méthode de plantation (soin apporté au jeune plant et préparation de la terre). La mesure du potentiel de sève permet de relier l'attaque par les termites à l'état physiologique du plant; cette attaque intervient lorsque le potentiel de base atteint -40 bars.

MOTS CLES: Termites - Eucalyptus - Consommation

SUMMARY: The influence of termites in young Eucalyptus plantations was studied in the Cap-Vert peninsula (Senegal). We distinguished harmless presence of termites on tree from a real harmful effect. The care taken in the plantation method has a great influence in the future good development of the young tree. The measure of the sap pressure can be related to the termite attack for values -40 bars and below. This clearly showed the influence of the tree physiological stage.

KEY WORDS: Termites - Eucalyptus - Consumption

INTRODUCTION

Cette étude a été entreprise à l'intérieur du périmètre de reboisement de Mbao (presqu'île du Cap-vert, longitude: 17°30'W).

Le climat de cette région est complexe à cause de l'influence conjointe de la mousson et des alizés et le climat de ces dernières années montre une tendance à l'aridité (MICHEL et al., 1969; DAVEAU et TOUPET, 1963).

Les pluies sont concentrées sur 3/4 mois, de juin à septembre (450 mm en 1985, 438 mm en 1986). On note l'importance de la rosée en saison sèche: 3,4 % de l'apport pluviométrique, soit 17,5 mm (selon COUREL, 1984). La température présente un maximum en octobre (35 °C) et un minimum en janvier (16 °C) et l'humidité relative reste élevée tout au long de l'année.

La végétation naturelle des sites étudiés est essentiellement de type soudano-sahélien. Les plantations artificielles sont à base d'Eucalyptus camaldulensis (Myrtacées), espèce à croissance rapide mais dont l'influence sur les sols est l'objet de controverses entre les auteurs (MENAGER, 1952; BERNHARD-REVERSAT, 1984; THIOMBIANO, 1984).

MATERIEL ET METHODES

Récoltes sur bois mort.

Nous avons utilisé des rondins d'Eucalyptus prélevés sur des branches vivantes sciées et passées à l'étuve. L'activité a été étudiée à 3 niveaux: en surface, à 40 cm et à 100 cm de profondeur, en saison sèche et en saison des pluies. Ces rondins sont laissés en place pendant 2 mois, après quoi ils sont prélevés et séchés afin d'estimer les quantités consommées. Les termites récoltants sont également recueillis et comptés.

Récoltes sur arbres vivants.

L'activité des termites sur des arbres en bon état végétatif a été étudiée dans une plantation d'Eucalyptus de 5 ans. Quatre quadrats de 60 plants chacun ont été délimités (2 en périphérie et 2 au centre de la parcelle) Les arbres sont suivis tous les 2 mois, et l'on relève leur hauteur, l'évolution de l'état végétatif, la présence de termites et la localisation de leur activité.

L'activité des termites sur les jeunes arbres a été suivie sur des plantations expérimentales d'Eucalyptus camaldulensis. Trois lots de 120 plants ont été mis en place. Ils diffèrent par leurs méthodes de plantation: usage de grands ou petits potets, application ou non d'un traitement anti-termite.

Enfin, pour déterminer la cause de l'attaque des plants par les termites, nous avons mesuré le potentiel de sève lors de 2 expériences (avril et juillet 1986). Pour cela, 45 jeunes plants ont été plantés et soumis à un dessèchement progressif volontaire. Les potentiels de sève sont périodiquement mesurés avec la bombe de SCHOLLANDER (SCHOLLANDER et al., 1965). Après la mesure de son potentiel minimum, le plant est extrait et examiné pour ses traces d'attaque par les termites.

RESULTATS

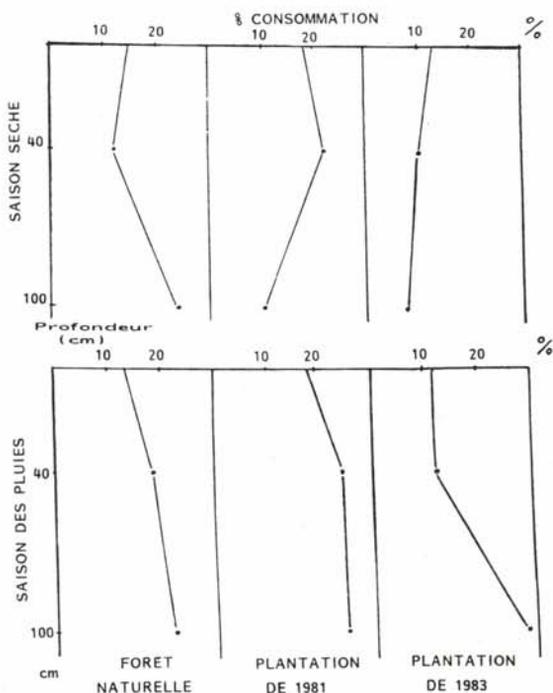
1. Activité de récolte de bois mort.

La récolte sur bois d'Eucalyptus camaldulensis montre d'importantes variations selon le site, la saison et la profondeur du sol (figure 1).

a) Selon le site: les consommations les plus faibles sont notées dans la plantation de 1983. Ceci est à mettre en relation avec l'état d'équilibre des populations de termites dans les milieux: la forêt naturelle renferme toutes les espèces, avec une dominance de Microtermes spp. et de Psammotermes hybostoma. Par contre, dans la jeune plantation de 1983, les populations dominantes sont des champignonnistes, moins efficaces sur le bois d'Eucalyptus. Dans la plantation de 1981, les lignivores sont dominants et se montrent très efficaces sur le bois d'Eucalyptus (notamment Microcerotermes spp.).

Figure 1

Consommation de bois mort par les termites sur des rondins d'Eucalyptus disposés à différentes profondeurs, selon les milieux et selon les saisons.



b) Selon la saison. Les consommations sont plus importantes en saison humide qu'en saison sèche, l'humidité étant indispensable à l'attaque du bois. Ainsi, certains auteurs indiquent que le bois doit avoir une humidité minimum de 20 % pour être attaqué.

c) Selon la profondeur du sol. Dans les sols sableux de la forêt naturelle, les niveaux profonds sont les plus propices aux récoltes à cause de leur meilleur taux d'humidité. Dans les jeunes plantations, ce schéma est inversé en raison de la présence d'une strate herbacée dense qui retient l'humidité des rosées.

2. Récoltes sur arbres vivants.

a) Récoltes sur des arbres sains.

Nos observations montrent que les termites ne se localisent que dans les parties mortes des arbres (anfractuosités, plaques d'écorces exfoliées) et la présence de termites peut fluctuer sur un même arbre, en rapport avec les facteurs climatiques. Ainsi l'humidification artificielle de 40 collets d'arbre a entraîné la présence de termites sur 35 d'entre eux. Cette présence s'est arrêtée lorsque les apports d'eau ont cessé.

Nous préférons utiliser le terme de "présence" pour qualifier ces cas presque inoffensifs. Le terme "d'attaque" devant être conservé pour les cas particuliers où les termites entreprennent des actions de consommation et de dégradation du matériel pouvant occasionner la mort du végétal.

b) Récolte sur les jeunes plants.

Le tableau 1 présente l'activité de récolte des termites sur de jeunes plants d'états végétatifs différents consécutifs aux méthodes de plantation.

L'analyse du tableau permet les observations suivantes:

- le mode de plantation influe fortement sur l'état végétatif des plants, caractérisé par les hauteurs moyennes et les pourcentages de mortalité;

- les attaques de termites augmentent en fonction du mauvais état végétatif des plants (cf. les résultats du lot 3);

- le meilleur résultat est obtenu dans le lot 2 qui conjugue l'utilisation de grands potets et un traitement anti-termite;

- l'action des termites se surajoute à d'autres facteurs, responsables du flétrissement préalable des plants (petits potets trop étroits pour une bonne croissance racinaire, mauvaise plantation, sécheresse). Cette action des termites se traduit alors par la consommation d'une partie des racines ou du collet.

Tableau 1.

Action des termites dans de jeunes plantations
expérimentales de 15 mois,
en fonction de la méthode de plantation

TRAITEMENTS	HAUTEURS (cm)	% ATTAQUES	% MORTALITE
LOT 1	258,8	17,5	9,1
LOT 2	300,6	6,6	5,0
LOT 3	223,4	36,6	25,8

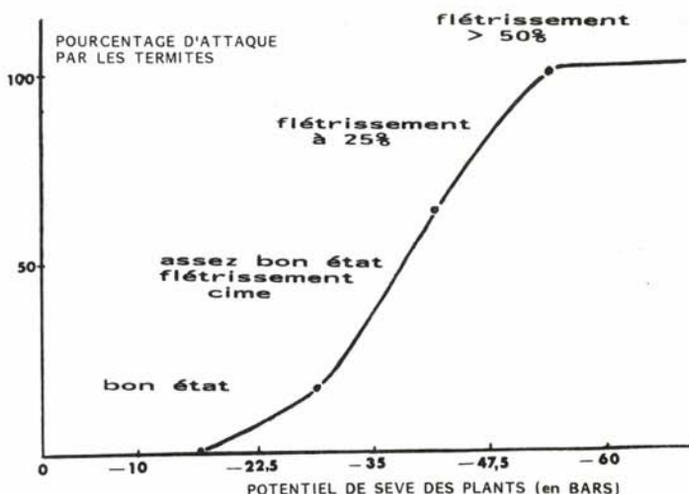
LOT 1: grands potets, pas de traitement anti-termite;
LOT 2: grands potets, traitement anti-termite;
LOT 3: petits potets, traitement anti-termite.

c) Mesure du potentiel de sève des plants.

La figure 2 résume les relations obtenues entre les potentiels de sève et les attaques constatées par les termites.

Figure 2

Relation entre les pourcentages d'attaque par les termites
et le potentiel de sève des plants



On constate que:

- la valeur du potentiel de sève correspond à l'état physiologique du plant;
- le pourcentage d'attaque par les termites augmente avec le degré de fanaison des plants;
- les attaques de termites sont constatées à partir des valeurs de potentiel égales à - 40 bars et dès que celles-ci atteignent - 50 / - 60 bars, le pourcentage d'attaque augmente pour atteindre 100 %. Ces attaques constituent la cause ultime de la mortalité des plants dont le système racinaire est sérieusement consommé.

DISCUSSION

Notre étude montre que l'action des termites est généralement sans effet nocif sur les arbres sains mais constitue un danger réel pour les jeunes plants nouvellement mis en place. Microtermes sp. est en effet le principal responsable des fortes mortalités enregistrées au cours de la première année de plantation.

De nombreux auteurs avaient aussi constaté que l'attaque réelle par les termites n'intervenait que lorsque les plants sont déjà affaiblis (CHATTERJEE & SINGH, 1967; SEBASTIAN & SUBRAMANIA, 1963).

Les plantations expérimentales montrent que la meilleure forme de lutte contre les termites consiste essentiellement à renforcer l'état végétatif des jeunes plants, par l'amélioration des techniques de plantation: usage de grands potets avec ameublissement du sol sous-jacent et traitement anti-termite préventif, et l'adjonction d'amendement organique sur sol pauvre. HARRIS (1966) avait déjà retenu les facteurs écologiques comme causes premières de l'affaiblissement des plants. L'effet bénéfique de traitements qui renforcent la vigueur des arbres avait été souligné par d'autres auteurs (COOLING, 1962; SANDS, 1962; BROWN, 1965).

REMERCIEMENTS: Ce travail a été réalisé grâce à l'appui de l'ORSTOM et des Eaux et Forêts du Cap-Vert.

BIBLIOGRAPHIE

- AGBOGBA, C. et ROY-NOEL, 1982 .- L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-vert, cas du parc forestier de Hann sur dunes ogoloiennes; bull.I.F.A.N, 44, ser. A, 3-4 : 341-364.
- BERNHARD-REVERSAT, 1982 .- Décomposition et incorporation à la matière organique du sol de la litière d'Eucalyptus et de quelques autres espèces. Programme Parfob, CNRF (ISRA) Sénégal 1982, 31 p.
- BERNHARD-REVERSAT, 1984 .- Etude de facteurs d'évolution du sol sous Eucalyptus camaldulensis et sous quelques autres essences au Sénégal. Rapport de synthèse, ORSTOM, Dakar, 66 p.
- BROWN, K.W., 1965 .- Termite control research in Uganda, with particular reference to the control of attacks in Eucalyptus plantations. East. Afr. Forest J., 31: 218-223.
- CHATTERJEE, P.N. & SINGH, P., 1967 .- Preliminary observations on die-back and termite attack in Eucalyptus (1-3 year old) in New Forest Plantation. Proc. All-India Symp. Fast Growing Tree Species, Dehra Dun: 1-2.
- COOLING, E.N., 1962 .- Progress in control of termites in Northern Rhodesian plantations. 8th British Commonwealth For. Conf., East Africa, 13 p.
- COUREL, M.F., 1984 .- Etude de l'évolution récente des milieux sahéliens à partir des mesures fournies par les satellites. Thèse de Doctorat d'Etat, Univer. Paris I, 407 p.
- DAVEAU, S. & TOUPET, C., 1963 .- Anciens terroirs Garanga. Bull. IFAN, sér. B, 25 (2): 193-214.
- MASSON, H., 1948 .- Condensations atmosphériques non enregistrables au pluviomètre. Bull. IFAN, 10 : 1-181, 10 fig., 6 photo.
- MICHEL, P., NAEGELE, A. et TOUPET, C., 1969. - Contribution à l'étude biologique du Sénégal septentrional. Bull. I.F.A.N., 31 (3) : 756-839.
- ROY-NOEL, 1982 .- L'attaque des arbres par les termites dans la Presqu'île du Cap-vert (Sénégal); cas du reboisement de Mbao. Bull. IFAN, 44 (1-2) : 115-146.

- ROY-NOEL et WANE, C., 1977 .- L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-vert (Sénégal). Bull. IFAN, 39 (1) : 124-141.
- SANDS, W.A., 1962 .- The evaluation of insecticides as soil and mound poisons against termites in agriculture and forestry in West Africa. Bull. Entomol. Res., 53 (1): 179-192.
- SCHOLLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., EDDA, D.B. et HEMMINGSEN, E.A., 1965 .- Sap pressure in vascular plants. Science, 148 : 339-345.
- SEBASTIAN, V.O. & SUBRAMANIA, K.N., 1963 .- Observations on the role of termites and fungi in the die-back of Eucalyptus. Southern For. Rangers College Mag., Coimbatore, 39: 21-24.
- THIOMBIANO, L., 1984 .- Première approche de l'influence du reboisement en Eucalyptus camaldulensis sur des sols de Gonsé (Haute-Volta). Thèse 3^ocycle, Univ. Aix-Marseille III, 142 p.

LE GÉSIER OU PROVENTRICULE DE CRYPTOCERCUS
PUNCTULATUS SCUDDER ET LA PHYLOGENIE DES BLATTARIA

par

P. DELEPORTE (1), D. LEBRUN (2) & A. LEQUET (2)

- (1) U.A. 373 CNRS (Dir. J.Y. Gautier), Station Biologique de Paimpont, Univ. Rennes I.
(2) Lab. d'Endocrinologie des Insectes Sociaux, Univ. de Nantes, U.F.R. Sciences, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03

Résumé. Des traits caractéristiques du gésier de Cryptocercus punctulatus sont révélés par la Microscopie électronique à balayage. L'armature sclérifiée antérieure comprend 96 éléments répartis en 5 types d'éléments ; 48 sont des plaques sclérifiées bien individualisées, encadrées d'éléments constitués par de simples lames cuticulaires frangées. La zone des pulvilli leur fait suite, postérieurement. Les plaques principales ou pièces primaires (I) portent des dents, en forme de lame triangulaire creusée d'une gouttière ; les pulvilli principaux développent deux zones sclérifiées, formant les denticules supérieur et inférieur. De même, la cuticule valvulaire porte antérieurement une couronne de 6 forts denticules. Des éléments périphériques portent à l'apex de petites excroissances, confirmant l'existence de la symétrie bilatérale. Le gésier de Cryptocercus punctulatus apparaît plus complexe et plus diversifié que celui des Isoptères qui a conservé une symétrie radiale. Cette étude comparative apporte des arguments en faveur de l'appartenance de Cryptocercus punctulatus au phylum des Blattaria.

Mots-clés. Proventricule - Cryptocercus punctulatus - Mastotermes darwiniensis - Phylogénèse - Isoptères - Blattaria.

Summary. The proventriculus of Cryptocercus punctulatus (Blattaria) shows specific features. Its sclerotized armature is made of 96 elements, the half of which are long and narrow well-individualized plates - Behind them, six membranous well-developed pulvilli fill the lumen. Principal plates (primary pieces) project a strong blade-shaped tooth. Primary pulvilli bear two denticles, a third series of denticles are situated on valvular zone. Besides, bilateral symmetry is confirmed from the observation of primary pieces projecting and anterior margin of the gizzard. Cryptocercus punctulatus proventriculus appears more complex and more diversified than termites'. This argues in favor of the phyletic position of this roach among the Blattaria.

Key words. Proventriculus - Cryptocercus punctulatus - Mastotermes darwiniensis - Isoptera Blattaria - Phyletic evaluation.

Le gésier ou proventricule de Cryptocercus punctulatus est présenté dans le cadre d'une étude comparative portant d'une part sur les Termites xylophages et d'autre part sur les Blattaria et plus précisément sur les Blattellidae et Blattidae.

L'étude morphologique a été abordée par Mc Kittrick (1) qui en a défini les structures principales. Dans le gésier, les plis de la paroi interne différencient des éléments cuticulaires permettant la dilacération et la progression de la nourriture. Dans la région antérieure, les éléments cuticulaires sclérifiés forment une puissante armature. Ils sont suivis par une zone de renflements cuticulaires membraneux appelés pulvilli, elle-même prolongée par les plis de la valvule stomodéale.

La Microscopie électronique à balayage nous a permis une étude plus précise traduisant la complexité et l'originalité de cet organe chez Cryptocercus punctulatus.

I - Le gésier de Cryptocercus punctulatus

A - L'armature antérieure

Prolongement naturel du jabot, cette zone sub-cylindrique comporte 96 éléments cuticulaires périphériques plus ou moins sclérifiés disposés en alternance selon une symétrie d'ordre 6.

On distingue 5 types différents d'éléments :

6 de type I (pièces primaires), portant des dents bien développées.

6 de type II, inermes et moins développés

12 de type III, également inermes et ressemblant au type II par leurs structures cuticulaires

24 de type IV, aux structures superficielles légèrement différentes des précédents et dotés de franges latérales et étagées propres à ce type d'élément.

48 de type V, représentés par une simple lame de franges cuticulaires s'intercalant entre chacun des 48 éléments précédents.

B - Zone des pulvilli

La zone faisant suite à l'armature comporte classiquement 6 pulvilli principaux bien développés qui obturent la lumière du gésier et commandent

le transit alimentaire vers l'aval du tube digestif. Entre les pulvilli principaux, on distingue 6 pulvilli secondaires très réduits.

II - Particularités morphologiques du gésier de *Cryptocercus punctulatus*

Son originalité réside dans la disposition de ses apophyses en 4 niveaux superposés, comportant :

- a) 6 dents sur les pièces primaires
- b) 6 denticules situés à la partie supérieure des pulvilli
- c) 6 denticules à la partie inférieure des pulvilli
- d) 6 denticules appartenant aux plis valvulaires

Les dents sont bien développées. Elles se présentent sous la forme d'une lame verticale, sensiblement triangulaire, dont la partie inférieure comporte une gouttière en relation avec le denticule prolongeant la partie supérieure des pulvilli. Ce dernier est conique, allongé, relativement grêle, contrairement au denticule inférieur mieux individualisé et de forme lancéolée. Les denticules valvulaires sont situés en arrière des pulvilli ; ils sont bien développés, coniques et massifs.

III - Bilatéralité de la symétrie

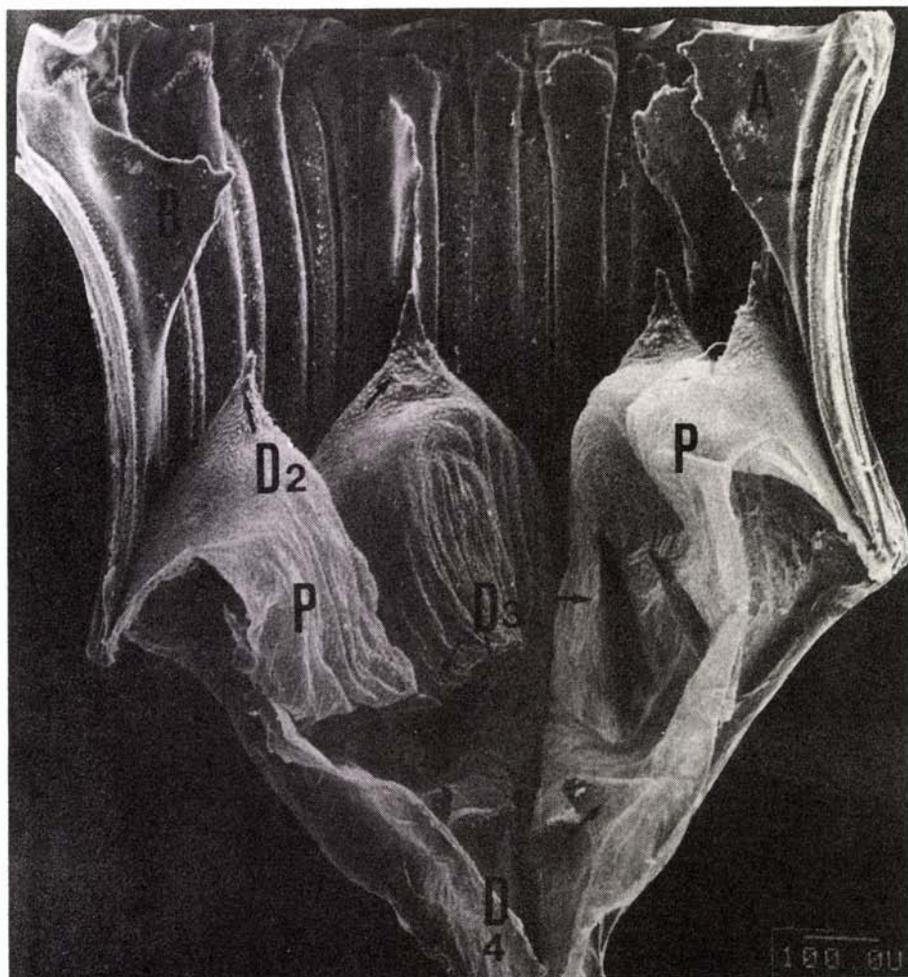
Ce caractère propre aux *Blattaria*, repose essentiellement sur la notion de "dent recouverte et dent recouvrante" c'est-à-dire sur le niveau d'insertion de ces deux dents, opposées, qui déterminent l'axe de symétrie du gésier.

C'est le cas chez *Cryptocercus punctulatus* mais le phénomène est peu accusé car il n'y a pas de chevauchement véritable. Cependant, la morphologie de ces deux dents est suffisamment constante pour permettre leur identification.

Le microscope électronique à balayage apporte un critère supplémentaire de bilatéralité. Il s'agit d'excroissances tuberculées, observables à la partie supérieure d'éléments périphériques, situées de part et d'autre de la dent recouverte ; ces expansions occupent de façon significative le 1/6 de la périphérie du gésier.

IV - Conclusion

Le gésier de *Cryptocercus punctulatus* présente un plan d'organisation comparable à celui des Termites inférieurs xylophages (2)(3) mais il s'en distingue par une plus grande complexité et par l'apparition d'une symé-



CRYPTOCERCUS PUNCTULATUS

-Coupe de l'armature d'un gésier, selon le plan de symétrie de cet organe.

A - Dent recouvrante.

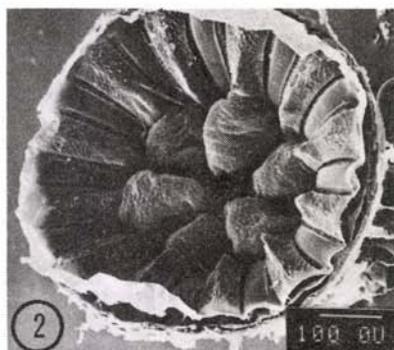
B - Dent recouverte.

D2- Denticules supérieurs des pulvilli.

D3- Denticules inférieurs des pulvilli.

D4- Denticules valvulaires.

P - Pulvilli.



- 1 - Gésier de CRYPTOCERCUS PUNCTULATUS
- Organisation des éléments périphériques.
- 2 - Gésier de MASTOTERMES DARWINIENSIS (coupe transversale)
- 3 - Gésier de BLATTELLA GERMANICA (coupe transversale).

trie bilatérale, cette dernière étant fondamentalement la règle chez les Blattaria. Ce dernier trait éloigne Cryptocercus punctulatus de tous les Termites, dont le gésier possède une symétrie radiale. Celle-ci s'observe chez Mastotermes darwiniensis, en dépit des caractères blattoïdes propres à ce termite. Si l'on considère le gésier simple à symétrie radiale des Termites comme une forme archaïque, le gésier complexe à symétrie bilatérale de Cryptocercus annonce celui des Blattaria où la symétrie bilatérale s'affirme généralement, notamment au niveau des pièces principales qui portent de véritables dents, aux ornements souvent remarquables. Cette interprétation apporte des arguments en faveur d'une position phylétique de Cryptocercus chez les Blattaria et non chez les Isoptera (4).

REFERENCES

- (1) Mc KITTRICK., 1964. - Evolutionary studies of cockroaches. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem., N°389.
- (2) 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.
- (3) LEBRUN D. et LEQUET A., 1985. - Relations entre le régime alimentaire et la structure du gésier des Termites. Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France, N.S., 7, 126-139.
- (4) SEELINGER G. et SEELINGER U., 1983. - On the social organisation, alarm and fighting in the primitive cockroach, Cryptocercus punctulatus Scudder. Z. Tierpsychol., 61, 315-333.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement les Dr. J.R.J. French (Australie), D.E. Mullins (Etats-Unis) ainsi que M.M. C. Noirot et R. Brossut qui nous ont procuré Cryptocercus punctulatus et Mastotermes darwiniensis.

LES NEURORECEPTEURS ANTENNAIRES DES CASTES
DU TERMITE A COU JAUNE, KALOTERMES FLAVICOLLIS FABR.
(ISOPTERA : KALOTERMITIDAE)

par

M.J.FAUCHEUX & D.LEBRUN

*Lab. d'Endocrinologie des Insectes Sociaux , U.F.R. Sciences.
2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03*

Résumé. Le nombre total des sensilles antennaires des castes croît avec le nombre de segments antennaires. Le nombre des sensilles mécanoréceptrices est plus grand chez le soldat que chez la nymphe ($P < 10^{-3}$). Le nombre des sensilles chimioréceptrices est significativement plus élevé chez l'imago ailée femelle que chez le mâle ($P < 10^{-3}$).

Mots-clés. Sensilles - Antennes - Castes - Kalotermes flavicollis - Isoptères.

Summary. Antennal sensilla of Kalotermes flavicollis Fabr. (Isoptera)

The total number of antennal sensilla increases with the number of antennal segments. Soldier antennae have always more mechanoreceptors than those of nymphs. Females have a significantly greater number of chemoreceptors than males ($P < 10^{-3}$).

Key- words. Sensilla - Antennae - castes - Kalotermes flavicollis - Isoptera.

Une récente étude, réalisée à l'aide du microscope électronique à balayage, a mis en évidence 8 types de sensilles antennaires chez l'imago femelle de Kalotermes flavicollis (1) : les sensilles chétiformes mécanoréceptrices, les sensilles trichoïdes T1 proprioréceptrices, T2 probablement olfactives, T3 probablement gustatives, les sensilles basiconiques longues B1 et courtes B2 olfactives, les sensilles coelo-

coniques olfactives et les sensilles campaniformes mécanoréceptrices.

Nous avons comparé l'équipement sensoriel des castes chez la larve à 14 segments antennaires, la nymphe à longs fourreaux alaires (15 segments), le soldat (15 segments), l'imago mâle ailée (17 segments) et l'imago femelle ailée (17 segments).

Les mêmes types de sensilles existent chez toutes les castes mais les nombres de chaque type varient selon les castes. Les valeurs moyennes basées sur l'observation de 5 individus de chaque caste sont les suivantes (tableau)

Castes	Sensilles mécanoréceptrices (M)			Sensilles chimioréceptrices (C)			M+C
	N	test "t"	%	N	test "t"	%	
Larve	101 ± 4,6	} P < 10 ⁻³	22,3	516 ± 10,7	} NS	77,7	664
Nymphe	160 ± 3,2		13,7	1007 ± 21,8		86,3	1167
Soldat	196 ± 2,7	} NS	16,5	989 ± 11,5	} P < 10 ⁻³	83,5	1185
Imago ♂	254 ± 6,4		18,6	1110 ± 32,3		81,4	1364
Imago ♀	237 ± 12,1		16,5	1201 ± 27,9		83,5	1438

Comparaison numérique des sensilles antennaires des castes. Sensilles mécanoréceptrices = chétiformes + trichoïdes type 1 + campaniformes; Sensilles chimioréceptrices = trichoïdes type 2 et 3 + basiconiques + coeloconiques. N = nombre moyen ± écart-type. Comparaison par le test t de Student : NS, différence non significative; P, niveau de signification.

Le nombre total de sensilles croît avec le nombre de segments antennaires. Les différences entre les nombres des sensilles chimioréceptrices de la nymphe et du soldat ne sont pas significatives mais celles existant entre les sensilles mécanoréceptrices le sont. Les nombres des sensilles chimioréceptrices diffèrent d'une manière significative entre l'imago mâle et l'imago femelle au profit de cette dernière.

Le renforcement du nombre des sensilles tactiles chez le soldat par rapport à la nymphe traduirait l'importance des contacts antennaires dans le comportement singulier de cette caste (défense, dépendance trophique) (2). Le nombre de chimiorécepteurs plus élevé chez la femelle indiquerait une perception plus vaste, chez cette dernière, des stimuli chimiques.

REFERENCES

- (1) FAUCHEUX, M.J. 1984. Bull. Soc. Sc. nat. Ouest Fr. (NS). 6 : 9-19.
- (2) GRASSÉ, P.P. 1986. Comportement, Socialité, Ecologie, Termitologia T. III, Masson, Edit. Paris.

LES FOURMIS DES BOIS - AUXILLIARES PRECIEUX DE
NOS FORETS (FILM)

par

H. BARTH (1) & D. CHERIX (2)

(1) Barth-Film, Baltringerstrasse 14, 7951 Sulmingen, Allemagne

(2) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse

Le producteur et réalisateur du film (HB) ainsi que le conseiller scientifique (DC) ont poursuivi 2 buts lors de la réalisation de ce film de 45 minutes. Le premier consistait à montrer le cycle de développement complet des individus, de l'oeuf à l'individu adulte (ouvrière et sexués), le second s'efforçant d'illustrer quelques aspects de l'écologie des espèces du groupe Formica rufa à la lumière des recherches entreprises sur ces espèces (voir CHERIX 1986, 1987).

Il a fallu 3 ans (1983-1986) pour réaliser ce film qui a été tourné en grande partie dans le Jura vaudois (Suisse) où le second auteur travaille depuis une dizaine d'années sur une super colonie de Formica lugubris Zett. comprenant environ 1200 fourmilières reliées entre elles. Les autres scènes ont été tournées en Allemagne (Biberach/Riss) avec Formica polyctena Foerst. .

Le film comprend 3 parties; après une brève introduction sur les fourmis des bois et leur habitation, nous pénétrons à l'intérieur de la fourmilière avant le réveil printanier pour découvrir les galeries et les fourmis encore non actives. Puis nous assistons au réveil printanier à la surface de la fourmilière ainsi qu'à l'apparition des reines (dans les sociétés polygynes). Elles viennent se réchauffer avant de descendre à l'intérieur de la fourmilière pour pondre les premiers oeufs de la saison qui se développeront pour donner les individus sexués. Afin de suivre la ponte d'une reine et le développement du couvain 2 techniques ont été utilisées. La première a consisté à couper une fourmilière en deux depuis le sommet du dôme. Puis un montage particulier (tente noire, chauffage et utilisation de fibres optiques) a été construit afin de pouvoir filmer ce qui se passe réellement à l'intérieur du nid sans perturber la demi-fourmilière restante. A l'aide d'un objectif très particulier, spécialement construit pour ce genre d'application (macro zoom avec netteté constante) il a été possible de suivre le développement du couvain. Toutefois, pour certaines scènes, nous avons dû recourir à l'utilisation d'un "formicarium", notamment pour l'émergence des jeunes sexués. Par la suite nous revenons à la surface de la fourmilière pour suivre ces jeunes sexués (mâles et femelles) et découvrir pour la première fois que les jeunes reines ailées pratiquent une sorte de danse nuptiale en rabattant par à coup leur abdomen, ce qui a pour effet, selon toute vraisemblance, de libérer certaines phéromones attirant les mâles. D'autres expériences réalisées sur F. lugubris (R. ROSENGREN, D. CHAUTEMS, W. FORTELIUS et D. CHERIX, non publié) semblent indiquer que les jeunes femelles ailées sont capables d'attirer les mâles dans un rayon de 2 mètres.

La 2ème partie du film est consacrée aux ouvrières du service extérieur chargées de la récolte de matériel de construction et de la nourriture. La chasse et la récolte des proies permettent de réaliser l'importance des fourmis des bois dans l'écosystème forestier, car rares sont les espèces pouvant échapper aux fourrageuses. Une scène permet de voir en détail la façon dont les chenilles du Lymantria dispar (Lepidoptera, Lymantridae) sont réduites à l'impuissance et ramenées à la fourmilière. Un autre aspect non moins important réside dans la récolte du miellat auprès des pucerons. Différentes colonies de pucerons du genre Cinara inféodé aux épicéas ont pu être filmées et dans le cas particulier de Formica lugubris (voir CHERIX, 1987) on peut

assister à la prédation de pucerons par les fourmis. Il s'agit d'un fait assez particulier puisque souvent on admet que les fourmis protègent leurs colonies de pucerons. Enfin cette partie se termine par quelques scènes relatives au transport de graines et à la construction d'une nouvelle fourmilière (avec notamment le transport d'ouvrières et de reines) ainsi que quelques vues générales de la super-colonie de *E. lugubris* comme une clairière où l'on découvre d'un seul coup d'oeil plus de 12 fourmilières reliées entre elles.

La dernière partie du film se préoccupe des menaces qui pèsent sur ce groupe d'espèces ainsi que des méthodes de protection pratiquées en Allemagne.

Fiche technique

- Film 16 mm, couleur, son magnétique
- Durée 45 minutes
- Texte français de D. Chérix, dit par Pascal-Arthur Gonet (Lausanne)
- Réalisation : H. Barth/Barth Film

Remerciements

La réalisation de ce film a été rendue possible grâce au support financier de l'Institut für Film und Bild in Wissenschaft (FWU) à Munich et la chaîne de télévision bavaroise.

Bibliographie

BARTH, H et CHERIX, D 1987. Red wood ants - hard workers of the forest. In *Chemistry and Biology of Social Insects* : 606-607. J. Eder & H. Rembold (ed), Verlag J. Peperny, München , 757 pages.

CHÉRIX, D. 1986. Les Fourmis des bois ou fourmis rouges. Atlas visuels, Payot, Lausanne, série "comment vivent-ils ?" volume 15, 64 pages.

CHÉRIX , D. 1987. Relation between diet and polyethism in *Formica* colonies. *Experientia Supplementum* vol 54 : *From individual to collective behaviour in social insects* (Les Treilles workshop): 93-115. J. M. Pasteels & J.L. Deneubourg (ed), Birkhäuser Verlag Basel, 433 pages.

FOURMIS LEPTOTHORAX HOTES INTERMEDIAIRES
DE CESTODES D'OISEAUX

par

L.PLATEAUX (1) & L.PERU (2)

(1) Lab. d'Evolution des Etres Organisés, 105 Bd Raspail, 75006 Paris

(2) Musée des Sciences Naturelles, 2 rue Marcel Proust, 45000 Orléans

RESUME: Les nids de *Leptothorax* récoltés dans la nature en forêt contiennent parfois des individus différents des autres et infestés par un parasite Cestode au stade cysticercoïde. Les Fourmis parasitées sont jaunes et non jaunes roussâtres à bande brun noir; elles ont une taille moyenne plus petite que celle des normales et comprennent une faible proportion de reines et une forte proportion d'intercastes. Ces Fourmis manifestent un comportement sédentaire au nid et solliciteur, tel que, dans des trophallaxies fréquentes, elles sont receveuses et non donneuses. Le Cestode, *Anomotaenia brevis*, est parasite d'Oiseaux Piciformes, notamment du Pic Epeiche, et utilise la Fourmi comme hôte intermédiaire. Le cycle de ce Cestode a été réalisé avec des Cailles où ont été obtenus des Vers adultes. Le dernier proglottis de ces Vers a servi à infester des larves de *Leptothorax* qui l'ont dévoré et sont devenues ensuite des Fourmis jaunes parasitées.

MOTS CLES: Comportement, cycle parasitaire, modifications parasitaires, trophallaxie.

SUMMARY: LEPTOTHORAX ANTS AS INTERMEDIATE HOSTS OF CESTODA OF BIRDS. The nests of *Leptothorax*, collected in forests, sometimes contain particular individuals, which are infested by a parasite Cestoda at the cysticercoïd stage. The parasitized ants are yellow instead of reddish yellow with dark brown bands. Their average size is smaller than that of normal worker; the parasitized ants include a small proportion of queens and much more intercasts. These ants stay in the nest and solicit food by frequent trophallaxis, in which they are receivers and not givers. The Cestoda, *Anomotaenia brevis*, is a parasite of birds Piciformes, especially of the great spotted woodpecker, and use the ant as an intermediate host. The cycle of the Cestoda was realized with quails in which adult worms has been obtained. The last proglottis of these worms have been used to infest larvae of *Leptothorax* which devoured it and then became yellow parasitized ants.

KEY WORDS: behaviour, parasitic cycle, parasitical modification, trophallaxis.

Les Fourmis du genre *Leptothorax* sont des espèces très communes des forêts humides de France. Celles présentées ici, les *Leptothorax nylanderii*, sont jaunes roussâtres, avec une bande noire sur l'abdomen. Elles installent leurs nids dans les cavités des branches tombées au sol, ou au pied des arbres. Ici, élevées en laboratoire dans des chambres en verre, elles forment des colonies monogynes de quelques dizaines d'individus. Elles sont de petite taille: 2 à 3 mm. Les mâles, qui proviennent d'oeufs parthénogénétiques, sont noirs.

On remarque dans certains nids des Fourmis très différentes des autres: elles sont jaunes d'or et plus petites. Sur une société de 200 Fourmis, trouvée en forêt, on peut compter en moyenne une dizaine d'individus de ce type; les ouvrières ont une taille de 2 mm. environ; leurs pattes sont plus courtes, la tête et les yeux plus petits et le pétiote plus gros, surtout chez les intercastes - assez nombreux - qui correspondent à des reines sous alimentées. On trouve parfois des reines jaunes d'or, mais elles sont rares. Ces Fourmis jaunes se tiennent de préférence sur le couvain, en sollicitant les régurgitations des larves. Inactives, elles ne sortent presque jamais du nid. Isolées, elles ne vont guère chercher de nourriture et ne nourrissent pas les larves. Remises en présence des autres ouvrières, elles les sollicitent immédiatement, à l'aide de leurs antennes, pour une trophallaxie. Ces Fourmis semblent bien tolérées dans la société; les échanges trophallactiques et les toilettes réciproques sont fréquents. Mais, elles peuvent être aussi victimes d'agressions de la part des ouvrières normales du nid: les mutilations de pattes en témoignent.

Ces Fourmis jaunes pourraient être considérées comme une nouvelle espèce, parasite de *Leptothorax*. Cependant, maintenues en élevage, elles se montrent incapables de se reproduire et de pondre. La dissection d'une ouvrière jaune montre des ovaires peu développés. Par contre, on distingue des masses blanchâtres, plus petites qu'un oeuf, de 0,25 mm. environ, attachées au gésier.

L'observation au microscope montre que chaque masse est en fait un endoparasite, la larve cysticercoïde du Cestode *Anomotaenia brevis*, enrobée dans un kyste. Leur nombre, pour une même Fourmi, peut varier de un à plus de 40. On distingue à l'intérieur du cysticercoïde une

couronne de crochets caractéristique de l'espèce, couronne qui entoure l'extrémité d'un rostre invaginé. Les crochets serviront à l'implantation du parasite dans son hôte définitif, par exemple un Pic Epeiche, connu comme hôte d'*Anomotaenia brevis* et prédateur de *Leptothorax*.

Lorsque la Fourmi est dévorée par un Pic, le parasite est libéré dans le tube digestif de l'oiseau, il se contracte violemment et finit par dévagner son rostre et par s'extirper de son kyste. Il trouvera à se fixer parmi les papilles de la paroi de l'anse duodénale, en utilisant la couronne de crochets et les ventouses de son rostre.

L'élevage du Cestode, réalisé en laboratoire à partir de la Caille comme hôte, permet de suivre l'évolution du parasite; il est prélevé ici dans l'anse duodénale de la Caille. *Anomotaenia brevis* est un petit Cestode de 3 à 4 mm. de long; ses derniers segments, remplis d'oeufs embryonnés, sont libérés avec les déjections de l'oiseau, où parfois les Fourmis viennent chercher de la nourriture pour leurs larves. Pour réaliser le cycle du parasite, on prélève le dernier segment, on l'administre à une larve comme le ferait une ouvrière; les oeufs du Cestode éclosent dans le tube digestif de la larve. Les cysticercoïdes achèvent leur développement durant la nymphose de la Fourmi, par un détournement métabolique à leur profit. La présence du parasite durant les métamorphoses modifie la pigmentation normale et réduit le développement des pattes, des yeux et de la tête. Ceci explique la petite taille des ouvrières jaunes et la forte proportion d'intercastes provenant de larves destinées à donner des reines.

Dans certains biotopes favorables, on peut trouver jusqu'à un nid sur trois contenant des Fourmis parasitées, celles-ci au nombre de une à 120. La présence du Cestode réduit l'activité de ces Fourmis, qui conservent cependant une durée de vie égale à celle des ouvrières saines, soit deux à trois ans. Mais leur faible mobilité en fait des proies faciles pour les Pics qui attaquent le nid. Les Pics s'infestent, et ainsi le cycle recommence.

Fiche technique:

- Film 16 mm., couleur, son optique, macro et microcinématographie.
- Durée: 7 minutes.
- Texte français de Luc PLATEAUX et Laurent PERU (redécoupé par Véronique KLEINER), dit par Alain FLORET.
- Réalisation: Véronique KLEINER.
- Production et distribution: **Service du Film de Recherche Scientifique**
96 boulevard Raspail F 75272 PARIS Cedex 06.

INDEX DES AUTEURS

AARAB A.	p. 135
ARON S.	p. 203-227
ATTYGALLE A.B.	p. 59-65
BAGNERES A.G.	p. 34
BARTH H.	p. 361
BECKERS R.	p. 219
BERNARD F.	p. 195
BERTON F.	p. 273
BILLEN J.	p. 27
BLUM M.S.	p. 51
BOHYN W.	p. 95
BONAVITA-COUGOURDAN A.	p. 79
BONNARD O.	p. 43
BOOTSMA M.C.	p. 291-295
BOUREZ G.	p. 283
BUREN van N.W.M.	p. 285
CAMMAERTS M.C.	p. 59-65
CARIOU A.	p. 243
CASEVITZ-WEULERSSE J.	p. 1
CELERIER J.P.	p. 51
CERDAN P.	p. 261
CHAUTEMS D.	p. 185
CHERIX D.	p. 3-177-185-361
CLEMENT J.L.	p. 34-51-71-79
CORBARA B.	p. 127-141
DABOUINEAU L.	p. 307
DANTAS DE ARAUJO C.	p. 149
DEFFERNEZ L.	p. 325
DEJEAN A.	p. 156
DELEPORTE P.	p. 317-353
DELYE G.	p. 261
DENEUBOURG J.L.	p. 87-203-219-227
DETRAIN C.	p. 87
ESCOUBAS P.	p. 51
EVERAERTS C.	p. 43
FAUCHEUX M.J.	p. 359
FORASTE M.	p. 283
FRESNEAU D.	p. 127-135-141-149
GERARDY S.	p. 235
GRIMAL A.	p. 253
GRIMAUD M.	p. 103
GUEYE N.	p. 345
JACOBS P.	p. 95
JAQUET N.	p. 185
JONES T.H.	p. 51
JOULIE C.	p. 34
KELLER L.	p. 119-253
KOUASSI P.	p. 333
KREMER P.	p. 165
LACHAUD J.P.	p. 127-135-141-149
LANGE C.	p. 34-71-79
LARROCHE D.	p. 103

LEBRUN D.	p.	353-359
LENOIR A.	p.	71-273
LEPAGE M.	p.	345-333-341
LEQUET A.	p.	353
LE ROUX A.M.	p.	273
LE ROUX G.	p.	273
LHOMMET J.L.	p.	51
MARTIN P.	p.	169
MORA P.	p.	111
MORGAN E.D.	p.	15-65
NOWBAHARI M.	p.	71
PASSERA L.	p.	119-253
PASTEELS J.M.	p.	43-87-203-211-219-227
PERU L.	p.	363
PLATEAUX L.	p.	363
POUVREAU A.	p.	301
PROVENT B.	p.	127
PUNT W.	p.	295
QUINET Y.	p.	211
RAES H.	p.	95
RENOUX J.	p.	111
RIVault C.	p.	307
ROISIN Y.	p.	43
ROULAND C.	p.	111
SOMMEIJER M.J.	p.	265-285-291-295
TANO Y.	p.	341
ULLOA-CHACON P.	p.	177
VANCASSEL M.	p.	283
VEEN van J.W.	p.	265
VERHAEGHE J.C.	p.	235-325

INDEX DES MOTS CLES

Afrique.....	103
Alcaloïdes.....	51
Alarme.....	59
Allopatric.....	43
Amblyopone.....	141
Antennes.....	359
Apiculture.....	291
Apidae.....	295
<u>Apis mellifera</u>	95
<u>Araignées orbitales</u>	165
Attractivité.....	253-273-283
<u>Blattes</u>	317-353
<u>Bombinae</u>	301
Castes.....	359
Castes comportementales..	141
<u>Cataglyphis cursor</u>	71-273
Cellulases.....	111
Comportement.....	135-363
Comportement alimentaire.	103
Comportement parental....	283
Comportement prédateur...	156
Consommation.....	345
Contenu énergétique.....	119
Corps gras.....	95-119
<u>Cryptocercus punctulatus</u> .	353
Cycle annuel.....	169
Cycle parasitaire.....	363
Cuticule.....	71
Décomposition du bois....	103
<u>Dermaptères</u>	283
Detoxification.....	95
Développement.....	169-177
Développement ovarien....	243
Diterpènes.....	43
Division du travail.....	119
Dominance reproductrice..	265-285
Echantillonnage.....	127
Echantillonnage chimique..	15
Ecosystèmes guinéens.....	333
Ergatogynes.....	149
<u>Eucalyptus</u>	345
Evolution.....	141-317
Exploration.....	203
Permeture coloniale.....	71-261
Fécondité.....	177
Fondation des sociétés...	119
<u>Formica rufibarbis</u>	325
<u>Formicidae</u>	71-177-273
<u>Fourmis</u>	51-59-65-79-156-195-261
<u>Fourmi d'Argentine</u>	119
<u>Fourmis des bois</u>	185-361

Glande à poison.....	87
Glande de Dufour.....	27-65
Glandes mandibulaires.....	59
Hydrocarbures.....	27-71
Hydrocarbures cuticule.....	79
Hydrocarbures épicuticule.....	34
<u>Hymenoptera</u>	15-71-273-301
Insecticides.....	51
Interactions agonistiques.....	165
Intestin moyen.....	95
<u>Iridomyrmex humilis</u>	203-219-253
<u>Isoptères</u>	353-359
<u>Kalotermes flavicollis</u>	359
larves.....	79
<u>Lasius</u>	211-219
<u>Lasius niger</u>	65
<u>Leptothorax unifasciatus</u>	169-219-227
Macrofaune.....	333
<u>Manica rubida</u>	59
<u>Macrotermes bellicosus</u>	341
<u>Macrotermes mülleri</u>	111
<u>Melipona trinitatis</u>	285-291-295
Mémoire.....	227
<u>Messor barbarus</u>	261
Métaux lourds.....	95
Modélisation.....	203
Monoterpènes.....	43
Morphologie.....	27
<u>Myrmica rubra</u>	235-265
<u>Myrmica sabuleti</u>	325
<u>Myrmica shencki</u>	325
<u>Myrmecia</u>	27
<u>Nasutitermes</u>	43
Nids épigés.....	359
<u>Nothomyrmecia</u>	27
Odeur coloniale.....	71
Ontogénèse comportement.....	165
Organisation sociale.....	127-141-149
Orientation.....	227-235
<u>Passalidae</u>	103
Organisation sociale.....	317
Osmotropotaxie.....	235
<u>Pheidole pallidula</u>	87-135
Phéromones.....	59
Phéromone de piste.....	235
Phylogénie.....	317-353
Pollen.....	295
Polyéthisme.....	243
Polygynie.....	253-265
Polymorphisme.....	243
Phosphates.....	103
Phylogénie.....	27
Piperidines.....	51
Pistes.....	87-203-211-235
Polyéthisme.....	87-127

<u>Ponerinae</u>	149-156
Préférences écologiques..	195
Proventricule.....	353
Pyrrolidines.....	51
Reconnaissance.....	79
Reconnaissance coloniale.	253
Récolte.....	211-227-243
Reconnaissance spécifique.	301
Recrutement.....	219-227
Régulation sociale.....	135
Reines.....	273-285
Reines fécondées et non-	185
Sahara.....	195
Savane soudanienne.....	341
Secrétions défensives....	43
Secrétions glandulaires..	15
Sexués.....	119
Société.....	169
Spectrométrie.....	95
Sympatrie.....	43
Synergie.....	111
Système glandulaire.....	243
Tandem.....	219
<u>Tapinoma erraticum</u>	325
<u>Termites</u>	34-51-345-359-341
<u>Termitomyces</u>	111
Test biologique.....	15
<u>Tetramorium</u>	219
<u>Tetramorium caespitum</u>	325
<u>Tetramorium impurum</u>	325
Thermorégulation.....	185
Trinidad.....	291
Trophallaxie.....	265-363
Variations.....	43
Variation géographique....	71
Variations inter-intrasp..	34
<u>Wasmannia auropunctata</u> ...	177