

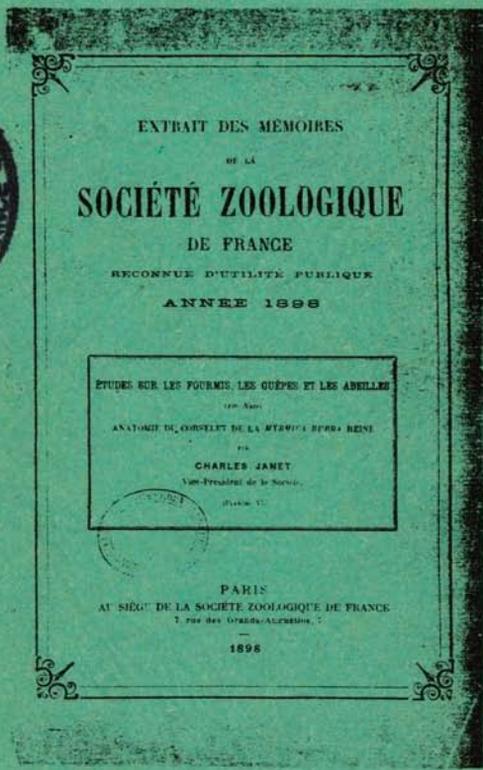
1990

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX - VOL. 7

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

**VOL.7 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
PARIS 13-14 Sept. 1990**



(Archives Luc Passera)

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

**VOL.7 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
PARIS 13-14 Sept. 1990**

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-06-6

Dépôt légal : 2^{ème} trimestre 1991
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

Jean-Paul LACHAUD
Centre de Recherche en Biologie du Comportement
URA CNRS 664
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex

Prix : 100 Francs

**COLLOQUE INSECTES SOCIAUX
PARIS - 13 au 14 septembre 1990**

LISTE DES PARTICIPANTS

- AARAB Ahmed (Villetaneuse, France)
 BAZIRE Madeleine (Paris, France)
 BERTON Françoise (Tours, France)
 BILLEN Johan (Leuven, Belgique)
 BORDEREAU Christian (Dijon, France)
 CAGNIANT Henri (Toulouse, France)
 CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique)
 CASEVITZ-WEULERSSE Janine (Paris, France)
 CAUBET Yves (Villetaneuse, France)
 CAUSSANEL Claude (Paris, France)
 CERVO R. (Firenze, Italie)
 CEUSTERS Robert (Leuven, Belgique)
 CHAUTEMS Dominique (Lausanne, Suisse)
 CHAUVIN Rémy (Ivoy-le-Pré, France)
 CHERIX Daniel (Lausanne, Suisse)
 CLEMENT Jean-Luc (Marseille, France)
 CORBARA Bruno (Villetaneuse, France)
 DANTAS DE ARAUJO Catarina Zita (Villetaneuse, France)
 DE BISEAU Jean-Christophe (Bruxelles, Belgique)
 DEFFERNEZ Lucie (Bruxelles, Belgique)
 DEJEAN Alain (Yaoundé, Cameroun)
 DELABIE Jacques (Itabuna, Brésil)
 DELEPORTE Pierre (Paimpont, France)
 DELLA SANTA Edouard (Petit-Lancy, Suisse)
 ELMES Graham (Wareham, Grande-Bretagne)
 ERRARD Christine (Villetaneuse, France)
 ESPADALER Xavier (Barcelone, Espagne)
 FÉNÉRON Renée (Villetaneuse, France)
 FRESNEAU Dominique (Villetaneuse, France)
 GARNIER-SILLAM Evelyne (Créteil, France)
 GRIS Georges (Lausanne, Suisse)
 HARKNESS Margaret (London, Grande-Bretagne)
 HARKNESS Robert (London, Grande-Bretagne)
 JAISSON Pierre (Villetaneuse, France)
 JALLON Jean-Marc (Gif-sur-Yvette, France)
 KAUFMANN Bernard (Toulouse, France)
 LACHAUD Jean-Paul (Toulouse, France)
 LACHAUD-PEREZ Gabriela (Toulouse, France)
 LARROCHE Daniel (Pau, France)
 LE MOLI Francesco (Perugia, Italie)
 LE ROUX Anne-Marie (Tours, France)
 LE ROUX Guy (Tours, France)
 LEBRUN Daniel (Nantes, France)
 LECLERC Yvonick (Villetaneuse, France)
 LENOIR Alain (Villetaneuse, France)
 LEPAGE Michel (Paris, France)
 LETOUBLON Vincent (Labergement Sainte Marie, France)
 LIU Zhi-Bin (Rennes, France)
 LORENZI (Torino, Italie)
 MARCEL Nadine (Dijon, France)
 MEAD Françoise (Marseille, France)
 MORA Philippe (Créteil, France)
 MORI Alessandra (Parma, Italie)
 NOIROT Charles (Dijon, France)
 NOWBAHARI Elise (Villetaneuse, France)
 PASSERA Luc (Toulouse, France)
 PERRAULT Henri (Sceaux, France)
 PLATEAUX Luc (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
 PLATEAUX-QUÉNU Cécile (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
 POUVREAU André (Bures-sur-Yvette, France)
 RENOUX Jacques (Créteil, France)
 ROJO DE LA PAZ Alain (Le Mans, France)
 ROULAND Corinne (Créteil, France)
 RUELLE Jean (Namur, Belgique)
 SALZEMANN Alain Cheville Larue, France)
 SCHOETERS E. (Leuven, Belgique)
 SOMMEIJER Marinus J. (Utrecht, Pays-Bas)
 SUZZONI Jean-Pierre (Toulouse, France)
 TURILLAZZI Stefano (Firenze, Italie)
 VAN BOVEN Jozef (Kortrijk, Belgique)
 VANCASSEL Michel (Rennes, France)
 VIENNE Catherine (Villetaneuse, France)
 ZHANG Shu-Yi (Villetaneuse, France)

TABLE DES MATIERES

1.	(Hommage à) Francis Bernard : 1908-1990. par J. Casevitz-Weulersse & D. Cherix	p. 1
2.	(Hommage à) Heinrich Kutter : 1896-1990. par D. Cherix	p. 13
3.	The social biology of <i>Myrmica</i> ants. par G.W. Elmes	p. 17
4.	Du recrutement alimentaire aux décisions collectives : l'exemple de <i>Myrmica sabuleti</i> . par J.-C. de Biseau, J.-L. Deneubourg & J.M. Pasteels	p. 35
5.	Présence d'un facteur éthologique au niveau du dernier sternite des ouvrières de deux espèces de Myrmicines : <i>Tetramorium impurum</i> et <i>Pheidole pallidula</i> . par M.-C. Cammaerts, C. Detrain & J.-C. Verhaeghe	p. 43
6.	Maturation sexuelle chez la fourmi <i>Iridomyrmex humilis</i> , une espèce à accouplement intranidal. par L. Passera, L. Keller, A. Cariou & D. Cantoni	p. 51
7.	Etude critique de la fondation des colonies en claustration totale chez les Ponerinae du genre <i>Brachyponera</i> . par J.-P. Lachaud & A. Dejean	p. 59
8.	Variabilité des ouvrières isolées de la fourmi <i>Leptothorax nylanderi</i> (Foerster) et effet stimulant des larves sur la ponte des ouvrières. par L. Plateaux	p. 67
9.	Première approche du problème de la reconnaissance coloniale chez <i>Iridomyrmex humilis</i> (Formicidae; Dolichoderinae). par B. Kaufmann & L. Passera	p. 75
10.	Spécialisation spatiale des ouvrières de <i>Formica cunicularia</i> (Hymenoptera, Formicidae). par L. Deffernez, J.-C. Verhaeghe & J.M. Pasteels	p. 83
11.	Le parasitisme social chez les Polistes. Développement d'une colonie de <i>Polistes dominulus</i> parasitée par <i>Sulcopolistes semenowi</i> . Comparaisons avec deux espèces méditerranéennes. par F. Mead	p. 91
12.	Control of host reproduction by social parasite <i>Sulcopolistes sulcifer</i> (Hymenoptera, Vespidae). par S. Turillazzi, R. Cervo & L. Zanobetti	p. 97

13. Potentialités des ouvrières d'*Evyleus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).
par C. Plateaux-Quénu p. 103
14. Raiding behaviour of the obligatory slave-making ant, *Polyergus rufescens* Latr.
(Hymenoptera, Formicidae).
par A. Mori, D.A. Grasso & F. Le Moli p. 111
15. Ecophysiologie des comportements des Dermaptères. Existence de phénomènes
sociaux.
par C. Caussanel p. 119
16. La fonction du groupe familial chez *Forficula auricularia*.
par Z.B. Liu & M. Vancassel p. 127
17. Etat actuel des connaissances sur les fourmis du Maroc : projet d'une faune.
par H. Cagniant & X. Espadaler p. 133
18. La prédation chez *Plectroctena minor* (Formicidae : Ponerinae).
par A. Dejean & J.-P. Suzzoni p. 137
19. Recherche de nourriture et recrutement chez le termite africain *Nasutitermes lujae*
(Wasmann).
par N. Marcel, P. Lefeuvre & C. Bordereau p. 145
20. Morphologie des glandes pro- et postpharyngiennes chez *Atta sexdens* (Hymeno-
ptera : Formicidae).
par E. Schoeters & J. Billen p. 153
21. Le recrutement chez *Camponotus aethiops* (Hymenoptera Formicidae) : comparai-
son des recrutements alimentaire et de transport.
par J.-P. Suzzoni, I. Pastergue, S. Carayon, C. Munoz & S. Pascual
..... p. 161
22. Pouvoir attractif d'une reine hétérocoloniale sur des ouvrières pourvoyeuses ou
nourrices de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). Effet de l'or-
phelinage.
par F. Berton, A.-M. Le Roux, G. Le Roux & S. Barreau p. 165
23. La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil : opti-
misation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive ?
par J.H.C. Delabie, F.P. Benton & M.A. de Medeiros p. 173
24. Attaques d'arbres fruitiers tropicaux par les fourmis du genre *Melissotarsus* (Eme-
ry) (Hymenoptera, Formicidae) associées aux Homoptères Diaspididæ.
par A. Dejean & R. Mony p. 179
25. Evolution de la division du travail dans les jeunes sociétés de *Neoponera apicalis*
et d'*Ectatomma ruidum* (Formicidae, Ponerinae).
par B. Corbara, D. Fresneau, J.-P. Lachaud & Y. Leclerc p. 189
26. Premières tentatives d'imagerie RMN sur des insectes.
par D. Fresneau, C. Dantas de Araujo, S.K. Kan, P. Gonord & J.-M.
Jallon p. 195

27. Recherche sur les Passalides africains. V. Mise en évidence d'un comportement grégaire du stade adulte chez *Pentolabus barbatus* F. (Coleoptera, Passalidae).
par D. Larroche p. 201
28. Simulation de la genèse d'une division du travail au sein d'une société de fourmis ponérines : un modèle d'auto-organisation.
par B. Corbara, J.-L. Deneubourg, D. Fresneau, S. Goss, J.-P. Lachaud & A. Pham-Ngoc p. 205
- INDEX DES AUTEURS p. 207
- INDEX DES MOTS-CLES p. 209

FRANCIS BERNARD : 1908 - 1990

par

J. CASEVITZ-WEULERSSE ¹ et D. CHERIX ²

1) Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Entomologie, rue Buffon 45, 75005 Paris, France

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

Né le 30 avril 1908 à Mathieu, petit village du Calvados, en Normandie, le Professeur Francis Bernard est mort le 16 juin 1990 à Nice où il était installé depuis 1971, dans le quartier de Cimiez, tout en haut de la ville.

Entré à l'Ecole normale supérieure en 1928, reçu 1er au concours d'Agrégation de Sciences naturelles en 1932, il est nommé assistant de Biologie marine en 1935 et affecté à l'Institut océanographique de Paris, poste qu'il occupe jusqu'en 1939. En 1937 il soutient à Paris sa thèse "Recherches sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropodes: développement, croissance, réduction" (Bull. biol. Fr. et Belg., suppl. 23: 1-164, 1937), pour laquelle il obtient la mention très honorable.

En 1939 maître de conférence à l'Université de Lyon, il enseigne la Biologie aux étudiants de première année. En 1941, il est nommé Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences d'Alger. En 1971 il sera transféré à l'Université de Nice où il enseigne l'écologie. Francis Bernard prend sa retraite en juillet 1977 et désormais se consacre uniquement à l'étude des Fourmis.

Une grande partie de sa vie et de son travail est liée au Bassin méditerranéen, en particulier à l'Afrique du Nord et presque tout le long de sa carrière, son activité scientifique s'est partagée entre deux domaines, l'Océanographie (et la Biologie marine) et l'Entomologie. Comme il l'écrit lui-même, dans sa notice de Titres et Travaux (1973): "*A notre époque où les chercheurs sont si spécialisés, j'ai tenu à garder une double orientation*". Comme entomologiste, il a pris part à plusieurs missions au Sahara: au Fezzan (mars-juin 1944, 1945), au Tassili des Ajjer (Sahara central, 1949). En tant qu'océanographe et biologiste marin, il participa à diverses croisières océanographiques et à de multiples

plongées en bathyscaphe en Méditerranée. Il accompagna le commandant Cousteau sur la Calypso en Méditerranée à plusieurs reprises (juin-août 1955, juin 1961).

De 1931 à 1988, on relève à son actif pas moins de 164 contributions dans diverses revues scientifiques: 5, dont sa thèse, parues entre 1932 et 1937, traitent des yeux composés des Arthropodes; de 1931 à 1948, il publie 24 notes sur des insectes variés (Hémiptères, divers Hyménoptères, Coléoptères...), de 1935 à 1988 paraissent 70 notes sur les Fourmis (voir liste annexe); enfin en Océanographie, Zoologie et Biologie marines, entre 1936 et 1973 il apporte 65 contributions.

Ses travaux comportent également deux livres: en 1968, une faune, "Les Fourmis de l'Europe occidentale et septentrionale", et en 1983 un ouvrage consacré aux fourmis méditerranéennes, "Les Fourmis et leur milieu en France méditerranéenne" (voir liste annexe).

Il collabore au volume 7 de la "Faune de France en tableaux synoptiques illustrés" éditée sous la direction de R. Perrier, consacré aux Hyménoptères (Delagrave éd., Paris, 1963, 213 p.), en signant 22 pages sur les Cleptidae et Chrysidae (pp. 122-128) et sur les Formicidae (pp. 155-169).

Il rédige aussi 285 des 506 pages consacrées aux Hyménoptères dans le tome X (1951) du *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P. P. Grassé, Masson éd., Paris: dans le fascicule 1, l'introduction du chapitre (super-ordre des Hyménoptéroïdes, ordre des Hyménoptères, pp 771-772), les pages sur l'anatomie et la physiologie (pp. 773-820) et les généralités sur la vie sociale (pp. 853-858); la superfamille des Chalcidoidea (pp. 931-959) et celle des Serphoidea (= Proctotrypoidea) (pp. 959- 975); dans le fascicule 2, les pages sur la superfamille des Formicoidea (anatomie, systématique et biologie, pp. 997-1119) et celles consacrées à la superfamille des Apoidea (pp. 1198-1257).

Cette brève énumération montre bien la prodigieuse activité d'un homme dont la curiosité était l'une des plus grandes qualités et les compétences extrêmement diversifiées. Nous insisterons surtout sur la partie entomologique de son oeuvre et tout particulièrement sur sa contribution à la myrmécologie, considérable même si elle est abondamment critiquée.

Sa première note entomologique est publiée en 1931, dans le Bulletin de la Société entomologique de France ("Captures d'Hémiptères sur le littoral méditerranéen" p. 62-64). Il traite pour la première fois de fourmis en 1935, dans une note sur des Hyménoptères prédateurs des environs de Fréjus. Ses deux premières notes strictement myrmécologiques paraissent en 1944, dans le Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Afrique du Nord, l'une sur la répartition des Fourmis en Afrique du Nord, l'autre sur l'écologie des Fourmis en forêt de Mâmora, au Maroc. Ensuite il ne cessera de produire régulièrement des travaux concernant la faunistique, la systématique et certains aspects de la biologie de diverses espèces méditerranéennes et particulièrement de l'Afrique du Nord.

A la mort, en 1940, du Dr Félix Santschi, médecin et myrmécologue suisse établi à Kairouan, décédé avant d'avoir achevé l'important travail qu'il préparait sur les Fourmis de France, Lucien Berland et le Professeur Balachowsky vont le convaincre de poursuivre et de terminer le travail de Santschi. Il se lance à fond dans ce projet et va l'étendre à l'ensemble des Fourmis de l'Europe occidentale. Pour en favoriser la réussite, L. Berland lui ouvre largement l'accès aux collections du Muséum de Paris. Pendant plusieurs années, F. Bernard sera le seul systématiste français s'intéressant aux Fourmis. C'est donc à lui, tout naturellement, que s'adresseront beaucoup de chercheurs désireux de voir étudier leur matériel myrmécologique, récolté dans diverses régions du monde. Il ne pourra pas s'acquitter de cette tâche complètement, vu l'énormité du travail et la diversité de ses propres occupations et préoccupations scientifiques. Une partie de ce matériel est restée indéterminée dans sa collection.

La publication de la Faune chez Masson en 1968 va déclencher un grand nombre de réactions dans le cercle des myrmécologistes européens, et provoquer entre autres la réunion de la 1ère conférence européenne de myrmécologie, à Sienne, en 1969, à l'initiative du Dr. H. Kutter et du Dr. C. Baroni-Urbani. On trouve un compte-rendu de cette conférence dans la revue "Insectes sociaux" (vol 16, 1969). A l'époque, il n'existait pas en Europe de faunes plus récentes que celles de Bondroit, en français (1918), d'Emery, en italien (1916) et de Stitz, en allemand (1939). Tous les spécialistes attendaient donc avec intérêt la sortie de ce travail. Ils se sentirent profondément déçus. Les critiques furent rudes, la

polémique intense. Ses collègues reprochaient à F. Bernard les gros défauts de cet ouvrage et regrettaient le manque de concertation qui en avait marqué la réalisation. Francis Bernard d'ailleurs semble reconnaître lui-même les manques et les imperfections de sa faune, invitant dans sa préface les lecteurs à lui envoyer leurs critiques... (Il n'y eut malheureusement jamais de réédition corrigée de l'ouvrage !)

Toutefois, comme le soulignait souvent le Professeur Balachowsky, en réponse aux critiques, la faune de F. Bernard avait au moins le mérite d'exister. La provocation causée par ses insuffisances, ses omissions et ses erreurs pouvait susciter des réactions positives, inviter à l'élaboration de nouvelles faunes. C'est d'ailleurs la conclusion à laquelle aboutit la Conférence de Sienne: les participants s'engageaient solennellement à "... *maintenir entre eux une coopération permanente et ... mettre en chantier, sous forme d'une oeuvre collective, une nouvelle faune des fourmis d'Europe*". Malheureusement, malgré les bonnes résolutions de Sienne, ce voeu pieux n'a jamais encore abouti. Cependant, depuis 1969, des faunes régionales de valeur et des catalogues ont vu le jour, si bien que l'on peut considérer que F. Bernard et sa Faune ont joué un rôle certain dans le grand développement actuel des études faunistiques et systématiques sur les Fourmis d'Europe.

En ce qui concerne l'ensemble de l'oeuvre myrmécologique de Francis Bernard, il est encore trop tôt pour en estimer exactement la valeur. Le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, en 1988, a pu faire l'acquisition de sa collection auparavant difficilement accessible. Seule l'étude de cette collection, en cours actuellement, permettra de mesurer le réel apport scientifique de Francis Bernard à la systématique des Fourmis.

Pour notre part comme pour tous ceux d'entre nous qui l'ont approché, restera le souvenir d'un homme affable, à la conversation facile, faisant preuve d'un esprit pétillant, sans cesse en activité, curieux de tout. Les bons mots, calembours, mots croisés et charades du Professeur Bernard nous ont toujours enchantés et marqueront la mémoire de tous ses collègues.

Liste des publications sur les Fourmis

1935

- Hyménoptères prédateurs des environs de Fréjus. *Annls Soc. ent. Fr.* 104: 31-72 (Fourmis : p. 49).

1944

- Répartition des Fourmis en Afrique du Nord. *Bull. Soc. his. nat. Afr. N.*, 35 : 117-124.
- Notes sur l'écologie des Fourmis en forêt de Mâmora (Maroc). *Bull. Soc. hist. nat. Afr. N.*, 35: 125-140.

1945

- Compte rendu sommaire de la Mission du Fezzân. Zoologie. *Rev. Trav. Inst. Etudes sahariennes*, 8 : 74-78.

1946

- Notes sur les Fourmis de France. II. Peuplement des montagnes méridionales. *Annls Soc. ent. Fr.*, 115 : 1-36.
- Observations sur la faune du Fezzân. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 71: 169-170.

1948

- Les Insectes sociaux du Fezzân. Comportement et biogéographie, in: Mission scientifique du Fezzân (1944-1945), Zoologie (Arthropodes, I.). *Inst. Recherches sahariennes Univ. Alger* : 87-201.

1950

- Contribution à l'étude de l'Aïr. Hyménoptères Formicidae. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 10 : 284-294.
- Notes biologiques sur les cinq fourmis les plus nuisibles dans la région méditerranéenne. *Rev. Pathologie vég. Entom. agric. Fr.* 29 (1-2) : 26-42.

1951

- Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Fourmis. in Colloque international "Structure et physiologie des sociétés animales" - Paris, 20-25 mars 1950. Ed. C.N.R.S. : 123-141.
- Adaptations au milieu chez les fourmis sahariennes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 86 : 88-96.

1952

- La réserve naturelle intégrale du Mt Nimba, XI - Hyménoptères Formicidae. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 19 : 165-270.

- Fourmis et Termites du Sahara. Leur influence sur l'agriculture et sur la végétation spontanée. *Colloque U.N.E.S.C.O. sur les zones arides, Londres* : 83-89.

1953

- Une Fourmi nouvelle *Cataglyphis halophila* nichant au milieu du Chott Djerid. *Bull. Soc. Sc. nat., Tunis*, 6 : 47-56.
- Les Fourmis du Tassili des Ajjer (Sahara central), in : Mission scientifique au Tassili des Ajjer (1949). I Recherches zoologiques et médicales. *Inst. Recherches sahariennes Univ. Alger* : 5-132.

1954

- Rôle des insectes sociaux dans les terrains du Sahara. *Trav. Inst. recherches sahariennes*, 12 : 29-39.
- Fourmis moissonneuses nouvelles ou peu connues des montagnes d'Algérie et révision des *Messor* du groupe *structor* (Latr.) *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 45 : 354-365.

1955

- Morphologie et comportement des Fourmis lestopbiotiques du genre *Epixenus* Emery. *Insectes soc.*, 2 (4) : 273-283.

1956

- Remarques sur le peuplement des Baléares en Fourmis. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 47 : 254-266.
- Révision des Fourmis paléarctiques du genre *Cardiocondyla* Emery. *Bull. Soc. hist. nat. Afr. N.*, 47 : 299-306.
- Révision des *Leptothorax* (Hyménoptères Formicidae) d'Europe occidentale basée sur la biométrie et les genitalia mâles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 81 (2-3) : 151-165.

1957

- Note sur quelques *Leptothorax* d'Europe centrale avec description de *L. carinthiacus* n.sp. (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 62: 46-53.
- *Xenometra* Emery, genre de Fourmi parasite nouveau pour l'Ancien Monde (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 62 : 100-103.

1958

- Peuplement par les Fourmis de sept îles du Sud méditerranéen (archipels des Habibas, de la Galite et des Pelagie). *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.* 308 : 78-81

- Fourmis des villes et Fourmis du bled entre Rabat et Tanger. *Bull. Soc. Sc. nat. et physiques du Maroc*, 38 : 131-142.
- Notes écologiques et biologiques sur une Fourmi parasite nouvelle pour la France : *Bothriomyrmex gibbus* (Soudek). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 83 (5-6) : 401-409.
- Les fourmis des Iles Pelagie. Comparaison avec d'autres faunes insulaires. *Riv. Biol. coloniale (Roma)* 16 : 67-79.
- Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord : évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 49 : 302-356.

1959

- Les Fourmis de l'île de Port Cros. Contribution à l'écologie des anciennes forêts méditerranéennes. *Vie et Milieu*, 9 (3) (1958): 340-360.
- Fourmis récoltées en Corse par J. Bonfils (1957). *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.* 318 : 108-114.

1960

- Notes écologiques sur diverses fourmis sahariennes. *Trav. Inst. Recherches sahariennes* 19 : 51-63.

1961

- Fourmis de Majorque, de Corse et de sept petites îles du sud méditerranéen, in : "Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité". *Coll. Intern. C.N.R.S.* 94, *Banuyls-sur-mer*, 21-27-IX-1959 :139-157.
- Biotopes habituels des Fourmis sahariennes de plaine, d'après l'abondance de leurs nids en 60 Stations très diverses. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 52 : 21-40.

1962

- (en coll. avec H. CAGNIANT) Capture au Hoggar de trois *Acantholepis* nouveaux pour ce massif avec observations sur leurs modes de vie (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 67 : 161-164.
- Peuplement des terrains rocheux par les Fourmis sahariennes (Saoura, Mzab, Tassili n'Ajjer et Ahaggar). *Trav. Inst. Recherches sahariennes* 21 : 81-98 .

1964

- Recherches Ecologiques sur le Fourmis des sables sahariens. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 1 (4) : 615-638.

- L'endémisme de la faune saharienne : ses aspects pour six groupes d'animaux terrestres. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.* 361 :130-137.
- Densité de la faune au Sahara. Premiers résultats obtenus par la méthode des carrés. *Trav. Inst. Recherches sahariennes*, 23 : 1-16.

1965

- Fourmis récoltées par J. Mateu dans l'Ennedi. *Bull. Inst. fr. Afr. noire* 27, série A (1) : 307-311.

1967

- Recherches sur les Fourmis du Mont-Dore, *Annls St. biol. Besse-en-Chandesse* 2 : 1-11.

1968

- Les Fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 3, Masson & Cie, éd., Paris, 1-411.

1969

- Les Fourmis de la forêt de Mâmora (Maroc). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 6 (4) : 483-513.

1971

- Les Fourmis de l'île de Djerba (Tunisie). *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.* 62 (1-2) : 3-14.
- Comportement de la fourmi *Messor barbara* (L.) pour la récolte des graines de *Trifolium stellatum* L. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.* 62 (1-2) : 15-19.

1972

- Premiers résultats de dénombrement de la faune par carrés en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 63 (1-2) : 3-13.
- Comportement de la fourmi *Messor barbara* (L.) pour la récolte des graines de *Trifolium stellatum* L. *Proc. International Congr. Ent. Moscow*, 2-9-august-1968, 3 : 357.

1973

- Etudes écologiques sur les fourmis de Breuil-Cervinia (Val d'Aoste). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 10 (2) : 237-269.
- Evolution et biogéographie des *Messor* et *Cratomyrmex*, Fourmis moissonneuses de l'ancien monde *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.* 437 : 19-32.

- Tendances calcicoles ou silicicoles chez les fourmis méditerranéennes. *Proc. International Congr. IUSSI London*, 7 : 16-20.
- Comparaison entre quatre forêts côtières algériennes. Relations entre sol, plantes et fourmis. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 64 (1-2) : 25-37.

1974

- Rapports entre Fourmis et végétation près des gorges du Verdon. *Annls Mus. Hist. nat. Nice* 2 : 57-79.
- Les Fourmis des rue de Kenitra (Maroc) (Hym.). Biologie, densité, comparaison avec d'autre régions nord-africaines. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 79 : 178-183.

1975

- Ecologie des Fourmis des grès d'Annot, comparées à celles de la Provence calcaire. *Annls Mus. Hist. nat. Nice* 3 : 33 -54.
- Données nouvelles sur l'écologie de la fourmi *Proformica ferreri* Bondroit, avec références particulières aux ouvrières nourrices. *Insectes soc.*, 22 (2) : 151-168.

1976

- Trente ans de recherches sur les fourmis du Maghreb. *Bull. soc. Hist. nat. Afr. N.*, 67 (1-2) : 81-118.
- Contribution à la connaissance de *Tapinoma simrothi* Krausse, fourmi la plus nuisible aux cultures du Maghreb. *Bull. soc. Hist. nat. Afr. N.*, 67 (3-4) : 87-102.

1977

- Ecologie des Fourmis du Parc national de Port-Cros. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3ème sér.*, n° 441, Ecologie générale 36 : 53-82.
- Révision des *Diplorhoptum* de France, fourmis plus différenciées par l'écologie que par leurs formes (Hym. Formicidae). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)* 13 (4) : 543-577.
- Trois Fourmis nouvelles du Sahara (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 82 : 29-32.
- Fourmis et milieu dans le massif des Maures. *Vie Milieu* 27 (1) : 83-118.

1978

- *Orthocrema esterelana*, espèce nouvelle commune dans l'Estérel (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 83 : 43-46.
- Prépondérance de la massue antennaire chez les cinq Fourmis dominantes de la France méditerranéenne (Hym.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 83 : 122-125.

1980

- Influence des densités végétales sur les fourmis méditerranéennes: 21-29. in : Cherix, D. (éd.) *Ecologie des insectes sociaux. Colloque de l'Union internationale pour l'Etude des Insectes sociaux. Section française, Lausanne, 1980* : i-xv, 1-160.
- *Messor carthaginensis* n.sp. de Tunisie et révision des *Messor* du groupe *barbara* (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 84 (9-10) (1979) : 265-269.
- Evaluations quantitatives des influences humaines sur les fourmis. *Ecologia mediterranea* 5 : 25-38.
- Influence du terrain sur les fourmis en région méditerranéenne. *Biologie Ecol. méditerr.* 7 (3) : 189-190.

1981

- Variabilité des proportions biométriques chez les *Plagiolepis*, avec description de *Pl. hoggarensis* n.sp. (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 86 : 169-172.
- Les Fourmis des palmeraies : nombres, agilité, rôle, pratique. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 69 (3-4) : 95-103.
- Revision of the genus *Messor* (harvesting ants) on a biometrical basis. in : P.E. Howse & J.L. Clement (Ed.) *Biosystematics of social insects. Systematic Ass. spec. vol. 19* : 141-145.

1983

- Les Fourmis et leur milieu en France méditerranéenne. Ed. Lechevalier S.A.R.L., 1-146, 40 figs., 8 pls, 17 tabl.

1984

- Recherches sur les vitesses des fourmis. *Actes Coll. Insectes sociaux*, 1 : 151-160.

1985

- Recherches sur l'évolution des fourmis moissonneuses (Hyménoptères, Formicidae). *Actes Coll. Insectes sociaux*, 2 : 45-55.

1988

- Recherches écologiques sur les fourmis du Sahara. *Actes Coll. Insectes sociaux*, 4 : 195-202.



HEINRICH KUTTER 1896 - 1990

par

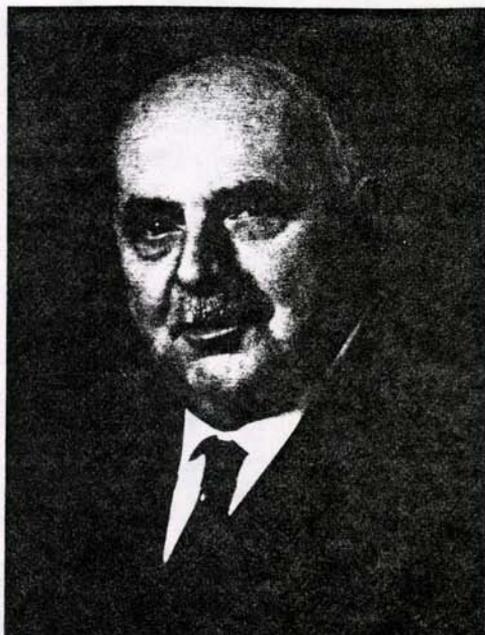
D. CHERIX

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

C'est le 23 juillet que s'est éteint, à Uster (canton de Zurich, Suisse), le Dr. Heinrich Kutter, membre d'honneur de la section française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux. Elève d'Aguste Forel, comme ce dernier il ne s'intéressa aux fourmis que pendant ses heures de loisirs. "Heini" comme l'appelaient ses proches aura consacré plus de 70 années de sa vie aux fourmis, sa première publication datant de 1913 et sa dernière de 1986 (voir Cherix, 1988).

Après ses études en pharmacie, il géra pendant 30 ans une pharmacie à Flawil, pharmacie facilement reconnaissable grâce aux fourmis géantes qui ornaient sa façade. C'est pendant ses heures de loisirs qu'il s'occupait de ses "chères petites amies" (Forel dixit !). Il a ainsi rassemblé plus de 4500 espèces en une collection aujourd'hui déposée au Musée de Zoologie à Lausanne où elle a rejoint la collection des fourmis de la Suisse (1874) de son père spirituel, Auguste Forel.

Il importe de reconnaître que Kutter appartenait à la grande lignée des myrmécologues suisses comme Huber, Forel, Santschi et Emery (suisse d'origine) (Sartori et Cherix, 1983). On lui doit entre autres un travail absolument fondamental sur la faune des fourmis de la Suisse (*Insecta Helvetica*, Hymenoptera, Formicidae, vol. 6, 1977 et 6a, 1978, Schweiz. Ent. Ges., Zürich), riche de plus de 1000 dessins, offrant enfin aux chercheurs une nouvelle base de référence. Rapidement épuisés, les deux ouvrages ont été récemment réédités, nouvelle que je pouvais lui transmettre il y a une année environ et qui le remplit de joie, car cela signifiait pour lui que d'autres chercheurs allaient pouvoir critiquer et surtout continuer son travail. Il était effectivement anxieux de voir les systématiciens et taxonomistes diminuer en nombre, conscient des imperfections de son travail.



Auteur de plus de 100 publications sur les fourmis (voir Cherix, 1988), il avait en plus commencé à dessiner les très nombreuses espèces de fourmis récoltées lors d'un voyage au Cameroun (1936/37), dont bon nombre de formes nouvelles, mais dut se résigner à arrêter, sa vue baissant et sa main perdant de son assurance. Ce travail inachevé est toutefois accessible, puisque toutes ses archives myrmécologiques se trouvent aujourd'hui à Lausanne.

J'ai eu la chance de pouvoir le fréquenter pendant ces 15 dernières années et j'avoue qu'à chaque rencontre il prenait le temps d'évoquer quelques souvenirs sur les "ancêtres". En effet Heinrich possédait une série d'albums remplis de correspondance, de photos et autres souvenirs des chercheurs qu'il avait connus. C'était presque devenu un rituel qui lui permettait de rendre hommage à ces fondateurs de la myrmécologie moderne. Chaque fois qu'un collègue étranger passait à Lausanne, nous nous efforcions de lui rendre visite ce qui le remplissait de joie. A la fin de l'une de nos dernières rencontres, il me dit qu'il n'était pas sûr d'être toujours en vie à ma prochaine visite, mais qu'il avait vraiment eu du plaisir à celle qui se terminait maintenant !

Il passa la dernière année de sa vie dans une maison de retraite à Uster et bien que sa collection et bibliothèque fussent déjà déposées à Lausanne, il avait tenu à garder auprès de lui 2 cadres avec des fourmis. Fourmis qu'il avait tellement étudiées, même si le premier insecte de sa collection (hiver 1910) était une mouche domestique qu'il avait trouvée entre les fenêtres de la maison paternelle, le soir où il revenait d'une journée passée chez la famille Brun et où il avait décidé de commencer une collection entomologique.

Heinrich Kutter était un homme exigeant envers lui-même, disponible pour les autres, surtout si l'on parlait de fourmis, et d'une profonde gentillesse.

Cherix, D., 1988. Heinrich Kutter, digne successeur d'Auguste Forel.
Actes Coll. Insectes Sociaux 4: 3-14.

Sartori, M. & Cherix, D. 1983. Histoire de l'étude des Insectes Sociaux en Suisse à travers l'oeuvre d'Auguste Forel. *Bull. Soc. ent. Fr.* 88: 66-74.

THE SOCIAL BIOLOGY OF *MYRMICA* ANTS

Graham W. Elmes

*Institute of Terrestrial Ecology, Furzebrook Research Station,
Wareham, Dorset UK BH20 5AS.*

Résumé:

LA BIOLOGIE SOCIALE DES FOURMIS DU GENRE *MYRMICA*

Depuis plus d'une centaine d'années, les myrmécologistes ont utilisé de nombreuses espèces de *Myrmica* dans leur recherche sur les fourmis. Dans cet article, l'auteur passe en revue le travail accompli dans la station de recherche de Furzebrook en attendant la publication d'un travail plus important.

Le sujet a été découpé en six sections principales: structure des populations, polygynie et structure des colonies, variabilité des reines en ponte, contrôle royal et détermination des castes, production des sexués et enfin action des fourmis du genre *Myrmica* sur leur environnement.

Summary:

Myrmecologists have used various *Myrmica* species for more than one hundred years in their investigations of ants. In this paper the author reviews the work done at Furzebrook Research Station as a preliminary to a wider monographic review.

The topics are separated into six main sections: the structure of populations, colony structure and polygyny, queen variability and oviposition, queen control and caste determination, sexual production and finally, the effect of *Myrmica* ants upon their environment.

INTRODUCTION

Myrmica ants are very common throughout the temperate northern hemisphere; more than 600 species and varieties have been described. They are medium sized ants with monomorphic workers measuring up to 10 mm in length. On average, queens are 1.25 the size and twice the weight of the workers. Males are intermediate to the sizes of the two female castes.

The genus has been used many times to study aspects of ant biology. Nearly 100 years ago it was used to investigate ant anatomy (eg. Janet 1899), such studies continue today (eg Billen 1986). *Myrmica* has been used to determine myrmicine chemistry (eg. Morgan & Wadhams 1972) and behaviour in response to pheromones (eg Cammaerts & Verhaeghe 1974). Since 1950 it was the main "tool" used by the late Michael Brian and his colleagues at

Furzebrook Research Station, to investigate the social physiology of ants. First the species *Myrmica rubra* L. was used to investigate caste determination and queen control (eg Brian 1974a) then the population structure of the N. European species were compared to investigate the adaptive significance of the colony processes that were worked out in detail by laboratory studies.

This paper briefly reviews the work of the Furzebrook group as a prelude to a general review of the biology of the genus *Myrmica*. The relevant papers are not treated in chronological order. For clarity the later results on the population structure of the various species are considered first, then aspects of the social biology are discussed showing its relevance in terms of the ants' ecology.

THE STRUCTURE OF *MYRMICA* POPULATIONS

In any temperate biotope, one can usually find two or three different *Myrmica* species. For example *Myrmica rubra* L. and *Myrmica scabrinodis* Nyl. live in close proximity on Scottish moorlands (Brian 1952a, 1956a,b) while 9 heathland sites from Hannover have a minimum of two and a maximum of 6 *Myrmica* species (Assing 1986). Similar results have been reported many times from grassland biotopes (eg Petal 1980, Brian et al. 1976). *M. scabrinodis* nearly always co-exists with *Myrmica sabuleti* Meinert on warm grassland sites in southern England (Elmes & Wardlaw 1982c).

Table I Niche overlap of seven common *Myrmica*.

temp. °C	species	SPEC	LOSA	SCH	SAB	SCA	RUB	RUG
16.3	SPECiodes	x	22	37	31	4	6	4
16.1	ruguLOSA	-4	x	3	14	0	38	5
16.0	SCHencki	-20	-15	x	23	20	9	12
15.6	SABuleti	-15	-13	-21	x	7	15	8
14.4	SCABrinodis	3	-8	2	-3	x	26	27
13.2	RUBra	13	-4	1	3	-4	x	20
12.6	RUGinodis	12	-4	-9	-11	-5	-17	x

Calculated from Seifert (1986,1987). Right hand matrix is the percentage niche overlap (realised/potential). Left hand is the deviation (x100) from average, -ve value indicates displacement and +ve co-existence. Large values are emphasized.

Evolution seems to have favoured niche specialization in the genus *Myrmica* (Gallé 1986). A large amount of ecological data on the ants of East Germany was drawn together by Seifert (1986)

who included data for seven common *Myrmica* species. Seifert's data allows these to be ranked for thermophily (mean summer temperatures at sites, Table I), producing a result that agrees with other less detailed studies (eg Gaspar 1972, Elmes & Wardlaw 1983a).

The proportion of niche overlap and potential "displacement" between the species pairs can be calculated (Table I) from the analyses presented by Seifert (1987), producing the comforting result that competition is most intense between species that share niche requirements. Displacement potential is greatest between species of the same genus, *Lasius* species being most likely to co-exist with *Myrmica* (Table II).

Table II Generic co-existence

	MYR	FOR	LAS
MYRmica	-57		
FORmica	-49	-194	
LASius	7	13	-35

Deviation from average niche overlap (x100) between genera (calculated from Seifert 1987)

All species of *Myrmica* are non-territorial (eg Brian 1952, 1956a) and can be considered to be "submissive" in terms of foraging (Savolainen & Vepsäläinen 1988, 1989, 1990). The distribution of potential nest sites is influenced by the size and aggressivity of territorial species; in English heathlands *Myrmica* colonies are marginalized by the territorial species (Brian *et al.* 1965) and are found at lower densities the nearer one gets to the nests of the aggressive *Formica polyctena* Först. (Savolainen & Vepsäläinen 1990). Foraging behaviour of submissive species is adapted to avoid competition; this ranges from habitat partition (Brian 1955a) to variation in daily rhythms (Savolainen & Vepsäläinen 1989) to varying annual cycles (Elmes 1982).

The size and abundance of *Myrmica* colonies in any habitat results from a combination of two factors, potential nest site abundance and food availability. Varying these can produce any combination of large and small colonies with any distribution, both within and between separate habitats. In high, cold moorlands, *Myrmica ruginodis* Nyl. has very little competition from other species and a wide variety of population structures were found (Elmes 1978a).

The ability to find and retain a nest site is very important in determining the pattern of *Myrmica* colonies (Brian 1952a), weak colonies can be evicted by congenetics (Brian 1952b) and there is considerable indirect evidence that there is a high turn-over of nest sites between conspecifics (Elmes & Wardlaw 1982a,b). There is good evidence that the physical characteristics of any particular nest site can influence the reproductive success of the colony using it; Elmes & Wardlaw (1982b) showed that various categories of *M. sabuleti* colonies (eg gyne-producers v those

producing no sexuals) could be discriminated on the basis of the above-nest vegetation, which was interpreted as reflecting local microhabitat.

Nest densities can range from low ($< 1/20\text{m}^2$) to more than $1/\text{m}^2$ (eg Elmes & Wardlaw 1982c). At low nest densities colony size is determined by the foraging efficiency of individual workers living in any particular nest site (Elmes 1973a) and by overall food availability, which can fluctuate greatly over a period of several years (Petal 1967). At high densities individual colonies suffer interference from neighbours, eg in a dense population of *M. rubra*, there was strong evidence that intra-specific competition resulted in nest-spacing (Elmes 1974a). Such competition should affect colony sizes (Elmes & Wardlaw 1982a).

Therefore in order to use the habitat in the way in which they do, one expects that *Myrmica* colonies should be mobile, highly defensive of their nest-site, should be able to rapidly colonize new nest sites and to be flexible in their reproductive strategy.

COLONY STRUCTURE AND POLYGYNY

Colony sizes of all *Myrmica* species can be very variable, ranging from very small (< 50 workers) to very large (> 5000 workers). In Europe the largest colonies normally belong to *M. rubra*: I have found one colony with > 6000 workers. In parts of Scandinavia and in the Pyrenees, I have seen very large mounds of *M. rubra* that probably contain > 10000 workers. Worker numbers are always overdispersed (eg *M. rubra* in Figure 1) and can be described well by a negative binomial distribution (a simple log-transformation is a good approximation to this). The size that a colony can achieve is determined by the characteristics of the nest site (see previous section and Elmes 1973a). The rate at which it achieves its limiting size will be determined by various social factors (eg. Brian *et al.* 1981) and basically by food supply (Uchmanski & Petal 1982).

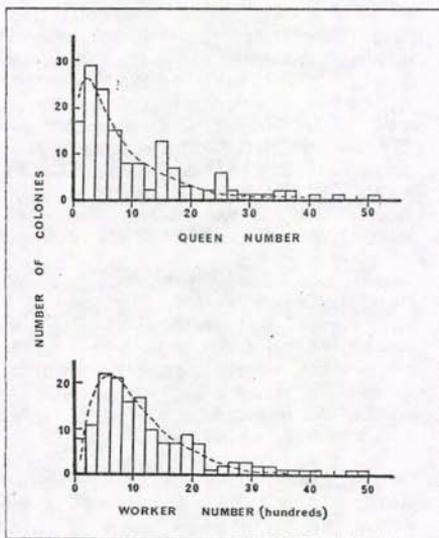


Figure 1 Distribution of queens and workers in *M. rubra*.

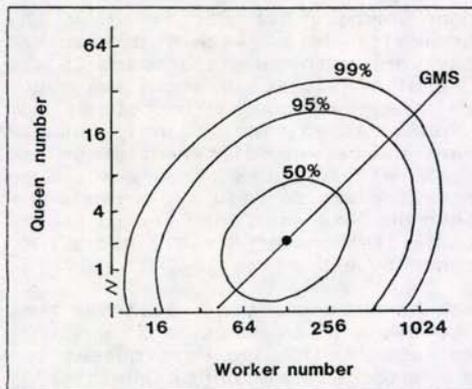


Figure 2 Probability distribution of workers and queens of *M. sulcinodis*.

All *Myrmica* species that I have studied are polygynous, that is some colonies contain more than one fully fertile, active queen. *M. rubra* are probably the "most polygynous" species, one colony was found that contained >600 queens (Elmes 1973a). Queen numbers are very positively skewed (eg Figure 1): for simplicity, a log-transformation is usually used to describe their distribution although strictly a stronger transformation is required.

In most population studies (eg. Elmes 1973a, 1974b, 1978, 1987, Elmes & Wardlaw 1982a, Elmes & Abbott 1974) there is a clear correlation between the number of queens and the number of workers in a colony. However, there is usually enormous variation around the correlation; this is illustrated for a *Myrmica sulcinodis* Nyl. population (Figure 2). There is no reason to suppose that either queen or worker number is the dependent variable, so the best description of the relationship is the geometric mean slope (GMS Figure 2).

The average number of queens per colony varies from <1 to >15 depending upon the species. This, at first sight would indicate that queen regulation in *Myrmica schenckii* Emery, which has many colonies with 1 or no queens (Elmes & Abbott 1974), is quite different from that of *M. rubra*. However, when the "shape parameters" are calculated from the higher moments of the queen distributions (Figure 3), it is seen that the distributions for all the species can be described by the same mathematical function (known as a Pearson type III distribution). This suggests that they are therefore generated by a common biological process.

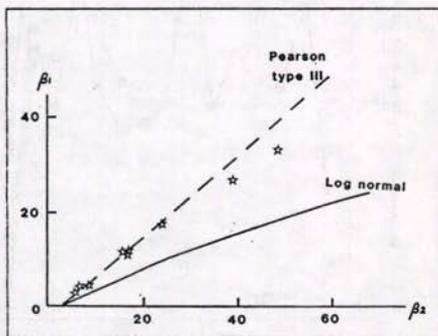


Figure 3 Shape parameters of queen distributions of 9 *Myrmica* species.

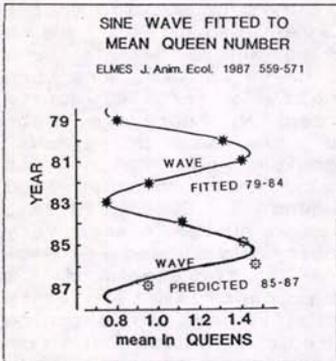


Figure 5 Regular Cycle in Queens.

Queen numbers are not fixed at any particular level within a species, they vary with time and space (Elmes & Petal 1989). For example the average number of queens in colonies of *M. rubra* varied significantly between years and between different grassland sites, within years (Figure 4). Such variation may be regular: a cycle for queen numbers was found in two separate populations of *M. sulcinodis* (eg. Figure 5, Elmes 1987).

What is the underlying mechanism that determines queen numbers? It was suggested that in some ways queens can be considered as acting parasitically upon the worker populations (Elmes 1973a) and I believe that there is now much more evidence that supports that point of view. Queens are periodically recruited into colonies (eg Elmes 1980a) and while daughters may be favoured there

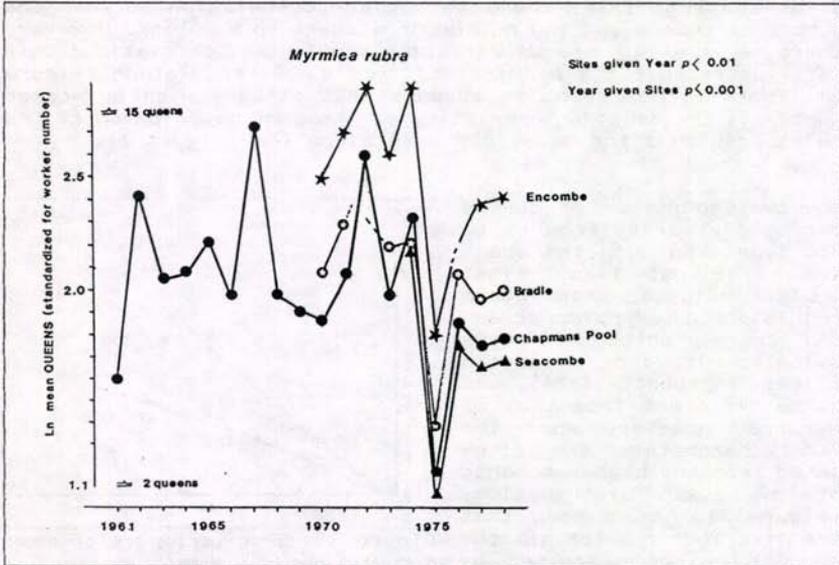


Figure 4 Variation in Queen numbers of *M. rubra* at 4 sites.

is much evidence to suggest that any queen will be accepted when a colony is in a "recruiting" phase. *Myrmica* queens probably live for no more than 3 years. Short longevity combined with frequent recruitment can explain all the population structures, variations and cycles outlined above.

QUEEN VARIABILITY AND OVIPOSITION

The vast majority of laboratory studies have been made on *M. rubra*. However, tests on other species (eg. Elmes & Wardlaw 1983b) suggest that the results can be generalized throughout the genus.

Average-sized queens of *M. rubra* can produce in excess of 600 eggs during a growing-season (Figure 6, Brian & Hibble 1964). The first 50-100 eggs laid by a queen, are considerably heavier than her subsequent production (c 30 μ g versus 20 μ g). The size and quantity of the eggs laid also varies with the size of the queen (specifically her ovariole mass, Elmes 1976). The eggs follow a developmental strategy (Figure 7a) that has been worked out in detail over a period of years starting with Brian (1955b).

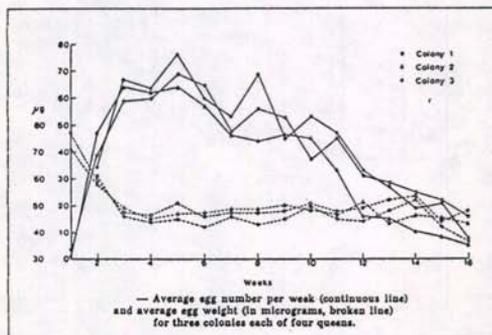


Figure 6 Egg production by *M. rubra* queens.

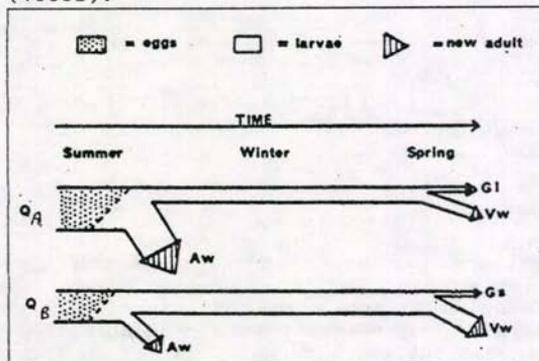


Figure 7 The developmental path of *Myrmica* larvae. There is no growth during the winter period.

Essentially, the first fertilized eggs, laid in early summer, either develop slowly and enter a true (secondary) diapause before winter or they eclose rapidly to form summer-workers (Aw = Aestival-workers in Brian's terminology). Larvae from eggs laid later in summer are often "trapped" by the onset of winter and enter a pseudo or primary diapause. During the following spring the overwintered large, secondary diapause larvae can develop into gynes (G) or spring workers (Vw = Vernal workers), depending upon their treatment. The smaller primary diapause larvae can only develop into spring workers.

The proportion of eggs forming summer workers, primary and secondary diapause larvae varies between queens, within and between

colonies (Figure 8, Brian & Kelly 1967). Small queens produce fewer offspring and relatively fewer summer workers and more spring workers (Figure 7b). The new gynes are similarly sized to their mothers, indicating a strong genetical component (Elmes 1976).

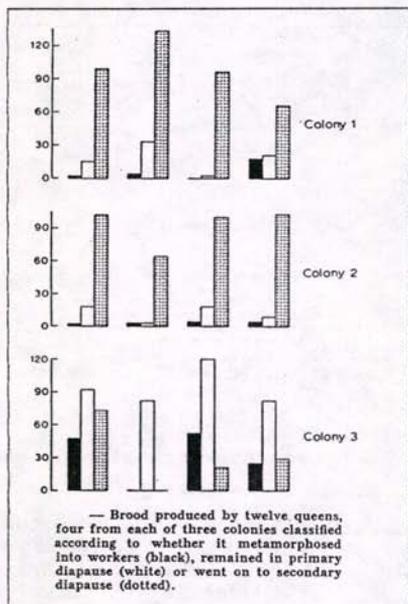


Figure 8 Variability between queens.

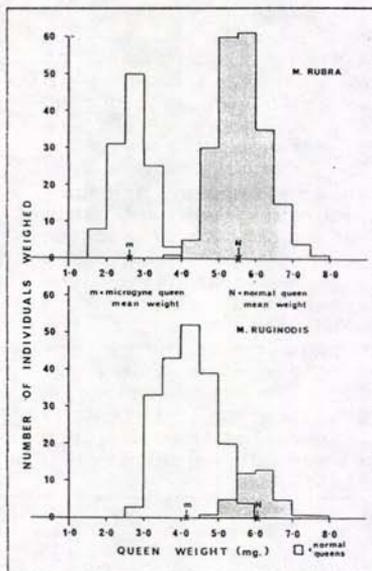


Figure 9 Size distributions of microgynes.

The clearest example of size variation is found in the two forms of *Myrmica ruginodis* Nyl., macrogyna and microgyna (Brian & Brian 1949). These represent two distinct forms of the same species, each form having a distinct biology. However, the forms are not segregated there being a large number of mixed colonies (Elmes unpublished). There is considerable size overlap between the two forms of *M. ruginodis* but the microgynous form of *M. rubra* is even more distinct (Figure 9, Elmes 1973b, 1976). There is some evidence that *M. rubra* microgynes are separate parasitic species (Pearson 1981).

In fact, it has been suggested that microgyny is a step towards the evolution of true social parasites, eg *Myrmica hirsuta* Elmes (1978b), which are abundant in the genus *Myrmica*. Surplus queens are a drain on the economy of a colony (Elmes 1973a), interfering with queen oviposition and reducing the overall production of the group (Figure 10, Elmes 1989).

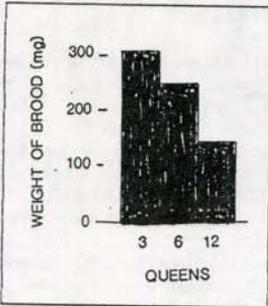


Figure 10 Production by different queen numbers with constant workers.

It appears that polygyny has considerable adaptive value, enabling individual colonies to adjust their egg production to rapidly changing nest-sites (see earlier sections). In turn this gives great flexibility at the population level (see first section). The disadvantage is that by recruiting unrelated queens, it is easy for individuals to "cheat" driving the system towards a purely parasitic one. In order to avoid this queens have evolved the ability to produce "plastic" eggs that are easily controlled by all queens, making it difficult for any one to monopolise the brood production. This is explored in the next section.

LARVAL ONTOGENY AND QUEEN CONTROL

The detailed developmental patterns of overwintered, third instar male and female larvae of *Myrmica ruginodis*, were worked out by Brian (1954, 1955c). He showed that both queens and males followed the same basic embryological development, similar to that of other hymenoptera. The adult system forms within the growing larva and is already well developed by the time of pupation. The development of the legs were used to measure the growth of the adult system (Brian 1954).

Three stages were recognised: A:- the period during which the leg-buds grow and distend, B:- the period during which the bud produces the 3 distal segments in telescoped form, C:- the final elongation of the leg within the intercuticular haemolymph. The larva feeds and grows steadily during the A & B phase but stops feeding during C, when growth is terminated by the ejection of the meconium forming the prepupa.

Throughout the third instar life, the brain gradually migrates from the larval head capsule into the prothorax, where it is enveloped by the developing adult head. When the brain is completely in the prothorax, it stimulates hormonal reactions which result in moulting (Brian 1959). Therefore, the position of the brain is a useful indicator of maturity (Brian 1954) which can be independent of corporal development. If corporal development and brain migration are kept in synchrony (Skellam et al. 1959) a fully mature adult is produced.

Synchrony almost always occurs in males but in female larvae the two systems can get out of phase. If either the brain maturity is accelerated in relation to growth, or growth is retarded in relation to brain development the larva metamorphoses before it is completely developed. In this way workers and a variety of

female intercastes can be formed (Brian 1954).

Given the evolutionary arguments for a worker caste in ants, why has the genus *Myrmica* evolved a "plastic" system of caste determination rather than a more easily controlled genetically based system? I think that the reason is the need for a very flexible population structure (see earlier sections) which has selected for polygyny, low internal colony relatedness and the ability to respond quickly to habitat change. In turn this demands that colonies should be able to switch production between worker and reproductive at short notice (see following section). The plastic system is open to manipulation by both queens and workers and has lead directly to the interaction between workers and queens that M.V. Brian called "Queen Effect".

In very general terms queen effect operates because workers can recognise the presence of a queen in the nest. Although workers can recognise the shape of queens, awareness is mainly the result of chemical signals. These are contact pheromones and can only be passed from queen to worker by touch (Brian 1970), they appear to be produced only in the abdomen of fertilized queens and are probably related to the ovaries (Brian 1973a, Coglitore & Cammaerts 1981). Queen effect seems universal in its action among species of genus *Myrmica*. It has been shown that queens of one species can stimulate workers of a second to show "queen effect" in their treatment of larvae of a third species (Elmes & Wardlaw 1983b).

In the absence of a queen, the workers favour the largest, most mature larvae and treat them in a way that maximises their chances of developing fully into a gyne or male. Workers can recognise gyne-potential larvae (Brian 1975a). When an active queen is present workers adopt an opposite strategy (Brian & Carr 1960); they favour the smaller, less mature larvae and treat them in a manner that speeds-up growth, while inhibiting growth in the larger larvae. The net result is early metamorphosis producing workers rather than gynes. Reduction in male growth simply produces smaller males or death.

Queen effect starts right from the time eggs are laid (Brian 1962, Brian & Hibble 1964, Brian & Kelly 1967) through larval pre-winter development (Brian 1975b) and continues throughout post-winter development (Brian 1973b). Workers can manipulate the temperature and feeding regimes of larvae (eg Brian 1956c, 1957, 1973b&c) which can affect the growth rates of larvae. On the other hand, growth and maturity can be affected chemically (Brian & Hibble 1963, Brian & Blum 1969, Brian 1974b, Brian et al. 1974).

When queen effect was first discovered the natural interpretation was that it was the way in which the queens controlled their workers and "made them do what they wanted". This is now considered simplistic, the process being a two-way interaction between queens and workers. My view is that workers recognise the presence of queens and manipulate the colony in their inter-

ests so that in a sense the workers are "using" the queens. This would explain many of the related problems of sexual investment in polygynous colonies where queens turn-over regularly (Elmes & Petal 1990).

SEXUAL PRODUCTION

To a large extent the production of gynes is controlled separately from the production of males. In the previous section it was shown how workers are produced at the expense of gynes. This is enabled both by the social control of queens and by physical manipulation of environment by the workers, which can regulate the food supply and incubation temperatures. However, these last two are liable to be manipulated drastically by chance climatic effects, which, if occurring at a critical phase in larval development, can switch gyne-larvae to workers.

Males develop from unfertilized eggs, in most species of *Myrmica* both queens and workers can lay male-eggs (Brian 1953). Many species appear to specialize in processing food by workers into highly nutritious trophic eggs (Brian & Rigby 1978). Queen effect causes workers to switch from producing reproductive eggs to trophic eggs (Brian 1969).

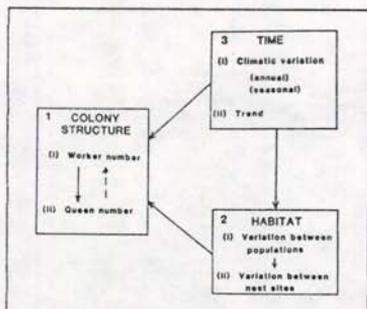


Figure 11 Relationship between population, habitat and climate.

larly determined by the food availability when the laying workers were themselves larvae. Once the male-eggs are incorporated in the brood pile they are not singled out for attack by the workers (Brian 1981). When food is short they "compete" with the smaller female larvae and may die of starvation or eclose at a smaller size.

Consequently the proportion of sexuals produced by any colony results from a combination of environmental and social factors acting over several years. Changes in climatic and habitat conditions (Figure 11) determine population size. If social conditions in a colony were ripe for gyne production one might expect

In a study of male production, Smeeton (1981) showed that many male-eggs are produced in late summer by wild colonies of *M. rubra*. Her work suggested that most males are produced from worker-eggs, particularly from those laid by young workers that eclosed in early summer (Smeeton 1982a). Egg production was maximal when a small number of larvae were present, ie excess capacity, whereas it was reduced when many larvae were present (Smeeton 1982b). The condition of the workers affected the amount of eggs laid (Smeeton 1982c), this was particu-

to find both gyne and male larvae among the overwintered brood (Figure 12, Elmes and Wardlaw 1982b). However, if environmental conditions were poor in spring many of the gyne-larvae would be switched to workers. These "failed gyne" workers tend to be larger than normal and contribute most to male-eggs during the following summer (Smeeton 1982a). Male production might be reduced but would only fail completely in extreme conditions. Consequently the colony produces a male-biased sex-ratio and has a higher potential male production the following year. Using the scheme in Figure 12 many other possibilities can be envisaged.

Male and gyne production should track each other but appear independent of each other in any year. Social factors can only be detected when a long run of data is available and the climatic and other physical variation can be eliminated statistically. Analysis of a long term data set for *M. sulcinodis* (Elmes unpublished) show cycles in sex-ratios that track the cycle in queen numbers (Elmes 1987a&b).

It is my opinion that the niche specialisation for nest sites that has occurred within the context of very variable environments, has given rise to the large number of *Myrmica* forms. In turn this life cycle demands polygyny, which is best regulated, in social terms, by flexible caste determination. This system results in considerable internicine struggle, it being very important who controls the part of the nest containing the egg-mass - the core (Brian 1986a). Workers establish the position of the core to which only certain individuals have access - both workers and queens (Elmes & Brian 1991), but it is not clear whether the workers determine which queens have access to the core or vice-versa. However, workers have low fidelity, they bond to the queen that is the most attractive to them even if she comes from a foreign colony (Brian 1986b).

All these factors result in male-biased sex-ratios which can be considered a cost to be set against the benefits of the life-style.

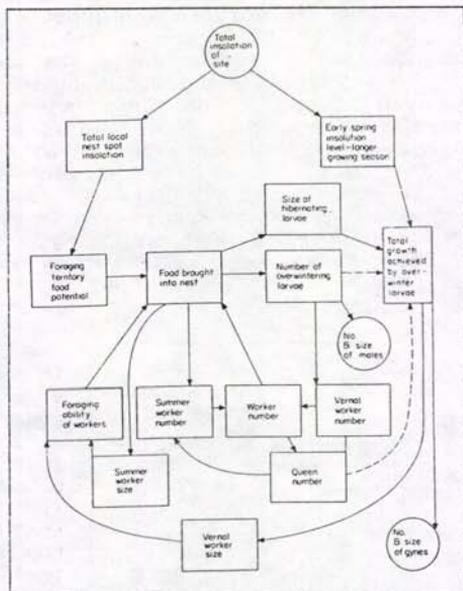


Figure 12 Interaction between sexual production and environment.

RÔLE IN THE ENVIRONMENT

At first sight, one might think that the relatively small colonies of *Myrmica* have little impact upon their environment. However, studies have shown them to have many interactions with plants and animals. Although small, *Myrmica* nests can be numerous and exist at high densities (first section). Being scavengers, *Myrmica* bring back large quantities of organic material which is incorporated in the soil around their nests. A comprehensive study of the soil of ants nests was made in Poland (Jakubczyk *et al.* 1972, Cezerwinski *et al.* 1971:- reviewed Petal 1980). They compared the soil of the nests of two *Lasius* species with *Myrmica* species (Table III).

Table III Contents of Nest Soils.

Both *Myrmica* spp. and *Lasius flavus* had considerably more organic material and nutrients in their nest soil, compared with controls. The accumulated nutrients were soon lost from the abandoned mounds of *Myrmica* spp., soil from those nests abandoned for two years had no more nutrients than the control samples (Table III). Petal (1980) concludes that the different levels of micro-flora in the soil from the nests of the different species is explained by their diet and general biology. *Myrmica* collect insect prey throughout the year and the remains, once incorporated in the soil, stimulate the growth of ammonifying bacteria. A benefit of the high levels of these micro-organisms is that it enables *Myrmica* spp. and *Lasius niger* to cope with high levels of mineral nitrogen pollution (Petal *et al.* 1975, Petal 1983).

The ratio (nest-soil/control) of nutrients and micro-flora in nests of 3 European ants (Lf= *Lasius flavus*, Ln= *Lasius niger*, Myr= *Myrmica*). 0= still occupied, 1= abandoned for 1 year, 2= abandoned 2+ years. (Petal 1980).

Measure	Ln	Lf	Myr	<i>Myrmica</i> nests		
				0	1	2+
K2O	2.0	3.7	4.0	6.3	3.6	1.0
P2O5	2.0	4.0	4.0	5.0	6.7	1.0
N				1.3	1.2	1.0
Catns.	1.0	1.5	1.8	1.5	2.6	
Bact.	22.8	2.1	10.2	16.5	1.1	0.7
Fungi	12.1	0.8	3.8	5.5	11.0	6.5
Yeasts	1.3	0.2	0.2	0.2	0.4	0.8

Ants affect vegetation in two ways. 1. By modification of the plant community colonizing nest sites: Elmes & Wardlaw (1982b) could find no evidence that the plants above *Myrmica sabuleti* nests were responding either to gross physical factors. They considered that microhabitat features determined both the plant composition and the suitability of the nest-spot for a nest. The particular combination of plants might modify the suitability of a "spot" for the ants, probably by altering the shading effect of microclimate. If the ants occupied the site for a long period and accumulated nutrients as reported by Petal (1980) then it is

conceivable that the flora might be altered by the ants.

2: Seed relocation: Beattie & Culver (1983) thought that the relocation of seeds of the myrmecochores and other plants to nests of *Myrmica discontinua* resulted in greater survival of seedlings. They showed that the nests of *M. discontinua* were richer in NPK than the nearby mounds of *Formica canadensis*. Seeds of *Viola* spp. survive better in nests of *Myrmica* spp. (Beattie & Culver 1978). *Myrmica* ants help disperse seeds of *Trillium* spp. in Japan (Ohara & Higashi 1987) and *Carex* spp. in Europe (Kjellson 1985).

Apart from their rôle as predators, that can have a large impact upon the populations of other invertebrates (Petal 1967), *Myrmica*, like most other ants, have developed complicated relationships with other invertebrates, especially Lycaenid butterflies (Malicky 1969).

One of the most complex relationships is between the parasitic Lycaenid genus *Maculinea* and *Myrmica* ants: in Europe there are five species of *Maculinea* and each is parasitic on a different *Myrmica* species (Figure 13, Thomas *et al.* 1989). Of especial interest is the relationship between *Maculinea rebeli* Hir. and its host *Myrmica schencki*, which feeds the caterpillars directly (Elmes *et al.* a&b). *Maculinea rebeli* has "learned to use the complex relationship between the *Myrmica* queens, workers and larvae and they "deceive" the ants into believing that they are particularly attractive ant-larvae. Consequently they show growth patterns and competitive interactions, both with themselves and ant brood, that are analogous to those normal in *Myrmica* nests.

I believe that such studies will show that *Myrmica* ants are very important in maintaining the "health" of the traditional cultural habitats of Europe.

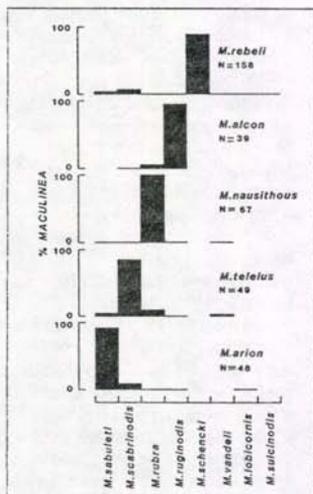


Figure 13 The distribution of *Maculinea* in different species of *Myrmica* nest.

REFERENCES

- Assing, V. 1986. Distribution, densities and activity patterns of the ants (Hymenoptera: Formicidae) of Calluna heathlands in northwestern Germany. *Entomol. Gener.* 11, 183-190.
- Beattie, A.J. & Culver, D.C. 1983. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. *Oecologia* 56, 99-103.

- Billen, J. 1986. Morphology and ultrastructure of the Dufour's and venom gland in the ant, *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Int. J. Insect Morph. & Embryol.* 15, 13-25.
- Brian, M.V. 1952a. The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.* 21, 12-24.
- Brian, M.V. 1952b. Interaction between ant colonies at an artificial nest-site. *Ent. Mon. Mag.* 88, 84-88.
- Brian, M.V. 1953. Oviposition by workers of the ant *Myrmica*. *Physiol. comp. et oecol.* 3, 25-36.
- Brian, M.V. 1954. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 1. The growth of queens and males. *Ins. soc.* 1, 101-122.
- Brian, M.V. 1955a. Food collection by a Scottish ant community. *J. Anim. Ecol.* 24, 336-351.
- Brian, M.V. 1955b. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation. *Ins. soc.* 2, 85-112.
- Brian, M.V. 1955c. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 2. The growth of workers and intercastes. *Ins. soc.* 2, 1-34.
- Brian, M.V. 1956a. The natural density of *Myrmica rubra* and associated ants in west Scotland. *Ins. soc.* 3, 473-487.
- Brian, M.V. 1956b. Segregation of species of the ant genus *Myrmica*. *J. Anim. Ecol.* 25, 319-337.
- Brian, M.V. 1956c. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 4. Controlled larval nutrition. *Ins. soc.* 3, 369-394.
- Brian, M.V. 1957. Food distribution and larval size in cultures of the ant *Myrmica rubra* L. *Physiol. comp. Oecologia* 4, 329-345.
- Brian, M.V. 1959. The neuro-secretory cells of the brain, the corpora cardiaca and the corpora allata during caste differentiation in an ant. pp 167-171 in; *The ontogeny of insects*, Acta symposii de evolutione insectorum, Praha 1959.
- Brian, M.V. 1962. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 5. Social conditions affecting early larval differentiation. *Ins. soc.* 4, 295-310.
- Brian, M.V. 1969. Male production in the ant *Myrmica rubra* L. *Ins. soc.* 16, 249-268.
- Brian, M.V. 1970. Communication between queens and larvae in the ant *Myrmica*. *Anim. Behav.* 18, 467-472.
- Brian, M.V. 1973a. Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.* 21, 691-698.
- Brian, M.V. 1973b. Caste control through worker attack in the ant *Myrmica*. *Ins. soc.* 20, 87-102.
- Brian, M.V. 1973c. Temperature choice and its relevance to brood survival and caste determination in the ant *Myrmica rubra* L. *Physiol. Zool.* 46, 245-252.
- Brian, M.V. 1974a. Kastendetermination bei *Myrmica rubra* L. in *Sozial Polymorphismus bei Insekten*. Ed. G.H. Schmidt, Stuttgart. 974pp.
- Brian, M.V. 1974b. Caste differentiation in *Myrmica rubra*: the role of hormones. *J. Insect Physiol.* 20, 1351-1365.
- Brian, M.V. 1975a. Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav.* 23, 745-756.
- Brian, M.V. 1975b. Caste determination through a queen influence on diapause in larvae of the ant *Myrmica rubra*. *Ent. exp. & appl.* 18, 429-442.
- Brian, M.V. 1981. Treatment of male larvae in ants of the genus *Myrmica*. *Ins. soc.* 28, 161-166.
- Brian, M.V. 1986a. The distribution, sociability and fecundity of queens in normal groups of the polygyne ant *Myrmica rubra* L. *Ins. soc.* 33, 118-131.

- Brian, M.V. 1986b. Bonding between workers and queens in the ant genus *Myrmica*. *Anim. Behav.* 34, 1135-1145.
- Brian, M.V. & Blum, M.S. 1969. The influence of *Myrmica* queen head extracts on larval growth. *J. Insect. Physiol.* 15, 2213-2223.
- Brian, M.V. & Brian, A.D. 1949. Observations on the taxonomy of the ants *Myrmica rubra* L. and *M. laevinodis* Nylander. (Hymenoptera: Formicidae). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 100, 393-409.
- Brian, M.V. & Carr, C.A.H. 1960. The influence of the queen on brood rearing in ants of the genus *Myrmica*. *J. Insect Physiol.* 5, 81-94.
- Brian, M.V. & Hibble, J. 1963. 9-oxodec-trans-2-enoic acid and *Myrmica* queen extracts tested for influence on brood in *Myrmica*. *J. Insect Physiol.* 9, 25-34.
- Brian, M.V. & Hibble, J. 1964. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 7.- Caste bias, queen age and influence. *Ins. soc.* 3, 223-238.
- Brian, M.V. & Kelly, A.F. 1967. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 9. Maternal environment and the caste bias of larvae. *Ins. soc.* 14, 13-24.
- Brian, M.V. & Rigby, C. 1978. The trophic eggs of *Myrmica rubra* L. *Ins. soc.* 25, 89-110.
- Brian, M.V., Clarke, R.T. & Jones, R.M. 1981. A numerical model of an ant society. *J. Anim. Ecol.* 50, 387-405.
- Brian, M.V., Hibble, J. & Stradling, D.J. 1965. Ant pattern and density in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.* 34, 545-555.
- Brian, M.V., Jones, R.M. & Wardlaw, J.C. 1981. Quantitative aspects of queen control over reproduction in the ant *Myrmica*. *Ins. soc.* 28, 191-207.
- Brian, M.V., Mountford, M.D., Abbott, A. & Vincent, S. 1976. The changes in ant species distribution during ten years post-fire regeneration of a heath. *J. Anim. Ecol.* 45, 115-133.
- Cammaerts-Tricot, M.-C. & Verhaeghe, J.-C. 1974. Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Ins. soc.* 21, 275-282.
- Coglitore, C. & Cammaerts, M.C. 1981. Étude du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica rubra* L. *Ins. soc.* 28, 353-370.
- Culver, D.C. & Beattie, A.J. 1978. Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some West-Virginia species. *J. Ecol.* 66, 53-72.
- Czerwinski, Z., Jakubczyk, H. & Petal, J. 1971. Influence of ant hills on the meadow soils. *Pedobiologia* 11, 277-285.
- Elmes, G.W. 1973a. Observations on the density of queens in natural colonies of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera: Formicidae). *J. Anim. Ecol.* 42, 761-771.
- Elmes, G.W. 1973b. Miniature queens of the ant *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). *The Entomologist* 106, 133-136.
- Elmes, G.W. 1974a. The spatial distribution of a population of two ant species living in limestone grassland. *Pedobiologia* 14, 412-418.
- Elmes, G.W. 1974b. Colony populations of *Myrmica sulcinodis* Nyl. (Hym. Formicidae). *Oecologia* 15, 337-343.
- Elmes, G.W. 1976. Some observations on the microgyne form of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. soc.* 23, 3-22.
- Elmes, G.W. 1978a. Populations of *Myrmica* (Formicidae) living on different types of *Calluna* moorland - a semi-natural habitat of southern England. *Memorabilia Zoologica* 29, 41-60.
- Elmes, G.W. 1978b. A morphometric comparison of three closely related species of *Myrmica* (Formicidae), including a new species from England. *Syst. Entomol.* 3, 131-145.
- Elmes, G.W. 1980. Queen numbers in colonies of ants of the genus *Myrmica*.

- Ins. soc.* 27, 43-60.
- Elmes, G.W. 1982. The phenology of five species of *Myrmica* (Hym. Formicidae) from South Dorset, England. *Ins. soc.* 29, 548-559.
- Elmes, G.W. 1987a. Temporal variation in colony populations of the ant *Myrmica sulcinodis* I. Changes in queen number, worker number and spring production. *J. Anim. Ecol.* 56, 559-571.
- Elmes, G.W. 1987b. Temporal variation in colony populations of the ant *Myrmica sulcinodis* II. Sexual production and sex ratios. *J. Anim. Ecol.* 56, 573-583.
- Elmes, G.W. 1989. The effect of multiple queens in small groups of *Myrmica rubra*. *Actes Coll. Ins. soc.* 5, 137-144.
- Elmes, G.W. & Abbott, A.M. 1981. Colony populations of *Myrmica schencki* Emery collected in Jutland, Denmark. *Natura Jut.* 19, 53-56.
- Elmes, G.W. & Brian, M.V. 1991. The importance of the egg-mass to the activity of normal queens and microgynes of *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae). *Ins. soc. in press.*
- Elmes, G.W. & Wardlaw, J.C. 1982a. A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. I A comparison of colony populations. *J. Anim. Ecol.* 51, 651-664.
- Elmes, G.W. & Wardlaw, J.C. 1982b. A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. II Effects of above-nest vegetation. *J. Anim. Ecol.* 51, 665-680.
- Elmes, G.W. & Wardlaw, J.C. 1982c. Variations in populations of *Myrmica sabuleti* and *M. scabrinodis* (Formicidae: Hymenoptera) living in southern England. *Pedobiologia* 23, 90-97.
- Elmes, G.W. & Wardlaw, J.C. 1983a. A comparison of the effect of temperature on the development of large hibernated larvae of four species of *Myrmica* (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 30, 106-118.
- Elmes, G.W. & Wardlaw, J.C. 1983b. A comparison of the effect of a queen upon the development of large hibernated larvae of six species of the genus *Myrmica* (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 30, 134-148.
- Elmes, G.W. & Petal, J. 1990. Queen number as an adaptable trait: evidence from wild populations of two red ant species (genus *Myrmica*). *J. Anim. Ecol.* 59, 675-690.
- Elmes, G.W., Thomas, J.A., & Wardlaw, J.C. 1991a. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant-nests. *J. Zool. Lond. in press.*
- Elmes, G.W., Wardlaw, J.C. & Thomas, J.A. 1991b. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly and their *Myrmica* host ants: patterns of caterpillar growth and survival. *J. Zool. Lond. in press.*
- Gallé, L. 1986. Habitat and niche analysis of grassland ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.* 11, 197-211.
- Gaspar, C. 1972. Les fourmis de la Famenne. III.- Une étude écologique. *Re. Ecol. Biol. Sol.* 9, 99-125.
- Jakubczyk, H., Czerwinski, Z. & Petal, J. 1972. Ants as agents of the soil habitat changes. - in *Productivity investigations on social insects and their role in the ecosystems. vol 20, Ecol. Polska pp. 153-161.*
- Janet, C. 1899. *Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte.* Carré et Naud, Paris. 74pp.
- Kjellsson, G. 1985. Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L. I. Seed dispersal and ant-seed mutualism. *Oecologia* 67, 416-423.
- Malicky, H. 1969. Versuch einer analyse der ökologischen beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). *Tijd. voor Entomol.* 112, 213-298.

- Morgan, E.D. & Wadhams, L.J. 1972. Chemical constituents of Dufour's gland in the ant *Myrmica rubra*. *J. Ins. Physiol.* 18, 1125-1135.
- Ohara, M. & Higashi, S. 1987. Interference by ground beetles with the dispersal by ants of seeds of *Trillium* species (Lillaceae). *J. Ecol.* 25, 1091-1098.
- Pearson, B. 1981. The electrophoretic determination of *Myrmica rubra* microgynes as a social parasite: possible significance in the evolution of ant social parasites. pp 75-84 in *Biosystematics of Social Insects* ed. P.E. Howse & J.L. Clement (Systematics Association Special Volume 19) Academic Press, London & New York.
- Pearson, B. 1983. Intra-colonial relatedness amongst workers in a population of nests of the polygynous ant, *Myrmica rubra* Latreille. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 1-4.
- Petal, J. 1967. Productivity and the consumption of food in the *Myrmica laevinodis* Nyl. population. In: *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems* ed. K. Petruszewicz, Warszawa. Ch. 3.3.15 pp 841-857
- Petal, J. 1980. Ant populations, their regulation and effect on soil in meadows. *Ecologia Polska* 28, 297-326.
- Petal, J. 1983. The effect of mineral fertilization on biocoenotic structure and matter economy on meadows. *Ecologia Polska* 31, 913-929.
- Petal, J., Jacubczyk, H., Chmielewski, K. & Tatur, A. 1975. Response of ants to environment pollution. in *Progress in Soil Zoology pp 363-373* Proc. 5th. Int. Coll. Soil Zoology, Prague, Sept. 1973. Academia Prague.
- Savolainen, R. & Vepsäläinen, K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51, 135-155.
- Savolainen, R. & Vepsäläinen, K. 1989. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56, 3-16.
- Savolainen, R. & Vepsäläinen, K. 1990. The effect of interference by formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *J. Anim. Ecol.* 59, 643-654.
- Seifert, B. 1986. Vergleichende untersuchungen zur habitatwahl von ameisen (Hymenoptera: Formicidae) im mittleren und südlichen Teil der DDR. *Abh. Ber. Naturkundemus, Görlitz* 59(5), 1-124.
- Seifert, B. 1987. A model to estimate interspecific competitive displacement in ants (Hymenoptera, Formicidae). *Zool. Jb. Syst.* 114, 451-469.
- Skellam, J.G., Brian, M.V. & Proctor, J.R. 1959. The simultaneous growth of interacting systems. *Acta Biotheoretica* 13, 131-144.
- Smeeton, L. 1981. The source of males in *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 28, 263-278.
- Smeeton, L. 1982a. The effect of age on the production of reproductive eggs by workers of *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 29, 465-474.
- Smeeton, L. 1982b. The effect of larvae on the production of reproductive eggs by workers of *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 29, 455-464.
- Smeeton, L. 1982c. The effects of the sizes of colony worker and food store on the production of reproductive eggs by workers of *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 29, 475-484.
- Thomas, J.A., Elmes, G.W, Wardlaw, J.C. & Woyciechowski, M. 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* 79, 452-457.
- Uchmanski, J. & Petal, J. 1982. Long term stability of ant colonies: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 51, 832-856.

DU RECRUTEMENT ALIMENTAIRE AUX DECISIONS COLLECTIVES :
L'EXEMPLE DE *MYRMICA SABULETI* .

J.C. de Biseau, J.L. Deneubourg, J.M. Pasteels

Unit of Behavioural Ecology
Université Libre de Bruxelles
Faculté des Sciences, C.P. 160
50, avenue F. Roosevelt
1050 Bruxelles

Résumé : Lors de l'exploitation de sources sucrées de grande taille, *M. sabuleti* pratique une récolte collective basée sur l'utilisation d'un recrutement de masse. Au niveau global, l'exploitation de deux sources de saccharose est, en général, de type asymétrique : l'activité de la colonie se concentre sur une des deux sources, l'autre étant sous-exploitée. Le comportement collectif de *M. sabuleti* présente néanmoins une certaine flexibilité : si une source 0,5M est découverte avant une source 1M, les colonies restent prisonnières de leur premier choix; par contre, si une source 0,1M est découverte avant une source 1M, les sociétés déplacent rapidement leur activité vers la source riche. L'interprétation de nos résultats fait appel à un modèle mathématique simple capable de simuler les situations de choix testées. Par ailleurs, nos résultats sont comparés à ceux obtenus sur deux autres espèces étudiées dans des conditions expérimentales comparables.

Mots-clés : *Formicidae*, *Myrmica sabuleti*, recrutement alimentaire, décisions collectives, modélisation mathématique.

Summary : From food recruitment to collective decisions : the case of *Myrmica sabuleti*.

When exploiting large sugar sources, the colonies of *M. sabuleti* use mass recruitment. At the society level, the exploitation of 2 sources of sucrose is generally asymmetrical : the activity of the colony concentrates on one source, the other being underexploited. Nevertheless, the collective behaviour of *M. sabuleti* shows a certain degree of flexibility : if a 0,5M source is discovered before a 1M source, the colonies stay with their first choice. By contrast, if a 0,1M source is discovered before a 1M source, the societies rapidly shift their activity towards the richer source. The interpretation of our results is based upon a simple mathematical model which simulates the tested choice situations. In addition, our results are compared to others obtained using two other species studied under comparable experimental conditions.

Key words : *Formicidae*, *Myrmica sabuleti*, food recruitment, collectives decisions, mathematical model.

INTRODUCTION

Parmi les différentes stratégies de récolte de la nourriture développées par les fourmis, le recrutement de masse a été le plus couramment observé (Beckers et al., 1989). Dans ce type de recrutement, le seul outil dont disposent les ouvrières nouvellement recrutées pour trouver la nourriture préalablement découverte est la piste chimique (Wilson, 1962; Möglich et Hölldobler, 1975). La recruteuse ne joue jamais le rôle de guide, comme c'est le cas par exemple dans le recrutement de groupe (Hölldobler, 1971; Verhaeghe, 1982).

Myrmica sabuleti pratique une récolte collective basée sur l'utilisation d'un tel recrutement de masse. Au niveau global, la découverte d'une source d'eau sucrée est suivie d'une sortie massive et brutale d'ouvrières recrutées qui se dirigent vers la nourriture ne laissant aucun doute sur l'existence d'une piste chimique. Par ailleurs, le nombre moyen d'ouvrières présentes à la nourriture diminue pour des concentrations en saccharose décroissantes (de Biseau, en prép.).

Dans ce travail, nous avons tenté d'étudier le problème des décisions collectives prises par les colonies de cette espèce lorsque celles-ci sont confrontées à l'exploitation de plusieurs sources de même nature.

MATERIEL ET METHODES

Les sociétés de *M. sabuleti* sont élevées dans des nids de Janet. En dehors des périodes d'expérimentation, les colonies disposent en permanence d'une solution de saccharose 0,5M et d'un distributeur d'eau.

Chaque semaine, elles reçoivent des blattes en guise de source protéique.

Le dispositif expérimental que nous avons utilisé est représenté à la figure 1. Quatre jours avant l'expérience, la colonie est placée sur une aire de récolte dépourvue de toute nourriture. Au moment de l'expérience, deux sources de saccharose sont introduites à 40 cm de l'entrée du nid, symétriquement par rapport à celle-ci. Dès cet instant, le nombre d'ouvrières s'alimentant aux deux sources est relevé chaque minute pendant toute la durée du recrutement.

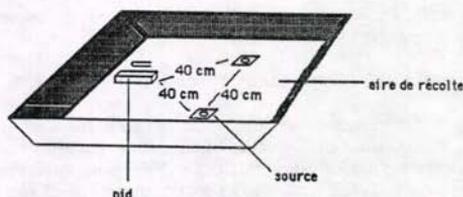


Figure 1.

Dispositif expérimental utilisé pour les expériences de choix collectifs.
Experimental apparatus used for the collective choices experiments.

Les situations de choix que nous avons testées sont reprises dans le tableau 1. Les sources peuvent être introduites en même temps ou en différé, elles peuvent être de même concentration ou de concentration différente. Pour les expériences en différé, la seconde source est introduite lorsque le recrutement vers la première est déjà bien initié (lorsqu'il y a entre 20 et 40 ouvrières à la première source).

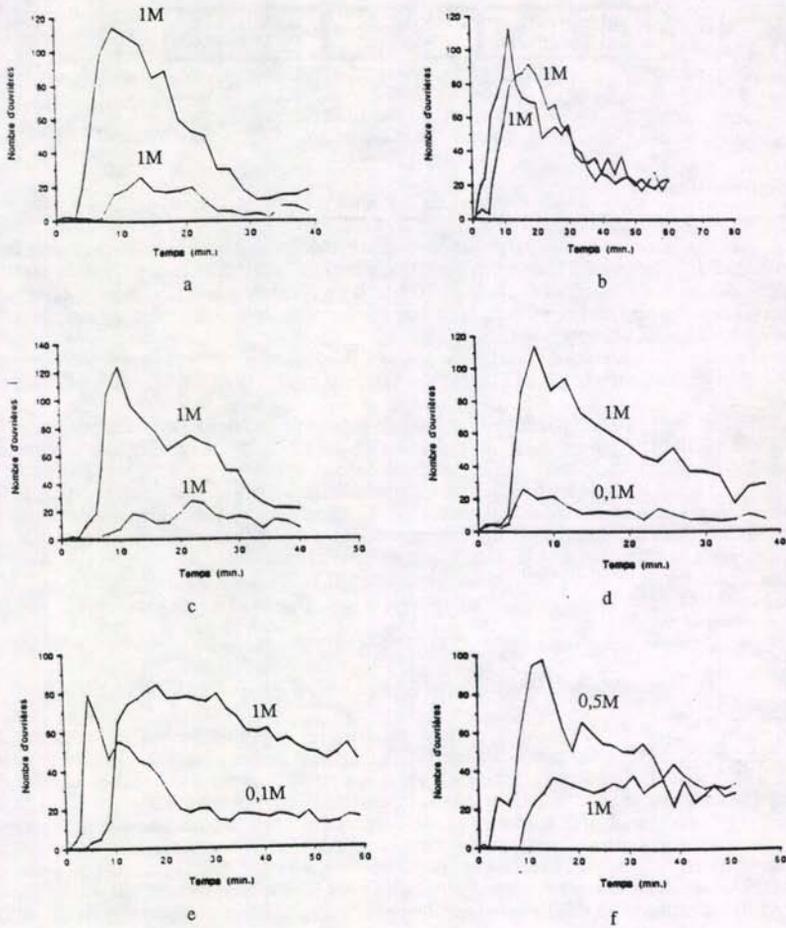


Figure 2.

Expériences de choix collectif : évolution temporelle de la population d'ouvrières aux 2 sources de saccharose. a et b : 2 sources 1M introduites simultanément; c : 2 sources 1M introduites en différé; d : une source 0,1M et une source 1M introduites simultanément; e : une source 0,1M introduite avant une source 1M; f : une source 0,5M introduite avant une source 1M.

Collective choice experiments : changes over time of the worker population at 2 sucrose sources. a and b : two 1M sources simultaneously introduced; c : two 1M sources successively introduced; d : one 0,1M source and one 1M source simultaneously introduced; e : one 0,1M source introduced before one 1M source; f : one 0,5M source introduced before one 1M source.

2 sources	simultanées	en différé
Concentrations identiques	1M - 1M	1M Δ 1M
Concentrations différentes	0,1M - 1M 0,5M - 1M	0,1M Δ 1M 0,5M Δ 1M

Tableau 1 :
Situations de choix testées.
Choice situations tested.

RESULTATS

L'exploitation de deux sources de saccharose 1M introduites simultanément peut être asymétrique ou symétrique. Dans le premier cas (figure 2a), l'activité de la colonie se concentre sur l'une des deux sources qui bénéficie de 70 à 80% de l'activité totale (3 expériences). Dans le second cas (figure 2b), l'activité de la société est partagée de manière plus ou moins égale entre les deux sources (3 exp.).

Lorsque deux sources de saccharose 1M sont introduites en différé, c'est la première qui sera la plus exploitée (figure 2c) (3 exp.). L'avantage temporel dont elle a bénéficié est donc déterminant.

Si l'on introduit simultanément sur l'aire de récolte une source 0,1M et une source 1M, la colonie sélectionne la source la plus riche (figure 2d) (3 exp.). Un résultat comparable est obtenu lorsque la source "pauvre" est du saccharose 0,5M.

Dans le cas de deux sources de concentration différente présentées en différé (la source "pauvre" étant toujours introduite la première), la différence des concentrations déterminera le comportement des colonies de *M. sabuleti* : pour des différences faibles (0,5M Δ 1M), les colonies exploitant initialement la source "pauvre" seront incapables de déplacer leur activité (figure 2e) (3 exp.); pour des différences plus fortes (0,1M Δ 1M), au contraire, les sociétés redirigeront rapidement leur activité vers la source "riche" (figure 2f) (3 exp.).

DISCUSSION

Modélisation mathématique des choix collectifs.

Seul l'outil mathématique permet d'expliquer rigoureusement le passage du comportement individuel au comportement collectif. Le modèle que nous avons utilisé (Pasteels et al., 1987) fonctionne à partir de règles très simples : le flux de sortie dépend du nombre de recruteuses qui rentrent au nid ainsi que du nombre d'ouvrières potentiellement recrutables qui attendent à l'intérieure du nid. Parmi les ouvrières recrutées, seule une fraction atteint la source. Les autres perdent la piste et deviennent des exploratrices. Ces exploratrices peuvent rentrer au nid après un certain temps de recherche ou découvrir par hasard la seconde source. Dans ce dernier cas, un deuxième recrutement sera initié vers la nouvelle source. Ce modèle nous fournit des solutions (ou simulations) que l'on peut comparer aux comportements collectifs observés.

Exploitation de deux sources de même concentration.

Si les sources sont introduites simultanément, le modèle prévoit une exploitation asymétrique des deux sources (figure 3a). En effet, le recrutement de masse est un phénomène auto-catalytique basé sur un processus d'amplification de l'information chimique. Dès lors, si deux sources identiques sont découvertes en même temps, une piste sera tracée vers chacune d'elles. Tant que ces deux pistes ont la même concentration, la probabilité pour que les fourmis qui sortent du nid empruntent l'une ou l'autre piste est la même. Mais si l'une des deux pistes

devient, par hasard, légèrement plus concentrée, la probabilité pour cette piste d'être choisie augmente, le nombre d'ouvrières empruntant cette piste est donc plus grand, cette piste sera finalement plus renforcée et attirera de plus en plus de fourmis.

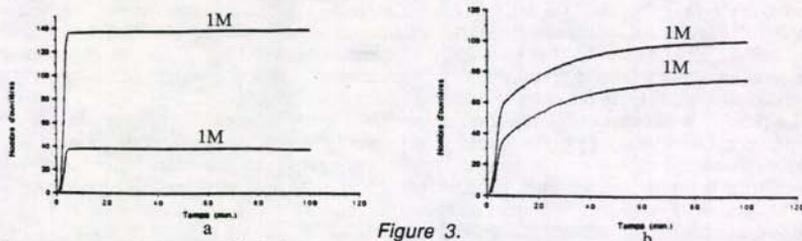


Figure 3.

Simulations théoriques : Evolution temporelle de la population d'ouvrières à deux sources de saccharose 1M. a : une exploratrice; b : 100 exploratrices.

Theoretical simulations : changes over time of the worker population at two 1M sucrose sources. a : one explorer; b : 100 explorers.

- $N=200$; $b=0,33$; $c=0,02$; $p=0,001$; $h1=h2=15$; $a1=a2=0,015$; $g1=g2=20$.
 (signification des paramètres voir Beckers et al., 1990)
 (parameter meaning see Beckers et al., 1990)

Dans une telle situation, il va de soi que si l'une des deux sources est temporellement avantagée ($1M \Delta t 1M$), elle sera sélectionnée par la colonie.

Néanmoins, chez *M. sabuleti*, l'exploitation de deux sources 1M introduites simultanément peut être symétrique (figure 2b). Dans la simulation présentée à la figure 3b, les valeurs des paramètres utilisés sont les mêmes que pour la simulation de la figure 3a. Seul le nombre d'exploratrices présentes sur l'aire de récolte avant l'introduction des deux sources varie (1 exploratrice dans la simulation 3a contre 100 exploratrices dans la simulation 3b). Ces deux simulations suggèrent que la dissymétrie d'exploitation des deux sources diminue lorsque le nombre d'exploratrices augmente. En effet, ces exploratrices peuvent découvrir les deux sources par hasard. Dans le dispositif expérimental que nous avons utilisé, la probabilité de découvrir l'une ou l'autre source est de 0,5. En d'autres termes, ces fourrageuses représentent un apport constant et symétrique d'ouvrières qui freine la dissymétrie d'exploitation engendrée par les mécanismes du recrutement. Dans nos expériences, le nombre initial d'exploratrices est effectivement toujours plus élevé dans le cas des exploitations symétriques (40 à 130 ouvrières) que dans le cas des exploitations asymétriques (10 à 30 ouvrières).

Exploitation de deux sources de concentration différente introduites simultanément.

Dans ce cas, l'interprétation des résultats fait appel à un autre mécanisme fondamental du recrutement, démontré pour la première fois par Hangartner (1969) et que l'on pourrait appeler "la modulation individuelle de l'information transmise". Cet auteur a montré que chez *Solenopsis geminata* par exemple, et ceci a été démontré depuis chez d'autres espèces (Cammaerts, 1977; Verhaeghe, 1982), la quantité de phéromone de piste déposée par les recruteuses pouvait être ajustée en fonction de la concentration de la source sucrée. Avec une telle règle de modulation, il est aisé de comprendre que si deux sources de concentration différente sont découvertes en même temps, c'est la plus riche qui sera sélectionnée. L'introduction de cette règle de modulation dans les équations du modèle aboutit effectivement à ce résultat.

Exploitation de deux sources de concentration différente introduites en différé.

Il apparaît que *M. sabuleti* présente au niveau de ses choix collectifs une flexibilité intermédiaire entre celle de *Tetramorium impurum* qui pratique un recrutement combiné groupe-masse (Verhaeghe, 1982) et celle de *Lasius niger* qui utilise un recrutement de masse pur. En effet, *T. impurum* déplace toujours son activité vers la source 1M, que la source "pauvre" soit du 0,1M ou du 0,5M (Parro, 1981; Pasteels et al., 1987). *L. niger*, au contraire, reste toujours prisonnière de son premier choix (Beckers et al., 1990). Nos résultats montrent que *M. sabuleti* se situe entre ces deux extrêmes (figures 2e et 2f).

La flexibilité des choix collectifs de *T. impurum* est aisément explicable par son mode de recrutement. La présence des groupes, et plus particulièrement des leaders de groupe, au début du recrutement vers une source donne au système une plus grande indépendance vis-à-vis de l'information chimique préexistante. En effet, grâce à sa mémoire individuelle, le leader peut amener un groupe d'ouvrières recrutées vers la nouvelle source tout en ignorant la piste chimique déjà tracée vers la source "pauvre".

Pour *M. sabuleti*, l'absence de guide ne permet pas de faire appel à une telle interprétation. Trois hypothèses peuvent être proposées pour expliquer la différence de comportement collectif entre *M. sabuleti* et *L. niger* :

- l'existence d'une forme déguisée de recrutement de groupe, p.e. l'émission, au début du recrutement, d'un second signal chimique qui se superposerait à la piste;
- l'utilisation d'un mélange de phéromones dont les composés auraient des vitesses d'évaporation différentes permettant de donner un âge à la piste;
- la présence d'une modulation individuelle de l'information transmise qui serait beaucoup plus importante chez *M. sabuleti* que chez *L. niger*.

Cette dernière hypothèse, qui par ailleurs est la plus simple, est théoriquement suffisante pour expliquer nos résultats, en particulier l'absence de déplacement d'activité chez *M. sabuleti* lorsque la source "pauvre" est du saccharose 0,5M.

La modulation individuelle de l'information a été démontrée chez *M. rubra* (Cammaerts, 1977) : la relation entre la quantité de phéromone de piste déposée et le logarithme de la concentration de la source est de type sigmoïdale. Notre hypothèse concernant la différence de comportement collectif entre *L. niger* et *M. sabuleti* est représentée à la figure 4. Si l'on considère que la courbe a représente le cas de *L. niger*, nous voyons que la différence de quantité de phéromone émise lors de l'exploitation d'une source 0,1M et 1M est faible.

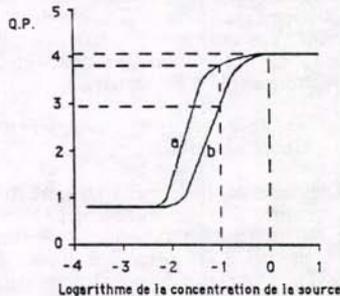


Figure 4.

Modulation de la quantité de phéromone de piste émise (Q.P.) en fonction de la concentration de la source de saccharose (courbes hypothétiques). a : *Lasius niger*; b : *Myrmica sabuleti*.
Modulation of the trail pheromone quantity emitted (Q.P.) as a function of the sucrose source concentration (hypotheticals curves). a : *Lasius niger*; b : *Myrmica sabuleti*.

Si ces deux sources sont introduites en même temps, cette différence suffit pour donner l'avantage à la source riche. Par contre, si la piste menant à la source 0,1M a déjà été renforcée, même légèrement, cette différence ne sera pas suffisante pour permettre le déplacement d'activité : le système restera prisonnier de son premier choix.

Si la courbe *b* représente le cas de *M. sabuleti*, la différence de quantité de phéromone émise pour des sources 0,1M et 1M serait suffisante pour permettre à la colonie de rediriger son activité vers la source riche, tandis que cette différence serait trop faible entre des sources 0,5M et 1M.

Les simulations de la figure 5 montrent que le comportement collectif de *M. sabuleti* peut être reproduit à partir de cette seule hypothèse. Lorsque la différence de quantité de phéromone émise est très importante, ce qui représente dans notre hypothèse le cas 0,1M Δ 1M, l'activité de la colonie se déplace rapidement vers la source riche (figure 5a). Si cette différence est faible (cas 0,5M Δ 1M), la colonie reste prisonnière de son premier choix (figure 5b)¹.

Cette hypothèse reste bien sûr à démontrer par une étude comparative du comportement de pistage des fourrageuses en fonction de la concentration de la source sucrée.

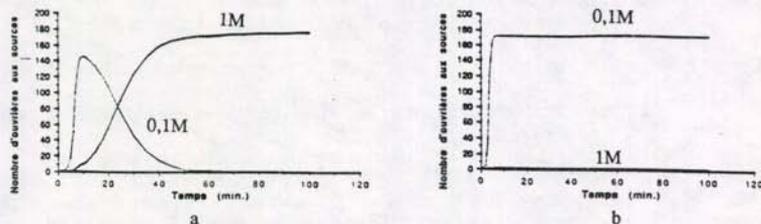


Figure 5.

Simulations théoriques : évolution temporelle de la population d'ouvrières à deux sources de saccharose (0,1M introduit avant 1M). a : forte différence de quantité de phéromone déposée pour les deux sources ($a_1=0,009$; $a_2=0,014$; $g_1=35$; $g_2=20$); b : faible différence de quantité de phéromone déposée pour les deux sources ($a_1=0,014$; $a_2=0,015$; $g_1=25$; $g_2=20$). Autres valeurs des paramètres : voir figure 3.

Theoretical simulations : changes over time of the worker population at two sucrose sources (0,1M introduced before 1M). a : large difference of the pheromone quantity layed for the two sources ($a_1=0,009$; $a_2=0,014$; $g_1=35$; $g_2=20$); b : small difference of the pheromone quantity layed for the two sources ($a_1=0,014$; $a_2=0,015$; $g_1=25$; $g_2=20$). Other parameter values : see figure 3.

CONCLUSIONS

A ce jour, l'essentiel des études réalisées sur le recrutement alimentaire portent sur la description qualitative de ce comportement collectif (Wilson, 1962; Holldobler 1971; Traniello, 1977; Verhaeghe, 1982), sur la division du travail qui l'accompagne (Wallis, 1962; Lenoir, 1979; Detrain, 1990) ainsi que sur le schéma évolutif qui pourrait en découler (Jaffe, 1984; Passera, 1984). L'ensemble de nos résultats et de ceux obtenus pour les autres espèces montrent que si le recrutement alimentaire est bien un processus permettant aux fourmis une exploitation rapide et efficace des sources de grande taille, il constitue également l'élément de base des décisions collectives prises par les colonies. Par ailleurs, les résultats discutés ici suggèrent que les capacités individuelles de modulation de l'information transmise contrôlent ces décisions collectives.

¹ Tous les autres paramètres utilisés pour cette simulation sont identiques à ceux de la simulation 5a.

Remerciements : Ce travail a été subsidié par une bourse de spécialisation de l'IRSIA accordée à J.C. de Biseau ainsi que par une aide de la fondation Hasselblads. Nous tenons également à remercier L. Deffernez et H. Kurk pour l'aide apportée à la réalisation de ce manuscrit.

REFERENCES

- BECKERS R., GOSS S., DENEUBOURG J.L., PASTEELS J.M., 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, 96(3-4), 239-256.
- BECKERS R., DENEUBOURG J.L., GOSS S., PASTEELS J.M., 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37(3), sous presse.
- CAMMAERTS M.C., 1977. Recruitment to food in *Myrmica rubra* L. *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 294.
- DETRAIN C., 1989. Polyéthisme de la caste neutre chez *Pheidole pallidula* (Hym. Form.) en relation avec la récolte de la nourriture et la défense de la société. *Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles*.
- HANGARTNER W., 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche, Cambridge*, 76(1), 58-67.
- HÖLLEDOBLER B., 1971. Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym. Form.). *Z. Vergl. Physiol.*, 75, 123-142.
- JAFFE K., 1984. Negentropy and the evolution of chemical recruitment in ants (Hym. Form.). *J. Theor. Biol.*, 106, 587-604.
- LENOIR A., 1979. Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. *Bull. Biol. France Belgique*, 113, 2-3.
- MÖGLICH M. AND HÖLLEDOBLER B., 1975. Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.*, 101, 275-288.
- PARRO M., 1981. Valeur adaptative du comportement probabiliste lors du recrutement alimentaire chez *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). *Mémoire de licence, Université Libre de Bruxelles*.
- PASSERA L., 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat (Eds), Toulouse.
- PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., GOSS S., 1987. Self-organization mechanisms in ant societies : trail recruitment to newly discovered food sources. In : *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*, J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg Eds, Birkhäuser, 155-175.
- TRANIELLO J.F.A., 1977. Recruitment behaviour, orientation and the organization of the foraging in the Carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 61-79.
- VERHAEGHE J.C., 1982. Food recruitment in *Tetramorium impurum*. *Insectes Sociaux*, 29, 67-85.
- WALLIS D.I., 1962. The relation between hunger, activity and worker function in an ant colony. *Proc. Zool. Soc. London*, 139, 589-695.
- WILSON E.O., 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass foraging. *Anim. Behav.*, 10, 134-147.

PRESENCE D'UN FACTEUR ETHOLOGIQUE AU NIVEAU DU DERNIER STERNITE DES OUVRIERES
DE DEUX ESPECES DE MYRMICINES: *TETRAMORIUM IMPURUM* ET *PHEIDOLE PALLIDULA*

Cammaerts M-C, Detrain C., Verhaeghe J-C.

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

Résumé: Les ouvrières de *Tetramorium impurum* et les minors de *Pheidole pallidula* présentent, au niveau de leur dernier sternite, un facteur éthologique attractif, locostimulant et synergique de la substance de piste. Au cours du temps, ce facteur perd ses propriétés, rapidement chez *T. impurum* et plus lentement chez *P. pallidula*. En conséquence, les *T. impurum* parviennent à distinguer les pistes récentes de plus anciennes, même peu âgées, tandis que les pistes de *P. pallidula* restent efficaces plus longtemps. L'espèce *Myrmica rubra* précédemment étudiée (Cammaerts, 1982b) dispose d'un facteur éthologique similaire, et la comparaison des trois espèces montre clairement comment ce facteur rend compte du choix des ouvrières entre des pistes d'âges différents.

Mots-clés : Myrmicines - *Tetramorium impurum* - *Pheidole pallidula* - Locomotion - piste - récolte.

Summary : Existence of an ethological factor on the workers' last sternite in *T. impurum* and *Pheidole pallidula* (Myrmicinae).

The last visible sternite of *Tetramorium impurum* workers and *Pheidole pallidula* minors is attractant, locostimulant and synergistic of the trail substance. In the course of time, the ethological activity of the factor decreases rapidly in *T. impurum*, and slowly in *P. pallidula*. Consequently, *T. impurum* can distinguish between old and recent trails, even if the age difference is slight, whereas the *P. pallidula* trails are followed efficiently during longer times. A similar factor exists in *Myrmica rubra* (Cammaerts, 1982b), and a comparison between the three species clearly shows how the factor can explain the foragers' ability to shift from an old trail to a new one during food exploitation.

Key-words : Myrmicinae - *Tetramorium impurum* - *Pheidole pallidula* - Locomotion - Trail - Foraging.

INTRODUCTION

Au niveau du dernier sternite des ouvrières de *Myrmica rubra*, un facteur éthologique attire les ouvrières, augmente leur suivi de piste et les aide à distinguer entre pistes récentes et anciennes (Cammaerts, 1982 a,b; 1984). Un facteur comparable existe aussi chez *Tetramorium meridionale* et *T. scabroae* (Cammaerts et Cammaerts, 1990), mais reste à découvrir chez *T. impurum*. Par ailleurs, chez *P. pallidula*, le meilleur suivi de pistes naturelles comparé à celui de pistes artificielles tracées à l'aide d'extraits de glandes à

poison uniquement, nous a incité à rechercher l'éventuelle existence, chez cette espèce, du facteur du dernier sternite.

Ainsi, chez *T. impurum* et *P. pallidula*, nous avons étudié l'impact du facteur du dernier sternite sur trois types de comportements : la locomotion des fourmis, leur suivi de piste et leur choix entre pistes différentes. Chaque fois, nous avons envisagé l'évolution temporelle des comportements. En outre, pour *P. pallidula*, nous avons comparé les réponses des minors et des majors ainsi que l'activité de leur derniers sternites.

MATERIEL ET METHODES

Des sociétés de *P. pallidula* récoltées dans le Sud de la France, et des nids de *T. impurum* ramenés du Grand Duché de Luxembourg (Perlé) ont été maintenus au laboratoire dans des nids artificiels (tubes à essai couverts de papier rouge et munis d'un réservoir d'eau).

La locomotion des fourmis a été quantifiée par deux variables (orientation vers le stimulus, vitesse linéaire de déplacement ; voyez Cammaerts et al., en préparation). Les médianes et quartiles des distributions des valeurs obtenues ont été calculés et les distributions ont été comparées à l'aide de tests X^2 non paramétriques.

Le suivi de pistes a été quantifié en déposant des extraits glandulaires sur des pistes artificielles circulaires, puis en dénombrant les arcs de 10' parcourus sans discontinuité le long des circonférences. Les nombres obtenus ont été caractérisés par leur médianes et leurs quartiles, et analysés statistiquement à l'aide de tests X^2 non paramétriques.

Le choix des fourmis entre des pistes chimiquement différentes ont été observés, durant 30 minutes, en présentant aux fourmis deux extraits glandulaires différents déposés sur deux lignes courbes croisées.

RESULTATS

Influence sur la locomotion des ouvrières (Tab.1)

Les ouvrières de *T. impurum* qui s'orientent vers un dernier sternite s'en approchent lentement puis circulent rapidement aux alentours. Isolés depuis plus de trois minutes, ce dernier sternite n'est plus attractif que de tout près, et n'augmente plus la vitesse linéaire des ouvrières. Chez *T. impurum*, son activité semble donc s'estomper rapidement au cours du temps.

Les derniers sternites des minors de *P. pallidula* sont attractifs et locostimulants. Ceux des ouvrières majors ne le sont pas, mais ces majors répondent, au même titre que des minors, à des derniers sternites isolés de minors. Isolés depuis plus de trois minutes, ces derniers sternites n'attirent plus que d'assez près, mais augmentent toujours la vitesse linéaire des fourmis. Leur activité dure donc plus longtemps chez *P. pallidula* que chez *T. impurum*.

Influence sur le suivi de piste des ouvrières (Fig.1, 2)

Chez *T. impurum* et chez *P. pallidula*, des extraits de derniers sternites (ainsi que de premiers tergites) n'induisent aucun suivi (Fig.1). Mais des extraits mixtes de glandes à poison et de derniers sternites (de minors pour *P. pallidula*) sont nettement mieux suivis que des extraits de glandes à poison seules (Fig.1). Chez les deux espèces, le facteur décelable au niveau du dernier sternite est donc synergique de la substance de piste.

Espèces et stimuli testés	Variables mesurées		
	O	V, avant contact	V, après contact
<i>T. impurum</i>			
contrôle	78,0	10,5	11,0
t.	83,0	8,7	9,6
st. 0 min	45,0	8,1	13,4
st. + de 3 min	1-2 cm: 47,0 3-6 cm: 92,0		10,8
<i>P. pallidula</i>			
ouvrières minores			
contrôle	87,5	4,9	6,7
t. minor	62,0	6,1	5,6
st. minor 0 min	44,3	4,6	11,9
st. minor + de 3 min	2-3 cm: 42,0 3-6 cm: 91,0		15,9
t. major	84,0	8,2	7,8
st. major	53,0	6,8	7,1
ouvrières majors			
contrôle	92,5	10,3	12,1
st. minor	54,3	9,3	25,1

Tableau 1. Locomotion des ouvrières face à des derniers sternites isolés de congénères.

L'orientation des fourmis (O, degré angulaire) vers le stimulus et leur vitesse linéaire (V, mm/sec) sont quantifiées comme expliqué dans Cammaerts et al. (en préparation). Les médianes des distributions des valeurs obtenues sont données ainsi que les résultats de tests X^2 non paramétriques. S : différence significative pour $P = 0.05$; st. : dernier sternite ; t. premier tergite ; les temps (min) sont ceux pendant lesquels les structures sont isolées avant leur présentation aux fourmis ; les distances (cm) sont celles séparant le stimulus de l'ouvrière observée.

Table 1. Workers' locomotion in front of isolated last sternites.

The ants' orientation (O, angular degree) to the stimulus and their linear speed (V, mm/sec) are quantified as explained in Cammaerts et al. (in preparation). Medians of the distributions of the obtained values and the results of non-parametric X^2 tests are given. S : significant difference for $P = 0.05$; st. : last sternite ; t. : first tergite ; the times (sec) are those during which the structures are isolated before being presented to the ants ; the distances (cm) are those between the stimulus and the observed ant.

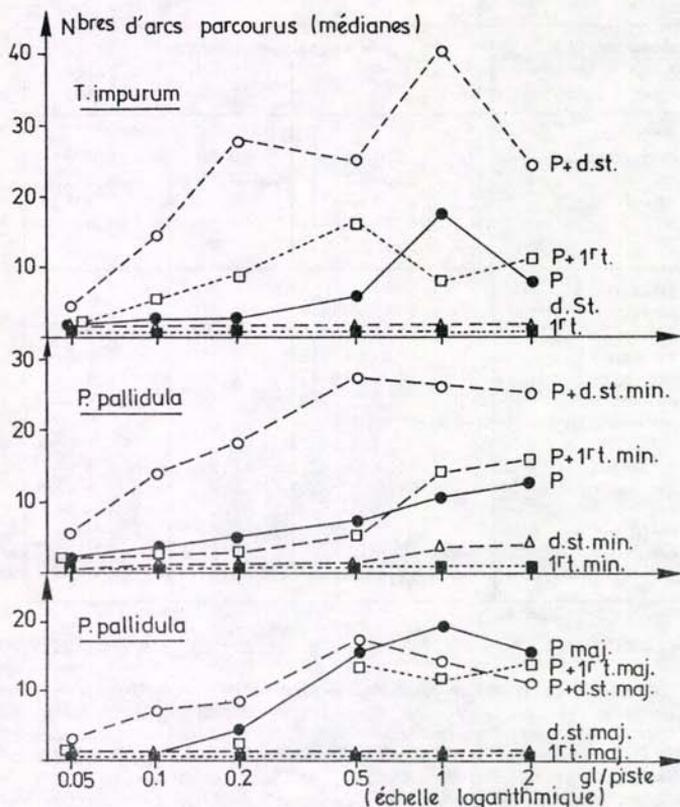


Figure 1. Impact du dernier sternite sur le suivi de piste.

Des quantités données d'extraits acétoniques de structures glandulaires sont déposées sur des pistes circulaires artificielles. L'abscisse indique les quantités de structures extraites déposées. L'ordonnée donne les médianes des nombres d'arcs que parcourent les ouvrières (minors pour *P. pallidula*) sans discontinuité le long des pistes. d.st. : dernier sternite ; 1st t. : premier tergite ; P : glande à poison (de minor pour *P. pallidula*) ; min. : ouvrière minor ; maj. : ouvrière major.

Figure 1. Impact of a last sternite on the trail-following behaviour.

Given amounts of acetonetic extracts of glandular structures are laid on circular artificial trails. The x axis gives the quantities of glandular structures extracted laid per trail. The y axis gives the medians of the numbers of arcs walked without discontinuity by ants (minors for *P. pallidula*) along the trails. d.st. : last sternite ; 1st t. : first tergite ; P : poison gland (from minors for *P. pallidula*) ; min. : minor worker ; maj. : major worker.

Chez *T. impurum*, l'activité de la substance de piste décroît progressivement au cours du temps, et celle de pistes mixtes "poison plus dernier sternite" chute en 15 minutes environ (Fig.2). L'activité synergique du facteur révélé diminue donc rapidement au cours du temps. Chez *P. pallidula*, l'activité à la fois des pistes simples "poison" et des pistes mixtes "poison plus dernier sternite" décroît progressivement au cours du temps (Fig.2), mais l'activité synergique du facteur se maintient plus longtemps, prolongeant l'activité des pistes.

Choix des ouvrières entre des pistes différemment marquées (Fig.3)

Chez *P. pallidula*, les choix ne varient pas au cours du temps et ne dépendent pas du type de piste suivie avant ce choix. Les résultats (présentés plus en détail dans Cammaerts et Detrain, a, en préparation) montrent que les pistes mixtes "poison plus dernier sternite" sont statistiquement préférées aux pistes simples "poison" et aux pistes mixtes "poison plus tergite".

Chez *T. impurum*, les choix varient au cours du temps et dépendent de la piste suivie avant ce choix. Les résultats analysés en détail dans Verhaeghe et Cammaerts (en préparation) montrent, entre autre, les faits suivants. Devant des pistes simples "poison" et mixtes "poison plus tergite", les fourmis ne choisissent cette dernière que si elles la suivaient déjà avant le choix. Mais devant des pistes mixtes "poison plus tergite" et mixtes "poison plus dernier sternite", elles choisissent ce dernier type de piste. Enfin, face à des pistes simples "poison" et des pistes mixtes "poison plus dernier sternite", elles choisissent statistiquement cette dernière durant les 20 premières minutes expérimentales si elles la suivaient déjà avant le choix, et pendant les 15 premières minutes seulement si elles suivaient avant des pistes simples "poison".

En conséquence, les fourmis distinguent des pistes différemment marquées et choisissent statistiquement des pistes mixtes "poison plus dernier sternite", durant toute la demi-heure expérimentale, chez *P. pallidula*, et généralement, durant les 15 premières minutes chez *T. impurum*. Le facteur décelable au niveau du dernier sternite a donc un effet recruteur sur les fourmis qui subsiste au moins 30 minutes chez *P. pallidula* mais qui s'estompe en 15 minutes environ chez *T. impurum*.

Choix des ouvrières entre pistes d'âges différents (Tab.2)

Les ouvrières de *T. impurum* choisissent statistiquement les pistes les plus récentes, qu'elles viennent de l'une ou de l'autre piste, que ce soit en début ou en fin d'expérience. Les ouvrières de *P. pallidula* ne présentent pas de choix marqué. Elles montrent une légère tendance non significative à emprunter le même type de piste que celle suivie avant la bifurcation.

L'explication d'une telle différence entre les deux espèces est simple. Chez *T. impurum*, l'activité du dernier sternite devient quasi nulle après 30 minutes: la "vieille" piste est donc nettement moins attractive et efficace que la nouvelle. Chez *P. pallidula*, l'activité du facteur révélé diminue peu en 30 minutes: l'attractivité et l'efficacité des deux pistes, vieilles et récentes, s'équivalent, même si leur composition chimique diffère quelque peu.

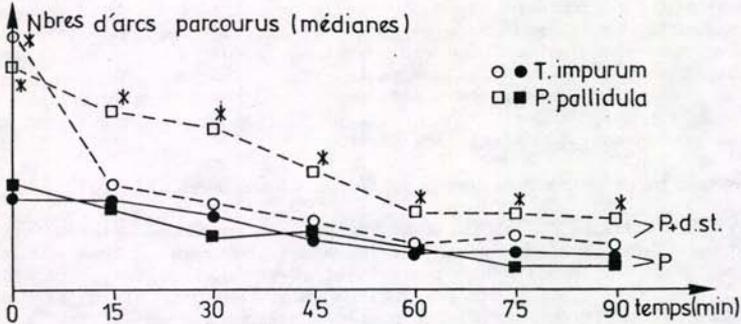


Figure 2. Evolution temporelle de l'activité de pistes tracées à l'aide de glandes à poison ou de glandes à poison et de derniers sternites.

Le procédé expérimental est identique à celui résumé en Fig.1, mais les pistes (concentration = 1 glande/piste) sont ici présentées de 0 à 90 minutes après avoir été tracées. d.st. : dernier sternite ; P : glande à poison ; * : différence significative (test X^2).

Figure 2. Temporal evolution of the activity of trails made with poison glands extracts or poison glands plus last sternites extracts.

The experimental procedure is identical to that summarized in Fig.1, but the trails (concentration = 1 gland/trail) are now presented 0 to 90 minutes after having been drawn. d.st. : last sternite ; P : poison gland ; * : significant difference (X^2 test).

Figure 3

	T. impurum		P. pallidula
— P - - - P+T			
— P+T - - - P+DS			
— P - - - P+DS	0-15min 16-30min 	0-20min 21-30min 	

Espèces testées	Pistes suivies avant la bifurcation	Pistes suivies après la bifurcation	
		piste ancienne	nouvelle piste
<i>T. impurum</i>	piste ancienne	25	96
	nouvelle piste	15	90
<i>P. pallidula</i>	piste ancienne	60	45
	nouvelle piste	64	95

Tableau 2. Choix des ouvrières entre des pistes d'âges différents

La technique expérimentale est identique à celle résumée en Fig.3. Les deux pistes présentées sont tracées, l'une, 30 min avant l'expérience, avec un extrait de 1 glande à poison et de 1 dernier sternite (piste ancienne), l'autre, au moment de l'expérience, avec un extrait de 0,5 glandes à poison et de 0,5 derniers sternites (nouvelle piste). NS (S) : différence non significative (significative) (pour $P = 0.05$, test X^2).

Table 2. Ants' choices between differently aged trails.

The experimental procedure is identical to that summarized in Fig.3 but the two trails are drawn, either 30 mins before the experiment, with the extract of 1 poison gland and 1 last sternite (piste ancienne), or just before the experiment, with the extract of 0.5 poison gland and 0.5 last sternite (nouvelle piste). NS (S) : non significant (significant) difference (for $P = 0.05$, test X^2).

← Figure 3. Choix des ouvrières devant des pistes différemment marquées.

Deux pistes différentes sont présentées en même temps aux fourmis sur deux lignes croisées. A chaque croisement, ces choix sont observés au cours du temps en notant le type de piste suivi avant la bifurcation. DS : dernier sternite ; P : glande à poison ; S : différence significative (test X^2) ; T : premier tergite ; 0-15 min, 16-30 min : période des comptages ; s'il n'y a pas d'indication, les comptages se font de la 1^{ère} à la 30^{ème} minute.

Figure 3. Workers' choices between differently marked trails.

Two trails drawn with different extracts are presented together to ants on two crossed lines. The ants' choices are counted along time paying attention to the kind of trail followed before the fork. DS : last sternite ; P : poison gland ; S : significant difference (test X^2) ; T : first tergite ; 0-15 min, 16-30 min : counting period ; when no indication is given, the countings occur since the first to the 30th minute.

CONCLUSIONS - DISCUSSION

Les activités éthologiques du facteur du dernier sternite des ouvrières de *T. impurum* et de *P. pallidula*, ainsi que leur évolution temporelle pourrait expliquer le comportement des fourmis sur des pistes d'âges et de concentrations différents. Les ouvrières de *T. impurum* sont capables d'opter pour une nouvelle piste alors qu'une autre plus ancienne est établie. Elles peuvent donc bifurquer vers une seconde source de nourriture alors qu'a lieu la récolte d'une première source. Les ouvrières de *P. pallidula* ne le font que plus difficilement et ont tendance à rester focalisées sur la première piste établie (Detrain, observation personnelle).

Chez *Myrmica rubra*, le facteur du dernier sternite des ouvrières perd son activité éthologique relativement vite (Cammaerts, 1984), à une vitesse intermédiaire entre celle observée chez *T. impurum* et chez *P. pallidula*. Cela aide les ouvrières de *M. rubra* à distinguer entre pistes anciennes et pistes plus récentes, et à exploiter, dans certains cas, une nouvelle source de nourriture alors qu'elles en récoltent activement d'autres (Cammaerts, observation personnelle).

Les propriétés du facteur et la durée de vie de son activité éthologique explique, pour chaque espèce étudiée, le comportement, plus flexible ou plus figé, des fourrageuses sur leurs pistes naturelles de récolte.

Deux problèmes restent à résoudre : celui de l'origine anatomique du facteur et celui de son identification chimique. Le premier est résolu pour *T. impurum* et *P. pallidula* (Cammaerts et Detrain, b, en préparation) mais l'analyse chimique de ce facteur reste à effectuer.

REFERENCES

- Cammaerts, M-C., 1982 a. - Une source inédite de phéromone chez *Myrmica rubra* L. Ins. Soc., 29, 524-534.
- Cammaerts, M-C., 1982 b. - Phéromone inédite chez *Myrmica rubra*. Proc. de la réunion de la Sec. Fr. de l'IUSSI, Barcelone, 65-72.
- Cammaerts, M-C., 1984. - Probable function for a previously unrecognized pheromone in ants of the genus *Myrmica*. Behavioural Processes, 9, 135-145.
- Cammaerts, M-C., Cammaerts, R., 1990. - Etude éthologique de la substance de piste de *Tetramorium semilaeve* et *Tetramorium meridionale* (Myrmicinae). Act. Coll. Ins. Soc., 6, 253-260.
- Cammaerts, M-C., Detrain, C. - a - Temporal evolution and function of an ethological factor recently found in the ant *Pheidole pallidula* (Myrmicinae). en préparation.
- Cammaerts, M-C., Detrain, C. - b - Origin of an ethological factor recently found in the workers of *Tetramorium impurum* and *Pheidole pallidula* (Formicidae, Myrmicinae). en préparation.
- Cammaerts, M-C., Verhaeghe, J-C., Cammaerts, R., Lesseux, R. - A hitherto unknown pheromone in the ant *Tetramorium impurum* (Myrmicinae). en préparation.
- Verhaeghe, J-C., Cammaerts, M-C. - Possible function of a previously discovered pheromone in *Tetramorium impurum* (Myrmicinae). en préparation.

**MATURATION SEXUELLE CHEZ LA FOURMI
IRIDOMYRMEX HUMILIS, UNE ESPECE A
ACCOUPEMENT INTRANIDAL**

PASSERA L.(1), KELLER L.(2), CARIOU A.(1), CANTONI D.(2)

(1) *Laboratoire d'Entomologie (LA n°664), Université Paul-Sabatier,
118 rte de Narbonne, Toulouse, France*

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

Résumé: La fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* présente un accouplement intranidal suivi d'une fondation de type dépendant. Le but de ce travail est de trouver une explication à la faible accumulation des substances énergétiques (lipides et carbohydrates) qui caractérisent cette stratégie reproductrice. Nous montrons que la période de maturation des sexués qui s'écoule entre l'émergence et l'accouplement est très courte chez cette espèce. Cela est dû à plusieurs phénomènes :

-) Une étude des vésicules séminales et des testicules des mâles montre que les spermatozoïdes sont présents dès le premier jour de la vie imaginale et que les vésicules séminales sont pleines 4 à 5 jours après l'émergence.

-) Les mâles sont capables de s'accoupler très tôt : la moitié des mâles âgés de 2 à 3 jours sont féconds.

-) Les sexués femelles sont aussi sexuellement actifs très rapidement : 1 jour après la mue imaginale 17 % d'entre eux sont capables de s'accoupler. Au total les femelles vierges ont une période de maturation très courte, de l'ordre de quelques jours; ceci peut expliquer le stockage limité des substances énergétiques chez cette fourmi.

Mots clés: *fourmi d'Argentine, testicules, vésicules séminales, période de maturation, accouplement*

Summary: Sexual maturation in the ant *Iridomyrmex humilis*, a species which exhibits intranidal mating

The Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* mates intranidally, prior to dependent colony foundation. This work was aimed at finding an explication for the fact that this reproductive strategy is linked with a relatively low amount of stored energetic substrates, ie. fat body and carbohydrate. It was found that the maturation time, being the period from emergence to mating was very short for sexuals of *I. humilis*. There were several reasons for this:

-) Examination of the seminal vesicles and testes showed that sperm was present as early as the first day of the male's imago-life, and that the seminal vesicles were full 4 - 5 days after emergence.

-) Males could mate very early : 50 % of the 2 - 3 day old males were successfully mating.

-) Gynes were also sexually active soon after emergence: 17 % of the gynes mated on the first day .

The very brief maturation of virgin queens, which generally does not exceed a few days, may explain their relatively low storage of energetic substrates.

Key words: *Argentine ant, testes, seminal vesicle, maturation period, mating.*

INTRODUCTION

Chez plusieurs espèces de Fourmis, l'accouplement a lieu à l'intérieur ou à l'entrée du nid et non dans les airs au cours du traditionnel vol nuptial. Cette stratégie concerne en particulier un certain nombre de fourmis polygynes dites unicoloniales dont les frontières des sociétés sont mal définies comme *Monomorium pharaonis* (Peacock et al., 1950, Bolton, 1986), *Lasius sakagami* (Yamauchi et al., 1981), *Paratrechina longicornis* (Trager, 1984), *Wasmannia auropunctata* (Ulloa-Chacon et Cherix, 1989) ou encore *Iridomyrmex humilis* (Newell & Barber, 1913, Passera et al., 1988).

Chez cette dernière espèce, seuls les mâles s'envolent et pénètrent dans un nid voisin où ils fécondent les reines qui restent sur place assurant ainsi une fondation de type dépendant. Nous avons montré par ailleurs que les fondations de ce type sont associées à une mise en réserve modérée tant des lipides (Keller et Passera, 1989) que des carbohydrates (Passera et Keller, 1990). Cette mise en réserve modérée peut résulter d'un processus physiologique particulier ou d'une maturation sexuelle très courte. L'objet de ce travail est donc d'estimer la durée de la période de maturation qui s'écoule entre la mue imaginale des sexués et l'accouplement. Ceci nous a amené dans un premier temps à étudier le processus de maturation des gonades chez le mâle de la fourmi d'Argentine.

RESULTATS

1°) Maturation des testicules

L'appareil reproducteur est très simple. A l'émergence les testicules forment une masse unique ovoïde blanche. Le canal déférent qui draine les spermatozoïdes s'élargit en une vésicule séminale elle-même suivie d'une glande accessoire. Le tout aboutit au canal éjaculateur impair.

L'évolution des testicules et des vésicules séminales a été suivie depuis la mue nymphale jusqu'à l'adulte âgée de 9-10 jours. Nous avons divisé arbitrairement le stade nymphal en 3 stades : nymphe blanche à oeil blanc, nymphe blanche à oeil noir, nymphe noire proche de l'émergence. Quant aux adultes ils ont été récoltés à l'émergence et suivis individuellement pour avoir des lots âgés de 0-1 jour, 2-3 jours, 4-5 jours, 6-7 jours et 9-10 jours. Les individus sont disséqués dans du sérum physiologique, les testicules et les vésicules séminales sont mesurés à la loupe binoculaire. Les volumes sont calculés en assimilant les testicules à un cylindre et les vésicules séminales à une sphère.

Les testicules (Fig1). Leur volume est maximum au tout début de la vie nymphale. Leur forme est alors légèrement pyriforme et ils ont l'aspect d'une masse transparente vide. L'examen au microscope montre que la

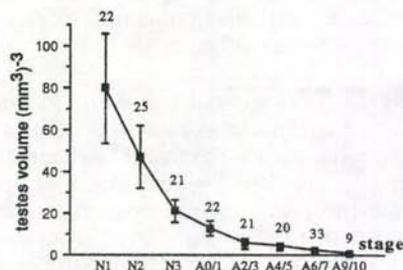


Fig. 1. - Volume moyen des testicules en fonction de l'âge des mâles. Les barres verticales indiquent l'écart type. Le nombre d'échantillons est indiqué au-dessus de chaque barre.

N1 : nymphe blanche; N2 : nymphe blanche à oeil noir; N3 : nymphe noire à oeil noir; A 0/1 à A 9/10 : mâles adultes âgés de 0 à 10 jours.

Relationship between age of the males and mean testes volume. Vertical bars indicate SD. Number of samples is given above each bar.

N1 : white pupae; N2 : white pupae with dark eyes; N3 : black pupae with black eyes; A 0/1 to A 9/10 : age of adults given in days.

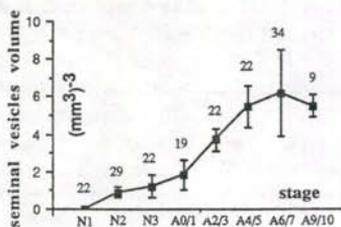


Fig. 2. - Volume moyen des vésicules séminales en fonction de l'âge des mâles. Pour les symboles voir la fig. 1.

Relationship between age of the males and mean seminal vesicles volume. For symbols see fig. 1.

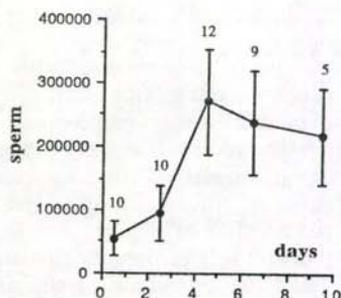


Fig. 3. - Nombre de spermatozoïdes contenus dans les vésicules séminales en fonction de l'âge des mâles (moyenne \pm écart-type).

Relationship between mean number of the sperm stored in seminal vesicles and age of the males (mean \pm SD).

spermatogenèse n'a pas commencé car il n'y a aucun spermatozoïde visible. La taille des testicules commence à régresser dès le stade "nymphe blanche à oeil blanc" mais en même temps ils s'ovalisent, deviennent blancs et contiennent les premiers spermatozoïdes. La spermatogenèse commence donc au milieu du stade nymphal. A l'émergence le volume des testicules a

fortement diminué mais ils sont parfaitement identifiables et sont toujours le siège d'une intense spermatogenèse. Cette dernière s'arrête vers le quatrième jour qui suit l'émergence, les testicules prenant alors une allure filiforme; ils disparaissent quasiment les jours suivants.

Les vésicules séminales (Fig 2). Elles suivent une évolution inverse de celle des testicules. Lors de la mue nymphale, elles sont invisibles. Elles apparaissent au milieu du stade nymphal mais sont encore totalement vides. Les premiers spermatozoïdes sont stockés dans les vésicules à la fin de la vie nymphale mais leur nombre est trop minime pour que l'on puisse les compter. Les vésicules séminales augmentent encore de volume après l'émergence de l'adulte et elles prennent vers le 2ème-3ème jour une couleur bleutée qui va en se renforçant les jours suivants. La taille maximale est atteinte vers le 6ème jour qui suit l'émergence.

Les spermatozoïdes (Fig 3). La vésicule séminale commence à se remplir comme nous l'avons dit juste avant la mue imaginaire mais les spermatozoïdes n'y sont stockés en nombre appréciable (environ 55.000) qu'après l'émergence. Ces spermatozoïdes sont sans doute déjà fonctionnels puisqu'ils ont acquis la motilité. Leur nombre va augmenter régulièrement et la vésicule séminale est pleine entre le 4ème et le 5ème jour. On compte alors une moyenne de 270.500 gamètes par mâle. L'ensemble de ces observations laisse prévoir que physiologiquement les mâles sont prêts à l'accouplement dans les jours qui suivent l'émergence. La dégénérescence des testicules implique également que si le mâle vide ses vésicules séminales lors de l'accouplement il ne pourra bien sûr effectuer une deuxième copulation.

2°) Acquisition de la maturité sexuelle des mâles

Des lots de 5 mâles âgés de 0 à 10 jours éclos et maintenus dans des élevages soigneusement privés de reines, ce qui garantit leur virginité ont été mis en place dans des chambres d'accouplement occupées par une reine vierge âgée de 4-5 jours. Une vingtaine d'ouvrières accompagnent les sexués. La chambre d'accouplement est laissée à l'obscurité pendant 24 heures puis la femelle est disséquée en vue d'examiner l'état de la spermathèque. On observera dans ces conditions (fig. 4) que la maturité sexuelle est acquise dès le premier jour qui suit l'émergence puisque 10 % d'entre eux peuvent s'accoupler; le deuxième jour la moitié des mâles sont capables de féconder une reine, le pourcentage de mâles actifs plafonnant aux environs de 80 % le 9ème jour.

3°) Acquisition de la maturité sexuelle des femelles.

Cette fois la chambre d'accouplement contient 5 mâles âgés de plus de 8

jours donc sexuellement actifs et accompagnés de 20 ouvrières. La reine vierge introduite est âgée de 0 à 5 jours. Les résultats (fig. 5) montrent que la réceptivité sexuelle existe dès le premier jour puisque 18 % des femelles âgées de 0 à 1 jour sont fécondées. Le taux de fécondation augmente ensuite régulièrement et, par exemple, 83 % des femelles âgées de 3-4 jours ont une spermathèque pleine. D'autres essais ont été réalisés avec 20 reines très jeunes, autorisées à faire leur mue imaginale en présence de mâles actifs et à rester environ 6 heures en leur compagnie. Ces reines sont très lentes, leurs ailes sont molles et elles ont une couleur jaunâtre. Aucune n'a été fécondée. Les reines acquièrent donc progressivement mais rapidement la compétence à l'accouplement, la période de maturation ne dépassant pas quelques jours.

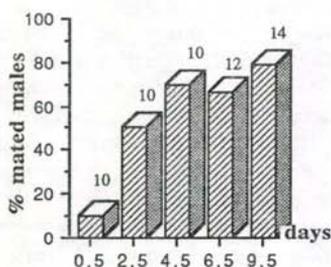


Fig. 4. - Pourcentage de mâles ayant copulé en fonction de leur âge. Le nombre de cas étudiés est indiqué au-dessus de chaque barre.

Relationship between percentage of mated males and age of the males. Number of cases is given above each bar.

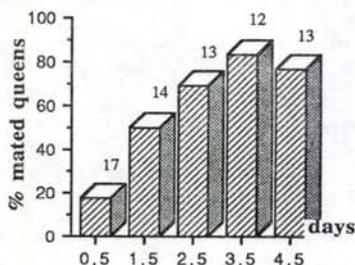


Fig. 5. Pourcentage de femelles vierges accouplées en fonction de leur âge. Le nombre de cas étudiés est indiqué au-dessus de chaque barre.

Relationship between percentage of mated queens and age of the virgin queens. Number of cases is given above each bar.

DISCUSSION

Tant l'étude du processus de maturation physiologique des testicules que celle de l'acquisition de la maturité sexuelle des deux sexes démontrent que l'accouplement intranidal chez cette fourmi est réalisé au plus tard dans les 3 ou 4 jours qui suivent l'émergence des reines. Cette brièveté de la période de maturation se retrouve chez une autre espèce s'accouplant dans le nid, *Monomorium pharaonis*, chez laquelle Petersen et Buschinger (1971) ont

signalé que les femelles sont sexuellement réceptives dès l'âge de 2 jours. A l'inverse chez les espèces pratiquant le vol nuptial le temps de maturation semble beaucoup plus long; chez deux espèces particulièrement rapides comme *Lasius flavus* et *Solenopsis invicta* les sexués restent respectivement au moins 7 jours et 7-10 jours dans le nid ce qui représente un temps de maturation trois à quatre fois plus long que pour *I. humilis* ou *M. pharaonis* (Nielsen *et al.*, 1985; Lofgren *et al.*, 1975). Des durées de maturation de l'ordre de 2 à 3 semaines semblent être la norme chez ces fourmis comme c'est le cas chez *Temnothorax recedens* (Dejean, 1974), *Pogonomyrmex subnoidus* (Mackay, 1981), *Lasius niger* (Boomsma et Isaaks, 1985) ou encore *Messor sanctus* et *M. barbarus* (Cerdan, 1989). Le temps de maturation peut être encore plus long puisqu'il atteint 2 mois chez *Messor capitatus* (Delage, 1968) ou *Pogonomyrmex rugosus* (Mackay, 1981) voire 11 mois chez *Camponotus vagus* (Benois, 1969).

Il est évidemment tentant d'associer la durée de la période de maturation à l'importance des réserves accumulées par les sexués ailés et, en particulier, par les femelles. Nous avons montré ailleurs que les espèces à fondation dépendante comme la fourmi d'Argentine ne stockent que fort peu de corps gras et encore moins de carbohydrates, ce qui peut expliquer au moins en partie l'absence de vol des reines (Keller et Passera, 1989; Passera et Keller, 1990). Dès lors il se pourrait que l'extrême précocité de l'acquisition du comportement sexuel chez cette espèce la prive d'une période de maturation assez longue pour permettre une accumulation des substances énergétiques nécessaires à un vol nuptial. Il serait souhaitable de pouvoir effectuer de telles études chez d'autres espèces à accouplement intranidal.

Références

- Benois A., 1969. Etude morphologique, biologique et éthologique de *Camponotus vagus* Scop. (*pubescens* Fab.) (Hyménoptères, Formicoïdea, Formicidae). *Thèse 3ème Cycle*, Toulouse, 280 pp.
- Bolton B., 1986. Apterous females and shift of dispersal strategy in the *Monomorium salomonis*-group (Hymenoptera: Formicidae). *J.Nat.Hist.*, **20**, 267-277.
- Boomsma J.J. & Isaaks J.A., 1985. Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**, 19-27.
- Cerdan P., 1989. Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre *Messor* (Hymenoptera, Formicidae) en Crau. *Thèse de l'Université de Provence*, Marseille, 257 pp.
- Dejean A., 1974. Etude du cycle biologique et de la reproduction de *Temnothorax recedens* (Nyl.) (Insecta, Formicidae). *Thèse 3ème Cycle*, Toulouse, 155 pp.
- Delage B., 1968. Recherches sur les fourmis moissonneuses du bassin aquitain: écologie et biologie. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **102**, 315-367.
- Keller L. & Passera L., 1989. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera; Formicidae). *Oecologia*, **80**, 236-240.
- Lofgren C.S., Banks W.A. & Glancey B.M., 1975. Biology and control of imported fire ants. *Ann. Rev. Entomol.*, **20**, 1-30.

- MacKay W.P., 1981. A comparison of the nest phenologies of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **88**, 25-74.
- Nielsen M.G., Skyberg N. & Peakin G., 1985. Respiration in the sexuals of the ant *Lasius flavus*. *Physiol. Entomol.*, **10**, 199-204.
- Newell W. & Barber T.C., 1913. The Argentine ant. *USDA Bureau of Entomol. Bull.*, **122**, 98 pp.
- Passera L. & Keller L., 1990. Loss of mating flight and shift in the pattern of carbohydrate storage in sexuals of ants (Hymenoptera; Formicidae). *J. Comp. Physiol., B*, **160**, 207-211.
- Passera L., Keller L. & Suzzoni J.P., 1988. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche*, **95**, 59-65.
- Peacock A.D., Hall D.W., Smith I.C. & Goodfellow A., 1950. The biology and control of the ant *Monomorium pharaonis* (L.). *Misc. Publ. Depart. Agri., Scotland*, **17**, 51pp.
- Petersen M. & Buschinger A., 1971. Das Begattungsverhalten der Pharaoameise, *Monomorium pharaonis* (L.). *Z. f. Angew. Entomol.*, **68**, 168-175.
- Trager J.C., 1984. A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the continental United States. *Sociobiology*, **9**, 49-162.
- Ulloa-Chacon P. & Cherix D., 1989. Étude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* R. (Hymenoptera, Formicidae). *Actes coll. Insectes Sociaux*, **5**, 121-129.
- Yamauchi K., Kinomura K. & Miyake S., 1981. Sociobiological studies of the polygynic ant *Lasius sakagami*. I. General features of its polydomous system. *Insectes soc.*, **28**, 279-296.

ETUDE CRITIQUE DE LA FONDATION DES COLONIES EN CLAUSTRATION TOTALE CHEZ LES PONERINES DU GENRE *BRACHYPONERA*

Jean-Paul LACHAUD¹ & Alain DEJEAN²

¹Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cédex et ²Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Résumé: L'analyse chez la fourmi *Brachyponera senaarensis* de 150 fondations, tant haplométriques que pléométriques, montre qu'en l'absence de tout approvisionnement externe cette ponérine est incapable de mener à bien la fondation d'une nouvelle société. Ces résultats forcent à reconsidérer les conclusions présentées par HASKINS & HASKINS (1950a) sur le mode de fondation en clausturation totale utilisé par *Brachyponera lutea*. En effet, si l'apport de quantités minimales de sucres est suffisant pour que les fondatrices puissent élever leur couvain jusqu'à l'émergence des premières ouvrières, ce supplément externe se révèle absolument indispensable. Cette nécessité d'approvisionnement externe prouve que même si les réserves internes des fondatrices peuvent paraître à la limite du seuil nécessaire à l'apparition du mode de fondation en clausturation totale, la fondation chez les *Brachyponera* reste en réalité toujours du type semi-claustural, caractéristique des ponérines.

Mots-clés: *Ponerinae*, fondation clausturale, évolution.

Abstract: Critical study of the claustral foundation of the colonies in the ponerine ant genus *Brachyponera*.

A total of 150 haplometric and pleometric colony foundations of the African ponerine ant *Brachyponera senaarensis* were studied in the laboratory. When deprived of any external food supply the founding females proved unable to bring their larvae to maturity. Workers pupae and adults only appeared when a honey droplet was provided weekly. These data lead to reconsider the conclusions inferred by HASKINS & HASKINS (1950a) concerning the perfectly claustral method of colony foundation achieved by *Brachyponera lutea*. If the supply of the founding females with very small quantities of sugar is sufficient to allow the development of the brood to worker emergence, such an external supply appears to be absolutely indispensable. Even though the founding female's internal reserves, derived from the degeneration of the wing musculature, may look very near to the threshold required for the totally claustral foundation to appear, the need of an external provisioning proves that the colony foundation of *Brachyponera* follows in fact the partially claustral method, typical among ponerine ants.

Key words: *Ponerine ants*, claustral foundation, evolution.

INTRODUCTION

Le mode de fondation des colonies chez les Fourmis primitives est d'un intérêt tout particulier pour ceux qui étudient la phylogénie des Formicidae car, comme l'ont montré divers auteurs (WHEELER 1900a, b, 1906, 1932, 1933; HASKINS 1928, 1930, 1941;

HASKINS & ENZMANN 1938; HASKINS & HASKINS 1950a, b), l'étude détaillée de cette étape élémentaire du développement social chez les sous-familles de Fourmis les plus primitives peut jeter quelque lumière sur la manière dont ont pu s'initialiser et se développer les structures de vie sociale des Fourmis actuellement vivantes.

Le mode de fondation habituel mis en évidence chez ces Fourmis primitives, qu'il s'agisse de Ponerinae ou de Myrmecinae, est du type semi-claustral, c'est-à-dire que la femelle, après fécondation, perd ses ailes puis creuse une cellule ou s'aménage un abri dans lequel elle commence à pondre et qu'elle quitte à intervalles plus ou moins fréquents afin d'assurer l'approvisionnement nécessaire à son alimentation et à celle de son couvain. Généralement, après l'émergence des premières ouvrières ces dernières s'investissent progressivement dans l'approvisionnement de la colonie mais la reine continue à participer activement à cette tâche pendant un temps plus ou moins long pouvant aller jusqu'à plusieurs mois et en fait jusqu'à ce que la colonie atteigne sa maturité (HASKINS & HASKINS 1950b, 1951; LACHAUD & FRESNEAU 1985, 1987; DEJEAN et coll. 1989). En dehors de quelques très rares exceptions (CORDERO 1963; LE MASNE & BONAVIDA 1969; THOMÉ & THOMÉ 1980; FRIDMAN & AVITAL 1983; DEJEAN 1988), ce mode de fondation s'oppose nettement à celui rencontré chez les Myrmicinae et les Formicinae où la reine, une fois la chambre initiale terminée, ne sort plus du nid et ne vit plus que sur ses seules réserves internes jusqu'à ce que l'approvisionnement puisse être assuré par les premières fourrageuses de la jeune colonie.

Le passage du mode de fondation en claustration partielle à celui en claustration totale présente un avantage sélectif évident en ce sens que la fondatrice est beaucoup mieux protégée à la fois des conditions environnementales externes et de la prédation et se trouve ainsi plus à même de défendre et de soigner son couvain augmentant ainsi les chances de survie de la fondation. Toutefois, cette évolution comportementale vers la claustration totale nécessite qu'il y ait eu parallèlement une évolution sur le plan physiologique de trois paramètres essentiels (cf. HASKINS & HASKINS 1950a et PEETERS 1990) :

- la possibilité de régurgiter de la nourriture liquide aux larves rendant ainsi inutile l'approvisionnement en proies fraîches et aliments solides venant de l'extérieur;
- l'existence d'un mécanisme d'histolyse des muscles alaires permettant la formation d'une réserve en corps gras interne pouvant être utilisée par la femelle;
- le développement d'un dimorphisme important entre les castes reine et ouvrière conduisant à une caste reine de grande taille pouvant assurer, grâce à ses seules réserves internes, l'alimentation de plusieurs larves d'ouvrières.

Bien évidemment ces spécialisations n'ont pu apparaître brusquement toutes en même temps au cours de l'évolution et divers auteurs ont cherché les étapes évolutives conduisant d'un mode de fondation à l'autre et témoignant d'une capacité croissante des reines à se suffire de leurs propres réserves internes et à limiter les apports alimentaires d'origine externe.

Plusieurs de ces cas intermédiaires ont été étudiés chez les Ponerinae mais le cas le plus intéressant est, très certainement, celui de *Brachyponera lutea* rapporté par HASKINS & HASKINS en 1950. D'après ces auteurs, la femelle fondatrice de cette espèce australienne, qui présente comme chez les espèces supérieures une grande différence de taille et de structure par rapport aux ouvrières, est capable d'élever complètement son premier couvain en claustration totale grâce à ses seules réserves. Toutefois, lorsqu'on prend la peine d'analyser en détail le protocole expérimental de ces auteurs, on constate que ces derniers offrent de "temps en temps" aux fondatrices des "gouttes d'une solution diluée de miel" (HASKINS & HASKINS 1950a, p. 7) et que donc les femelles reçoivent un léger supplément alimentaire d'origine externe.

Afin de vérifier la réalité de l'existence de ce mode de fondation en claustration totale, tout à fait unique et original chez les Ponerinae, et d'essayer de lever l'ambiguïté liée à ce biais méthodologique dû à un apport extérieur en glucides, nous avons voulu étudier le mode de fondation et le devenir des colonies chez une autre espèce du même genre, *Brachyponera senaarensis*, que l'on trouve en Afrique et qui est la seule autre espèce du genre

Brachyponera (HASKINS & HASKINS 1950a) à présenter un très net dimorphisme entre les castes reine et ouvrière.

MATERIEL ET METHODES

Précédant de quelques heures un orage, un essaimage de *Brachyponera senaarensis* a été observé le matin du 19 octobre 1989 au Cameroun dans une savane bordant le village de Nzi près d'Obala, à environ 65 km au nord de Yaoundé.

Près de 200 femelles désaillées et une vingtaine de femelles ailées ont été récoltées et transportées au laboratoire pour y être mises en élevage. Ces fondatrices ont été élevées dans des tubes à essai de 1.7 x 15 cm dont le fond, garni de coton humide, servait d'abreuvoir. Cinq lots ont été constitués :

- Lot I : 1 fondatrice isolée (101 cas)
- Lot II : 3 fondatrices associées (17 cas)
- Lot III : 1 fondatrice + 1 femelle ailée (20 cas)
- Lot IV : 4 fondatrices associées (4 cas)
- Lot V : 1 fondatrice isolée approvisionnée en miel (8 cas)

Dans les quatre premiers lots, les femelles ne reçoivent strictement aucun apport alimentaire externe tandis que dans le lot V les fondatrices reçoivent pour toute nourriture, une fois par semaine, une seule goutte de miel dont le poids est en moyenne de 11.15 mg (\pm 1.68, n = 10).

Afin de perturber le moins possible le développement de la colonie, les relevés de l'état de la société ont été réalisés à intervalles largement espacés : 25, 46, 64, 83 et 93 jours après le vol nuptial.

Par ailleurs, et à titre indicatif, une fondation constituée d'une fondatrice isolée ayant accès à une arène où était déposée quotidiennement de la nourriture a été suivie en photographie automatisée sur une courte période de 3 jours afin de vérifier la part consacrée à l'approvisionnement en conditions semi-naturelles, c'est-à-dire sans contrainte particulière. Au total 127 relevés ont été réalisés en début de fondation à un moment où une douzaine d'œufs étaient présents dans le nid.

RESULTATS ET DISCUSSION

Les résultats de ces expériences permettent de dégager deux points importants concernant le mode de fondation de *B. senaarensis*.

Avantages liés à la pléométrie

Le premier de ces points a trait à l'importance à accorder sur le plan évolutif au caractère pléométrique rencontré chez un certain nombre de fondations de cette espèce.

Chez *B. senaarensis* la fondation est généralement réalisée par une seule femelle mais, dans quelques cas, il est également possible de rencontrer des associations de plusieurs femelles. Des récoltes réalisées en 1985 au Zaïre avait ainsi montré que sur un échantillonnage de 51 fondations, 46 ne possédaient qu'une femelle isolée mais 5 étaient constituées de groupements de 2 à 14 femelles (DEJEAN et coll. 1990).

Les résultats obtenus ici permettent de confirmer la réalité de ces fondations pléométriques tout en mettant en évidence l'avantage sélectif que peut représenter une telle stratégie reproductive. En effet, l'évolution du taux de mortalité des femelles dans les différents lots (Fig. 1) indique qu'en l'absence de tout apport alimentaire d'origine externe la pléométrie entraîne une légère amélioration dans les possibilités de survie de la jeune fondation par rapport aux sociétés haplométriques. Ceci apparaît déjà pour le lot II constitué de 3 fondatrices regroupées ainsi que pour le lot III formé d'une fondatrice associée à une femelle ailée non fécondée où la mortalité est moindre que pour le lot I constitué uniquement de fondatrices isolées.

L'effet est encore plus net pour le lot IV (constitué de 4 fondatrices associées) qui, bien que ne pouvant produire des nymphes ou des adultes d'ouvrières, présente une évo-

lution de la mortalité des femelles très comparable à ce qui se passe pour le lot V où les femelles reçoivent un léger complément alimentaire. Dans les deux cas, 12.5% des colonies

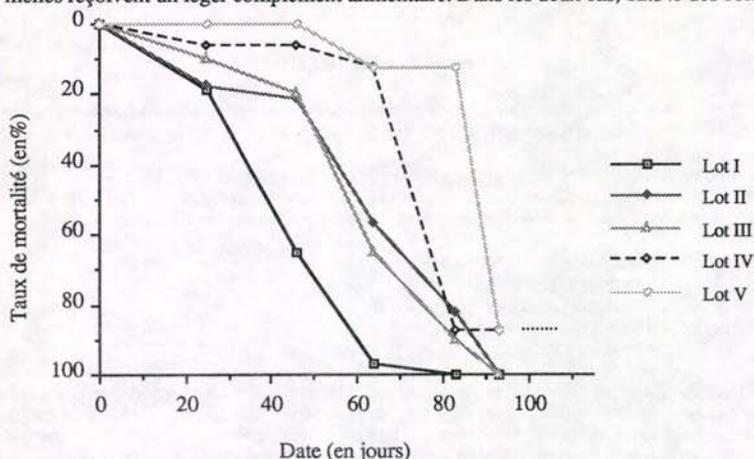


Figure 1. Evolution du taux de mortalité des femelles dans 5 lots expérimentaux de fondations de *Brachyponera senaarensis* (voir texte pour la constitution des lots).
Evolution of the females mortality rate in 5 experimental lots of *Brachyponera senaarensis* colony foundations (see text for the constitution of the lots).

(2/16 pour le Lot IV et 1/8 pour le Lot V) parviennent au cap du 100^{ème} jour suivant la fécondation alors que les femelles des autres lots ne dépassent que difficilement le 83^{ème} jour.

Nécessité d'un apport alimentaire d'origine externe

Le deuxième point que mettent en évidence nos résultats concerne le caractère indispensable d'un apport alimentaire externe pour que la fondation se développe.

En effet, si l'on considère l'évolution de la production du couvain dans les différents lots étudiés, on constate que la production d'œufs (Fig. 2A) est, en moyenne, extrêmement faible pour l'ensemble des lots sauf pour le lot V dont les femelles reçoivent une goutte de miel chaque semaine. On retrouve la même chose, mais de façon beaucoup plus nette, en ce qui concerne les larves (Fig. 2B) dont la production suit une courbe inverse de celle des œufs, ce qui traduit un arrêt de la ponte au profit de l'élevage des larves. Ce trait se retrouve d'ailleurs chez d'autres ponérides lors de la fondation, notamment chez *Ectatomma tuberculatum*, *Pachycondyla villosa* (LACHAUD & FRESNEAU 1985) et *P. apicalis* (FRESNEAU, comm. pers.). La production de cocons d'ouvrières et d'ouvrières adultes enfin (Fig. 2C), ne se rencontre plus que pour le lot V et suit une courbe identique à celle des larves, mais simplement décalée dans le temps du fait du délai de développement larvaire. Seules les femelles qui ont reçu un complément alimentaire d'origine externe venant supplémer leurs réserves internes propres parviennent donc à assurer un développement convenable du couvain aboutissant à la naissance d'ouvrières.

Dans le cas de *B. lutea* rapporté par HASKINS & HASKINS (1950) les conditions expérimentales sont en fait les mêmes que celles de notre étude et seul le fait de fournir de temps en temps une goutte de solution sucrée permet là aussi d'aboutir à la naissance d'ouvrières. Il n'y a donc, dans ces conditions, aucun argument valable permettant de conclure que *B. lutea* puisse fonder de nouvelles colonies en claustration totale et ceci d'autant moins que ces mêmes auteurs rapportent eux-mêmes (HASKINS & HASKINS

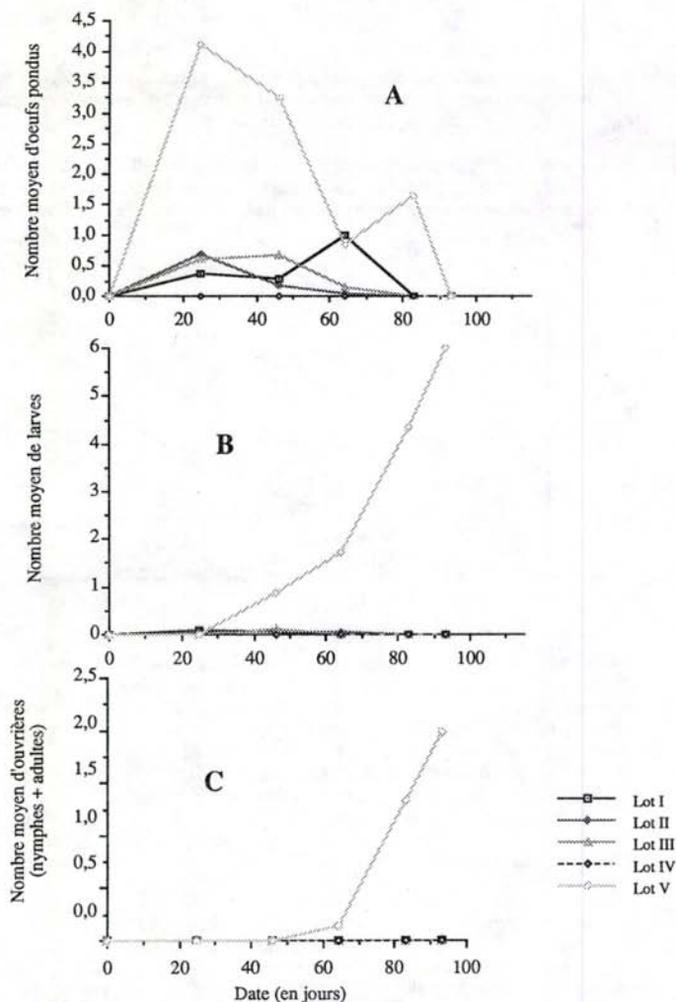


Figure 2. Evolution de la production de couvain dans les fondations de *Brachyponera senaarensis* en fonction du nombre de fondatrices et de l'existence d'une alimentation d'origine externe (voir texte pour la constitution des lots). A: nombres d'œufs présents par reine. B: nombre total de larves présentes par reine. C: nombre d'ouvrières (nymphe + adultes) produites par reine.

Evolution of brood production during colony founding in *Brachyponera senaarensis* according to the number of founding females and to the presence of an external food supply (see text for the constitution of the lots). A: number of eggs laid per female. B: total number of larvae present per female. C: number of workers (pupae + adults) produced per female.

1950a, p. 8) que *B. lutea* conserverait la possibilité, dans certaines conditions, d'assurer la fondation de la colonie suivant le mode semi-claustral commun aux autres Ponerinae et que ainsi la fondation en claustration totale serait un phénomène plus labile que chez les espèces plus évoluées.

En fait, lorsqu'on étudie le comportement des fondatrices en nid artificiel au cours des premières étapes de la fondation on se rend compte que, en l'absence de toute contrainte, la jeune reine effectue de nombreuses sorties dans l'aire de chasse à la recherche d'aliments sucrés et de proies.

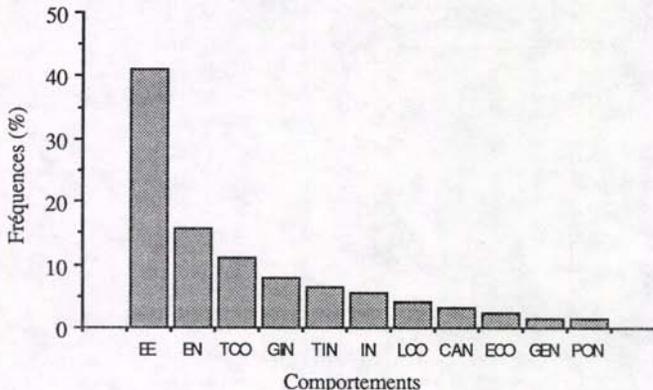


Figure 3. Ethogramme d'une fondatrice de *Brachyponera senaarensis* en début de fondation (12 œufs présents). EE: activités à l'extérieur. EN: exploration dans le nid. TCO: transport d'œufs. GIN: garde à l'intérieur des chambres du nid. TIN: toilettes individuelles. IN: inactivité. LCO: léchage des œufs. CAN: cannibalisme. ECO: exploration ou contact avec les œufs. GEN: garde à l'entrée du nid. PON: ponte.
Ethogram of a founding female of *Brachyponera senaarensis* at the beginning of the colony foundation (12 eggs present). EE: activities outside the nest. EN: exploration inside the nest. TCO: eggs transport. GIN: guarding inside nest chambers. TIN: self grooming. IN: inactivity. LCO: eggs licking. CAN: cannibalism. ECO: exploration or contact with eggs. GEN: guarding at the nest entrance. PON: egg laying.

Chez *B. senaarensis* cette activité est même très importante. L'éthogramme d'une jeune fondatrice ayant déjà pondu une douzaine d'œufs montre en effet (Fig. 3) que l'approvisionnement représente un peu plus de 40% de l'ensemble des activités de la fondatrice. Non seulement la fréquence de réalisation de cette activité est trop élevée pour être un simple artefact, mais on doit constater qu'un tel investissement est même plus important que ce que l'on connaît chez d'autres Ponerinae (LACHAUD & FRESNEAU 1985; CORBARA et coll. 1988) et se rapprocherait en fait davantage du comportement décrit pour les fondatrices de diverses espèces de *Myrmecia* (WHEELER 1932; HASKINS & HASKINS 1950b) et pour *Amblyopone australis* (HASKINS & HASKINS 1951).

CONCLUSION

Chez les Ponerinae, tous les degrés intermédiaires conduisant au mode de fondation en claustration totale sont apparemment représentés (HASKINS 1941; HASKINS & HASKINS 1950a; COLOMBEL 1971, 1972; OVERAL 1980; TRANIELLO 1982; LACHAUD & FRESNEAU 1985, 1987; DEJEAN et coll. 1989), y compris deux cas assez exceptionnels

de fondation de colonie par une gamergate isolée : l'un en laboratoire chez *Rhytidoponera chalybaea* (WARD 1981), l'autre en conditions naturelles chez *Dinoponera quadriceps* (DANTAS DE ARAUJO et coll. 1990).

Toutefois, les Ponerinae semblent limitées à ce type de fondation et l'existence chez cette sous-famille d'une espèce intermédiaire sur le plan évolutif réalisant la fondation d'une nouvelle colonie en claustration totale reste à découvrir. L'ensemble de nos résultats force en effet à reconsidérer les conclusions présentées par HASKINS & HASKINS (1950a) sur le mode de fondation utilisé par *Brachyponera lutea*. Si l'apport de quantités minimales de sucres est suffisant pour que les fondatrices puissent élever leur couvain jusqu'à l'émergence des premières ouvrières, ce supplément externe se révèle absolument indispensable. Cette nécessité d'un apport alimentaire d'origine externe prouve que même si les réserves internes des fondatrices peuvent paraître à la limite du seuil nécessaire à l'apparition du mode de fondation en claustration totale (ce qui reste d'ailleurs à démontrer), la fondation chez les *Brachyponera* continue toujours en réalité à être du type semi-claustral, caractéristique des ponerines.

REFERENCES

- COLOMBEL P., 1971. - Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Formicoidea, Poneridae). Fondation des colonies par les femelles isolées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **107**, 442-459.
- COLOMBEL P., 1972. - Etude de l'évolution de la fondation par greffe des colonies d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Form., Poneridae). *Biol. Gabonica*, **8**, 369-381.
- CORBARA B., LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1988. - Evolution de la contribution individuelle aux tâches au cours de l'ontogénèse sociale chez quelques ponerines (Hymenoptera, Formicidae) néotropicales. *Actes 112^{ème} Congr. nat. Soc. savantes, Sciences, fasc. III*, pp. 173-182, Lyon.
- CORDERO A.O., 1963. - An unusual behaviour of the leaf-cutting ant queen *Acromyrmex octospinosus* (Reich). *Rev. Biol. Trop.*, **11**, 221-222.
- DANTAS DE ARAUJO C.Z., FRESNEAU D. & LACHAUD J.-P., 1990. - Données biologiques sur la fondation des colonies de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 281-286.
- DEJEAN A., 1988. - New cases of archaic foundation of societies in Myrmicinae (Formicidae): Study of prey capture by queens of Dacetini. *Insectes Sociaux*, **34**, 211-221.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1989. - Mise en place du comportement de prédation au cours de la fondation de la société chez *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5**, 215-223.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P. & NKOSI M., 1990. - Ecology and behavior of the ponerine ant *Brachyponera senaarensis*. *Ethol. Ecol. & Evol.*, accepté pour publication.
- FRIDMAN S. & AVITAL E., 1983. - Foraging by queens of *Cataglyphis bicolor nigra* (Hymenoptera: Formicidae): an unusual phenomenon among the Formicinae. *Isr. J. Zool.*, **32**, 229-230.
- HASKINS C.P., 1928. - Notes on the behavior and habits of *Stigmatomma pallipes* Haldemann. *Jour. N.Y. Ent. Soc.*, **36**, 179-184.
- HASKINS C.P., 1930. - Preliminary notes on certain phases of the behavior and habits of *Proceratium croceum* Roger. *Jour. N.Y. Ent. Soc.*, **38**, 121-126.
- HASKINS C.P., 1941. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant: *Bothroponera soror* Emery. *Jour. N.Y. Ent. Soc.*, **49**, 211-216.
- HASKINS C.P. & ENZMANN E.V., 1938. - Studies of certain sociological and physiological features in the Formicidae. (2) Types of colony initiation in the Ponerinae and degeneration of wing musculature in the queen. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **37**, 97-162.
- HASKINS C.P. & HASKINS E.F., 1950a. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Brachyponera (Euponera) lutea* Mayr. *Psyche*, **57**, 1-9.
- HASKINS C.P. & HASKINS E.F., 1950b. - Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **43**, 461-491.

- HASKINS C.P. & HASKINS E.F., 1951. - Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Amblyopone australis* Erichson. *Am. Midl. Nat.*, **45**, 432-445.
- LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym. Form. Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **2**, 195-202.
- LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1987. - Social regulation in ponerine ants. In : *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. J.M. Pasteels & J.-L. Deneubourg (eds.), *Experientia Suppl.*, **54**, pp. 197-217, Birkhäuser Verlag, Basel.
- LE MASNE G. & BONAVITA A., 1969. - La fondation des sociétés selon le "type *Myrmecia*" chez la fourmi *Manica rubida* Latr. *Proc. 6th Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, pp. 137-147, Bern.
- OVERAL W.L., 1980. - Observations on colony founding and migration of *Dinoponera gigantea*. *J. Ga. Entomol. Soc.*, **15**, 466-469.
- PEETERS C., 1990. - La reproduction chez les fourmis ponérines. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 195-202.
- TOHMÉ H. & THOMÉ G., 1980. - La fondation de la société, le cycle biologique et ses variations chez *Messor syriacus* (Santschi) (Hym. Formicoidea). *C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D*, **290**, 1377-1379.
- TRANIELLO J.F.A., 1982. - Population structure and social organization in the primitive ant *Amblyopone pallipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **89**, 65-80.
- WARD P.S., 1981. - Ecology and life history of the *Rhytidoponera impressa* group (Hymenoptera: Formicidae). II. Colony origin, seasonal cycles, and reproduction. *Psyche*, **88**, 109-126.
- WHEELER W.M., 1900a. - A study of some Texan Ponerinae. *Biol. Bull.*, **2**, 1-31.
- WHEELER W.M., 1900b. - The habits of the genera *Ponera* and *Stigmatomma*. *Biol. Bull.*, **2**, 43-69.
- WHEELER W.M., 1906. - On the founding of colony by queen ants, with special reference to the parasitic and slave-making species. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **22**, 33-105.
- WHEELER W.M., 1932. - How the primitive ants of Australia start their colonies. *Science*, **76**, 532-533.
- WHEELER W.M., 1933. - *Colony-founding among ants, with an account of some primitive Australian species*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 179 p.

VARIABILITE DES OUVRIERES ISOLEES DE LA FOURMI
LEPTOTHORAX NYLANDERI (FOERSTER) ET EFFET
STIMULANT DES LARVES SUR LA PONTE DES OUVRIERES

Luc PLATEAUX

Laboratoire de Biologie du Comportement, Université de Nancy I
B.P. 239, 54506 VANDŒUVRE-LES-NANCY CEDEX

Résumé: L'étude des ouvrières de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* en isolement met en lumière une grande diversité de celles-ci, aussi bien dans leur capacité de reproduction que dans leur capacité d'élevage de larves: on observe l'absence totale de ponte ou la production d'oeufs en nombre variable (jusqu'à 17 pour une ouvrière); indépendamment de cela, on observe l'élevage de reines, d'ouvrières ou de mâles à partir des larves confiées à une ouvrière, mais aussi des larves demeurant sans croissance, voire la destruction de larves. La ponte d'une ouvrière solitaire est généralement stimulée par la présence d'une ou de plusieurs larves, parfois plus fortement que par l'effet de groupe. La stimulation observée varie avec le nombre de larves, mais de manières différentes selon les sociétés étudiées. Chez cette Fourmi, le nombre social peut être réduit à une ouvrière, mais ce chiffre ne semble pas valable pour tous les individus.

Mots-clés: Désocialisation, diversité individuelle, effet de groupe, élevage, reproduction, stimulation larvaire.

Summary: Variability of isolated workers of the ant *Leptothorax nylanderi* (Foerster) and stimulating effect of larvae on the egg-laying by workers.

The study of isolated workers of the ant *Leptothorax nylanderi* shows a great diversity of these workers according to their ability to lay eggs and to rear larvae. An absolute lack of egg laying or the production of a variable number of eggs (up to 17 for one worker) are observed. Besides, the rearing of larvae cared by one worker into queens, workers or males is observed together with non-growing larvae and killed larvae. The egg-laying of a solitary worker is generally stimulated by the presence of one or several larvae, whose effect is sometimes greater than the group effect. The observed stimulation varies with the number of larvae, but differs from one to another society. In this ant, the social number may be reduced to one worker, but this does not seem to be the case for all the individuals.

Key words: Group effect, individual diversity, isolated workers, rearing, reproduction, stimulation by larvae.

INTRODUCTION

En étudiant l'effet du groupement des ouvrières de *L. nylanderi* sur leur ponte (PLATEAUX, 1970; PLATEAUX et SAINT-PIERRE, 1982), j'ai remarqué une diversité des ouvrières isolées, les unes pondant plus ou moins, les autres ne pondant pas. Il s'agit ici d'étudier cette diversité, non seulement quant à la ponte d'une ouvrière, mais aussi quant aux capacités que celle-ci montre à élever des larves sortant d'hivernage. Nous verrons que la ponte de l'ouvrière est modifiée par la présence de larves.

MATERIEL ET METHODES

J'ai utilisé six sociétés de *Leptothorax nylanderi*, récoltées en forêt de Fontainebleau et sortant d'un hivernage plus ou moins éprouvant, les ouvrières étudiées étant parfois une sélection des survivants de cet hivernage. Le tableau 1 précise les conditions d'expérience et la nature de chaque échantillon.

	D327	D329	N2	N5	N9	D336
Dates de fin d'hiver (jour zéro)	18.VI 1990	23.VI 1990	23.VI 1990	23.VI 1990	24.VI 1990	24.VII 1990
Dates de mise en nids séparés	+1	+2	+2	+2	+1	+3
% de jeunes $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$	15-20%	50-60%	100%	100%	50-70%	80-85%
Température (°C) d'élevage	24-30°	24-30°	24-30°	24-30°	24-30°	22-28°
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées (sans larve)	15	15	14	14	15	15
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 1 larve (>gastre)	15					15
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 2 larves (1>gastre, 1<gastre)		15				
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 3 larves (1>gastre, 2<gastre)			15	15		15 (3<gastre)
Nombre d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ isolées avec 5 larves (1>gastre, 4<gastre)					14	
Nombre de groupes de 5 $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$ (sans lar.)	14	6			6	5

Tableau 1: Conditions d'expériences et composition des six séries expérimentales.

Table 1: Experimental process and composition of the six experimental samples.

Chaque échantillon forme une série expérimentale, avec 15 ouvrières isolées (sans larve), 15 autres isolées avec 1 à 3 larves, parfois un second ensemble de 15 isolées avec 3 ou 5 larves. Trois morts précoces d' $\frac{HH}{\uparrow\uparrow}$

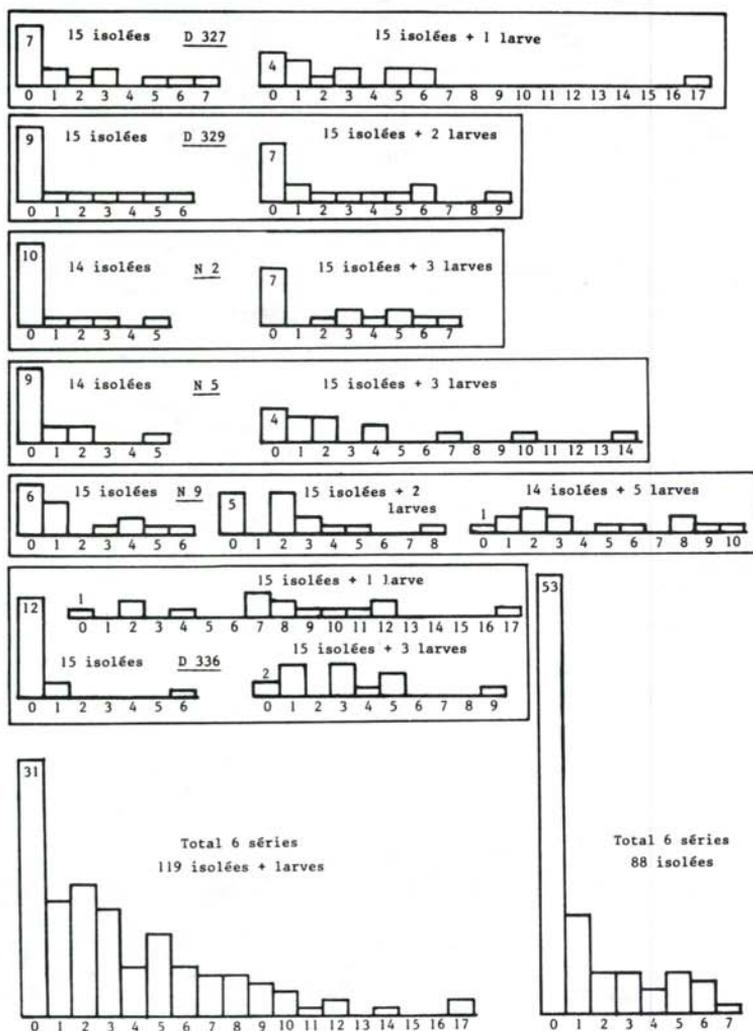


Figure 1: Histogrammes des ouvrières isolées pondueuses ou non pondueuses. Abscisses: nombres d'oeufs pondus à +35. Ordonnées: effectifs d'ouvrières ayant pondu tant d'oeufs.

Figure 1: Histograms of laying or non laying isolated workers. Abscisses: number of layed eggs at +35. Ordinate: effectives of workers having layed these eggs.

isolées ont ramené à 14 l'effectif de certains ensembles. Enfin, dans quatre séries, des groupes de 5 ouvrières sans larve servent de référence pour comparer l'effet de groupe à l'effet de larves, en ce qui concerne la ponte des ouvrières. Les larves sortant d'hivernage sont au stade 3 (ou au-delà?), de taille variable évaluée par rapport au volume moyen d'un gaster d'ouvrière. L'instant zéro correspond au jour de sortie d'hivernage. On effectue deux à trois observations par semaine et toutes les fourmis sont fixées dans l'alcool à la fin de la cinquième semaine (+35).

RESULTATS

Diversité individuelle des pontes: La figure 1 représente, sous forme d'histogrammes, la totalité des pontes effectuées par les ouvrières isolées avec ou sans larves, pour chacune des conditions dans les six séries expérimentales. Les abscisses indiquent les nombres d'oeufs, les ordonnées indiquant le nombre d'ouvrières ayant pondu le nombre d'oeufs correspondant.

La ponte des ouvrières isolées (sans larve) montre une variation entre zéro et 7, avec une proportion de non pondeuses variant de 40 à 80%. Les ouvrières isolées avec larves manifestent une gamme de variation beaucoup plus large, entre zéro et 17, tandis que la proportion de non pondeuses varie de 6,6% à 46,6%.

Les histogrammes rassemblant le total des six séries montrent que les non pondeuses sont 53/88 (60,2%) chez les isolées sans larve et seulement 31/119 (26%) chez les isolées accompagnées de larves.

Diversité individuelle des élevages: Les fourmis ayant reçu une ou plusieurs larves ont élevé celles-ci de diverses manières. Un barème d'évaluation est employé pour chiffrer l'effort d'élevage fourni par une ouvrière (Indice d'Elevage). Cet effort d'élevage n'est pas effacé si, par la suite, la larve meurt, par exemple en métamorphose. Le barème tient donc compte des stades atteints, tout en sanctionnant la destruction des larves non nourries. Un Indice Initial est défini par le nombre de larves confiées au départ à l'ouvrière. Le barème adopté est donné par le tableau 2.

Larve morte sans croissance = 0	Nymphe ♂ ou ♀ = 4
Larve vivante sans croissance = 1	Larve reine = 5
Larve avec croissance = 2	Prénympe reine = 6
Prénympe ♂ ou ♀ = 3	Nymphe reine = 7

Tableau 2 : Barème d'évaluation de l'indice d'élevage pour une larve.

Table 2: Scale of the values of rearing index concerning a larva.

Chaque fourmi est ainsi affectée d'un Indice d'Elevage correspondant à la somme des indices atteints par chacune des larves à elle confiées. Les histogrammes de la figure 2 indiquent en abscisse les indices d'élevage atteints et en ordonnées le nombre de fourmis ayant produit tel indice d'élevage.

La diversité des résultats d'élevage ressort mieux avec une larve unique, comme en D327 (indice initial = 1): 5 fourmis ont élevé une nymphe reine, 2 une prénympe reine, 1 une larve géante (reine) (morte ensuite), 4 des nymphes (3 mâles, 1 ouvrière), 1 une prénympe ouvrière, 2 enfin ont seulement fait croître la larve reçue. Toutes les fourmis ont produit un certain effort d'élevage, même si celui-ci est réduit à une croissance larvaire. Il n'en est pas toujours ainsi. En D329 par exemple, l'une des fourmis n'a pratiquement pas élevé, ses deux larves demeurant sans croissance.

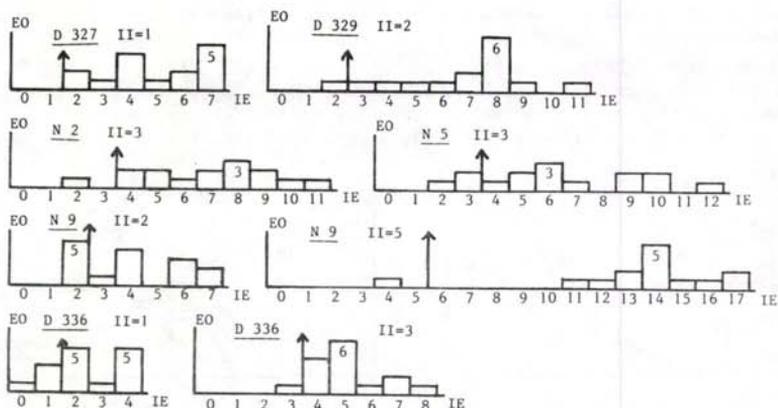


Figure 2: Histogrammes montrant la diversité des élevages. Abscisses: Indices d'élevage (IE). Ordonnées: Effectifs d'ouvrières (EO) ayant réalisé chaque indice. Indice initial (II) = nombre de larves confiées à une ouvrière. Le barème des indices d'élevage est donné dans le tableau 2. La flèche indique la limite au-dessus de laquelle il y a un élevage positif.

Figure 2: Histograms showing the diversity of the rearings. Abscisses: Index of rearing (IE). Ordinatees: Effectives of workers (EO) having produced each index. Initial index (II) = number of larvae cared by one worker. The scale of indexes of rearing is shown on table 2. The arrow points out the limit above which a rearing becomes positive.

La flèche verticale dans le graphique indique la limite au-dessus de laquelle il y a un élevage réel et au-dessous de laquelle il y a un non élevage (ou destruction).

Comparaison des moyennes de pontes: Les graphiques de la figure 3 représentent, pour chaque série expérimentale, l'évolution de la ponte moyenne cumulée. Des tests de comparaison de moyennes (petits effectifs) ont déterminé les éventuelles différences significatives. Ainsi, il n'y a aucune différence significative entre les diverses conditions de D327. En D329, les groupées pondent plus que les isolées (significatif à +23, $p=0,05$). En N2, les isolées + 3 larves pondent plus que les isolées (significatif à +25, $p=0,05$). Il en est de même en N5 (significatif de +23 à +35, $p=0,02$ à 0,05). En N9, les groupées pondent plus que les isolées (significatif de +23 à +33, $p=0,02$ à 0,05) et les isolées avec 5 larves pondent plus que les isolées (significatif de +18 à +35, $p=0,008$ à 0,035). Cependant, il n'y a pas de différence significative entre les isolées et les isolées avec 2 larves, ni entre les isolées avec 2 larves et celles avec 5 larves. Le total des isolées avec larves pond plus que les isolées (sans larve) (significatif à +33, $p=0,05$).

En D336, beaucoup de différences sont largement significatives de +20 à +35: les groupées pondent plus que les isolées ($p=0,001$ à 0,04), les isolées avec 3 larves plus que les isolées ($p=0,0025$ à 0,01), les isolées avec 1 larve plus que les isolées avec 3 larves ($p=0,001$ à 0,015) et beaucoup plus que les isolées ($p=0,001$ à $\ll 0,001$). Enfin, les isolées avec 1 larve pondent plus même que les groupées (significatif à +25, +28, +35, $p=$

0,05); la stimulation larvaire se montre alors plus forte que l'effet du groupement.

Comparaison globale des pontes avec et sans larve: La figure 4A exprime la comparaison entre les pontes moyennes de l'ensemble des isolées avec larves et de l'ensemble des isolées sans larve des 6 séries, aux trois dates d'observation qui concordent pour toutes les séries: +28, +30, +35. Les

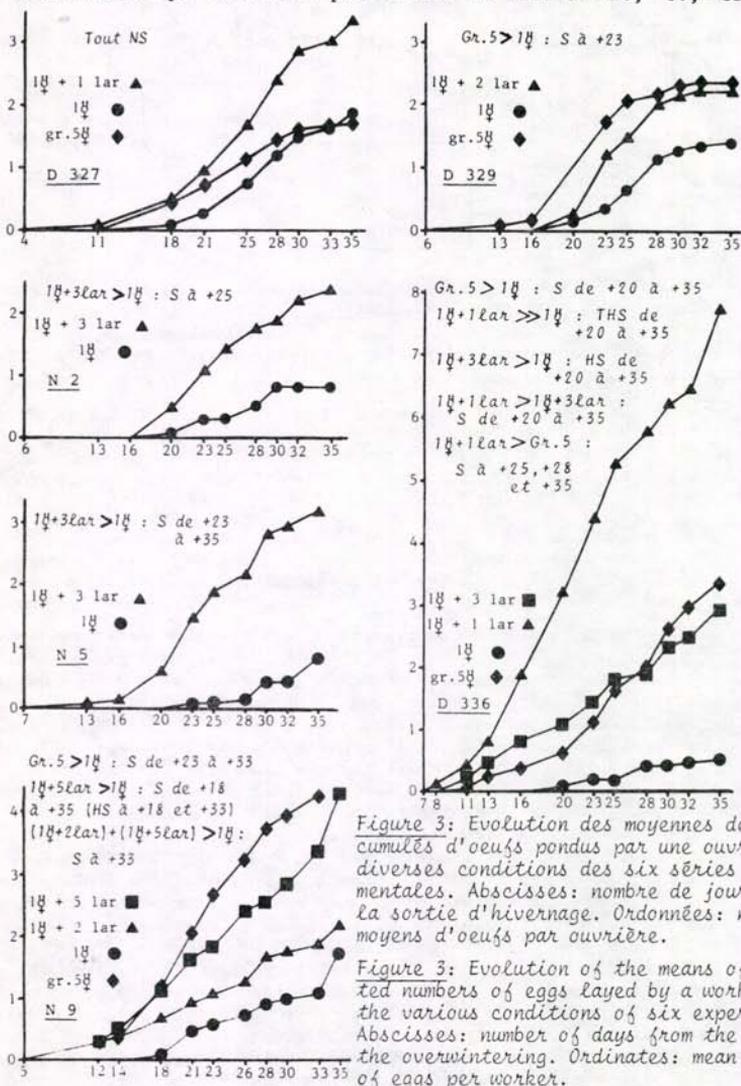


Figure 3: Evolution des moyennes de nombres cumulés d'oeufs pondus par une ouvrière aux diverses conditions des six séries expérimentales. Abscisses: nombre de jours depuis la sortie d'hivernage. Ordonnées: nombres moyens d'oeufs par ouvrière.

Figure 3: Evolution of the means of cumulated numbers of eggs laid by a worker in the various conditions of six experiments. Abscisses: number of days from the end of the overwintering. Ordinate: mean number of eggs per worker.

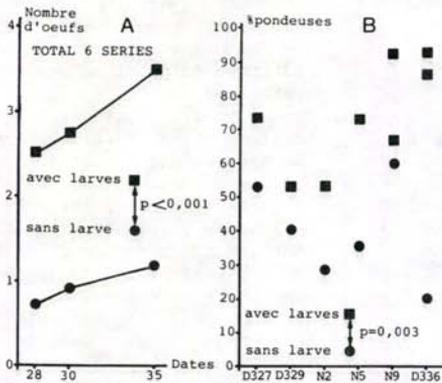


Figure 4: A) Moyennes globales comparées de nombres d'œufs pondus par une ouvrière isolée avec larves et sans larve aux dates de +28, +30, +35 (Total des six séries).

B) Pourcentages comparés d'ouvrières isolées pondueuses en présence et en l'absence de larves dans chacune des six séries (notées en abscisses).

Figure 4: A) Compared global means of the number of eggs laid by an isolated worker with larvae and without any larva at the dates: +28, +30, +35 (Total of the six experiments).

B) Compared percentages of laying isolated workers in presence and in absence of larvae, in each of the six experiments (pointed out in abscisses).

isolées avec larves pondent beaucoup plus que les isolées sans larve ($p \ll 0,001$).

La figure 4B exprime, pour chacune des 6 séries, les pourcentages d'ouvrières pondueuses avec et sans larves. Le pourcentage de pondueuses est plus élevé avec larves que sans larve (haute-ment significatif, $p < 0,003$).

Comparaison des pontes entre les différentes sociétés: Cette comparaison a moins de valeur, les différences entre sociétés pouvant être influencées par des différences dans les hivernages. Les isolées sans larve de deux séries distinctes ne montrent pas de différence significative. Cependant, le regroupement des ouvrières sans larve de D327 + D329 + N9 (ouvrières relativement vieilles, avec 15 à 70% de jeunes) et celui des ouvrières sans larve de N2 + N5 + D336 (ouvrières relativement jeunes, avec 80 à 100% de jeunes) se montrent significativement différents, les "vieilles" pondant plus que les "jeunes" ($p = 0,02$) comme le montre la figure 5A. D'autre part, la figure 5B compare les isolées + 1 larve des séries D327 ("vieilles") et D336 ("jeunes"). Ici ce sont les jeunes qui pondent davantage, de façon significative ($p = 0,012$).

DISCUSSION

Le fait qu'une ouvrière isolée de *L. nylanderii* est capable de se reproduire comme d'élever des larves sortant d'hivernage indique que le nombre social de cette espèce peut être égal à 1. Cependant, toutes les ouvrières ne montrent pas les mêmes aptitudes et il demeure que le groupement de quelques ouvrières augmente les performances moyennes de celles-ci. D'autre part, l'hivernage en solitaire d'ouvrières de *L. nylanderii* n'a pas été expérimenté, précisément par crainte de voir périr ces ouvrières, privées de la stabilisation d'environnement produite par le groupement.

La diversité des ouvrières se montre très grande, tant sur le plan de la reproduction que sur celui de l'élevage de larves hivernantes. Il en découle que les effets du groupement sur ces ouvrières diverses sont vraisemblablement très complexes. Existe-t-il une corrélation entre la ponte d'une ouvrière et son indice d'élevage? Des graphiques de corrélation ne permettent pas de l'affirmer, car ils montrent des résultats en partie discordants et en partie nuls. La ponte et l'élevage pourraient partager

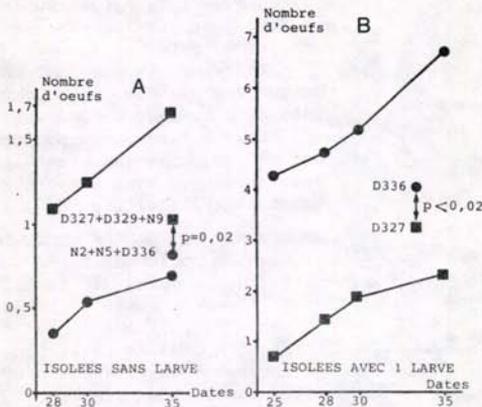


Figure 5: A) Moyennes globales comparées de nombres d'oeufs pondus par les ouvrières isolées sans larve, lorsqu'elles renferment beaucoup de jeunes et relativement peu de jeunes.

B) Moyennes comparées de nombres d'oeufs pondus par les ouvrières isolées avec une larve en D336 (80-85% de jeunes) et D327 (15-20% de jeunes).

Figure 5: A) Compared global means of the number of eggs layed by isolated workers without any larva when they include many or rather few young individuals.

B) Compared means of the number of eggs layed by isolated workers with one larva in D336 (80-85% young workers) and D327 (15-20% young workers).

nature des larves, mais les expériences présentes ne suffisent pas à préciser cela. Les résultats d'élevage de D336 et surtout de N9 semblent indiquer qu'un plus grand nombre de larves suscite un effort d'élevage accru.

Cela rappelle un fait connu: la stimulation de l'élevage de reines, dans un groupe d'ouvrières de *L. nylanderi*, par la présence de larves en nombre suffisamment élevé (PLATEAUX, 1972).

REFERENCES

- PLATEAUX L., 1970. - Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. - Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool., Paris*, 12e série, 12 (4) 373-478.
- PLATEAUX L., 1972. - Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II. - Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool., Paris*, 12e série, 13 (1) 1-90.
- PLATEAUX L. et SAINT-PIERRE A., 1982. - L'effet de groupe sur la reproduction des ouvrières de Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster) en l'absence de reine et de larves. *La Communication chez les sociétés d'Insectes*. Ed. A. DE HARO et X. ESPADALER, Universidad Autonoma de Barcelona, Bellaterra (Barcelona, España), 137-146.

les mêmes stimulations, tout en demeurant cependant en compétition du point de vue énergétique.

La diversité des échantillons est en partie accentuée par des traitements d'hivernages inégaux. Elle paraît cependant donner un certain éclairage sur la diversité des individus. Il semble en effet qu'à l'état isolé les jeunes ouvrières soient moins pondueuses que les vieilles; cela concorde bien avec le fait, déjà connu (PLATEAUX et SAINT-PIERRE, 1982) qu'en groupes de cinq ouvrières les jeunes pondent moins que les vieilles. D'autre part, en présence d'une larve, les jeunes ouvrières de D336 se sont montrées plus pondueuses que les vieilles de D327; peut-être les jeunes sont-elles plus sensibles à la stimulation larvaire que les vieilles, ce qui reste à confirmer.

La présence de larves exerce une très nette stimulation sur la ponte des ouvrières isolées. Cela a déjà été observé avec des ouvrières groupées (PLATEAUX, 1970). La stimulation semble varier avec le nombre et probablement la

**PREMIERE APPROCHE DU PROBLEME DE LA
RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ
IRIDOMYRMEX HUMILIS (Formicidae; Dolichoderinae)**

Kaufmann B., Passera L.

*Laboratoire d'Entomologie (LA n°664), Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse (France).*

Résumé : La fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* Mayr est une espèce unicoloniale sans frontières nettes: les différentes unités semblent entièrement ouvertes aux membres de colonies étrangères. On en a généralement conclu à l'incapacité de cette espèce à reconnaître l'étranger du résident. Afin d'examiner cette hypothèse, on effectue des tests comportementaux mettant en présence 10 ouvrières résidentes et un individu intrus (ouvrière ou mâle) d'origine connue: identique, proche (même localité, 10 m de distance) ou lointaine (autre localité, 150 km de distance). Il est ainsi possible, par l'observation et le décompte des comportements agonistiques, l'évaluation de l'importance du recrutement des résidentes autour de l'intrus et le résultat global de la confrontation, de dégager plusieurs types de réponses en fonction à la fois de la caste, de l'éloignement géographique et du statut social de la colonie d'origine (avec ou sans reine fécondée). Quand l'intrus est une ouvrière: il n'y a jamais d'agressivité ni de recrutement de résidentes. Par contre il semble y avoir des différences dans les comportements d'exploration antennaire mutuelle des individus. Quand l'intrus est un mâle: les résidentes provenant de nids possédant des reines fécondées (ne produisant donc pas de sexués ailés) manifestent une forte agressivité. Cette agressivité est plus importante à l'égard de mâles d'origine lointaine qu'à l'encontre de mâles d'origine proche. Il semblerait donc que la possibilité d'une reconnaissance coloniale existe chez *I. humilis* mais qu'elle ne soit associée à des comportements agressifs que dans un nombre restreint de cas, liés à la fois à la caste des individus introduits, à leur origine géographique (peut-être donc génétique) et au statut social des colonies.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, reconnaissance coloniale, espèce unicoloniale, comportement agonistique.*

Summary : Possible nestmate recognition in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* : preliminary studies and experiments.

Iridomyrmex humilis is a common example of a unicolonial species without distinct boundaries. Nests seem to be completely open to members of other societies. The species was usually concluded to have no nestmate recognition abilities. In order to test that hypothesis we performed the following ethological tests: 10 "resident" workers were confronted to one intruder (worker or male) of known origin: same as the residents, near (same place, 10 meters away) or distant (different place, 150 km away). We studied 1) behavioral counts, 2) the intensity of worker recruitment and 3) the damage to the intruder. We showed that factors as caste, geographical distance and the social state of the residents' colonies (queenright or queenless) determine the outcome of the confrontations. When the intruder was a worker no sign of aggressivity was displayed by the residents, and there was no recruitment. However, mutual exploration behavior seemed to increase when residents faced a distant alien. When the intruder was a male, residents from queenright nests (thus producing no sexuals) exhibited a strong aggressive behavior. Attacks from the residents were fiercer when the male was of distant origin than when the male came from a neighbouring nest. Therefore nestmate recognition seems quite possible in *I. humilis*, but may lead to aggressive behavior in only a few cases, depending on the caste of intruders, their origin (maybe their genetic relatedness to the residents), and the social state of the colony.

Key words : *Argentine ant, nestmate recognition, unicolonial species, agonistic behavior.*

INTRODUCTION

Iridomyrmex humilis, la fourmi d'Argentine, est une espèce polygyne et unicoloniale. Selon Wilson (1971) "une espèce unicoloniale occupe des sites de nidification discontinus (...), mais échange librement des membres et accepte les jeunes reines de n'importe quel nid après le vol nuptial". Le libre échange des membres entre les nids est une situation peu banale chez les Fourmis, attribuée généralement à la perte de la capacité à identifier les étrangers. Cette capacité à identifier l'étranger est habituellement désignée par le terme de reconnaissance coloniale ("nestmate recognition"). Ainsi l'unicolonialité a été associée à l'absence de reconnaissance coloniale, ce que semblait prouver, entre autres, les observations de Bonavita-Cougourdan (1988) sur *I. humilis*: des ouvrières originaires de nids distants de 250 km ne présentent en effet aucun comportement agressif lorsqu'elles sont confrontées.

Cependant, il nous a semblé que si, chez *I. humilis*, la reconnaissance coloniale ne s'exprimait pas par des actes agressifs, l'amalgame entre unicolonialité et absence de reconnaissance coloniale pouvait être erroné. En effet la reconnaissance coloniale pourrait être marquée par des comportements non agonistiques plus difficiles à observer que des agressions. De plus rien dans la définition de Wilson ne préjuge de l'existence ou de l'absence de processus de reconnaissance chez les espèces unicoloniales.

Nous avons tenté de déceler l'existence d'une reconnaissance coloniale chez *I. humilis* par l'observation des premiers comportements visibles lors de confrontations entre membres de diverses colonies.

MATERIEL ET METHODES

Les individus que nous avons employés dans nos tests proviennent de deux localités de la côte méditerranéenne distantes de 150 km: Port-Leucate (près de Perpignan) et La Grande-Motte (près de Montpellier). Des individus issus du même nid sont dits d'origine identique; des individus issus de nids prélevés à une dizaine de mètres de distance dans la même localité sont dits d'origine proche; des individus issus de nids différents prélevés dans des localités différentes sont dits d'origine lointaine. Les Fourmis sont élevées en laboratoire dans les conditions décrites par Passera *et al.* (1988). Nous avons utilisé des élevages présents au laboratoire depuis moins d'un mois dans la majorité des tests; des élevages plus anciens (3 mois de présence au laboratoire) ont aussi été utilisés comme il sera précisé plus loin.

Les tests ont consisté en des confrontations d'ouvrières entre elles et d'ouvrières avec des mâles. Dans les deux cas on a mis en présence un individu, l'"intrus" qui peut être une ouvrière ou un mâle, et 10 "résidentes" qui sont toujours des ouvrières. Le test se déroule de la façon suivante: au centre d'une boîte en plastique ronde de 8,5 cm de diamètre, aux parois fluonnées, on place un cylindre creux de 1 cm de diamètre aux parois fluonnées dans lequel on dépose l'intrus; les résidentes, prélevées dans leur aire de récolte de nourriture, sont introduites à leur tour dans la boîte. Le test débute lorsque l'on retire le cylindre, libérant ainsi l'intrus. On note les 20 premiers actes comportementaux des résidentes au contact de l'intrus, ainsi que les 20 premiers actes comportementaux de l'intrus au contact des résidentes. Les actes comportementaux dont nous avons tenu compte sont:

- les actes indifférents qui regroupent les antennations effectuées en passant (antennations casuelles) et les contacts physiques fortuits sans conséquence apparente.

- les antennations longues qui regroupent les tapotements antennaires répétés et les

touchers antennaires prolongés.

- les flexions dorsales du gastre qui sont effectuées par les ouvrières en dressant leur abdomen, parfois jusqu'à la verticale.

- les comportements agressifs, qui regroupent les morsures et les flexions ventrales du gastre qu'effectue l'ouvrière en passant son abdomen vers l'avant entre ses pattes pour le diriger vers une cible éventuelle afin d'y déposer du venin.

En plus on comptabilise le nombre de résidentes au contact de l'intrus au moment des 4^{ème}, 8^{ème}, 10^{ème}, 12^{ème}, 16^{ème} et 20^{ème} comportements enregistrés: on appelle le chiffre obtenu l'agrégation des résidentes; il est exprimé en pourcentage de résidentes au contact de l'intrus par rapport au nombre total des résidentes.

Enfin on contrôle l'état de l'intrus 30 minutes après le 20^{ème} comportement: on attribue la note 0 à un intrus retrouvé vivant et indemne, la note 1 à un intrus mutilé ou toujours agressé et la note 2 à un intrus mort. Cette note constitue l'indice de gravité de l'agression subie par l'intrus.

La durée des tests est variable et dépend uniquement des interactions entre les résidentes et les intrus, puisque l'observation des comportements est arrêtée après le 20^{ème} acte. Chaque confrontation dure ainsi de 1 à 6 minutes.

RESULTATS

Confrontations ouvrière-ouvrières: nous avons effectué deux séries de tests confrontant des ouvrières entre elles. Dans la première série, dite homocoloniale, intrus et résidentes sont des ouvrières d'origine identique; dans la seconde, dite série hétérocoloniale, intrus et résidentes sont des ouvrières d'origine lointaine (c'est-à-dire que lorsque l'intruse provient de Port-Leucate, les résidentes sont issues de nids récoltés à La Grande-Motte). De façon générale on n'observe aucun comportement agressif. Les seuls comportements observés sont les comportements indifférents, les antennations longues et les flexions dorsales du gastre. Les comportements des résidentes montrent qu'il existe des différences entre les séries homocoloniale et hétérocoloniale (fig.1): les résidentes ont plus de comportements indifférents à l'égard d'intrus d'origine identique qu'à l'égard d'intrus d'origine lointaine; à l'inverse les résidentes confrontées à des intrus d'origine lointaine effectuent plus d'antennations longues et de flexions dorsales que les résidentes confrontées à des intrus d'origine identique. La situation est tout à fait semblable pour les comportements des intruses, sauf pour les flexions dorsales du gastre en nombre trop faible pour pouvoir être analysées. Les ouvrières tendent donc à multiplier des comportements exploratoires comme les antennations longues lorsqu'elles sont en présence d'individus d'origine lointaine. Elles augmentent aussi la fréquence des flexions dorsales, comportement qui est difficile à interpréter.

Confrontations mâle-ouvrières: en général les mâles ne peuvent être obtenus au laboratoire qu'en éliminant les reines adultes. Celles-ci semblent inhiber le développement des mâles qui sont présents tout au long du cycle à l'état d'oeufs et de jeunes larves (Passera *et al.* 1988). On constate lors des confrontations mâle-ouvrières que des résidentes issues de sociétés orphelines n'agressent jamais les mâles, leur prodiguent des soins ou les transportent, ceci quelle que soit l'origine des mâles par rapport aux ouvrières. A l'opposé des résidentes non orphelines attaquent les mâles.

Nous avons constitué trois séries de confrontations avec des mâles et des

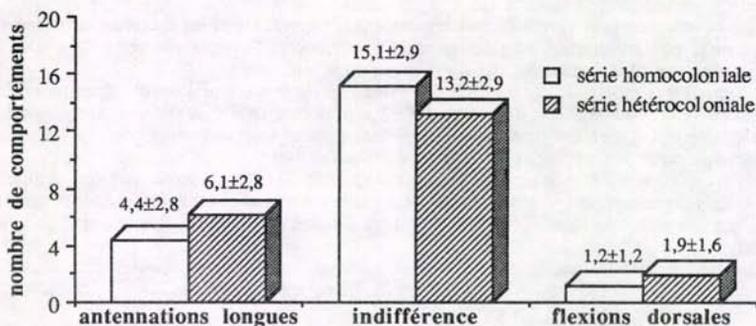


Fig. 1 Confrontations d'ouvrières : nombres de comportements des résidentes relevés dans les séries homo et hétérocoloniales (moyenne \pm écart-type). Pour chaque type comportemental (antennations longues, indifférence et flexions dorsales), on constate une différence significative entre les deux séries ($p < 0,05$; test de Mann-Whitney; $n = 30$ pour chaque échantillon).

Fig. 1 Worker confrontations : numbers of behavioral acts computed in the homocolonial and heterocolonial series for the residents (mean \pm sd). For each behavioral type (lasting antennations, indifference and dorsal flexions) there is a significant difference between the two series ($p < 0,05$; Mann-Whitney test; $n = 30$ in each series).

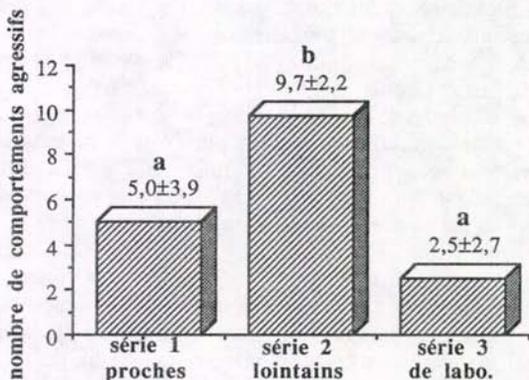


Fig. 2 Confrontations mâle-ouvrières : nombres de comportements agressifs des résidentes (moyenne \pm écart-type). Une différence significative est marquée par des lettres différentes au-dessus des colonnes ($p < 0,05$; test non paramétrique de Tuckey; $n = 15$ dans chaque série).

Fig. 2 Male-workers confrontations : numbers of aggressive acts exhibited by the residents (mean \pm sd). Different letters above bars mean significant differences ($p < 0,05$; non-parametric Tuckey test; $n = 15$ in each series).

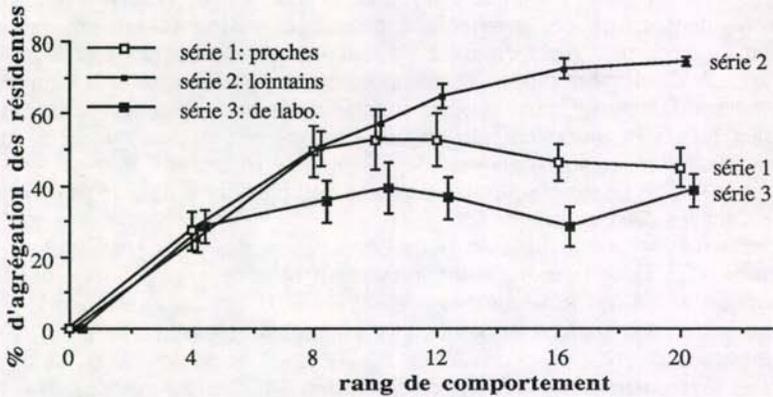


Fig. 3 Confrontations mâle-ouvrières : agrégation des résidentes autour du mâle \pm erreur standard. En abscisse rang du comportement auquel a été compté le nombre de résidentes autour de l'intrus. Des différences significatives apparaissent à partir du 12^{ème} comportement entre la série 2 et les séries 1 et 3 ($p < 0,05$; test nonparamétrique de Tuckey; $n=9$ pour chaque série).

Fig. 3 Male-workers confrontations : aggregation of the residents around the male \pm se, at behavioral act ranks 4, 8, 10, 12, 16 and 20. Significant differences ($p < 0,05$; non-parametric Tuckey test; $n=9$ in each series) arise at the 12th act between series 2 and both other series and last to the 20th act.

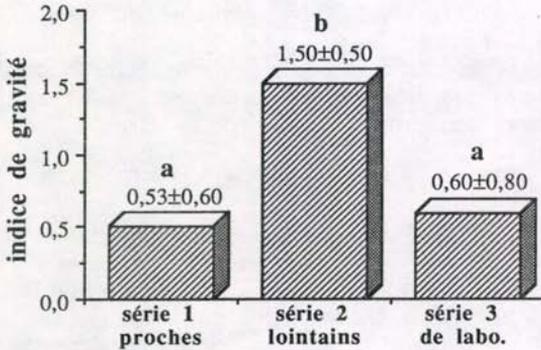


Fig. 4 Confrontations mâle-ouvrières : indices de gravité des dommages subis par le mâle au bout de 30 mn avec les résidentes (moyenne \pm écart-type; mâle vivant = 0; mâle mutilé = 1; mâle mort = 2). Une différence significative est marquée par des lettres différentes au-dessus des colonnes ($p < 0,05$; test non paramétrique de Tuckey; $n=15$ dans chaque série).

Fig. 4 Male-workers confrontations : index of damage taken by the males after 30 mn with the residents (mean \pm sd; living male = 0; wounded male = 1; killed male = 2). Different letters above bars mean significant differences ($p < 0,05$; non-parametric Tuckey test; $n=15$ in each series).

résidentes non orphelines d'origine soit proche (série 1), soit lointaine (séries 2 et 3). La série 3 se distingue à la fois de la série 1 et de la série 2 parce que les résidentes utilisées proviennent d'élevages maintenus au laboratoires depuis plus de trois mois, contre 2 à 4 semaines pour les séries 1 et 2.

L'étude du nombre moyen de comportements agressifs par test montre de grandes différences entre la série 2 (origine lointaine) et les deux autres séries 1 et 3 (respectivement "origine proche" et "origine lointaine, mais résidentes élevées au labotatoire depuis plus de trois mois"): le nombre de morsures et de flexions ventrales est beaucoup plus élevé dans le premier cas que dans les deux autres (fig.2).

La situation est semblable pour l'agrégation des résidentes autour de l'intrus (fig.3): on ne constate aucune différence significative dans la première partie des trois courbes (du 4^{ème} au 10^{ème} comportement); puis, alors que les agrégations des séries 1 et 3 atteignent leur maximum au 10^{ème} comportement avec respectivement $52,7\% \pm 24,7$ et $39,3\% \pm 21,1$, avant de chuter légèrement pour atteindre en fin de test $44,9\% \pm 15,8$ pour la série 1 et $38,8\% \pm 14,4$ pour la série 3, dès le 12^{ème} comportement la courbe de la série 2 se détache significativement des deux autres et culmine au 20^{ème} comportement à $74,6\% \pm 3,8$. Ainsi, on s'aperçoit que l'agrégation est bien plus forte dans la série 2 (origine lointaine) que dans la série 1 (origine proche) et dans la série 3 (origine lointaine, résidentes élevées au laboratoire depuis 3 mois), ce qui traduit une attaque plus soutenue de la part des résidentes.

Lorsqu'on analyse les indices moyens de gravité de l'attaque pour les trois séries, on retrouve encore une fois la situation précédente (fig.4): l'indice moyen de gravité pour la série 2 est bien plus élevé que pour les séries 1 et 3 dont les indices sont très voisins.

L'agression semble donc beaucoup plus intense dans le cas de la série 2 (origine lointaine) que dans les deux autres séries: les trois paramètres étudiés le montrent clairement.

DISCUSSION

Nous pouvons dégager une conclusion commune aux deux types de confrontations (ouvrières entre elles et mâle-ouvrières): les ouvrières d'*Iridomyrmex humilis* traitent de manière différente selon leur origine les individus rencontrés. Ainsi, les comportements exploratoires (antennations longues) sont plus marqués lorsque l'individu rencontré est une ouvrière provenant d'une colonie lointaine. De même les flexions dorsales du gaste sont plus fréquentes dans ce cas (ce comportement est peut-être un comportement d'apaisement ou de soumission). Les mâles sont attaqués de façon bien plus intense lorsqu'ils proviennent de colonies lointaines. Nous pouvons en conclure que les ouvrières d'*I.humilis* sont capables de reconnaître les étrangers même si elles ne l'expriment pas par des comportements agressifs à l'encontre d'autres ouvrières et donc possèdent bien une forme de reconnaissance coloniale. Nous remarquons aussi que les comportements à l'égard de l'étranger ne diffèrent que de façon quantitative

des comportements observés à l'égard des individus de même origine. En effet seule l'intensité de l'exploration ou de l'agression change lorsque l'individu rencontré est un étranger. Il est possible que cela soit dû à la grande variété chez *I. humilis* du signal chimique permettant la reconnaissance: en effet si le signal est très variable à l'intérieur même d'une colonie, une ouvrière pourra rencontrer un certain nombre d'individus porteurs de signaux totalement inconnus; ceux-ci seront l'objet d'antennations longues ou de flexions dorsales. On aura alors le taux "normal" d'antennations longues ou de flexions dorsales. Lorsqu'on confronte cette ouvrière à des membres d'une colonie lointaine, elle aura une probabilité plus grande de rencontrer des signaux inconnus et ainsi effectuera plus d'antennations longues ou de flexions dorsales.

Cette hypothèse d'un signal très variable dans les colonies d'*I. humilis* est compatible avec tous les modèles couramment avancés pour expliquer la nature du signal de reconnaissance: le grand nombre des reines présentes dans une même colonie affecte la variabilité génétique à l'intérieur de celle-ci; ainsi, si l'on envisage le modèle individualiste (Crozier & Dix, 1979) pour lequel chaque individu produit ses propres signaux, directement dépendants du génome, on s'aperçoit aisément que la variété des signaux sera proportionnelle à la variabilité génétique de la colonie. Le modèle du "gestalt", proposé par Crozier & Dix (1979), débouche aussi sur une certaine variété du signal chez *I. humilis*: selon ce modèle tous les individus de la colonie participent à un signal commun par "contagion" de signaux produits de façon endogène; or les colonies de la fourmi d'Argentine sont très vastes et très peuplées; on considère en effet que la colonie recouvre tout un site jusqu'à une frontière physique ou biologique (autres espèces de fourmis). Une même colonie peut ainsi s'étendre sur plusieurs dizaines d'hectares; de plus cette espèce ne construit pas de nid bien délimité, mais se concentre en poches temporaires où l'on trouve le couvain et les reines. Dans cette situation il est probable qu'un éventuel gestalt ne conduirait pas à un signal unique car il semble exclu qu'un individu puisse recevoir directement ou indirectement les composantes du signal émises par des individus distants de plusieurs centaines de mètres et faisant partie d'une population de plusieurs millions de fourmis. Les résultats de la série 3, où des résidentes élevées depuis longtemps au laboratoire attaquent avec moins d'intensité des mâles d'origine lointaine que ne le font des résidentes ayant séjourné moins longtemps au laboratoire pourrait nous suggérer que le signal serait d'origine environnementale (la baisse d'agressivité des résidentes avec le temps passé au laboratoire pourrait aussi s'inscrire dans un processus de baisse globale de l'activité lié à la standardisation de l'habitat et de la nourriture). Si le signal est d'origine environnementale, c'est-à-dire dû aux matériaux du nid ou à des produits d'origine alimentaire, la variété du signal reste grande car les nombreux nids d'une même colonie sont creusés dans des matériaux très divers et leurs membres ont accès à des nourritures très différentes (par exemple, un nid au pied d'un arbre et dont les membres se nourrissent principalement d'excréments sucrés d'homoptères sera très différent d'un autre installé près d'une poubelle).

Afin de confirmer et compléter ces résultats il sera intéressant de confronter des ouvrières à des reines vierges ailées d'origines diverses et, pour connaître la nature exacte du signal de reconnaissance, il faudra tenter d'isoler le produit qui en est responsable.

REFERENCES

- Bonavita-Cougourdan A.**, 1988. *Contribution à l'étude des communications et de leur rôle dans l'organisation sociale chez la Fourmi Camponotus vagus Scop.* Thèse d'état, Marseille, 135 pp.
- Crozier R.H., Dix M.W.**, 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odour in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4**, 217-224.
- Passera L., Keller L., Suzzoni J.P.**, 1988. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche*, **99**, 59-66.
- Wilson E.O.**, 1971. *The Insect Societies*. Cambridge Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press., 548 pp.

SPECIALISATION SPATIALE DES OUVRIERES DE *FORMICA CUNICULARIA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Deffernez L., Verhaeghe J.C., Pasteels J.M.

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, Av. F.D Roosevelt, 50, C.P. 160, 1050 Bruxelles, Belgique.

Résumé

La spécialisation spatiale des ouvrières de *Formica cunicularia* a été étudiée en suivant les trajectoires d'ouvrières identifiées par des marques colorées. Trois types de trajets ont pu être distingués: les trajets sans comportement de recherche, les trajets aboutissant à une zone de recherche et ceux aboutissant à un lieu de récolte de miellat. La distance maximale, par rapport au nid, atteinte par les ouvrières effectuant le premier type de trajet est de 183 cm (e.s.: 64 cm) et la durée du parcours de 6 min en moyenne (e.s.: 2 min). Au cours des trajets du deuxième type, l'ouvrière prospecte à la recherche d'une proie dans une portion de l'aire de récolte d'une superficie de l'ordre de 1/4 m². La distance maximale moyenne atteinte est estimée à 579±47 cm. Quant à la durée totale moyenne, elle varie de 77±14 min dans le cas de la découverte d'une proie à 137±17 min dans le cas où aucune proie n'est ramenée au nid. Les arbustes abritant des homoptères sont éloignés de 825±93 cm. La durée totale du trajet et de la collecte du miellat est estimée à 159±34 min. Les relevés successifs des trajectoires d'une même fourmi montrent qu'une ouvrière reste remarquablement fidèle à une zone particulière de recherche pendant au moins huit jours.

Mots clés: Fourmis, *Formica cunicularia*, trajectoires, spécialisation spatiale.

Summary: Spatial specialization of the foragers of *Formica cunicularia* (Hymenoptera, Formicidae).

The spatial specialization of *Formica cunicularia* foragers is investigated by following the paths of foragers identified by colored marks. We have been able to distinguish 3 types of path: those without search behavior, those leading to a search area and those leading to a harvesting zone of honeydew. The mean maximal distance from the nest reached by the foragers making the first type of path is 183 cm (s.e.: 64 cm) and the mean total duration 6 min (s.e.: 2 min). During the second type of path, the foragers search for a prey in an area of 1/4 m². The maximal distance reached is on average 579±47 cm. The mean total duration is 77±17 min in the case of the discovery of a prey and 137±17 min when no prey is found. The honeydew sources are 825±93 cm from the nest. The mean total duration of these paths is 159±34 min. Successive observations of the paths of the same ant show that a forager is remarkably specialised to a particular harvesting area during at least eight days.

Key words: Ants, *Formica cunicularia*, paths, spatial specialization.

INTRODUCTION

Les fourmis présentent une grande diversité dans leurs stratégies d'exploitation du champ trophique: celles-ci vont de la récolte strictement individuelle, caractérisée par l'absence de communication entre individus, aux chasses collectives où la communication chimique joue par contre un rôle primordial.

Deneubourg et al. (1986, 1987) considèrent la stratégie strictement individuelle propre aux petites sociétés dont les individus pourraient, grâce à leur mémoire à court terme de l'emplacement des sources de nourriture, développer une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte exploitée. Un exemple particulièrement illustratif de ce type de stratégie est celui des ouvrières de *Neoponera apicalis* dont les sociétés comptent de 50 à 200 individus. Les travaux de Fresneau (1985) ont montré que les ouvrières de cette espèce développent une mémoire à long terme se traduisant par leur fidélité spatiale pour une zone donnée de l'aire de récolte.

La stratégie individuelle de récolte de nourriture n'a été étudiée que chez peu d'espèces habitant des milieux tropicaux ou désertiques (Fresneau, 1985; Schmid-Hempel, 1987; Wehner et al., 1983; Wehner, 1987). Afin d'accroître ces informations, nous avons étudié la spécialisation spatiale d'une espèce des régions tempérées: *Formica cunicularia* (sous-genre *Serviformica*) dont les colonies comptent de 500 à 2000 individus.

MATERIEL ET METHODES

L'étude de la fidélité spatiale individuelle nécessite le relevé des trajectoires des ouvrières. Les fourmis sont identifiées par des marques colorées et leurs trajets visualisés en plantant des piquets numérotés toutes les 20 secondes le long des trajets aller et retour et toutes les minutes lorsque la fourmi est dans sa zone de recherche. Lorsque l'ouvrière exploite du miellat (puçerons, psylles) ou des nectaires, un seul piquet indique la position du végétal. Le relevé de la position de chaque piquet permet de reproduire graphiquement chaque trajet. Ce travail a été mené à Treignes (Belgique) au cours des étés 1987 et 1988.

RESULTATS

1. Géométrie des trajectoires

* Trajets sans comportement de recherche (Fig.1)

Au cours de ces trajets, la fourmi ne manifeste pas de comportement de recherche, celui-ci étant défini par une démarche ralentie, circonvoquée qui aboutit à délimiter une zone de prospection appelée zone de recherche. Aucune proie n'est ramenée à l'issue de ces parcours. Cinq trajets de ce type, dont 4 sont représentés à la Fig. 1, ont pu être relevés. Ils se distinguent par leur durée, les valeurs minimale et maximale enregistrées étant respectivement de 2 min et de 15 min ($m=6\text{min}$, $e.s.=2\text{min}$) et par la distance maximale atteinte par rapport au nid, celle-ci variant de 40 à plus de 350 cm ($183\pm 64\text{cm}$).

* Trajets aboutissant à une zone de recherche (Fig.2)

L'ouvrière prospecte à la recherche d'une proie dans une portion de l'aire de récolte. Ces trajets comportent trois phases: l'aller, la recherche et le retour avec ou sans proie.

Soixante-six trajets de ce type ont été relevés. Néanmoins, vingt-deux seulement ont pu être pris en considération du point de vue de leur géométrie, les fourmis suivies ayant souvent été perdues de vue dans une partie de leurs trajectoires. Cinq trajets de ce type sont représentés à la Fig.2. Le trajet aller (en trait plein) mène à une zone de recherche remarquable par sa faible superficie: de l'ordre de $1/4\text{m}^2$. Un cas particulier est cependant représenté par la fourmi n°16 (Fig.2) dont la zone de recherche est nettement plus importante: de l'ordre de 4m^2 .

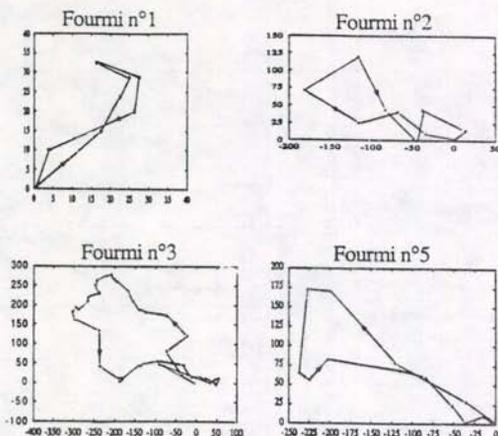


Fig.1: Trajets sans comportement de recherche. Le système de repère utilisé est un système cartésien centré sur l'orifice de sortie du nid de la fourrageuse suivie (unité de mesure=cm). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. Fourmi n°1: 4 août 1987, $T_a=2$ min, $D_m=40$ cm - Fourmi n°2: 16 mai 1988, $T_a=3$ min, $D_m=195$ cm - Fourmi n°3: 18 juin 1988, $T_a=15$ min, $D_m=358$ cm - Fourmi n°4: 31 juillet 1988, $T_a=5$ min, $D_m=285$ cm.

Fig.1: Paths without search area. A cartesian reference system, centered on the exit-orifice of the nest of the forager followed, is used (unit=cm). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. Ant No.1: August 4, 1987, $T_a=2$ min, $D_m=40$ cm - Ant No.2: May 16, 1988, $T_a=3$ min, $D_m=195$ cm - Ant No.3: June 18, 1988, $T_a=15$ min, $D_m=358$ cm - Ant No.4: July 31, 1988, $T_a=5$ min, $D_m=285$ cm.

Ce cas est intéressant car il permet d'envisager une évolution progressive entre le premier et le second des types de trajets considérés. En effet, la comparaison des trajets effectués par les fourmis n°3 et n°16 montre qu'il suffit à la fourmi n°3 d'explorer l'aire délimitée par sa trajectoire pour voir se développer un trajet avec zone de recherche dont la superficie serait progressivement réduite. La distance maximale moyenne est ici de 579 ± 47 cm ($n=22$). Quant à la durée totale de séjour sur l'aire, elle a été estimée à 77 ± 14 min ($n=22$) dans le cas d'un retour avec proie et à 137 ± 17 min ($n=11$) dans le cas d'un retour sans proie.

* Trajets vers une zone de récolte de mielat

Le troisième type de trajet considéré amène les fourrageuses soit à un arbuste d'aubépine soit à une plante basse (pissenlit, millepertuis, vesce...). Huit trajectoires de ce type ont été relevées. La distance maximale moyenne a été estimée à 825 ± 93 cm et la durée totale moyenne à 159 ± 34 min.

2. Fidélité spatiale des fourrageuses

Les relevés des trajectoires consécutives effectuées par une même fourrageuse permettent de montrer que les ouvrières de *Formica cunicularia* possèdent une mémoire à court terme de l'emplacement des sources de nourriture. Un exemple particulièrement illustratif est représenté à la Fig.3 qui montre 3 trajectoires consécutives effectuées par une ouvrière. Au cours de son premier trajet (Fig.3a), la fourmi trouve une proie à une distance considérable de son point d'entrée dans la zone de recherche. La phase aller n'est par ailleurs

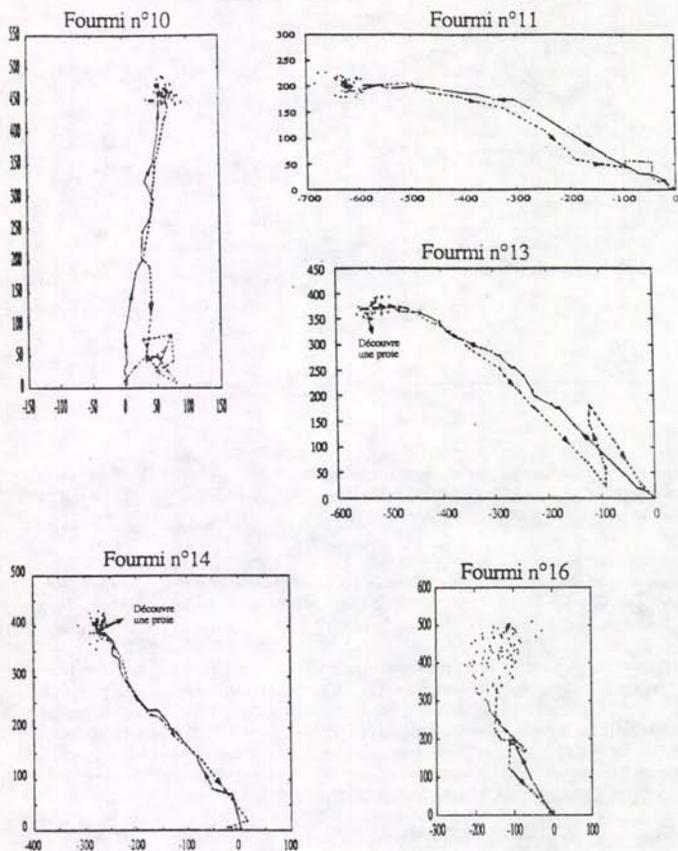


Fig 2: Trajets avec zone de recherche (même représentation qu'à la Fig.1). La phase aller est représentée en trait plein, la phase retour en pointillé. T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte.

Fourmi n°10: 9 juin 1988, T_a = 122 min, D_m = 489 cm - Fourmi n°11: 22 juin 1988, T_a = 236 min, D_m = 713 cm - Fourmi n°13: 18 juin 1988, T_a = 121 min, D_m = 669 cm - Fourmi n°14: 6 juillet 1988, T_a = 192 min, D_m = 514 cm - Fourmi n°16: 12 juillet 1988, T_a = 89 min, D_m = 516 cm.

Fig 2: Paths with search area (same representation as for Fig.1). The outward part is represented by a plain line and the return by a dashed line. T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached.

Ant No.10: June 9, 1988, T_a = 122 min, D_m = 489 cm - Ant No.11: June 22, 1988, T_a = 236 min, D_m = 713 cm - Ant No.13: June 18, 1988, T_a = 121 min, D_m = 669 cm - Ant No.14: July 6, 1988, T_a = 192 min, D_m = 514 cm - Ant No.16: July 12, 1988, T_a = 89 min, D_m = 516 cm.

pas rectiligne. Après être revenue au nid avec une proie, elle en ressort et se dirige cette fois en ligne droite jusqu'au point de sa précédente découverte où elle trouve à nouveau une proie et revient au nid (Fig.3b). Au cours de son dernier trajet enfin, elle se dirige à nouveau en ligne droite (Fig.3c).

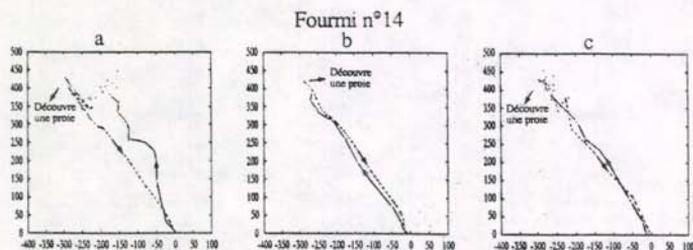


Fig. 3: Mise en évidence de la mémoire à court terme des fourrageuses de *Formica cunicularia* (même représentation qu'à la Fig. 1). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. a: 13 juillet 1988, 1er trajet: $T_a=30$ min, $D_m=520$ cm- b: 13 juillet 1988, 2ième trajet: $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm- c: 13 juillet 1988, 3ième trajet: $T_a=21$ min, $D_m=535$ cm.

Fig. 3: Demonstration of the short-term memory of foragers of *Formica cunicularia* (same representation as for Fig. 1). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. a: July 13, 1988, first path: $T_a=30$ min $D_m=520$ cm- b: July 13, 1988, second path: $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm- c: July 13, 1988, third path: $T_a=21$ min $D_m=535$ cm.

Cette mémoire à court terme se traduit également par une plus grande stimulation des ouvrières à ressortir du nid après un retour avec proie. Dans ce cas en effet, les temps de séjour au nid sont de l'ordre de 6 ± 1 min ($n=26$) contre 29 ± 3 min ($n=12$) dans le cas d'un retour sans proie.

La mémoire à court terme pourrait amener les ouvrières à développer, par renforcements successifs, une **mémoire à long terme** se traduisant par une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte. Cette mémoire à long terme ne peut être démontrée que par le relevé des trajectoires d'une même fourrageuse au cours de plusieurs journées successives.

La Fig. 4a représente la trajectoire d'une fourmi relevée le 9 juin 1988. Le lendemain (Fig. 4b) cette ouvrière retourne dans la même zone de recherche. La superposition des 2 trajets est représentée à la Fig. 4c. Le deuxième exemple considéré est celui d'une fourmi dont les trajectoires ont été relevées respectivement le 28 juin (Fig. 4d) et le 30 juin 1988 (Fig. 4e). La superposition des deux trajectoires (Fig. 4f) montre nettement que cette ouvrière présente une fidélité spatiale. Comme troisième exemple, nous avons considéré les trajets d'une ouvrière relevés respectivement le 6 juillet 1988 (Fig. 4g) et le 13 juillet 1988 (Fig. 4h). Les 2 trajectoires sont superposées à la Fig. 4i. Ces exemples montrent que la fidélité spatiale des ouvrières peut se maintenir jusqu'à huit jours, période de temps maximale durant laquelle nous avons pu suivre une même ouvrière.

La fidélité spatiale d'une ouvrière récolteuse de miel est illustrée à la Fig. 5. La première trajectoire (Fig. 5a) a été relevée le 23 août, la seconde (Fig. 5b) le 25 août 1988. Dans les deux cas, cette fourmi retourne sur le même plant situé à plus de 10 mètres de l'entrée du nid. La superposition des deux trajets met clairement en évidence la fidélité spatiale (Fig. 5c). Nous n'avons pas eu l'opportunité de suivre une ouvrière récolteuse de miel durant plus de trois jours.

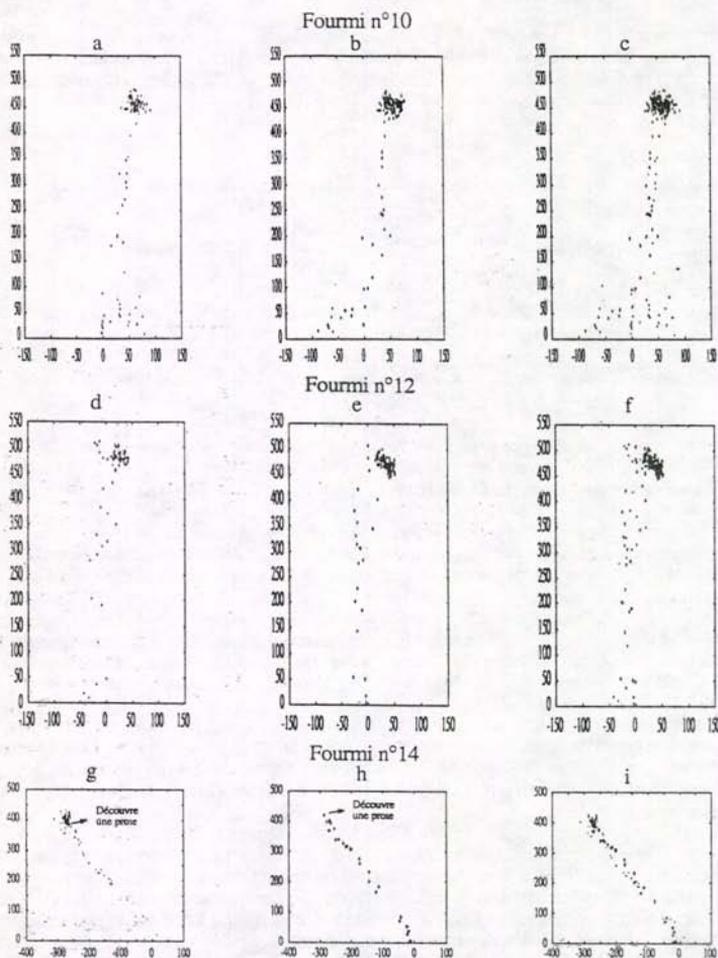


Fig.4: Spécialisation spatiale des fourrageuses de *Formica cunicularia* effectuant des trajets avec zone de recherche (même représentation qu'à la Fig.1). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. **Fourmi n°10:** a: 9 juin 1988, $T_a=122$ min, $D_m=489$ cm- b: 10 juin 1988, $T_a=208$ min, $D_m=485$ cm- c: superposition des 2 trajectoires. **Fourmi n°12:** d: 28 juin 1988, $T_a=54$ min, $D_m=512$ cm- e: 30 juin 1988, $T_a=155$ min, $D_m=507$ cm- f: superposition des 2 trajectoires. **Fourmi n°14:** g: 6 juillet 1988, $T_a=192$ min, $D_m=514$ cm- h: 13 juillet 1988, $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm- i: superposition des 2 trajectoires.

Fig.4: Spatial specialization of foragers of *Formica cunicularia* making paths with search area (same representation as for Fig.1). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. **Ant.No.10:** a: June 9, 1988, $T_a=122$ min, $D_m=489$ cm- b: June 10, 1988, $T_a=208$ min, $D_m=485$ cm- c: superposition of both paths. **Ant.No.12:** d: June 28, 1988, $T_a=54$ min, $D_m=512$ cm- e: June 30, 1988, $T_a=155$ min, $D_m=507$ cm- f: superposition of both paths. **Ant.No.14:** g: July 6, 1988, $T_a=192$ min, $D_m=514$ cm- h: July 13, 1988, $T_a=13$ min, $D_m=509$ cm- i: superposition of both paths.

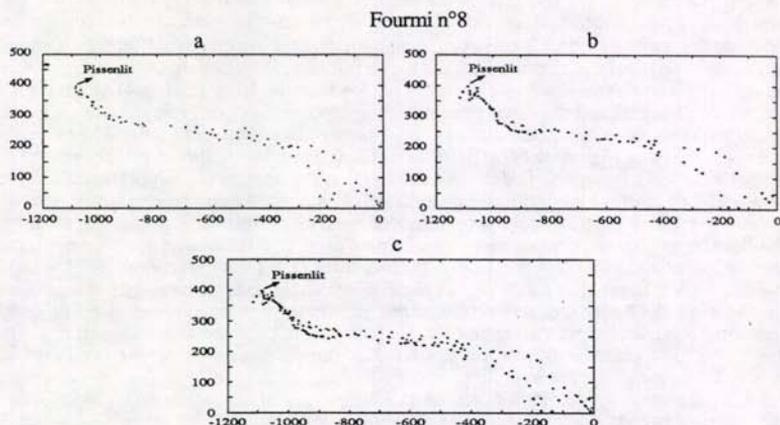


Fig 5: Spécialisation spatiale d'une fourrageuse de *Formica cunicularia* récolteuse de miellat (même représentation qu'à la Fig.1). T_a = temps de séjour sur l'aire, D_m = distance maximale atteinte. a: 23 août 1988, T_a = 151 min, D_m = 1154 cm- b: 25 août 1988, T_a = 302 min, D_m = 1173 cm- c: superposition des 2 trajectoires.
Fig 5: Spatial specialization of a forager of *Formica cunicularia* harvesting honeydew (same representation as for Fig.1). T_a = time spent on the area, D_m = maximal distance reached. a: August 23, 1988, T_a = 151 min, D_m = 1154 cm- b: August 25, 1988, T_a = 302 min, D_m = 1173 cm- c: superposition of both paths.

DISCUSSION

Le relevé des trajectoires effectuées par les ouvrières de *Formica cunicularia* ont permis de montrer que cette espèce développe une stratégie prédictive individuelle, les ouvrières se spécialisant pour une zone particulière de l'aire de récolte. Globalement, sa stratégie peut donc être comparée à celle développée par les ouvrières de *Cataglyphis bicolor* (Wehner et al., 1983; Wehner, 1987) ou de *Neoponera apicalis* (Fresneau, 1985; Lachaud et al., 1984).

Chez *Formica cunicularia*, les trajets n'aboutissent pas à une zone de recherche pourraient être réalisés par les jeunes ouvrières explorant progressivement l'aire d'approvisionnement avant de récolter. La surface des zones de recherche serait ensuite progressivement réduite par le jeu des découvertes. Cette hypothèse demande bien entendu confirmation. Chez *Neoponera apicalis* (Fresneau, 1985; Lachaud et al., 1984), les ouvrières observées près du nid (3 mètres) manifestent, tout comme les ouvrières patrouillant loin du nid (20 à 30 mètres), un comportement de recherche. Néanmoins, des différences apparaissent au niveau de la fidélité à la route qui est moins stricte pour les ouvrières ne s'éloignant pas à plus de 3 mètres du nid. Une interprétation possible serait que durant les premières sorties, les nouvelles ouvrières sélectionnent une route approximative qui pourrait être confirmée lorsqu'elles capturent leurs proies. Au cours du temps, les aires de chasse tendent progressivement à s'éloigner du nid. Dans les deux cas, le processus de spécialisation spatiale résulterait d'un mécanisme d'apprentissage basé sur la capacité des ouvrières à mémoriser l'emplacement d'une précédente découverte. L'existence de cette mémoire à court terme a bien été démontrée chez *Formica cunicularia* par le relevé des trajectoires consécutives effectuées par une même ouvrière: d'un trajet à l'autre, une ouvrière est capable de réajuster la direction de son trajet aller en fonction du lieu de sa précédente découverte. Cette mémoire à court terme se

traduit également par une plus grande stimulation des ouvrières à ressortir du nid après un retour avec proie.

Une différence importante apparaît cependant entre les stratégies de récolte de *Formica cunicularia* et de *Neoponera apicalis*. Comme nous l'avons montré (Fig.2), les ouvrières de *Formica cunicularia* concentrent leur activité de recherche dans une portion très réduite de l'aire de récolte de l'ordre de 1/4 m². Ce comportement de recherche permet de définir clairement les limites des aires de récolte et donne un aspect tout à fait caractéristique aux trajectoires. D'autre part, la comparaison des trajectoires effectuées par les fourmis 10 et 12 (Fig.4) montre que les trajectoires de plusieurs fourrageuses peuvent se superposer. Lors des relevés des trajectoires individuelles, nous avons constaté que maintes fourrageuses pouvaient patrouiller en même temps dans une même région de l'aire de récolte. Chez *Neoponera apicalis* (Fresneau, 1985; Lachaud et al., 1984), la superficie des aires de chasse est nettement plus importante, de l'ordre de 30 m², et leurs limites mal définies. Les aires de récolte peuvent parfois se superposer mais même dans ce cas, les trajets d'accès sont individualisés. Ces différences pourraient résulter de la taille beaucoup plus importante des colonies de *Formica cunicularia* qui peuvent parfois contenir, selon nos estimations, plus de 2000 individus. Un plus grand nombre d'ouvrières pourvoyeuses pourrait en effet constituer un facteur limitant la zone de prospection accessible à chaque individu et engendrant un recouvrement important des trajectoires. Le fait que les ouvrières de *Formica cunicularia* explorent des zones de faible superficie pourrait également résulter d'une plus grande richesse du milieu. Les temps élevés de séjour sur l'aire vont néanmoins à l'encontre de cette hypothèse.

Contrairement à *Cataglyphis bicolor* et à *Neoponera apicalis*, *Formica cunicularia* est capable, dans certaines circonstances, de présenter une stratégie opportuniste: lorsqu'une source sucrée 1M est placée à 60 cm de l'entrée du nid, un recrutement (dont le mode n'a pas encore été déterminé) peut être déclenché. Ce recrutement est cependant peu efficace puisqu'on n'observe, au maximum, qu'une vingtaine d'individus à la source (observation non publiée).

REFERENCES

- DENEUBOURG J.L., ARON S., GOSS S., PASTEELS J.M., DUERINCK G.-1986. Random behavior, 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., FRESNEAU D., LACHAUD J.P.-1987. Self-organization mechanisms in ant societies (II): Learning in foraging and division of labor. In: From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M., Deneubourg J.L. (Eds), Birkhauser Verlag: 177-196.
- FRESNEAU D.-1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. Ins. Soc., 32: 109-116.
- LACHAUD J.P., FRESNEAU D., GARCIA-PEREZ J.-1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). Folia Entomol. Mex., 61: 159-177.
- SCHMID-HEMPEL, P.-1987. Foraging characteristics of the desert ant *Cataglyphis*. In: From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. (Eds), Birkhauser Verlag: 43-61.
- WEHNER R., HARKNESS R.D., SCHMID-HEMPEL P.-1983. Foraging Strategies in Individually Searching Ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). G. Fisher Verlag, pp.79.
- WEHNER, R.-1987. Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (sahara desert) and *Ocymyrmex* (Namib desert). In: From Individual to Collective Behavior in Social Insects. Pasteels J.M. and Deneubourg J.L. (Eds), Birkhauser Verlag: 15-42.

**LE PARASITISME SOCIAL CHEZ LES POLISTES.
DEVELOPPEMENT D'UNE COLONIE DE *POLISTES DOMINULUS*
PARASITEE PAR *SULCOPOLISTES SEMENOWI*. COMPARAISONS AVEC
DEUX ESPECES MEDITERRANEENNES.**

F. MEAD

*Laboratoire d'Ethologie, CNRS- UPR 38
31, chemin Joseph-Aiguier 13402 Marseille, France.*

Résumé : Nous avons étudié en conditions naturelles le déroulement complet d'un nid polygyne de *Polistes dominulus* parasité par une femelle de *Sulcopolistes semenowi*. Deux points ont été abordés : (1) la modification des relations sociales entre les reines hôtes suite à l'arrivée du parasite ; (2) la production de descendance du nid, en précisant celle relative à l'espèce hôte et celle relative à l'espèce parasite. Les données fournies par cette étude jointes à celles effectuées par les différents auteurs permettent de dégager la stratégie reproductrice utilisée par le parasite et d'analyser les variations observées au sein du genre *Sulcopolistes* en relation avec les caractéristiques de l'hôte (caractère monogyne ou polygyne des fondations) ou de l'espèce parasite (période d'entrée du parasite dans le cycle de l'hôte).

Mots-clés : *Vespidae*, *Sulcopolistes*, parasitisme social, relations sociales, production de descendance, stratégie reproductrice.

Summary : Social parasitism in *Polistes*. Development of a *Polistes dominulus* colony parasitized by *Sulcopolistes semenowi*. Comparisons between three mediterranean species.

The development of a polygynous *Polistes dominulus* nest usurped by a *Sulcopolistes semenowi* female was studied under natural conditions during the whole reproductive cycle. The aim of the study was two fold : (1) to determine how the social relationships were affected by the arrival of the parasite ; (2) to assess the offspring production, by determining the respective numbers of offspring produced by the host species and the parasite species. By combining the present data with those published by previous authors, it is possible to draw some conclusions about strategies developed by the various *Sulcopolistes* species, which may depend on some characteristics of the host colony (monogynous or polygynous foundation) as well as on the time when the parasite enters the nest (pre-or post-emergence phase).

Key words : *Vespidae*, *Sulcopolistes*, social parasitism, social relationships, offspring production, reproductive strategy.

INTRODUCTION

Les espèces du genre *Sulcopolistes* sont des parasites sociaux de *Polistes*. Alors que le genre *Polistes* est répandu sur tout le globe, les *Sulcopolistes* ne sont signalés que dans les régions méditerranéennes (GUJGLIA, 1972). Les trois espèces décrites sont les suivantes : *S. atrimandibularis* Z., *S. semenowi* M. et *S. sulcifer* Z. Il s'agit dans les trois cas d'un parasitisme obligatoire et permanent. *S. atrimandibularis* et son hôte *P. biglumis bimaculatus* sont des espèces de haute altitude. *S. semenowi* et *S. sulcifer*, qui parasitent toutes deux les colonies de *P. dominulus*, sont des espèces de plaine ou de basse altitude. *S. semenowi* envahit aussi les nids de *P. nimpha*.

Les recherches sur les Sulcopolistes sont encore peu nombreuses (DE BEAUMONT et MATTHEY, 1945 ; SCHEVEN, 1958, DISTEFANO, 1969 ; DEMOLIN et MARTIN, 1980). Elles ont pris un développement tout récent avec les travaux de CERVO *et al.* (1988, 1990), TURILLAZZI *et al.* (1988, 1990) et LORENZI *et al.* (sous presse) qui analysent les stratégies d'invasion développées dans les différentes espèces parasites.

Le travail que nous présentons ici est l'étude longitudinale d'une colonie de *P. dominulus* usurpée par *S. semenowi*. Nous avons analysé d'une part l'évolution des relations hôte-parasite au cours du séjour du Sulcopoliste dans la colonie, d'autre part l'impact de la présence du parasite sur la production de la colonie usurpée.

MATERIEL ET METHODES

Des boîtes en bois communiquant avec l'extérieur par des orifices ont été disposées dans le campus du CNRS de façon à permettre la fondation spontanée de Polistes. Une colonie de *P. dominulus* fondée vers le 15 avril fut envahie le 29 mai par une femelle de *S. semenowi*. La colonie était alors en phase de pré-émergence et occupée par 6 fondatrices associées.

Les données comportementales ont été recueillies, pour chaque fondatrice, sur la base des items suivants : durée de présence au nid ; fréquence des activités sociales (activité bâtisseuse, collecte de proies, apport de nourriture liquide, alimentation des larves sans collecte de proie) interactions hôte-parasite.

Les observations ont eu lieu au cours de 3 périodes :
avant l'arrivée du parasite (21-28 mai) : 5 heures d'observation;

pendant le séjour du parasite :

- fin de la période de pré-émergence (30 mai-13 juin) : 10 heures d'observation ;

- début de la période de post-émergence (14-22 juin) : 5 heures d'observation ;

après le départ du parasite : 36 heures d'observation, entre le 23 juin (départ du parasite) et le 2 septembre (fin de la colonie).

Le développement du nid et du couvain fut suivi jusqu'à la dissolution de la colonie. Toutes les guêpes furent marquées à l'émergence, à l'aide d'une pastille numérotée.

RESULTATS

I - Modifications des relations sociales parmi les fondatrices hôtes, en relation avec l'arrivée du parasite.

Fin de la période de pré-émergence. L'arrivée du parasite s'est traduit par une chute du temps de présence au nid pour plusieurs femelles, pouvant aller jusqu'à l'élimination du nid de ces femelles (tableau I a).

La chute de fréquentation du nid fut très importante pour la femelle de rang 1 (-84%), plus faible pour les femelles de rang 2, 4 et 6 (respectivement -20%, -10% et -27%). F6 disparut de la colonie dès le lendemain de l'arrivée du parasite ; F1, F2 et F4 conservèrent une motivation pour la colonie en séjournant une partie du temps au fond de la boîte. Deux femelles (F3 et F5) n'ont pas modifié leurs temps de présence au nid ; elles effectuèrent presque à elles seules les tâches sociales qui assurent la survie du couvain et du parasite.

Début de la période de post-émergence. Seules 3 femelles (F2, F3 et F5) fréquentèrent le nid. Le temps de présence au nid continua à décroître pour F2 (-37%) alors qu'il s'accrût pour F3 (+33%) et resta inchangé pour F5 (tableau I b). La baisse des activités sociales observée chez les fondatrices correspond à l'émergence des premières ouvrières qui prirent le relai de ces activités.

II - Interactions hôte-parasite.

Fin de la période de pré-émergence, lorsque le parasite rencontra seulement les fondatrices. Le parasite a effectué des attaques à l'égard de la plupart des fondatrices qui fréquentèrent le nid. Il s'agit d'une part de poursuites sur tout le gâteau, jusqu'à ce que la femelle hôte quitte le nid. Durant ces attaques, certaines fondatrices se retournent contre le parasite en lui faisant face. Ces affrontements ont été observés seulement avec les femelles F1 et F2. Le parasite exerça d'autre part à l'égard de plusieurs femelles des sollicitations répétées de trophallaxie (tableau II a).

	Fondatrices	Temps passé (%)			Activités sociales			
		Nid	Boîte	Extérieur	Aliment. larves (sans récolte)	Construction	Collecte de proies	Apport alim. liquide
I	F1	100	0	0	4	0	0	0
	F2	70	0	30	7	8	1	1
	F3	49	0	51	5	1	3	2
	F4	29	0	71	0	0	11	3
	F5	36	0	64	0	0	2	2
	F6	27	0	73	0	0	2	0
II a	F1	16	29	55	0	0	0	0
	F2	50	34	16	1	0	1	1
	F3	53	2	45	1	3	0	3
	F4	19	12	69	0	0	1	3
	F5	39	0	61	2	3	2	7
	F6	0	0	100	0	0	0	0
II b	F1	0	61	39	0	0	0	0
	F2	13	28	59	0	0	0	0
	F3	85	0	15	0	0	1	0
	F4	0	0	100	0	0	0	0
	F5	43	0	57	0	1	1	0
	F6	0	0	100	0	0	0	0

Tableau I. Temps passé au nid, à l'extérieur ou dans la boîte et activités sociales des six fondatrices hôtes :

I. Avant l'arrivée du parasite : 5 heures d'observation (21-28 mai)

II. Durant le séjour du parasite :

a - fin de la période de pré-émergence : 10 heures d'observation (30 mai-13 juin) ;

b - début de la période de post-émergence : 5 heures d'observation (14-22 juin).

Table I. Time spent at the nest, on the outside or in the box, and social activities of the six host foundresses :

I. Before the parasite enters the nest : 5 hours of observation (21th-28th May)

II. During the parasite's stay :

a - end of pre-emergence period : 10 hours of observation (30th May-13th June) ;

b - beginning of post-emergence period : 5 hours of observation (14th-22nd June).

	Fondatrices	Comportements du parasite (nombre et (n/heure de présence au nid))		
		Poursuites	Affrontements	Sollicitations répétées de trophallaxies
a	F1	2 (1,2)	1	4 (2,4)
	F2	13 (2,6)	2	6 (1,2)
	F3	1 (0,2)	0	2 (0,4)
	F4	4 (2,1)	0	3 (1,6)
	F5	0 (0)	0	0 (0)
b	F2	4	0	1
	F3	0	0	0
	F5	0	0	0

Tableau II. Comportements de la femelle parasite à l'égard des fondatrices présentes sur le nid.

a - fin de la période de pré-émergence (30 mai-13 juin) : 10 heures d'observation ;

b - début de la période de post-émergence (14-22 juin) : 5 heures d'observation.

Table II. Behaviours performed by the parasite female towards the host foundresses which frequented the nest.

a - end of pre-emergence period (30th May-13th June) : 10 hours of observation ;

b - beginning of post-emergence period (14th-22nd June) : 5 hours of observation.

Si on tient compte du temps passé au nid par chaque femelle en présence du parasite, on constate que le nombre d'attaques reçues (poursuites et trophallaxies forcées) est approximativement le même pour les femelles F1, F2 et F4. Les femelles F3 et F5 ont été beaucoup moins impliquées par ces attaques, voire pas du tout. Rappelons que ces deux femelles se sont caractérisées aussi par une large participation aux tâches sociales.

Début de la période de post-émergence. Seules les femelles F2, F3 et F5 fréquentèrent le nid et le parasite focalisa toutes ses attaques sur F2 (tableau II b).

Aucune attaque ne fut infligée aux 14 ouvrières qui émergèrent durant le séjour du parasite.

III - Réorganisation sociale après le départ du parasite.

Après un séjour de trois semaines sur le nid du Poliste (29 mai-22 juin), la femelle parasite quitta la colonie. Les fondatrices hôtes présentèrent alors un taux de présence au nid maximum (100%), y compris la femelle F2. Cette femelle exerça à l'égard de F3 de nombreuses scènes de dominance et exigea de fréquentes trophallaxies. Elle devint ainsi sur le nid le nouvel individu α . Le départ du parasite fut suivi aussi par une forte activité de ponte de la part des fondatrices et le nid s'accrut considérablement en taille.

La femelle F2 fréquenta le nid de façon permanente jusqu'au 25 août, jour où elle disparut. Pour les deux autres femelles (F3 et F5) les taux de fréquentation devinrent, en moyenne, plus faibles à partir du début juillet : respectivement 69% et 63%. Ces deux femelles disparurent de la colonie le 11 août.

IV - Production de descendance.

La production de descendance a comporté 3 phases, sans aucun recouvrement (fig.1):

- production de l'espèce hôte, composée de 2 mâles et 44 femelles, dont les 3/4 ont participé aux tâches sociales ;

- production de l'espèce parasite, composée de 30 *Sulcopolistes* mâles et femelles, les mâles émergeant majoritairement avant les femelles ;

- à nouveau production de l'espèce hôte, comportant 46 mâles et 46 femelles dont le profil comportemental a correspondu à celui de futures femelles reproductrices (absence de participation aux tâches sociales).

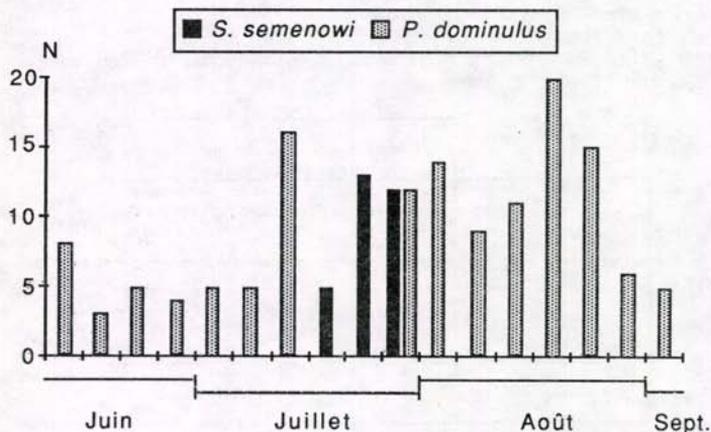


Fig. 1. Distribution par périodes de cinq jours des émergences correspondant aux espèces hôte et parasite.

Fig. 1. Distribution in 5-day periods of the emergences corresponding to the host species production and that of the parasite species.

CONCLUSIONS

L'invasion d'une colonie de *P. dominulus*, en phase de pré-émergence, par une femelle de *S. semenowi* s'est traduit par une baisse de fréquentation du nid chez plusieurs femelles, notamment chez l' α , pouvant aller jusqu'à l'élimination du nid de ces femelles. Sur les 6 fondatrices présentes avant l'arrivée du parasite, deux (F3 et F5) ne modifièrent pas leur temps de présence au nid ou même l'accrurent ; ces deux femelles accomplirent presque à elles seules les tâches sociales nécessaires à la survie du couvain et du parasite.

Des résultats semblables ont été obtenus par DEMOLIN et MARTIN (1980) sur un cas d'invasion d'un nid digyne de *P. nimpha* par *S. semenowi* (avec focalisation des attaques du parasite sur la femelle α qui, après blessure, quitta le nid 11 jours plus tard). DISTEFANO (1969) observa aussi, dans deux cas d'usurpation de *P. dominulus* par *S. sulcifer*, l'élimination de la plupart des fondatrices associées ; enfin dans un travail portant sur les premiers moments de l'usurpation par *S. sulcifer*, TURILLAZZI *et al.* (1990) ont indiqué aussi une baisse importante de la fréquentation du nid chez la femelle α , tandis que remonte celle de la femelle β dans les nids digynes ou celle de la femelle γ dans les nids trigynes. Dans tous les cas étudiés, les femelles de *S. sulcifer* et *S. semenowi* ont envahi les nids hôte soit en fin de pré-émergence soit en début de post-émergence.

Le parasitisme social de *S. atrimandibularis* diffère beaucoup de celui présenté par *S. sulcifer* et *S. semenowi*. La femelle parasite envahit passivement les fondations monogynes de *P. biglumis bimaculatus* et l'usurpation a toujours lieu en phase de pré-émergence (CERVO *et al.* 1990). Selon cet auteur le moment de l'invasion est, pour cette espèce de haute montagne, bien adapté au cycle reproducteur très court de l'espèce hôte ; et le maintien de l'unique femelle hôte sur le nid, après l'entrée du parasite, apparaît nécessaire à la survie du nid et du parasite.

On peut penser, par contre, que les comportements agressifs observés chez *S. sulcifer* et *S. semenowi* ont pu se développer en relation avec deux caractéristiques de l'espèce hôte : (1) la polygynie, très fréquente dans la région méditerranéenne ; (2) la durée plus longue du cycle de reproduction dans les espèces de plaine, qui autorise le parasite à envahir les nids jusque dans la période de post-émergence, lorsque les premières ouvrières ont déjà émergé. Ces deux conditions amènent la population des nids à être plus nombreuse au moment où les parasites pénètrent dans les nids.

L'étude longitudinale, que nous avons effectuée sur un cas d'usurpation d'un nid de *P. dominulus* par *S. semenowi*, a mis en évidence la possibilité d'une reprise du développement de la colonie hôte après le départ du parasite, avec production d'individus reproducteurs. La reproduction des colonies hôtes a pu être observée chez certaines Vespidae, notamment dans les colonies de *Dolichovespula arenaria* parasitées par *D. arctica* (JEANNE, 1977) ainsi que chez les Bourdons (FISHER, 1988).

REFERENCES

- DE BEAUMONT J., MATTHEY R., 1945 - Observations sur les Polistes parasites de la Suisse. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles de Lausanne*, 62, 439-454.
- CERVO R., LORENZI M.C., TURILLAZZI S., 1988 - Sulcopolistes : usurpazione e controllo contemporaneo di piu colonie di Polistes (Hymenoptera, Vespidae). *Atti XV Congr. naz. ital. Ent., L'Aquila*, 1079-1080.
- CERVO R., LORENZI M.C., TURILLAZZI S., 1990 - On the strategies of host nest invasion in three species of Sulcopolistes, social parasites of Polistes wasps. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 6, 69-74.
- DEMOLIN G., MARTIN J.C., 1980 - Biologie de *Sulcopolistes semenowi* (Morawitz) parasite de *Polistes nimpha* (Christ), Hymenoptera Vespidae. *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, 7, 181-182.
- DISTEFANO S.L., 1969 - Osservazioni su *Sulcopolistes sulcifer* (Zimmerman) parassita sociale di *Polistes gallicus* (L.) (Hym. Vesp.). *Bollettino dell' Accademia di Gioenia Catania*, 9, 662-678.
- FISHER R.M., 1988 - Observations on the behaviours of three european cuckoo bumble bee

- species (Psithyrus). *Insectes Sociaux* , 35 , 341-354.
- GUIGLIA D., 1972 - Les Guêpes sociales (Hymenoptera Vespidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen* , 6, Masson Paris : 181 p.
- JEANNE R.L., 1977 - Behavior of the obligate social parasite *Vespula arctica* (Hymenoptera : Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* , 50 , 541-557.
- LORENZI M.C., CERVO R., TURILLAZZI S. - Colonial cycle of *Sulcopolistes atrimandibularis*, social parasite of *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera, Vespidae). *Ethology Ecology & Evolution* : in press.
- SCHEVEN J., 1958 - Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimm., *S. semenowi* Morawitz und *S. sulcifer* Zimm. *Insectes Sociaux* , 5, 409-437.
- TURILLAZZI S., ROSSI R. , 1988 - Recent studies on the behaviour of *Sulcopolistes sulcifer* (Zimmermann) (Hymenoptera Vespidae). *Monitore zool. ital.* (NS) 22 : 552.
- TURILLAZZI S., R. CERVO & I. CAVALLARI 1990 - Invasion of the nest of *Polistes dominulus* by the social parasite *Sulcopolistes sulcifer* (Hymen., Vesp.). *Ethology* 84 : 47-59.

**CONTROL OF HOST REPRODUCTION BY SOCIAL PARASITE
SULCOPOLISTES SULCIFER (HYMENOPTERA, VESPIDAE).**

S. TURILLAZZI, R. CERVO & L. ZANOBETTI

*Dipartimento di Biologia Animale e Genetica,
Università degli Studi di Firenze,
Via Romana 17, 50125 Firenze, Italy.*

Summary : An obligate permanent social parasite must be able to assume and maintain control over the invaded colony population as, lacking a worker caste of its own, its reproductive success depends on the labour of the host workers. The aim of this research is to establish whether the social parasite *Sulcopolistes sulcifer* can suppress ovarian development in the workers of the host species (*Polistes dominulus*). The dissection of workers from parasitized colonies kept under different experimental conditions in the laboratory and workers collected from colonies in the field indicated that this parasite is able to control the reproductive capacities of its host in a similar manner the dominant females of non-parasitized colony control those of her workers. It is still uncertain whether inhibitory pheromones are employed besides simple aggressive behaviour.

Key words : Social parasitism, *Polistes*, *Sulcopolistes*, ovaric development, reproductive control.

Résumé : Contrôle de la reproduction de l'hôte par le parasite social *Sulcopolistes sulcifer* (Hymenoptera, Vespidae).

Un parasite social obligatoire et permanent doit être capable d'assurer et de maintenir un contrôle sur la population de la société dans laquelle il s'est introduit dans la mesure où, ne possédant pas de propre caste ouvrière, son succès reproducteur dépend totalement du travail des ouvrières de sa société hôte. Le but de cette recherche est d'établir si le parasite social *Sulcopolistes sulcifer* est capable d'inhiber le développement ovarien chez les ouvrières de son espèce hôte (*Polistes dominulus*). La dissection d'ouvrières provenant de colonies parasitées gardées au laboratoire sous différentes conditions expérimentales et d'ouvrières appartenant à des colonies récoltées sur le terrain, montre que ce parasite est capable de contrôler les capacités reproductrices de son hôte de la même façon que les femelles dominantes des colonies non parasitées le font à l'égard de leurs ouvrières. Nous ne sommes toujours pas en mesure de dire si, en plus du comportement d'agression, des phéromones inhibitrices sont ou non mises en jeu.

Mots-clés : Parasitisme social, *Polistes*, *Sulcopolistes*, développement ovarien, contrôle reproducteur.

INTRODUCTION

Sulcopolistes sulcifer is the obligate permanent social parasite of *Polistes dominulus*. It uses the nests and the workers of the host species to rear its own reproductives. Invasion of the host nest occurs towards the end of the pre- or the very beginning of the post-emergence period. Information on these social parasites is very scanty and limited to a few papers, the most important of which is by Scheven (1958). Recently we studied the invasion behaviour of this species in depth (Turillazzi et al., 1989) and confirmed that the parasite is very aggressive towards high ranked host foundresses, which are forced to leave the nest and sometimes suffer amputation of one or more legs by the parasite. The lower ranked foundresses, on the contrary, often remain on the nest and are dominated by the *Sulcopolistes*. Scheven already pointed out how the attitude of the parasite toward the host foundresses resembles the behaviour of the alpha female in the associative foundations of *P. dominulus* and that the intraspecific and interspecific dominance patterns are very similar.

This preliminary research aims to determine whether the parasites are actually able to control the host colonies by reducing the reproductive capacity of *Polistes* in a similar fashion as the alpha female of *Polistes* does on non-parasitized colonies.

MATERIALS AND METHODS

We reared 18 non-parasitized foundations of *P. dominulus* in the laboratory in 15x15x15 cm glass boxes. The wasps were supplied with honey, water, *Tenebrio molitor* and fly larvae *ad libitum* and kept under L-D period with supplementary 100w bulbs during the day. Before the first worker emerged, we removed all the foundresses from 8 colonies (with several operculated cells) so that the immature brood was left by itself. We removed all the foundresses except for the alpha female from the remaining 10 colonies. We waited for the workers to emerge, which varied in number from 3 to 15 on the different colonies. Ten days after the last worker had emerged on each colony (according to Pardi (1946) a period of at least seven days is necessary for the egg to develop in the ovary), we dissected the adult population present on the nest in order to measure the ovarian development of each individual (Ovarian Index = O.I., average length of the six longest oocytes in the ovary).

In the field we collected 8 *P. dominulus* colonies which had recently been invaded (less than a week) by *S. sulcifer*. The colonies were reared in glass boxes in the laboratory under the same condition as the non-parasitized colonies. Four of the colonies were left with only the parasite (colonies P), whilst the other four had parasite plus one foundress (of unknown rank) (colonies P+F). Here again we waited for the workers to emerge (which ranged from 6 to 10) and ten days after the last worker emerged we dissected all the adult population. If a wasp had egg equal to or longer than the smallest egg found in a cell (43 division = 1.4mm, calculated on 40 eggs) she was considered as a potential egg layer. Approximately 7 hrs 30 min behavioural observations were performed on the parasitized colonies (the focal animals were foundresses and/or parasites).

We also collected 11 parasitized and 6 non-parasitized colonies in the field at different stages of the season. The adult females on the nest were dissected in order to measure the ovarian index of the workers and the foundresses as well as that of the parasite.

RESULTS

Figure 1 gives the ovarian indexes for females from parasitized and non-parasitized colonies reared in the laboratory.

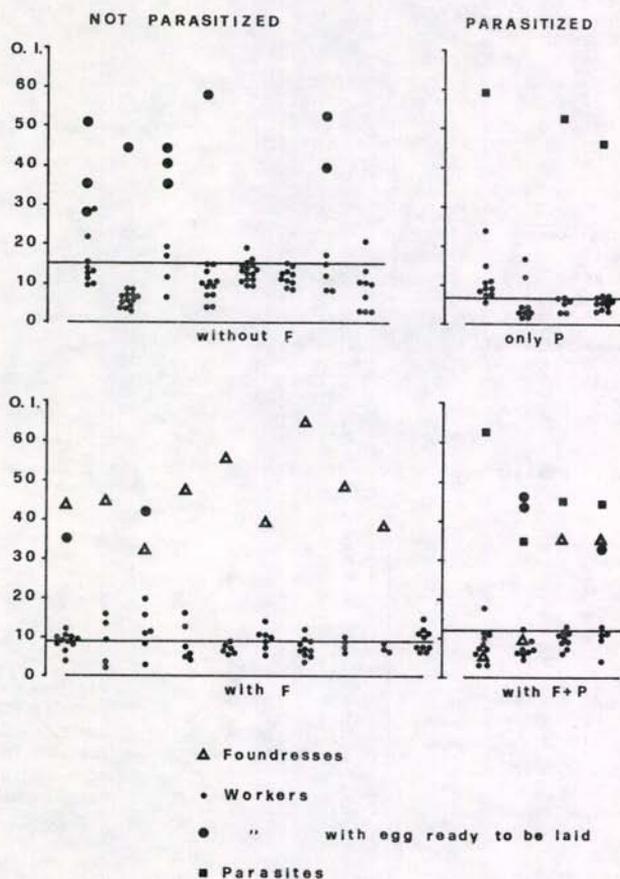


Fig. 1. - Ovarian index (O.I.) of females from parasitized (with or without host foundress) and non-parasitized (with or without alpha foundress) colonies reared in the laboratory. The horizontal lines refer to the average ovarian index of workers from each experimental stock. One division on the ordinate scale correspond to 0.032 mm.

Fig. 1 - Index ovarien (O.I.) des femelles provenant de sociétés élevées au laboratoire, parasitées (pourvues ou non de fondatrice) et non parasitées (pourvues ou non de fondatrice alpha). La ligne horizontale correspond à l'index ovarien moyen des ouvrières pour chaque lot expérimental. Une division de l'échelle des ordonnées correspond à 0.032 mm.

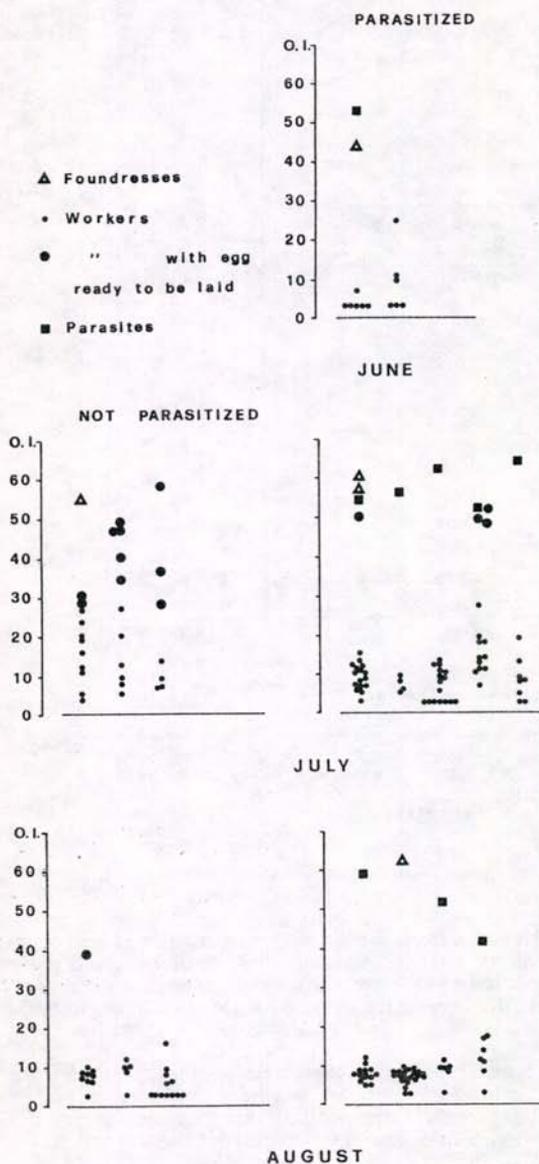


Fig.2 - Ovarian index (O.I.) of females from two parasitized colonies collected in June and of females from non-parasitized and parasitized colonies collected in July and August in the field. In one parasitized colony collected in June and in one collected in August the *Sulcopolistes* female flew away on collection.

Fig.2 - Index ovarien (O.I.) des femelles provenant de deux colonies parasitées récoltées en Juin et de celles provenant de colonies non parasitées et parasitées récoltées en Juillet et en Août sur le terrain. Dans l'une des colonies parasitées récoltées en Juin et dans l'une de celles récoltées en Août, la femelle de *Sulcopolistes* s'est envolée lors de la récolte.

In the non-parasitized colonies, the average ovarian index of workers from nests with no foundress was significantly higher than that of workers from colonies where a foundress was present (Mann-Whitney test, $p < 0.05$), as Pardi (1946) observed in the same species. In non-parasitized colonies with no foundress 10 workers (out of 89) had at least one egg ready to be laid in their ovaries, but only 2 workers (out of 71) showed the same condition in colonies with a foundress.

In the parasitized colonies the average ovarian index of the workers was lower in the P colonies than in the P+F colonies (Mann-Whitney test, $p = 0.057$). Only 3 workers had well developed ovaries (with at least one egg ready to be laid) and these were all from P+F colonies.

There are no significant differences between the average ovarian index of workers from parasitized colonies and non-parasitized colonies when a *Polistes* foundress was on the nest (Mann-Whitney test, n.s.).

Two out of four host foundresses from parasitized colonies had degenerated eggs in their ovaries and none of the eggs were ready for deposition.

The ovarian indexes of females from parasitized and non-parasitized colonies collected in the field at different stages of the season for the most part confirmed the data obtained in the laboratory colonies, even though in some cases the situations were very different (Fig. 2).

The main difference in the behaviour of the parasites and foundresses in the P+F colonies concerns the time spent outside the nest, which was considerably lower in the parasites. The behaviour of the parasites in P and P+F colonies was very similar but in the latter the parasites directed their dominance activity more towards the foundresses than the workers, even in the post-emergence period. Table 1 gives an idea of this difference, especially considering that the foundresses spent a higher percentage of time out the nest than any of the workers, and that the number of workers varied from 3 to 10.

N° of nest	observation time (sec)	dominance activity		N° of Ws
		on F (sec)	on Ws (sec)	
3	6555	131	0	3-6
4	6409	133	184	1-10
5	9142	52	49	3-10
6	10498	206	53	6-10

Table 1 - Dominance activity (in seconds) of *Sulcopolistes* towards Foundress (F) and Workers (Ws) of nests P+F.

Tableau 1 - Durée des actes de dominance (exprimée en secondes) manifestés par les femelles de *Sulcopolistes* à l'égard des fondatrices (F) et des ouvrières (Ws) des nids P+F.

DISCUSSION

From these preliminary data it seems that on the host nest *Sulcopolistes sulcifer* achieves reproductive control in the same manner as the leader female of a nonparasitized colony. The repression of the reproductive capacity of the host females is appreciable in both laboratory and field colonies, in spite of some exceptions. It should also be remembered that the laboratory data refer to a rather precocious phase of the post

emergence period when the worker population does not exceed fifteen individuals. On one end of the scale the parasite exerts total control over its host's ovaries even in some of the more mature colonies, whilst on the other on some non-parasitized colonies the workers had developed ovaries in spite of the presence of a foundress. The greater amount of dominance activity directed towards the foundresses in P+F colonies could explain the higher ovarian development in the workers, as the parasite controls these individuals less. As yet there is no decisive evidence whether the parasite exerts its control by purely behavioural methods or also adopts pheromonal mechanisms. Indeed, it can be argued on the one hand that the control mechanisms the parasite employs are more efficient than those used intraspecifically, and/or on the other that *Sulcopolistes* is capable of deceiving the host workers that they are related to their usurper, in order to force them to rear a totally unrelated brood. Experiments and observations on this matter are at present in progress.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank Dr. Bruno Corbara for the translation of the French text.

REFERENCES

- PARDI L., 1946. - Ricerche sui polistini. VII. La dominazione e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus*. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 15: 25-84.
- SCHEVEN J., 1958. - Beitrag zur Biologie der Schmarotzefeldwespen. *Insectes soc.*, 5(4): 409-438.
- TURILLAZZI S., CERVO R., & CAVALLARI I., 1989. - Invasion of the nest of *Polistes dominulus* by the social parasite *Sulcopolistes sulcifer* (Hymenoptera, Vespidae). *Ethology*, 84: 47-59.

POTENTIALITES DES OUVRIERES D' *EVYLAEUS ALBIPES* (F.)

(HYMENOPTERA, HALICTINAE)

C. PLATEAUX-QUENU

Laboratoire de Biologie du Comportement, U.R.A. 1293,
 Université de Nancy I, 54506 Vandoeuvre-Les-Nancy, France

Résumé: L'espèce eusociale *Evylaeus albipes* apparaît primitive avec une proportion élevée de mâles en première couvée et un polymorphisme continu de ses castes. On a voulu tester les potentialités des ouvrières en les soustrayant à l'influence de la reine. On a, pour cela, prélevé des nymphes d'ouvrières que l'on a installées dans des nids artificiels. La désocialisation (isolement d'une ouvrière) n'a produit aucun résultat: l'ouvrière s'est nourrie puis enterrée, demeurant inactive. Le groupement de deux nymphes, la plus lourde étant la plus âgée, a produit une société active constituée d'une pondreuse et d'une pourvoyeuse. Le groupement de trois nymphes, la première éclore étant la plus lourde, a produit non seulement une société active mais un pourcentage exceptionnellement élevé de descendants femelles: 73%. On compare ce résultat à celui obtenu chez des espèces proches parentes. On en tire la conclusion que les ouvrières *albipes*, bien qu'elles constituent une caste distincte de celle des reines, semblent encore proches de ces dernières par leur capacité à produire des descendants femelles.

Mots-clés: caste, couvée, désocialisation, *Evylaeus albipes*, *E. calceatus*, *E. duplex*, Halictinae, *Halictus maculatus*, *H. ligatus*, monogynie fonctionnelle, nids artificiels, orphelinage, polymorphisme.

Summary: Potentialities of the workers of *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).

Evylaeus albipes, an eusocial species, looks rather primitive with a high percentage of males in the first brood and a continuous polymorphism of his castes. The potentialities of the workers have been controlled by withdrawing them from the influence of the queen. Worker pupae were therefore introduced into artificial nests. Isolated workers did not become active: they only fed then remained within their nest. Two worker pupae introduced into a nest, the oldest being the heaviest, produced an active society composed of a dominating egg-laying worker and another worker doing all of the pollen foraging. Three pupae put into a common nest, the oldest being the heaviest, set up an active society which produced an unusual percentage of female offspring: 73%. This result is compared with that obtained in closely related species. It is inferred that the workers of *albipes*, even if they compose a different caste from that of the queens, still come near to the last with their ability to produce female offspring.

Key-words: caste, brood, *Evylaeus albipes*, *E. calceatus*, *E. duplex*, Halictinae, *Halictus maculatus*, *H. ligatus*, functional monogyny, artificial nests, orphan nests, polymorphism.

INTRODUCTION

Evylaeus albipes est une espèce eusociale à deux couvées distinctes (Plateaux-Quénu 1989), la première formée d'ouvrières et de mâles, la seconde constituée de futures fondatrices et de mâles. Après avoir souligné le caractère social de cette espèce, je l'ai comparée à sa proche parente sympatrique *E. calceatus*. *E. albipes* semble plus primitive qu'*E. calceatus*:

- la proportion de mâles y est beaucoup plus élevée en première couvée (de 20 à plus de 50% dans certaines sociétés); - le polymorphisme des castes est continu avec un large recouvrement de taille; ce recouvrement est minime chez *calceatus* dans les mêmes conditions d'élevage (fig.1). La différence de taille entre fondatrices et ouvrières est toutefois hautement significative chez *albipes* avec une probabilité inférieure à un pour mille.

Si le niveau social d'*E. albipes* est inférieur à celui d'*E. calceatus*, si les ouvrières sont morphologiquement proches des fondatrices, peut-être sont-elles moins éloignées physiologiquement de celles-ci, moins engagées dans le processus de la différenciation sociale.

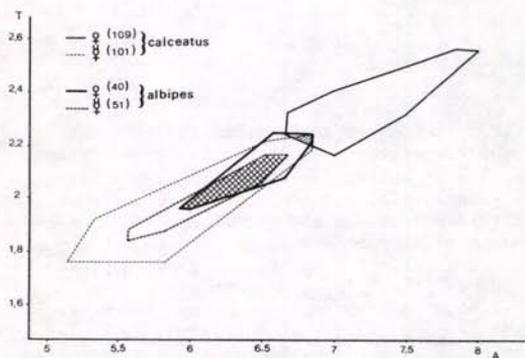


Fig.1.- Variation de taille des deux castes chez *E. albipes* (zone de recouvrement en quadrillé) et *E. calceatus* (zone de recouvrement en pointillé). A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

Fig.1.- Size variation in the two castes of *E. albipes* (checkered area: size overlap) and *E. calceatus* (stippled area: size overlap). A, wing length; T, head width, in millimetres.

Mon propos est de tester les potentialités des ouvrières en les soustrayant à l'influence de la reine.

MATERIEL ET METHODES

Je prélève des nymphes ouvrières, filles de fondatrices provenant des Eyzies ayant hiverné 7 mois au réfrigérateur. Je les installe dans des nids artificiels. Ces nids sont modelés dans du sable argileux introduit dans des éléments d'élevage de 9 millimètres d'épaisseur; ils comportent, selon les expériences, 1, 2 ou 3 cellules fermées entourées d'une cavité débouchant dans un conduit unique (fig.2). Chaque cellule, numérotée sur la vitre qui la recouvre, reçoit une nymphe dont le poids et l'âge sont connus. L'ouvrière qui résulte de l'éclosion de cette nymphe se trouve marquée par

sa taille et donc reconnaissable.

Les éléments contenant ces nids artificiels sont placés dans des cages d'élevage d'un volume d'un mètre cube (Plateaux-Quénu 1989). De nombreux mâles volent dans ces cages: ils fécondent les ouvrières dès leurs premières sorties.

La descendance obtenue à partir de ces ouvrières, groupées ou non, est elle-même prélevée au stade nymphe, pesée puis élevée jusqu'au stade imaginal dans des cellules moulées dans un bloc de paraffine ou de plâtre, lui-même placé dans une boîte de Pétri renfermant un coton humecté quotidiennement.

Fig.2.- Schéma d'un nid artificiel à deux cellules.

Fig.2.- Scheme of a two cells artificial nest.



RESULTATS

1°) Désocialisation.

Une nymphe ouvrière isolée est placée dans un nid artificiel à une seule cellule. La nymphe libère un imago qui ouvre sa cellule, sort dans le conduit, ouvre l'entrée du nid, fait un vol d'orientation, se nourrit, couple, remplit de terre la cellule natale et la cavité qui l'entoure. Huit jours plus tard, on ne voit plus voler l'ouvrière. Dans trois expériences similaires, je l'ai retrouvée inactive, dans une logette verticale, tronçon de conduit totalement isolé par de la terre du reste du conduit.

2°) Groupement de deux nymphes ouvrières.

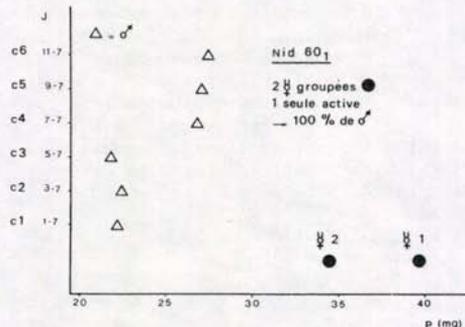


Fig.3.- Nid 60-1. Descendance de deux ouvrières groupées (●); l'♂1 est seule active. P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. Δ=mâle.

Fig.3.- Nest 60-1. Progeny of two grouped workers (●); ♂1 is the only active one. P, pupal weight in milligrammes; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. Δ=male.

A. Nid 60-1 avec ♀1 > ♀2.

Les ouvrières éclosent à un jour d'intervalle, l'♂1 le 23-VI, l'♂2 le 24-VI. L'♂1 approvisionne six cellules du ler au 11-VII puis ferme son nid. J'ouvre ensuite le nid complet: c'est un rayon de six cellules contenant uniquement du couvain mâle (fig.3). Je dissèque l'♂1 (fig.4): ses ovaires sont déve-loppés. L'♂2 est retrouvée, bien en vie mais inactive, dans une logette isolée à quelque distance du fond du conduit.

L'♂1 a dû être stimulée, lors de son entrée en activité, par la présence d'une compagne. Elle a complété six cellules, comme une fondatrice mais n'a engendré que des mâles bien qu'elle ait été fécondée.

Fig.4.- Nid 60-1. Etat ovarien des $\text{H}1$ (pondeuse) et 2 (inactive et isolée). A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

Fig.4.- Nest 60-1. Ovaries of $\text{H}1$ (egg-layer) and $\text{H}2$ (inactive and isolated). A, wing length; T, head width, in millimetres.

B. Nid 63-1 avec $\text{H}1 > \text{H}2$.

Les ouvrières éclosent à un jour d'intervalle. Six jours après l'éclosion de la première, l' $\text{H}2$, la plus petite, récolte du pollen quotidiennement avec un jour de repos de temps à autre. L' $\text{H}1$ ne sort qu'à deux reprises pour se nourrir.

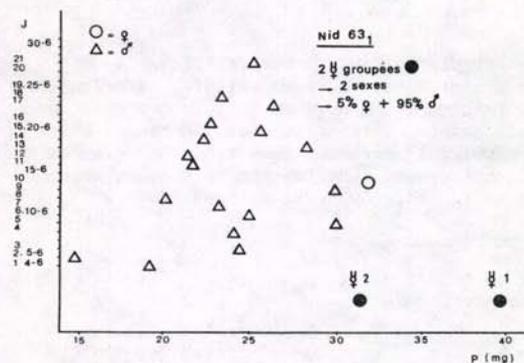
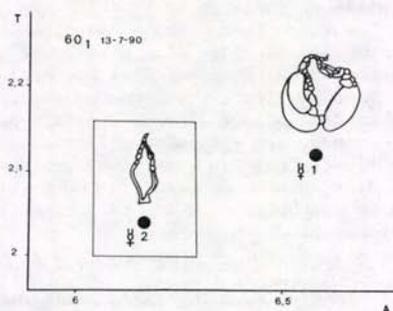


Fig.5.- Nid 63-1. Descendance de deux ouvrières groupées (●), $\text{H}1 > \text{H}2$. P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. ○ = femelle; △ = mâle.

Fig.5.- Nest 63-1. Progeny of two grouped workers (●), $\text{H}1 > \text{H}2$. P, pupal weight in milligrammes; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. ○ = female; △ = male.

Fig.6.- Nid 63-1. Etat ovarien des $\text{H}1$ (pondeuse) et 2 (pourvoyeuse). A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

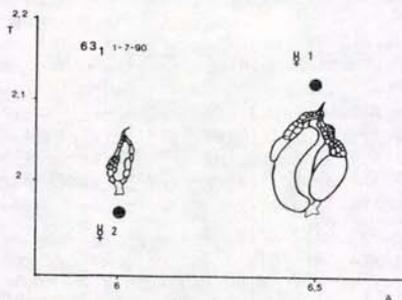
Fig.6.- Nest 63-1. Ovaries of $\text{H}1$ (laying eggs) and $\text{H}2$ (gathering pollen). A, wing length; T, head width, in millimetres.



L' $\text{H}1$ ne sort qu'à deux reprises pour se nourrir.

J'interrompt l'approvisionnement du nid pour en examiner la population avant les premières éclosions imaginaires. J'y trouve 18 descendants mâles et une seule femelle en position 10 (fig.5).

Dans le cas présent, une société s'est constituée avec l' $\text{H}1$, la première et la plus grande, jouant le rôle de pondeuse, l' $\text{H}2$, la plus petite, celui de pourvoyeuse (fig. 6). Elle ressemble à une société digyne. Elle n'en diffère que par la faible production de couvain femelle: 5% dans le cas présent.



C. Nid 65-1 avec $\text{♀}1 \sim \text{♀}2$.

Deux nymphes ouvrières de poids sensiblement égal ($n\text{♀}1 = 33\text{mg}$, $n\text{♀}2 = 33,7\text{mg}$) parviennent le même jour à l'état imaginal, la première quelques heures avant la seconde; elles sont marquées, pour être reconnues, la première en blanc, la seconde en rouge et placées dans les cellules d'un nid artificiel après une légère anesthésie. Six jours plus tard, elles approvisionnent toutes deux, simultanément, la cellule 1. Le surlendemain, l' ♀ rouge ($\text{♀}2$) devient pourvoyeuse, l' ♀ blanche ($\text{♀}1$) pondreuse: la division du travail s'est instaurée. J'interromps l'approvisionnement du nid pour en examiner la population: les ovaires des ouvrières groupées sont l'un développé ($\text{♀}1$), l'autre non développé ($\text{♀}2$) tout comme ceux de la figure 6. La descendance comprend, à ce jour, 5 σ et 2 ♀ (fig.7).

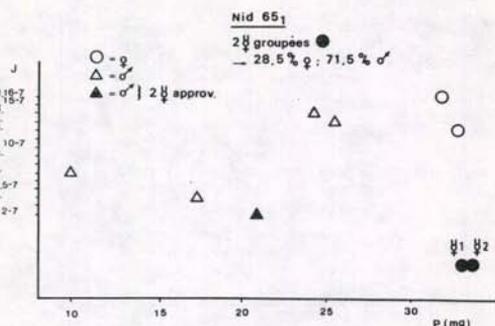


Fig.7.- Nid 65-1. Descendance de deux ouvrières groupées (\bullet), $\text{♀}1 \sim \text{♀}2$. P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. \circ =femelle; Δ et \blacktriangle =mâle.

Fig.7.- Nest 65-1. Progeny of two grouped workers (\bullet), $\text{♀}1 \sim \text{♀}2$. P, pupal weight in milligrams; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. \circ =female; Δ and \blacktriangle =male.

L'approvisionnement du nid pour en examiner la population: les ovaires des ouvrières groupées sont l'un développé ($\text{♀}1$), l'autre non développé ($\text{♀}2$) tout comme ceux de la figure 6. La descendance comprend, à ce jour, 5 σ et 2 ♀ (fig.7).

3°) Groupement de trois nymphes ouvrières.

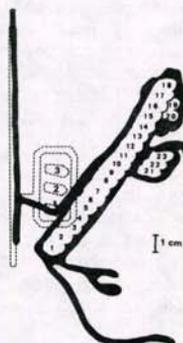
Nid 64-1 avec $\text{♀}1 > \text{♀}2 > \text{♀}3$.

L' $\text{♀}1$ éclôt le 10 juin, l' $\text{♀}2$ le 14, l' $\text{♀}3$ le 18. Dès le 21 juin, l' $\text{♀}3$, marquée en rouge, approvisionne une cellule par jour en sautant un jour de temps en temps. L' $\text{♀}2$, marquée en vert, participe à l'approvisionnement de 7 des 22 cellules complétées dans ce nid.

J'examine le nid avant les premières éclosions imaginaires, le jour où l' ♀ rouge approvisionne la cellule 23 (fig.8). L'examen des ovaires des 3 ♀ (fig.9) montre une différenciation très nette en pondreuse ($\text{♀}1$), pourvoyeuse principale ($\text{♀}3$), seconde pourvoyeuse ($\text{♀}2$). Dans cet exemple (fig.10), le nombre de jours d'approvisionnement varie en sens inverse du développement ovarien et de celui du tissu adipeux et dans le même sens que le rang social et le rang de taille.

Fig.8.- Nid 64-1 à 23 cellules. En pointillé: nid artificiel d'origine.

Fig.8.- Nest 64-1 with 23 cells. Dotted line: initial artificial nest with 3 cells.



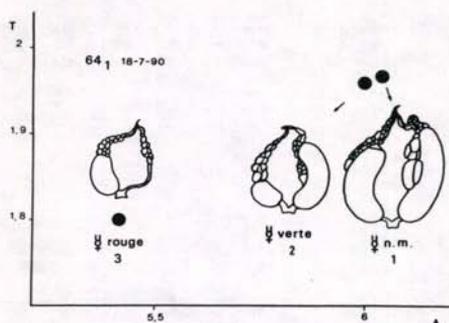


Fig. 9.- Nid 64-1. Etat ovarien des trois ouvrières groupées (●), $\text{H}1 > \text{H}2 > \text{H}3$. A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête.

Fig. 9.- Nest 64-1. Ovaries of the three grouped workers (●), $\text{H}1 > \text{H}2 > \text{H}3$. A, wing length; T, head width, in millimetres.

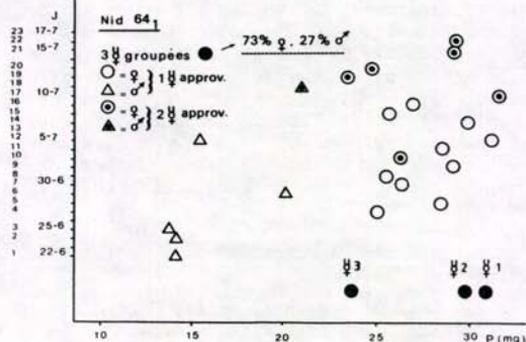
Fig. 10.- Nid 64-1. Hiérarchie sociale dans un groupe de trois ouvrières. →

Fig. 10.- Nest 64-1. Social hierarchy in a group of three workers. →

Nid 64 ₁	nombre jours approx.	% jours approx.	dév ^{nt} ovarien	tissu adipeux	rang social	rang taille
$\text{H}1$ n.m.	0	0%	+++	+++	I	1
$\text{H}2$ verte	7	32%	++	++	II	2
$\text{H}3$ rouge	22	100%	+	+	III	3
TOTAL	22	Hiérarchie sociale: groupe de 3 H .				

Fig. 11.- Nid 64-1. Descendance de trois ouvrières groupées (●). P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. O et ⊙ = femelles; Δ et ▲ = mâles.

Fig. 11.- Nest 64-1. Progeny of three grouped workers (●). P, pupal weight in milligrammes; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. O and ⊙ = females; Δ and ▲ = males.



Quant à la descendance obtenue dans une telle société (fig. 11), elle comporte 6♂ et 16♀ soit 27% de mâles et 73% de femelles: le pourcentage de femelles ainsi obtenues est donc très élevé. Il n'existe aucun chevauchement de poids entre les nymphes des deux sexes.

Dans ce cas, la société a fonctionné comme une société trigyne, avec une pondreuse et deux pourvoyeuses, et produit un nombre important de descendants femelles.

Deux expériences réalisées avec $\text{H}1 < \text{H}2$ n'ont donné aucun résultat pas plus qu'un essai à 3 H , avec $\text{H}1 < \text{H}2 < \text{H}3$.

DISCUSSION

Quelques auteurs ont décrit des expériences de même type chez des *Halictinae* à deux couvées distinctes.

- Dans le genre *Halictus*, Knerer (1980) a observé la descendance de sociétés orphelines d'ouvrières chez deux espèces qui montrent un large chevauchement de taille entre les castes. Avec 2 ♀ groupées d'*H. maculatus* et 3 ♀ d'*H. ligatus*, il n'a obtenu que des descendants mâles (16 mâles dans ce dernier cas).

- Dans le genre *Evylaeus*, Sakagami et Hayashida (1968), étudiant *E. duplex*, espèce affine d'*E. calceatus*, ont été frappés par le très faible pourcentage de descendants femelles produits par des ouvrières provenant de nymphes orphelines, isolées ou groupées. 1 ♀ isolée a produit 2 ♂ ; 5 nids à 2 ♀ groupées ont produit respectivement 1, 2, 3, 4 et 4 ♂ . Les auteurs ne relatent aucun cas d'association de 3 ♀ et passent ensuite à des groupes d'ouvrières plus nombreuses (4 à 9 ♀, 10 à 20 ♀, 100 ♀, ayant produit au total 13,7% de femelles).

J'ai fait moi-même des expériences de même type sur *E. calceatus* (Plateaux-Quénu 1974, 1979 + résultats non publiés), proche parente d'*E. albipes*, et constaté le faible pourcentage d'ouvrières produites dans des groupes formés de 2 à 6 ♀ : 11% de femelles.

Ces premières expériences effectuées sur *E. albipes* entraînent les conclusions suivantes:

- les ouvrières isolées ne semblent pas entrer en activité;
- les groupes de 2 ou 3 ouvrières entrent facilement et rapidement en activité;
- les ouvrières groupées par 2 et 3 peuvent former des sociétés dans lesquelles s'instaure une monogynie fonctionnelle assortie d'une division du travail;
- voici la descendance des sociétés d'ouvrières concernées par cette étude:
 - . nid 60-1, 2♀ (1 seule active = pondreuse + pourvoyeuse)
→ 100% ♂ (n=6) (nid complet)
 - . nid 63-1, 2♀ (2 actives = 1 pondreuse + 1 pourvoyeuse)
→ 5% ♀ (n=1) + 95% ♂ (n=18) (nid incomplet)
 - . nid 65-1, 2♀ (2 actives = 1 pondreuse + 1 pourvoyeuse)
→ 28,5% ♀ (n=2) + 71,5% ♂ (n=5) (nid incomplet)
 - . nid 64-1, 3♀ (3 actives = 1 pondreuse + 2 pourvoyeuses)
→ 73% ♀ (n=16) + 27% ♂ (n=6) (nid incomplet);
 cette descendance de 3 ♀ groupées comporte un nombre exceptionnellement élevé de femelles;
- comme dans le cas des nids polygynes, les ouvrières groupées par 2 ou plus fonctionnent de façon permanente ce qui occulte la production discontinue du couvain en couvées séparées par une période de repos;
- dans l'instauration de la dominance sociale, il semble qu'il existe un conflit entre rang d'éclosion et rang de taille et qu'une société se constitue d'autant plus facilement que la première ouvrière éclore est la plus grande.

Les ouvrières d'*E. albipes* semblent moins différenciées, physiologiquement, que celles d'espèces affines. Elles seraient encore proches des fondatrices par leur capacité à produire, quand elles sont groupées à l'état de nymphes, des descendants femelles. Elles seraient, apparemment, peu "ouvrières".

Reste à connaître la caste des descendants femelles d'ouvrières ainsi obtenus. Si c'étaient de futures fondatrices, les ouvrières d'*albipes* seraient, potentiellement, une génération d'été et non une couvée, tel un résidu de la situation solitaire à deux générations successives. Si c'étaient des ouvrières, sans doute entreraient-elles en activité dans le nid natal et garniraient-elles en pollen de nouvelles cellules dans lesquelles leur mère pondrait; celle-ci deviendrait alors, telle une fondatrice, la mère de deux couvées successives. Pour résoudre ce problème, il me faut suivre le devenir des descendants d'ouvrières en les laissant poursuivre leur cycle dans le nid natal.

REFERENCES

- KNERER G., 1980.- Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille (Hymenoptera; Halictidae). *Zool. Jb. Syst.*, 107, 511-536.
- PLATEAUX-QUENU C., 1974.- Comportement de sociétés orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). *Ins. Soc.*, XXI, n°1, 5-12. 1979.- Qui remplace la reine dans un groupe d'ouvrières orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) ? *Ann. Sc. nat. Zool.*, Paris, 13ème série, 1, 213-218. 1989.- Premières observations sur le caractère social d'*Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 5, 335-344.
- SAKAGAMI Sh. F. et HAYASHIDA K., 1968.- Bionomics and sociology of the summer matrifilial phase in the social Halictine bee, *Lasioglossum duplex*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, VI, Zoologie, 16, n°3, 413-513.

**RAIDING BEHAVIOUR OF
THE OBLIGATORY
SLAVE-MAKING ANT,
POLYERGUS RUFESCENS
LATR. (HYMENOPTERA
FORMICIDAE)**

A. MORI, D.A. GRASSO & F. LE MOLI

*Dipartimento di Biologia e Fisiologia generali, Università
degli Studi, Via delle Scienze, 43100 Parma, Italy*

Summary: The raiding behaviour of the slave-making ant *Polyergus rufescens* Latr. was analysed and quantified in the field during the summer of 1988. The activity of the residents of a colony (with the presence of *Formica cunicularia* ant-workers as slaves) was observed for 10 hours each day from 6 July to 17 August. During this 53-day period of study, 38 raids occurred, among which 27 were followed by the sack of 10 different nests of *F. cunicularia* limited in an area of about 1650 m² whereas 11 failed for various causes. Raiding behaviour was always seen late in the afternoon of hot and clear days, and it was formed by the following characteristic phases: I) scouting; II) pre-raid activity with mass-recruitment; III) raid onset with the formation of an outbound column; IV) pillage at the target colony of *Formica*; V) return of the inbound column to the natal nest with loot transportation. Daylight hour of the beginning and finish of each phase of raiding behaviour was recorded. Moreover, the value of temperature, relative humidity and atmospheric pressure was recorded at the moment of raid onset. During the raiding activity we also noted: the length, the width and the speed of both the outbound and inbound columns; the time spent in the different phases of raid; the number of the raiders and the distance covered by them; the type of booty seized. The behaviour of the "activators" and the scouts was observed as well as their position in the storming swarm. Some activities not well described for this obligatory slave-making species, such as the digging out the soil near the target colony to facilitate the penetration of the raiding column, and the pillage of young or adult slave ants (eudulosis) were also observed in detail and recorded by video-tape.

Key-words: *Ants*, *Polyergus rufescens*, *social parasitism*, *raiding behaviour*.

Résumé: Comportement lors des raids chez la fourmi esclavagiste obligatoire, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae).

Le comportement de la fourmi esclavagiste *Polyergus rufescens* Latr. lors de raids a été analysé et quantifié sur le terrain pendant l'été 1988. L'activité des ouvrières résidentes d'une colonie (en présence de *Formica cunicularia* en tant qu'ouvrières esclaves) a été observé pendant 10 heures chaque jour du 6 juillet au 17 août. Durant cette période de 53 jours d'étude, 38 raids ont été observés sur lesquels 27 ont été suivis par le pillage de 10 nids différents de *F. cunicularia* situés dans une aire d'environ 1650 m²; cependant 11 raids n'ont pas abouti pour des raisons diverses. Les raids ont toujours été observés tard dans l'après-midi par journée chaude et serein. Ils étaient constitués par les différentes phases caractéristiques suivantes: I) reconnaissance par des éclaireuses; II) activité précédant le raid avec recrutement de masse; III) départ du raid avec formation d'une colonne "sortante"; IV) pillage de la colonie cible de *Formica*; V) retour de la colonne "remontante" au nid d'origine avec transport du butin. L'heure du début et de la fin de chaque phase du raid a été enregistrée. De plus, les valeurs correspondant à la température, à l'humidité relative et à la pression atmosphérique ont été notées au moment du départ du raid. Pendant le raid, nous avons également noté: la longueur, la largeur et la vitesse des colonnes sortantes et remontantes; la durée des différentes phases du raid; le nombre d'individus participant au raid et la distance couverte par ces derniers; le type de butin capturé. Le comportement des "activators" et des ouvrières éclaireuses a été observé ainsi que leur position dans la colonne d'assaut. Quelques activités assez peu décrites pour cette espèce esclavagiste obligatoire, telles que le creusement du sol près de la colonie cible pour faciliter la pénétration de la colonne de raid et le pillage de fourmis esclaves jeunes ou adultes (eudulosis), ont également été observées en détail et enregistrées sur magnéto-scope.

Mots-clés: *Fourmis*, *Polyergus rufescens*, *parasitisme social*, *comportement lors de raids*.

INTRODUCTION

Slavery in ants is a form of social parasitism in which the slave-making species conduct group raids against nearby colonies of other closely related ants, drive away or kill the

residents, and pillage their brood. Such phenomenon can be either facultative or obligatory, the mean difference between the facultative and obligatory dulotic species being just the ability of the former to maintain the behavioural repertory typical of the free-living ants. In fact, many of the obligatory slave-makers possess both morphological and behavioural adaptations which develop their slave-raiding efficiency but attenuate their ability to perform the normal domestic tasks, so that the slaves are essential to maintain the colony.

The five species of the formicine genus *Polyergus* (*P. lucidus*, *P. breviceps*, *P. nigerrimus*, *P. samurai*, and *P. rufescens*) are all obligatory social parasites that conduct spectacular incursions against colonies of the related genus *Formica*, from which they have been phylogenetically derived.

The aim of this paper is to present the results of an eco-ethological field study on raiding behaviour of *P. rufescens* which is found in North America and Europe (Hölldobler and Wilson, 1990).

MATERIAL AND METHODS

The object of our research was a colony located in the province of Mantova (North Italy) and populated by workers of *Formica cunicularia* as slaves. The study was conducted over an unbroken period of 53 days in the summer 1988, during which the colony was monitored (also by video-tape) for 10 hours each day.

During the period of study, at the dulotic colony we observed the activity of both host and parasite. Each day at 5.00 p.m. we recorded the values of air temperature, relative humidity and atmospheric pressure. On the days with slave-raids, the same parameters were recorded at raid onset. We recorded also the distance and compass direction to each target colony during the raids. Moreover, a sample of host ants from each raided nest was collected and identified.

RESULTS AND DISCUSSION

During the period of study a total of 38 raids occurred. In the morning the mixed colony appeared to be a formicary of *F. cunicularia*, since the slave-makers seldom or never peeped out from the nest entrance.

The above-ground activity of *P. rufescens* began when a few workers emerged from the nest at around 2.42 p.m. Probably they are the so-called activators (cf. Dobrzanska and Dobrzanski,

1960; Czechowski, 1977) whose excitation provoked the exit in mass of the other slave-makers. In fact, during the following hour there was the emergence from the dulotic colony of many other *Polyergus* which began to mill around the nest entrance, sometimes moving off to explore in the grass. It was possible to follow 13 scouts whose trips extended at most about 30 m from the natal nest.

Pre-raid activity with mass recruitment began on the average at 4.34 p.m. Several hundred *Polyergus* gathered outside the mother nest and began to mill around the entrance within a radius of about 1 m, contacting and stimulating each other to start a raid. The time devoted to this phase greatly varied in different raids, ranging from a minimum of 2 min to a maximum of 105 min, and lasted on the average about 22 min.

Generally the raid began during the maximum of circling activity, as the ants converged on a distinct compass direction and formed a close-packed outbound phalanx. The mean daylight time for raid onset was about 5.00 p.m., but raids began as early as 4.00 p.m. and as late as 6.00 p.m. A rank order correlation test showed a great tendency ($r = -0.582$, $p < 0.01$) for raids to begin earlier in the afternoon as the summer progressed (cf. Fig. 1)

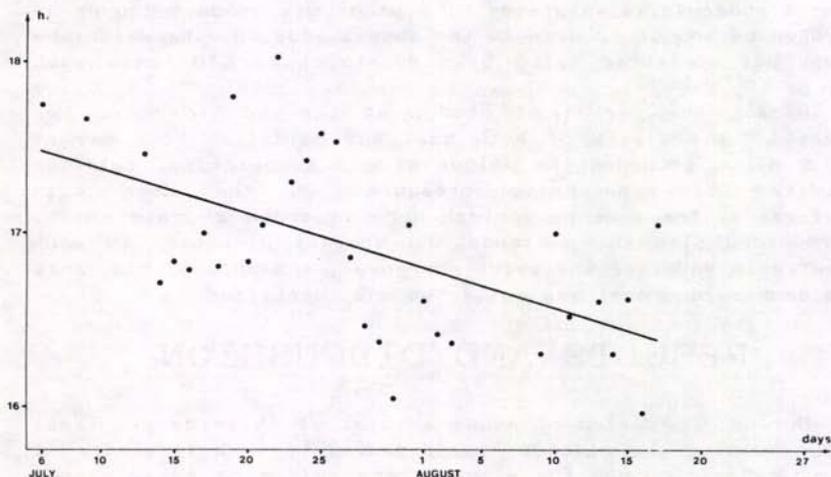


Fig. 1. Hours of raid onset correlated with the days of observation.

The column was sometimes longer than 10 m, wider than 40 cm at its head, and 20 cm at the middle. A salient particular of its organization was the presence of 1 or 2 scouts which seemed to lead the swarm. The conclusion that the raiding column proceeded with leaders contrasts with previous observations of Dobrzanska and Dobrzanski (1960) and Köhler (1966) in this species, whereas it perfectly agrees with the results of studies conducted in the American species of *Polyergus* by Kwait and Topoff (1984) and Topoff *et al.* (1987).

The mean number of workers participating in the raid was 1061. They advanced steadily at a mean speed of about 1.5 m/min along most of the outbound route, without disturbing other ants nests they passed, but sometimes stopping to search a *Formica* nest entrance.

As the raiding phalanx advanced across the terrain, many raiders moved from side to side. Moreover, many of them moved up and down the column, so that the composition of the swarm varied constantly.

Some alate and dealate queens were seen in the middle of the outbound column during 4 raids. None of them returned to the mixed natal nest with the raiding ants, one entered a colony of *Formica* and was not observed leaving it. This behaviour, described in this *Polyergus* species also by Forel (1874, cited by Emery, 1908) and by Emery (1908), is probably an excellent strategy to find and to invade a target colony of the host species, as suggested by Talbot (1968).

When a target colony of *Formica* was located, the penetration was almost immediate. Several raiders gathered in front of the entrance and began to move the little stones that blocked it and to dig the soil. This behavioural pattern of excavation, which allowed an easier mass-entrance, is peculiar to the raiding context, since in the mixed colonies the slave-makers left such labour to their slaves, as demonstrated by Sakagami and Hayashida in *P. samurai* (1962).

The raiding action of *P. rufescens* inside the target nest was so rapid that generally it took only few minutes to see the first raiders again above ground carrying the host loot. The low mean time spent on pillage seems to confirm that *Polyergus* workers, as other slave-makers (Regnier and Wilson, 1971), probably use pheromones that prevent the organization of defence by the residents and disperse the few defenders.

Worker pupae were captured preferentially, but big larvae and about a dozen of callow workers were carried away as well. In 3 raids, the raiders emerged from the target colony carrying mature adults of the host species. They were carried in pupal position into the parasite nest, but it was not possible to determine if they were killed by the residents or accepted and incorporated into the labour force of the dulotic colony. In

the latter case, this would be the first example of eudulosis (*sensu* Kutter, 1957) observed in the field.

Coming back home, the raiding column was more loosely organised and advanced at a mean speed of about 2 m/min, following exactly the same trail as the outbound trip. The differences between the speeds recorded during the trip to the target nest and the return to the mother nest are statistically significant ($p < 0.001$, 2-tailed Mann-Whitney 'U' test). This is probably due to the following of a chemical trail deposited during the outbound trip in addition to the use of optical cues, as demonstrated by Topoff *et al.* (1984) in *P. breviceps*. However, also a strong motivation to return home with the captured brood can be suggested.

On the average, *Polyergus* workers covered a distance of about 70 m per raid and the raid lasted about 50 min. At the dulotic nest, the raiders either dropped their booty at the nest entrance where it was picked up by the slaves, or carried it into the nest.

The above-ground activity of *P. rufescens* stopped immediately after they reached the mother nest, on the average at about 6.30 p.m.

Eleven (29%) raids ended in failure. Generally, a big puddle of water due to artificial or natural rain stopped the raiding column. The raiders fanned out and began circling as in their pre-raid activity at the dulotic nest. They dug around stones, in grass and leaves. If a *Formica* colony was not found, these searching movements lasted 5 to 10 min, then the raid was aborted and the ants returned to the mother nest.

During the remaining 27 (71%) raids, 10 colonies were attacked and sacked. According to Emery's rule (Emery, 1909), the raided colonies belonged to a species phylogenetically close to *P. rufescens*, namely *F. cunicularia*. On the contrary, the nests never attacked by the slave-makers, belonged to species less phylogenetically close to the raiders, as *Myrmica sabuleti*, *Lasius alienus*, *Lasius niger*, and *Tetramorium caespitum*.

Simple, compound and multiple raids were observed. Simple raids, with only 1 attack on a given day, were the most frequent. Compound raids, during which there were 2 attacks against the same host nest on the same day, occurred 4 times. In this case, after returning, many raiders continued to mill around and formed a second column that in a short time left the mixed colony again. Finally, a multiple raid occurred, during which 2 different host colonies were raided immediately one after the other.

At raid onset the sky was completely clear on 30 (94%) of the 32 days with raids, and only slightly cloudy on the other 2 (6%) days. Only on 2 (9%) of the 21 raid-free days was the sky

cloudless. This datum seems to support the hypothesis that also *P. rufescens* workers, like those of *P. breviceps* studied by Topoff *et al.* (1984), use the position of the sun and the polarized light, in addition to chemical cues, for scouting and orienting during raiding activity.

Unlike the values of relative humidity and atmospheric pressure, there was a statistically difference ($p < 0.001$, 2-tailed Mann-Whitney 'U' test) in the values of temperature recorded on days with (mean value 32.5 °C) and without (mean value 29.7 °C) raids.

Therefore, the absence of clouds and the temperature seem to be the most important weather conditions to influence raiding activity.

Certainly some aspects of the raiding behaviour of *P. rufescens* are not completely clear. Therefore, we intend to investigate some behavioural traits, and in particular the fate of the queens, the role of the scouts, the cues of orientation and the phenomenon of eudulosis.

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to give our sincere thanks to Mr. A. Bellini and Mr. D. Bellini for the kind hospitality in the area of study. Thanks are also due to Miss E. Balestrini for designing the figure included in the text. This research was supported by grants from M.U.R.S.T. (40% and 60%) and C.N.R.

REFERENCES

- CZECHOWSKI W., 1977. - Recruitment signals and raids in slave-maker ants. *Ann. Zool.*, 34, 1-26.
- DOBRZANSKA J., DOBRZANSKI J., 1960. - Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptère, Formicidae). *Insectes Soc.*, 7, 1-8.
- EMERY C., 1908. - Osservazioni ed esperimenti sulla formica amazzone. *Rend. sessioni R. Acad. Sci. Ist. Bologna*, 12, 49-62.
- EMERY C., 1909. - Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biol. Zbl.*, 29, 352-362.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. - *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- KÖHLER F., 1966. - Untersuchungen zur Orientierung der Raubzüge der Amazonameise *Polyergus rufescens* Latr. *Insectes Soc.*, 13, 305-310.
- KUTTER H., 1957. - Ein neue Form der Sklavengewinnung bei Ameisen. *Umschau*: 327-329.
- KWAIT E.C., TOPOFF H., 1984. - Raid organization and

- behavioural development in the slave-making ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Insectes Soc.*, 31, 361-374.
- REGNIER F.E., WILSON E.O., 1971. - Chemical communication and "propaganda" in slave-maker ants. *Science*, 172, 267-269.
- SAKAGAMI S.F., HAYASHIDA K., 1962. - Work efficiency in heterospecific ant groups composed of hosts and their labour parasites. *Anim. Behav.*, 10, 96-104.
- TALBOT M., 1968. - Flights of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche*, 75, 46-52.
- TOPOFF H., BODONI D., SHERMAN P., GOODLOE L., 1987. - The role of scouting in slave raids by *Polyergus breviceps* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 94, 261-270.
- TOPOFF H., LA MON B., GOODLOE L., GOLDSTEIN M., 1984. - Social and orientation behavior of *Polyergus breviceps* during slave-making raids. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15, 273-279.

ECOPHYSIOLOGIE DES COMPORTEMENTS DES DERMAPTERES EXISTENCE DE PHENOMENES SOCIAUX

Claude CAUSSANEL

*Laboratoire d'Entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle,
45 rue Buffon 75005 PARIS*

Résumé: Les Dermaptères ou perce-oreilles sont parmi les rares insectes dits solitaires à ne pas abandonner leurs œufs après la ponte. Les mères manifestent des soins à leurs œufs tout au long de leur développement embryonnaire. Elles sont ensuite des mères attentives pendant un temps plus ou moins long vis-à-vis de ces jeunes. Les insectes constituent également des groupes mixtes temporaires, parfois importants.

Des données écophysiologiques récentes montrent que les comportements des Dermaptères dépendent étroitement de divers facteurs écologiques, eux-mêmes réglant des équilibres physiologiques complexes. Ces comportements manifestent de remarquables flexibilités qui se traduisent par des variations physiologiques importantes. Ces phénomènes révèlent les avantages adaptatifs de ces modes de vie.

Ces résultats doivent être envisagés comparativement afin de préciser comment se sont installés ces comportements grégaires et familiaux au sein des Dermaptères, éclaircir la phylogénie de cet ordre d'insectes. Ces phénomènes subsociaux constituent-ils un véritable premier pas vers la vie sociale? Une hypothèse séduisante mais qui doit être étayée.

Mots-clés: *Dermaptères, écophysiologie, comportement maternel, comportement subsocial.*

Summary: *Ecophysiology of Dermaptera behaviors: existence of social phenomena.*

Dermaptera, or earwigs, are among the rare solitary insects that do not abandon their eggs after laying. During the entire embryonic stage, the eggs are taken care of by the female who also remains attentive to her young for some time after hatching. Furthermore, these insects can form temporary male-female groups, sometimes of considerable size.

Recent ecophysiological data show that these behaviors are highly dependant on ecological factors which in turn determine complex physiological balances. Showing a remarkable flexibility expressed through important physiological variations, these phenomena reveal the advantages of the dermapteran life-style.

A comparative approach to these results is necessary in order to clarify how these gregarious and family behaviors became established in the Dermaptera and to explain the phylogeny of this insect order. Do these subsocial phenomena constitute a real first step toward social life? is a captivating hypothesis, but one which must be corroborated.

Key-words: *Dermaptera, ecophysiology, maternal behavior, subsocial behavior.*

Les Dermaptères ou perce-oreilles, connus auprès du public pour les dangers que représenteraient leurs pinces abdominales ou cerques et la légende de leur habitude de pénétrer dans les oreilles, ont surtout intéressé les Naturalistes et les curieux par le comporte-

ment des femelles qui n'abandonnent pas leurs œufs après la ponte, mais les soignent jusqu'à leur éclosion. **Ces comportements de soins aux œufs constituent une originalité chez les insectes solitaires.** Diverses recherches sur ces insectes ont permis de constater que ces comportements sont communs à l'ensemble des espèces, que les soins se poursuivent jusqu'à l'achèvement du développement embryonnaire et se prolongent par des soins aux jeunes plus ou moins longs selon les espèces. **Diverses approches écophysiologiques ces dernières années ont apporté de nouvelles données expérimentales** qui éclairent la signification des **soins maternels** et du groupe familial chez les perce-oreilles en particulier chez une espèce géante des sables : *Labidura riparia*. Sur ce modèle, nous avons également tenté de mieux comprendre le sens des groupes temporaires qui se constituent entre adultes des deux sexes.

Les cycles reproducteurs réguliers du perce-oreille des sables.

Labidura riparia dans la nature comme au laboratoire doit, pour se reproduire dans des conditions optimales et continues, disposer à la fois de proies vivantes et variées et d'abris. A ces niveaux, les Forficules se rassemblent le jour, et dans certains de ces lieux calmes, obscurs, humides et chauds, ils s'isolent, pondent et soignent œufs et jeunes.

Les adultes vivent 4 à 6 mois à 27° c, 70% d'humidité relative et 16 heures d'éclaircissement par jour. Le développement embryonnaire se déroule dans ces conditions en 10 jours environ et les 5 stades larvaires se succèdent en 2 mois. Les insectes disposent de proies variées et abondantes : pupes de mouches, vers de farine, larves de grillons, de criquets, chenilles. Les femelles pondent 4 à 7 fois au cours de leur vie, tous les 20 jours, leurs activités alternent périodiquement entre des comportements prédateurs et sexuels qui durent une dizaine de jours et précèdent chaque ponte et des périodes à peu près de même durée où les femelles soignent leurs œufs puis leurs jeunes.

La vie subsociale des groupes mixtes et temporaires.

Avant chaque ponte, la femelle mène une vie active et compliquée souvent grégaire où se mêlent des comportements sexuels, prédateurs et des combats variés.

Le jour, mâles et femelles se tiennent pour la plupart en groupes sous divers abris: dans la nature sous des pierres, des morceaux de bois à demi-enfouis ou des souches. Ils demeurent là en amas, recherchant des contacts avec l'abri et les uns avec les autres, parfois immobiles, parfois agités. Les activités sexuelles et prédatrices sont assez fréquentes mais souvent incomplètes, confuses, difficiles à suivre.

La nuit, l'activité en surface s'intensifie près de la limite des eaux. Les perce-oreilles des sables chassent en surface de nombreuses proies, les poursuivent, les traquent, les perforent de leurs cerques, les dilacèrent de leurs mandibules, tuant beaucoup plus de victimes qu'ils n'en dévorent. Tueurs polyphages, ils consomment également larves et adultes d'insectes et de divers crustacés et myriapodes.

Mâles et femelles effectuent une **parade nuptiale** assez complexe avant de s'accoupler. Le mâle effectue d'abord une sorte de danse autour de la femelle, cerques dressés au dessus de l'abdomen, avant que cette dernière ne s'immobilise. De ces cerques, il frotte alors et tapote divers niveaux du corps de sa partenaire jusqu'à ce qu'elle adopte une posture d'acceptation d'accouplement.

Pendant cette période, les perce-oreilles supportent des **conditions écologiques très variables de type semi-désertique**. Ils se tiennent ou dans le sable superficiel très sec et très chaud ou, au contraire, à la limite des eaux dans un sol gorgé d'eau et frais. **Pendant ce temps d'activité prédatrice et sexuelle les ovaires se développent**, une centaine d'ovocytes accumulant du vitellus. La vitellogénèse se déroule de manière optimale en une dizaine de jours. Cette croissance dépend d'une **forte production d'hormone juvénile**, produite alors en quantité importante par le *corpus allatum*. Le fonctionnement de

cette glande endocrine est lui même activé par une **libération continue d'une neuro-hormone cérébrale** produite par certaines cellules neurosécrétrices de la *pars intercerebralis*.

Ces comportements sexuels et prédateurs présentent de nombreuses flexibilités en fonction des partenaires et des disponibilités en nourriture. Les conditions écologiques modulent largement la chronologie de ces périodes d'activité. Cette période de vie en groupe de *Labidura riparia* n'a pas tous les caractères d'une véritable vie sociale et ne peut être que qualifiée de subsociale.

La vie solitaire de la future mère, la ponte, les soins aux œufs et la vie familiale.

Trois ou quatre jours avant de pondre, les comportements de la femelle se modifient radicalement. Elle vivait en groupe, elle s'isole, fuit les mâles, cesse de s'alimenter. Elle recherche des conditions écologiques strictes, différentes de celles où elle vivait précédemment. Elle se met en quête d'un abri humide, chaud et calme. Fréquemment elle fuit le sable superficiel très sec vers le sable humide de la profondeur, se plaçant dans des conditions semi-cavernicoles. Elle construit activement une galerie, travaillant plusieurs heures durant; elle l'obstrue ensuite totalement de sable. Elle s'immobilise dans la chambre de ponte, espace clos, obscur, humide, à température voisine de 25°C, totalement coupée de l'extérieur. En élevage, privée de sable, elle s'installe sous le pondoir sous le dôme de coton compressé et très humide dans une boîte de Pétri. Pendant ce temps qui précède la ponte, l'équilibre physiologique de la femelle se modifie profondément; c'est la **fin de la vitellogénèse**. Progressivement, à la base des ovarioles, les ovocytes mûrs s'entourent d'un chorion rigide et brillant. Un peu plus tard, un à un, ces œufs chorionnés sont expulsés dans les oviductes latéraux, c'est la ponte ovulaire. Ces événements coïncident avec un **ralentissement sensible de la libération de certaines neurosécrétions cérébrales**, fuchsino-philes, de la *pars intercerebralis* se traduisant par une surcharge progressive de certaines cellules neurosécrétrices. Ces événements sont accompagnés d'un taux maximum d'ecdystéroïdes et d'une **augmentation du taux d'hormone juvénile gonadotrope**.

Les comportements de recherche de conditions favorables à la ponte, l'isolement et l'état physiologique de la femelle ici aussi varient beaucoup dans leurs détails et leurs durées. De très nombreux facteurs retardent souvent plus ou moins la réalisation de la ponte.

Au début de la ponte, les premiers œufs sont déposés toutes les demi-heures, puis toutes les 10 mm, puis vers la fin à nouveau plus lentement, chaque fois après de nombreuses contractions abdominales. Chaque œuf aussitôt expulsé est saisi par la mère, transporté sur l'ensemble de la ponte et longuement brossé. Simultanément au déroulement de la ponte, les équilibres physiologiques de l'insecte évoluent rapidement. L'expulsion des premiers œufs est synchrone d'une **nette libération d'une neurosécrétion**, fuchsino-phile, au niveau de la *pars intercerebralis*, d'un arrêt brutal du fonctionnement du *corpus allatum* qui diminue de volume s'aplatit et **cesse de produire l'hormone juvénile**. Elle coïncide également avec l'apparition de phénomènes de dégénérescence qui frappent tous les follicules en début de vitellogénèse.

Le déroulement complet de la ponte exige un maintien rigoureux des conditions du nid qui oblige à isoler les femelles et les pondoirs en élevage. Un éclaircissement brutal, une variation brusque de température, un choc, une manipulation brutale des insectes peuvent interrompre la ponte et provoquer l'oophagie. Alors, très vite, la pondeuse redevient active, sort du nid, agresse mâles ou femelles, reprend ses mœurs prédatrices et sa vie grégaire.

Quelques femelles se révèlent plus résistantes si les perturbations interviennent après le dépôt normal de plusieurs œufs, les pontes peuvent se poursuivre malgré un fort éclaircissement, un certain dessèchement, une augmentation de température. Ces cas exceptionnels nous ont permis de suivre et d'analyser la ponte et même de la filmer. Ils révèlent que ces

comportements rigides et fragiles présentent une certaine flexibilité qui permet la ponte malgré des circonstances défavorables.

Dans les périodes qui suivent chaque ponte, la mère mène une vie calme et solitaire pendant tout le développement de ses 60 à 90 œufs; elle demeure alors recluse dans son nid et à jeun. Ses activités se partagent entre la garde et les soins à sa ponte, des soins de toilette complexes et un repos mêlé à de petits remaniements du nid. Chaque type de comportement occupe environ un tiers de son temps et dure de 15 minutes à plus d'une heure. **Les comportements de soins aux œufs** sont en fait assez complexes associant des **brossages des œufs** avec les lacinias maxillaires et des rotations et le soutien de ces œufs par les palpes maxillaires et labiaux, mais aussi des brossages avec les tarses antérieurs, des **retournements et brassages de l'ensemble de la ponte**, des **déplacements**, des tris, des **transports** d'un point à un autre du nid, à la recherche d'un endroit plus adéquat. **Les soins de toilette par les pièces buccales** concernent principalement les antennes, article par article, et les tarses, eux aussi très méticuleusement. Ils consistent également en des grattages soignés des yeux, de la tête, des cerques, des pattes et de toutes les parties du corps, dans des postures parfois acrobatiques. Pendant les temps de repos, la mère demeure souvent immobile près de ses œufs ou allongée sur ses œufs, coupant son repos par de brèves activités de creusement du sable, de tassement des parois du nid ou de dégagement d'un nouvel espace. Pendant cette période, la mère demeure dans des **conditions écologiques** remarquablement **stables de type cavernicole**, à une température proche de 25°C, une très forte humidité relative et une obscurité complète et permanente. Pendant cette période de soins aux œufs, **les ovaires demeurent de petite taille**. Ce "repos ovarien" se caractérise par une dégénérescence systématique de tous les follicules qui atteignent la taille critique où ils entrent en vitellogénèse. Ce phénomène est induit par un **ralentissement de la production d'hormone juvénile** par le *corpus allatum*, lui-même provoqué par un **ralentissement de la libération de certaines neurosécrétions cérébrales de la pars intercerebralis** qui s'accumulent progressivement dans certaines cellules neurosécrétrices et dans leurs axones. Pendant toute cette période, on constate cependant la **libération continue mais faible d'un certain type de neurosécrétion** au niveau des parois de l'aorte. Cette période correspond également à une nette **réduction du métabolisme général** de l'insecte se traduisant en particulier par une sensible diminution de la consommation en oxygène.

Ces comportements maternels pendant le développement embryonnaire des œufs manifestent un certain nombre de **flexibilités** concernant la persistance de l'isolement, le jeûne, l'état et le nombre des œufs, les conditions écologiques du nid et l'état physiologique de la mère.

L'introduction expérimentale dans le nid ou le pondoir d'un mâle, d'une autre femelle ou de proies déclenche les attaques de la mère qui assaille, poursuit et chasse l'intrus. Ce type de manifestation provoque un stress chez l'insecte qui, s'il est violent ou renouvelé plusieurs fois, entraîne l'oophagie, l'abandon définitif du nid et la reprise anticipée de la vitellogénèse.

La présence d'une deuxième mère et de sa ponte sous le même pondoir conduit souvent également à des combats et à l'annexion des deux pontes par la même femelle, l'autre abandonnant le nid. Si les combats sont violents les œufs peuvent être tous dévorés et les nids délaissés par les insectes.

La rupture expérimentale du jeûne, qui persiste normalement pendant toute la durée des soins aux œufs, a pu être obtenue. Nous avons pour cela utilisé l'agressivité de la mère vis-à-vis des proies placées dans son nid. En introduisant avec précaution une proie blessée, par exemple un jeune grillon, on déclenche la prédation de la femelle sans qu'elle interrompe ses soins aux œufs mais on provoque un début de vitellogénèse sans vidange apparente des neurosécrétions fuchsino-philes de la *pars intercerebralis*. Le même type d'alimentation, renouvelé plusieurs fois sur une mère, provoque en général l'oophagie, une vidange des neurosécrétions cérébrales et une reprise plus rapide de la vitellogénèse.

L'addition d'œufs surnuméraires à la ponte d'une mère augmente la durée de ses soins aux œufs d'autant plus que le nombre d'œufs ajoutés est élevé. L'apport d'œufs récemment pondus à une ponte proche de l'éclosion, ou sa substitution pure et simple à cette dernière, prolonge la durée totale des soins maternels, on peut ainsi parvenir à plus de 25 jours consécutifs soit plus du double de la normale. Cet allongement est accompagné du maintien du jeûne, de l'isolement complet et des ralentissements physiologiques régulièrement associés à cette phase comportementale. **Des leurrex variés** mimant les vrais œufs sont, eux aussi, acceptés et soignés, mais temporairement, et d'autant plus longuement qu'ils se rapprochent de près de leurs modèles. Dans la plupart des cas, ils sont ensuite décelés comme des faux, triés, mis à part puis abandonnés, sauf pour des leurrex "parfaits", de texture très proche des œufs naturels, obtenus par moulage avec un plastique qui eux sont adoptés totalement par la mère et soignés jusqu'à 50 jours consécutifs.

Une ponte placée dans une enveloppe transparente mais étanche dans le nid d'une mère, la laisse indifférente. Mais cette dernière s'acharne pour la récupérer si la ponte est offerte enfermée dans un filet de soie, perméable mais trop résistant pour être déchiré. La femelle parvient à accéder aux œufs s'ils lui sont apportés dans un emballage de papier perméable mais plus fragile, l'enveloppe est alors dilacérée avec les mandibules, les œufs saisis, transportés et soignés avec les autres. **Le retrait prématuré de la ponte** entraîne l'abandon rapide du nid, la reprise de la prédation, des accouplements et d'une nouvelle vitellogénèse de façon anticipée.

Le facteur qui attire la mère vers ses œufs, outre leur forme et leur texture qui maintiennent ses soins, paraît être une **substance lipodique produite par des glandes exocrines verruqueuses présentes sur les oviductes latéraux, substance déposée lors de la ponte et sans doute périodiquement au cours des soins**. Cette sécrétion serait le signal chimique qui pourrait aussi induire le fonctionnement ralenti du *corpus allatum*, les dégénérescences folliculaires et le repos ovarien, provoquant en outre la libération ralentie de certaines neurosécrétions cérébrales et l'accumulation d'autres au niveau de la *pars intercerebralis*.

Des variations des conditions écologiques du nid conditionnent les soins aux œufs et leur durée. Un abaissement même momentané de l'humidité, une inondation, une légère modification de la température, une ouverture, un éclaircissement ou un effondrement du nid, provoquent un léger allongement ou un raccourcissement du développement embryonnaire et des soins, et assez fréquemment entraînent la recherche active par la femelle de conditions plus favorables, l'amenant à transporter la ponte dans un endroit plus humide ou plus sec, ou même à bâtir un nouveau nid. **Un assèchement, une élévation de 5 à 10°C**, surtout s'ils sont rapides, **un éclaircissement violent**, parfois même un **simple choc**, une maladresse de manipulation peuvent déclencher l'oophagie et son cortège habituel de conséquences comportementales et physiologiques.

Enfin, des modifications expérimentales des équilibres physiologiques de la femelle peuvent affecter l'expression des comportements de soins aux œufs. **Des mères privées de *pars intercerebralis* par microcautérisation** pendant les soins, non seulement ne soignent plus leurs œufs mais les dévorent très rapidement. **Au contraire des mères privées de *corpus allatum*** par une ablation élective microchirurgicale reprennent et poursuivent leurs activités de soins et même peuvent les prolonger longuement si on leur procure régulièrement des œufs récemment pondus. Ces femelles allatectomisées, ici encore conservent une surcharge en neurosécrétion fuchsino-phile au niveau de la *pars intercerebralis*. Enfin, cas particulièrement intéressant, **des femelles ovariectomisées** présentent, dans certaines conditions, **un instinct maternel vis-à-vis des œufs**. Après un délai post opératoire de deux mois, des femelles opérées jeunes, après avoir manifesté des activités de grattage, cessent progressivement de capturer des proies, fuient les mâles et cherchent à s'isoler sous des abris calmes humides et chauds. Si on fournit alors des œufs à ces opérées elles les soignent comme une femelle normale. Ces ovariectomisées peuvent même poursuivre ces soins très longuement si on leur apporte régulièrement des nouvelles pontes sans interruption jusqu'à leur mort. Ici encore certaines cellules neurosécrétrices de la *pars intercerebralis* présentent

une surcharge importante en neurosécrétion fuchsinophile. La zone neuroendocrine cérébrale de la *pars intercerebralis* paraît bien le lieu principal où se règlent et se modulent les soins maternels.

Pendant toute la durée des soins, les comportements maternels s'entremêlent et ils peuvent varier de durée selon les circonstances et les conditions. Cette remarquable flexibilité des comportements est accompagnée d'une non moins remarquable flexibilité des mécanismes physiologiques en particulier ovariens qui convergent pour finalement assurer au mieux la conservation et le développement des œufs et permettre la survie et la réussite de l'espèce.

Les éclosions interviennent généralement la nuit et s'échelonnent sur 12 à 24 heures. La mère ne paraît pas intervenir directement dans la rupture du chorion qui entourait le jeune, mais elle dévore fréquemment cette enveloppe. Au fur et à mesure des naissances, la mère veille de plus en plus étroitement sur la nichée, allant chercher et saisissant délicatement de ces pièces buccales chaque jeune qui s'éloigne trop dans le nid. Les jeunes eux-mêmes se tiennent en groupe cohérent, entrant souvent en contact les uns avec les autres par les antennes ou les pièces buccales. Ils dévorent également les chorions et à la moindre alerte se regroupent rapidement auprès de la mère, se réfugiant sous son abdomen, à l'occasion grimant sur elle, se tenant souvent près de ses pièces buccales peut être pour d'éventuels échanges trophiques.

Au bout de 3 ou 4 jours de cette vie familiale dans le nid clos, la mère dégage la galerie d'accès au sable, sort du nid, capture à nouveau des proies. Elle les dévore en partie, en ramène à sa nichée, régurgite de la nourriture prédigérée à ses jeunes. Un ou deux jours plus tard, alors que les jeunes approchent de la première mue, les comportements du groupe familial se modifient rapidement et profondément. La femelle abandonne de plus en plus fréquemment le nid et sa nichée, son activité prédatrice s'intensifie, bientôt elle ne revient plus. Du côté des jeunes le grégarisme disparaît, la groupe se dissocie, les larves quittent le nid, se dispersent assez rapidement et les frères paraissent même s'éviter, se fuir, cherchant un abri avec des conditions favorables pour muer.

La mère retrouve totalement ses instincts prédateur et sexuel. En élevage, si elle trouve alors des œufs, elle les dévore rapidement et il peut en advenir de même de ses propres derniers œufs et même de ses propres jeunes.

Pendant cette phase familiale, la physiologie de la mère évolue, les ovaires de la mère entrent lentement en vitellogénèse. Simultanément, au niveau de l'ensemble des dix ovarioles, de nouveaux follicules n'entrent plus en dégénérescence, ils accumulent des réserves sous forme de vitellogénines spécifiques. Cette reprise est induite par une reprise de la production d'hormone juvénile par le *corpus allatum*, une augmentation du taux des ecdystéroïdes et d'une augmentation progressive de la libération de neurosécrétions fuchsinophiles au niveau de la *pars intercerebralis*. Cette période de vie familiale est, comme celle de la ponte, une période où les comportements sont fragiles et peuvent changer rapidement sous l'influence de nombreuses perturbations. Cette réalité nous oblige en élevage à séparer rapidement les jeunes de leur mère.

Un assèchement du nid, une élévation de température, un choc malencontreux peuvent déclencher le cannibalisme de la mère comme lors des soins aux œufs mais de façon encore plus imprévisible.

En conclusion, le modèle étudié, *Labidura riparia* révèle un caractère subsocial qui s'exprime par son grégarisme imaginal, ses soins maternels aux œufs et par l'épisode bref et fragile de sa vie familiale. Les groupes d'adultes labiles, fluctuants, journalièrement remaniés, agités, constituent des associations qui favorisent les rencontres des femelles avec de nombreux partenaires et la rencontre avec des proies variées, événe-

ments qui assurent les conditions optimales au déroulement des vitellogénèses. Les soins maternels permettent la conservation et le développement optimal des œufs et la vie familiale, même brève, favorise la survie des jeunes. Ces caractéristiques comportementales paraissent communes, avec des variations en particulier au niveau de la durée de la vie familiale, chez l'ensemble des espèces de cet ordre malheureusement encore trop mal connues.

Activités sexuelle et prédatrice et soins maternels manifestent de nombreuses flexibilités qui permettent que se réalise au mieux la reproduction de l'espèce. Au contraire, **les pontes et la vie familiale constituent des moments fragiles de haut risque pour le devenir des œufs ou des jeunes**. La réussite de l'espèce dans son milieu paraît dépendre de sa capacité à trouver sur place: d'une part des proies variées et nombreuses et des partenaires et d'autre part un abri calme, chaud et humide. Les femelles recherchent activement et efficacement, avec opportunisme, ces besoins impératifs et contradictoires. Ces capacités adaptatives comportementales expliquent sans doute la large réussite de l'espèce dans le sol et dans de nombreux habitats très divers dans le monde entier.

Les flexibilités comportementales constatées sont associées à des mécanismes physiologiques très complexes et eux aussi très souples, très malléables en particulier dans leur chronologie. Le fonctionnement ovarien peut se mettre "au repos", arrêtant momentanément toute vitellogénèse pour traverser les moments difficiles du plein été ou de l'hiver. Ces ralentissements interviennent régulièrement pendant les soins aux œufs, ils sont provoqués par une diminution du taux d'hormone juvénile produite par le *corpus allatum*. Ils constituent au plan physiologique une sorte de pseudo-allatectomie naturelle accompagnée d'une castration fonctionnelle et d'un ralentissement métabolique général, qui rappelle les phénomènes intervenant dans la diapause.

En fait, les ovaires des femelles soignant leurs œufs peuvent présenter une certaine croissance et, plus étonnant, des femelles privées d'ovaires manifestent des comportements éventuels à des œufs qui leurs sont présentés. L'expression des soins aux œufs de la mère paraît strictement associée à un certain fonctionnement ralenti de la *pars intercerebralis* qui se manifeste par une accumulation importante et progressive de neurosécrétion fuchsino-phile au niveau de certaines cellules neurosécrétrices et sans doute par la libération lente mais constante d'un certain type de neurosécrétion. Ce fonctionnement présente une relative autonomie par rapport à celui qui contrôle la production d'hormone gonadotrope et la vitellogénèse. Un ensemble de résultats expérimentaux nouveaux et encore non publiés confirme aujourd'hui cette hypothèse.

Ces contrôles neuroendocrines stricts et indépendants des comportements maternels pourraient présenter des variations selon les espèces qui expliqueraient les durées très variables des soins aux jeunes constatées chez les différentes espèces de Dermaptères. Ils seraient à la base du prolongement de la vie familiale constaté chez *Forficula auricularia* et de façon extrême chez *Anechura bipunctata* chez lequel la femelle présente une véritable castration ovarienne associée à des soins envers les jeunes se poursuivant jusqu'à la mort de la mère (VANCASSEL & FORASTÉ 1980). Il serait intéressant maintenant d'approfondir ces recherches comparatives de biologie sur les perce-oreilles encore malheureusement trop mal connus, surtout au niveau des formes tropicales. Il conviendrait également d'effectuer des recherches avec les mêmes méthodes écophysiologiques sur d'autres groupes d'insectes présentant des soins maternels ou parentaux parfois très différenciés comme par exemple chez les Coléoptères du groupe des Bousiers ou certaines Punaises. De telles recherches permettraient de préciser les modalités qui règlent ces comportements, de mieux comprendre leurs modes d'installation et d'apporter des données sur la phylogénie de ces groupes.

Pour les Dermaptères, **soins maternels et grégairisme constituent-ils une tentative vers la vie sociale**, un premier pas à l'origine d'organisations aussi élaborées que les sociétés de termites, de fourmis, d'abeilles ? Nous n'avons que peu d'arguments pour étayer cette hypothèse. Les soins maternels aux œufs ne représentent-ils qu'une étape entre l'oviparité et l'ovoviviparité et viviparité ? (il existe, en effet, quelques perce-oreilles

ovovivipares et même une espèce ectoparasite vivipare à affinités imprécises mais proches). Des hypothèses séduisantes que des recherches à développer devraient nous permettre de préciser.

RÉFÉRENCES

- CAUSSANEL, Cl., BREUZET, M., KARLINKY, A., ARNAULT, C. & OLIVIER, A., 1990. - Soins maternels et cycles ovariens d'un perce-oreille. Film 16 mm, couleur, 20 mn. Réalisateurs J.M. Baufle, J. Mira, SFRS et Muséum.
- CAUSSANEL, Cl., 1975. - Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insecte, Dermaptères) et leurs contrôles neuroendocrines. *Thèse Doct. es. Sc. nat.*, Université Paris VI, 127 p.
- VANCASSEL, M. & FORASTÉ, M., 1980. - Importance des contacts entre la femelle et les larves chez quelques Dermaptères. *Biol. Behav.*, **5**, 269-280.

LA FONCTION DU GROUPE FAMILIAL CHEZ *FORFICULA AURICULARIA*

Z. B. LIU, M. VANCASSEL

*Laboratoire d'Ethologie, (URA CNRS 373), Université de Rennes,
Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France.*

Résumé : Chez *F. auricularia* les soins de la femelle sont nécessaires au développement des oeufs, cependant la valeur sélective des rapports que la femelle entretient avec ses larves à partir de l'éclosion est loin d'être aussi claire. Nos résultats préliminaires montrent l'éventualité d'un nourrissage des larves par la femelle et l'effet de la seule présence de la femelle sur la survie des larves.

Mots clés : *Comportement parental. Fonction biologique. Dermaptera.*

Summary : The function of the family group in *Forficula auricularia* (L.)

In *F. auricularia* parental care is necessary for the development of eggs. However, so far the selective value of the contacts a female has with her larvae after they have hatched is not clear. Our preliminary experiments indicate that a female probably feeds her larvae and that the mere presence of a female influences larval survival.

Key words: *Parental behavior. Biological fonction. Dermaptera.*

INTRODUCTION

Chez *F. auricularia*, comme chez tous les Dermaptères, la femelle manifeste un comportement parental très particulier (Fulton 1924, Weyrauch 1929, Lamb 1975, Vancassel et Foraste 1980).

On y reconnaît :

- la phase de soins des oeufs, de la ponte à l'éclosion, pendant laquelle la femelle, en jeûne complet, reste avec ses oeufs dans un terrier clos.
- la phase "familiale" où la femelle demeure avec ses jeunes larves, dans le même terrier maintenu généralement ouvert. Sa durée, variable d'une population à l'autre, est toujours supérieure au premier stade larvaire.

A la différence d'un simple gréganisme, cette deuxième phase est marquée par des comportements particuliers : contacts buccaux, observables au terrier, entre femelle et larves et entre larves; pendant cette période, à chaque phase d'activité nocturne, la femelle et une partie des larves fourragent hors du nid qu'elles réintègrent avant le jour.

Si la fonction biologique du comportement de soins des oeufs est connue (anti-microorganismes notamment) (Buxton et Madge, 1974), la valeur de survie de la phase "familiale" est mal établie et seule la fonction anti-prédatrice de la femelle a jusqu'ici été évoquée (Fulton, 1924). Les contacts buccaux observés entre les individus du groupe, leur

variation en durée et en fréquence selon les conditions alimentaires, les sorties nocturnes régulières de la femelle opposées à celles, irrégulières, des larves suggèrent pourtant des questions précises :

- Des échanges de nourriture existent-ils au sein du groupe ?
- Ces échanges et/ou la présence de la femelle ont-ils un effet sur la survie des larves ?

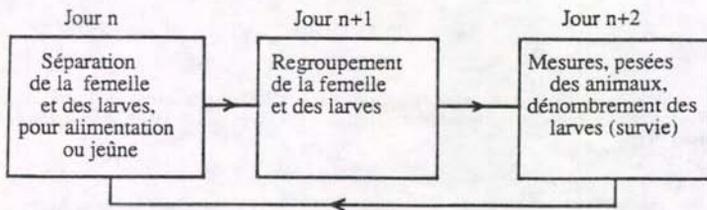
MATERIEL ET METHODE

Quatre situations sont étudiées simultanément selon que la femelle et / ou ses larves sont maintenues en jeûne ou nourries à partir de l'éclosion :

	Femelles en jeûne	Femelles alimentées
Larves en jeûne	lot 1	lot 2
Larves nourries	lot 3	lot 4

A ces quatre lots s'ajoute un cinquième où la femelle et les larves, maintenues en jeûne, sont complètement séparées dès l'éclosion.

La constitution de ces lots et leur suivi impliquent la répétition du protocole suivant :



Pour chaque situation 13 familles, où le nombre des larves est standardisé à 40 individus, sont suivies depuis l'éclosion et pendant 23 jours. L'expérience est menée à la température de 15°C avec une photopériode de 17 heures de jour et 7 heures de nuit. Les individus sont maintenus en boîte de pétri dont le fond est tapissé de papier filtre. Chaque boîte reçoit en outre un tampon d'ouate humide et un abri de papier. Pour minimiser la coprophagie, papier et tampons d'ouate sont renouvelés chaque jour.

Pour définir la forme de l'évolution pondérale des animaux ainsi que celle de la survie larvaire, les mesures sont effectuées tous les 3 jours.

Les données obtenues le dernier jour sont comparées dans les paires de lots suivants :

Lots 1 et 2 : les larves de ces deux lots sont toutes maintenues en jeûne, mais seules les larves du lot 2 peuvent recevoir de la nourriture par l'intermédiaire des femelles.

Lots 1 et 3 : ici les femelles sont toutes en jeûne, mais les femelles du lot 3 peuvent recevoir de la nourriture par l'intermédiaire des larves.

Lots 1 et 5 : aucune nourriture n'est en jeu, mais l'effet de la seule présence de la femelle sur la survie larvaire peut être apprécié.

Lots 2 et 5 : ici l'effet "présence de la femelle" est apprécié lorsque celle-ci est nourrie.

RESULTATS

Comparaison des lots 1 et 2 : les larves du lot 2 sont, comme attendu, plus lourdes que celles du lot 1 (Figure 1).

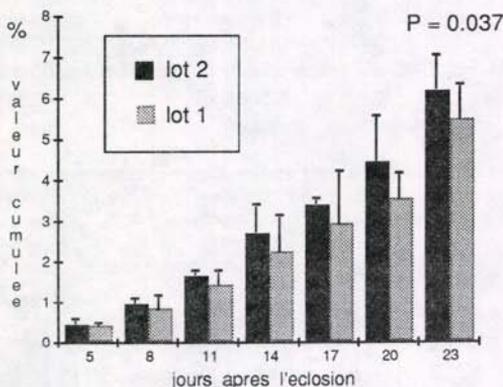


Fig.1 – Evolution pondérale des larves des lots 2 et 1.
– The evolution in weight of larvae in group 2 and group 1.

Ce résultat est conforme à l'hypothèse d'un nourrissage par la femelle. La survie larvaire du lot 2 est aussi toujours meilleure mais jamais significativement différente de celle du lot 1.

Comparaison des lots 1 et 3 : ici, c'est le poids des femelles qui retient l'attention. Toutes les femelles maintenues en jeûne perdent du poids pendant l'expérience mais celles qui peuvent recevoir de la nourriture par les larves devraient en perdre moins. Les écarts entre les 2 groupes de femelles ne sont jamais statistiquement significatifs, mais il reste que les femelles du lot 1 perdent, contrairement à ce qui est attendu, moins de poids que les autres (Figure 2).

Ceci peut être interprété au vu de la survie larvaire très différente de ces 2 lots. En effet 77% des larves en jeûne (lot 1) meurent avant la fin de l'expérience contre 15% des larves nourries (lot 3). Or, si les femelles n'attaquent jamais les larves vivantes, elles peuvent s'alimenter sur leurs cadavres (on ne retrouve en effet presque aucun cadavre dans le lot 1 !); cette nécrophagie par les femelles du lot 1 peut, à la fois, expliquer leur perte de poids plus faible et masquer un nourrissage faible des femelles du lot 3 par leurs larves.

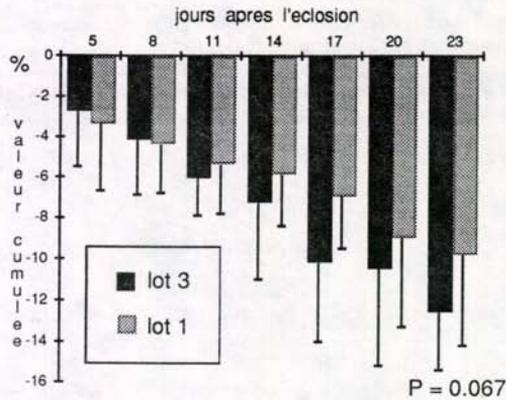


Fig.2 – Evolution pondérale des femelles des lots 3 et 1.
 – The evolution in weight of females in group 3 and group 1.

Dans la **comparaison du lot 1 et 5** on n'attend et on n'observe aucun effet sur le poids des larves puisque les femelles en contact avec elles (lot 1) ne sont pas nourries. La survie larvaire par contre peut être améliorée par la présence de la femelle (Figure 3).

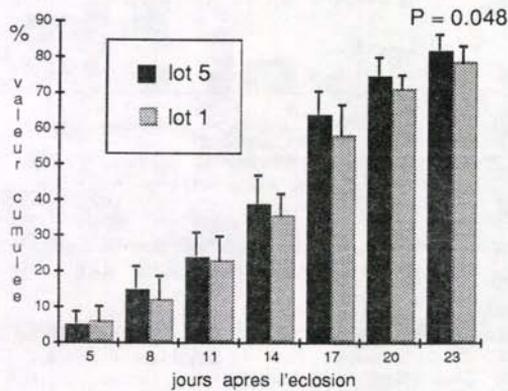


Fig.3 – Mortalité des larves des lots 5 et 1.
 – The larval mortality in group 5 and group 1.

Cette meilleur survie des larves en contact avec des femelles à jeun vérifie, simultanément, que les femelles ne montrent aucun cannibalisme vis à vis des larves .

Enfin, la **comparaison des lots 2 et 5** permet de retrouver l'effet du nourrissage des larves par la femelle (Figure 4) associé cette fois à une meilleure survie larvaire (Figure 5).

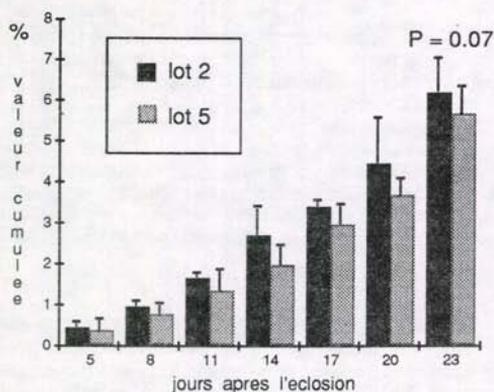


Fig.4 – Evolution pondérale des larves des lots 2 et 5.
– The evolution in weight of larvae in group 2 and group 5.

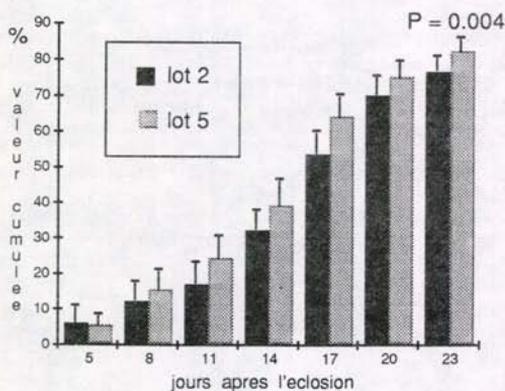


Fig.5 – Mortalité des larves des lots 2 et 5.
– The larval mortality in group 5 and group 1.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'évolution pondérale des femelles du lot 1, plus faible qu'attendu en raison de leur nécrophagie empêche de conclure sur un éventuel nourrissage de la femelle par les larves (lot 3). Par contre, tous les autres résultats soutiennent l'hypothèse d'un effet positif de la présence des femelles sur la survie larvaire. Une composante de cet effet est sans doute l'apport de nourriture.

Sans contredire la fonction anti-prédatrice du groupe familial, ces observations établissent la valeur sélective de cette phase du comportement maternel et de ses caractéristiques les plus spectaculaires que sont les contacts buccaux.

Ces résultats préliminaires sont d'autant plus encourageants qu'ils ont été obtenus dans les conditions les moins favorables : tout d'abord la population choisie pour cette expérience (Rennes) est une de celles où le groupement familial est, spontanément, le plus bref : dislocation au cours du deuxième stade larvaire. On peut penser que les sorties nocturnes assez nombreuses, sinon systématiques, des larves de cette population leur permettent d'acquérir une partie importante de leur alimentation sans participation de la femelle.

Ensuite, et surtout, le protocole choisi amène à nourrir les animaux un jour sur trois seulement. Ceci explique la très faible survie des larves qui reçoivent leur nourriture par l'intermédiaire des femelles. Maintenant qu'il est établi que l'évolution pondérale des animaux et la survie larvaire évoluent régulièrement et progressivement avec le temps (Figure 1 à 5), il n'est plus nécessaire de maintenir une mesure régulière de ces paramètres. Le passage à une expérimentation semblable où les femelles seraient nourries tous les 2 jours, ou plus, devrait permettre une démonstration à la fois plus convaincante et plus proche de la réalité de la fonction de cette phase terminale du cycle reproducteur de *F. auricularia*.

REFERENCES

- Buxton, J.H. and Madge, D.S. (1974). Artificial incubation of eggs of the common earwig, *Forficula auricularia* (L.). Entomol. mont. Mag. 110, 55-57.
- Fulton, B.B. (1924). Some habits of Earwigs. Ann. Ent. Soc. Am. 17, 357-367.
- Lamb, R.J. (1975). Effects of dispersion, travel and environmental heterogeneity on populations of the earwigs *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae). Can. J. Zool. 53, 1855-1867.
- Lamb, R.J. (1976). Parental behavior in the Dermaptera with special reference to *Forficula auricularia*. Can. Entomol. 108, 609-619.
- Vancassel, M., and Forasté, M. (1980). Importance des contacts entre la femelle et les larves chez quelques Dermaptères. Biol. Behav. 5, 269-280.
- Weyrauch, W.K. (1929). Experimentelle Analyse der Brutpflege der Ohrwürmes *Forficula auricularia* L. Biol. Zentralbl., 49, 553-558.

ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LES FOURMIS DU MAROC : PROJET D'UNE FAUNE

Henri CAGNIANT¹ & Xavier ESPADALER²

¹Laboratoire de Bioécologie des Insectes, Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cédex-France et ²Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona-Espagne.

Résumé: La myrmécofaune marocaine s'élève à environ 320 espèces, les genres les plus diversifiés étant *Leptothorax*, *Camponotus*, *Messor*, et *Aphanogaster*; ce dernier a particulièrement été étudié du point de vue taxinomique, biogéographique et biosystématique. Un projet de faune est présenté.

Mots-clés: *Faunistique, Fourmis, Maroc.*

Abstract: Present state of the knowledge of the Ants of Morocco: Project of a Fauna.

The Moroccan myrmecofauna comes to about 320 species; the most variegated genera are *Leptothorax*, *Camponotus*, *Messor*, and *Aphanogaster*; this latter has been extensively studied in matter of taxonomy, biogeography and biosystematics. A Fauna project is presented.

Key words: *Faunistics, Ants, Morocco*

INTRODUCTION

Par sa situation privilégiée face à l'Atlantique et son ancienneté géologique, par sa richesse floristique et faunistique et la relative conservation de ses paysages naturels, le Maroc constitue un terrain de recherche du plus haut intérêt.

L'étude de la myrmécofaune marocaine était la suite logique de nos recherches en Algérie. L'essentiel des travaux dataient d'avant 1939; on pouvait donc présager d'intéressantes observations taxinomiques et biogéographiques dans un pays "neuf", occupant une situation charnière entre l'Europe et le Maghreb (E.O. Wilson, in lit.).

RESULTATS ET DISCUSSION

Une prospection de la myrmécofaune marocaine a été entreprise à partir de 1981, par des missions annuelles sur le terrain, permettant la récolte d'un très important matériel (dont de nombreuses colonies ramenées vivantes pour étude au laboratoire). La plupart des régions naturelles ont été parcourues (Sahara exclu). Ces recherches confirment la richesse et la diversité de la myrmécofaune marocaine qui se monte, dans l'état actuel des investigations, à environ 320 espèces, dont une trentaine sont "nouvelles pour la Science". Le taux d'endémisme est élevé (environ 50% contre 20% en Algérie); le Haut Atlas (c'est également le cas du point de vue botanique) s'avère la région la plus favorisée. Plusieurs espèces sont des parasites sociaux (*Epimyrma*, *Chalepoxenus*, *Plagiolepis*).

L'étude du genre *Aphaenogaster* nous a particulièrement retenu: trois espèces et deux "variétés" seulement étaient connues du Maroc; nos recherches permettent de porter ce chiffre à une vingtaine. Par suite de la structure compartimentée du pays, les processus de spéciation en relation avec l'isolement géographique des populations deviennent évidents. En outre, le phénomène est facilité par le confinement des populations par suite du **faible pouvoir de dispersion** des reproducteurs dans certains genres comme *Aphaenogaster* où les reines sont souvent brachyptères voire aptères (cas d'*A. baronii*) et les mâles mauvais voliers. La fondation des nouvelles colonies s'opère uniquement par bouturage ce qui n'autorise pas une large dispersion dans un pays au relief accentué et où les habitats favorables sont très fragmentés par les actions anthropiques (surpâturage, érosion).

Dans le cas d'*A. curiosa*, qui peuple le Haut Atlas de Marrakech, on peut ainsi distinguer deux groupes de populations ayant valeur de sous-espèces au sens de Mayr, à côté de la forme typique; chacune habite une zone séparée des autres par des massifs montagneux élevés ou des régions arides où l'espèce ne peut subsister. Chaque forme se singularise par des particularités biométriques (mises en évidence par des analyses multivariées) ou de coloration ainsi que de menues différences au niveau des genitalia des mâles. Les partenaires sexuels sont acceptés entre les trois formes; ils sont au contraire écartés et tués si l'on teste vis-à-vis de l'espèce-sœur, *A. prædo* (que l'on rencontre plus à l'ouest, en direction d'Agadir) (Cagniant, accepté). *Aphaenogaster sicardi* n. sp. dérive manifestement par sa morphologie de *A. senilis* au "sens large". Cette dernière, que l'on trouve dans le midi de la France, en Espagne, en Sardaigne, aux Baléares et jusqu'aux Açores et aux Canaries, est aussi présente au Maroc, depuis la côte jusqu'aux Atlas. Ces diverses populations marocaines représentent probablement plusieurs taxons, dont le statut est à l'étude. *Aphaenogaster sicardi* constitue une bonne espèce car elle s'est trouvée isolée dans la Cédraie du Bou Iblane, à l'extrémité du Moyen Atlas oriental. Elle se distingue de *senilis* s. l. principalement par la morphologie des mâles, les reines et les ouvrières ne pouvant se différencier que par l'analyse biométrique. Elle semble bien avoir acquis l'isolement reproductif: les mâles de *senilis* sont tués si on les présente à des colonies expérimentales de quelques ouvrières et d'une reine essaimante de *sicardi* et réciproquement; les mâles conspécifiques sont admis dans le nid et peuvent féconder la jeune reine (Cagniant, accepté).

Le genre *Leptothorax* (avec plus de 50 espèces), offre également de nombreux sujets de recherche biosystématique, en particulier dans le "groupe *lauræ*" où plusieurs formes ne diffèrent apparemment que par la pilosité, mais d'une manière constante et géographiquement cohérente. Les *Messor* et les *Camponotus* (au moins 25 espèces chacun) sont aussi très diversifiés.

L'étude des **isolats relictuels** fournit un autre thème d'investigations; l'exemple du Jbel El Keist, au nord de Tafraoute dans l'Anti Atlas est particulièrement parlant: cette chênaie (*Quercus rotundifolia*) qui ne doit guère dépasser une superficie de 2 ou 3 hectares est située à plus de 2000 m, sur une crête dénichetée et a livré un *Camponotus* nouveau (apparenté à *C. cruentatus*), ainsi qu'un *Aphaenogaster* et un *Leptothorax* originaux. L'exploration d'autres stations de ce type (mais d'accès très difficile, ce qui a sans doute permis leur maintien) présente un intérêt biogéographique évident.

CONCLUSION

La diversité de sa faune nous amène à considérer le Maroc comme le **foyer d'origine** de sous-genres entiers ou d'importants groupes d'espèces. Nous espérons ainsi mieux comprendre les **relations biogéographiques et évolutives** entre ce pays et le reste du Maghreb d'une part, la Péninsule Ibérique de l'autre. La conclusion de tous ces travaux doit aboutir à la publication d'une faune des Fourmis du Maroc avec clés dichotomiques et listes d'espèces caractéristiques pour les principaux types de milieux.

PUBLICATIONS CONCERNANT LA FAUNE MAROCAINE

- BUSCHINGER A., CAGNIANT H., ERHARDT W. & HEINZE J., 1988. - *Chalepoxenus brunneus*, a workerless "degenerate slave-maker" ant. *Psyche*, **95**, 253-268.
- BUSCHINGER A., CAGNIANT H. & JESSEN K., 1990. - The life history of *Epimyrma algeriana*, a slave-making ant with facultative polygyny. *Zool. Beiträge*, **33**, 23-49.
- CAGNIANT H., 1982. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Aphænogaster dejeani* n. sp. *Nouv. Revue Ent.*, **12**, 281-286.
- CAGNIANT H., 1983. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Chalepoxenus tramieri* n. sp. *Nouv. Revue Ent.*, **13**, 319-322.
- CAGNIANT H., 1984. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Aphænogaster espadaleri* n. sp. *Nouv. Revue Ent.*, **14**, 387-395.
- CAGNIANT H., 1985a. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: Etude des *Camponotus* du groupe *cruentatus* au Maroc. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **121**, 77-84.
- CAGNIANT H., 1985b. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Chalepoxenus brunneus* n. sp. et notes biologiques. *Nouv. Revue Ent.*, **15**, 141-146.
- CAGNIANT H., 1986a. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: Description des sexués et compléments à la définition de l'espèce *Aphænogaster theryi* Santschi 1923. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **122**, 139-143.
- CAGNIANT H., 1986b. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Aphænogaster nadigi* Santschi bona species (n. status). *EOS*, **62**, 31-43.
- CAGNIANT H., 1986c. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Camponotus vagus* ssp. *ifranensis* n. ssp. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **91**, 117-124.
- CAGNIANT H., 1986d. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Leptothorax personatus* n. sp. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **91**, 243-250.
- CAGNIANT H., 1987. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: Nouvelle description et compléments à la définition de l'espèce *Aphænogaster prædo* Emery 1908. Problèmes posés par le groupe "prædo". *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **123**, 159-165.
- CAGNIANT H., 1988a. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: Description des trois castes d'*Aphænogaster wilsoni* n. sp. (H. F. M.). *Nouv. Revue Ent.*, **5**, 49-56.
- CAGNIANT H., 1988b. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: Description des trois castes d'*Aphænogaster torossiani* n. sp. et notes biologiques. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **92**, 241-250.
- CAGNIANT H., 1988c. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Aphænogaster baronii* n. sp. et notes biologiques. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **124**, 43-50.
- CAGNIANT H., 1989a. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: Description des trois castes d'*Aphænogaster weulerssæ* n. sp.; notes biologiques et écologiques; étude comparée de trois populations. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **94**, 113-126.
- CAGNIANT H., 1989b. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Aphænogaster gemella* au Maroc: Nouvelle description d'*Aphænogaster gemella* ssp. *marocana* Forel (n. status) de la région de Tanger. Problèmes biogéographiques soulevés par l'espèce *A. gemella* (Roger) (Hym., Form., Myrm.). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **125**, 47-54.
- CAGNIANT H., 1990. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Aphænogaster atlantis* Santschi, bona species (n. status). (Description des trois castes, notes biologiques et écologiques, répartition et études des différentes populations). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4e ser., **12**, sect. A(1), 123-133.
- CAGNIANT H. - Contribution à la connaissance des Fourmis marocaines: *Aphænogaster sicardi* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4e ser., accepté.
- CAGNIANT H. - Contribution to the knowledge of moroccan ants: Revision of the species *Aphænogaster curiosa* Santschi (n. status) (H.F.M.). *J. Afr. Zool.*, accepté.

- CAGNIANT H. - Populations and geographical variations of *Aphænogaster wilsoni*, Cagniant, 1988 (Hym., Form., Myrm.). *J. Afr. Zool.*, accepté.
- CAGNIANT H. - Etude des populations marocaines de la superespèce *Camponotus cruentatus*: Mise en évidence d'une espèce nouvelle du Maroc, *Camponotus obscuriventris* (Hym., Form.), soumis.
- CAGNIANT H., ESPADALER X. & COLOMBEL P. - Contribution à l'étude des *Aphænogaster* du Bassin méditerranéen occidental et du Maroc. Analyse multivariée de quelques populations d'*Aphænogaster* (suprasp. *senilis*) *senilis*. *Vie & Milieu*, accepté.
- ESPADALER X. & CAGNIANT H., 1987. - Description du mâle de *Proformica theryi* Santschi. *Nouv. Revue Ent.*, 4, 133-138.

LA PREDATION CHEZ *PLECTROCTENA MINOR* (FORMICIDÆ: PONERINÆ)

DEJEAN A.* & SUZZONI J.P.**

* *Laboratoire d'Ethologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F 93430 Villetaneuse.*

** *Laboratoire d'Entomologie (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier,
31062 Toulouse Cédex, France.*

Résumé: Le genre *Plectroctena* est caractérisé par des gynes et des ouvrières pourvues de mandibules hypertrophiées adaptées à la saisie de leurs proies principales : les Iules.

Ces mandibules présentent un dispositif particulier leur permettant de se croiser brusquement en émettant un claquement caractéristique parfaitement audible. Utilisé contre un ennemi, ou éventuellement une proie, ce mouvement des mandibules se traduit par un choc puissant.

Chez cette espèce, lors de la fondation, la jeune reine sort pour chasser et ramène principalement des Termites et des Isopodes. Dans les sociétés plus âgées, les ouvrières pourvoyeuses capturent des proies plus variées. Dans ce régime, les Iules tiennent une grande part.

Une étude éthologique des séquences comportementales au cours de la capture a été entreprise chez la reine et l'ouvrière. Elle met en évidence chez les ouvrières, un recrutement de congénères par piste chimique dans le cas d'un transport de grosses proies.

Mots-clés: *séquences comportementales, régime alimentaire, capture, recrutement.*

Title: Predation in *Plectroctena minor* (Formicidæ, Ponerinæ)

Summary: The genus *Plectroctena* is characterized by gynes and workers equipped with hypertrophied mandibles adapted to the seizure of their principal prey: the Julid millipedes.

These mandibles present a peculiar apparatus which permits them to cross suddenly with a characteristic snap. Against an enemy or eventually a prey, this movement of the mandibles creates a forceful shock.

In the incipient societies, the young queen goes out to hunt and capture mainly Isopods and Termites, while in older societies, the hunting workers capture a wider and more diverse range of prey among which Julids are the most frequent.

An ethological study of the behavioural sequences of the acts during the capture of the different prey by the founding queen and the hunting workers has been undertaken. It enables to put in evidence, in the case of the workers, a recruitment of nestmates by the mean of chemical trails, for the transport of large prey.

Key-words: *behavioral sequences, diet, capture, recruitment.*

INTRODUCTION

Dans la sous-famille des Ponerinæ, le genre *Plectroctena* appartient à la tribu des Ponerini. BOLTON (1974) signale que les ouvrières ont une activité de chasse souterraine et que leur alimentation est principalement constituée de Myriapodes. Elles se nourrissent aussi de Coléoptères, Termites et divers Insectes à corps mou. Les Iules constituent leur proie principale, les plus grosses sont ramenées au nid par un groupe d'ouvrières alors que le comportement de chasse est individuel. Cette observation suppose l'existence d'un recrutement de congénères (FLETCHER 1973; LEVIEUX 1977).

Par ailleurs, la forme très spéciale des mandibules mérite une étude détaillée qui peut être mise en relation avec la capture de proies à corps cylindrique, c'est le cas des Iules.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été effectué à partir de 11 sociétés récoltées dans la région de Yaoundé (Cameroun). Cinq ont un effectif supérieur à 70 ouvrières et 6 sont des fondations dont une digyne. Les sociétés sont installées dans des tubes à essai (22 x 2 cm) pourvus d'un abreuvoir débouchant dans une aire de chasse (45 x 35 x 5 cm) recouverte par une vitre.

Les sociétés sont approvisionnées à satiété 4 à 5 fois par semaine sauf la veille et l'avant-veille des observations. Pour ces dernières, les proies sont introduites une à une dans l'aire de chasse. L'observation se fait à l'oeil nu car fourmis et proies sont de grande taille. L'étude des séquences d'actes durant la capture des proies reprend le protocole défini par DEJEAN (1988 b). Il consiste à remplir des fiches sur lesquelles figure la séquence la plus complète. La durée totale des captures et éventuellement de la piqûre sont notées.

Huit catégories de proies de taille croissante ont été utilisées : ouvriers de *Cubitermes* sp. (5 à 7 mm), Isopodes (10 à 12 mm), larves de Tenebrionidæ (20 à 35 mm), Iules (30 à 35 mm), Grillons amputés de leurs pattes postérieures (20 à 25 mm), grands ouvriers (8 à 9 mm), petits soldats (9 à 10 mm) et enfin grands soldats (17 à 18 mm) de *Macrotermes bellicosus*.

Pour les traitements statistiques nous avons effectué principalement des tests de χ^2 . Pour les faibles valeurs des échantillons nous utilisons le χ^2 corrigé par Yates ($\chi^2 c$). Dans les comparaisons de 2 lots (comparaison de pourcentages) où la ddl = 1, pour les fortes valeurs du χ^2 on utilise $\sqrt{\chi^2} = \epsilon$, ce qui permet d'utiliser les tables de ϵ pour les faibles valeurs de probabilité.

RESULTATS

I. - CAPTURE DES PROIES PAR LES OUVRIERES

La séquence la plus complète comprend les phases suivantes: détection, localisation, approche, palpation antennaire, choc des mandibules, saisie, piqûre, recrutement et enfin transport (Fig. 1). L'étude comparative permet de dégager les points suivants :

- La détection des petites proies (Isopodes, ouvriers de Termites) se fait au contact (95 à 100% des cas). Les proies plus volumineuses sont le plus souvent détectées à distance (20 % des cas pour les larves de *Tenebrio*, 56 % pour les Grillons, 74 % pour les Iules). La spécificité de la proie intervient aussi car les petits et les grands soldats de *Macrotermes bellicosus* sont détectés à distance, respectivement dans 68 et 82 % des cas (Tableau I).

- La localisation se traduit par une modification de la posture de la fourmi (principalement des antennes) suivie d'un changement de la sinuosité et de la vitesse de déplacement et parfois de l'ouverture des mandibules. Cette phase permet à l'observateur d'en déduire qu'il y a eu préalablement détection (DEJEAN, 1988 a). La distance de localisation (apex des antennes - proie) varie de 3 à 6 mm. Selon les cas, les antennes peuvent être coudées (les apex portés en avant se rapprochent mais restent bien séparés, les mandibules sont ouvertes) ou être repliées, hors de portée de la proie (les mandibules restent fermées). Toutefois face aux Iules, il peut y avoir repliement des antennes et ouverture des mandibules (Tableau II).

- Quel que soit le type de détection, l'approche est suivie d'une palpation antennaire brève (de 1 à 4 secondes). Lors d'une détection au contact, l'ouvrière replie immédiatement ses antennes. Face aux soldats de *Macrotermes bellicosus*, détectés à distance, la palpation antennaire n'a pas lieu ou rarement, il y a un comportement d'évitement.

- Le croisement des mandibules est un comportement particulier. L'ouvrière, antennes pliées et apex près du sol, avance lentement mandibules fermées. Quand celles-ci viennent au contact de la proie, elles se croisent brusquement en un "clic" audible. Ce phénomène correspond au "snapping" décrit chez les soldats de *Termites* et de *Capritermes* (DELIGNE *et al.* 1981) et chez une autre Ponerinæ, *Mystrium camillæ* (MOFFETT 1986). Il est possible grâce à la morphologie des mandibules (courbure et forme de l'apex) et au condyle articulaire qui permet leur croisement alors que les muscles adducteurs sont en tension. Le "snapping" semble être lié à la spécificité de la proie plutôt qu'à sa taille. Par exemple, face à un soldat de *Macrotermes*, la Fourmi l'utilise tout le temps, mais avec les Iules, pourtant de grande taille, elle ne l'utilise que dans 1,8 % des cas.

proie détECTION	ouvrier de Cubitermes	Macrotermes bellicosus			Isopode	Tenebrio	Iule	Grillon
		ouvrier	soldat petit	grand				
à distance (nb. de cas)	6/100	6/40	34/50	41/50	0/100	5/25	80/108	17/30
%	6	15	68	82	0	20	66,7	56,7
"antennes repliées" (nb de cas)	0	4/6	29/34	38/41	-	2/5	31/80	16/17
%	0	66,7	85,3	92,7	-	40	38,8	94,1

Tableau I. - Comparaison des taux de détection à distance (par opposition à la détection au contact) et de la position des antennes chez les ouvrières de *P. minor* en présence de différentes proies. Les grosses proies (Iule, Grillon) sont perçues à distance dans une proportion voisine de celle des petits soldats de *M. bellicosus* qui représentent un danger pour l'ouvrière. De même, la posture "antennes repliées" est utilisée face aux soldats de *M. bellicosus* et aux Grillons.

Table I. - Comparison of the detection rate at a distance (by opposition to the contact detection) and of the antennal position of the workers of *P. minor* in front of different kinds of prey. The large prey (Julid, Cricket) are perceived at a distance in a proportion near that of *M. bellicosus* small soldiers' which represent a danger for the ant. So the position "refolded antennae" is found in a large proportion for the workers in front of *M. bellicosus* soldiers and Crickets.

- Les Isopodes sont toujours saisis dorsalement. Par contre la saisie des Iules est variable: dorsale (54,6 % des cas), latérale (36,1 %) ou ventrale (9,2 % quand le Iule dans un mouvement défensif soulève une partie de son corps). Une prise au hasard donnerait 1/3 de saisies dorsales et 2/3 de saisies latérales. La saisie dorsale est donc préférée ($\chi^2 = 5,33 > 5,32$; $P < 10^{-7}$). Les Iules sont saisis par le 1/4 antérieur du corps dans 50,9 % des cas, entre le 1/4 antérieur et le milieu du corps dans 38,9 % des cas et par la moitié postérieure dans seulement 10 % des cas. La différence par rapport à une saisie aléatoire est très hautement significative ($\chi^2 = 7,6 > 6,1$; $P < 10^{-9}$). Ainsi les Iules sont saisis plutôt par la partie antérieure du corps et dorsalement. Avec les autres proies, la saisie dépend de la taille. Les petites à moyennes (Termites de toutes castes) sont saisies de préférence par le thorax alors que les grosses le sont par l'abdomen ou un appendice (Tableau II).

- Avec les petites proies (ouvriers de Termites, Isopodes) bien maîtrisées par la saisie, la piqûre est facultative. Souvent, le croisement des mandibules entaille la proie sans toutefois la sectionner. Les proies plus grosses sont toujours piquées. Le gaster se recourbe pour placer l'aiguillon à proximité de la région saisie par les mandibules. Ainsi, les Termites sont piqués de préférence sur la face ventrale du thorax, les Grillons sur l'abdomen ou dans la zone d'attache de l'appendice saisi, les Isopodes et les Iules toujours sur la face ventrale. La durée de la piqûre est très variable, de quelques secondes pour les ouvriers de Termites à 16 minutes pour les soldats; chez les Isopodes, elle ne dépasse jamais 2 minutes. Dans le cas des Iules, la durée de la piqûre dépend de la région saisie, elle cesse quand la proie s'immobilise. La paralysie intervient d'autant plus rapidement que la saisie et donc la piqûre, sont portées plus près de la tête (Tableau III).

- Une petite proie est transportée par une seule ouvrière alors que l'on observe un recrutement pour les grosses proies. Une fois paralysée, la proie est abandonnée par l'ouvrière. Celle-ci revient au nid et dépose une piste chimique en laissant traîner son gaster sur le sol. La piste est alors suivie par 2 à 5 congénères qui se déplacent l'une derrière l'autre. Ce résultat est en

accord avec les observations de FLETCHER (1973) sur *P. mandibularis*.

saisie proie		tête	thorax	abdomen	appendice	Nb. de cas
		Cubitermes		5	83,5	11,4
Macrotermes	ouvrier	2,9	79,4	7,6	0	34
	petit soldat	0	89,6	10,3	0	29
	grand soldat	0	84	16	0	25
Grillon		0	0	43,3	56,7	30

Tableau II. - Région de la proie saisie par l'ouvrière de *P. minor* lorsque le corps n'est pas cylindrique. Les résultats sont donnés en pourcentage.

Table II. - Part of the body caught by the worker of *P. minor* when the body is not cylindrical. The results are given in percentage.

saisie piqûre	1/4 antérieur	entre 1/4 antér. et moitié du corps	moitié postérieure
	durée moyenne	15 mn 48 s	19 mn 35 s
test de la médiane	$\chi^2_c = 6,04 > 5,41$ $P < 0,02$		$\chi^2_c = 3,847 > 3,841$ $P < 0,05$
	$\chi^2_c = 6,98 > 6,35 ; P < 0,01$		

Tableau III. - Relation entre la durée de la piqûre et la zone piquée. Cette dernière est en rapport avec la région saisie. La proie est paralysée d'autant plus rapidement que la piqûre est portée plus en avant du corps.

Table III. - Relation between the duration of the sting and the stinged part of the body. This last one is related with the body part caught. The prey is paralyzed all the more rapidly as the sting is raised in a forepart of the body.

- Le succès de la capture est de 100 % lorsque la proie est un Iule et de 90 % lorsqu'il s'agit d'un Isopode. La différence est très hautement significative ($\chi^2 = 4,92 > 4,89; P < 10^{-6}$). Les Isopodes, les ouvriers de Termites et, dans une plus grande proportion, les soldats de Termites et les Grillons peuvent s'échapper après détection ou palpation. Dans ce dernier cas, il est fréquent que la Fourmi ne fasse rien pour tenter de rattraper sa proie.

II. - UTILISATION DU CROISEMENT DES MANDIBULES

Nous avons testé le comportement des ouvrières face à 6 types de proies dans deux

situations: soit dans un rayon de moins de 5 cm, soit à plus de 25 cm de l'entrée du nid. Les résultats (Tableau IV) montrent que pour les ouvriers de *Cubitermes*, les Isopodes, les *Tenebrio*, les Iules et les Grillons, le croisement des mandibules est plus fréquent à proximité qu'à distance de l'entrée du nid. Les différences sont très hautement significatives. Face aux grands soldats de *Macrotermes* ce comportement est utilisé à 100 % dans les deux situations.

position par rapport à l'entrée du nid proie	moins de 5 cm		plus de 25 cm		statistiques
	nb de cas	%	nb de cas	%	
ouvrier <i>Cubitermes</i>	30	53,3	100	8	$\epsilon = 5,6 > 5,3; P < 10^{-7}$
Isopode	32	28,1	100	0	$\epsilon = 5,4 > 5,3; P < 10^{-7}$
larve de <i>Tenebrio</i>	30	90	25	28	$\epsilon = 4,7 > 4,4; P < 10^{-5}$
Iule	31	32,2	108	1,8	$\epsilon = 5,3 > 4,8; P < 10^{-4}$
Grillon	33	90,9	30	46,7	$\chi^2 = 14,5 > 10,8; P < 0,001$
gd soldat <i>Macrotermes</i>	35	100	42 *	100	id

* Note: Dans 8 autres cas, le soldat s'échappe et évite le "snapping". L'ouvrière reste alors sur place pendant 30 s à 1 mn avant de reprendre son déplacement.

Tableau IV. - Utilisation du "snapping" (croisement des mandibules) par l'ouvrière. Elle est fonction de la nature de la proie et de l'éloignement du nid.

Table IV. - Utilization of the snapping (crossing of the mandibles) by the worker. It depends on the prey and the distance from the nest.

III. - MISE EN EVIDENCE D'UNE PREFERENCE ALIMENTAIRE ENTRE REINE FONDATRICE ET OUVRIERES.

Pour chaque expérience, un échantillon des 5 types de proies est placé sur l'aire de chasse. Le contrôle des captures est effectué une demi-heure plus tard (Tableau V).

Les ouvrières chassent de préférence les Iules et les Isopodes, puis les ouvriers de *Cubitermes*. Les reines ne chassent pratiquement que les Isopodes et les *Cubitermes*. Afin de comprendre pourquoi les reines ne chassent pas les Iules, une expérience complémentaire a été réalisée. Le choix est limité à deux types de proies seulement: des Isopodes de 10 à 12 mm comme précédemment et des Iules plus petits (22 à 25 mm). Sur 30 essais, on a 26 captures d'Isopodes et 12 de Iules. La différence est significative ($\chi^2 = 4,4 > 3,8; P < 0,05$). Cette expérience montre que les reines capturent aussi des Iules mais à condition qu'ils soient de petite taille.

Utilisation de la piqure

Les reines, dans le cas des ouvriers de *Cubitermes* et des Isopodes, piquent plus systématiquement que les ouvrières. Ainsi face aux *Cubitermes*, on a 65,8 % de piqures par les ouvrières contre 84 % par les reines (respectivement 79 et 50 observations; $\chi^2 = 5,1 > 3,8; P < 0,05$); de même avec les Isopodes, on a 91 % contre 100 % (50 observations dans chaque cas; $\chi^2 = 3,81 \# 3,84; P \# 0,05$).

proie caste	ouvrier de Cubitermes	Isopode	larve de Tenebrio	Iule	Grillon	Nbre de captures
ouvrière	16,5	32,2	10,7	38,8	1,6	121
reine	24,2	74,2	1,3	0	0	66
test χ^2	1,6 < 3,8 NS	5,4 > 5,3 $P < 10^{-7}$	4,5 > 3,8 $P < 0,05$	5,7 > 5,3 $P < 10^{-7}$	0,4 NS	

Tableau V. - Proies capturées par les ouvrières chasseuses ou les reines fondatrices de *P. minor* dans 52 expériences de choix entre 5 types de proies. Les résultats sont donnés en pourcentage. Table V. - Prey captured by the hunting workers or the founding queens of *P. minor* in 52 tests with a choice between 5 kinds of prey. The results are given in percentage.

DISCUSSION & CONCLUSION

Nos résultats confirment que chez *Plectroctena minor*, les Iules constituent la proie principale des ouvrières. Ces Iules peuvent être abondants dans certains milieux, bien que de façon générale dans les écosystèmes forestiers tropicaux, ce soient plutôt les Termites et les Fourmis qui dominent au niveau de la litière (DEJEAN *et al.* 1986). La prédation des Iules est peu aisée du fait de leur protection par des anneaux sclérifiés très résistants. Lors de la saisie, les mandibules de *P. minor* glissent et se bloquent entre deux anneaux, les écartant légèrement. Le croisement des mandibules leur permet de s'ajuster à la taille de la proie. Au delà d'un certain diamètre, les anneaux deviennent insaisissables par un effet de "noyau d'olive". La posture de piqure avec le recourbement du gastre, plaçant l'aiguillon ventralement au niveau de l'écartement des anneaux (réalisé par les mandibules refermées) vient compléter l'adaptation morphologique et comportementale. Il en est de même pour la saisie avec la préférence d'une prise dorsale, au niveau du 1/4 antérieur de la proie, comportement qui améliore l'efficacité de la piqure.

D'autres Ponerinae capturent aussi des Iules. Il s'agit de *Myopias julivora* (WILSON 1959, WILLEY & BROWN 1983) et de *Paltothyreus tarsatus* (DEJEAN 1988 b).

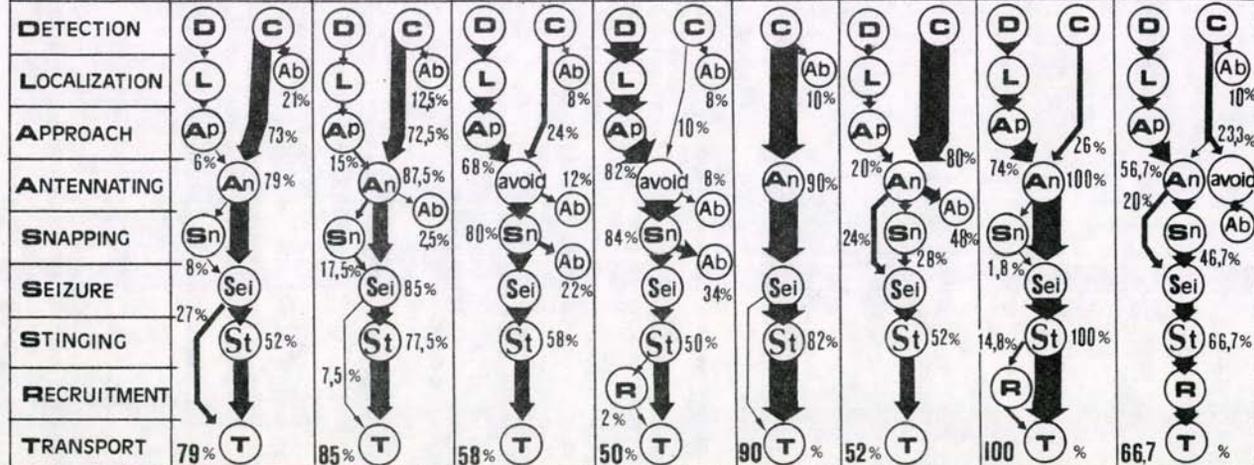
A propos du snapping, on peut remarquer que la forme des mandibules et des condyles montre une certaine convergence avec celle de *Mystridium camillei* qui appartient aux Amblyoponini, tribu plus primitive que celle des Ponerini (MOFFETT 1986). Dans les deux cas, ce comportement a un rôle défensif, plus particulièrement près de l'entrée du nid ou face à des Arthropodes "dangereux" rencontrés pendant la chasse.

Enfin la différence dans le choix des proies entre reines fondatrices et ouvrières chasseuses est inattendue. Les reines capturent beaucoup plus d'Isopodes que de Iules alors que pour les ouvrières les proportions s'inversent.

Figure 1: Diagramme des séquences d'actes pendant la capture de proies par les ouvrières de *P. minor*. Taille des proies: ouvrier de *Cubitermes*: 5 à 7 mm; *Macrotermes*, ouvrier: 8 à 9 mm; petit soldat: 9 à 10 mm; grand soldat, 17 à 18 mm; Isopode: 10 à 12 mm; larve de *Tenebrio*: 20 à 25 mm; Iule: 30 à 35 mm; Grillon: 20 à 25 mm. Légende: Ab = abandon de la proie; C = contact.

Figure 1: Diagram of the sequential analysis of the capture of different kinds of preys by the workers of *P. minor*. Size of the prey: worker of *Cubitermes*: 5 to 7 mm; *Macrotermes*, worker: 8 to 9 mm; small soldier: 9 to 10 mm; large soldier: 17 to 18 mm; Isopod: 10 to 12 mm; *Tenebrio* larva: 20 to 25 mm; Julid: 30 to 35 mm; Cricket: 20 to 25 mm. Legend: Ab = prey neglect; C = contact.

	workers of Cubitermes	Macrotermes workers	bellicosus small soldiers	bellicosus large soldiers	isopoda	Tenebrio larva	iulidae	Gryllidae
DETECTION	D	D	D	D	C	D	D	D
LOCALIZATION	L	L	L	L	Ab	L	L	L
APPROACH	AP	AP	AP	AP	Ab	AP	AP	AP
ANTENNATING	An	An	avoid	avoid	An	An	An	An
SNAPPING	Sn	Sn	Sn	Sn	Ab	Sn	Sn	Sn
SEIZURE	Sei	Sei	Sei	Sei	Ab	Sei	Sei	Sei
STINGING	St	St	St	St	Ab	St	St	St
RECRUITMENT				R			R	
TRANSPORT	T	T	T	T	T	T	T	T
N ^o of cases	100	40	50	50	100	25	108	30



REFERENCES

- BOLTON (B.), 1974. - A revision of the Ponerine ant genus *Plectroctena* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, 30, 311-338.
- DEJEAN (A.), 1988 a. - Prey capture by *Camponotus maculatus* (Formicidae-Formicinae). *Biol. Behav.*, 13, 97-115.
- DEJEAN (A.), 1988 b. - La prédation chez *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae-Ponerinae). *Actes Coll. Ins. sociaux*, 4, 156-164.
- DEJEAN (A.), MASENS (D.), KANIKA (K.), NSUDI (M.) & GUNUMINA (R.), 1986. - Les termites et les fourmis, animaux dominants de la faune du sol de plusieurs formations forestières et herbeuses du Zaïre. *Actes Coll. Ins. sociaux*, 3, 273-283.
- DELIGNE (J.), QUENNEDY (A.) & BLUM (M.S.), 1981. - The enemies and defense mechanisms of Termites. In Hermann H.R. Ed.: Social Insects, vol. II, *Academic Press*, London, 1-76.
- FLETCHER (D.J.C.), 1973. - "Army ant" behaviour in the Ponerinae : a re-assessment. *Proc. 7th intern. Congr. IUSSI*, London, 116-121.
- LEVIEUX (J.), 1977. - La nutrition des fourmis tropicales. V. - Eléments de synthèse. Les modes d'exploitation de la biocénose. *Ins. sociaux*, 24, 235-260.
- MOFFETT (M.W.), 1986. - Mandibles that snap: notes on the ant *Mystridium camillae* Emery. *Biotropica*, 18, 361-362.
- WILLEY (R.B.) & BROWN (W.L.), 1983. - New species of the ant genus *Myopias* (Hymenoptera : Formicidae : Ponerinae). *Psyche*, 90, 249-285.
- WILSON (E.O.), 1959. - Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forest. *Ecology*, 40, 437-447.

RECHERCHE DE NOURRITURE ET RECRUTEMENT CHEZ LE TERMITE AFRICAIN NASUTITERMES LUJAE (WASMANN)

N. MARCEL - P. LEFEUVE - C. BORDEREAU

Université de Bourgogne - Laboratoire de Zoologie - UA CNRS 674 - 6 Bd Gabriel - 21000 Dijon - France

Résumé : Chez les termites, les ouvriers s'occupent des "tâches domestiques" et en particulier de la récolte de nourriture, alors que les soldats sont uniquement chargés de la défense et de la protection de la colonie.

Cependant Traniello (1981) attribue une fonction nouvelle aux soldats de termites en montrant que ceux de *Nasutitermes costalis* sont les premiers à explorer une nouvelle aire de récolte et qu'ils recrutent ensuite les ouvriers vers la source de nourriture. Nos résultats obtenus chez *Nasutitermes lujae* montrent que ce rôle n'est pas généralisable à tous les *Nasutitermitinae*. Nos expériences montrent que le premier individu atteignant une source de nourriture est toujours un soldat, mais que cette caste n'est pas indispensable lors de l'exploration ni du recrutement des ouvriers. Les ouvriers sont capables de trouver seuls de la nourriture, aussi rapidement qu'en présence de soldats. Le recrutement et l'orientation sont uniquement dus à la phéromone de piste déposée par les individus sur le substrat lors de leur recherche, et en empêchant le retour au nid des soldats revenant du bois, l'exploitation de la source de nourriture n'est pas ralentie.

Mots clés : termites - recherche de nourriture - polyéthisme - phéromone de piste.

Summary : Foraging and recruitment in the african termite *Nasutitermes lujae* (Wasmann).- In termite societies, workers do "house keeping", and in particular foraging, while soldiers only defend and protect colony.

However, Traniello (1981) has allocated a new function to termite's soldiers and has shown that the soldiers of *Nasutitermes costalis* were the first individuals to explore a new foraging area and recruit after the workers to the food source. Our results, obtained with *Nasutitermes lujae*, show that this role cannot be generalized to all the *Nasutitermitinae*. Our experiments show that soldiers always reached first the food, however this caste is not essential at the time of exploration or recruitment of workers. Workers are capable of finding food alone as rapidly as in presence of soldiers. Recruitment and orientation are only due to the trail pheromone laid during their research on the substratum by individuals. When soldiers were prevented from coming back to the nest the exploitation of the food source was not slowed down.

Key words : termites - foraging - polyethism - trail pheromone.

INTRODUCTION

Pour les espèces de termites qui ne vivent pas au sein même du bois ou de l'humus dont ils se nourrissent, la récolte de nourriture implique la sortie du nid. Les individus récoltants doivent alors pouvoir s'orienter, explorer des zones inconnues à la recherche de nouvelles sources de nourriture, recruter des congénères et aussi se protéger contre d'éventuels prédateurs.

Chez les termites où polymorphisme et polyéthisme sont très marqués, il est classiquement admis que les ouvriers récoltent et distribuent la nourriture. Les soldats, quant à eux, morphologiquement et fonctionnellement très spécialisés, jusqu'à devenir totalement dépendants des ouvriers pour leur alimentation, sont considérés comme ayant un rôle exclusivement défensif.

Cependant quelques auteurs (Stuart 1969 - Bodot 1969 - Traniello et Buscher 1985) ont attribué aux soldats de termites un rôle d'éclaireurs lors de l'exploration en particulier, Traniello (1981) considère qu'ils ont un rôle capital dans les stratégies de récolte. Ce seraient eux, chez *Nasutitermes costalis* qui rechercheraient seuls les nouvelles sources de nourriture et qui recruteraient ensuite les ouvriers, restés au nid.

Pour leurs déplacements, soldats et ouvriers de termites utilisent un marquage chimique. Depuis la découverte des phéromones de piste des termites par Stuart (1961) et Lüscher et Müller (1960), de nombreux travaux ont été réalisés à ce sujet. Pourtant, très peu de ces phéromones semblent être identifiées avec certitude, et de nombreux problèmes subsistent quant aux modalités de leur émission, de leur détection et même de leur action. Il n'est pas encore clairement établi, par exemple, que ces phéromones possèdent en plus de leur pouvoir d'orientation celui de recruter des congénères (Oloo et Leuthold 1979 - Traniello 1982).

Nous avons étudié au laboratoire le comportement de recherche de nourriture chez *Nasutitermes lujae*, en nous attachant plus particulièrement à préciser le rôle respectif des ouvriers et des soldats, ainsi que les modalités d'orientation et de recrutement.

MATERIEL ET METHODES

N. lujae est une espèce de forêt tropicale humide qui construit un nid subsphérique en carton stercoral. Situé à quelques mètres de hauteur, il est relié au sol où se trouve le bois mort dont il se nourrit par des galeries couvertes.

Les colonies étudiées proviennent de Côte d'Ivoire et du Gabon; elles sont expédiées par avion puis conservées dans des aquariums placés en salle climatisée (T: 27°C - Humidité relative: 80%).

N. lujae possède deux catégories d'ouvriers (petits et grands). Pour chacune d'elles on distingue des ouvriers du premier stade (individus à capsule céphalique non pigmentée) et des ouvriers des stades ultérieurs (individus à capsule céphalique pigmentée). Cette espèce ne possède par ailleurs qu'une seule catégorie de soldats.

Toutes les observations ont été effectuées en lumière rouge.

Les expériences de suivi de piste sont effectuées sur papier filtre, selon un test en Y. La base du Y mesure 3cm et chacune des branches 7cm. Le dépôt s'effectue avec une seringue de 10µl. Sur la base et l'une des branches, on dépose le solvant (pentane bidistillé); sur la base et l'autre branche, on dépose l'extrait à tester. Le terme est placé dans une arène de 2cm de diamètre pourvue d'un orifice de 0,5cm, située à la base du Y. Papier, termites et sens de dépôt sont changés à chaque test; pour chaque extrait on réalise 30 tests.

RESULTATS

1 - Exploration d'une aire de récolte nouvelle (10 observations)

Ces observations ont été réalisées en posant un nid entier de *N. lujae* sur une grande plaque de verre (110x50 cm) recouverte de papier filtre. Un morceau de bois est disposé à 40 cm. Le temps de sortie des premiers individus est extrêmement variable d'une expérience à l'autre, d'un nid à l'autre. Mais les premiers individus à apparaître sont toujours des soldats. Ils se disposent en éventail autour de l'orifice de sortie du nid. Pendant un temps variable, un va et vient s'effectue entre les soldats situés à l'extérieur du nid et ceux restés à l'intérieur. Puis certains s'aventurent sur le papier filtre selon une formation en V ayant la pointe dirigée vers l'extérieur. Des grands ouvriers à tête pigmentée (GOp) viennent alors se placer immédiatement derrière ces soldats. C'est ainsi que prend forme une colonne d'exploration qui s'étire de plus en plus. Le corps de la colonne est constitué de GOp uniquement; les soldats sont en périphérie et en avant, beaucoup plus actifs et explorant une surface importante de l'aire de récolte. Il n'y a, ni chez les soldats, ni chez les ouvriers, de "leader". On observe au contraire un renouvellement permanent de l'individu de tête, chez les soldats comme chez les ouvriers. Du fait même de leur disposition, les soldats sont toujours les premiers individus à atteindre le bois, mais ils sont suivis de très près, à quelques centimètres seulement, par les GOp.

Lorsqu'une source de nourriture a été localisée, les individus sont de plus en plus nombreux à fréquenter la piste, reliant le nid à la source de nourriture. Les soldats montrent alors un comportement de défense très net: ils s'immobilisent de part et d'autre de la piste et,

nasus dirigé vers l'extérieur, ils "scrutent" de leurs antennes le milieu environnant. Très rapidement, on observe alors sur la piste toutes les catégories d'ouvriers, puis en quelques heures s'érige une galerie protectrice.

2 - Différence de temps entre soldats et GOp pour atteindre une source de nourriture

Ces résultats ont été obtenus avec des mini-colonies de 200 GOp et de 30 soldats placées dans des petites boîtes rectangulaires pourvues d'une ouverture latérale de 0,5cm de diamètre. Pour chaque observation, on dispose la boîte contenant les individus sur une plaque de verre (40x25cm) recouverte de papier filtre. A 15cm de l'ouverture est placé un morceau de bois. Colonie, papier et bois sont renouvelés à chaque expérience.

Le tableau 1 confirme que les soldats atteignent le bois les premiers, mais le temps mis par les ouvriers n'est pas significativement différent de celui des soldats.

Tableau n°1

	temps (s)±écart-type	N	/ S
S	191,7 ± 168,8	13	
GOp (population avec soldats)	278,1 ± 172,8	13	non différent t= 1,2903 U= 51
GOp (population sans soldats)	299,3 ± 139,1	9	non différent t= 1,5749 U= 32

S : soldats - GOp : Grand ouvrier à capsule céphalique pigmentée

Temps minimum nécessaire pour atteindre le bois, par le premier individu de chaque caste, dans le cas de deux populations, l'une avec soldats et GOp (13 expériences), l'autre avec GOp seulement (9 expériences). Ni le test t de Student (à 5%) ni le test U de Mann et Withney (à 5%) ne concluent à une différence significative entre les temps testés. Soldats et GOp, qu'ils appartiennent ou non à une population avec soldats, atteignent le bois en des temps non significativement différents.

S : soldier - GOp : Large worker with pigmented cephalic capsule

Minimum time required to reach the food for the first individual of each caste, in two populations including in one case soldiers and GOp (13 experiments) and in the other case the GOp alone (9 experiments). Statistical comparisons between the data presented in tab.1. According to t-test and U-test the results obtained for both populations (with or without soldiers), are not statistically significant.

3 - Comparaison du temps nécessaire pour atteindre le bois entre une population ouvriers et soldats et une population d'ouvriers seuls.

Nous avons effectué les mêmes expériences que précédemment mais sur deux types de populations, l'une composée d'ouvriers et de soldats et l'autre d'ouvriers seulement. Ces observations montrent que les ouvriers seuls sont tout à fait capables de rechercher et de détecter de la nourriture. Si le temps moyen mis par ces ouvriers est légèrement supérieur à celui des soldats ou des ouvriers accompagnés de soldats, la différence n'est pas, là encore, statistiquement significative (tableau 1).

4 - Comparaison de l'évolution du nombre d'individus récolteurs entre une population laissée libre de récolter et une population où les soldats sont retirés au fur et à mesure qu'ils atteignent la source de nourriture.

Le tableau 2 montre que les soldats n'interviennent pas au niveau du nid dans le recrutement des ouvriers vers la source de nourriture puisque le nombre d'ouvriers qui sont recrutés vers le bois n'est pas statistiquement différent, que les soldats soient de retour au nid ou non.

Tableau n°2

Temps (mn)	Témoin (\pm écart-type) (aucun individu ôté)	Soldats ôtés (\pm écart-type) (dès leur contact avec le bois)	Résultat de la comparaison
0 - 5	41,0 \pm 24,5	37,2 \pm 13,5	non différent
5 - 10	75,9 \pm 42,1	78,8 \pm 42,9	non différent
10 - 14	63,8 \pm 50,3	62,2 \pm 35,1	non différent

Nombre d'ouvriers ayant atteint le bois à différents intervalles de temps, pour une population d'ouvriers et soldats dans le cas d'un témoin au cours duquel il n'y a aucune intervention extérieure, et dans le cas où tout soldat entrant en contact avec le bois est retiré immédiatement. La comparaison statistique à l'aide du test t de Student (à 5%) montre qu'il n'y a pas de différence significative, à aucun moment. Le fait de retirer les soldats ne retarde pas significativement la colonisation du bois par les ouvriers.

Number of workers reaching the wood at different times, in a population with workers and soldiers. Comparison between a control without an external intervention and an experiment in which soldier that reaches the wood is taking away immediately. According to t-test there is not significant difference, at any time. The taking soldiers away does not slow down the colonisation of the wood by the workers.

5 - Ouvriers et soldats utilisent une phéromone de piste pour s'orienter

Comme chez les autres espèces de termites, la phéromone de piste de *N. lugae* est sécrétée au niveau de la glande sternale. En effet, des tests de suivi de pistes tracées à partir du tube digestif postérieur, de tergites ou de l'ensemble tête et thorax sont négatifs, alors que la face sternale est active et plus précisément une dissection des 4ème et 5ème sternites, entre lesquels se situe la glande sternale. Cette glande est composée uniquement de cellules de types 1 et 2, selon la classification de Noirot et Quennedey (1974). Elle est deux fois plus développée en surface chez les grands ouvriers à capsule céphalique pigmentée que chez les soldats. Pour une piste de 10cm de longueur, le seuil de détection des GOp se situe à 1/100 de glande sternale de GOp.

Au cours de leurs déplacements, les ouvriers appliquent fréquemment l'extrémité de leurs antennes et de leurs palpes labiaux et maxillaires sur le substrat. Toutefois la détection de la phéromone de piste est réalisée par les récepteurs olfactifs des antennes. Il est en effet possible d'obtenir un suivi de piste tout à fait normal lorsque les individus pisteurs se trouvent 2mm au dessus de la piste sur une gaze fine. Le contact avec la phéromone n'est donc pas nécessaire. D'autre part, l'amputation partielle des antennes n'empêche pas les ouvriers de s'orienter sur une piste, mais l'ablation totale (sauf les articles contenant l'organe de Johnston) supprime la capacité d'orientation. Ces résultats montrent que les récepteurs sont probablement répartis de manière uniforme tout le long de l'antenne. En revanche, après ablation totale des palpes maxillaires et labiaux, les ouvriers restent capables de se déplacer et de s'orienter. Leurs déplacements paraissent cependant plus hésitants, ce qui laisse à penser que le suivi de piste est peut-être le résultat d'une détection plurisensorielle.

Différents auteurs ont abordé le problème du renforcement du tracé de piste. Selon Tchinkel et Close (1973), *Trinervitermes trinervoides* renforce sa piste à chaque passage. Chez

N. costalis en revanche, on n'observe plus de posture de dépôt (décrite par Stuart 1960) sur une piste déjà marquée (Traniello 1982, 1985). Chez *N. lujae*, l'expérience suivante montre que les individus renforcent un tracé de piste. On trace une piste artificielle sur un papier filtre, on dispose à 2mm au dessus du papier une toile de gaze. Un premier GOp placé sur cette gaze va détecter la piste située en dessous et la suivre. On retire le papier filtre support de la piste artificielle et on dépose un nouveau GOp sur la gaze. Dans 64% des cas le deuxième individu suit la piste faite par le premier lors de son parcours sur la gaze au-dessus de la piste artificielle. Le premier individu a donc déposé de la phéromone sur la gaze alors qu'il suivait la piste artificielle: il a tenté de renforcer la piste. Cette expérience ne permet pas toutefois de savoir si au delà d'une certaine concentration de phéromone, les individus continuent ou non à renforcer les pistes.

6 - La phéromone de piste a un pouvoir recruteur

La phéromone de piste de *N. lujae* est capable non seulement d'orienter mais aussi de recruter des individus. En effet, les GOp introduits dans une petite arène munie d'une ouverture en sortent nettement plus rapidement (11s contre 47s en moyenne) si l'on dépose à la sortie de celle-ci un extrait de glande sternale.

7 - La phéromone de piste de *N. lujae* est peu spécifique

Des tests réalisés avec des ouvriers provenant de nids et de pays différents montrent qu'il n'y a pas de différence intra-spécifique pour la phéromone de piste de *N. lujae*.

Au niveau inter-spécifique, la phéromone de piste de *N. lujae* apparaît comme peu spécifique. En effet, un extrait de glande sternale de GOp de *N. lujae* est actif pour les ouvriers du termite inférieur *Reticulitermes santonensis*, ou du termite supérieur *Pseudacanthotermes spiniger*. Les ouvriers du termite humivore *Cubitermes fungifaber* n'y sont cependant pas sensibles.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez les termites, la récolte de nourriture extranidale est une activité collective à laquelle participent ouvriers et soldats. Nos expériences ont permis de préciser le rôle des soldats chez *N. lujae* lors de cette activité.

Nos observations montrent qu'en présence de soldats, les ouvriers ne s'aventurent jamais les premiers sur une aire de récolte inexplorée. Les soldats font office "d'ouvriers de piste" et les ouvriers ainsi guidés atteignent la nourriture juste après eux.

Nous avons vu toutefois que les ouvriers peuvent en l'absence de soldats découvrir eux-mêmes la nourriture, ce qui montre la flexibilité de leur comportement.

Lors de l'exploration d'une aire de récolte, les ouvriers suivent de très près le ou les soldat(s) de tête. Ils sont donc capables de détecter une piste tracée parfois par un seul soldat. Des expériences de suivi de pistes, tracées à partir d'extraits de glande sternale, confirment déjà que cette glande est bien la source de la phéromone de piste mais montrent aussi que les soldats sont plus sensibles que les ouvriers. Mais chez *N. lujae*, ce fait n'est pas corrélé à un comportement particulier comme c'est le cas de *Schedorhinotermes lamanianus* (Kaib 1990) ou *Nasutitermes costalis* (Traniello 1981). Chez ces deux espèces en effet, les soldats semblent jouer un rôle capital lors de la recherche de nourriture. Les ouvriers ne participent pas à l'exploration et leur recrutement vers les sources découvertes par les soldats seuls ne se fait qu'à partir d'un certain nombre de passages des soldats sur la piste car, chez les ouvriers, le seuil de détection est plus élevé. Chez *N. costalis*, le premier ouvrier atteint le bois environ 30 minutes après les soldats. Le problème du recrutement chez les termites n'est pas totalement résolu. Un retour au nid des premiers ouvriers semble nécessaire chez *Schedorhinotermes* (Kaib 1990). Traniello (1981), chez *N. costalis*, affirme tout d'abord que le fait d'empêcher le retour au nid des soldats ayant découvert le bois retarde indéfiniment le recrutement des ouvriers, mais les soldats continuent à sortir. Il ajoute ensuite que la simple augmentation de la concentration de la phéromone sur la piste due aux passages successifs des individus, suffit à recruter les ouvriers. Ceci apparaît comme une contradiction à moins d'émettre l'hypothèse, non avancée par Traniello, que les soldats de *Nasutitermes costalis* renforcent leur piste lors du

retour au nid, comme certaines fourmis (Revue de Passera 1984).

Chez *N. lujae*, le fait d'empêcher le retour des soldats ne retarde pas le recrutement. Ceci montre que des contacts physiques avec les soldats ne sont pas nécessaires au recrutement et que la voie chimique pré-existante reste la seule possibilité.

L'hypothèse que la sécrétion de la glande sternale puisse être composée de deux fractions, l'une à effet orientateur et l'autre recruteur, a été avancée (Kaib *et al.* 1982 - Kaib 1990 - Traniello 1982). Si une différence qualitative entre la sécrétion des soldats et celle des ouvriers semble très peu probable, une différence quantitative pourrait être envisagée, vu qu'il existe une nette différence de taille entre glande sternale d'ouvriers et celle de soldats, cette dernière étant toujours plus petite (Noirot 1969).

Le rôle fondamental des soldats lors de la recherche de nourriture chez *N. costalis* semble être une exception chez les termites puisque Traniello (1981) observe qu'il n'en est pas de même chez *N. ephratae* et *N. corniger* et que nous l'avons démontré aussi chez *N. lujae*.

Les soldats gardent leur rôle exclusif de défenseurs de la colonie et leur position périphérique par rapport au corps de la colonie de récolte constitué par les ouvriers, n'a d'autre but que de prévenir celle-ci contre toute attaque de prédateurs (fourmis).

La découverte du bois par les soldats est-elle accidentelle ou non? S'orientent-ils en étant attirés par des composés du bois ou s'agit-il d'un comportement d'exploration aléatoire? On ne peut répondre avec précision à cette question. Mais les soldats sont nourris par trophallaxie par les ouvriers et reçoivent donc une pâte qui a peu de rapport avec le bois original. Les soldats seraient-ils donc capables de détecter comme nourriture quelque chose de différent de ce qu'ils mangent, surtout au niveau de la consistance? Cela paraît peu probable mais ne peut cependant pas être totalement exclu, puisqu'il existe la possibilité qu'ils détectent un composé commun au bois et à l'aliment régurgité, grâce aux récepteurs de leurs palpes labiaux et maxillaires.

Le milieu de récolte de l'espèce, c'est à dire le sol d'une forêt tropicale humide, offre de nombreuses sources d'alimentation et la seule exploration aléatoire semble tout à fait suffisante.

L'établissement de pistes, qui semble se faire à partir d'une décision collective, résulte en fait d'une somme de comportements individuels (Pasteels *et al.* 1987 - Beckers *et al.* 1990). Le recrutement s'autocatalyse de lui-même, sans nécessiter de contacts physiques, grâce à la seule trace phéromonale.

REFERENCES

- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., Pasteels J.M., 1990.- Collective decision making through food recruitment., *Ins. Soc.*, 37, 258-267.
- Bodot P., 1969. - Composition des colonies de termites. Ses fluctuations au cours du temps. *Ins. Soc.*, 16, 39-54.
- Kaib M., 1990.- Multiple functions of exocrine secretions in termite communication: exemplified by *Schedorhinotermes lamanianus*. "Social Insects and the environment" Veeresh, Mallik B., Viraktamath C.A., Eds, Proc. XIth Cong. I.U.S.S.I., 37-38, Bangalore, India.
- Kaib M., Bruinsma O., Leuthold R.H., 1982.- Trail-following in termites: evidence for a multicomponent system. *J.Chem.Ecol.*, 8, 1193-1205.
- Lüscher M., Müller B., 1960.- Ein spurbildendes Sekret bei Termiten. *Naturwiss.*, 27, 503.
- Noirot Ch., 1969.- Glands and secretions. In *Biology of termites*, Krishna K., Weesner F.M., Eds, Academic Press, New York, 1, 89-125.
- Oloo G.W., Leuthold R.H., 1979.- The influence of food on trail-laying and recruitment behaviour in *Trinervitermes bettonianus* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Ent.Exp. & Appl.*, 26, 267-278.

- Pasteels J.M., Deneubourg J.L., Goss S., 1987.- Self-organization mechanisms in ant societies: (1) trail recruitment to newly discovered food sources. In *From individual to collective behavior in social insects*, Pasteels J.M. and Deneubourg J.L., Eds., Birkhäuser, Basel, pp 155-176.
- Passera L., 1984.- *L'organisation Sociale des Fourmis*, Univ. Paul Sabatier, Privat ed., 360pp.
- Stuart A.M., 1961.- Mechanism of trail-laying in two species of termites. *Nature*, 189, 419.
- Stuart A.M., 1969.- Feeding behavior and foraging. In *Biology of termites*. Krishna K. et Wesneer F.M. Eds., 1, 202-209.
- Traniello J.F.A., 1981.- Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc.Natl.Acad.Sci.USA*, 78, 1976-1979.
- Traniello J.F.A., 1982.- Recruitment and orientation components in a termite trail pheromone. *Naturwiss.*, 69, 343.
- Traniello J.F.A., Buscher C., 1985.- Chemical regulation of polyethism during foraging in the neotropical termite *Nasutitermes costalis*. *J.Chem. Ecol.*, 11, 319-331.

**MORPHOLOGIE DES GLANDES PRO- ET POSTPHARYNGIENNES CHEZ
ATTA SEXDENS (HYMENOPTERA : FORMICIDAE)****E. SCHOETERS & J. BILLEN***Institut de Zoologie, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven (Belgique)*

Résumé : Les dissections de nombreuses ouvrières d'*Atta sexdens* de taille différente révèlent un développement isométrique assez net des glandes pharyngiennes. Ce développement se manifeste par l'évolution du nombre des cellules glandulaires composant les glandes, ainsi que par leur taille (diamètre des cellules sécrétrices, longueur des cellules à conduit, etc.). Le degré de développement des glandes pro- et postpharyngiennes, y compris l'analyse ultrastructurale, pourrait donner des indications sur leur rôle dans le fonctionnement de la société chez *Atta sexdens*.

Mots clés : fourmis, *Atta sexdens sexdens*, *Atta sexdens rubropilosa*, morphologie, ultrastructure, glandes exocrines.

Summary : Morphological data on the pro- and postpharyngeal glands in *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae).

Pharyngeal glands of *Atta sexdens* workers of different size were dissected and show a clear isometric development. The isometric features are reflected in a variation of the number of glandular cells forming the glands and in the gland size (diameter of the secretory cells, length of the duct cells,...). The degree of development of the pro- and postpharyngeal glands and the ultrastructural analysis could give some indications concerning the worker size-related importance of the glands in the *Atta sexdens* colonies.

Key words : ants, *Atta sexdens sexdens*, *Atta sexdens rubropilosa*, morphology, ultrastructure, exocrine glands.

INTRODUCTION

Les Attines sont des fourmis champignonnistes qui ont la particularité de découper des feuilles d'arbres et de transporter jusqu'à leur nid les pièces de feuille plus ou moins circulaires. Certaines ouvrières transforment ce matériau végétal en jardin de champignons. Les conidies des champignons, riches en matières nutritives et provenant des mycéliums, servent à l'alimentation de la colonie. Dans une seule colonie d'*Atta* on rencontre des ouvrières polymorphes. Les soldats, à grosse tête, s'occupent de la défense. Les ouvrières de taille moyenne découpent et transportent les feuilles. Les minima sont spécialement chargés de tâches à l'intérieur du nid. Wilson (1980) distingue 29 tâches pour les ouvrières de la colonie dans son ensemble. Les Attines constituent une des plus grandes menaces pour l'agriculture et l'économie dans la région néotropicale (Cherrett, 1982, 1986). Quoique la biologie de ce genre ait déjà fait l'objet de

plusieurs travaux (Bugnion, 1930 ; Borgmeier, 1950, 1959 ; Weber, 1982), la morphologie du système glandulaire, pour sa part, reste encore très peu étudiée. Dans la tête des fourmis il existe deux glandes remarquables associées au tube digestif. Afin d'étudier la relation entre le développement de ces glandes et la taille des fourmis, nous avons examiné la morphologie des glandes chez les ouvrières de *Atta sexdens sexdens* (L., 1758) et chez la reine de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis provenaient de nids maintenus au laboratoire, originaires de Cayenne, Guyane française (colonie de *A. s. sexdens*, récoltée après le vol nuptial de la reine en décembre 1973) et de Viçosa, Minas Gerais, Brésil (*A. s. rubropilosa*, vol nuptial de la reine en novembre 1987). Les fourmis furent tuées par immersion dans l'azote liquide. Les glandes disséquées furent fixées dans le glutaraldéhyde à 2% dans le tampon cacodylate à 4 C, suivi par une postfixation osmique à 2%. Les glandes furent ensuite déshydratées dans une série de bains d'acétone afin de faire les inclusions dans l'Araldite. Des séries de sections semi-fines pour l'examen histologique ont été faites à l'aide d'un microtome Reichert OmU2. Le bleu de méthylène et la thionine sont utilisés comme colorants. Les sections fines ont été faites à l'aide d'un microtome Reichert Ultracut. Les sections furent contrastées ('double staining') dans un LKB 2168 Ultrastainer et finalement observées au microscope électronique Zeiss EM 900. Afin d'obtenir des détails sur la morphologie globale des glandes préparées, elles furent dessinées à l'aide d'une projection microscopique.

RESULTATS

Cette étude est réalisée sur des insectes adultes uniquement. Ce choix a été fait en fonction des différences de taille de la glande. Jusqu'à présent, il n'existait aucun rapport sur les variations intraspécifiques du système glandulaire chez les ouvrières de *Atta sexdens*. La question principale, par conséquent, fut de vérifier si le développement des glandes pro- et postpharyngiennes était lié à cette variation de taille parmi les individus.

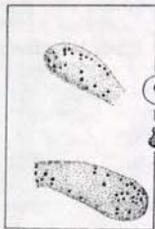
Fig. 1 : Représentation de nos observations sur la morphologie globale des glandes pro- et postpharyngiennes des ouvrières de taille différente. La largeur correspondante des têtes : 0,7 mm (A), 1,0 mm (B), 1,6 mm (C), 2,5 mm (D), 2,8 mm (E), 3,4 mm (F) et 4,3 mm (G et H). Echelle = 0,5 mm.

Fig. 1 : Survey of our morphological observations of the pro- and postpharyngeal glands in workers of different size. Corresponding head widths are : 0.7 mm (A), 1.0 mm (B), 1.6 mm (C), 2.5 mm (D), 2.8 mm (E), 3.4 mm (F), and 4.3 mm (G and H). Scale bar 0.5 mm.

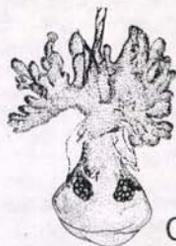
1



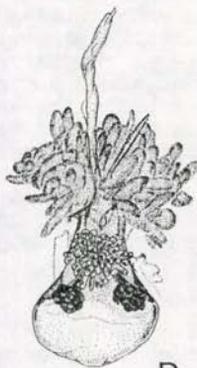
A



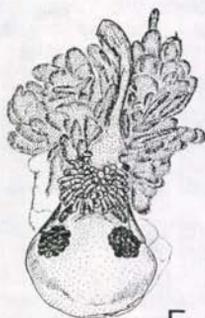
B



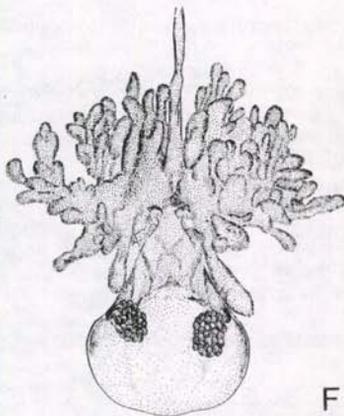
C



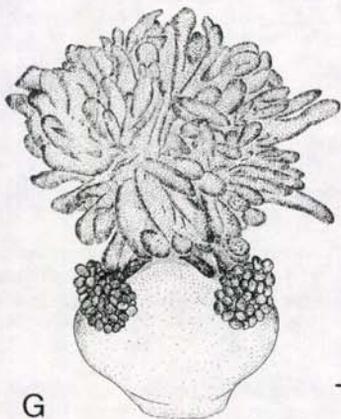
D



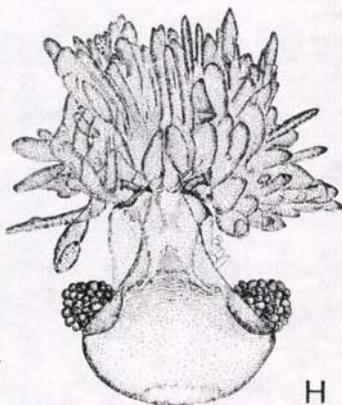
E



F



G



H

Histologie de la glande propharyngienne

Dans les fourmis du genre *Atta*, les glandes propharyngiennes n'atteignent pas un développement exceptionnel. Pourtant la présence de deux groupes de cellules, attachées de chaque côté du pharynx est assez claire. En effet, la glande est constituée de deux catégories de cellules, les cellules sécrétrices, accolées les unes aux autres, et les cellules à conduit, caractérisées par une longueur assez grande (Fig. 2). Afin de permettre le transit de la sécrétion dans le pharynx, il existe une structure cuticulaire et sclérotisée, l'atrium. En comparant le nombre de cellules glandulaires, la taille des cellules sécrétrices et la taille du noyau des cellules sécrétrices, on a constaté qu'il existe une certaine isométrie qui se traduit, au niveau cellulaire, par une augmentation du nombre et un agrandissement de la taille des cellules glandulaires composant les glandes (Fig. 1 et Tableau 1).

Ultrastructure de la glande propharyngienne

L'organisation cellulaire correspond au troisième type morphologique selon Noiro et Quenedey (1974). Chaque cellule à conduit est en contact avec une cellule sécrétrice correspondante. Chez les individus examinés, on observe des inclusions arrondies avec une structure lamellée, les inclusions myéloïdes (Fig. 4) et un diamètre moyen de 2 μm , et un ergastoplasme abondant. On peut également observer un appareil terminal assez net. Le long de l'espace extracellulaire, la membrane plasmique présente des différenciations sous forme de microvillosités, souvent accompagnées de vésicules denses aux électrons (Fig. 3). Le noyau, de grande taille et de forme extrêmement irrégulière, est localisé de façon un peu excentrée (Fig. 2 et 4). Des corps de Golgi et des mitochondries sont relativement nombreux.

Histologie de la glande postpharyngienne

Cette glande se trouve dorsalement au pharynx et comprend des tubes allongés, caractérisés surtout par leurs belles dimensions et leur aspect arrondi quand remplis de sécrétion. Normalement, cette sécrétion est de couleur jaunâtre. La partie glandulaire se montre en forme d'un gant et est de consistance molle. Les deux groupes d'évaginations attachés de part et d'autre du pharynx ne sont pas du tout symétriques. En comparant la hauteur épithéliale, le nombre d'évaginations digitiformes et la taille des filaments sécréteurs, on a trouvé de nouveau un exemple d'isométrie (Fig. 1 et Tableau 1).

La glande postpharyngienne de la reine de *Atta sexdens rubropilosa* - en ce qui concerne le nombre d'évaginations digitiformes - est beaucoup plus développée (Tableau 1).

Ultrastructure de la glande postpharyngienne

L'organisation ultrastructurale de la glande correspond au premier type morphologique selon Noiro et Quenedey (1974). La cuticule, qui revêt les cellules glandulaires du côté de la lumière, est clairement visible. On a observé très peu d'inclusions dans les cellules. Pourtant la présence d'un noyau arrondi, de grande taille (6 μm), est assez claire (Fig. 5).

□ Glande propharyngienne	A. s. s.					A. s. r.
	minima	minor	medium	major	soldat	reine
nombre de cellules glandulaires	8 à 10	10 à 15	20	30 à 40	50	< 70
taille des cellules sécrétrices (µm)	24 x 55	30 x 50	30 x 50	40 x 70	50 x 70	70 x 130
taille du noyau des cellules sécrétrices (µm)	7 x 18	7 x 20	10 x 20	14 x 20	14 x 20	20 x 30
□ Glande postpharyngienne						
hauteur épithéliale (µm)	< 13	< 15	15	18	40	2 à 15
diamètre du noyau des cellules sécrétrices (µm)	5	5	4	6	6	6
nombre d'évaginations digitiformes	10	< 15	20	20 à 30	30 à 40	100 à 200
taille des filaments sécréteurs	< 40	< 45	10 à 80	30	< 100	< 130

Tableau 1 : Le développement isométrique des glandes pharyngiennes se manifeste par l'évolution du nombre de cellules glandulaires composant les glandes, ainsi que par leur taille.

Table 1 : The isometric development of the pharyngeal glands, as reflected by an increase of both the number and size of the secretory cells.

DISCUSSION

Les glandes propharyngiennes constituées de cellules sécrétrices à canalicule et la glande postpharyngienne constituée de cellules correspondant au premier type morphologique selon Noirot et Quennedey (1974) ont une structure générale très fréquente parmi les glandes exocrines d'insectes.

La fonction de la glande propharyngienne chez les fourmis en général, et les Attines en particulier, n'a pas encore été élucidée. L'occurrence d'un ergastoplasme dans le cytoplasme avait été observé par Billen et Peusens (1984) chez des espèces formicines, ce qui correspond à nos observations. L'ergastoplasme est énormément développé chez la reine de *Atta sexdens rubropilosa*. La taille de l'atrium est très variable chez les ouvrières de taille différente, ce qui est en rapport avec le nombre de cellules à conduire. Delage-Darchen (1976) a étudié les glandes postpharyngiennes des fourmis. Des substances de nature lipidique ou des stéroïdes joueraient un rôle dans le métabolisme de la glande. Peregrine *et al.* (1972) ont suggéré un rôle nutritif et social pour la glande postpharyngienne chez les fourmis du genre *Atta*. Wilson

(1980) indiquait que le développement relatif est le plus prononcé chez les ouvrières minima, ce qui correspond à nos observations. Certains auteurs ont examiné la morphologie de la glande d'une façon comparative : Phillips et Vinson (1980) chez *Solenopsis invicta*, Forbes et McFarlane (1961) chez *Camponotus pennsylvanicus* et Gama (1985) chez *Camponotus rufipes*. Ces auteurs ont observé le plus grand développement relatif de la glande chez la reine, une situation complètement différente de celle d'*Atta sexdens*. Ce qui est remarquable sur le plan ultrastructural, c'est vraisemblablement l'absence de microvillosités du côté de la lumière de cette glande, ce qui ne signifie pas une absence totale de digitations. Plusieurs auteurs avaient rencontré des microvillosités en étudiant la glande postpharyngienne chez quelques espèces (Delage-Darchen, 1976) et *Solenopsis invicta* (Billen, 1990).

En guise de conclusion on pourrait donc dire que notre étude histologique et ultrastructurale a apporté des indications intéressantes en ce qui concerne les structures cellulaires et l'état de développement chez les individus de taille différente d'une seule espèce. Cependant le fonctionnement des deux glandes chez *Atta* reste encore à élucider.

Fig. 2 : Section longitudinale de la glande propharyngienne d'une reine (*Atta sexdens rubropilosa*). Echelle = 100 μm . Abréviations : atr = atrium ; cc = cellule à canalicule (cellule à conduit) ; cs = cellule sécrétrice.

Fig. 3 : Section longitudinale d'un appareil terminal (at) et son canalicule récepteur (ca). Le long de l'espace extracellulaire la membrane plasmique présente des différenciations sous forme de microvillosités (mv). Echelle = 5 μm .

Fig. 4 : Partie de l'ergastoplasme (RER) d'une cellule sécrétrice. Im = inclusion myéloïde ; N = noyau. Echelle = 1 μm .

Fig. 5 : Épithélium de la glande postpharyngienne chez la reine (*A. s. rubropilosa*). Echelle = 1 μm . Ct = limitation cuticulaire des cellules épithéliales ; N = noyau. La flèche indique des lignes sinueuses correspondant aux parois intercellulaires.

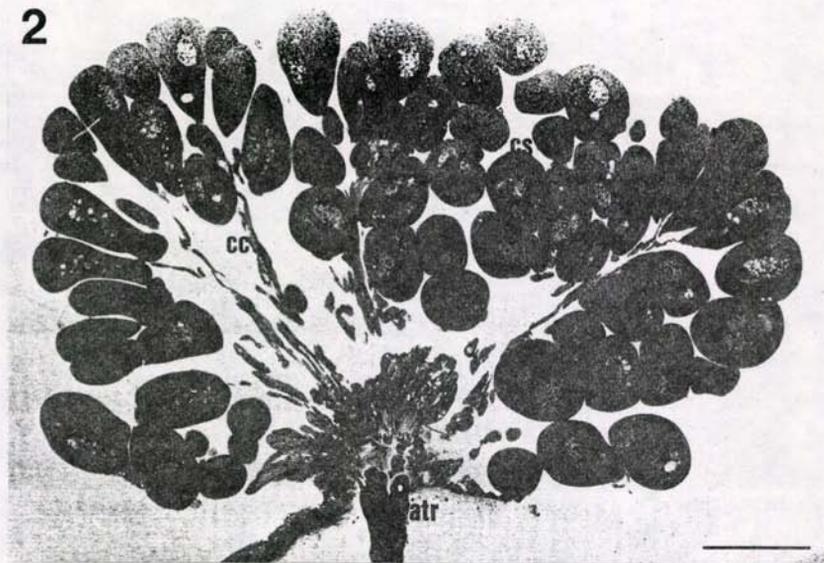
Fig. 2 : Longitudinal section through the propharyngeal gland of an *Atta sexdens rubropilosa* queen. atr = atrium; cc = duct cell; cs = secretory cell. Scale bar 100 μm .

Fig. 3 : Longitudinal section through and end apparatus (at) and its collecting duct (ca) in the propharyngeal gland. An elaborated microvillar area (mv) borders the extracellular space. Scale bar 5 μm .

Fig. 4 : Detail of granular endoplasmic reticulum (RER) in propharyngeal gland secretory cell. Im = multilamellar body; N = nucleus. Scale bar 1 μm .

Fig. 5 : Epithelium of the postpharyngeal gland in a queen of *Atta sexdens rubropilosa* (scale bar 1 μm). Ct = cuticular lining of the secretory cells; N = nucleus; arrow indicates curved lines corresponding with lateral cell membranes.

2



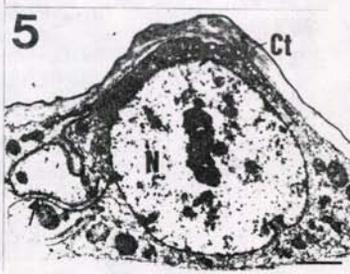
3



4



5



REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Dr. M. Bazire et Dr. T. Della Lucia pour leur aide lors de la collection des nids, et Mme M. Smet pour la préparation des sections pour microscopie ultrastructurale, et Dr. C. Errard pour la discussion du manuscrit.

Nous remercions le I.W.O.N.L. belge pour leur support financier à la réalisation de cette recherche.

REFERENCES

- BILLEN, J. 1990. A survey of the glandular system of fire ants. In : *Applied Myrmecology : A World Perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, p. 85-94.
- BILLEN, J. et PEUSENS, G. 1984. Ultrastructure de la glande propharyngienne chez les fourmis formicines (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, 1 : 121-129.
- BORGMEIER, T. 1950. Estudos sobre *Atta* (Hym., Formicidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.*, 48 : 239-292.
- BORGMEIER, T. 1959. Revision der Gattung *Atta* Fabr. (Hym., Formicidae). *Stud. Entomol. (N.S.)*, 2 : 321-390.
- BUGNION, E. 1930. Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des fourmis. *Bull. Soc. Roy. Ent. d'Egypte*, 14 : 85-210.
- CHERRETT, J.M. 1982. The economic importance of leaf-cutting ants. In : *The Biology of Social Insects* (M.D. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, p. 114-118.
- CHERRETT, J.M. 1986. The biology, pest status and control of leaf-cutting ants. *Agricultural Zoology Reviews*, 1 : 1-37.
- DELAGE-DARCHEN, B. 1976. Les glandes post-pharyngiennes des fourmis. Connaissances actuelles sur leur structure, leur fonctionnement, leur rôle. *Ann. Biol.*, 15 : 63-76.
- FORBES, J. et McFARLANE, A.M. 1961. The comparative anatomy of digestive glands in the female castes and the male of *Camponotus pennsylvanicus* Degeer (Formicidae, Hymenoptera). *J. N.Y. Entomol. Soc.*, 69 : 92-103.
- GAMA, V. 1985. O sistema salivar de *Camponotus (Myrmothrix) rufipes* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Formicidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 45 : 317-359.
- NOIROT, C. et QUENNEDEY, A. 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entomol.*, 19 : 61-80.
- PEREGRINE, D.J., PERCY, H.C. et CHERRETT, J.M. 1972. Intake and possible transfer of lipid by the post-pharyngeal glands of *Atta cephalotes* L. *Ent. exp. & appl.*, 15 : 248-258.
- PHILLIPS, S.A. et VINSON, S.B. 1980. Comparative morphology of glands associated with the head among castes of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 15 : 215-226.
- WEBER, N.A. 1982. Fungus ants. In : *Social Insects*, Vol. IV (H.R. Hermann, Ed.), Academic Press, New York, p. 255-363.
- WILSON, E.O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera : Formicidae : *Atta*). I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7 : 143-156.

**LE RECRUTEMENT CHEZ *CAMPONOTUS ÆTHIOPS*
(HYMENOPTERA FORMICIDÆ)
COMPARAISON DES RECRUTEMENTS
ALIMENTAIRE ET DE TRANSPORT**

**SUZZONI Jean-Pierre, PASTERGUE Isabelle, CARAYON Sandrine,
MUNOZ Christine & PASCUAL Sylvie**

*Laboratoire d'Entomologie (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier
118 route de Narbonne, F - 31062 TOULOUSE CEDEX.*

Résumé: La comparaison des recrutements réalisés dans deux situations expérimentales différentes (transport de larves et transport de nourriture) met en évidence plusieurs différences. Dans les conditions de l'expérience, le transport de larves provoque une plus grande motivation des ouvrières que le transport alimentaire. La différence est sensible au niveau des performances des ouvrières et du polyéthisme où l'on relève une plus grande participation des majors au transport des larves qu'à celui de la nourriture.

Mots-clés: *Camponotus æthiops*, recrutement alimentaire, recrutement de transport larvaire.

Title: Recruitment in *Camponotus æthiops* (Hymenoptera Formicidæ): Comparison between alimentary and larval transport recruitments.

Summary: The comparison of the recruitments carried out in two experimental tests (larval and alimentary transport) shows several differences. In the experimental conditions, the larval transport induces a higher motivation of the workers than the alimentary transport. The difference is significant at the standards of the worker performances and of the polyethism with a higher participation of the majors to the larval transport than to the alimentary one.

Key words: *Camponotus æthiops*, alimentary recruitment, larval transport recruitment.

INTRODUCTION

Dans l'organisation des sociétés d'Hyménoptères sociaux, le recrutement joue un rôle important (WILSON 1971; HOLLDOBLER 1978). Il permet la coopération des ouvrières dans la réalisation d'une tâche et à travers les marques déposées, l'ouvrière recruteuse fournit un certain nombre d'informations aux ouvrières recrutées (CAMMAERTS 1978). Par ailleurs, un ajustement portant sur le nombre ou la sous-caste des ouvrières a été mis en évidence (WILSON 1975).

Nous avons comparé chez *Camponotus æthiops* plusieurs caractéristiques du recrutement dans deux situations différentes: approvisionnement de la colonie en nourriture (miel) et transport de leurs propres larves.

MATERIEL & METHODES

Les Fourmis sont récoltées au printemps dans la nature aux environs de Toulouse (Haute-Garonne). La colonie utilisée comprend la reine, 700 ouvrières environ et 35 grosses larves. Elle est mise en élevage dans un nid constitué par deux boîtes de plastique superposées. Le compartiment supérieur contient les Fourmis tandis que le second sert de réserve d'eau. Les ouvrières peuvent accéder à une éponge humidifiée à travers une ouverture finement grillagée séparant les deux compartiments. L'élevage est réalisé dans une pièce maintenue à 25 ° C. La nourriture, sous forme de miel et de Grillons coupés en deux, est distribuée une fois par semaine.

Le dispositif expérimental est constitué par une aire circulaire de 50 cm de diamètre accessible aux ouvrières fourrageuses par un orifice central. L'expérience est "amorcée" en disposant à proximité du dépôt (une goutte de miel pour le recrutement alimentaire ou un groupe de 3 ou 4 larves pour le recrutement de transport) quelques ouvrières identifiées grâce à une tache de peinture céramique à froid[®] Lefranc & Bourgeois appliquée sur le thorax après anesthésie par le froid sur une platine réfrigérée. Lorsqu'une fourrageuse a détecté le dépôt, elle revient au nid où elle recrute plusieurs congénères. Dès que cette ouvrière est revenue dans le nid, les autres ouvrières présentes sur l'aire sont retirées.

Plusieurs paramètres sont enregistrés dans chacune des deux situations (recrutement alimentaire ou de transport): longueur du trajet de retour au nid, vitesse de retour au nid, délai de sortie, vitesse des ouvrières recrutées et nombre d'ouvrières recrutées. Pour chacune des 2 situations, les tests ont été répliqués 12 à 15 fois. Les moyennes sont données \pm l'erreur-standard. La comparaison statistique des résultats utilise le test U de Mann-Whitney.

RESULTATS

Dans le dispositif expérimental, le comportement de l'ouvrière exploratrice est évidemment fonction de la nature du dépôt qu'elle découvre. Lorsqu'il s'agit de nourriture, il y a une prise alimentaire d'une durée moyenne de $23,3 \pm 3,7$ mn (extrêmes: 10,2 et 65,0 mn pour $n = 15$ observations) avant que l'ouvrière ne retourne en direction du nid pour recruter des congénères. Au contraire lors de la découverte de larves, le temps passé en leur présence est beaucoup plus bref (temps moyen = $0,85 \pm 0,22$ mn; extrêmes: 0,05 et 3,33 mn pour $n = 15$ observations). L'ouvrière se saisit d'une larve et la rapporte au nid. La différence de temps au contact du dépôt dans les deux situations (nourriture ou larves) est très hautement significative.

La vitesse de retour au nid ne varie pas sensiblement en fonction de l'expérience. Lorsque l'ouvrière retourne au nid, le jabot rempli de miel, sa vitesse est de $1,11 \pm 0,39$ cm/s ($n = 14$ observations). Dans la deuxième situation, malgré la surcharge que représente une larve, la vitesse est du même ordre de grandeur: $1,09 \pm 0,46$ cm/s ($n = 10$ observations). La différence n'est pas statistiquement significative.

Dans la première situation, la rectitude du trajet (trajet en ligne droite / trajet effectivement parcouru) est de $0,368 \pm 0,258$ ($n = 14$ observations) contre $0,498 \pm 0,264$ ($n = 12$ observations) pour le transport de larves. Du fait de la petite taille des échantillons et d'une importante dispersion des valeurs, la différence n'est pas significative.

Avec la nourriture, il y a un recrutement de groupe avec leader, l'ouvrière ayant découvert la nourriture ressort à la tête d'un groupe comprenant de 1 à 20 ouvrières (moyenne = $6,6 \pm 1,6$ pour $n = 11$ observations). Pour le transport de larves, il y a aussi un recrutement de groupe mais l'ouvrière recruteuse ne ressort que rarement en tête des ouvrières recrutées. Dans ce cas, le nombre d'ouvrières est compris entre 3 et 22 (moyenne = $9,9 \pm 1,2$ pour $n = 17$ observations). Ainsi le recrutement réalisé pour un transport de larves est plus efficace. La différence numérique enregistrée est hautement significative ($P < 0,01$).

Lorsque l'ouvrière exploratrice est revenue au nid, il s'écoule un certain temps avant qu'elle ne ressorte (cas du recrutement alimentaire) ou qu'une ouvrière recrutée ne sorte (cas du transport de larves). Ce délai est de $9,23 \pm 1,91$ mn pour $n = 12$ observations (extrêmes: 2,5 et 22,0 mn) lorsque l'exploratrice ramène du miel et ressort elle-même contre seulement $1,15 \pm 0,33$ mn pour $n = 14$ observations (extrêmes: 0,2 et 4,2 mn) lorsqu'il s'agit d'un transport de larves et qu'une ouvrière, venant d'être recrutée, quitte le nid. La différence est très hautement significative.

L'ouvrière leader à la tête des ouvrières recrutées revient sur le dépôt de miel et réalise son deuxième voyage aller à une vitesse de $1,00 \pm 0,54$ cm/s ($n = 6$ observations) tandis que la première ouvrière recrutée pour le transport de larves, effectuant là son premier voyage aller, a une vitesse de $1,80 \pm 0,96$ cm/s ($n = 10$ observations). La différence est significative au seuil de 3 %.

Dans la première situation (nourriture), la rectitude du trajet aller est de $0,14 \pm 0,05$ ($n = 6$ observations) contre $0,35 \pm 0,26$ ($n = 10$ observations) pour la deuxième situation (transport de larve). La différence n'est statistiquement pas très éloignée du seuil de signification ($P < 0,06$).

Enfin, la distribution des ouvrières, du point de vue polymorphisme, est différente selon qu'il s'agit d'un recrutement alimentaire ou d'un transport de larves.

Les résultats sont consignés dans le tableau n° 1.

sous-caste	major	media	minor	n
recrutement				
nourriture	2,4	70,3	27,3	72
larves	16,4	62,1	21,6	168

Tableau 1: Répartition des sous-castes d'ouvrières recrutées en fonction de la nature du recrutement. Les résultats sont donnés en pourcentage des ouvrières fourrageuses (n).

Table 1: Distribution of the worker subcastes recruited according to the recruitment kind. The results are given in percentage of the foraging workers (n).

On peut remarquer que les ouvrières major ne représentent que 2,4 % des ouvrières impliquées dans l'approvisionnement en nourriture alors que dans le cas du transport des larves, la proportion des majors réalisant cette tâche correspond à 16,3 % de l'effectif des ouvrières fourrageuses.

DISCUSSION et CONCLUSION

Camponotus athiops présente la particularité de réaliser un recrutement de groupe avec leader lorsqu'il s'agit de recruter des congénères vers une source alimentaire mais pour un transport de larves, la présence du leader n'est pas indispensable. Ces deux types de recrutement se rencontrent chez des espèces différentes de *Camponotus*: recrutement avec leader pour *C. socius* (HOLDOBLER 1971), recrutement sans leader chez *C. pennsylvanicus* (TRANIELLO 1977).

L'analyse des caractéristiques du recrutement de congénères met en évidence plusieurs différences. Certaines de ces caractéristiques sont évidemment liées au comportement spécifique à chacune des situations. C'est le cas du temps passé sur le dépôt: la durée de la prise alimentaire de miel est nettement plus longue que la saisie d'une larve. De même, le délai de sortie des premières ouvrières recrutées s'explique probablement par un comportement d'invitation associé à des échanges trophactiques retardant la sortie des ouvrières recrutées et du leader, comme cela est connu chez d'autres *Camponotus* (HOLDOBLER 1971). Par contre sur le plan numérique, le recrutement dans le cas du transport de larves est plus "efficace" que le recrutement alimentaire.

Selon la nature de la tâche à réaliser, transport de nourriture ou transport de larves, le recrutement montre des différences. Certaines d'entre elles sont liées à la nature de la tâche à réaliser tandis que d'autres relèvent du recrutement lui-même. C'est le cas de la taille et du nombre des ouvrières recrutées.

REFERENCES

- CAMMAERTS (M.C.), 1978.- Recruitment to food in *Myrmica rubra* L. *Biol. Behav.*, 4, 159-172.
 HOLDOBLER (B.), 1971. - Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym. Formicidæ). *Z. vergl. Physiol.*, 75, 123-142.
 HOLDOBLER (B.), 1978. - Ethological aspects of chemical communication in ants. *Adv. Stud. Behav.*, 8, 75-115.
 TRANIELLO (J.F.A.), 1977. - Recruitment behavior, orientation, and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Hymenoptera: Formicidæ). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 61-79.
 WILSON (E.O.), 1971.- *The insect societies*. The Belknap Press, Harvard University, Cambridge (USA), 548 p.
 WILSON (E.O.), 1975. - Enemy specification in the alarm-recruitment system of an ant. *Science*, 190, 798-800.

POUVOIR ATTRACTIF D'UNE REINE HÉTÉROCOLONIALE SUR DES
 OUVRIÈRES POURVOYEUSES OU NOURRICES DE CATAGLYPHIS CURSOR
 (HYMENOPTERA : FORMICIDAE) . EFFET DE L'ORPHELINAGE

BERTON F., LE ROUX A-M., LE ROUX G. & BARREAU S.

*Laboratoire Ethologie et Psychophysiologie, Fac. Sciences,
 Parc de Grandmont, 37200 TOURS.*

Résumé : L'effet de l'orphelinage sur la réponse de 10 ouvrières de *Cataglyphis cursor* mises en présence d'une reine inconnue non familière (hétérocoloniale), est apprécié en comptabilisant les agrégations des ouvrières à proximité de la reine et, en analysant le répertoire comportemental développé par ces ouvrières.

Les tests comparent des lots d'ouvrières (pourvoyeuses ou nourrices), normales, issues de sociétés possédant la reine d'origine, et des lots d'ouvrières issues de sociétés orphelines. 1° Une reine hétérocoloniale est plus attractive pour des ouvrières pourvoyeuses qu'elle ne l'est pour des ouvrières nourrices. 2° L'orphelinage modifie les agrégations des ouvrières : le pouvoir attractif de la reine hétérocoloniale sur les pourvoyeuses orphelines est diminué de façon significative, les changements observés chez les nourrices orphelines ne sont pas significatifs. 3° L'orphelinage altère surtout le comportement des pourvoyeuses dont la palette comportementale s'appauvrit qualitativement et quantitativement. 4° L'orphelinage abaisse de façon significative le niveau d'activité des pourvoyeuses et des nourrices.

Mots-clés : Fourmis, *Cataglyphis cursor*, Pouvoir Attractif, Reine Hétérocoloniale, Sociétés Orphelines, Pourvoyeuses, Nourrices

Summary : The attractive power of an alien queen to workers, foragers and nurses of *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). Queenlessness effect.

The influence of queenlessness upon the attractant power of an alien queen to workers was measured by keeping an account of aggregations of ten workers to the queen and analysing the behavioural repertoire of these workers.

Comparisons of different worker populations, foragers and nurses sampled from either queenright or queenless societies showed that : 1° Foragers were more attracted to the alien queen than nurses. 2° Worker aggregations were

disturbed in relation to queenlessness, queenless foragers were significantly less attracted to the queen, changes in aggregations of queenless workers were not significant. 3° Queenlessness altered mainly the behaviour of foragers whose repertoire was qualitatively and quantitatively reduced.

4° Queenlessness involved a significant reduction of the activity, both of foragers and nurses.

Key-words : Ants, *Cataglyphis cursor*, Attractant Power, Alien Queen, Queenless, Societies, Foragers, Nurses

INTRODUCTION

Le phénomène d'attraction est un élément important de la reconnaissance individuelle dont il est difficilement dissocié (Keller & Passera, 1989). La scission expérimentale en deux parties d'une société de *Cataglyphis cursor*, l'une gardant la reine et le couvain, l'autre sans reine et sans couvain, permet de démontrer que la reine d'origine est fortement attractive pour ses ouvrières, même après une séparation de plus de quatre mois (Berton *et al.*, 1989). Les ouvrières orphelines de *C. cursor* sont capables de produire une nouvelle reine et de renouveler la société entière grâce à la parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque (Cagniant, 1979). La reine d'origine perd son pouvoir attractif lorsque les ouvrières dont elle a été séparée n'ont pu produire en son absence une reine parthénogénétique, ou lorsque ces ouvrières orphelines n'ont pas adopté une reine hétérocoloniale. La reine d'origine peut redevenir attractive lorsque l'orphelinage cesse (Berton, 1989). L'orphelinage affecte donc profondément la réponse des ouvrières au pouvoir attractif de leur propre reine.

Les capacités des ouvrières à être attirées par leur propre reine sont dépendantes des facteurs environnementaux et probablement physiologiques. Des échantillons différents d'ouvrières, des jeunes ou nourrices d'une part, et des plus âgées ou pourvoyeuses, donc plus expérimentées d'autre part, (Retana & Cerda, 1990) montrent des différences qui permettent de définir un profil comportemental particulier en regard de ce phénomène, ce qui suggère également l'importance des facteurs expérimentiels.

L'objet de ce travail est de mesurer l'effet de l'orphelinage et la part des facteurs expérimentiels et environnementaux sur le pouvoir attractif d'une reine hétérocoloniale, non familière, en mettant en présence de la reine deux lots d'ouvrières, des nourrices d'une part, des pourvoyeuses d'autre part issues de colonies normales avec reine ou de colonies orphelines depuis au moins 4 mois. Les expériences sont pratiquées en octobre, lorsque l'activité de ponte de la reine et des ouvrières orphelines entre normalement en phase de repos.

MATERIEL ET METHODES

Le dispositif, déjà décrit, (Berton *et al.*, 1989) est une boîte cylindrique divisée en deux compartiments égaux portant chacun un tube obturé par une grille.

Les fourmis : L'espèce *Cataglyphis cursor* est monogyne. Une reine étrangère à la société est isolée dans un des tubes, ce qui permet de définir le compartiment reine. L'autre tube contient une ouvrière issue du même échantillon que 10 ouvrières déposées au centre du dispositif.

Les tests : La réponse des 10 ouvrières au stimulus attractif de la reine est évaluée en comptabilisant les agrégations de ces individus dans chaque compartiment, reine ou ouvrière, sur la grille ou sur le côté. Les relevés effectués toutes les 5 minutes, pendant une heure, permettent à la fois de localiser chaque ouvrière et de préciser ce qu'elle fait (120 relevés par test pour les 10 ouvrières). Les différents types comportementaux relevés sont exclusifs.

Expérience I : Les ouvrières testées sont issues d'une société normale. 6 échantillons de Pourvoyeuses et 3 échantillons de Nourrices provenant dans chaque cas de sociétés différentes ont été testés.

Expérience II : Les ouvrières testées sont issues d'une société orpheline depuis 4 mois. 6 échantillons de Pourvoyeuses et 3 de Nourrices ont été utilisés dans les mêmes conditions.

Choix des critères : Les critères sélectionnés sont ceux qui montrent une différence significative entre pourvoyeuses et nourrices normales. Ce sont les concentrations, morsures et déplacements sur la grille de la reine, les toilettages, les immobilisations sur les côtés. Pour une présentation plus explicite, ce sont les fréquences relatives moyennes (concentrations des ouvrières sur la grille de la reine, divers types comportementaux) ou les fréquences absolues moyennes (répertoire) qui ont servi à construire figures et histogrammes.

L'analyse statistique est faite à partir des données brutes. Elle utilise 1° le test de randomization pour la comparaison de deux groupes appariés et 2° le test U de Mann-Whitney pour la comparaison de deux groupes indépendants ($P \leq 0,05$).

RESULTATS

1) Le pouvoir attractif de la reine est mesuré par les concentrations sur la grille de la reine (tableau I, figure 1)

- Expérience I

Les Pourvoyeuses issues d'une société normale (avec reine) différencient bien la grille de la reine étrangère sur laquelle elles se concentrent (25,56 %),

Tableau I : Critères comportementaux Table I : Behavioural parameters

TESTS	Expérience 1 Normales		Expérience 2 Orphelines	
	POURV	NOUR	POURV	NOUR
Grille reine*	25,56	4,44	7,92	1,39
Grille Ouvrière*	3,47	2,78	0,83	0
Nombre T.C. ^o	13,33	7,33	10,17	7
Mors.Grille Reine*	15,69	3,89	5,14	1,39
Dépl.Grille Reine*	5,42	0,28	1,67	0
Toilet.*	8,75	4,17	3,75	2,78
Immob.*	36,67	71,67	64,72	81,67

Expérience 1 : Les ouvrières Normales sont issues d'une colonie avec reine.

Expérience 2 : Les ouvrières Orphelines sont issues d'une société privée de reine depuis au moins 4 mois.

Dépl. : déplacements ; *Immob. :* Immobilité ; *Mors. :* Morsures ; *NOUR :* Nourrices ; *POURV :* Pourvoyeuses ; *T.C.* Types comportementaux ; *Toil. :* Toilettages. * Fréquence relative moyenne ; ^o Fréquence absolue moyenne.

Expériment 1 : Workers are sampled from queenright societies

Expériment 2 : Workers are sampled from queenless societies after queen removal more than 4 months ago.

Dépl. : Moving ; *Grille reine :* Queen Gauze ; *Grille ouvrière :* Worker Gauze ; *Immob. :* Immobility ; *Mors. :* Bites ; *T.C. :* Behavioural parameters ; *Toil. :* Self-grooming ; * relative mean frequency ; ^o Absolute mean frequency.

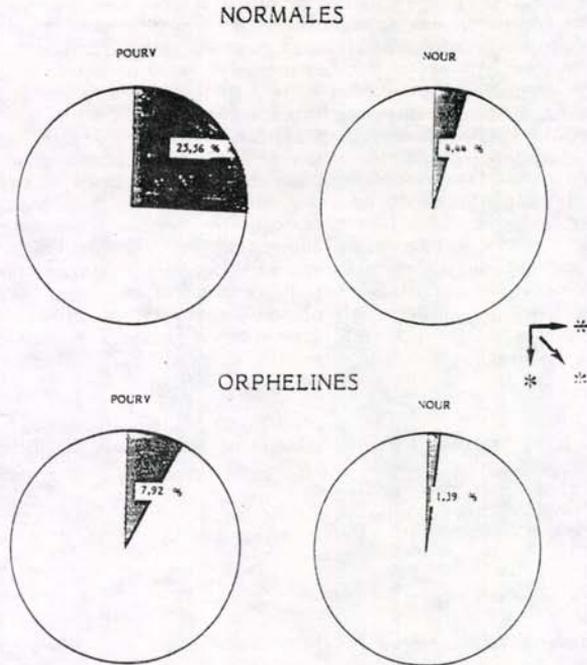


Fig. 1 : Répartition des Pourvoyeuses et des Nourrices sur la grille de la reine.
 Expérience 1 : Les ouvrières Normales sont issues d'une société avec reine
 Expérience 2 : Les ouvrières Orphelines sont issues d'une société privée de reine depuis au moins 4 mois

* Significatif avec le U de Mann-Whitney ($P \leq 0,05$)

Fig. 1 : Distribution of foragers (POURV) and nurses (NOUR) on queen gauze
 Experiment 1 : Workers are sampled from queenright societies
 Experiment 2 : Workers are sampled from queenless societies after queen removal more than 4 months ago

* Significant with U Mann-Whitney test ($P \leq 0,05$)

de la grille ouvrière (3,47 %) (significatif). Les nourrices, testées dans les mêmes conditions ne se répartissent pas de façon significativement différente sur l'une ou l'autre des grilles (grille reine, 4,44 % et grille ouvrière, 2,78 %). La reine hétérocoloniale est plus attractive pour les pourvoyeuses qu'elle ne l'est pour les nourrices (significatif).

- Expérience II

L'orphelinage diminue fortement le pouvoir attractif de la reine sur les Pourvoyeuses (significatif), l'effet n'est pas significatif chez les Nourrices.

2) L'orphelinage modifie le profil comportemental des ouvrières face à la reine hétérocoloniale (tableau I)

Le profil comportemental est mesuré, dans nos conditions expérimentales, par le nombre de types comportementaux différents et par les modifications qualitatives et quantitatives de ces divers types comportementaux.

- Le nombre de types comportementaux relevés est plus important chez les Pourvoyeuses que chez les Nourrices (significatif). Il diminue à la suite de l'orphelinage (différence significative chez les pourvoyeuses (figure 2)).

- Les morsures de la grille reine et les déplacements sur la grille reine diminuent, mais cet effet n'est significatif que chez les Pourvoyeuses. (Figure 3).

- Les toilettes sont moins fréquents chez les ouvrières orphelines, la différence n'est significative que chez les Pourvoyeuses (Figure 3).

- Le niveau d'activité est différent selon l'échantillon d'ouvrières testé. Les immobilisations sont plus importantes chez les Nourrices (significatif). L'absence de la reine augmente fortement les immobilisations non seulement chez les Pourvoyeuses (significatif) mais aussi chez les Nourrices (significatif).

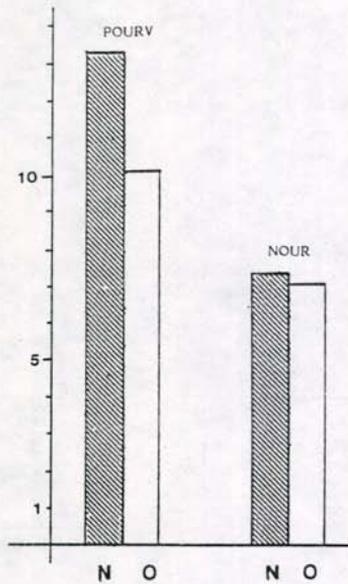


Fig. 2 : Nombre de types comportementaux différents
 Pourv. : Pourvoyeuses ; Nour. : Nourrices
 (voir légende fig. 1)

Fig. 2 : Number of different behavioural types
 Pourv. : Foragers ; Nour. : Nourrices
 (see legende fig. 1)

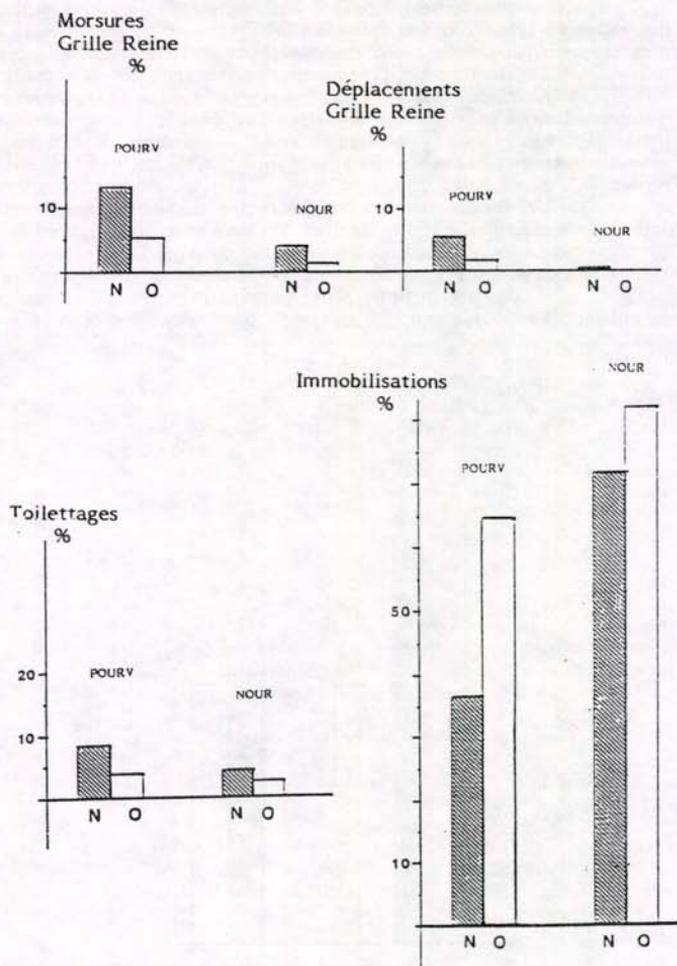


Fig. 3 : Les types comportementaux : modifications quantitatives
 Nour. : Nourrices ; Pourv. : Pourvoyeuses ; N : Normales ; O : Orphelines
 (voir légende fig. 1)

Fig. 3 : Behavioural types : quantitative modifications
 Nour. : Nurses ; Pourv. : Foragers ; N : queenright ; O : queenless
 (see legende fig. 1)

DISCUSSION

Une reine hétérocoloniale possède un certain pouvoir attractif pour des ouvrières non familières issues d'une colonie étrangère. Au cours d'une précédente étude, nous avons montré que ce pouvoir attractif est beaucoup plus faible que celui de la reine homocoloniale d'origine (Berton *et al.*, soumis (a)). Ce pouvoir attractif augmente après familiarisation, lorsque la reine étrangère est adoptée par les ouvrières dans les 48 heures qui suivent la mue imaginale. Deux mois après l'adoption, les jeunes ouvrières sont autant attirées par leur nouvelle reine que par la reine d'origine dont elles ont été séparées. Ces résultats suggèrent que le pouvoir attractif d'une reine est lié au phénomène de reconnaissance de la reine. Ils suggèrent également un apprentissage de l'odeur de la reine. Ils montrent de plus, que le phénomène de reconnaissance de l'odeur de la reine tout en étant lié au phénomène d'attraction peut en être dissocié, dans certaines conditions.

Le pouvoir attractif d'une reine, homocoloniale en particulier, est en outre très probablement lié à des facteurs physiologiques tels le développement ovarien, la fécondité ou le poids (Mercier *et al.*, 1985 (ab), chez *Plagiolepis pygmaea* ; Cammaerts & Scannu, 1985, chez *Myrmica rubra* ; Vargo & Fletcher, 1990, chez *Solenopsis invicta*). Ce facteur devrait être maîtrisé en partie puisque reine et ouvrières ont été testées en octobre, alors que la période de repos sexuel est amorcée depuis fin août.

L'étude présente montre une différence au niveau de la réponse des ouvrières issues d'une société normale au stimulus émis par une reine hétérocoloniale. Les pourvoyeuses sont plus attirées que les nourrices. Cette réponse est différente de celle provoquée par la présence de la reine homocoloniale d'origine qui attirait autant les deux types d'ouvrières (Berton *et al.*, soumis (b)). Ce précédent résultat suggérait "une décision innée ou apprise, c'est-à-dire déterminée par des programmes ontogénétiques ouverts ou fermés" (Mayr, 1974). Lorsque la reine hétérocoloniale est mise en présence des ouvrières, c'est le facteur expérimentiel qui prédomine dans nos conditions expérimentales et explique le comportement différent des pourvoyeuses (expérimentées) et des nourrices (inexpérimentées).

Les sociétés expérimentales orphelines de *Cataglyphis cursor* ont de grandes capacités de régulation, en particulier en ce qui concerne la fermeture de la société et la reconnaissance interindividuelle, puisque la décision sociale n'est pas différente de celle des sociétés normales (Berton, 1989). Il en est de même des sociétés naturelles orphelines de *Rhytidoponera confusa* qui ont les mêmes capacités de discrimination que les sociétés avec reine (Crosland, 1990). Bien que l'absence de la reine abaisse fortement le niveau d'activité de la société, altère les relations interindividuelles, la circulation de l'information et donc la structure sociale, les sociétés orphelines conservent une grande flexibilité comportementale.

REFERENCES

- BERTON F., 1989 - Les effets de l'orphelinage chez la Fourmi *Cataglyphis cursor* : organisation des sociétés sans reine et signification de la parthénogénèse thélytoque. Thèse Doct. Univ. Tours.
- BERTON F., LENOIR A., LE ROUX A.M. et LE ROUX G., 1989 - Attractivité de la reine homocoloniale de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). Modifications du répertoire comportemental après orphelinage. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5 : 145-152.

- BERTON F., LENOIR A., NOWBAHARI E. and BARREAU S. - Learning of queen attractant cues in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). soumis (a).
- BERTON F., LENOIR A., LE ROUX G. and LE ROUX A.M. - Orphaning effect on queen attractant power and worker behavioural repertoire in *Cataglyphis cursor* ants (Hymenoptera : Formicidae). soumis (b).
- CAGNIANT H., 1979 - La parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque chez la Fourmi *Cataglyphis cursor*. Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Insectes Soc.*, 26 : 51-60.
- CAMMAERTS M.C. et SCANNU M., 1985 - Etude de facteurs expliquant la variabilité des groupements d'ouvrières de *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera : Formicidae) autour de leur reine. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 115 : 13-28.
- CROSLAND M.W.J., 1990 - The influence of the queen, colony size and worker ovarian development on nestmate recognition in the ant *Rhytidoponera confusa*. *Anim. Behav.*, 39 : 413-425.
- KELLER L. et PASSERA L., 1989 - Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Anim. Behav.*, 37 : 733-740.
- MAYR E., 1974 - Behavior programs and evolutionary strategies. *Amet. Sci.*, 62: 650-659.
- MERCIER B., PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1985a - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). 1. La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. *Insectes Soc.*, 32 : 335-348.
- MERCIER B., PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1985b - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). 2. La fécondité des reines en condition expérimentale polygyne. *Insectes Soc.*, 32 : 349-362.
- RETANA J. and CERDA X., 1990 - Social organization of *Cataglyphis cursor* Ant Colonies (Hymenoptera, Formicidae) : Inter-, and Intraspecific Comparisons. *Ethology*, 84 : 105-122.
- VARGO L.E. and FLETCHER D.J.C., 1990 - On the relation on queen number and fecundity in polygynous colonies on the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.* in press.

LA POLYDOMIE CHEZ LES FORMICIDÆ ARBORICOLES DANS LES CACAOYERES DU BRÉSIL : OPTIMISATION DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE OU STRATEGIE DEFENSIVE ?

J.H.C. DELABIE¹, F.P. BENTON¹ & M.A. de MEDEIROS^{1,2}

¹ Setor de Entomologia, Centro de Pesquisas do Cacau, CEPLAC, Caixa Postal 7 -
45600 - Itabuna - Bahia - Brésil et ² Stagiaire, boursière du CNPq

Résumé: Diverses espèces de fourmis arboricoles du Brésil sont polydomes. A partir de l'exemple de deux espèces dominantes, *Azteca chartifex spiriti* et *A. paraensis bondari*, et de deux espèces non dominantes, *Camponotus cingulatus* et *Hypoclinea bidens*, sont discutés les facteurs évolutifs qui pourraient expliquer la structure des fourmilères de ces espèces. Dans la plupart des cas, la polydomie permet une exploitation rationnelle des ressources alimentaires et physiques et diminue les coûts énergétiques ainsi que les risques d'extinction des sociétés. Dans le cas de *Camponotus*, il semble qu'un des avantages majeurs de ce type de structure de nid soit de minimiser les effets de la prédation par les fourmis Ecitoninae.

Mots-clés: *Formicidæ arboricoles, région néotropicale, polydomie, stratégies de nidification.*

Abstract: The polydomism of arboreal Formicidæ in cocoa plantations of Brazil: Optimization of space occupation or strategy of defense?

Some arboreal ant species of Brazil are polydomous. The evolutionary factors capable of explaining the decentralization of the ant nests are discussed, taking as examples the two dominant species, *Azteca chartifex spiriti* and *A. paraensis bondari*, and the two non-dominant species, *Camponotus cingulatus* and *Hypoclinea bidens*. In the majority of cases, polydomism allows a rational exploitation of food and space and reduces the energetic costs as well as the risks of extinction of the societies. In the case of *Camponotus*, it seems that the main advantage of this sort of structure is to minimize the effect of predation by Ecitoninae.

Key words: *arboreal Formicidæ, Neotropical region, polydomism, nesting strategies.*

INTRODUCTION

La polydomie est un phénomène relativement commun chez les fourmis et elle a été assez bien documentée chez certaines espèces, comme diverses *Formica* (ROSENGREN & PAMILO 1983; ROSENGREN *et al.* 1985), *Monomorium pharaonis* (L.) (EDWARDS 1986) et chez les *Oecophylla* (WAY 1954; HÖLDOBLER & LUMSDEN 1980; HÖLDOBLER 1983), même si parfois l'expression "décentralisation du nid" est préférée. ROSENGREN et PAMILO (1983) rappellent que le terme de "polydomie" désigne un arrangement en plusieurs sous-unités d'une société unique, et qu'il est souvent confondu avec le terme de "polycalie" qui caractérise des relations de coopération entre sociétés distinctes.

Chez de nombreuses fourmis arboricoles sud-américaines les nids ont une structure polydome. Quelques unes de ces fourmis font partie de la mosaïque d'espèces domi-

nantes typiques des écosystèmes et agrosystèmes pérennes des régions néotropicales (LESTON 1978; WINDER 1978), comme c'est le cas de certaines espèces du genre *Azteca* (Dolichoderinæ) possédant un comportement territorial très marqué. D'autres espèces, comme *Hypoclinea bidens* (L.) (Dolichoderinæ) et certains *Camponotus* (Formicinæ), profitent des espaces où aucune espèce dominante n'est rencontrée.

RESULTATS ET DISCUSSION

La polydomie chez les fourmis arboricoles dominantes: cas des *Azteca*.

Les fourmis du genre *Azteca* sont typiquement néotropicales. Elles sont arboricoles, et souvent associées à des plantes, comme *A. paraensis bondari* Borgmeier qui édifie un "jardin de fourmis". D'autres, comme *A. chartifex spiriti* Forel, construisent des nids à partir de débris divers. Ces deux espèces sont répandues dans les cacaoyères de Bahia (DELABIE 1990).

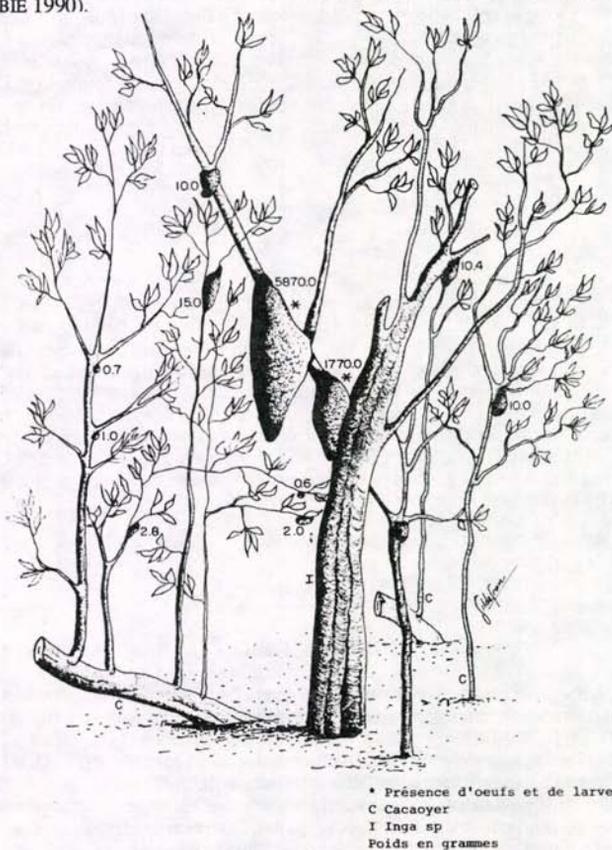


Figure 1. Fourmière polydome de *Azteca chartifex spiriti*.
Polydomous nests of *Azteca chartifex spiriti*.

La polydomie chez *Azteca chartifex spiriti*

Les différents nids qui composaient une fourmilière d'*A. chartifex spiriti* (Fig. 1) ont été retirés, pesés et leur population étudiée au laboratoire. Des oeufs et des larves ont été rencontrés seulement dans les deux nids les plus grands, mettant ainsi en évidence la présence probable de la (des) femelle(s) fertile(s). Dans les nids de taille intermédiaire seules des ouvrières ont été rencontrées, alors que dans les nids les plus petits, un certain nombre de Pseudococcidae se partageaient l'espace disponible avec les ouvrières. Bien que formant de véritables abris pour les homoptères, ces dernières structures sont à rapprocher des "nids d'approvisionnement" observés par PISARSKI (1972) à la périphérie des nids de *Formica exsecta*.

Dans les nids les plus petits, de poids inférieur à 10 grammes, les ouvrières *minor* sont relativement plus abondantes que dans les nids plus lourds. La proportion d'ouvrières *major* (x) dépend du poids du nid (y) ($\log(y) = 0.68 + 0.023x$; $R^2 = 0.58$) et s'équilibre au-dessus de 10 g. Une même relation existe entre la population des nids (y) et leur proportion respective en ouvrières *major* (x) ($y = 5.84 e^{x^2/100}$; $R^2 = 0.88$).

Une étude du comportement a montré par ailleurs que la proportion d'ouvrières *minor* était relativement plus élevée pour les tâches d'exploration et de collecte de miellat, en comparaison avec d'autres types d'activités sociales (DELABIE & MEDEIROS 1990). Ces observations sont en accord avec le fait que, dans les nids les plus petits, la proportion de ce type d'individus est aussi la plus élevée. Du point de vue énergétique, en raison du coût de production des ouvrières *major*, cette catégorie d'individus vit dans les nids qui possèdent une taille suffisante, et donc une capacité de travail en conséquence. Par contre, le coût énergétique de production des ouvrières *minor* étant moindre*, c'est à ces dernières qu'incombent, le plus souvent, les activités les plus exposées ou celles qui nécessitent de plus grandes dépenses énergétiques telles l'exploration, la colonisation ou la collecte de miellat, souvent à la périphérie du territoire.

Enfin, prenant pour base le comptage des individus des petites colonies et en extrapolant ces données à partir des pesées des différents nids, la population de la fourmilière de la figure 1 a été estimée à environ 1 million d'individus. Celle-ci n'est pas, et de loin, la plus volumineuse qui puisse être rencontrée dans les cacaoyères.

La polydomie chez *Azteca paraensis bondari*

Les nids composants une fourmilière d'*A. paraensis bondari* sont moins peuplés que ceux d'*A. chartifex spiriti*, mais comptent cependant chacun plusieurs centaines d'individus. La proportion d'ouvrières *major* (x) augmente avec le poids des nids (y) ($y = 17.51 + 1.43x$; $R^2 = 0.99$). On peut donc considérer que les nids les plus petits sont équivalents à des noyaux de colonisation dans lesquels les investissements en termes énergétiques sont réduits au minimum, ce qui contribue à maintenir élevée la proportion d'ouvrières *minor*. Ainsi, le nombre d'ouvrières *major* croît proportionnellement au volume et à la population du nid, et donc à sa capacité de travail. Une étude de la division du travail chez cette espèce corrobore ces observations en montrant que les ouvrières *minor* sont responsables de la construction des nouveaux nids et des soins aux plantes épiphytes symbiotes, en l'occurrence, la Gesneriaceae *Codonanthe uleana* (DELABIE & MEDEIROS 1990).

Enfin, on observe que la distribution actuelle des nids d'*A. paraensis bondari* à Bahia est toujours limitée à un petit groupe de plantes connexes. Cela est net surtout dans les cacaoyères où cette espèce est soumise à un contrôle chimique continu depuis un demi-siècle (BONDAR 1939; SILVA 1945; TOSTA FILHO 1948) et où, malgré tout, elle a réussi à se maintenir localement. Il est possible, en fait, que tous les nids rencontrés sur un même groupe de plantes soient issus des subdivisions successives d'une fourmilière matrice et de ses colonies filles, l'hypothèse d'une société devenant progressivement polylocalique ne pouvant être exclue. Ceci pourrait expliquer le succès, en termes écologi-

* A partir du modèle de OSTER et WILSON (1978), on a calculé que cela représentait environ 4 fois moins d'énergie pour cette espèce (DELABIE et MEDEIROS 1990).

ques, d'*A. paraensis bondari* qui s'était largement répandue dans les cacaoyères de Bahia entre 1920 et 1940, avant que de vastes campagnes d'erradication soient entreprises (TOSTA FILHO 1948).

À l'instar des *Oecophylla* (HÖLLDOBLER & LUMSDEN 1980), on peut dire des *Azteca* que la maintenance de nombreux nids leur permet de contrôler un territoire plus vaste et d'être présentes partout à la fois. Ceci leur permet d'en défendre l'intégrité contre des compétiteurs, comme, par exemple, des fourmis de la même espèce ou d'espèces concurrentes, ou des prédateurs, reptiles, petits singes ou tamandous s'attaquant volontiers aux colonies d'insectes sociaux. Dans ce cas, la polydomie contribue à diminuer le risque d'extinction de la fourmière. En effet, même une destruction partielle de la fourmière (un ou plusieurs nids) a peu de chances d'affecter sa survie, sauf dans le cas de la mort de la reine si la société est monogyne. En outre, certaines espèces, telles que *A. chartifex spiriti*, possèdent un système élaboré de glandes exocrines pouvant produire des substances qui repoussent les compétiteurs (allomones) (DELABIE & MEDEIROS 1990).

Cependant, la dispersion des nids peut être due aussi à la nécessité de redistribuer volume et poids de la population selon la capacité de support de la plante-hôte. Elle permet aussi d'exploiter rationnellement les ressources alimentaires, qui sont nécessairement abondantes en raison de la population des nids. Ces ressources sont constituées par les élevages d'homoptères d'un côté et, de l'autre, par les proies dispersées dans le feuillage des arbres. Ceci est d'ailleurs à mettre en parallèle avec ce qui est observé chez *Formica lugubris* Zett. qui compense une faible densité de proies en occupant un territoire plus large grâce à son organisation polydome (CHERIX, in ROSENGREN *et al.* 1985). La décentralisation des nids assure ainsi une plus grande stabilité et un meilleur rendement dans l'approvisionnement de la fourmière, ainsi que l'observent ROSENGREN et PAMILO (1983) au sujet de l'organisation de certaines sociétés de *Formica*, tout en diminuant le coût énergétique de la défense et du transport des aliments collectés (HÖLLDOBLER & LUMSDEN 1980; HÖLLDOBLER 1983).

On voit donc que les caractères fondamentaux de l'organisation des sociétés polydomes de fourmis dominantes sont convergents, que celles-ci soient arboricoles ou non.

La polydomie chez les fourmis arboricoles non dominantes.

Plusieurs espèces polydomes de fourmis arboricoles non dominantes sont communes dans les cacaoyères de Bahia; c'est notamment le cas de *Camponotus abdominalis* (Fabr.) et de *C. cingulatus* Mayr. Ces fourmis ne sont pas strictement arboricoles puisqu'on trouve des nids dans les souches de bois mort, dans la litière, et parfois même dans les habitations. Dans la partie aérienne des arbres, elles s'installent à la base des épiphytes, mais, dans les cacaoyères, c'est surtout dans les cabosses sèches laissées sur la plante ou tombées sur le sol qu'on les rencontre. Une fourmière polydome de *C. cingulatus* a été plus particulièrement étudiée dans une cacaoyère du Centre de Recherche sur le Cacao, à Ilhéus (Bahia). Elle se caractérisait par la très grande quantité de nids (environ une centaine), et une apparente monogyne. Les deux espèces de *Camponotus* citées peuvent être considérées comme omnivores, cependant, elles recherchent plus particulièrement le miellat d'homoptères qu'elles élèvent en différents endroits de la plante, surtout sur le pédoncule et la partie supérieure des cabosses. Elles sont essentiellement nocturnes, et, comme d'autres espèces du même genre, s'enfuient rapidement si leur nid est perturbé, tout en transportant leurs larves. Ce sont donc des éviteurs de prédateurs au sens de HUNT (1983).

Une autre espèce particulièrement commune dans les cacaoyères est la Dolichoderinae *Hypoclinea bidens* (L.). Cette fourmi nidifie dans le feuillage des arbres, mais elle peut aussi profiter des cavités naturelles du sol ou de la plante, et a même été rencontrée dans un nid de Vespidae abandonné. Une fourmière de *H. bidens* est composée de plusieurs dizaines de nids faits de feuilles vivantes ou sèches, jointes ou couvertes par une matière cartonneuse, distribués dans un groupe d'arbres dont le feuillage se chevauche. Chacun des nids possède une unique entrée, en forme de fente plus ou moins arrondie, orientée vers le pédoncule de la feuille. Selon LESTON (1978), cette espèce recherche ses

aliments sur les arbres dans un rayon d'une quinzaine de mètres, ce qui est en accord avec nos propres observations.

Comme les *Camponotus*, *H. bidens* s'alimente principalement de miellat produit par des homoptères élevés sur les fruits ou sur les rameaux. Ces fourmis sont surtout diurnes et un peu plus agressives que les *Camponotus*. Cependant, d'une façon générale, les ouvrières s'enfuient lorsque le nid est perturbé ou s'y dissimulent. Elles sont capables d'émettre un signal d'alarme, sous la forme d'un claquement sec résultant du choc de l'extrémité de leur abdomen contre le support (la feuille, dans la plupart des cas). Il est possible que ce mouvement soit associé à la libération d'une phéromone d'alarme.

Il est évident que dans le cas de *C. cingulatus*, la polydomie optimise l'occupation territoriale et l'exploitation des ressources alimentaires : les élevages d'homoptères à proximité des nids. Dans le cas de *H. bidens*, la situation est un peu différente, car les nids sont dispersés dans un petit nombre d'arbres, et les homoptères se rencontrent sur d'autres arbres à une certaine distance de l'aire de nidification. La polydomie, dans ce cas, optimise plutôt l'espace de nidification (la branche ou l'arbre), dans la mesure où les fourmis utilisent un seul type de support pour construire le nid, la feuille, et que les constructions sont multipliées en fonction de la population.

L'observation que certains *Ecitoninae* sont de redoutables prédateurs de larves et de nymphes d'autres espèces de fourmis néotropicales est déjà ancienne (SUMICHRAST 1868, in WHEELER 1910) et, depuis, nombreuses furent les références d'*Ecitoninae* capturant des fourmis pour leur alimentation (BORGMEIER 1955, 1959; RETTENMEYER *et al.* 1983; BURTON & FRANKS 1985). Parmi les *Ecitoninae*, ce sont surtout les *Eciton* qui pourchassent des individus de tous âges de *Camponotus* spp. (BORGMEIER 1955; RETTENMEYER *et al.* 1983; BURTON & FRANKS 1985; BENTON 1989). Des diptères de la famille Phoridae profitent d'ailleurs de la fuite des *Camponotus* provoquée par l'invasion des *Eciton* pour les localiser et les parasiter (BORGMEIER 1958; BENTON 1989 et en préparation). Certains Phoridae, probablement parasites spécifiques de *Camponotus* paraissent incapables de localiser leurs hôtes autrement que par la vue. Comme ceux-ci sont nocturnes, les diptères suivent les raids d'*Eciton* pendant la journée, lesquels chassent les *Camponotus* de leurs nids (BENTON 1989). Dans ce cas, les habitudes nocturnes des *Camponotus*, ainsi que la dispersion de leurs nids, résultent sans aucun doute d'une pression de sélection exercée à la fois par leurs prédateurs et par leurs parasites.

CONCLUSION

Hunt (1983) explique l'acquisition de certaines caractéristiques morphologiques des fourmis par la pression de sélection exercée par la prédation des vertébrés myrmécophages. Il est probable aussi que certains prédateurs, vertébrés ou non, exercent une pression de sélection sur la structure des nids, car, dans certains cas, la subdivision et/ou la dispersion d'une fourmière populeuse en petits nids peut être un avantage évolutif, diminuant les risques d'extinction de la société. Cependant, il est indéniable que la polydomie confère à la société une rationalisation de l'exploitation des ressources alimentaires et physiques, minimisant les coûts énergétiques de cette exploitation, ainsi que ceux de sa défense.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier D.M.C. CORDEIRO, A.M. DA ENCARNAÇÃO, ainsi que G. DE ASSIS, J.R. SANTOS, J.C. DO CARMO et J.R.M. DOS SANTOS pour leur participation directe ou indirecte à l'élaboration de ce travail.

REFERENCES

- BENTON, F. 1989. Field observations on Phoridae (Diptera) associated with ants on Maraca Island. Maraca Rainforest Project. Invertebrates and Limnology. Preliminary Report. INPA, Royal Geographical Society, SEMA, pp. 13-16.
- BONDAR, G. 1939. Insetos daninhos e parasitas do cacau na Bahia. Instituto do Cacau da Bahia, Boletim Técnico n° 5, Salvador, Bahia (Brasil), 112 pp.
- BORGMEIER, T. 1955. Die Wanderameisen der Neotropischen Region. *Studia Entomol.*, 3, 720 pp.
- BORGMEIER, T. 1959. Neue und wenig bekannte Phoriden aus der neotropischen Region, nebst einigen Arten aus dem Belgischen Congo - Gebiet (Diptera, Phoridae). *Studia Entomol. (N.S.)*, 2, 129-208.
- BURTON, J.L., FRANKS, N.R. 1985. The foraging ecology of the army ant *Eciton rapax*: an ergonomic enigma? *Ecol. Entomol.*, 10, 131-141.
- DELABIE, J.H.C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. In: *Applied Myrmecology: A World Perspective*, R.K. Vander Meer, K. Jaffé, A. Gedeño (eds.), pp. 555-569. Wetview Press, Boulder.
- DELABIE, J.H.C., MEDEIROS, M.A. de. 1990. Aspectos da biologia e ecologia de *Azteca* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) na região cacauzeira da Bahia. Rapport de projet CNPq (non publié), CEPLAC-CEPEC et CNPq, Itabuna, Bahia (Brasil), 76 pp.
- EDWARDS, J.P. 1986. The biology, economic importance, and control of the Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). In: *Economic Impact and Control of Social Insects*, S. B. Vinson (ed.), pp. 257-271, Praeger, New York.
- HÖLDOBLER, B. 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica*, 15, 241-250.
- HÖLDOBLER, B., LUMSDEN, C.J. 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, 210, 732-739.
- HUNT, J.H. 1983. Foraging and morphology in ants: the role of vertebrate predators as agents of natural selection. In: *Social Insects in the Tropics*, P. Jaisson (ed.), Vol. 2, pp. 83-104, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- LESTON, D. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, 71, 649-665.
- OSTER, G.F., WILSON, E.O. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Monographs in Population Biology, 12, Princeton University Press, 352 pp.
- PISARSKI, B. 1972. La structure des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. *Ekol. Polska*, 20, 111-116.
- RETTENMEYER, C.W., CHADAB-CREPET, R., NAUMANN, M.G., MORALES, L. 1983. Comparative foraging by Neotropical army ants. In: *Social Insects in the Tropics*, P. Jaisson (ed.), Vol. 2, pp. 59-73, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- ROSENGREN, R., CHERIX, D., PAMILO, P. 1985. Insular ecology of the red wood ant *Formica truncorum* Fabr. I. Polydomous nesting, population size and foraging. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 58, 147-175.
- ROSENGREN, R., PAMILO, P. 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fennica*, 42, 65-77.
- SILVA, P. 1945. A "formiga de enxerto". Instituto de Cacau da Bahia. Boletim de Divulgação n° I, Salvador, Bahia (Brasil), 21 pp.
- TOSTA FILHO, I. 1948. Plano de ação econômica para o Estado da Bahia. Instituto de Cacau da Bahia, Salvador, Bahia (Brasil), 288 pp.
- WAY, M.J. 1954. Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Ent. Res.*, 45, 93-112.
- WHEELER, W.M. 1910. Ants, their structure, development and behavior. Columbia University Press (ed. 1926), New York, 663 pp.
- WINDER, J.A. 1978. The role of non-dipterous insects in the pollination of cocoa in Brazil. *Bull. ent. Res.*, 68, 559-574.

**ATTAQUES D'ARBRES FRUITIERS TROPICAUX
PAR LES FOURMIS DU GENRE *MELISSOTARSUS* (EMERY)
(HYMENOPTERA, FORMICIDÆ) ASSOCIÉES AUX
HOMOPTERES DIASPIDIDÆ**

Alain DEJEAN & Ruth MONY

*Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences
B.P. 812, Yaoundé (Cameroun)*

Résumé: Cette étude préliminaire a permis de mettre en évidence des attaques de *Melissotarsus beccarii* associée à un *Diaspis* sp. (Homoptera, Diaspididae, Diaspidinae), sur safoutier, *Dacryodes edulis*. Il s'agit du deuxième cas connu d'association *Melissotarsus* - *Diaspididae* et du premier cas enregistré d'attaque sur Burseraceae. La population des *M. beccarii* sur le tronc et les branches maîtresses du safoutier est de l'ordre de 1.500.000 individus (adultes et couvain confondus) pour 550.000 *Diaspis* sp.. A cela s'ajoutent des attaques par plaque sur les branches plus jeunes. Sur le manguiier, *Mangifera indica* (Anacardiaceae), les populations de *Melissotarsus weissi* sur tronc et branches maîtresses sont de l'ordre de 400.000 individus pour une population de *Morganella pseudospinigera* (Diaspididae, Aspidiotinae) légèrement inférieure. Ces fortes populations sont permises par deux facteurs complémentaires: ces deux espèces de *Melissotarsus* sont polygynes et possèdent des reines physogastrées.

Les premiers résultats portant sur le cycle annuel permettent de mettre en évidence une production de gynés et de mâles répartie sur toute l'année chez *M. weissi*, les maxima étant asynchrones: décembre et janvier pour les gynés, juillet et août pour les mâles. Chez *M. beccarii* également on trouve des sexués ailés dans les sociétés durant toute l'année, la période de forte densité s'étalant de décembre à juin.

Mots-clés: *Attaque d'arbre, fourmis, Homoptères Diaspididae, polygynie, physogastrie.*

Summary: *Attacks to tropical fruit trees by ants of the genus Melissotarsus (Emery) associated to the homopteran Diaspididae (Hymenoptera, Formicidae).*

In this preliminary study, we present evidences on the damages to *Dacryodes edulis* caused by the association of the ant *Melissotarsus beccarii* with the homopteran *Diaspis* sp. (Diaspididae, Diaspidinae). This is the second reported case of an association *Melissotarsus* - *Diaspididae* and the first account of an attack to a Burseraceae. The population size on the trunks and the major branches of a *D. edulis* tree is about 1.500.000 individuals for *M. beccarii* (including adults and brood) and 550.000 for *Diaspis* sp.. Patch attacks are observed on the youngest branches. On the mango, *Mangifera indica* (Anacardiaceae), the population size on the trunks and the major branches is about 400.000 individuals for *M. weissi* and a little lower for *Morganella pseudospinigera* (Diaspididae, Aspidiotinae). Two complementary factors account for the high size of the *Melissotarsus* population: the polygyny of the societies and the physogastry of the queens in the two species.

The first data on the biology of *M. weissi* show that sexuals are produced over the whole annual cycle with asynchronous peaks for the two sexes: gynés are mostly produced in december and january, males in july and august. In *M. beccarii*, sexuals are observed in the societies during the whole year with higher density from december to june.

Key words: *Tree attack, ants, homopteran Diaspididae, polygyny, physogastry.*

INTRODUCTION

Dans les associations fourmis-homoptères, classiquement, ces derniers fournissent du miellat en échange d'une protection efficace (BEATTIE 1985; JOLIVET 1986). Il existe toutefois un cas particulier, signalé pour la première fois par DELAGE-DARCHEN (1972) et DELAGE-DARCHEN et col. (1972): les fourmis du genre *Melissotarsus* élèvent des cochenilles non productrices de miellat, appartenant à la famille des Diaspididae, considérée comme étant la plus évoluée des Coccoidea. L'une des deux espèces rencontrées, *Morganella pseudospinigera*, présente la particularité, lorsqu'elle vit dans les galeries de fourmis, d'être dépourvue de bouclier de cire, protection solide caractéristique de la famille des Diaspididae. Ce bouclier est présent par contre quand les individus de cette espèce se développent hors de l'association avec les *Melissotarsus*. Sa structure soyeuse a pour origine des glandes séricigènes débouchant dans des macropores situés sur la face dorsale du pygidium. L'autre espèce, *Aspidiotus* sp., est dépourvue de ces macropores sur le pygidium, ce qui la différencie des autres Diaspines.

Par la suite, PRINZ et col. (1975), BEN-DOV (1978) et BEN-DOV & MATILE-FERRERO (1984) ont pu confirmer qu'au contact des *Melissotarsus* les Diaspines sont toujours dépourvues de bouclier et que plusieurs espèces peuvent être impliquées dans cette association.

Des Diaspines sont élevées au contact du liber des arbres grâce à des galeries que les *Melissotarsus* creusent dans l'écorce. Ces galeries s'élargissent pour constituer les chambres de la fourmilière qui est donc située au sein de l'écorce de l'arbre.

Ayant découvert des attaques massives de *Melissotarsus* dans la mangroviaie du Burundi puis les ayant retrouvées au Zaïre (région de Kinshasa et du Badundu), au Congo (Brazzaville) et au Cameroun (province du Centre), nous avons décidé d'organiser une évaluation des taux d'attaque de ces fourmis sur les arbres fruitiers afin d'évaluer l'impact et de profiter de leur abondance sur ce type d'arbres pour essayer d'élucider diverses parties de leur biologie.

Côte d'Ivoire	<i>M. beccarii</i> (Emery) syn.: <i>M. tibubans</i> Delage-Darchen	<i>Morganella pseudospinigera</i> (Balachw.)	<i>Piliostigma thoningii</i> (Leguminosaceæ) <i>Bridelia ferruginea</i> (Euphorbiaceæ)	Delage-Darchen (1972)
Côte d'Ivoire	<i>M. beccarii</i> (Emery)	<i>Aspidiotus</i> sp.	<i>Cynometra megalophylla</i> (Leguminosaceæ)	Delage-Darchen et col. (1972)
Afrique du Sud	<i>Melissotarsus</i> sp.	<i>Morganella conspicua</i> (Brain)	<i>Leucospermum pramosum</i> (Proteaceæ)	Prinz et col. (1975)
Afrique du Sud	<i>M. beccarii</i> (Emery)	<i>Andaspis formicarum</i> Ben-Dov	<i>Ficus capensis</i> (Moraceæ)	Ben-Dov (1978)
Burundi	<i>Melissotarsus</i> sp.	<i>Morganella</i> sp.	<i>Mangifera indica</i> (Anacardiaceæ)	Ben-Dov & Matile-Ferrero (1984)
Congo	<i>Melissotarsus</i> sp.	<i>Melanaspis</i> sp.	<i>Mangifera indica</i> (Anacardiaceæ)	Ben-Dov & Matile-Ferrero (1984)

Tableau I. Recensement des relations *Melissotarsus*-Diaspididae-Arbre déjà connues (d'après BEN-DOV & MATILE-FERRERO, 1984)

Table I. Census of the yet known *Melissotarsus*-Diaspididae-Tree relationships (from BEN-DOV & MATILE-FERRERO, 1984)

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les associations déjà connues.

On connaît actuellement quatre espèces de *Melissotarsus*: une vie à Madagascar (*M. insularis*), les trois autres espèces (*M. beccarii*, *M. emeryi* et *M. weissii*) se rencontrent en Afrique. *Melissotarsus emeryi* a été trouvée récemment en Arabie Saoudite (Fayfa) (COLLINGWOOD 1985). Ce genre, créé par Emery en 1877, ainsi que le genre oriental *Rhopalomastix* Forel forment la tribu des Melissotarsini (BOLTON 1982). Il s'agit d'un groupe ancien de Myrmicinae adapté à une nidification dans l'écorce des arbres.

Les nids de *Melissotarsus* sont constitués de nombreuses galeries anastomosées en tout sens, creusées dans l'écorce des arbres à l'aide des mandibules qui, de ce fait, s'usent (DELAGE-DARCHEN 1972). Ils ont été décrits principalement dans les zones de savanes (Côte d'Ivoire et Afrique du Sud) ainsi que dans les forêts-galeries de Côte d'Ivoire.

Ces fourmis de petite taille (de l'ordre de 2 mm) sont caractérisées par l'élargissement du premier article tarsal. Les ouvrières présentent la particularité de se déplacer avec les pattes médianes relevées au-dessus du corps, s'appuyant ainsi sur le "plafond" des galeries. Sur une surface plane, ces ouvrières ont d'énormes difficultés pour se mouvoir (DELAGE-DARCHEN 1972; PRINZ et col. 1975).

Les cochenilles Diaspididae associées à ces *Melissotarsus* (Cf. tableau I) appartiennent aux genres *Andaspis* et *Diaspis* (Diaspidinae) et *Aspidiotus*, *Melanaspis* et *Morganella* (Aspidiotinae). Il est à prévoir que beaucoup d'autres espèces de Diaspididae se rencontreront dans ce type d'association.

Méthodes.

1. Recherche des associations *Melissotarsus*-Diaspididae.

Lors des sorties sur le terrain, de nombreuses essences sont testées afin de rechercher ces associations. L'écorce des arbres est alors raclée à l'aide du tranchant d'une machette sur plusieurs zones situées à des hauteurs différentes.

2. Evaluation des taux d'occupation de l'écorce des arbres pour les *Melissotarsus* et les Diaspines.

Les prélèvements d'écorce, bimensuels, sont effectués à la machette sur des surfaces carrées de 10 cm de côté situées entre la base du tronc et une hauteur de 4 m (tronc et branches maîtresses). Ils portent sur deux manguiers mesurant 18 et 22 m de hauteur (diamètre du tronc mesuré à 1,30 m de hauteur: 70 cm) et un safoutier de 18 m de haut (diamètre du tronc: 70 cm). Ces prélèvements, étalés sur 12 mois consécutifs, permettent en outre d'avoir une idée du cycle annuel de l'espèce.

Le triage a lieu au laboratoire où les échantillons d'écorce sont décortiqués. Les fourmis et les diaspines sont conservées en alcool dans des piluliers numérotés. Leur comptage a lieu le jour même ou peut être différé.

L'évaluation de la surface de l'écorce des arbres, pour le calcul des populations de *Melissotarsus* et de Diaspididae, est extrapolée des procédés dendrométriques utilisés par les forestiers pour évaluer le cubage de bois sur pied. Les *Melissotarsus* étant réparties de manière hétérogène (plaques d'attaque) sur les branches de diamètre inférieur à 20 cm, nous avons évalué la surface du tronc et des branches de diamètre supérieur à cette valeur grâce à un procédé de visée, un étalon de 2 m étant placé contre la base de l'arbre (Cf. GUIGONIS 1978). Ainsi, tronc et branches maîtresses sont divisés en cylindres dont on évalue le diamètre et la hauteur. La surface totale d'écorce est donnée par la formule: $S = \sum_i (d \cdot L)_i$, où d représente le diamètre du tronçon considéré et L sa longueur.

L'évaluation de la population de fourmis et de diaspines sur le tronc et les branches maîtresses des arbres fortement attaqués se fait par simple extrapolation, l'attaque étant globalement homogène à ces niveaux. On applique la formule suivante: $Pe = S (Po/s)$, où Pe re-

présente la population estimée, Po la population du prélèvement, s la surface d'écorce prélevée et S la surface d'écorce totale.

Les évaluations que nous fournissons sont très nettement inférieures à la réalité car nous négligeons les attaques qui portent sur les branches de diamètre inférieur à 20 cm. Ces attaques par plaque sont très difficiles à repérer depuis le sol, mais sont en réalité très nombreuses comme l'ont montré des observations de contrôle. Pour le moment nous ne pouvons pas encore dire si elles correspondent à un rayonnement centrifuge de différentes sociétés autour de la zone d'installation d'une reine ou à des diverticules issus de zones plus basses, attaquées de manière homogène.

RÉSULTATS

Recherche des associations *Melissotarsus*-*Diaspididæ*.

Sur le campus universitaire de Yaoundé (Cameroun), 68 manguiers (*Mangifera indica*, Anacardiaceæ) sur 115 ont été attaqués de façon massive par les *Melissotarsus*. Sur les 47 autres, les recherches menées à hauteur d'homme n'ont pas permis de mettre ces attaques en évidence. Les 46 manguiers testés, se trouvant sur le secteur délimité par le Palais de Justice, l'Imprimerie Nationale et le Centre Médical de la Coopération Française, étaient tous attaqués de façon massive.

Sur les 5 safoutiers (*Dacryodes edulis*, Burseraceæ) présents sur le campus universitaire, deux étaient attaqués.

L'attaque de ces deux essences a été retrouvée dans diverses zones de Yaoundé et de sa région (Kala, Ottotomo, Matomb). Par ailleurs on a rencontré des *Melissotarsus* sur *Ficus* sp. (Moraceæ), sur *Bridelia* sp. et sur *B. micrantha* (Euphorbiaceæ).

Sur Manguiers, *Ficus* et *Bridelia* nous avons rencontré l'association *M. weissi* (Santschi) avec *Morganella pseudospinigera* Balachowsky (Aspidiotinæ) alors que sur les safoutiers nous avons rencontré *M. beccarii* (Emery) associée à *Diaspis* sp. (Diaspidinæ).

Evaluation des taux d'attaque.

1. Sur Manguier.

A partir de 31 prélèvements effectués sur le premier Manguier (3100 cm²), nous avons récolté 9825 *M. weissi* (toutes castes confondues, larves comprises) pour 9665 *M. pseudospinigera*. Sur le deuxième on a un taux légèrement inférieur: sur 33 prélèvements (3300 cm²), nous avons récolté 8225 *M. weissi* pour 7514 *Morganella*. Cela nous donne les taux d'attaque respectifs suivants: 31.700 et 24.900 *Melissotarsus* par m² d'écorce pour 41.200 et 22.800 *Morganella*, les rapports: nombre de Diaspines / nombre de *Melissotarsus* étant respectivement de 0,98 et de 0,91.

Ces Manguiers supportaient donc respectivement 412.000 et 361.000 *Melissotarsus* pour 405.000 et 330.000 Diaspines réparties sur les zones fortement attaquées (et auxquelles viennent s'ajouter des plaques d'attaque sur les branches plus jeunes).

2. Sur Safoutier.

A partir de 44 prélèvements (4.400 cm²), nous avons récolté 18.945 *M. beccarii* pour 6.650 *Diaspis* sp., ce qui correspond à un taux d'attaque de 43.100 *M. beccarii* par m² pour 15.200 *Diaspis*. Le rapport: nombre de Diaspines / nombre de *Melissotarsus* (égal à 0,35) est nettement inférieur au précédent (différence avec le deuxième Manguier: $X^2 = 53,8$; $\epsilon = 7,3 > 6,1$; $p < 10^{-9}$).

Ce Safoutier supportait donc 1.585.000 *M. beccarii* pour 556.000 *Diaspis*. Bien que cela soit peu visible de l'extérieur du fait d'une écorce naturellement desquamante, ce Safou-

tier était bien plus attaqué que les deux Manguiers étudiés (différence avec le premier Manguier: $\epsilon = 41,6 > 6,1$; $p < 10^{-9}$).

Aspect des attaques.

Sur Manguier ces attaques sont souvent bien visibles car, après disparition de la couche la plus externe, l'écorce a l'aspect d'une éponge du fait des très nombreuses galeries creusées par les *Melissotarsus*. Elle est épaisse et, au-delà de 3 cm, elle tombe généralement sous l'action conjuguée de moisissures et de xylophages dont les termites. Toutefois, nous avons pu observer que sur des zones abritées, cette écorce minée peut atteindre une épaisseur de 7 cm.

Sur *Ficus*, les zones attaquées sont craquelées, percées de petits trous, alors que sur *Bridelia* seuls quelques petits trous peuvent, a posteriori, être rattachés à la présence des *Melissotarsus*. Par contre, sur Safoutier aucun signe extérieur ne permet de déceler la présence de ces fourmis du fait de la desquamation naturelle de l'écorce.

Biologie.

Sur l'ensemble des prélèvements, nous avons recensé: sur le premier Manguier (*M. weissi*) 6.327 ouvrières pour 68 reines et sur le deuxième (*M. beccarii*) 5.563 ouvrières pour 75 reines. C'est ainsi que 4 reines très physogastres, dont l'aspect est comparable à celui des reines d'Écitoninae durant la phase stationnaire, ont été découvertes (2 sur chaque Manguier).

Sur le Safoutier, pour 10.512 ouvrières nous avons trouvé 149 reines de *M. beccarii*, l'une d'entre elles étant physogastre.

Le nombre d'ouvrières par reine était donc respectivement de 1/74 et 1/93 sur Manguier et de 1/71 sur Safoutier.

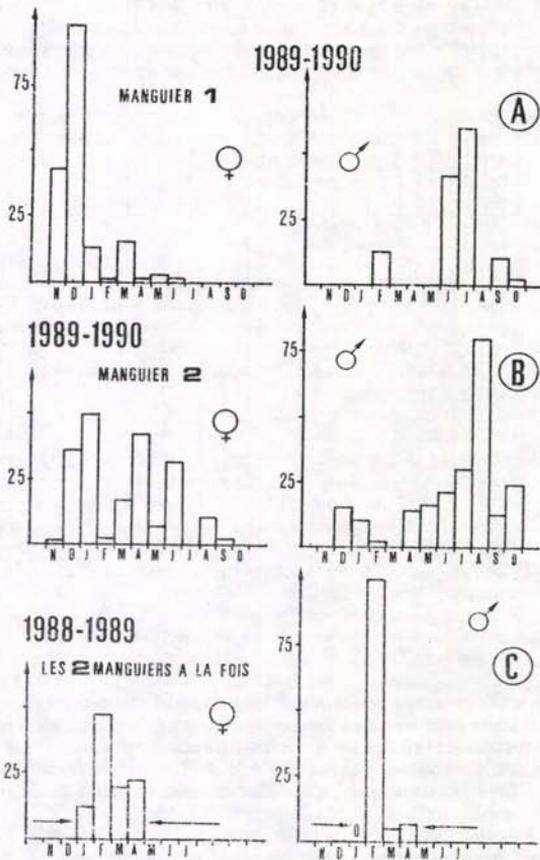
En ce qui concerne la production des sexués ailés (Fig. 1), il existe une différence très nette entre *M. weissi* et *M. beccarii*. Dans le premier cas, la production de sexués ailés varie d'un arbre à l'autre, mais les gynes et les mâles ont leurs pics de production situés à des périodes différentes. Dans le deuxième cas, la période de production des sexués ailés est globalement synchronisée (de début décembre à juin), de sorte que l'on peut penser qu'il existe une période d'essaimage intense entre la fin du mois de mai et le mois de juin, période où l'on enregistre une chute des deux populations.

DISCUSSION

Melissotarsus beccarii, espèce rapportée en Côte d'Ivoire et en Afrique du Sud comme parasitant deux Leguminosaceae, une Euphorbiaceae et une Moraceae (Cf. tableau I), se rencontre au Cameroun également sur Safoutier (Burséraceae) où elle vit en association avec un *Diaspis*. Il s'agit là du second cas connu d'association *Melissotarsus*-Diaspididae Diaspidinae, et du premier cas de parasitisme sur Burséraceae. Par ailleurs, *M. weissi*, non citée dans le tableau I, est très fréquente dans la région de Yaoundé où elle parasite le Manguier (Anacardiaceae), deux espèces de *Bridelia* et des *Ficus* (Moraceae). Dans ce cas, la Diaspine associée est bien connue puisqu'il s'agit de *Morganella pseudospiniger* (DELAGE-DARCHEN et col. 1972), déjà rencontrée en association avec *M. beccarii*.

L'évaluation des taux d'attaque a permis de montrer que la densité de fourmis et de diaspines associées peut être très importante sur les arbres fortement attaqués que nous avons volontairement choisis. Chez le Manguier, nous avons pu mettre en évidence une réaction consistant à fabriquer de l'écorce sur une très forte épaisseur. Des attaques intenses se retrouvent en Afrique du Sud sur *Leucospermum* (Leguminosaceae, PRINZ et col. 1975).

En ce qui concerne les relations fourmis-diaspines, on peut se rendre compte que les *Diaspis* sp. sont d'un apport nutritif supérieur aux *Morganella* (taux Diaspines/*Melissotarsus* très inférieur, les deux espèces de fourmis ayant la même taille) bien que nous n'ayons pas



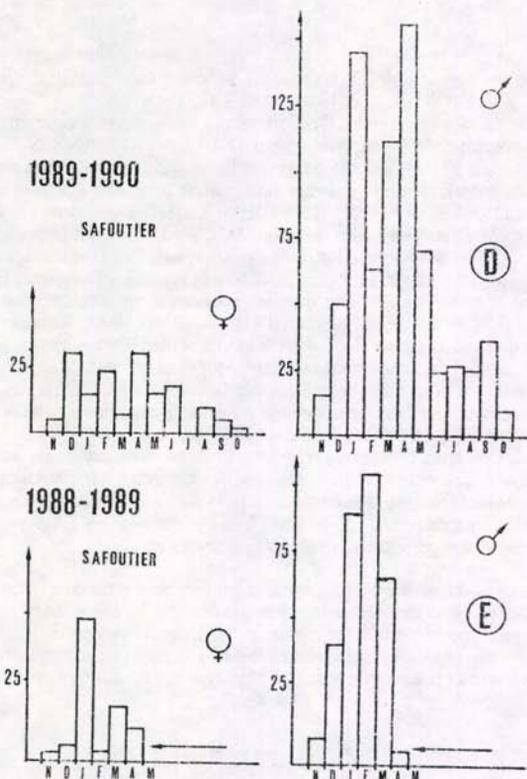


Figure 1. Variation annuelle du nombre de gynes et de mâles, ramené à 100 cm² d'écorce.

Pour *M. weissii* occupant les Manguiers on peut observer une légère variation de la production des sexués ailés d'une société à l'autre (A et B), dans les deux cas les maxima de présence des gynes et des mâles sont asynchrones. Les prélèvements effectués entre janvier et avril 1989 (les deux sociétés confondues) permettent de trouver un maximum de production des gynes en février (alors qu'il était très bas en 1990) correspondant au maximum de production des mâles cette année là. Chez cette espèce, on observe donc aussi des variations d'une année à l'autre.

Pour *M. beccarii*, occupant le safoutier, la production de gynes et de mâles est globalement synchrone et relativement comparable d'une année à l'autre, avec toutefois une forte chute du nombre de mâles en avril 1989.

Figure 1. Annual variation of the number of gynes and males, standardized to 100 cm² of bark.

For *M. weissii*, on mangoes, a variation in the production of sexuals is observed from one society to the other (A and B). In both cases, the peaks in the density of gynes and males are asynchronous. Samples collected between January and April 1989 (pooled results for the two societies) show a maxima in the production of gynes in February (which was very low in 1990) corresponding to a maxima in the production of males of the same year. In this species, variations are thus also observed from one year to the other.

For *M. beccarii*, on *Dacryodes edulis*, the production of gynes and males is on the whole synchronous and show little variation from one year to the other. However, a sharp decrease in the number of males was observed in April 1989.

trouvé quel est cet apport nutritif (les Diaspines ne secrétant pas de miellat, DELAGE-DARCHEN et col. 1972; BEARDSLEY & GONZALEZ 1975).

L'étude du rapport nombre d'ouvrières par reine, permet de mettre en évidence une polygynie importante, déjà soupçonnée par DELAGE-DARCHEN (1972), sachant que l'on peut trouver plusieurs reines dans la même poche ou dans des poches et des galeries très voisines (moins de 1 cm). La polygynie est bien connue pour être à la base de populations importantes (HÖLDOBLER & WILSON 1990) parmi lesquelles on connaît des espèces arboricoles strictes comme *Pseudomyrmex venefica* (JANZEN 1973) dont la population, répartie sur plusieurs arbres, peut atteindre 20 millions d'individus. Par ailleurs, les *Melissotarsus* ont des reines physogastres rappelant celles des fourmis nomades Dorylinae, Ecitoninae et Leptanillinae, durant la phase stationnaire où elles pondent d'importantes quantités d'œufs (RAIGNIER & VAN BOVEN 1955; SCHNEIRLA 1971; MASUKO 1990). Lors des enquêtes extensives sur Manguier, nous avons découvert 5 autres reines physogastres. Il s'agit donc, chez *Melissotarsus*, d'un phénomène relativement fréquent et non de cas accidentels. Des femelles fortement physogastres se rencontrent rarement en dehors du groupe des fourmis nomades, l'exemple le mieux connu étant celui de la Myrmicinae *Anergates atratulus* qui parasite *Tetramorium caespitum* (HÖLDOBLER & WILSON 1990).

Les deux facteurs permettant d'obtenir de fortes populations de fourmis, polygynie et forte physogastrie, se trouvent réunis chez ces *Melissotarsus*. On peut ajouter que nos évaluations, déjà considérables, sont nettement en dessous de la réalité car il est possible que des branches situées hors de portée soient aussi fortement attaquées. La population peut, en fait, être deux à trois fois supérieure aux valeurs présentées ici.

En conclusion, ce travail préliminaire permet de mettre en évidence l'importance de ces fourmis tant par leur impact écologique que par leur biologie. Différentes questions restent cependant à résoudre comme: leur alimentation, divers aspects de leur cycle annuel, ou la ponte des reines physogastres et des autres reines. On peut notamment se demander s'il existe des phases où ces reines deviendraient physogastres et d'autres où elles redeviendraient "normales".

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Dr. BOLTON (British Museum) pour la détermination des fourmis, le Dr. A. AMOUGOU (Biologie Végétale, Faculté des Sciences de Yaoundé) pour la détermination des plantes ainsi que C. DJIETO et R. NGNEGUEU qui ont participé aux prélèvements d'écorce. Nous remercions chaleureusement le Dr. V. FOURCASSIÉ pour la traduction en anglais du résumé et des légendes.

RÉFÉRENCES

- BEARDSLEY, J.W. & GONZALEZ, R.H., 1975. - The biology and ecology of armored scales. *Ann. Rev. Entomol.*, **20**, 47-73.
- BEATTIE, A.J., 1985. - *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press, New York, 182 pp.
- BEN-DOV, Y., 1978. - *Andaspis formicarum* n. sp. (Homoptera, Diaspididae) associated with a species of *Melissotarsus* (Hymenoptera, Formicidae) in South Africa. *Insectes Sociaux*, **25**, 315-321.
- BEN-DOV, Y. & MATILE-FERRERO, D., 1984. - On the association of ants, genus *Melissotarsus* (Formicidae) with armoured scale insects (Diaspididae) in Africa. *Verhandlungen*

- des zehten internationalen symposiums über entomofaunistik mitteleuropas (SIEEC)*, 15-20 August 1983, Budapest, pp. 378-380.
- BOLTON, B., 1982. - Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Lep-tothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidæ). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Ent.)*, **45**, 307-370.
- COLLINGWOOD, C.A., 1985. - Hymenoptera: Fam. Formicidæ of Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, **7**, 230-302.
- DELAGE-DARCHEN, B., 1972. - Une fourmi de Côte d'Ivoire: *Melissotarsus titubans* Del. n. sp. *Insectes Sociaux*, **19**, 213-226.
- DELAGE-DARCHEN, B., MATILE-FERRERO, D. & BALACHOWSKY, A.S., 1972. - Sur un cas aberrant de symbiose Cochenilles x Fourmis. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **275**, 2359-2361.
- EMERY, C., 1877. - Formicidi del Museo Civico. *Ann. Mus. Stor. at., Genova*, **9**, 378-379.
- GUIGONIS, E.R., 1978. - *Memento du forestier*. Ed. République Française, Ministère de la Coopération, 894 pp.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O., 1990. - *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 pp.
- JANZEN, D.H., 1973. - Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 727-750.
- JOLIVET, P., 1986. - *Les fourmis et les plantes: un exemple de coévolution*. Boubée, Paris, 254 pp.
- MASUKO, K., 1990. - Behavior and ecology of the enigmatic ant *Leptanilla japonica* Baroni-Urbani (Hymenoptera: Formicidæ: Leptanillinæ). *Insectes Sociaux*, **37**, 31-57.
- PRINZ, A.J., BEN-DOV, Y. & RUST D.J., 1975. - A new observation on the association between ants (Hymenoptera: Formicidæ) and armoured scale insects (Homoptera: Diaspididæ). *J. Entomol. Soc. Sth. Afr.*, **38**, 311-216.
- RAIGNIER, A. & VAN BOBEN, J., 1955. - Étude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera, Formicidæ). *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, n. s. 4 (Sci. Zool.)*, **2**, 1-359.
- SCHNEIRLA, T.C., 1971. - *Army ants: a study in social organization*. Ed. by H.R. Topoff, Freeman W.H., San Francisco, 349 pp.

**EVOLUTION DE LA DIVISION DU TRAVAIL
DANS LES JEUNES SOCIÉTÉS
DE *NEOPONERA APICALIS* ET D'*ECTATOMMA RUIDUM*
(FORMICIDAE, PONERINAE)**

**B. CORBARA¹, D. FRESNEAU¹,
J.-P. LACHAUD² & Y. LECLERC¹**

¹ Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667)
Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse, France.

² Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664)
Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse-Cédex, France.

Résumé : Nous présentons ici des résultats partiels sur la mise en place de la division du travail chez deux espèces de Ponerinae néotropicales, *Neoponera apicalis* et *Ectatomma ruidum*. L'évolution des profils comportementaux individuels montre que des spécialisations se mettent en place très tôt, qu'elles sont liées à la fois aux contraintes de l'environnement social et à la maturation. De ces deux facteurs c'est le premier qui est prépondérant lors des premiers stades alors que, au fur et à mesure de la croissance des effectifs, l'âge détermine plus nettement la répartition des rôles sociaux.

Mots-clés : Division du travail, auto-organisation sociale, polyéthisme d'âge, flexibilité comportementale, fourmi, Ponerinae.

Summary : Evolution of the division of labour in young *Neoponera apicalis* and *Ectatomma ruidum* (Formicidae, Ponerinae) societies.

Data concerning the genesis of the division of labour in two neotropical Ponerinae ants, *Neoponera apicalis* and *Ectatomma ruidum* are presented. The evolution of behavioural profiles shows that, during the early stages of the colony, individuals are already specialized. Division of labour is then determined both by the maturation of individuals and, especially when there are very few workers, by the social environment.

Key-words : Division of labour, social self-organization, age polyethism, behavioural flexibility, ant, Ponerinae.

INTRODUCTION

Généralement caractérisées par leur faible effectif (quelques centaines d'individus au maximum) et par l'absence de sous-castes morphologiques au sein de la caste ouvrière, les sociétés de Ponerinae présentent néanmoins une organisation qui est basée, au même titre que celle des autres fourmis, sur la division du travail. Après avoir étudié cette dernière dans de nombreuses sociétés appartenant à différentes espèces de Ponerinae essentiellement néotropicales, nous nous sommes intéressés à sa genèse à partir du stade de la fondation au cours de laquelle la reine s'occupe seule de son couvain. A la suite de travaux préliminaires menés chez *Neoponera villosa* (Lachaud & Fresneau 1985) et *Ectatomma tuberculatum* (Fresneau & Lachaud 1984), nous avons entrepris une étude plus systématique de l'auto-organisation sociale chez deux autres espèces appartenant aux deux mêmes genres,

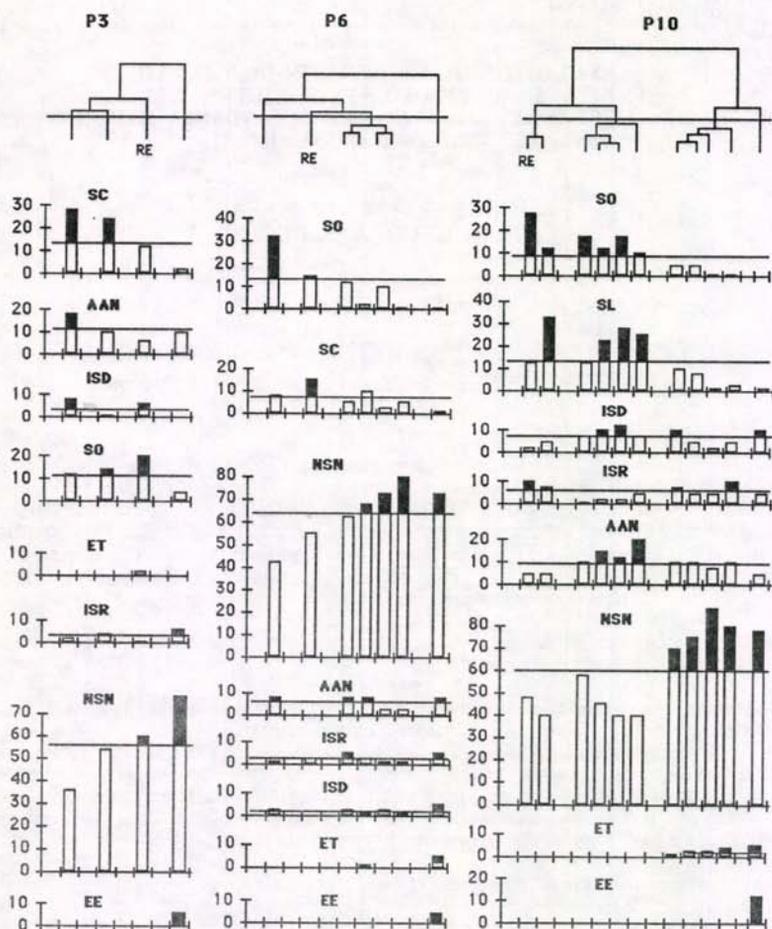


Figure 1. Sociogrammes relatifs à 3 stades de développement chez *Neoponera apicalis*. Pour chaque catégorie comportementale et au sein de chaque période d'étude, une ligne horizontale figure le score moyen réalisé par la société. La partie des histogrammes située au dessus de cette moyenne est représentée en noir.

Figure 1. Sociograms corresponding to 3 different stages of development in *Neoponera apicalis* colonies. For each behavioural category and as concern each stage, an horizontal line represents the mean score of the colony. The parts of the histograms situated above this line are represented in black.

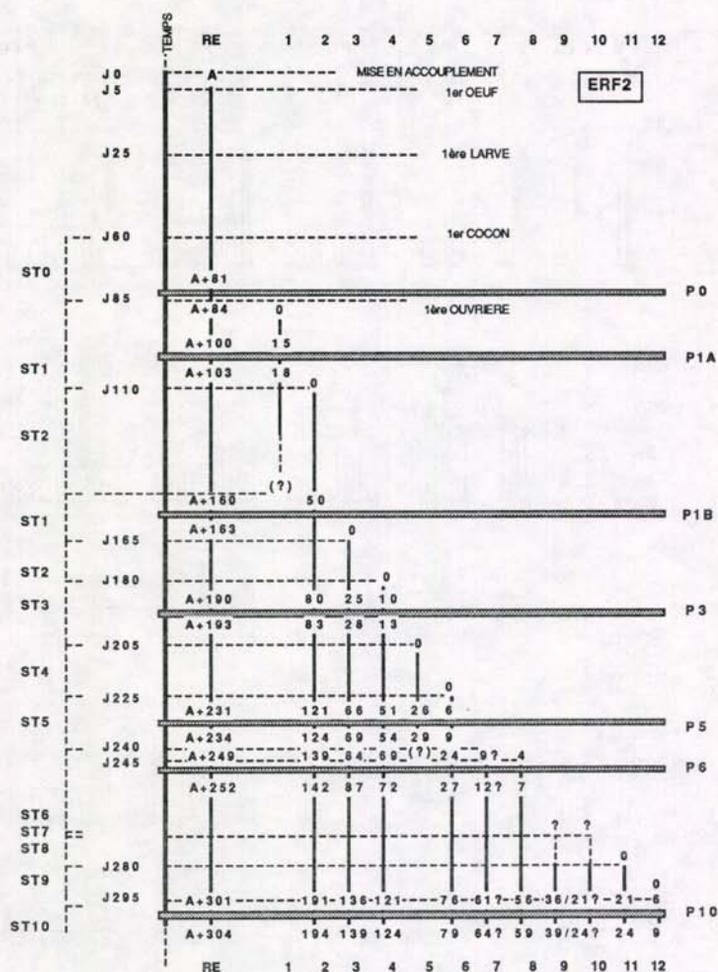


Figure 2. Evolution de la population pendant les premiers stades d'une société de l'espèce *E. ruidum* (ERF2). Ce diagramme donne l'âge de tous les individus (la reine, RE, et 12 ouvrières numérotées, par ordre d'émergence, de 1 à 12) à chaque moment de l'histoire de la société. Ex : l'ouvrière 1 naît le 85ème jour (J85), elle marque le début du stade 1 (ST1); elle est âgée de 15 jours au début de la période d'enregistrement P1A et de 18 jours à la fin de celle-ci. Elle meurt à une date indéterminée, après la naissance de l'ouvrière 2 (J110) et avant J160 (début de P1B).

Figure 2. Evolution of the population during the first stages of an *E. ruidum* society (ERF2). This figure gives the precise ages of each individual (the queen, RE, and the workers 1 to 12, the n°1 being the older) at every moment of the colony history. For example : worker n°1, born the 85th day (J85), indicates the beginning of the stage 1 (ST1); she was 15 days old at the beginning - and 18 days old at the end - of the P1A period of data recording. She died at an undetermined date, after the birth of the worker n°2 (J110) and before the beginning of P1B (J160).

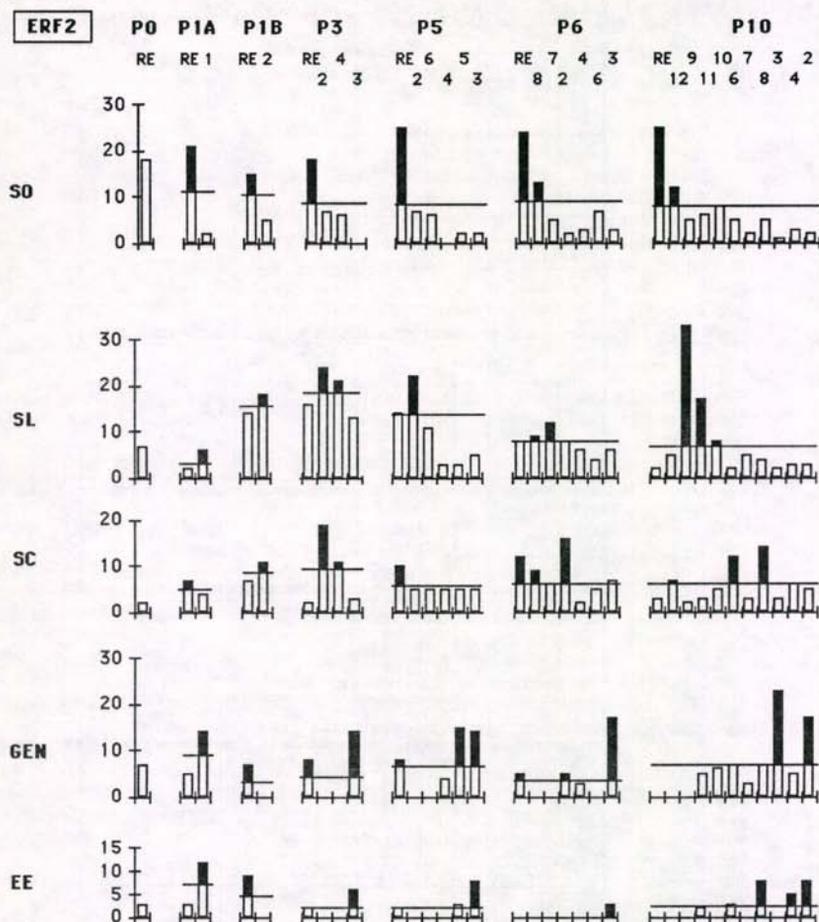


Figure 3. Evolution des profils comportementaux individuels au cours des premiers stades d'une société d'*Ectatomma ruidum* (ERF2).

Figure 3. Evolution of the individual behavioural profiles during the first stages of an *Ectatomma ruidum* society (ERF2).

respectivement *N. apicalis* et *E. ruidum*. Chez ces dernières, la division du travail avait déjà été décrite pour ce qui concerne les sociétés adultes (voir respectivement : Fresneau & Dupuy 1988, Corbara *et al.* 1989).

MATERIEL ET METHODES

Les fondatrices, fécondées en nature pour *N. apicalis* et au laboratoire pour *E. ruidum*, sont isolées à l'obscurité dans un tube en verre où elles pondent leurs premiers oeufs. Lorsqu'est tissé le premier cocon elles sont installées dans un nid en plâtre relié à un monde extérieur artificiel. Au fur et à mesure de leur émergence, les jeunes ouvrières sont marquées individuellement. Le recueil des données comportementales mené au cours des différents stades de l'évolution démographique fait appel à une technique photographique automatisée. Pour chaque stade étudié, l'analyse des données nous permet d'obtenir les profils comportementaux individuels qui sont utilisés pour l'élaboration de sociogrammes décrivant l'organisation des colonies. Pour une description précise de la méthodologie employée, voir Corbara *et al.* (1986).

RESULTATS

Nous nous limitons ici à présenter quelques résultats partiels (pour des résultats plus complets, portant sur d'autres sociétés d'*E. ruidum* et de *N. apicalis* voir Corbara *et al.*, sous presse).

Pour ce qui concerne *Neoponera apicalis*, la Figure 1 décrit 3 sociogrammes relatifs à 3 stades de développement différents (appartenant à des sociétés différentes) : P3, P6 et P10, correspondant respectivement à 3 ouvrières, 6 ouvrières et 10 ouvrières présentes dans le nid. Pour chaque sociogramme, les individus sont classés et regroupés selon le degré de similarité de leurs profils comportementaux, à l'aide d'un algorithme de classification hiérarchique (CAH2CO, ADDAD) dont les dendrogrammes sont reportés dans la partie supérieure de la figure. Les lignes correspondant aux catégories comportementales (SO : soins aux oeufs, SL : soins aux larves; SC : soins aux cocons; AAN : activités alimentaires; ISD : interactions sociales données; ISR : interactions sociales reçues; NSN : activités non sociales; ET : exploration de la sortie (analogue à la garde); EE : fourragement) sont permutées afin d'obtenir dans les 3 cas une diagonalisation du sociogramme.

Pour l'espèce *Ectatomma ruidum*, nous présentons l'évolution des sociogrammes au sein d'une colonie (ERF2) dont le développement a été suivi du stade de la fondatrice à celui de la dixième ouvrière (Figure 2). L'âge de tous les individus est donc connu lors des périodes d'étude qui sont ici au nombre de 7 (reine seule : P0; une ouvrière : P1A et P1B, 3 ouvrières : P3; 5 ouvrières : P5; 6 ouvrières : P6 et 10 ouvrières : P10). Notons le lent développement des sociétés de Ponerinae, la société parvenant au stade 10 ouvrières (ST10) 295 jours après la date de mise en accouplement de la reine, 210 jours après l'émergence de la première ouvrière. L'évolution des sociogrammes est représentée par la Figure 3. Les sociogrammes sont simplifiés : n'y sont reportées que les données concernant les 5 catégories comportementales suivantes : soins aux oeufs (SO), soins aux larves (SL), soins aux cocons (SC) gardes à l'entrée du nid (GEN) et fourragement (EE). Sur la Figure 3, et pour chaque période d'étude, la reine (RE) est placée à gauche; les ouvrières sont classées selon un ordre permettant une diagonalisation du sociogramme. Contrairement à la Figure 1, les lignes correspondant aux catégories comportementales ne sont pas permutées mais classées dans le même ordre (SO, SL, SC, GEN, EE) quelle que soit la période. Cette présentation, qui contraint à une diagonalisation imparfaite des sociogrammes, permet une meilleure lecture de l'évolution des profils comportementaux individuels au cours des périodes d'étude successives.

Les sociogrammes obtenus montrent que, pour les deux espèces, la division du travail se manifeste très tôt, les profils comportementaux étant hétérogènes dès les premiers stades.

D'autre part, si l'on s'intéresse, dans le détail, à l'évolution des profils individuels on constate une grande flexibilité des comportements. Ainsi, par exemple, au cours du stade reine + une ouvrière, deux situations sont analysées. Lors de P1A, la reine, même si elle

manifeste un certain nombre d'activités tournées vers l'extérieur est surtout orientée vers les soins aux couvain, au bénéfice plus particulièrement des oeufs. L'ouvrière 1 qui l'accompagne, âgée de 15 jours au début de cette période, présente un profil complémentaire, nettement tourné vers les activités extérieures. Lors de P1B, l'ouvrière 1 est morte, elle a été remplacée par l'ouvrière 2. Cette dernière, âgée de 50 jours, présente un profil de soigneuse de couvain et ne sort jamais; la reine manifeste alors une activité extérieure importante, tout en maintenant ses activités de soins au couvain. L'ouvrière 2 conserve son profil de soigneuse de larves jusqu'au stade 5 ouvrières, alors qu'elle est âgée de 121 jours. A P6, la même ouvrière âgée de 139 jours, est surtout active sur les cocons et manifeste ses premiers comportements de garde. A P10, elle est gardienne et fourrageuse très active alors qu'elle est âgée de 191 jours. L'évolution du profil comportemental au cours du temps est donc fidèle chez cette ouvrière à un schéma de polyéthisme d'âge, avec toutefois une période très longue où elle se consacre aux activités internes. Cela n'est pas le cas pour d'autres ouvrières. La n°3 par exemple, âgée de 25 jours à P3, et donc plus jeune que la n°2 soigneuse de larves, est alors caractérisée par un profil de gardienne-fourrageuse qu'elle conserve sans discontinuer jusqu'à P10.

DISCUSSION

Nous avons montré ailleurs (Corbara et al., en préparation), en suivant pendant cinq mois une société adulte d'*Ectatomma ruidum*, que la division du travail chez cette espèce était liée à l'âge. La tendance moyenne est que les individus se consacrent d'abord aux soins au jeune couvain (jeunes larves surtout), puis au couvain plus âgé (cocons et larves de derniers stades) avant de devenir gardiennes-fourrageuses. Cependant, les ouvrières suivent des parcours très variables par rapport à cette évolution moyenne et on observe des accélérations, des fixations très longues sur certains rôles et parfois même, mais rarement, des retours en arrière. Au cours de la présente étude, menée sur les premiers stades de l'évolution d'une société, nous retrouvons la même flexibilité comportementale. Celle-ci se manifeste de façon encore plus nette dans une très jeune société, l'arrivée d'une jeune ouvrière y modifiant de façon plus radicale la répartition des tâches. Les profils comportementaux sont donc aux cours des premiers stades très influencés par l'environnement social, en particulier par les effectifs en couvain mais aussi par le profil dominant des adultes déjà présents.

REFERENCES

- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P., DEJEAN A., à paraître - Evolution of individual behavior during society ontogeny in ponerine ants. In : P. Calabi & N. F. Carlin (eds), *Behavioural ontogeny of individuals and colonies in social insects*, Westview Press.
- 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., 1989. - Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology*, **82**, 89-100.
- FRESNEAU D., DUPUY, P., 1988. - Behavioural study of the primitive ant *Neoponera apicalis*. *Anim. Behav.*, **36**, 1389-1399.
- FRESNEAU D., LACHAUD J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym. Formicidae). In : A. De Haro & X. Espalader (eds), *Processus d'acquisition précoce. Les communications*, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona & SFECA, 437-444.
- LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym., Form., Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, **2**, 195-202.

PREMIERES TENTATIVES D'IMAGERIE RMN SUR DES INSECTES.

D. FRESNEAU¹, C. DANTAS DE ARAUJO^{1,2}, S.K. KAN³, P. GONORD³, J.M. JALLON⁴.

¹ Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie URA CNRS n° 667 Université Paris XIII F-93430 Villetaneuse -France, ² Université Fédérale de Sergipe, CAPES/MEC -Brésil, ³ Institut d'Electronique Fondamentale URA CNRS n° 22 Université Paris XI F-91405 Orsay cedex -France et ⁴ Laboratoire de génétique et Biologie évolutives C.N.R.S F-91198 Gif-sur-Yvette -France.

Résumé: Des explorations préliminaires d'imagerie RMN d'insectes ont été réalisées à l'Institut d'Electronique Fondamentale de l'Université d'Orsay sur une fourmi de grande taille et une drosophile. Les résultats obtenus sont actuellement limités mais prometteurs car ils montrent certains éléments anatomiques bien contrastés comme le tractus digestif, les masses musculaires et les corps gras. Dans le cas de la fourmi, des glandes importantes comme la glande labiale et les glandes maxillaires peuvent aussi être identifiées mais la mise au point de la méthode doit être poursuivie pour réaliser des applications morphologiques plus fines.

Mots-clés: Microscopie RMN, Morphologie, Formicidae, Drosophilidae.

Summary: First applications of NMR microscopy on insects.

Preliminary applications of NMR microscopy techniques were conducted on a big ant and a drosophila. Results obtained so far are limited but promising as they show clearly the digestive apparatus, muscles and fat of these insects. In the case of the ant, important anatomical structures such as the labial and mandibular glands can also be identified. Work is in progress to improve the NMR method for finer morphological applications.

Key words: NMR microscopy, Morphology, Formicidae, Drosophilidae.

INTRODUCTION

Développée depuis une quinzaine d'années, la technique d'imagerie par Résonance Magnétique Nucléaire (RMN) est appliquée avec succès en médecine où elle a permis des progrès importants dans l'élaboration de certains diagnostics (Breton et Leroux, 1985). Cette méthode donne non seulement des images anatomiques de bonne qualité, mais également des informations physico-chimiques sur les tissus observés. La mise en oeuvre utilise les propriétés que possèdent certains noyaux d'absorber et de restituer sélectivement l'énergie lorsqu'ils sont soumis à un champ magnétique. Les atomes d'hydrogène présents dans les tissus biologiques possèdent ce magnétisme nucléaire et, placés dans un champ magnétique, peuvent être excités par une onde électromagnétique. L'amplitude du signal qu'ils émettent alors est, notamment, proportionnelle au nombre de noyaux d'hydrogène présents dans l'échantillon principalement dans l'eau et les corps gras. Les techniques d'imagerie par RMN permettent de localiser les positions des noyaux et d'en déduire une image montrant leur répartition dans l'échantillon.

Comme dans les scanners à rayons X et les autres techniques tomographiques, la technique RMN fournit des images en coupe du corps examiné, l'analyse des différentes coupes permettant ensuite de reconstituer les volumes. Mais l'avantage de la RMN est de ne faire intervenir aucun rayonnement ionisant. Dans l'état des connaissances, aucun effet nocif n'a pu être mis en évidence, ce qui permet de réaliser des examens répétés.

L'obstacle majeur à la généralisation des applications RMN aux différents domaines de la biologie résulte de la lourdeur des équipements nécessaires qui ont été spécialement conçus pour des applications médicales. En théorie, rien ne limite son emploi pour explorer des échantillons de petite taille, la mini-imagerie RMN a permis plus récemment d'effectuer des observations sur de petits animaux de laboratoire (rats et souris) et des plantes (House, 1984; Cho et coll., 1988 et Kuhn, 1990).

La construction d'un équipement spécialement conçu pour réaliser des images d'échantillons encore plus réduits à l'Institut d'Electronique Fondamentale de l'Université d'Orsay a permis d'obtenir les premières images RMN d'insectes, en l'occurrence, des Fourmis et des Drosophiles.

L'intérêt de l'adaptation de cette technique d'exploration aux recherches expérimentales sur la biologie des insectes réside dans son insensibilité aux tissus durs, comme la chitine, permettant de livrer aux chercheurs de précieuses informations sur l'état physiologique intérieur de l'animal. En outre, cette technique permettrait d'envisager la répétition du diagnostic plusieurs fois au cours de la vie de l'animal, sans que théoriquement il n'en subisse de dommages.

Par exemple, il est projeté d'utiliser la RMN sur des Drosophiles afin de pouvoir suivre la localisation de marqueurs spécifiques dans les structures nerveuses.

Les avantages de la RMN deviennent aussi évidents pour l'étude d'espèces rares ou difficiles à élever au laboratoire, dans la mesure où ils éviteraient des dissections qui ne peuvent être renouvelées. C'est typiquement le cas de la fourmi que nous étudions au laboratoire: *Dinoponera quadriceps* est une espèce primitive de la sous-famille des Ponerinae, originaire du Brésil. Les fourmis du genre *Dinoponera* sont surtout connues pour compter parmi les plus grandes de la sous-famille des Formicidae avec une taille pouvant atteindre 3 cm (Kempf, 1971). Mais leur principale particularité biologique est de former des sociétés sans reine, la reproduction y est assurée par une ou plusieurs ouvrières fécondées qui font office de reproductrices (Haskins et Zahl, 1971). Nous avons montré (Dantas et coll., 1988) que l'absence de la caste reine est à l'origine d'une compétition aboutissant à des rituels d'agression entre les ouvrières qui partagent la même aptitude à pondre, et ceci avant même d'être fécondées (Dantas et coll., 1990). Il est donc particulièrement intéressant de pouvoir estimer le développement ovarien des jeunes ouvrières pour comprendre comment s'opère la répartition des rôles entre celles qui deviendront des reproductrices fécondées et celles qui resteront des ouvrières stériles. C'est ce type même d'articulation entre l'exploration RMN et une recherche expérimentale sur la biologie de nos fourmis que nous comptons initier par ces essais préliminaires.

MATERIEL ET METHODE.

Les essais ont été réalisés sur l'imageur RMN de l'Institut d'Electronique Fondamentale de l'Université d'Orsay. Cet équipement a été spécialement conçu pour recevoir des sondes contenant des échantillons inférieurs à 4 cm. Etant donné la différence de taille entre les Drosophiles (*D. melanogaster*, environ 2 mm) et les fourmis (*D. quadriceps*, 3 cm), des sondes ont été spécialement construites pour recevoir chacun des échantillons. Ces sondes comprennent une tige de plastique creuse destinée à placer correctement les échantillons au centre du champ magnétique de l'appareil, ce dispositif reprend en miniature la structure utilisée en médecine.

Durant la phase d'acquisition du signal, l'animal doit impérativement rester immobile. Il est donc nécessaire de l'anesthésier, nous avons opté pour une anesthésie gazeuse à l'azote en enfermant la sonde et l'animal dans un tube à essai contenant l'azote.

La phase d'enregistrement est plus ou moins longue suivant le type et le nombre d'images désirées. Dans le cas des fourmis, leur taille relativement grande nous a contraint à visionner séparément l'ensemble tête-thorax et l'abdomen. Pour chacun de ces ensembles, l'enregistrement a été décomposé en une trentaine de coupe de 370 microns d'épaisseur. Le nombre et l'épaisseur des coupes ont été déterminés de manière à réaliser le meilleur compromis possible entre le temps d'enregistrement, l'intensité du signal et la résolution des images. En effet, les coupes les plus fines procurent une meilleure discrimination des détails qui risquent d'être superposés sur des coupes plus épaisses. Mais une faible épaisseur de coupe multiplie d'autant le nombre de coupes nécessaires à l'exploration complète de l'échantillon et par conséquent l'allongement du temps d'enregistrement.

Notre objectif préliminaire étant d'explorer la totalité de nos échantillons nous avons opté pour une anesthésie très poussée de manière à pouvoir réaliser les enregistrements durant plusieurs heures. Les résultats acquis portent donc sur des insectes sacrifiés qui ont été disséqués à l'issue de la phase d'enregistrement afin de comparer la morphologie réelle aux informations obtenues en imagerie RMN. Dans ces conditions, plusieurs plans de coupe transversaux et sagittaux ont été effectués sur les mêmes échantillons afin de reconstituer par la suite en trois dimensions les différentes structures anatomiques les plus significatives.

RESULTATS.

La qualité et la quantité des images obtenues révèlent à la fois l'intérêt et les limites de cette technique d'exploration. Comme il était prévu, la chitine ne gêne en rien la visualisation des structures anatomiques internes, toutefois l'intrication et la nature voisine de certains tissus rendent parfois complexe l'interprétation des images.

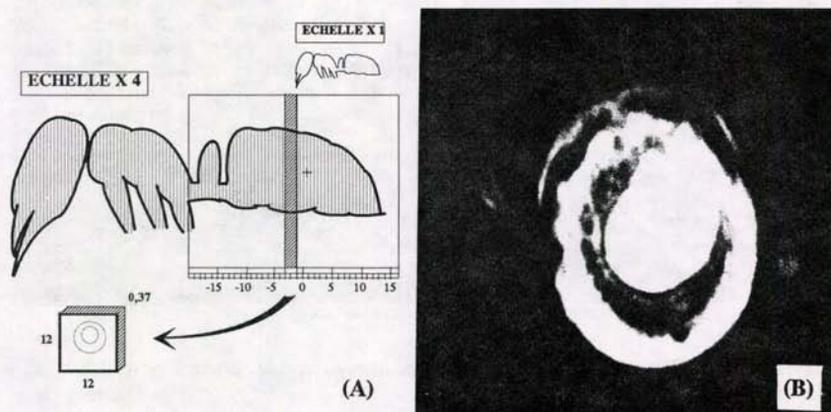


Figure 1: Coupe transversale de l'abdomen d'une ouvrière de *D. quadriceps*. (A) : Situation et dimensions de la coupe, les unités sont notées en millimètres. (B) : Image RMN de la coupe.

Figure 1: The cross sectional view of the abdomen of a *D. quadriceps* female worker. (A) : Site and dimensions (in millimeters of the slice. (B) : NMR image of the slice.

Les masses musculaires apparaissent très nettement dans la tête et le thorax. Au même niveau, certaines glandes comme la glande postpharyngienne, la glande labiale et les glandes mandibulaires présentent un contraste intéressant mais les contours demeurent difficiles à discerner avec rigueur.

En général, les structures nerveuses sont plus difficiles à identifier, mais le tractus digestif apparaît avec le meilleur contraste sur les images, il est logiquement très développé dans l'abdomen.

C'est précisément une coupe transversale de l'abdomen que l'on peut analyser sur les figure 1. Le schéma (A) permet de situer le plan de coupe au niveau du troisième segment abdominal. Le schéma (B) montre le cliché obtenu en RMN, on note au centre une énorme masse blanche parfaitement délimitée qui correspond à l'intestin moyen, sur la partie ventrale apparaissent en grisé les masses graisseuses et sur la partie dorsale plusieurs formations des appareils circulatoire et respiratoire. De chaque côté les portions grisées représentent les masses musculaires des pattes postérieures vues en section. En dehors de l'intestin qui apparaît le plus nettement, il est délicat d'identifier avec une sécurité absolue d'autres éléments anatomiques. Nous n'avons, à ce stade de la mise au point, pas encore pu identifier les ovaires qui se trouvent vraisemblablement confondus avec les corps gras abondants dans la partie postéroventrale de l'abdomen.

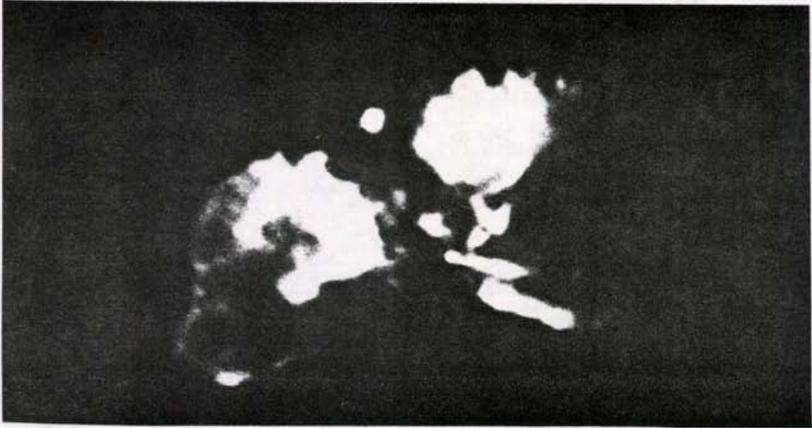


Figure 2: Vue générale de profil de *Drosophila melanogaster*. L'image est de 3 X 4 mm et 85 microns d'épaisseur.

Figure 2: General view of the profile. *Drosophila melanogaster* Image dimension is 3 by 4 mm and slice thickness is 85 microns.

La figure 2 montre en vue sagittale la silhouette complète d'une Drosophile. Il s'agit seulement d'une première exploration préliminaire donnant les éléments le plus marquants apparaissant sur un insecte aussi petit. On reconnaît la structure anatomique globale du corps, la tête, le thorax, les pattes repliées ainsi que des éléments très denses dans l'abdomen. On discerne même certains détails des segments abdominaux.

DISCUSSION.

Les résultats acquis sont encourageants, Ils montrent notamment pour le tractus digestif de la fourmi que les images obtenues pourraient permettre des mesures en volume de cet ensemble anatomique. Il reste cependant trois problèmes à résoudre avant d'entamer véritablement la phase expérimentale de notre recherche:

1° Il est nécessaire d'améliorer les contrastes afin de discriminer plus facilement les corps gras des tissus chargés d'eau, notamment pour tenter de visualiser les ovaires et les ovocytes qu'ils contiennent. De nombreux étalonnages restent encore à tester.

2° il paraît indispensable de reprendre un scanning détaillé par exemple de l'abdomen d'une ouvrière qui sera sacrifiée afin d'effectuer une étude anatomique approfondie par des techniques d'histologies classiques. Seule cette approche pourra nous fournir le témoin morphologique servant à évaluer valablement les performances de la microscopie RMN. Une meilleure connaissance de la morphologie de l'abdomen pourra aussi nous permettre de réduire la zone d'investigation et d'économiser le nombre de coupes lors de l'exploration.

3° Il est enfin important de réduire le temps d'enregistrement durant la phase d'acquisition du signal pour éviter une anesthésie trop longue qui est mal supportée par l'animal. Ce problème devrait être en partie résolu par une modification de la technique d'imagerie utilisée ce qui réduirait par 10 la durée utile de cette phase par rapport aux conditions dans lesquelles nous avons effectué les premiers essais.

Une fois ces contraintes maîtrisées, de multiples applications peuvent être envisagées, non seulement pour répondre aux questions que nous avons posées à l'origine de ce travail, mais aussi dans d'autres problématiques concernant la physiologie des insectes.

REFERENCES.

- BRETON E. et LE ROUX P., 1985. - L'imagerie par résonance magnétique. *La Recherche*, vol 16, n° 172, 1452-1463.
- CHO Z.H., AHN C.B., JUH S.C., LEE H.K., JACOBS R.E., LEE S. Yi J.H. and JO J.M. 1988.- Nuclear magnetic resonance microscopy with 4- μ m resolution: theoretical study and experimental results. *Med. Phys.* **15**, (6), 815-
- DANTAS DE ARAUJO C.Z., FRESNEAU D. et LACHAUD J.P., 1988.-Premiers résultats sur l'éthologie d'une fourmi sans reine: *Dinoponera quadriceps*. *Actes coll., Insectes Sociaux*, **4**, 149-155.
- DANTAS DE ARAUJO C.Z., LACHAUD J.P., et FRESNEAU D., 1990.- Le système reproductif chez une ponérine sans reine: *Dinoponera quadriceps* Sanschi. *Behav. Proc.*, **22**, 101-111.
- HASKINS C.P. and ZAHL P.A., 1971.- The reproductive pattern of *Dinoponera grandis* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) with notes on the ethology of the species. *Psyche*, **78**, 87-112.
- HOUSE W. V., 1984.- NMR Microscopy. *IEEE. Trans. N. S.*, **31**, 1, 570-595.
- KEMPF W.W., 1971.- A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger Hym. Formicidae). *Studia Ent.*, **14**, 369-392.
- KUHN W., 1990.-NMR Microscopy - Fundamentals, Limits and possible applications. *Angew. Chem. Int. Engl.*, **29**, 1-19.

RECHERCHES SUR LES PASSALIDES AFRICAINS
V - Mise en évidence d'un comportement grégaire du stade adulte chez
***Pentalobus barbatus* F., (Coleoptera, Passalidae)**

Daniel LARROCHE

Centre de Biologie des Ecosystèmes d'Altitude, C.U.R.S., Université de PAU
Avenue de l'Université, 64000 PAU-France

Résumé: Le dispositif expérimental retenu pour cette étude définit un environnement uniforme à l'exception d'un seul paramètre, le thigmotactisme, qui n'est possible qu'au niveau de quatre zones, de surface identique, localisées à égale distance du centre d'une enceinte rectangulaire en plastique. Les expériences, réalisées à l'obscurité, avaient pour but d'observer la localisation sous les abris de six insectes trois heures après leur introduction dans la zone centrale de la boîte. Les effectifs relevés pour les neuf combinaisons possibles montrent, très significativement au point de vue statistique, que la dispersion des insectes ne s'est pas effectuée au hasard.

Mots-clés: *Coléoptères, Passalidae, Pentalobus barbatus, Comportement grégaire, Thigmotactisme, Afrique.*

Summary: Research on African Passalid beetles. V- Experimental study showing an adult's gregarious behavior of *Pentalobus barbatus* (Coleoptera, Passalidae).

For establishing gregarious behavior, thigmotactism has been used as stimuli acting upon the choice of shelter place by six adult insects. Only four shelters were the inside equipment of experimental box. After three hours, the experimental period in darkness, the situation of each insect was noted. A statistic analysis of the results showed that the insect's dispersion isn't carried out by a random movement.

Key words: *Coleoptera, Passalidae, Pentalobus barbatus, gregarious behavior, thigmotactism, Africa.*

INTRODUCTION

Depuis les écrits de OHAUS (1899, 1909), citant pour la première fois le phénomène, les travaux faisant état du comportement social des Passalides sont la relation d'observations dans la nature ou sur des élevages au laboratoire et n'ont pas subi de contrôle expérimental.

Dans le cas de *Pentalobus barbatus*, Passalide de la faune africaine, nous avons démontré (LARROCHE, 1989) que son affectation au groupe des espèces subsociales ne pouvait pas se justifier par la dépendance des stades de développement vis-à-vis des adultes parentaux. Toutefois le fait que cette espèce soit rencontrée sous forme de rassemblements de larves ou d'imagos répartis dans un réseau de galeries aménagé entre l'aubier et l'écorce subérophellodermique d'arbres gisant au sol nous a conduit à vérifier expérimentalement si les regroupements étaient occasionnels et suscités par la configuration de l'habitat ou si chez la forme adulte de cet insecte existait un comportement grégaire.

METHODE D'ETUDE

Généralités relatives à la méthode utilisée

L'impossibilité de restituer au laboratoire l'habitat de *Pentalobus barbatus*, nous a posé le problème de savoir si nous pouvions soumettre les formes adultes de notre espèce corticole au test classiquement utilisé pour mettre en évidence un comportement grégaire chez des insectes terricoles, à savoir : des zones attractives par rapport à un stimulus-agent déterminé, zones strictement identiques placées à équidistance dans une enceinte délimitée (LEDOUX 1945, WAUTIER 1971).

Si dans son réseau de galeries le stade adulte de *Pentalobus barbatus* bénéficie de conditions environnementales stables : obscurité permanente, température et hygrométrie élevées et sans grandes variations au cours de la journée, il se trouve cependant confronté à des contraintes spatiales latérale et verticale.

L'aire de déplacement à la surface de l'aubier est fragmentée en un réseau de galeries dont la configuration évolue suite aux remaniements des parois latérales imposés par le comportement trophique de ces insectes (MASON et ODUM 1969). Cette aire n'est pas un facteur limitant mais pourrait expliquer, si elle est réduite, les regroupements observés. Si, parmi les relevés de la structure des habitats réalisés lors des prélèvements d'insectes effectués sur le terrain, nous prenons comme exemple la portion de tronc d'arbre de vingt centimètres de diamètre abritant deux lots de larves (cinq et deux larves de dernier stade) et cinq formes adultes (trois mâles et deux femelles) nous notons que la surface de la galerie est de 384 cm². Le calcul, à partir des résultats d'une étude morphométrique de notre espèce (LARROCHE et LAUGA 1978), de la surface moyenne occupée par le corps des cinq insectes donne un résultat de 8,15 cm² ce qui correspond au cinquantième de la surface disponible pour le déplacement. Ces estimations numériques, bien que ne prenant pas en compte les formes, et en particulier la forme des galeries qui peut favoriser la dispersion et la réduction des possibilités de contact entre les insectes ou au contraire augmenter la probabilité de ces derniers, nous permettent toutefois de posséder des critères de référence pour déterminer les dimensions de l'espace offert par l'enceinte expérimentale. Ainsi, avons-nous retenu une boîte plastique rectangulaire de 822,5 cm² de surface ce qui est deux fois supérieur à la surface du réseau de galeries cité en exemple et cent fois à celle des cinq insectes. En offrant cet espace de forme géométrique homogène et de dimension supérieure à ce que l'on peut rencontrer semble-t-il dans la nature nous pensons éviter un effet d'exiguïté qui aurait pu intervenir sur les résultats expérimentaux obtenus.

La seconde contrainte spatiale dépendrait de la vie corticole de *Pentalobus barbatus* : l'écorce subérophellodermique limitant en hauteur son habitat de façon uniforme et constante. Or nous avons expérimentalement mis en évidence que des adultes placés dans un gradient artificiel de hauteurs présentaient majoritairement une taxie de choix prouvant l'existence, chez cette espèce, d'un thigmotactisme dorsal avec un espace vertical préférentiel de 3 à 5,5 mm. Avec la révélation de ce comportement nous possédions le stimulus-agent qui nous permettait de réaliser l'expérimentation souhaitée.

Conduite de l'expérience

Dans l'étendue rectangulaire de déplacement délimité par les parois verticales de la boîte, le thigmotactisme n'est possible que dans quatre zones de surface identique (88 cm²). Ces quatre zones correspondent à quatre morceaux de contreplaqué de 5 cm d'épaisseur recouverts d'une feuille de plastique alimentaire pour éviter toute imprégnation odorifère à conséquence attractive ou répulsive. Surélevés à la hauteur thigmotactique préférentielle à l'aide de quatre vis localisés aux quatre coins, ces abris sont placés à égale distance du centre de la boîte et plaqués sur le fond par des pots remplis de sable humidifié pour créer, dans l'enceinte de la boîte fermée par un couvercle, une atmosphère proche de la saturation.

Le nombre d'insectes utilisé pour chaque expérience, à savoir six adultes, a été déduit des effectifs des regroupements observés dans la nature. Les trois lots d'insectes choisis pour l'expérimentation sont constitués soit d'individus trouvés ensemble dans une galerie soit par la réunion de deux ou trois petits groupes d'imagos prélevés sur le même tronc mais dans des

galeries différentes ne communiquant pas forcément entre elles, du moins au moment de l'observation car cet isolement peut n'être que secondaire et résulter d'un remaniement des débris alimentaires utilisés pour façonner les parois de ces galeries. Dans l'un ou l'autre cas ni le sexe ni l'âge n'ont été pris en considération. Il n'est donc pas exclu que, dans ces lots, des adultes parentaux aient pu se trouver associés à des imagos de la génération fille. Au point de vue sexe les proportions dans chaque groupe ne sont pas les mêmes mais cette différence repose sur le choix de n'utiliser que des "ensembles" déjà existant en milieu naturel et non pas créés pour le besoin de l'expérience. Les insectes utilisés ont été trouvés dans deux lieux distants de 20 km au sud de Yaoundé (Cameroun). Récoltés sensiblement à la même date (3 et 6 mai 1977) ils ont été maintenus en élevage pendant deux ou trois semaines dans des boîtes plastiques (17x11x7 cm) dont le fond était tapissé de débris de bois et de fèces provenant de leur habitat tout comme la portion d'écorce qui recouvrait l'ensemble.

Les expériences se sont déroulées entre le 19 mai et le 2 juin dans une pièce semi-obscur où régnait une température de $23^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}$. La manipulation débutait avec la mise en place des six passalides au centre de la boîte dans une zone circulaire de 50 cm² (soit cinq fois la surface du lot d'insectes) délimitée par un carton de 2 cm de hauteur. Avant de ranger la boîte dans une armoire offrant une obscurité totale, une surveillance réalisée en lumière inactinique permettait de noter toute manifestation de stress sous forme d'activité fébrile de l'un des insectes et de retarder le début réel de l'expérience c'est-à-dire la suppression de la barrière offrant aux insectes la possibilité de se disperser dans la boîte.

Une expérience liminaire dont le déroulement avait été totalement suivi en lumière inactinique avait permis de constater la formation de groupements supérieurs à deux individus sous un ou deux abris deux heures après la libération des insectes. Aussi avons-nous fixé la durée de l'expérience à trois heures, période pendant laquelle aucune intervention n'a eu lieu au niveau de l'armoire afin de ne perturber d'aucune manière les insectes. Les trois heures écoulées, les abris étaient alors soulevés et la localisation de chaque insecte, identifié par un numéro collé sur le pronotum et le métasternum, était notée.

RESULTATS

Le choix de la présentation des résultats obtenus dépend de la méthode d'interprétation utilisée. Nous avons la possibilité de prendre comme variable soit, comme LEDOUX, (*loc. cit.*) le pourcentage d'insectes qui forment des groupes d'au moins trois individus (grégarisme total) ou qui se sont réunis dans le plus grand groupe (grégarisme maximum) soit les neuf combinaisons de répartition des six insectes sous les quatre abris. C'est cette dernière que nous avons choisie et nous en présentons la distribution sous forme de tableau.

x_i	n_i	n_j	p_i	Np_i	Np_j	$\frac{(n_i - np_i)^2}{p_i}$
6 0 0 0	7		4	0,063*		
5 1 0 0	13	42	72	1,142*	5,965	230,19
4 2 0 0	14		180	2,856*		
4 1 1 0	5	5	360	5,713	5,713	0,09
3 3 0 0	8		120	1,904*		
3 2 1 0	15	15	1440	22,851	22,851	2,70
3 1 1 1	2	2	480	7,617	7,617	4,14
2 2 2 0	1	1	360	5,713	5,713	3,88
2 2 1 1	0	0	1080	17,139	17,139	17,14
Σ	65			64,998		258,14 = χ^2_5

Tableau de distribution des effectifs observés et des effectifs théoriques.

Calcul du test d'ajustement du χ^2

x_i = Répartitions possibles (des 6 insectes sous les 4 abris) ; n_i = Effectifs observés ; n_j = Effectifs observés après regroupement des catégories à effectifs théoriques < 5 ; p_i = Probabilité sous H_0 de chaque répartition ; Np_i = Effectifs théoriques sous H_0 ; Np_j = Effectifs théoriques sous H_0 après regroupement des catégories à effectifs < 5 .

DISCUSSION

Le faible effectif des insectes intervenant dans chaque expérience nous a conduit à écarter l'utilisation des données sous forme de pourcentages d'individus réunis dans des groupes d'au moins trois unités ou le plus grand groupe.

L'environnement expérimental artificiel étant homogène à l'exception des quatre zones à potentiel thigmotactique identique, la distribution notée des insectes peut être le reflet de l'action du hasard ou d'un comportement. Aussi dans l'interprétation des résultats, l'hypothèse nulle (H_0) correspondra à une répartition totalement aléatoire et indépendante des six insectes sous les quatre abris. Leur dispersion dans ce cas suivra la loi multinomiale de paramètres (6, $p_1 = p_2 = p_3 = p_4 = 1/4$). Pour la comparaison de la répartition théorique (np_i) et de la répartition observée (n_i), le test d'ajustement χ^2 s'applique à condition de regrouper les catégories dont les effectifs théoriques sont inférieurs à cinq. La valeur lue dans la table de χ^2 avec 5 d.d.l. et pour le risque d'erreur $\alpha = 1\%$ est 20,51. Comme la valeur calculée de χ^2 est 258,14 l'hypothèse H_0 est rejetée.

La distribution des adultes de *Pentalobus barbatus* n'est donc pas aléatoire. Les répartitions présentant des groupes d'insectes aux effectifs supérieurs à trois sont en effet dans leur majorité bien plus fréquentes que leur probabilité ne le prévoyait alors que les répartitions fortement pronostiquées par le calcul théorique ne sont pas très observées.

De cette analyse des résultats nous pouvons conclure à l'existence d'un comportement grégaire des adultes de *Pentalobus barbatus* mais il reste à élucider le mécanisme responsable de la formation des groupements et à étudier leur évolution en prenant en compte la variation de certains paramètres dépendant des insectes, de leur habitat ou des conditions expérimentales.

BIBLIOGRAPHIE

- LARROCHE D., 1990.- Recherches sur les Passalides africains. IV - Nouvelles observations sur la nutrition du premier stade larvaire de *Pentalobus barbatus*. F.. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 6: 99-106.
- LARROCHE D. et 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.
- LEDoux A., 1945.- Etude expérimentale du grégarisme et de l'interattraction sociale chez les Blattides. *Ann. Sci. nat., Zool. Biol. animale Fr.*, 11è sér., 7: 75-104.
- MASON W.H. et ODUM E.P., 1969.- The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides by detritus-feeding animals. *Proc. Second National Symposium on Radioecology*. 721-724.
- OHAUS F., 1899.- Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Entomol. Ztschr. Stettin.*, 60: 204-205, 61: 149-161, 193-274.
- OHAUS F., 1909.- Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Entomol. Ztschr. Stettin.*, 70: 1-139.
- WAUTIER V., 1971.- Un phénomène social chez les coléoptères : le grégarisme des *Brachinus* (Caraboidea Brachinidae). *Ins. Soc., Fr.*, 18, 3 bis: 1-84.

SIMULATION DE LA GENESE D'UNE DIVISION DU TRAVAIL AU SEIN D'UNE SOCIETE DE FOURMIS PONERINES : UN MODELE D'AUTO-ORGANISATION

**B. CORBARA¹, J.-L. DENEUBOURG², D. FRESNEAU¹, S. GOSS²,
J.-P. LACHAUD³ & A. PHAM-NGOC^{1,2}**

¹ *Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse, France,* ² *Unit of Theoretical Behavioural Ecology, CP 231, Université Libre de Bruxelles, B-1050 Bruxelles, Belgique &* ³ *Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cédex, France*

Mots-clés: *Modélisation, division du travail, auto-organisation fonctionnelle, fourmis.*

Title: *Simulation of the genesis of a division of labor inside a ponerine ant society: a model of self-organization.*

Key words: *Modelisation, division of labor, functional self-organization, ants.*

INTRODUCTION

Chez de nombreuses espèces de fourmis, les sociétés se multiplient par fondation. A la fondatrice, seule au départ, viennent s'ajouter les ouvrières au fur et à mesure de l'évolution démographique de la société. Nous avons étudié ailleurs la mise en place de la division du travail au cours de cette auto-organisation sociale chez plusieurs espèces de fourmis de la sous-famille des Ponerinae (FRESNEAU & LACHAUD 1984; LACHAUD & FRESNEAU 1985, 1987; CORBARA et coll. 1987, 1991). Nous avons montré en particulier que, dès les premiers stades, une véritable répartition des tâches est observable et qu'elle obéit surtout à des contraintes environnementales. Ce n'est que progressivement que les ouvrières se répartissent le travail selon un schéma où l'âge est déterminant, tout en gardant d'importantes possibilités de régulation.

Il nous a semblé intéressant de tenter de reproduire, à l'aide d'un modèle mathématique, les premiers stades de l'évolution d'une société pour tester quelques paramètres déterminant la mise en place des profils comportementaux individuels.

METHODES

Le modèle mis au point, de conception voisine de celui présenté par THÉRAULAZ et coll. (1991) sur les sociétés de *Polistes*, repose sur un mécanisme d'apprentissage de tâches qui reprend certains points développés dans un modèle antérieur (DENEUBOURG et coll. 1987). Ce modèle est simple en ce qu'il ne considère que trois situations possibles pour une fourmi : elle soigne le couvain, elle fourrage ou elle est inactive. Les deux tâches de soins au couvain et de fourragement ont été choisies comme étant les deux pôles qui permettent au mieux de différencier les profils comportementaux individuels observés expérimentalement. Pour le modèle, l'inactivité est traitée au même titre que les soins et le fourragement. Le programme, tel qu'il est conçu, tient compte de la démographie réelle d'une société (en l'occurrence une fondation de *Neoponera apicalis*) jusqu'à l'émergence du dixième individu. Lorsqu'elles apparaissent au cours du déroulement de la simulation, les fourmis sont considérées comme identiques quant à leurs potentialités (en particulier la reine n'est pas différenciée des ouvrières); durant toute leur durée d'existence simulée elles obéissent au même algorithme comportemental.

A chaque moment de la simulation, tout individu est caractérisé par sa probabilité de s'engager dans l'une des deux tâches : soins aux larves ou fourragement. Cette probabilité est fonction de la demande générale pour cette tâche ("D") et du niveau d'intérêt (ou seuil de réponse "S") de l'individu qui est fonction

de l'expérience passée (et donc, d'une certaine manière, du niveau d'apprentissage pour une tâche donnée). Sur un plan plus formel, la décision d'accomplir une tâche est déterminée par la fonction de Fermi des deux variables "D" et "S". Quant une stimulation provenant du couvain déclenche, par exemple, une activité de soins au couvain chez la fourmi Fi, le seuil de réponse de Fi au même stimulus diminue d'une quantité Ca appelée "coefficient d'apprentissage". A l'opposé, si la fourmi Fj ne soigne pas le couvain pendant un temps t, son seuil de réponse au couvain augmente d'une quantité Co appelée "coefficient d'oubli". C'est essentiellement en faisant varier ces deux coefficients que l'on obtient des scénarios différents de simulation.

RESULTATS ET DISCUSSION

Nos premiers résultats montrent que le modèle est capable de générer une organisation dans laquelle apparaît une répartition des tâches entre membres du groupe social.

Pour les 10 premiers stades de la genèse sociale, les profils comportementaux individuels obtenus permettent de construire des sociogrammes comparables à ceux de sociétés naturelles. Par contre, il n'a pas été possible dans l'état actuel du modèle et en jouant seulement sur les coefficients d'apprentissage et d'oubli, de générer un phénomène analogue au polyéthisme d'âge, les fourmis réelles, contrairement aux fourmis simulées, obéissant à un algorithme comportemental variant au cours du temps. L'illusion d'une spécialisation en fonction de l'âge et donc d'un polyéthisme d'âge peut toutefois être simulée, au moins partiellement, en jouant également sur l'asynchronie des dates d'émergence des ouvrières (DENEUBOURG et coll. 1987).

En l'absence de tout échange d'information directe entre les individus, le simple jeu d'interactions locales entre fourmis simulées et leur environnement (ce dernier s'exprimant ici par le biais de la demande en soins au couvain et en fourrageage) permet donc l'émergence d'une structure sociale. Des mécanismes analogues d'auto-organisation fonctionnelle (THÉRAULAZ et coll. 1991) sont sans doute mis en jeu lorsqu'il y a apparition d'une répartition du travail dans des sociétés artificielles formées d'individus de même âge et ayant une expérience comparable, comme cela a été mis en évidence chez la ponéridine *Ectatomma ruidum* (CORBARA, en préparation).

REFERENCES

- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P. & LECLERC Y., 1991. - Evolution de la structure sociale des jeunes sociétés d'*Ectatomma ruidum* et de *Neoponera apicalis* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 7, 189-194.
- 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*. J. Eder, H. Rembold (eds.), pp. 128, Verlag J. Peperny, München.
- DENEUBOURG J.-L., GOSS S., PASTEELS J.M., FRESNEAU D. & LACHAUD J.-P., 1987. - Self-organization mechanisms in ant societies (II): Learning during foraging and division of labor. In: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. J.M. Pasteels, J.-L. Deneubourg (eds.), *Experientia Suppl.*, 54, pp. 177-196, Birkhäuser Verlag, Basel.
- FRESNEAU D. & LACHAUD J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym., Formicidae). In: *Processus d'Acquisition Précoce. Les Communications*. A. de Haro, X. Espadral (eds.), pp. 437-444, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.
- LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym. Form. Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 195-202.
- LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1987. - Social regulation in ponerine ants. In: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. J.M. Pasteels, J.-L. Deneubourg (eds.), *Experientia Suppl.*, 54, pp. 197-218, Birkhäuser Verlag, Basel.
- THÉRAULAZ G., GOSS S., GERVET J. & DENEUBOURG J.-L., 1991. - Task differentiation in *Polistes* wasp colonies: a model for self-organizing groups of robots. In: *From Animals to Animats*. J.A. Meyer, S.W. Wilson (eds.), Bradford Books, MIT-Press, Cambridge, sous presse.

INDEX DES AUTEURS

Barreau S.	pp. 165
Benton F.D.	pp. 173
Berton F.	pp. 165
Billen J.	pp. 153
Biseau de J.-C.	pp. 35
Bordereau C.	pp. 145
Cagniant H.	pp. 133
Cammaerts M.-C.	pp. 43
Cantoni D.	pp. 51
Carayon S.	pp. 161
Cariou A.	pp. 51
Casevitz-Weulersse J.	pp. 1
Caussanel C.	pp. 119
Cervo R.	pp. 97
Cherix D.	pp. 1-13
Corbara B.	pp. 189-205
Dantas de Araujo C.	pp. 195
Deffernez L.	pp. 83
Dejean A.	pp. 59-137-179
Delabie J.H.C.	pp. 173
Deneubourg J.-L.	pp. 35-205
Detrain C.	pp. 43
Elmes G.W.	pp. 17
Espadaler X.	pp. 133
Fresneau D.	pp. 189-195-205
Gonord P.	pp. 195
Goss S.	pp. 205
Grasso D.A.	pp. 111
Jallon J.-M.	pp. 195
Kan S.K.	pp. 195
Kaufmann B.	pp. 75
Keller L.	pp. 51
Lachaud J.-P.	pp. 59-189-205
Larroche D.	pp. 201
Le Moli F.	pp. 111
Le Roux A.-M.	pp. 165
Le Roux G.	pp. 165

Leclerc Y.	pp. 189
Lefeuvre P.	pp. 145
Liu Z.B.	pp. 127
Marcel N.	pp. 145
Mead F.	pp. 91
Medeiros de M.A.	pp. 173
Mony R.	pp. 179
Mori A.	pp. 111
Munoz C.	pp. 161
Pascual S.	pp. 161
Passera L.	pp. 51-75
Pasteels J.M.	pp. 35-83
Pastergue I.	pp. 161
Pham-Ngoc A.	pp. 205
Plateaux L.	pp. 67
Plateaux-Quénu C.	pp. 103
Schoeters E.	pp. 153
Suzzoni J.-P.	pp. 137-161
Turillazzi S.	pp. 97
Vancassel M.	pp. 127
Verhaeghe J.-C.	pp. 43-83
Zanobetti L.	pp. 97

INDEX DES MOTS-CLES

- Accouplement, 51
 Action sur l'environnement, 17
 Afrique, 179, 201
Amblyopone australis, 59
Andaspis, 179
Anechura bipunctata, 119
Anergates atratulus, 179
Aphaenogaster baronii, curiosa, prædo, senilis, sicardi, 133
Aspidiotus, 179
Atta sexdens rubropilosa, sexdens sexdens, 153
 Attaque d'arbres, 179
 Auto-organisation sociale, 189, fonctionnelle, 205
Azteca chartifex spiriti, paraensis bondari, 173
 Bernard, 1
 Biologie sociale, 17
 Bourdons, 91
Brachyponera lutea, senaarensis, 59
Bridelia, 179
Camponotus abdominalis, 173, *aethiops*, 161, *cingulatus*, 173, *pennsylvanicus*, 153, 161, *rufipes*, 153, *socius*, 161, *vagus*, 51
Capritermes, 137
 Capture, 137
 Caste, 103
Cataglyphis bicolor, 83, *cursor*, 165
Chalepoxenus, 133
Codonanthe uleana, 173
 Coléoptères, 201
 Comportement agonistique, 75, grégaire, 201, lors de raids, 111, maternel, 119, parental, 127, subsocial, 119
 Contrôle reproducteur, 97
Corpus allatum, 119
 Couvée, 103
Cubitermes fungifaber, 145, sp., 137
Dacryodes edulis, 179
 Décision collectives, 17
 Dermaptères, 119, 127
 Désocialisation, 67, 103
 Détermination des castes, 37
 Développement ovarien, 97
 Diaspididae, 179
Diaspis sp., 179
Dinoponera quadriceps, 59, 195
 Diversité individuelle, 67
 Division du travail, 189, 205
Dolichovespula arctica, arenaria, 91

- Drosophila melanogaster*, 195
 Drosophilidæ, 195
 Eciton, 173
 Ecophysiologie, 119
Ectatomma ruidum, 189, 205, *tuberculatum*, 59, 189
 Effet de groupe, 67
 Elevage, 67
Epimyrma, 133
 Espèce unicoloniale, 75
 Evolution, 59, 119
Evyleus albipes, *calceatus*, *duplex*, 103
 Facteur éthologique, 43
 Faunistique, 133
Ficus, 179
 Flexibilité comportementale, 189
 Fonction biologique, 127
 Fondation, 59, 189, 205
Forficula auricularia, 119, 127
Formica canadensis, 17, *cunicularia*, 83, 111, *exsecta*, *lugubris*, *polycтена*, 173
 Formicidae, 17, 35, 43, 51, 59, 67, 75, 83, 111, 133, 137, 153, 161, 165, 173, 179, 189, 195, 205
 Fourmis arboricoles, 173, d'Argentine, 51, 75, esclavagistes, 111
 Grillons, 137
 Halictinae, 103
Halictus ligatus, *maculatus*, 103
 Homoptères, 179
Hypoclinea bidens, 173
Iridomyrmex humilis, 51, 75
 Iules, 137
 Kutter, 13
Labidura riparia, 119
Lasius alienus, 111, *flavus*, 17, 51, *niger*, 17, 35, 51, 111, *sakagami*, 51
Leptothorax, 133, *nylanderi*, 67
 Locomotion, 43
 Lycaenidae, 17
Macrotermes bellicosus, 137
Maculinea, 17
Mangifera indica, 179
 Maroc, 133
 Maturation sexuelle, 51
Melanaspis, 179
Melissotarsus beccarii, *emeryi*, *weissi*, 179
 Mémoire à court terme, à long terme, 83
Messor, 133, *barbarus*, *sanctus*, 51
 Microscopie RMN, 195
 Modélisation mathématique, 35, 205
 Monogynie fonctionnelle, 103
Monomorium pharaonis, 51, 173
Morganella pseudospinigera, 179
 Morphologie, 153, 195
Myopias julivora, 137

- Myrmecia*, 59
Myrmica discontinua, *hirsuta*, *lobicornis*, 17, *rubra*, 17, 35, 43, 165, *ruginodis*, *rugulosa*, 17, *sabuleti*, 17, 35, 111, *scabrinodis*, *schencki*, *speciodes*, *sulcinodis*, *vandeli*, 17
 Myrmicines, 43
Mystrium camillae, 137
Nasutitermes corniger, *costalis*, *ephratae*, *lujæ*, 145
Neoponera apicalis, 59, 83, 189, 205, *villosa*, 59, 189
 Nids artificiels, 103
 Nourrices, 165
Oecophylla, 173
 Organisation sociale, 189, 205
 Orphelinage, 103, 165
Pachycondyla apicalis, 59, 83, 189, 205, *villosa*, 59, 189
Paltothyreus tarsatus, 137
 Parasitisme social, 91, 97, 111
Paratrechina longicornis, 51
Pars intercerebralis, 119
 Passalidae, 201
Pentalobus barbatus, 201
Pheidole pallidula, 43
 Phéromone de piste, 43, 145
 Physogastrie, 179
Plagiolepis, 133, *pygmaea*, 165
Plectroctena minor, 137
Pogonomyrmex rugosus, *subnidus*, 51
Polistes, 205, *biglumis bimaculatus*, 91, *dominulus*, 91, 97, *nimpha*, 91
 Polydomie, 173
Polyergus breviceps, *lucidus*, *nigerrimus*, *rufescens*, *samurai*, 111
 Polyéthisme, 145, 161, 165, 189, 205
 Polygynie, 17, 179
 Polymorphisme, 103, 173
 Ponerinæ, 59, 137, 189, 195, 205
 Pourvoyeuses, 165
 Pouvoir attractif, 165
 Prédation, 59, 137
 Production de descendance, 91, de sexués, 17
Pseudacanthotermes spiniger, 145
Pseudomyrmex venefica, 179
Quercus rotundifolia, 133
 Recherche de nourriture, 145
 Récolte, 43
 Reconnaissance coloniale, 75
 Recrutement, 137, 145, alimentaire, 35, 161, de transport larvaire, 161
 Régime alimentaire, 137
 Région néotropicale, 173
 Reine hétérocoloniale, 165
 Relations sociales, 91
 Reproduction, 17, 67, 91, 97
Reticulitermes santonensis, 145
Rhopalomastix, 179
Rhytidoponera chalybaea, 59, *confusa*, 165

- Schedorhinotermes lamanianus*, 145
 Séquences comportementales, 137
Serviformica, 83
 Simulation, 205
 Sociogenèse, 189, 205
Solenopsis geminata, 35, *invicta*, 51, 153, 165
 Spécialisation spatiale, 83, 189
 Spéciation, 133
 Stimulation larvaire, 67
 Stratégie de nidification, 173, reproductrice, 91
 Structure des colonies, des populations, 17
Sulcopolistes atrimandibularis, *semenowi*, 91, *sulcifer*, 91, 97
Temnothorax recedens, 51
Tenebrio, 137
Termes, 137
 Termites, 137, 145
 Testicules, 51
Tetramorium caespitum, 111, 179, *impurum*, 35, 43, *meridionale*, *semilaeve*, 43
 Thigmotactisme, 201
 Trajectoires, 83
Trillium spp., 17
Trinervitermes trinervoides, 145
 Ultrastructure, 153
 Variabilité, 17, 67
 Vésicules séminales, 51
 Vespidae, 91, 97
Viola spp., 17
Wasmannia auropunctata, 51

IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITE PAUL SABATIER
Service Central Offset
118 route de Narbonne - 31062 TOULOUSE CEDEX