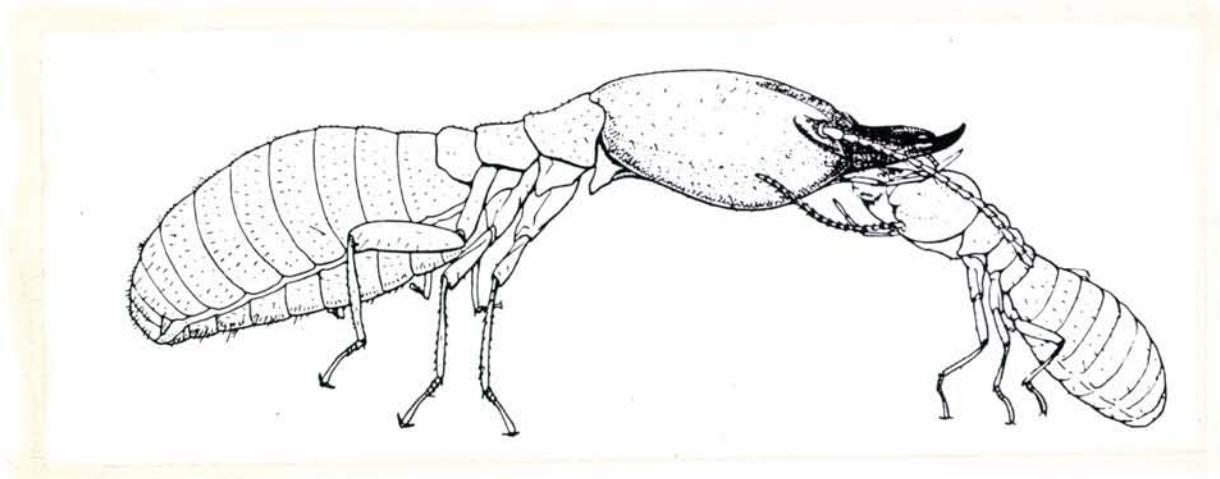


# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Luc CLÉMENT et Jean-Paul LACHAUD)

**VOL.9 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
MARSEILLE 2-3 Sept. 1993**



(d'après P.P. Grassé, 1939)



# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Luc CLÉMENT et Jean-Paul LACHAUD)

**VOL.9 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
MARSEILLE 2-3 Sept. 1994**

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-08-2

Dépôt légal : 3<sup>ème</sup> trimestre 1994  
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

Jean-Paul LACHAUD  
Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale  
URA CNRS 1837  
Université Paul-Sabatier  
118 Route de Narbonne  
31062 Toulouse Cedex

Prix : 100 Francs

# COLLOQUE INSECTES SOCIAUX MARSEILLE - 2 au 3 Septembre 1993

## LISTE DES PARTICIPANTS

-----

ALHADDAD Samar (Le Bugue, France)	LE MASNE Georges (Marseille, France)
AUBERT Josiane (Marseille, France)	LEPAGE Michel (Paris, France)
BERTON Françoise (Tours, France)	MATOSO-VIANA Ana-Maria (Villetaneuse, France)
BILLEN Johan (Louvain, Belgique)	MERCIER Jean-Luc (Villetaneuse, France)
BONAVITA-COUGOURDAN Annie (Marseille, France)	MESKALI Mohamed (Marseille, France)
BORDEREAU Christian (Dijon, France)	NOIROT Charles (Dijon, France)
CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique)	PAULMIER Ivan (Marseille, France)
CAMMAERTS Roger (Bruxelles, Belgique)	PLATEAUX Luc (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
CASEVITZ-WEULERSSE Janine (Paris, France)	PLATEAUX-QUÉNU Cécile (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
CERDA Xim (Barcelone, Espagne)	
CHAPUISAT Michel (Lausanne, Suisse)	PROVOST Eric (Marseille, France)
CHAUVIN Rémy (Ivoy le Pré, France)	RETANA Javier (Barcelone, Espagne)
CHÉRIX Daniel (Lausanne, Suisse)	RIVault Colette (Rennes, France)
CORBARA Bruno (Paris, France)	RIVIÈRE Germaine (Marseille, France)
CUADRIELLO AGUILAR José Ignacio (Le Bugue, France)	ROBERT Alain (Dijon, France)
DAHBI Abdallah (Villetaneuse, France)	ROLAND Chantal (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
DARCHEN Roger (Le Bugue, France)	ROULAND Corinne (Créteil, France)
DELYE Gérard (Marseille, France)	ROZE Etienne (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
FREITAG Anne (Lausanne, Suisse)	RUELLE Jean (Namur, Belgique)
GOBIN Bruno (Louvain, Belgique)	SCHOETERS E. (Leuven, Belgique)
IKHOUANE Ahmed (Créteil, France)	SRENG Leam (Marseille, France)
JAISSON Pierre (Villetaneuse, France)	VANCASSEL Michel (Rennes, France)
LADUGUIE Nathalie (Dijon, France)	VIEAU Florent (Nantes, France)
LEBRUN Daniel (Nantes, France)	VOUCHOT Blandine (Marseille, France)

## TABLE DES MATIERES

1.	Plasticité du profil cuticulaire spécifique des hydrocarbures chez les fourmis : facteurs physiologiques et environnementaux. par E. Provost, A. Bonavita-Cougourdan, G. Rivière & A.-G. Bagnères .....	p. 1
2.	Variation des hydrocarbures cuticulaires chez des ouvrières de fourmis <i>Leptothorax nylanderi</i> parasitées. par M. Trabalon, L. Plateaux & A.-G. Bagnères .....	p. 11
3.	Mode de transfert d'un hydrocarbure exogène, le (Z)-9-tricosène, entre les ouvrières de la fourmi <i>Camponotus vagus</i> Scop. Rôle des glandes post-pharyngiennes dans l'homogénéisation chimique intra-coloniale. par M. Meskali, E. Provost, A. Bonavita-Cougourdan, A.-G. Bagnères, G. Dusticier & J.-L. Clément .....	p. 19
4.	Les termites et le dodécatriénol. par N. Laduguie, A. Robert, N. Salini & C. Bordereau .....	p. 27
5.	Spécificité de la phéromone de piste chez <i>Crematogaster scutellaris</i> et <i>Crematogaster laestrygon</i> . par B. Gobin & J. Billen .....	p. 35
6.	Le taxon <i>Tetramorium aculeatum</i> (Hymenoptera, Formicidae) est hétérogène. par M.-C. Cammaerts, R. Cammaerts & A. Dejean .....	p. 41
7.	Microsatellites et structure génétique chez une fourmi des bois, <i>Formica lugubris</i> . par M. Chapuisat & D. Chérix .....	p. 49
8.	Influence de la reine sur l'activité d'élevage des ouvrières de la fourmi <i>Leptothorax nylanderi</i> (Foerster). par E. Roze & L. Plateaux .....	p. 53
9.	Les stades nymphaux 7 et 8 chez <i>Reticulitermes santonensis</i> Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). par F. Vieau .....	p. 61
10.	Nouvelles données structurales sur la glande à venin chez <i>Atta sexdens rubropilosa</i> et <i>Myrmica sabuleti</i> (Hymenoptera, Formicidae). par E. Schoeters & J. Billen .....	p. 67
11.	Etude morphologique relative à la spéciation dans le genre <i>Reticulitermes</i> (Isoptera). par D. Lebrun & M.J. Faucheux .....	p. 75
12.	Modes de fondation des colonies chez la fourmi sans reine <i>Dinoponera quadriceps</i> Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). par C.Z. Dantas de Araujo & P. Jaisson .....	p. 79
	INDEX DES AUTEURS .....	p. 89

## CONTENTS

1. Plasticity of specific cuticular hydrocarbons profile in ants: physiological and environmental factors.  
by E. Provost, A. Bonavita-Cougourdan, G. Rivière & A.-G. Bagnères ..... p. 1
  2. Variation of cuticular hydrocarbons in *Leptothorax nylanderi* ants modified by parasites.  
by M. Trabalon, L. Plateaux & A.-G. Bagnères ..... p. 11
  3. Transfer mode of an exogenous hydrocarbon, the (Z)-9-tricosene, between *Camponotus vagus* Scop. ant workers. Role of the post-pharyngeal glands in intracolony chemical homogeneity.  
by M. Meskali, E. Provost, A. Bonavita-Cougourdan, A.-G. Bagnères, G. Dusticier & J.-L. Clément ..... p. 19
  4. Termites and dodecatrienol.  
by N. Laduguie, A. Robert, N. Salini & C. Bordereau ..... p. 27
  5. Specificity of the trail pheromone in *Crematogaster scutellaris* and *Crematogaster laestrygon*.  
by B. Gobin & J. Billen ..... p. 35
  6. *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera, Formicidae) is a heterogenous taxon.  
by M.-C. Cammaerts, R. Cammaerts & A. Dejean ..... p. 41
  7. Microsatellites and genetic structure in a red wood ant, *Formica lugubris*.  
by M. Chapuisat & D. Cherix ..... p. 49
  8. Queen control on the rearing activity of workers in the ant *Leptothorax nylanderi* (Foerster).  
par E. Roze & L. Plateaux ..... p. 53
  9. The 7th and 8th nymphal instar in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae).  
by F. Vieau ..... p. 61
  10. New structural data on the convoluted gland in the ants *Atta sexdens rubropilosa* and *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae).  
by E. Schoeters & J. Billen ..... p. 67
  11. Morphological study related to the speciation in the genus *Reticulitermes* (Isoptera).  
by D. Lebrun & M.J. Faucheux ..... p. 75
  12. Modes of colony foundation in the queenless ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).  
by C.Z. Dantas de Araujo & P. Jaisson ..... p. 79
- INDEX TO AUTHORS ..... p. 89

INDEX DES MOTS-CLÉS ..... p. 91  
KEY WORDS INDEX ..... p. 93  
REMERCIEMENTS ..... p. 95

INDEX DES MOTS-CLÉS ..... p. 91  
KEY WORDS INDEX ..... p. 93  
ACKNOWLEDGMENTS ..... p. 95

**PLASTICITÉ DU PROFIL CUTICULAIRE SPÉCIFIQUE DES  
HYDROCARBURES CHEZ LES FOURMIS : FACTEURS PHYSIOLOGIQUES  
ET ENVIRONNEMENTAUX**

**E. PROVOST, A. BONAVIDA-COUGOURDAN, G. RIVIÈRE  
ET A.G. BAGNERES**

*Laboratoire de Neurobiologie. Equipe Communication Chimique. C.N.R.S.,  
31 chemin Joseph Aiguier, 13402 Marseille Cedex 20*

**Résumé :** Les travaux les plus récents montrent que le profil des hydrocarbures cuticulaires des Fourmis n'est pas fixé une fois pour toute. Il se modifie non seulement quand l'individu passe d'un stade de développement à un autre, mais aussi en fonction de l'état physiologique des individus. C'est ainsi que chez *C. vagus*, les récolteuses présentent un profil cuticulaire différent de celui des nourrices par la proportion de certains des hydrocarbures. L'âge des individus, probablement lié à un état physiologique différent, apparaît comme un paramètre de variation important. La reine, selon qu'elle est en période d'activité ovarienne ou qu'elle entre en hivernage, ne présente pas le même spectre d'hydrocarbures cuticulaires.

Les proportions de certains hydrocarbures de la mixture cuticulaire varient en fonction de l'environnement social. Par exemple, chez *Leptothorax lichtensteini*, elle varie en fonction de la composition de la société, qui subit d'importants changements au cours d'une saison d'activité. Les larves de *C. vagus*, lorsqu'elles sont adoptées par des ouvrières d'une colonie étrangère, présentent un spectre d'hydrocarbures qui se rapproche de celui des larves de la colonie adoptive. Le modèle des colonies mixtes naturelles de *Polyergus* et de *Formica* apporte des résultats nouveaux par rapport aux colonies mixtes artificielles quant à la régulation des hydrocarbures cuticulaires. Il n'y a pas ici formation d'un spectre intermédiaire entre les 2 espèces mais ajustement des produits communs aux 2 espèces.

Les conséquences de cette plasticité du profil cuticulaire sont discutées dans le cadre des mécanismes de reconnaissance entre membres d'une société de fourmis.

**Mots-clés :** Plasticité, hydrocarbures cuticulaires, état physiologique, environnement social, Fourmis

**Abstract :** **Plasticity of specific cuticular hydrocarbons profile in ants : physiological and environmental factors.** Recent studies have shown that Ants' cuticular hydrocarbon profiles are not determined once and for all. They tend to change not only as an individual goes through the various stages of development, but also depending on that individual's physiological state. In *C. vagus*, for example, the cuticular profile of the foragers and that of the brood-tenders differ in the proportions of some of the components. An individual's age, which probably corresponds to a particular physiological state, was found to be an important factor on which the hydrocarbon profile depends. In this species, the queen's cuticular hydrocarbon spectrum varies depending on whether she is undergoing a period of ovarian activity or beginning to hibernate.

The proportions of some of the hydrocarbons in the cuticular mixture also depend on the social environment. In *Leptothorax lichtensteini*, for example, the cuticular mixture varies with the composition of the colony, which changes considerably in the course of the seasonal cycle. When *C. vagus* larvae are adopted by workers from an alien colony, their hydrocarbon

spectrum tends to resemble that of this colony 's own larvae. Naturally mixed *Polyergus* and *Formica* colonies have provided some further information about the regulation of the cuticular hydrocarbons, in addition to what was previous known from studies on artificially mixed colonies. Instead of producing an intermediate spectrum, the naturally mixed colonies re-adjusted the proportions of those substances which were common to both species.

The possible significance of the plasticity of the cuticular hydrocarbon profile is discussed from the point of view of the recognition mechanisms at work among the members of an ant colony.

**Key words : Plasticity, cuticular hydrocarbons, physiological state, social environment, Ants.**

## INTRODUCTION

Chez les Insectes, les hydrocarbures, constituants de l'épicuticule, seraient produits soit au niveau des cellules épidermiques, soit à un niveau plus profond, par les oenocytes, cellules du corps gras. On sait le rôle important qu'ils jouent non seulement dans la vie de l'individu (rôle de barrière physico-chimique contre la pénétration des produits toxiques et des micro-organismes, rôle antifongique...), mais aussi lors des interactions entre individus. En effet, il a été montré, en particulier chez les Fourmis, que les hydrocarbures cuticulaires interviennent de façon prépondérante dans les processus de reconnaissance entre membres de la société, et dans la discrimination entre individus appartenant à des colonies différentes. Par exemple, Bonavita-Cougourdan *et al.* (1987) ont montré que chez *C.vagus*, ce sont les proportions de certains hydrocarbures minoritaires, essentiellement des diméthylalcanes, qui constituent la signature coloniale. Celle-ci est partagée par tous les membres de la colonie ; elle est différente d'une colonie à une autre.

Les travaux récents montrent que le spectre d'hydrocarbures cuticulaires peut changer non seulement avec l'âge des individus adultes, comme Fielde (1905) l'avait pressenti, mais aussi avec le stade de développement. Nos recherches ont porté sur d'éventuelles modifications qualitatives et quantitatives des hydrocarbures en fonction de l'état physiologique des individus. Le profil des hydrocarbures cuticulaires peut également être modifié sous l'influence de l'environnement social (Bonavita *et al.*, 1989 ; Provost *et al.*, 1993).

Le but du présent travail est de rechercher, chez quelques espèces de fourmis, comment ces divers paramètres (stade de développement, âge, état physiologique, environnement social) agissent sur la signature chimique des individus

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Seront indiqués ici les travaux relatifs aux 2 espèces de Fourmis *Camponotus vagus* et *Leptothorax lichtensteini*, et à l'espèce "esclavagiste" *Polyergus rufescens* vivant en colonie mixte avec *Formica rufibarbis* ou *F. cunicularia*. Les fourmis sont récoltées dans la région de Marseille (*C. vagus*, *L. lichtensteini*, *P. rufescens* vivant avec *F. rufibarbis*) ou à St Martin d'Entraunes (Alpes- Maritimes, *P. rufescens* vivant avec *F. cunicularia*).

Les méthodes sont celles de l'Ethologie expérimentale (modification de l'environnement social par adoptions croisées de larves par des ouvrières de colonies différentes, par orphelinage de colonies, par permutation de l'espèce esclave dans les colonies de *Polyergus*), menées en parallèle avec une analyse chimique des hydrocarbures par chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC/MS). Les données sont traitées statistiquement par des analyses multivariées (analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales).

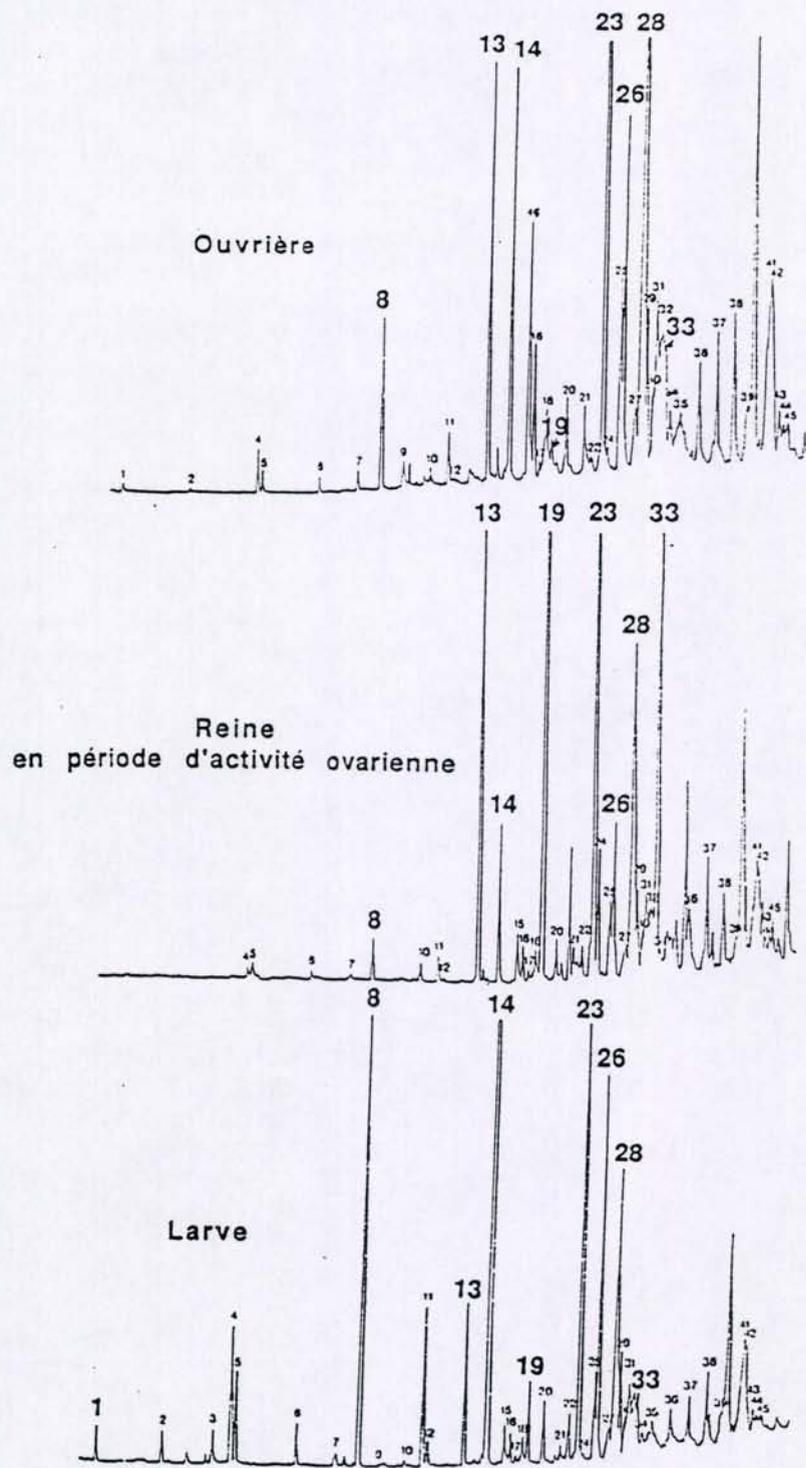


Figure 1 : Profils des hydrocarbures cuticulaires de 3 catégories d'individus de la société de *C. vagus* : ouvrières, reine en période d'activité ovarienne et larves. Les 3 types de profil sont caractérisés par des pics majoritaires différents, quelle que soit la société considérée.

Figure 1 : Cuticular hydrocarbon profiles of 3 categories of individuals in a *C. vagus* colony : workers, the queen during a period of ovarian activity, and larvae. The profiles of the 3 types all have different main peaks, whatever the colony we consider.

## RÉSULTATS

Au sein d'une colonie de *C. vagus*, les différentes catégories d'individus présentent des spectres cuticulaires qui diffèrent par la proportion des produits majoritaires (les produits sont les mêmes). On distingue ainsi 3 principaux types de spectres (Fig. 1) : celui des ouvrières et des sexués ailés mâles et femelles, celui de la reine en période d'activité ovarienne, celui des larves.

Les hydrocarbures qui interviennent dans cette différenciation sont pour l'essentiel des *n*-alcane et des monométhylalcanes. Le spectre des ouvrières est caractérisé par les 2 pics majoritaires 23 (4-meC<sub>30</sub>) et 28 (mélange de 15-,13-,11-meC<sub>31</sub>) entourant un double pic 25-26. Des hydrocarbures d'importance quantitative moindre permettent de distinguer les ouvrières des sexués et les sexués selon leur sexe. Le spectre des reines en période d'activité ovarienne est caractérisé par les pics majoritaires 13 (4-meC<sub>28</sub>), 19 (nC<sub>30</sub>), 23 (4-meC<sub>30</sub>), et 33 (x, y dimeC<sub>31</sub>). Celui des larves par les pics majoritaires 8 (nC<sub>27</sub>), 14 (nC<sub>29</sub>), et 23 (4-meC<sub>30</sub>) (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1990 ; Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994).

### 1. Variations du profil des hydrocarbures cuticulaires liées à des facteurs physiologiques.

a) Le spectre de l'ouvrière change au cours de sa vie comme les fonctions qu'elle exerce au sein de la société : l'ouvrière récolteuse de *C. vagus* a un spectre différent de celui de l'ouvrière nourrice (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1993).

L'analyse en composantes principales réalisée à partir de 5 groupes de récolteuses et de 5 groupes de nourrices et prenant en compte uniquement les diméthylalcanes, sépare les nourrices des récolteuses le long de l'axe 2 (l'axe 1 sépare les têtes et les thorax des ouvrières). Les résultats sont identiques, que l'on prenne en compte l'ensemble des hydrocarbures du spectre ou seulement l'une des familles chimiques : *n*-alcane, monométhylalcanes ou diméthylalcanes. Les produits majoritaires sont les mêmes, mais la proportion de nombreux autres changent.

b) Chez la reine, les variations du spectre cuticulaire au cours de l'année sont de forte amplitude : elles portent sur les pics majeurs, contrairement aux variations du spectre cuticulaire des ouvrières. A l'automne, à l'entrée de la période d'hivernage, le profil de la reine se rapproche de celui des ouvrières et des sexués ailés par la nature des produits majoritaires : le 4 meC<sub>30</sub> (pic 23) reste majoritaire, mais les autres produits qui étaient majoritaires quand la reine pondait cessent de l'être, au profit du mélange 15-,13-,11-meC<sub>31</sub> (pic 28), majoritaire chez les ouvrières et les sexués ailés (cf Fig. 1). Le spectre que présente alors la reine est très voisin de celui qu'elle présentait avant d'être fécondée et de fonder sa société (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1990 ; Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994).

Ces caractéristiques physiologiques qui déterminent les variations du spectre cuticulaire des individus sont elles-mêmes dépendantes de l'environnement et plus particulièrement de l'environnement social.

### 2. Les facteurs de l'environnement social peuvent agir sur le profil des hydrocarbures cuticulaires des fourmis tant au stade adulte que larvaire.

a) Chez *Leptothorax lichtensteini*, pendant les 4 mois d'activité de la colonie, nous avons mis en évidence, par dosage à intervalles réguliers des hydrocarbures cuticulaires des récolteuses, une modification au cours du temps des proportions de certains d'entre eux (Provost, 1993). L'analyse en composantes principales (Fig.2) montre que ces modifications se produisent de manière synchrone et dans le même sens, pour tous les individus de la société testés à un instant donné. Les différents groupes se séparent le long de l'axe 2. Ce changement du profil cuticulaire apparaît également dans des colonies privées de reine. Cependant, la

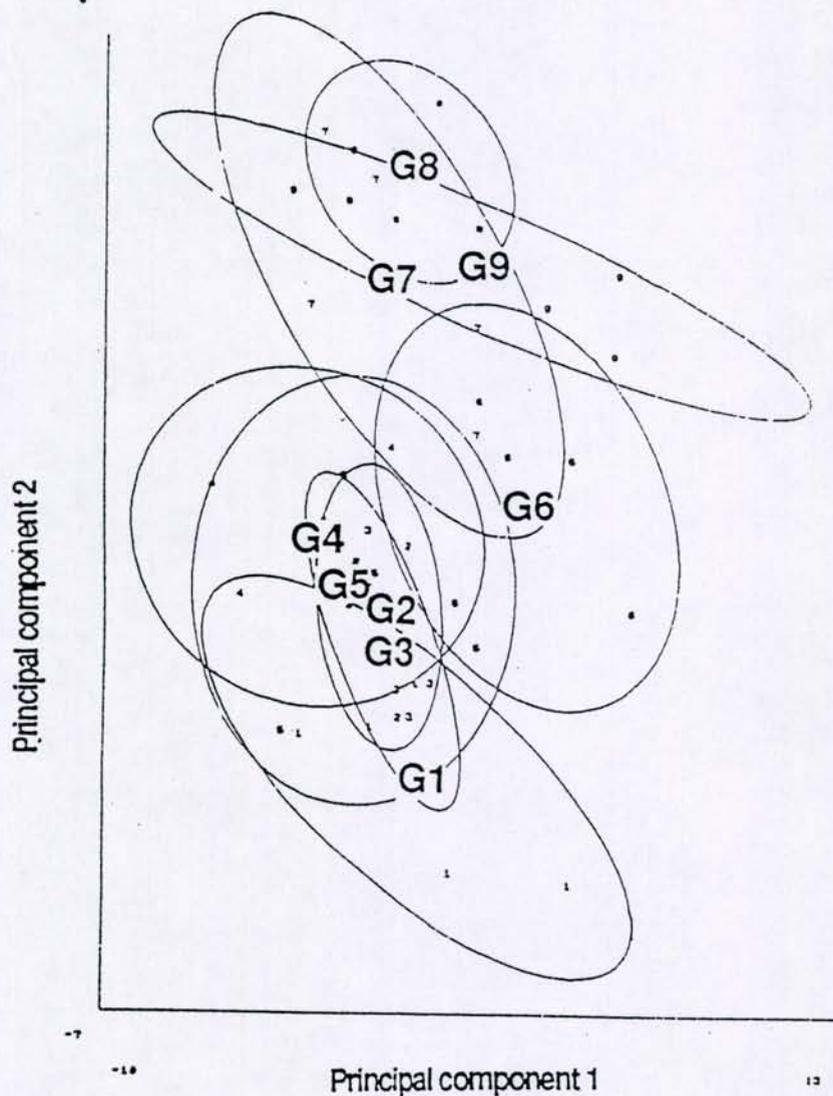


Figure 2 : Analyse en composantes principales prenant en compte l'ensemble des hydrocarbures cuticulaires de la fourmi *Leptothorax lichtensteini*. Cinq individus sont analysés tous les 15 jours pendant les 4 mois de l'étude. Les groupes de 5 individus tendent à se séparer le long de l'axe 2, représentant 15% de la variation. Les ellipses de confiance au risque 5% sont représentées.

Figure 2 : Principal component analysis on all the cuticular hydrocarbons of the ant *Leptothorax lichtensteini*. Five individuals were analysed every 2 weeks throughout the 4-month study period. The groups of 5 individuals tended to be separated along the axis 2, amounting to 15% of the total variation. Confidence ellipses with a risk level of 5% are given.

présence de la reine semble accélérer cette évolution, sur une durée d'un an. Les hydrocarbures dont la proportion varie appartiennent à toutes les familles chimiques (*n*-alcane, mono-, di-, et triméthylalcanes). Ils sont en grande partie les mêmes pour les 2 colonies avec reine étudiées. Ce sont également les mêmes hydrocarbures dont les proportions varient au cours du temps pour les 2 colonies privées de reine étudiées; mais ils diffèrent entre colonies complètes et colonies orphelines, sauf pour 2 monométhylalcanes (Tab.1).

b) La modification de l'environnement social peut être réalisée expérimentalement en mettant en contact des individus ayant des signatures chimiques, coloniales ou spécifiques, différentes.

Compounds	Queenright colonies		Queenless colonies	
	5	7	9	10
<i>n</i> -Hexacosane	-	-	+	
<i>n</i> -Heptacosane	+			
<i>n</i> -Nonacosane	+			
8-Methylhexacosane		-		
6-Methylhexacosane	-			
4-Methylhexacosane	-	-	-	-
5-Methylheptacosane			-	-
3-Methylheptacosane			-	-
6-Methyloctacosane			-	-
4-Methyloctacosane	+	+	-	-
3-Methylnonacosane		+		
14 + 12-Methyltriacontane	+			
8-Methyltriacontane			+	+
2-Methyltriacontane	+			
11,15-Dimethylheptacosane	-	-		
3,7-Dimethylheptacosane				+
Heptacosene	-			
x17			+	+

Tableau 1 : Hydrocarbures cuticulaires dont les proportions changent au cours des 4 mois d'activité, pour les colonies complètes et celles privées de reine.

Table 1 : Cuticular hydrocarbons the proportions of which underwent a change during the 4-month period of activity, in queenright and queenless colonies.

Si, chez *C. vagus*, on fait élever des larves d'une société A par des ouvrières appartenant à une société B et inversement, on constate au bout de 20 jours que la signature chimique coloniale de ces larves se modifie au contact des ouvrières étrangères qui les ont soignées. Les larves gardent leur spectre caractéristique de larve (pics 8, 14, 23 majoritaires, cf Fig.1) mais elles acquièrent, au moins en partie, la signature coloniale des ouvrières qui les ont adoptées. Ainsi, elles présentent un spectre qui se rapproche de celui des larves de la société adoptive (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1989).

c) Il est possible de modifier l'environnement social, non plus en réunissant des individus de la même espèce appartenant à des sociétés différentes, mais en réunissant des individus appartenant à des espèces différentes.

Nous nous sommes intéressés à un cas de société mixte naturelle, constituée par les fourmis esclavagistes *Polyergus rufescens* et leurs esclaves *Formica* (Bonavita-Cougourdan *et al.*, à paraître). Nous avons analysé les spectres d'hydrocarbures de *Polyergus* vivant avec des *F. rufibarbis*, de *Polyergus* vivant avec des *F. cunicularia*, de *Formica* vivant en colonie mixte avec des *Polyergus*, ainsi que les spectres de *Formica* prélevées dans des nids "purs", pillés par les *Polyergus*.

Si on ne prend en compte que les produits décelables par GC/MS, chacune de ces 3 espèces possède sa propre mixture : il y a des différences qualitatives et quantitatives d'une espèce à l'autre. Outre un ensemble de produits communs aux 3 espèces, un ensemble de produits (absents chez *F. rufibarbis*) caractérise les *Polyergus* et *F. cunicularia* et sont : les alcènes impairs en C<sub>23</sub>, C<sub>25</sub>, C<sub>27</sub>, et C<sub>29</sub>. Les alcènes pairs (C<sub>26</sub>:1, C<sub>28</sub>:1, C<sub>30</sub>:1, C<sub>32</sub>:1), ainsi que les alcènes lourds impairs (C<sub>31</sub>:1, C<sub>33</sub>:1) sont présents uniquement chez *F. cunicularia*. Sont présents chez *Polyergus* et *F. rufibarbis* et absents chez *F. cunicularia* des produits qui ont le même temps de rétention que les alcènes propres à *F. cunicularia* : un produit inconnu qui a le même temps de rétention que l'alcène en C<sub>26</sub>, -un diméthyl-C<sub>27</sub> qui a le même temps de rétention que l'alcène en C<sub>28</sub>, -un diméthyl-C<sub>30</sub> qui remplace l'alcène en C<sub>31</sub>, -un diméthyl-C<sub>31</sub> qui remplace l'alcène en C<sub>32</sub>, -un diméthyl-C<sub>32</sub> qui remplace l'alcène en C<sub>33</sub>. Enfin, sont présents uniquement chez *F. rufibarbis* : le 4-meC<sub>26</sub> qui a le même temps de

rétenion que l'alcène en C<sub>27</sub>, -un produit non identifié qui a le même temps de rétenion qu'un autre alcène en C<sub>27</sub>, -un diméthyl-C<sub>28</sub> qui remplace un alcène en C<sub>29</sub>.

Une analyse en composantes principales (Fig.3), portant sur l'ensemble des hydrocarbures et prenant en compte 10 *Polyergus* pour chacun des 2 nids mixtes *Polyergus* / *F. rufibarbis* analysés (notés 1 et a) et 10 *F. rufibarbis* pour chacun des 4 nids purs de 2 sites différents (notés 3, 4 et c, d) et des 2 nids mixtes (notés 2 et b), sépare, sur l'axe 1, les *Polyergus* des *Formica* pures et mixtes, par des différences à la fois qualitatives et quantitatives. On note que les *Formica* mixtes n'occupent pas une position intermédiaire entre *Polyergus* et *Formica* pures. Ainsi, le spectre cuticulaire des *Formica* esclaves ne se modifie pas au contact des *Polyergus* et les *Polyergus* n'acquièrent pas les produits qui sont propres à l'espèce de *Formica* avec laquelle ils vivent.

Les 2 nids mixtes *Polyergus* / *F. rufibarbis* et les nids purs pillés par chacun de ces 2 nids mixtes se distinguent sur l'axe 2 par la proportion de certains *n*-alcane, mono- et

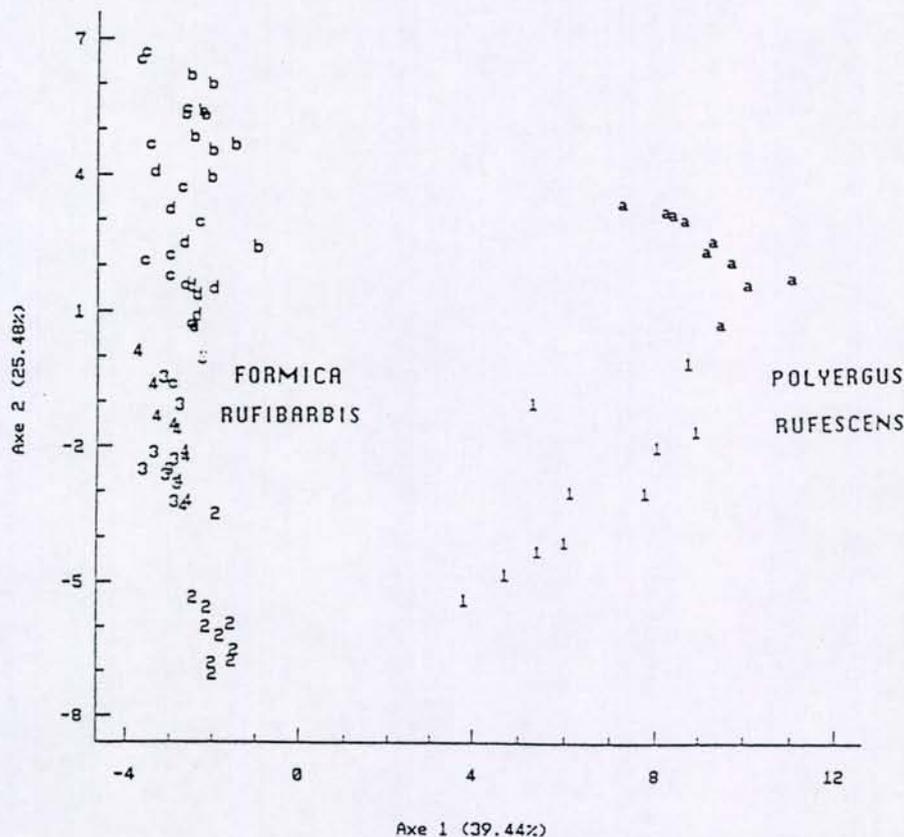


Figure 3 : Analyse en composantes principales portant sur 64 hydrocarbures cuticulaires de 10 individus pour chacun des 2 nids de *Polyergus* et de 10 individus pour chacun des 4 nids purs et des 2 nids mixtes de *F. rufibarbis*. Voir détails dans le texte.

Figure 3 : Principal component analysis on 64 of the hydrocarbons present in the spectra of 10 individuals at each of 2 *Polyergus* nests and in those of 10 individuals at each of 4 unmixed and 2 mixed *F. rufibarbis* nests. See text for further details.

diméthylalcane. On constate que les spectres cuticulaires des *Polyergus* sont davantage proches des *Formica* avec lesquelles ils vivent.

Ces résultats sont confirmés par ceux que fournissent les expériences d'inversion d'esclaves : des *Polyergus* qui vivaient avec *F. rufibarbis* sont placés pendant 50 jours avec des *F. cunicularia* issues d'une société mixte, et inversement. On réalise une analyse en composantes principales (Fig.4) portant sur la plus grande partie des produits (64) du spectre cuticulaire des *Polyergus* qui ont changé de *Formica* et des 2 *Formica* qui ont changé de *Polyergus* (notés EP, EFr ou EFc), ainsi que sur les témoins de cette expérience, individus vivant en petits groupes mixtes, dans les conditions du laboratoire, notés TP, TFr et TFc, selon

qu'il s'agit de *Polyergus*, de *F. rufibarbis* ou de *F. cunicularia*, enfin sur les *Polyergus* et les *Formica* analysés au moment de la récolte, 50 jours avant le début de l'expérience (notés NP, NFr ou NFc). Sur la partie positive de l'axe 1 se projettent les *F. cunicularia*, ainsi que les *Polyergus* vivant avec cette espèce. Sur la partie négative de l'axe 1 se projettent les *F. rufibarbis* ainsi que les *Polyergus* vivant avec cette espèce. Lorsque les *Polyergus* changent de *Formica*, les groupes EP se déplacent le long de l'axe 1 du côté de la nouvelle espèce esclave avec laquelle ils vivent. (Fig.4, flèches). Au contraire, les *Formica* qui ont changé de *Polyergus* ne se déplacent pas sur l'axe 1 (groupes EFr et EFc).

Ainsi, on retrouve les résultats précédents : 1) le spectre cuticulaire des *Formica* ne se modifie pas, ou peu, au contact des *Polyergus*. 2) le spectre cuticulaire des *Polyergus* se rapproche de celui des *Formica* avec lesquelles ils vivent.

On notera que les *Polyergus* (ainsi que les *Formica*) témoins et ceux prélevés dans la nature et directement analysés forment des groupes en partie distincts, peut-être à la suite d'un

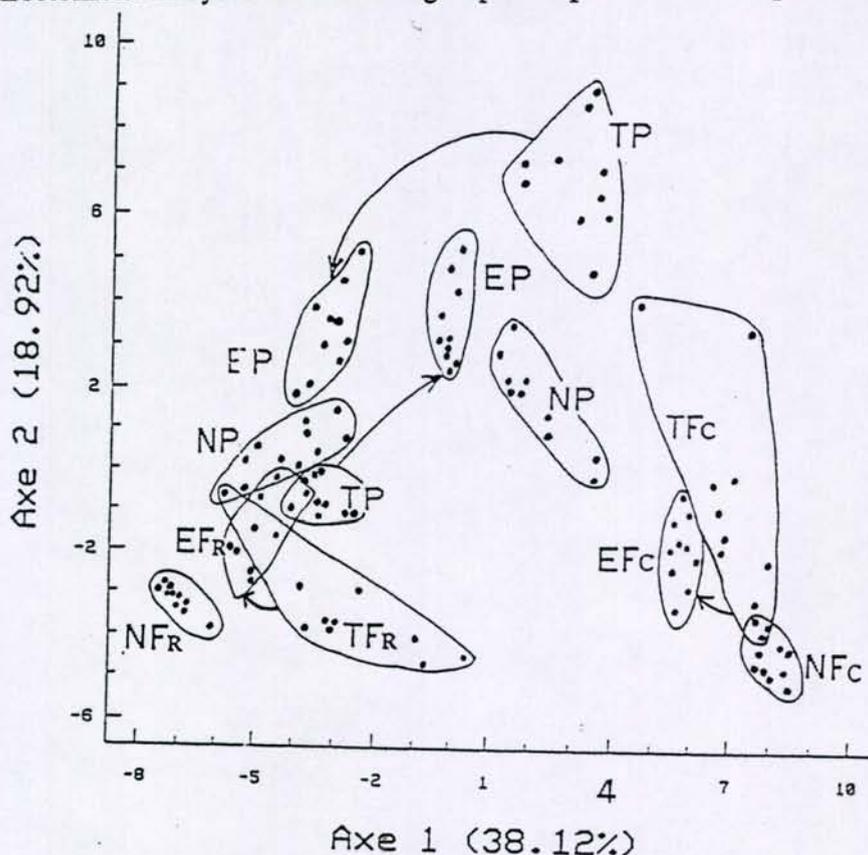


Figure 4 : Analyse en composantes principales portant sur 64 hydrocarbures du spectre cuticulaire des *Polyergus* dont on a changé l'espèce de *Formica* (groupes EP), sur celui des *F. rufibarbis* associées à des *Polyergus* qui vivaient avec *F. cunicularia* (groupe EFr), sur celui des *F. cunicularia* associées à des *Polyergus* qui vivaient avec *F. rufibarbis* (groupe EFc), sur celui des *Polyergus* et des *Formica* témoins (groupes TP, TFr et TFc), sur celui des *Polyergus* et *Formica* testés le jour de la récolte, 50 jours avant le début de l'expérience (groupes NP, NFr et NFc). Voir détails dans le texte.

Figure 4 : Principal component analysis on 64 hydrocarbons of the cuticular spectrum of *Polyergus* living with a new (experimentally changed) species of *Formica* (EP groups), that of *F. rufibarbis* living with new *Polyergus* individuals (which were previously living with *F. cunicularia*) (EFr group), that of *F. cunicularia* living with new *Polyergus* individuals (which were previously living with *F. rufibarbis*) (EFc group), that of control *Polyergus* and *Formica* groups (TP, TFr and TFc), and that of *Polyergus* and *Formica* individuals tested just after the collect, 50 days before the beginning of the experiment (NP, NFr and NFc). See text for further details.

phénomène de dérive chimique engendré, pour les individus témoins, par la vie en petits groupes dans les conditions du laboratoire.

## DISCUSSION

Le spectre d'hydrocarbures cuticulaires d'un individu apparaît donc plastique, dans certaines limites imposées par le programme génétique. Il peut se modifier en fonction de l'âge de l'individu, de son stade de développement, de son état physiologique. Il est sous l'influence de son environnement social, qui lui-même se modifie à plusieurs reprises. Cette plasticité n'est pas propre aux stades jeunes ; elle intervient également chez l'adulte. Ainsi le spectre d'hydrocarbures cuticulaires d'une ouvrière nourrice de *Camponotus vagus* se modifie quand l'ouvrière devient récolteuse. Il est probable que ces changements sont liés à l'âge et à l'état endocrinien des individus. De même, il est probable que les variations cycliques du spectre de la reine de *C. vagus*, liées à la saison et à l'activité de ponte, sont contrôlées hormonalement. Chez *Leptothorax lichtensteini*, les changements réguliers du profil des hydrocarbures ne présentent pas un caractère saisonnier. Ils sont probablement liés aux modifications de l'environnement social, continuel pendant les 4 mois de l'expérience, qui correspondent à la période d'activité de la colonie : émergence de nouvelles ouvrières, mort d'un certain nombre d'autres, ponte de la reine.

L'adoption croisée des larves de *C. vagus* ainsi que les études portant sur les colonies mixtes naturelles *Polyergus / F. rufibarbis* ou *Polyergus / F. cunicularia* posent le problème du mode de régulation des hydrocarbures au sein d'une colonie. Transfert passif par contact, transfert actif au cours des toilettes réciproques et des contacts trophallactiques, synthèse ou modulation de la production des hydrocarbures en réaction à la perception par les organes olfactifs des signatures des autres individus, sont les hypothèses généralement évoquées. Néanmoins, il semble que dans la mixture cuticulaire tous les hydrocarbures ne soient pas soumis aux mêmes mécanismes de régulation. Par exemple, les larves de *C. vagus*, adoptées par un groupe d'ouvrières étrangères, ne "prennent" pas les hydrocarbures caractéristiques des ouvrières adoptives, mais adoptent la signature coloniale de la société adoptive (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1989). Un autre exemple est donné par les colonies mixtes naturelles de *Polyergus* et de *Formica* où, à la différence des colonies mixtes artificielles (Bagnères *et al.*, 1991), il n'y a pas formation d'un spectre intermédiaire entre les 2 espèces : les *F. cunicularia* possédant seules des alcènes pairs et impairs lourds ne les transmettent pas aux *Polyergus*, qu'elles toiletent et nourrissent.

Il est connu, au moins chez certaines espèces, que les hydrocarbures cuticulaires sont à l'origine des processus de reconnaissance. La plasticité du spectre cuticulaire pose le problème du réajustement permanent qui doit intervenir entre le modèle mémorisé et le signal perçu.

## REFERENCES

- Bagnères, A-G, Errard, C., Mulheim, C., C. Joulie and C. Lange, 1991. Induced mimicry of colony odors in ants. *J. Chem. Ecol.* 17: 1641-1664.
- Bonavita-Cougourdan, A. and J.L. Clément, 1994. Complexité du message chimique cuticulaire chez les Fourmis : le modèle *Camponotus vagus*. *Memorabilia zoologica*, sous-  
presse.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and C. Lange, 1987. Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus*. *J. Entomol. Sci.* 22:1-10.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and C. Lange, 1989. The role of cuticular hydrocarbons in recognition of larvae by workers of the ant *Camponotus vagus* : changes in the chemical signature in response to social environment (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 16:49-74.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and A. Pováda, 1990. Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de reconnaissance chez les Fourmis : le code d'information complexe de *Camponotus vagus*. *Actes Coll. Ins. Soc.* 6 : 273-280.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and C. Lange, 1993. Functional subcaste discrimination (foragers and brood-tenders) in the ant *Camponotus vagus* SCOP. : polymorphism of cuticular hydrocarbon patterns. *J. Chem. Ecol.* 19 : 1461-1477.

- Bonavita-Cougourdan, A., Provost, E., Rivière, G., Roux, M., A. G. Bagnères and J.L. Clément, à paraître. Cuticular hydrocarbon profiles of the slave-maker ants *Polyergus rufescens* Latr., their slaves *Formica rufibarbis* Fab. and *Formica cunicularia* Latr. and the free-living *F. rufibarbis* and *F. cunicularia*. Selective adaptation of these profiles.
- Fielde, A.M., 1905. The progressive odor of ants. *Biol. Bull.* 10:1-16.
- Provost, E., Rivière, G., Roux, M., E.D. Morgan and A. G. Bagnères, 1993. Change in the chemical signature of the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondroit with time. *Ins. Biochem. Molec. Biol.* 23:945-957.

**VARIATION DES HYDROCARBURES CUTICULAIRES CHEZ DES  
OUVRIERES DE FOURMI *LEPTOTHORAX NYLANDERI* PARASITEES.**

**TRABALON M.<sup>1</sup>, PLATEAUX L.<sup>1</sup> & BAGNERES A. G.<sup>2</sup>**

*1 - Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement, URA-CNRS 1293, Faculté des Sciences, B.P. 239, 54506 Vandoeuvre-Les-Nancy (France).*

*2 - Laboratoire de Neurobiologie-Communication Chimique, CNRS, 31, Chemin J. Aiguier, 13402 Marseille Cedex 20 (France).*

**Résumé :** La présence d'*Anomotaenia brevis* (Cestode, Cyclophyllide) chez la Fourmi adulte ne modifie pas les substances servant à la reconnaissance de l'espèce : les fourmis parasitées possèdent les mêmes hydrocarbures cuticulaires que les fourmis normales. Par contre, le parasite provoque des variations dans la sécrétion/libération de 12 hydrocarbures. Par ailleurs, plus le nombre de parasites à l'intérieur de l'ouvrière est élevé plus la variation quantitative de ces 12 hydrocarbures cuticulaires est importante par rapport aux fourmis normales. Ces modifications peuvent peut-être expliquer l'intolérance partielle observée envers les fourmis parasitées par les ouvrières normales.

**Mots-clés :** Fourmis, hydrocarbures, parasite Cestode.

**Abstract :** Variation of cuticular hydrocarbons in *Leptothorax nylanderi* ants modified by parasites.

The presence of *Anomotaenia brevis* (Cestoda, Cyclophyllidea) in an adult ant does not modify the substances used for the recognition of the species : the parasitized ants possess the same cuticular hydrocarbons as the normal ones. On the other hand, the parasite induces some changes in the secretion/releasing of 12 hydrocarbons. Otherwise, the higher the number of parasites within a worker, the larger the quantitative changes of the 12 cuticular hydrocarbons in comparison with the normal ants. Such modifications may explain the partial intolerance exerted by the normal workers against the parasitized ants.

**Key words :** Ants, hydrocarbons, parasite Cestoda.

## INTRODUCTION

La présence de parasites chez les Invertébrés provoque des modifications dans le déroulement de la métamorphose, la physiologie et le comportement de l'adulte.

Ainsi, les larves de *Tribolium* parasitées par *Hymenolepis microstoma* se métamorphosent plus lentement (Tan et Jones, 1969) ; les Ostracodes infestés par des larves de Cestodes ont une maturité sexuelle moindre (Avery, 1969).

Sous l'effet d'un parasite Cestode, *Anomotaenia brevis*, ingéré au cours de leur développement larvaire, des adultes de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* sont fortement modifiés, au point de présenter l'apparence d'une espèce distincte de *nylanderi*, semblant parasite social des individus normaux (Plateaux, 1972). En effet, *Anomotaenia brevis* provoque une profonde altération des caractères morphologiques de la Fourmi hôte : modification de la pigmentation (jaune d'or au lieu de roussâtre à bande noire), diminution de la taille moyenne des adultes (réduction relative des pattes, des yeux et de la tête et accroissement relatif du pétiole ; Péru, 1982) et augmentation de la proportion d'intercastes (Plateaux, 1972).

D'autre part, le comportement et la physiologie des Fourmis *Leptothorax nylanderi* parasitées sont modifiés. Ainsi, ces Fourmis sortent peu du nid, elles ne l'approvisionnent guère, sont constamment quémandeuses auprès d'ouvrières normales, sont incapables de nourrir normalement le couvain et semblent inaptes à se reproduire.

Cependant, ces Fourmis parasitées semblent être tolérées dans leur société où elles survivent aussi longtemps que les *nylanderi* normales avec lesquelles elles demeurent en permanence (Plateaux, 1972). Dans un cas précis, six ouvrières parasitées ont laissé deux survivantes jusqu'à l'âge de quatre ans et demi parmi des ouvrières normales qui souvent ne dépassaient pas trois ans de longévité. Toutefois, les fourmis parasitées subissent occasionnellement des agressions qui peuvent causer quelques mutilations d'appendices (Plateaux et Péru, 1987). Ces agressions proviennent des fourmis normales, surtout à l'occasion de perturbations dans la société.

On peut donc se demander si l'odeur portée par le tégument des Fourmis parasitées est semblable à celle des Fourmis normales ou si elle est, elle aussi, modifiée. C'est pourquoi nous avons cherché, dans le cadre de ce travail, à comparer les hydrocarbures cuticulaires de Fourmis normales et parasitées de l'espèce *Leptothorax nylanderi* où les individus parasités sont relativement fréquents.

## MATERIEL ET METHODES

L'élevage de *Leptothorax nylanderi* se fait dans des tubes de verre de 11 cm de long et de 12 mm de diamètre possédant à une extrémité un abreuvoir séparé de la chambre principale par du coton. Les Fourmis sont maintenues dans une étuve à 24 +/- 1° C sous une photopériode naturelle et nourries avec du miel et des *Drosophiles* tuées par congélation.

Les hydrocarbures cuticulaires des Fourmis sont dosés par chromatographie en phase gazeuse en utilisant le n-heptadécane comme étalon interne. La colonne utilisée est une colonne capillaire CPSIL 5 de 25 m de long et de 0,22 mm de diamètre. Le chromatographe est un DELSI 200 muni d'un injecteur split-splitless (splitless de 15 secondes) et d'un détecteur à ionisation de flamme. Le programme utilisé va de 100 à 320°C à raison de 5°C/mn. Un intégrateur ENICA 31 donne les proportions relatives de chaque hydrocarbure et sa quantité en nanogrammes. Les temps de rétention sont comparés à ceux d'alcane linéaires de synthèse. Le nombre de carbones théorique est calculé pour chaque constituant de la mixture. L'identification des hydrocarbures a été réalisée grâce au couplage d'un chromatographe en phase gazeuse 5890 HP et d'un spectromètre de masse MSD Hewlett-Packard 5970B relié à une station informatique de traitement de données spectrales HP série 300 HP59970C Chemstation.

L'analyse est effectuée en impact électronique (70 eV), les échantillons sont injectés selon la technique de Bagnères et Morgan (1990).

Les analyses chromatographiques des hydrocarbures cuticulaires sont effectuées sur 2 groupes de Fourmis issues de la même société :

- 1er groupe : ouvrières normales (N = 14).
- 2ème groupe : ouvrières parasitées (N = 14)
  - \* ouvrières parasitées par 1 ou 2 larves de Cestode (N = 8)
  - \* ouvrières parasitées par 14 à 22 larves de Cestode (N = 6).

Les résultats chromatographiques sont analysés par une analyse de variance (ANOVA). Une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur les proportions relatives des hydrocarbures qui varient significativement selon les groupes de Fourmis étudiés.

## RESULTATS

L'extrait cuticulaire de Fourmis *Leptothorax nylanderi* contient un mélange de 44 hydrocarbures saturés, composés de chaînes carbonées allant de 25 à 35 atomes de carbone. Une ouvrière normale contient environ 469 ng d'hydrocarbures. Les hydrocarbures saturés représentent 84 % du mélange et se répartissent en (tableau 1):

- 9 n-alcane (53% du mélange total) parmi lesquels les chaînes à nombre impair d'atomes de carbone prédominent (41% du mélange ; 248 ng/ouvrière). Les constituants majeurs sont par ordre décroissant d'importance le n-heptacosane (23%), le n-nonacosane (8%), le n-pentacosane (7%), le n-octacosane (6%) et le n-hexacosane (4%) alors que les n-triacontane, n-hentriacontane, n-docotriacontane et n-tritriacontane représentent ensemble 5 % du mélange total.

- 23 méthylalcanes répartis en 17 monométhylalcanes (24% du mélange ; 137 ng/ouvrière) et 6 diméthylalcanes (11% du mélange ; 61 ng/ouvrière).

Les monométhylalcanes les plus abondants ont les radicaux méthyl branchés sur les carbones 3,4,5 et 7 (17% des monométhylalcanes). Le 3-méthylnonacosane prédomine avec 16 ng/ouvrière (3,49% du mixture totale) ainsi que le mélange de diméthyles centraux 11+13+15-méthylnonacosane avec 15 ng/ouvrière (3,29% du mélange total).

Parmi les 6 diméthylalcanes du mélange, le diméthylheptacosane est le constituant majeur (26 ng/ouvrière), il représente 6 % du mélange total.

L'extrait cuticulaire contient par ailleurs 11 produits, non encore identifiés, qui représentent 5 % du mélange total soit 23 ng/ouvrière.

Les analyses chromatographiques des extraits cuticulaires obtenus à partir de Fourmis normales et de Fourmis parasitées sont comparables. Quantitativement, il n'existe pas de différence significative entre la masse totale des hydrocarbures présents chez les Fourmis normales (469 ng/ouvrière) et celle des Fourmis parasitées (525 ng/ouvrière) ( $F = 0,43$ ,  $P = 0,66$  ; tableau 2).

Mais si l'on considère les concentrations de chaque hydrocarbure, on remarque que (tableau 2):

- les ouvrières parasitées possèdent significativement plus de n-pentacosane ( $F = 8,27$ ,  $P = 0,002$ ), de n-hexacosane ( $F = 4,30$ ,  $P = 0,03$ ), de n-octacosane ( $F = 5,45$ ,  $P = 0,01$ ), de n-triacontane ( $F = 4,25$ ,  $P = 0,05$ ), de 9+11+13-méthylheptacosane ( $F = 5,23$ ,  $P = 0,01$ ), de 3-méthylheptacosane ( $F = 8,86$ ,  $P = 0,002$ ) et de diméthylhentriacontane ( $F = 4,59$ ,  $P = 0,02$ ) que les Fourmis normales.

- à l'opposé, les ouvrières normales ont significativement plus de n-heptacosane ( $F = 8,25$ ,  $P = 0,002$ ), de n-nonacosane ( $F = 7,02$ ,  $P = 0,005$ ), de 4-méthylheptacosane ( $F = 4,96$ ,  $P = 0,02$ ), de 11+13-méthylhentriacontane ( $F = 6,81$ ,  $P = 0,005$ ) et de diméthylheptacosane ( $F = 7,59$ ,  $P = 0,003$ ) que les Fourmis parasitées.

ECL	NC	Hydrocarbures	IE	PM
25,00	25	n-pentacosane	352	352
26,00	26	n-hexacosane	366	366
27,00	27	n-heptacosane	380	380
28,00	28	n-octacosane	394	394
29,00	29	n-nonacosane	408	408
30,00	30	n-triacontane	422	422
31,00	31	n-hentriacontane	436	436
32,00	32	n-docotriacontane	450	450
33,00	33	n-tritriacontane	464	464
26,64	27	4-méthylhexacosane	336/7	380
27,34	28	9+11+13-méthylheptacosane	140/1,168/9,196/7,224/5,252/3,280	394
27,42	28	7-méthylheptacosane	112/3,308/9	394
27,50	28	5-méthylheptacosane	84/5,336/7	394
27,72	28	3-méthylheptacosane	56/7,364/5	394
28,35	29	12-méthylheptacosane	182/3,238/9	408
28,46	29	6-méthylheptacosane	98/9,336/7	408
28,62	29	4-méthylheptacosane	364/5	408
29,34	30	11+13+15-méthylnonacosane	168/9,196/7,224/5,252/3,280/1	422
29,41	30	7-méthylnonacosane	112/3,336/7	422
29,49	30	5-méthylnonacosane	84/5,364/5	422
29,70	30	3-méthylnonacosane	56/7,392/3	422
30,29	31	12+14-méthyltriacontane	182/3,210/1,252/3,266/7	436
31,31	32	11+13-méthylhentriacontane	168/9,196/7,280/1,308/9	450
31,42	32	7-méthylhentriacontane	112/3,364/5	450
32,37	33	8-méthyltriacontane	464	464
33,31	34	11+13-méthyltriacontane	168/9,196/7,280/1,308/9	478
27,70	29	diméthylheptacosane		408
28,74	30	diméthylheptacosane		422
29,61	31	diméthylheptacosane		436
29,75	31	diméthylheptacosane		436
31,57	33	diméthylhentriacontane		464
33,54	35	diméthyltriacontane		492

Tableau 1 : Hydrocarbures cuticulaires de *Leptothorax nylanderi* : ECL = nombre théorique de carbones, NC = nombre de carbones, IE = impact électronique, PM = poids moléculaire.

Table 1 : Cuticular hydrocarbons of *Leptothorax nylanderi* : ECL = theoretical carbons numbers, NC = carbons number, IE = electronic impact, PM = molecular weight.

ng/ ouvrières	Fourmis normales	Fourmis parasitées
hydrocarbures totaux	568,82 ± 127,78	525,32 ± 51,99
n - pentacosane	36,08 ± 8,04	55,60 ± 4,92
n - hexacosane	19,13 ± 6,87	24,79 ± 4,40
n - heptacosane	103,61 ± 22,03	41,03 ± 6,09
n - octacosane	29,62 ± 10,58	80,44 ± 10,99
n - nonacosane	36,70 ± 8,24	20,85 ± 3,72
n -triacontane	3,98 ± 1,73	10,51 ± 2,28
9+11+13-méthylheptacosane	5,10 ± 1,93	8,88 ± 1,68
3-méthylheptacosane	1,41 ± 0,53	10,33 ± 4,10
4-méthylheptacosane	10,67 ± 2,04	5,71 ± 0,78
11+13-méthylhentriacontane	9,38 ± 3,21	5,10 ± 0,99
diméthylheptacosane	25,94 ± 5,98	10,60 ± 2,06
diméthylhentriacontane	7,43 ± 3,94	11,12 ± 2,04

Tableau 2 : Effets de Cestodes parasites sur les sécrétions d'hydrocarbures cuticulaires chez *Leptothorax nylanderi*. Les taux d'hydrocarbures sont exprimés en ng/ouvrière avec l'erreur standard (N = 14 par groupe).

Table 2 : Effects of parasites Cestodes on levels of cuticular hydrocarbons in *Leptothorax nylanderi*. Hydrocarbon levels were expressed in ng/workers with S.E. (N = 14 per group).

Par ailleurs, l'analyse en composante principale sur les pourcentages relatifs des hydrocarbures cuticulaires (figure 1), qui varient significativement en relation avec la présence ou l'absence de parasite, montre que les deux premiers axes représentent 68 % de la variance totale (43 % et 25 % respectivement).

L'observation de la figure 1 montre que les Fourmis parasitées par 1 ou 2 cestodes sont corrélées négativement à l'axe 1 alors que les Fourmis normales sont corrélées positivement à cet axe.

L'analyse de variance avec les coordonnées de chaque individu sur l'axe 1 et sur l'axe 2 permet de séparer d'une manière significative les ouvrières normales des fourmis parasitées par 5 à 22 cestodes ( $F = 1,30$ ,  $P = 0,01$  pour l'axe 1 et  $F = 0,96$ ,  $P = 0,05$  pour l'axe 2) mais aussi de séparer les fourmis parasitées par 1 ou 2 cestodes des fourmis parasitées par 5 à 22 cestodes sur l'axe 1 ( $F = 1,35$ ,  $P = 0,01$ ).

Par ailleurs, l'analyse en composante principale (figure 2) montre que l'axe 1 est corrélé positivement à 4 hydrocarbures : le n-heptacosane (49,  $r^2 = 0,77$ ), le diméthylheptacosane (51,  $r^2 = 0,62$ ), le 4-méthylheptacosane (53,  $r^2 = 0,63$ ) et le n-nonacosane (54,  $r^2 = 0,86$ ) et négativement à 4 hydrocarbures : le n-pentacosane (45,  $r^2 = 0,53$ ), le 9+11+13-méthylheptacosane (50,  $r^2 = 0,55$ ), le n-octacosane (52,  $r^2 = 0,86$ ) et le n-triacontane (57,  $r^2 = 0,69$ ).

L'axe 2 est associé négativement à 3 hydrocarbures : le n-hexacosane (46,  $r^2 = 0,80$ ), le 3-méthylnonacosane (56,  $r^2 = 0,50$ ) et le diméthylhentriacontane (62,  $r^2 = 0,69$ ).



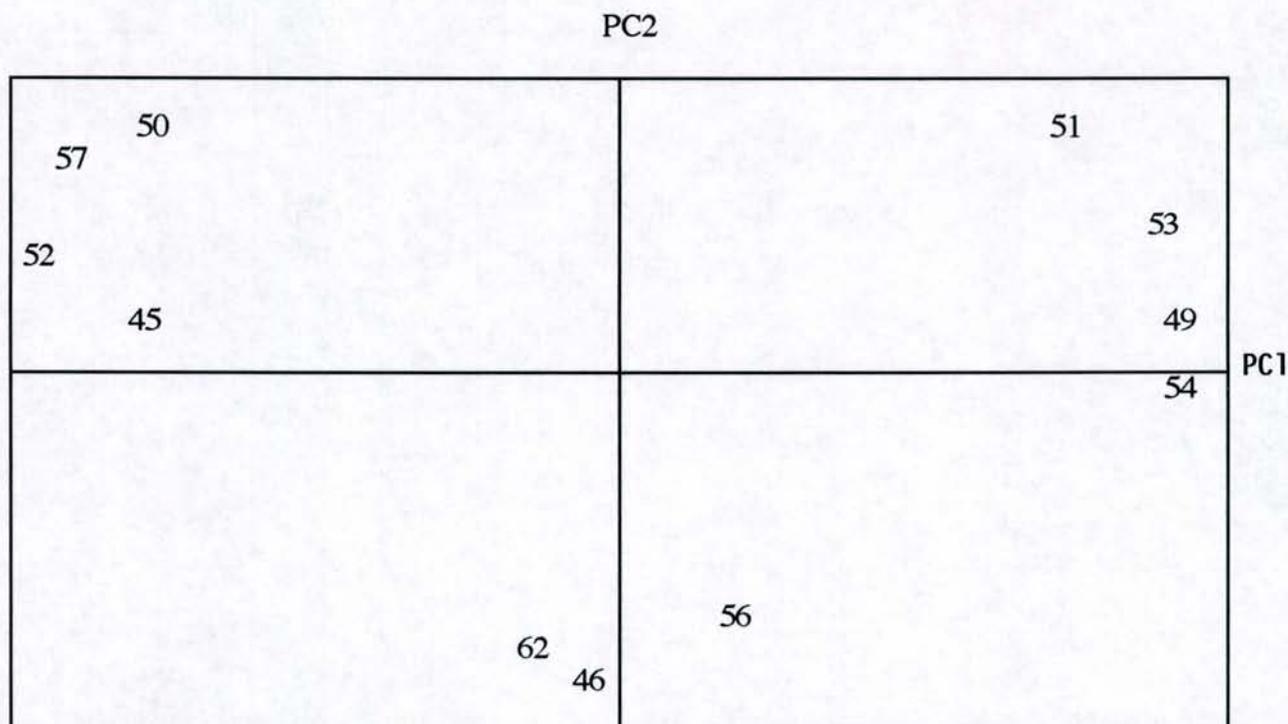


Figure 2 : Projection des hydrocarbures corrélés aux 2 premiers axes (PC1 et PC2 ) de l'Analyse en Composantes Principales : 45 = n-pentacosane, 46 = n-hexacosane, 49 = n-heptacosane, 50 = 9+11+13-méthylheptacosane, 51 = diméthylheptacosane, 52 = n-octacosane, 53 = 4-méthylheptacosane, 54 = n-nonacosane, 56 = 3-méthylnonacosane, 57 = n-triacontane et 62 = diméthylhentriacontane.

Figure 2 : Projection of the hydrocarbons correlated with the first two axes (PC1 and PC2 ) from Principal Component Analysis : 45 = n-pentacosane, 46 = n-hexacosane, 49 = n-heptacosane, 50 = 9+11+13-méthylheptacosane, 51 = diméthylheptacosane, 52 = n-octacosane, 53 = 4-méthylheptacosane, 54 = n-nonacosane, 56 = 3-méthylnonacosane, 57 = n-triacontane and 62 = diméthylhentriacontane.

## DISCUSSION

Les Fourmis *Leptothorax nylanderi* ne contenant aucun Cestode dans leur hémocoel et les Fourmis de couleur jaune, contenant des larves de Cestodes dans leur abdomen, possèdent les mêmes hydrocarbures cuticulaires. Ces résultats confirment les observations faites par L. Plateaux (1972) : les *Leptothorax* de couleur jaune ne constituent pas une espèce parasite, ce sont simplement des *nylanderi* parasitées.

La présence de larves cysticercoïdes du cestode *Anomotaenia brevis* ne modifie pas les substances servant à la reconnaissance de l'espèce ce qui permet d'expliquer pourquoi la société tolère les Fourmis parasitées.

Par contre, le parasite fait varier de manière significative la sécrétion/libération de 12 hydrocarbures : 6 n-alcane, 4 monométhylalcane et 2 diméthylalcane. En outre, il existe une corrélation positive entre le nombre de parasites et la variation de ces différents hydrocarbures : plus le nombre de parasites présents chez une ouvrière est élevé, plus les différences avec les ouvrières normales sont importantes.

Les modifications de sécrétion/libération de ces hydrocarbures cuticulaires sont peut-être responsables des agressions occasionnelles dont les Fourmis parasitées sont victimes dans leur propre société. On peut donc penser que le parasite modifie la reconnaissance intraspécifique des Fourmis.

Il est remarquable que cette différenciation quantitative se fasse au sein des colonies parasitées malgré l'uniformité du modèle chimique normal (individus non parasités majoritaires). La présence des parasites modifie sans doute la biosynthèse des hydrocarbures cuticulaires responsables de la signature chimique coloniale (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987). Le réajustement par rapport au modèle normal ne se fait plus. Il s'agirait donc, soit d'une biosynthèse particulière épigénétique, les individus parasités conservant donc une originalité chimique, soit ceux-ci n'arrivent plus à synthétiser normalement leurs hydrocarbures et donc ont perdu l'aptitude à se réajuster sur le modèle environnant normal.

## REFERENCES

- Avery, R.A., 1969. The ecology of tapeworm parasites in wildfowl. *Wildfowl*. 20 : 59-68.
- Bagnères, A.G. and Morgan, E.D., 1990. A simple method for analysis of insect cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.* 16(12) : 3263-3276.
- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J. L. and C. Lange, 1987. Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Ent. Sci.* 22 : 1-10.
- Péru, L , 1982. Fourmis du genre *Leptothorax* et Cestodes Cyclophyllides. Modifications de l'hôte intermédiaire sous l'influence du cysticercoïde. *Thèse de 3ème cycle, mention Entomologie, Université P. et M. Curie* (Paris VI). 101 pp.
- Plateaux, L , 1972. Sur les modifications produites chez une Fourmi par la présence d'un parasite Cestode. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12ème série. 14 : 203-220.
- Plateaux, L and L. Péru, 1987. Les Fourmis *Leptothorax*, hôtes intermédiaires de Cestodes d'Oiseaux (direction scientifique). Film réalisé par V. Kleiner, production SFRS, Paris (7 mn).
- Tan, B. D. and A. W. Jones, 1969. *Hymenolepis microstoma* : Retardation of growth and development of larval and pupal stages of *Tribolium confusum*. *Exper. Parasitol.* 26 : 393-397.

**MODE DE TRANSFERT D'UN HYDROCARBURE EXOGENE, LE (Z)-9-TRICOSÈNE ENTRE LES OUVRIÈRES DE LA FOURMI *CAMPONOTUS VAGUS* SCOP. RÔLE DES GLANDES POST-PHARYNGIENNES DANS L'HOMOGENÉISATION CHIMIQUE INTRA-COLONIALE.**

**MESKALI M., PROVOST E., BONAVITA-COUGOURDAN A., BAGNÈRES A. G., DUSTICIER G. & CLÉMENT J. L.**

*Lab. Neurobiologie, CNRS  
31, Ch. J. Aiguier, 13402 Marseille, France*

**Résumé:** Pour analyser chez les Fourmis les mécanismes impliqués dans les variations des profils d'hydrocarbures cuticulaires en fonction de l'environnement social, nous avons modifié expérimentalement la signature chimique d'une ouvrière de la Fourmi *Camponotus vagus* et vérifié les modifications dans la signature chimique des autres ouvrières non traitées en contact avec elle. Nous avons déposé sur le thorax d'ouvrières, un hydrocarbure normalement non synthétisé par l'espèce étudiée, le (Z)-9-tricosène ; chaque ouvrière ainsi traitée a été mise en contact avec 5 ouvrières non traitées. Nous avons analysé, en fonction du temps, les quantités de (Z)-9-tricosène échangées à l'intérieur de groupes ainsi formés, quantités se trouvant d'une part sur la cuticule des ouvrières et d'autre part dans les glandes post-pharyngiennes.

Les extraits cuticulaires des ouvrières de chaque groupe ont été réalisés après 30, 90 min et 9, 24, 48, 96, 168, 264 et 336 heures de contact. Les analyses en GC-MS montrent la présence de (Z)-9-tricosène sur la cuticule de quelques ouvrières non traitées pour une cohabitation de 96 et 168 heures avec l'ouvrière traitée. Aucune trace n'a été détectée chez les ouvrières non traitées avant 96 et après 168 heures. Les analyses chimiques effectuées sur les glandes post-pharyngiennes d'ouvrières formant d'autres groupes après les mêmes délais de cohabitation cités plus haut, montrent la présence de (Z)-9-tricosène dès les premières minutes chez les ouvrières non traitées, avec un maximum chez toutes les ouvrières testées de chaque groupe après 24 heures de contact.

Ces résultats suggèrent que le (Z)-9-tricosène est transféré activement au cours des activités de léchage et de toilettage entre les individus d'un même groupe. Après avoir été absorbé par les glandes post-pharyngiennes, le (Z)-9-tricosène semble être transporté par l'hémolymphe et incorporé au niveau de la cuticule des ouvrières non traitées pour les périodes de cohabitation 96 et 168 heures avec les ouvrières traitées. Ceci permet d'expliquer l'un des mécanismes par lequel l'homogénéisation chimique est accomplie dans les sociétés d'insectes au moins en ce qui concerne les substances chimiques impliquées dans la reconnaissance des membres d'une société.

**Mots-clés:** Hydrocarbures cuticulaires, Signature chimique, Glandes Post-pharyngiennes, Reconnaissance, Hyménoptères sociaux, Fourmis, *C. vagus*.

**Summary :** Transfer mode of an exogenous hydrocarbon, the (Z)-9-tricosene between *Camponotus vagus* Scop ant workers. Role of the post-pharyngeal glands in intracolony chemical homogeneity.

In order to study variations in the cuticular hydrocarbon profiles as a function of the social environment in ants, we analysed the mechanisms involved in hydrocarbon transfer between members of an ant colony by changing the chemical signature of a *Camponotus vagus* ant worker and then examining whether the signature of the non-treated nestmates any changes. In these experiments, one worker was treated topically with (Z)-9-tricosene, an unsaturated hydrocarbon not normally synthesized by this species, and placed together with 5 non-treated workers to form a group. We then measured the quantities of (Z)-9-tricosene present, over time, in the cuticles and post-pharyngeal glands, transferred between individuals of the same group.

The cuticular profiles of workers in each group were analysed after 30, 90 minutes and 9, 24, 48, 96, 168, 264 and 336 hours of cohabitation. The GC-MS analyses show that (Z)-9-tricosene was present in the cuticles of some non-treated workers which had spent 96 and 168 hours in contact with a treated worker and no (Z)-9-tricosene was detected either before 96 hours or after 168 hours of cohabitation. The post-pharyngeal glands were dissected out and a GC-MS analysis was performed on groups after the same periods of cohabitation as above: the results show that from 30 min to 168 hours of cohabitation, the post-pharyngeal glands contained (Z)-9-tricosene. The highest levels were recorded in all the individuals in each group at about 24 hours of cohabitation. These results suggest that the (Z)-9-tricosene may have been actively transferred between individuals in the same group during licking or grooming activities. After being absorbed by the non-treated workers via the post-pharyngeal glands, (Z)-9-tricosene was probably transported through the cuticle after 96 and 168 hours of

cohabitation with a treated worker. These data may show some of the ways in which chemical homogeneity is achieved in social insect colonies, especially as regards the chemical components involved in nestmate recognition.

**Key words:** Cuticular hydrocarbons, Chemical signature, Post-pharyngeal glands, Nestmate recognition, Social Hymenoptera, Ants, *C. vagus*.

## INTRODUCTION

Chez les Fourmis, l'existence d'une odeur coloniale ou "colony odor" a été proposée par Fielde (1904). Elle a été par la suite supposée être impliquée dans les processus de reconnaissance entre membres d'une colonie d'insectes (cf. Wilson, 1971). Hölldobler et Michener (1980) ont suggéré l'existence de signaux ou "discriminators", produits par les individus eux-même et ayant un rôle dans la reconnaissance individuelle ou la reconnaissance au niveau d'un groupe d'individus. L'origine et la source de ces signaux responsables de l'odeur coloniale ont fait l'objet de nombreux travaux. Howse (1975) a suggéré que les hydrocarbures cuticulaires pourraient être à l'origine de ces signaux. Il a été montré que les hydrocarbures cuticulaires interviennent dans la reconnaissance spécifique chez les Termites *Reticulitermes* (Howard et al., 1982; Bagnères et al., 1988, 1991a). Le rôle de ces hydrocarbures cuticulaires dans la reconnaissance des membres d'une société a été démontré chez les Fourmis *Camponotus vagus* (Bonavita-Cougourdan et Clément, 1986 ; Bonavita-Cougourdan et al., 1987 ; Clément et al., 1987), *C. floridanus* (Morel et al., 1988) et récemment suggéré chez les Abeilles sociales (Page et al., 1991).

Dans les sociétés mixtes hétérospécifiques de *Manica rubida* et *Formica selysi* élevées ensemble dès l'émergence, les travaux sur la reconnaissance spécifique ont montré que les deux espèces ont développé un profil cuticulaire hybride (Errard et al., 1989; Bagnères et al., 1991b) ; cette nouvelle signature chimique, qui résulte d'un changement qualitatif et quantitatif dans les mélanges cuticulaires des deux espèces, pourrait être due soit à une synthèse soit à un transfert actif soit encore à un simple transfert passif des ouvrières d'une espèce aux ouvrières de l'autre (Bagnères et al., 1991b). D'autre part chez la Fourmi *Camponotus vagus*, Bonavita-Cougourdan et al. (1989) ont mis en évidence chez les larves adoptées par des groupes d'ouvrières appartenant à une société étrangère, un changement dans les proportions d'hydrocarbures cuticulaires de la mixture coloniale de ces larves à la suite du changement de l'environnement social.

Chez les Fourmis, des études ont montré qu'il y avait une implication des glandes post-pharyngiennes dans l'absorption des lipides contenus dans les aliments ingérés (Peregrine et al., 1972, 1973; Peregrine et Mudd, 1974; Delage-Darchen, 1976; Attygalle et al., 1985). D'autres travaux ont montré que les composants majeurs des glandes post-pharyngiennes sont des hydrocarbures (Thompson et al., 1981), dont les proportions relatives se rapprochent de celles des hydrocarbures cuticulaires (Bonavita-Cougourdan et al., 1987 ; Clément et al., 1987 ; Bagnères et Morgan, 1991). D'autre part, Hefetz et al. (1992) ont mis en évidence que, dans les colonies mixtes hétérospécifiques, les glandes post-pharyngiennes des ouvrières de *Manica rubida* contiennent des hydrocarbures cuticulaires des ouvrières de *Formica selysi*.

Dans le but d'étudier les mécanismes d'homogénéisation chimique dans un groupe social, nous avons analysé chez *C. vagus*, le transfert en fonction du temps d'un hydrocarbure exogène (normalement non synthétisé par cette espèce) : le (Z)-9-tricosène déposé sur le thorax d'une ouvrière mise en contact avec 5 ouvrières non traitées.

## MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été réalisée sur des colonies de la Fourmi *Camponotus vagus* (Scop.), une espèce monogyne vivant dans le bois mort. Les colonies ont été récoltées dans le même biotope, Nans les Pins, situé à 45 km de Marseille (France). Au laboratoire, chaque colonie est élevée dans une enceinte en plexiglas connectée

à deux zones de récolte où les insectes se nourrissent de miel et de grillons. L'élevage se fait dans les conditions de laboratoire suivantes : 12/12 heures de photopériode, température de 22° C environ et humidité relative de 70%.

La solution de (Z)-9-tricosène à la concentration de 1000 ng/μl de pentane, qui a été utilisée pour l'application topique, a été préparée à partir d'une solution pure de (Z)-9-tricosène à 97% (Aldrich Inc. France) et du pentane (Atrasol 99 %). Dans chaque groupe, l'ouvrière traitée est marquée à l'aide d'une ceinture de métal (diamètre 0.06 mm) nouée au niveau du pétiole (Provost, 1983). En groupes expérimentaux, les fourmis vivent dans des boîtes en plastique transparent (12 x 8 x 2 cm) et dans les mêmes conditions de laboratoire, se nourrissent avec du sucre (mélange avec de l'eau) et des fragments de grillons fraîchement tués. Les boîtes sont humidifiées tous les 2 jours avec de l'eau.

Le but des trois séries expérimentales est de suivre, en fonction du temps, les échanges de (Z)-9-tricosène entre les individus d'un même groupe.

Série 1. Pour chaque période de cohabitation, 5 groupes ont été étudiés. Dans chaque groupe, une ouvrière est traitée de manière topique sur le thorax avec le (Z)-9-tricosène à 1000 ng/μl soit 890 ng environ ; la fourmi est immédiatement isolée durant 1 heure et ensuite introduite avec 5 ouvrières non traitées dans une boîte en plastique (12 x 8 x 2 cm). Le profil de chacune des 6 ouvrières formant un groupe, a été analysé après 30 et 90 min, 9, 24, 48, 96, 168, 264 et 336 heures de cohabitation. Les produits cuticulaires ont été extraits pendant 5 minutes dans le pentane.

Série 2. Il s'agit du même protocole expérimental que celui de la série 1. La quantité approximative déposée sur le thorax est de 867 ng environ. Au cours de cette série, les glandes post-pharyngiennes ont été disséquées dans de l'eau distillée et extraites dans le pentane (5 min). L'extrait de chaque glande a été par la suite analysé en chromatographie en phase gazeuse. Les mêmes périodes de cohabitation ont été étudiées : 30 (n=5 groupes) et 90 min (n=5), 9 (n=6), 24 (n=5), 48 (n=8), 96 (n=5), 168 (n=5), 264 (n=4) et 336 heures (n=4).

Série 3. Dans le but d'étudier le mode de transfert du (Z)-9-tricosène, on a réalisé l'expérience suivante : l'ouvrière traitée avec la même quantité de (Z)-9-tricosène que précédemment, est séparée pendant 24 heures des 5 ouvrières non traitées par un double grillage. L'expérience est répétée 5 fois, avec des ouvrières différentes. Les glandes post-pharyngiennes des ouvrières ont été disséquées, extraites séparément et ensuite analysées en GC.

Les extraits cuticulaires et glandulaires ont été analysés en chromatographie en phase gazeuse sur colonne capillaire Chrompack CPSil5 WCOT (25 m x 0.25 mm). L'étalon interne est le *n*-docosane (200 ng). La présence de (Z)-9-tricosène, ainsi que l'évaluation de sa quantité dans un ou plusieurs extraits, ont été réalisées en chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS) sur un appareil de modèle Hewlett-Packard 5890 GC avec un 5989A MS. Le tout est piloté par une HP-UX MS Chemstation. La surface de (Z)-9-tricosène a été corrigée par un coefficient de 0.9 calculé à partir de nos expériences préliminaires.

## RESULTATS

Série 1. La quantité moyenne de (Z)-9-tricosène déposée au moment de l'application, est de 890 ng (SD=89).

Chez les ouvrières traitées (FIG. 1A), les résultats montrent que la quantité moyenne de (Z)-9-tricosène mesurée sur la cuticule à l'instant t0 (1 heure après l'application) est de 810 ng/insect (SD=168). Cette quantité, réduite approximativement de moitié pour la période de cohabitation 9 heures, continue à diminuer progressivement en fonction de temps. Pour la période 336 heures, les quantités de (Z)-9-tricosène sont pratiquement nulles.

Sur la cuticule des ouvrières non traitées (FIG. 1B), provenant de la même colonie et ayant cohabitées avec l'ouvrière traitée, le (Z)-9-tricosène n'a été détecté que pour les périodes de cohabitation 96 et 168 heures. Pour la période 96 h, les cuticules de 32 % d'ouvrières non traitées (8 sur 25 ouvrières des 5 groupes étudiés), contiennent une moyenne de 30 ng/insect (SD=11). La quantité moyenne sur 25 ouvrières non traitées est de 10 ng (SD=15). La quantité totale de (Z)-9-tricosène chez les 32 % d'ouvrières non traitées a été confirmée par GC-MS. A t0+168 heures de cohabitation, les cuticules de 24 % d'ouvrières non traitées (6 parmi 25) contiennent une moyenne de 40 ng/insect (SD=15) avec une moyenne de 10 ng (SD=18) sur les 25 ouvrières étudiées.

Série 2. Dans cette deuxième série, on cherche à évaluer les quantités de (Z)-9-tricosène, en fonction du temps, dans les glandes post-pharyngiennes d'une ouvrière traitée de manière topique avec le (Z)-9-tricosène et des 5 ouvrières non traitées formant le groupe expérimental. La quantité moyenne de (Z)-9-tricosène déposée sur le thorax de l'ouvrière mise en contact avec 5 ouvrières non traitées, est de 867 ng (SD=140). Les résultats (FIG. 1C)

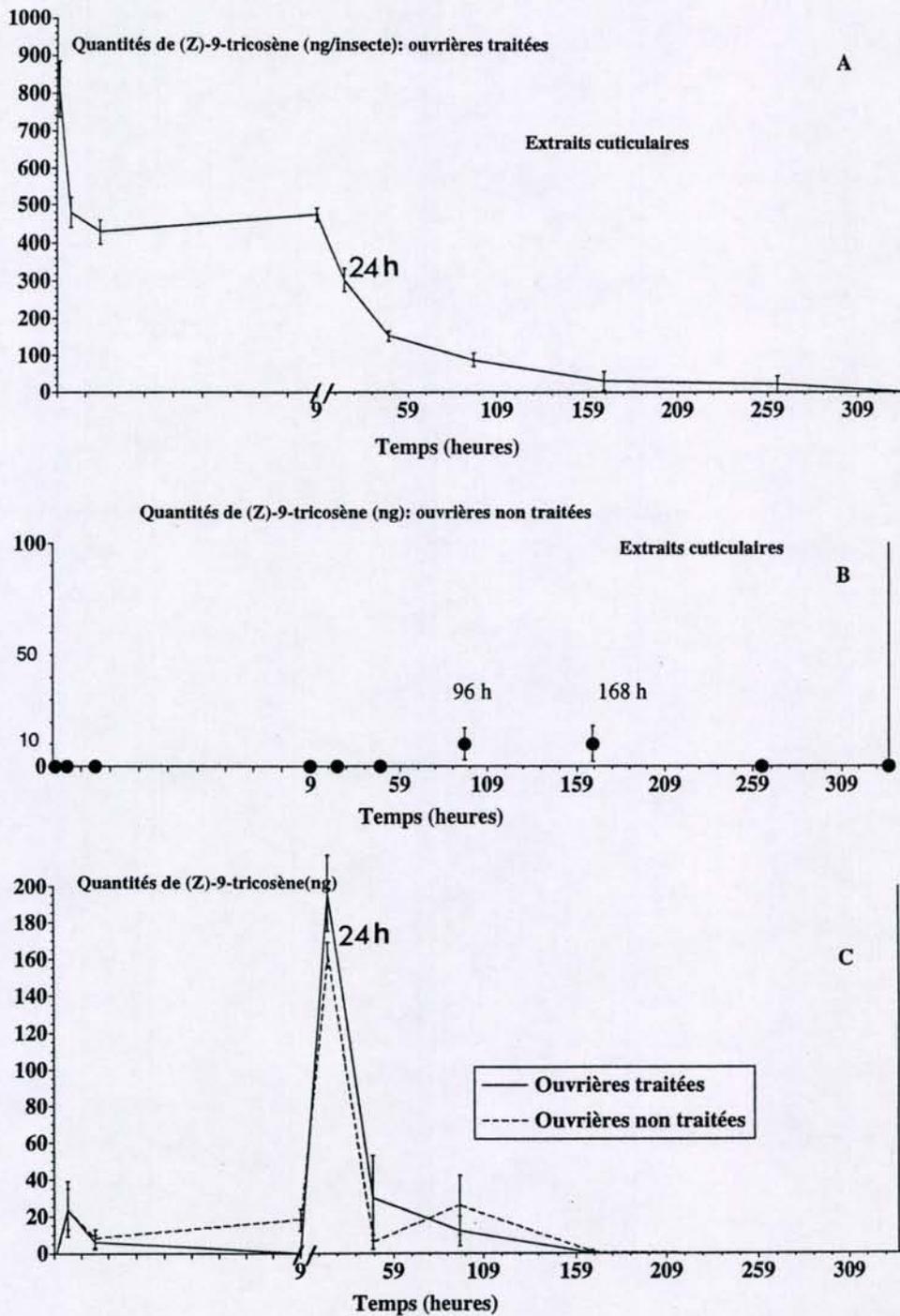


Fig. 1. Quantités moyennes de (Z)-9-tricosène mesurées, en fonction du temps, chez des groupes d'ouvrières: une ouvrière a été traitée de manière topique sur le thorax avec 1  $\mu\text{l}$  d'une solution de (Z)-9-tricosène à 1000 ng/ $\mu\text{l}$  approximativement, isolée pendant 1 heure et mise ensuite en contact avec 5 ouvrières non-traitées. Les extraits cuticulaires ont été analysés et quantifiés chez les ouvrières traitées (A) et les ouvrières non traitées (B). Les extraits des glandes post-pharyngiennes, obtenus après les mêmes périodes de cohabitation, ont été analysés et quantifiés chez les ouvrières traitées et non traitées (C). Les barres représentent les intervalles de confiance à  $p=0,95$ .

Fig. 1. Mean quantities of (Z)-9-tricosene measured with time in groups of workers: a worker topically treated with 1  $\mu\text{l}$  of the (Z)-9-tricosene solution at 1000 ng/ $\mu\text{l}$  pentane approximately, isolated 1 hour and placed with 5 untreated workers to form a group. Cuticular extracts were analysed after several time periods and the (Z)-9-tricosene quantified in treated workers (A) and untreated workers (B). Extracts from post-pharyngeal glands, analysed for the same time periods, were quantified in treated and untreated workers (C). Bars represent confidence interval at  $p=0.95$ .

montrent la présence dans les glandes post-pharyngiennes de quelques ouvrières traitées et non traitées, de quantités moyennes de (Z)-9-tricosène de 69 ng (SD=66) ; de 43 ng (SD=28) et de 53 ng (SD=36) respectivement pour les périodes de cohabitation de 30 minutes (10 sur 24 ouvrières) ; de 90 minutes (5 sur 24 ouvrières) et de 9 heures (10 sur 30 ouvrières). Les quantités les plus élevées ont été mesurées, chez l'ensemble des individus traités et non traités des 5 groupes étudiés, pour la période cohabitation de 24 heures. Des quantités faibles ont été enregistrées pour 48 heures de cohabitation et des quantités pratiquement nulles pour les périodes de cohabitation de 168, 264 et 336 heures. La présence de (Z)-9-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes a été confirmée par GC-MS.

Série 3. Dans ces expériences où l'ouvrière traitée est séparée des ouvrières non traitées par un double grillage, la quantité moyenne de (Z)-9-tricosène dans les extraits cuticulaires des ouvrières traitées (pour les 5 groupes étudiés pendant 24 heures) est de 264 ng (SD=82). Au niveau des glandes post-pharyngiennes des ouvrières traitées, le (Z)-9-tricosène a été détecté chez 2 individus sur 5 (10 ng et 71 ng). Chez les ouvrières non traitées isolées de l'ouvrière traitée par le dispositif expérimental, aucune trace n'a été détectée ni dans les extraits cuticulaires, ni dans les extraits des glandes post-pharyngiennes.

## DISCUSSION

Lorsqu'une ouvrière, sur laquelle a été déposé du (Z)-9-tricosène est réunie avec 5 ouvrières non traitées et quand on mesure les quantités de ce produit à la fois sur la cuticule et dans les glandes post-pharyngiennes des 6 ouvrières, on constate une décroissance exponentielle des quantités de (Z)-9-tricosène sur la cuticule des ouvrières traitées jusqu'à 336 h ; à ce moment là, le (Z)-9-tricosène a complètement disparu. On enregistre la présence du (Z)-9-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes dès les premières minutes de contact chez quelques ouvrières traitées et non traitées, avec un maximum atteint pour une période de cohabitation de 24 heures chez l'ensemble des ouvrières traitées et non traitées. Puis, on détecte du (Z)-9-tricosène sur la cuticule respectivement pour des périodes de cohabitation de 96 et 168 heures chez 32 % et 24 % des ouvrières non traitées.

Ces données montrent qu'il y a d'abord chez l'ouvrière traitée, un transport de (Z)-9-tricosène de la cuticule jusqu'à la glande post-pharyngienne. La présence de (Z)-9-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes des ouvrières non traitées indique qu'il y a eu un transfert de ce produit des ouvrières traitées vers les ouvrières non traitées. Ce transfert s'est vraisemblablement réalisé au cours des interactions entre l'individu traité et les individus non traités : contacts trophallactiques, léchages réciproques ; car lorsque le contact est empêché par un double grillage (expériences de la série 3), aucune trace de (Z)-9-tricosène n'est détectée ni sur la cuticule ni dans la glande post-pharyngienne des individus non traités. Au cours des contacts trophallactiques, il y aurait passage du (Z)-9-tricosène de la glande post-pharyngienne de l'ouvrière traitée vers les glandes post-pharyngiennes des ouvrières non traitées. Au cours des léchages, il y aurait passage du (Z)-9-tricosène de la cuticule de l'individu traité vers les glandes post-pharyngiennes des individus non traités. Le fait qu'on ne retrouve pas du (Z)-9-tricosène dans les premières heures de cohabitation sur la cuticule des ouvrières non traitées indique qu'il n'y a pas de transfert passif de ce produit par simple contact entre l'ouvrière traitée et les ouvrières non traitées. Le fait que pour des périodes de cohabitation de 96 et 168 heures, on retrouve du (Z)-9-tricosène sur la cuticule de certaines ouvrières non traitées indique qu'il y a eu un passage de ce produit des glandes post-pharyngiennes jusqu'à la cuticule via le milieu intérieur et/ou un passage du (Z)-9-tricosène au cours des toilettages interindividuels ou des autotoilettages. La présence du (Z)-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes des ouvrières non traitées en quantités importantes pour la période 24 h et en faibles quantités pour la période 48 h alors qu'aucune trace n'a été détectée sur leurs cuticules nous laissent penser que l'hypothèse du passage par le milieu intérieur est, dans notre cas, la plus probable.

Nos résultats vont dans le même sens que ceux de Vinson et al. (1980) ; ces auteurs ont montré que la trioleine marquée radioactivement entre dans les glandes post-pharyngiennes de la reine de *Solenopsis invicta* et environ 50 % de la dose ingérée ont été retrouvés à l'intérieur du corps indiquant un passage de cette molécule dans l'hémolymphe.

A l'heure actuelle, d'autres expériences sont nécessaires pour étudier le transport des hydrocarbures entre les glandes post-pharyngiennes et la cuticule.

Il a été montré que les signaux de reconnaissance d'origine génétique ou "discriminators" sont produits soit surtout par les ouvrières (Morel et al., 1990) soit surtout par les reines (Carlin et Hölldobler, 1986). Les hydrocarbures, pourraient être stockés au niveau des glandes post-pharyngiennes et transférés entre les individus d'un groupe social au cours des contacts trophallactiques, des léchages ou toilettages, dans l'hypothèse d'un "gestalt model" (Crozier et Dix, 1979) où les individus peuvent réguler et ajuster constamment leurs signatures par homogénéisation chimique des produits impliqués dans la reconnaissance des membres d'une société. Ce phénomène de régulation pourrait constituer l'un des mécanismes, par lequel les individus d'une colonie ajustent leurs signaux de reconnaissance par homogénéisation chimique, ce qui permettrait de maintenir une cohésion sociale. Ce mécanisme de régulation coloniale, pourrait expliciter d'une part, la cohabitation observée dans les colonies mixtes artificielles de *Manica rubida* et *Formica selysi* (Bagnères et al., 1991b ; Hefetz et al., 1992) et d'autre part la modification, en fonction de temps, de certains hydrocarbures chez *Solenopsis invicta* (Vander Meer et al., 1989) et le changement synchrone au cours du temps, de la mixture d'hydrocarbures cuticulaires chez la Fourmi *Leptothorax lichtensteini* (Provost et al., 1993).

#### REFERENCES

- Attygalle, A. B., Billen J. P. J., Morgan, E. D., 1985. The post-pharyngeal glands of workers of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.* 2:79-86.
- Bagnères, A. G., 1989. *Les hydrocarbures cuticulaires des insectes sociaux*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie. 150pp.
- Bagnères, A. G., & Morgan, E. D., 1991. The post-pharyngeal glands and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. *Experientia* 47:106-111.
- Bagnères, A. G., Lange, C., Clément J. L. & Joulie, C., 1988. Les hydrocarbures cuticulaires des *Reticulitermes* français: Variations spécifiques et coloniales. *Actes Coll. Ins. Soc.* 4:297-298.
- Bagnères, A. G., Killian, A., Clément, J. L. & Lange, C., 1991a. Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes*: Evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.* 17:2397-2419.
- Bagnères, A. G., Errard, C., Mulheim, C., Joulie, C. & Lange, C., 1991b. Induced mimicry of colony odors in ants. *J. Chem. Ecol.* 17:1641-1663.
- Bonavita-Cougourdan, A. & Clément, J. L., 1986. Processus de reconnaissance chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Bull. S.F.E.C.A.* 1:49-55.
- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J. L. & Lange, C., 1987. Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.* 22:1-10.
- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J.L. & Lange, C., 1989. The role of cuticular hydrocarbons in recognition of larvae by workers of the ant *Camponotus vagus* : changes in the chemical signature in response to social environment. *Sociobiology* 16:49-74.
- Carlin, N. F., & Hölldobler, B., 1986. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.). I. Hierarchical cues in small colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19:123-134.
- Clément, J. L. Bonavita-Cougourdan, A., & Lange, C., 1987. Nestmate recognition and cuticular hydrocarbons in *Camponotus vagus* Scop. In: *Chemistry and Biology of social Insects* (J. Eder and H. Rembold, Eds.). Verlag J. Peperny, München, p. 473.
- Crozier R. H. & Dix, M. W., 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4:217-224.
- Delage-Darchen, B., 1976. Les glandes post-pharyngiennes des Fourmis. Connaissances actuelles sur leur structure, leur fonctionnement, leur rôle. *Ann. Biol.* 1-2:63-76.
- Errard, C., Bagnères, A. G., & Clément, J. L., 1989. Les signaux chimiques de la reconnaissance interspécifique chez les fourmis. *Actes Coll. Ins. Soc.* 5:285-292.
- Fielde, A. M. 1904. Power of recognition among ants. *Biol. Bull.* 7:227-250.

- Hefetz, A., Errard, C. & Cojocaru, M., 1992. Heterospecific substances in the post-pharyngeal gland secretion of ants reared in mixed groups. *Naturwissenschaften* 79:417-420.
- Hölldobler B. & Michener, C. D., 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: *Evolution of Social Behavior: Hypotheses and Empirical Tests* (H. Markl, Ed.). Verlag Chemie, Weinheim, pp. 35-58.
- Howard R. W., McDaniel, C. A., Nelson, D. R., Blomquist, G. J., Gelbaum, L. T. & Zalkow L. H., 1982. Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* (Banks) and their role as potential species and caste recognition cues. *J. Chem. Ecol.* 8:1227-1239.
- Howse, P. E., 1975. Chemical defenses of ants, termites and other insects: Some outstanding questions. In: *Pheromone and Defensive Secretions in Social Insects* (C. Noirot, P. E. Howse and G. Le Masne, Eds.). Dijon, pp. 23-40.
- Morel, L., Vander Meer, R. K., and Lavine, B. K., 1988. Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*). Behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22:175-183.
- Morel, L., Vander Meer, R. K. & Lofgren, C. S., 1990. Comparison of nestmate recognition between monogyne and polygyne populations of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 83:642-647.
- Page, R. E., Metcalf R. A., Metcalf, R. L., Erickson, E. H. & Lampman, R. L., 1991. Extractable hydrocarbons and kin recognition in honey bee (*Apis mellifera* L.). *J. Chem. Ecol.* 17:745-756.
- Peregrine, D. J. & Mudd, A., 1974. The effects of diet on the composition of the post-pharyngeal glands of *Acromyrmex octospinosus* Reich. *Ins. Soc.* 21:417-424.
- Peregrine D. J., Percy, H. C. & Cherrett J. M., 1972. Intake and possible transfer of lipids by the post-pharyngeal glands of *Atta cephalotes* (L.). *Entomol. exp. appl.* 15:248-249.
- Peregrine, D. J., Mudd, A. & Cherrett J. M., 1973. Anatomy and preliminary chemical analysis of the post-pharyngeal glands of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* Reich (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 20:355-364.
- Provost, E., 1983. Une nouvelle méthode de marquage permettant l'identification des membres d'une société de fourmis. *Ins. Soc.* 30:255-258.
- Provost, E., Rivière, G., Roux, M., Morgan, E. D. & Bagnères, A. G., 1993. Change in the chemical signature of the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondroit with time. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 23:945-957.
- Thompson, M. J., Glancey, B. M., Robbins, W. E., Lofgren, C. S., Dutky, S. R., Kochansky, J., Vander Meer, R. K. & Glover A. R., 1981. Major hydrocarbons of postpharyngeal glands of mated queens of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Lipids* 16:485-495.
- Vander Meer, R. K., Saliwanchik, D. & Lavine, B., 1989. Temporal changes in colony cuticular hydrocarbon patterns of *Solenopsis invicta*. Implications for nestmate recognition. *J. Chem. Ecol.*, 15:2115-2125.
- Vinson, S. B., Philips, S. A. & Williams H. J., 1980. The function of the post-pharyngeal glands of the red imported fire ant *Solenopsis invicta* (Buren). *J. Insect Physiol.* 26:645-650.
- Wilson, E. O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 548pp.

## LES TERMITES ET LE DODECATRIENOL

LADUGUIE N., ROBERT A., SALINI N. & BORDEREAU C.

Faculté des Sciences Gabriel-Laboratoire de Zoologie-UA CNRS 674-6, Bd Gabriel - 21000Dijon - France

**Résumé :** Le dodécatriénol, déjà identifié chez plusieurs espèces de termites comme phéromone de piste et plus récemment comme phéromone sexuelle, induit un fort suivi de piste chez les ouvriers de *Reticulitermes santonensis* et de *Pseudacanthotermes spiniger*. Cet alcool polyinsaturé a été identifié en CPG-SM chez ces espèces et son rôle de phéromone de piste est confirmé. Le dodécatriénol est également présent chez les ailés de *R. santonensis* et il induit un comportement sexuel chez les mâles. Nous suggérons donc qu'il est le principal composé actif de la phéromone sexuelle. Chez cette espèce, comme chez *P. spiniger*, le dodécatriénol apparaît être à la fois le composant principal de la phéromone de piste et de la phéromone sexuelle. *Nasutitermes lujae* est également très sensible au dodécatriénol. Pourtant, cette molécule n'a pu être identifiée chez cette espèce. Le dodécatriénol que l'on trouve dans le bois dégradé par le champignon *Gloeophyllum trabeum* apparaît de plus en plus comme une molécule au rôle extrêmement important dans la biologie des termites. Le problème de la spécificité des phéromones de piste et des phéromones sexuelles chez les termites est discuté.

**Mots-clés :** termites, dodécatriénol, phéromone de piste, phéromone sexuelle

### Abstract : Termites and dodecatrienol

Dodecatrienol, considered as trail pheromone of several termite species, was identified by GC-SM in workers of *Reticulitermes santonensis* and *Pseudacanthotermes spiniger* where it elicited high trail following behavior. This unsaturated alcohol was also found in alates of *R. santonensis* and it appeared to be the main compound of both sex and trail pheromones. *Nasutitermes lujae* was shown also very sensitive to dodecatrienol although this molecule was not present in this species. Dodecatrienol, which is found in wood decayed by *Gloeophyllum trabeum* appears to be more and more biologically important in termites. The specificity of trail and sex pheromones in termites is discussed.

**Key words :** termites, dodecatrienol, trail pheromone, sex pheromone

## INTRODUCTION

Le ZZE-3,6,8-dodécatrién-1-ol (DTE-OH), l'un des huit isomères du dodécatriénol, est une molécule présente dans la nature, plus particulièrement dans le bois attaqué par le champignon *Gloeophyllum trabeum* (Esenthal, 1961). Pour cette raison, lorsque Matsumura *et al.* (1968) l'ont mis en évidence chez un termite inférieur de la famille des Rhinotermitidae, *Reticulitermes virginicus*, Stuart (1969), Blum & Brandt (1972), Tschinkel & Close (1973) ont estimé qu'il s'agissait d'un attractant puissant d'origine alimentaire plutôt que d'une véritable phéromone. Mais Howard *et al.* (1976) ont montré qu'il s'agissait réellement de la phéromone de piste de cette espèce de termite. Des travaux assez récents ont aussi permis de mettre en évidence le DTE-OH chez d'autres Rhinotermitidae : *Reticulitermes speratus* (Yamaoka *et al.*, 1987) et *Coptotermes formosanus* (Tokoro *et al.*, 1989). Notre travail a consisté à analyser l'activité du dodécatriénol et à rechercher sa présence chez trois espèces de termites de modes de vie et de degrés évolutifs différents : *R. santonensis*, termite inférieur qui vit à l'intérieur même du bois dont il se nourrit; *Pseudacanthotermes spiniger*, termite supérieur champignoniste africain récoltant des matières végétales herbacées ou ligneuses;

*Nasutitermes lujae*, termite supérieur africain xylophage au nid arboricole.

## MATERIEL ET METHODES

Le DTE-OH que nous avons utilisé est un produit de synthèse aimablement fourni par le Professeur R. Yamaoka de Kyoto.

### *Tests de suivi de piste*

Le test de suivi de piste est un test en Y. L'extrait (concentration en ng de produit de synthèse ou en glande par cm de piste), d'un volume de 10 microlitres est déposé à l'aide d'une microsiringue sur la base et l'une des branches du Y. Du solvant, qui sert de témoin, est déposé sur la base également et sur l'autre branche du Y. L'animal testé est déposé dans une arène de plexiglass à la base du Y. On mesure la distance qu'il parcourt en sachant que la base mesure 3cm, et les branches 7cm. Les tests, effectués en lumière rouge, sont répétés 30 fois. A chaque test, on change de papier et d'animal, ainsi que d'ordre de dépôt.

On considère que l'extrait est actif si la distance moyenne parcourue est supérieure à 3, c'est-à-dire supérieure au point de l'embranchement, la réponse maximale étant de 10cm.

### *Test d'attraction sexuelle*

Ces tests se font dans une boîte de Petri de 15cm de diamètre dans laquelle on dispose 2 morceaux de papier filtre à équidistance l'un de l'autre et des bords de la boîte. L'un de ces papiers est imprégné de solvant et sert de témoin. L'autre est imprégné de l'extrait à tester. On introduit alors 2 mâles dans la boîte. Il est en effet préférable de les tester par deux car les stimuli visuel et tactile ont un rôle important dans l'excitation sexuelle. Le test dure 5 minutes et on compare le temps passé sur l'un ou l'autre des papiers.

### *Analyse des extraits*

La faible quantité de substance active présente dans un individu a nécessité l'utilisation d'extraits totaux de très nombreux termites. L'inconvénient est que ces extraits contiennent alors une très grande proportion de composés annexes qui doivent être éliminés au maximum avant de pouvoir procéder à l'analyse chimique en CPG-SM.

Nous avons utilisé la méthode classique de piégeage en colonne remplie (colonne Carbowax) suivie d'une analyse en chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (colonne CP Wax 58 CB).

L'extrait de départ est constitué d'ouvriers de termites laissés 24h dans du pentane à 4°C. Seuls des ouvriers nourris pendant 4 jours avec du papier filtre ont été utilisés.

Pour *Nasutitermes lujae*, il a été nécessaire d'utiliser une autre technique, inspirée de celle utilisée par Tokoro (1989) et qui consiste en une succession de fractionnements accompagnés de tests biologiques permettant d'isoler la fraction active. Les différents moyens de purification ont été les suivants : colonne de silice 60 avec comme éluants des mélanges de pentane et d'acétate d'éthyle, sep pack silice, avec comme éluants des mélanges de pentane et de dichlorométhane, et HPLC avec une colonne de silice et un éluant composé de 99% de dichlorométhane et 1% d'éthanol.

La fraction active finale a été analysée en CPG-SM au Laboratoire des arômes de l'INRA de Dijon.

## RESULTATS

### *Activité du dodécatriénol de synthèse sur les ouvriers*

Les trois espèces suivent une piste tracée avec le dodécatriénol. Chez *Reticulitermes santonensis* et chez *Pseudacanthotermes spiniger*, le seuil d'activité se situe à  $10^{-4}$ ng par centimètre de piste, une réponse optimale est obtenue pour  $10^{-2}$ ng/cm. A plus forte concentration, la moyenne diminue : ce type de réponse est classique pour les phéromones qui agissent généralement dans une gamme de concentrations précises. Chez *Nasutitermes lujae*, la situation est analogue mais le seuil d'activité est encore plus bas, il se situe à  $10^{-5}$ ng/cm (Figure 1).

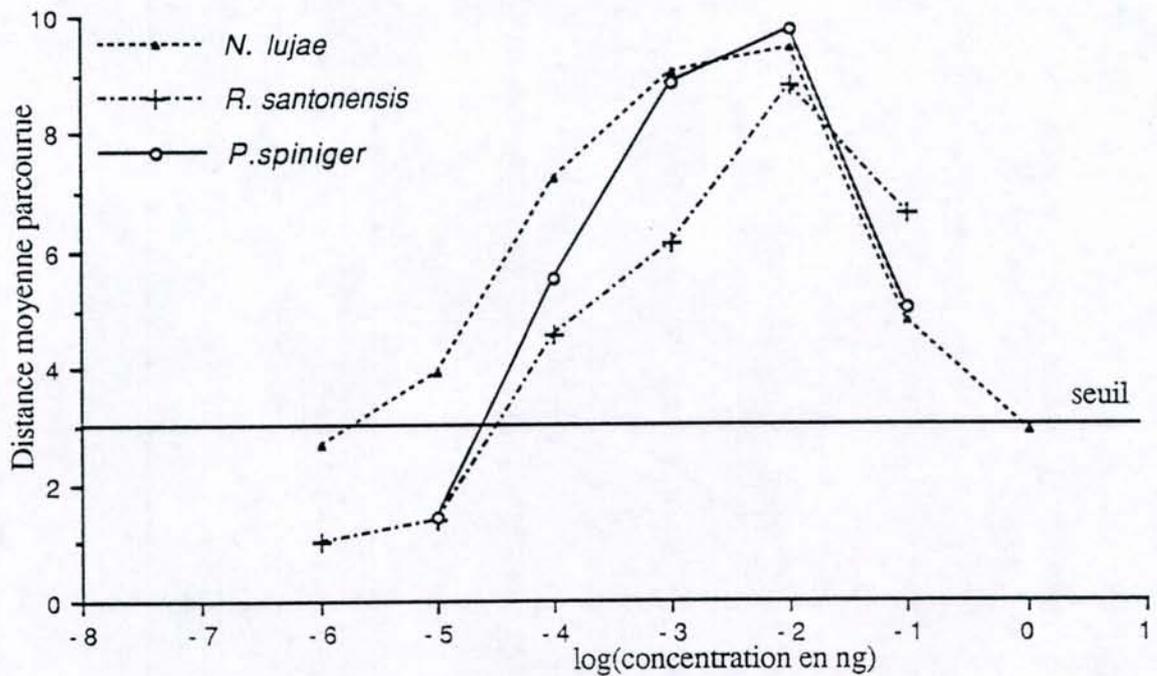


Figure 1 : Réponses des ouvriers de trois espèces de termites au dodécatriénoïde de synthèse.  
 Figure 1 : Responses of the workers of three species of termites to synthetic dodecatrienol.

#### Recherche de dodécatriénoïde dans les extraits de termites

Etant donné l'extrême sensibilité des ouvriers des trois espèces étudiées au DTE-OH, nous avons recherché sa présence dans des extraits totaux d'ouvriers de termites. Chez *R. santonensis* (Figure 2) et *P. spiniger*, la CPG-SM a permis d'identifier le DTE-OH.

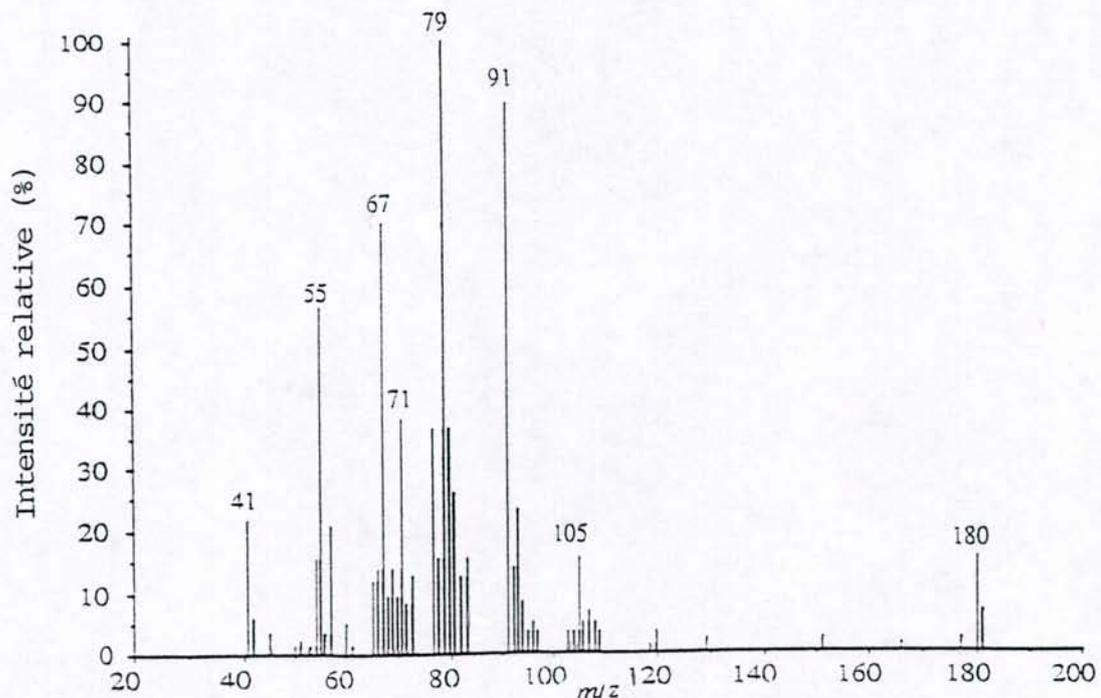


Figure 2 : Spectre de masse du dodécatriénoïde identifié chez les ouvriers de *R. santonensis*.  
 Figure 2 : Mass-spectrum of dodecatrienol identified in workers of *R. santonensis*.

L'origine alimentaire de cette molécule est à écarter puisque les termites ont été nourris uniquement avec du papier Watmann 4 jours avant l'analyse et il a été vérifié que le tube digestif des individus n'induisait aucun suivi de piste.

Chez *N. lujae*, en revanche, le DTE-OH n'a pu être identifié. Pourtant la substance active pour le suivi de piste se retrouve dans les mêmes fractions actives que le DTE-OH au cours des différentes étapes de purification des extraits. Ceci permet de penser que la phéromone de piste de *N. lujae* est chimiquement proche du DTE-OH.

*Estimation des quantités de dodécatriéniol présentes chez les ouvriers.*

En comparant les courbes de réponses au DTE-OH de synthèse et aux extraits de glande sternale, on peut estimer la quantité de DTE-OH à 100pg par individu chez *R. santonensis* (figure 3), et à 10pg par individu chez *P. spiniger* (figure 4). Or, les estimations faites en chromatographie sont de 1 à 10pg par ouvrier de *R. santonensis*. Cette différence peut avoir plusieurs causes, qui peuvent se cumuler. Les pertes dues au piégeage peuvent être plus importantes que prévu (généralement de l'ordre de 50 à 60%), et le DTE-OH synthétique peut contenir des impuretés qui auraient une action inhibitrice sur le suivi de piste. Une autre explication, biologique, consiste à considérer le DTE-OH comme le composé principal de la phéromone, accompagné d'autres composés synergiques dans la production sternale.

Estimation de la quantité de dodécatriéniol chez un ouvrier  
de *R. santonensis* de *P. spiniger*

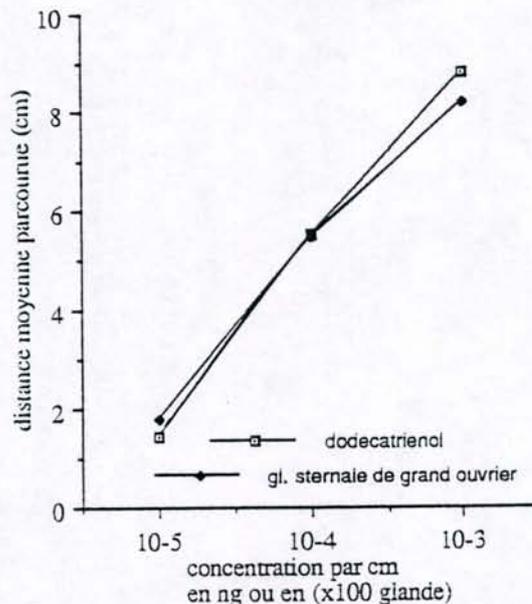
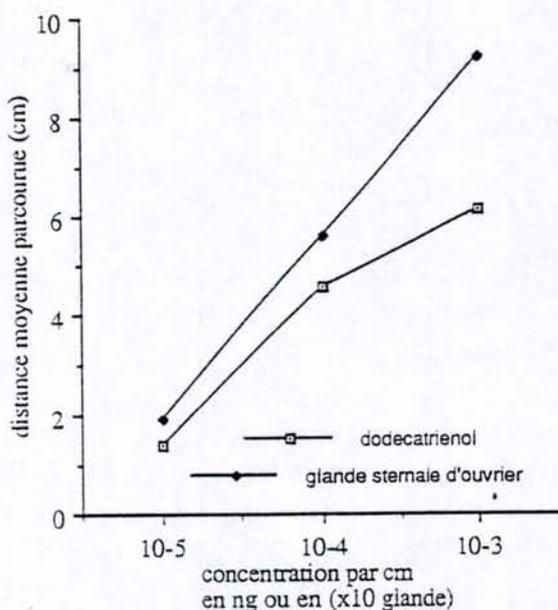


Figure 3

Comparaison des réponses des ouvriers de *R. santonensis* (Fig.3) et *P. spiniger* (Fig.4) au dodécatriéniol de synthèse et à un extrait de leur glande sternale. Une bonne corrélation des courbes est obtenue pour une quantité de 0,1ng de dodécatriéniol par glande d'ouvrier de *R. santonensis* et 0,01ng pour *P. spiniger*.

Figure 4

Comparison of worker responses to synthetic dodécatriéniol and to sternal gland extract (*R. santonensis* : fig.3 and *P. spiniger* : fig.4). A good correlation is obtained for 0,1ng per worker of *R. santonensis* and 0,01ng per worker of *P. spiniger*.

### Spécificité

Pour tester la spécificité des phéromones de piste des 3 espèces étudiées, un choix a été proposé à chaque espèce, dans un test en Y, entre une piste de sa propre espèce et une piste de l'une des 2 autres. Les résultats ont montré que l'ouvrier de *P. spiniger* suit préférentiellement une piste de *R. santonensis* ou de *N. lujae*. Ces résultats peuvent s'expliquer au niveau quantitatif en ce qui concerne la piste de *R. santonensis*, qui doit être 10 fois plus concentrée. Le même phénomène est observé lorsqu'un ouvrier de *R. santonensis* choisit préférentiellement sa piste à celle de *P. spiniger*. Par contre, pour *N. lujae*, dont la piste ne contient pas de DTE-OH, on peut émettre l'hypothèse d'un autre produit plus attractif que la vraie phéromone.

Nous avons également testé le DTE-OH sur les grands ouvriers de plusieurs espèces arrivées ponctuellement au laboratoire (tableau 1).

<u>Espèces non sensibles au DTE-OH :</u>		
<i>Kaloterme flavicollis</i> <i>Macrotermes bellicosus</i> <i>Macrotermes subhyalinus</i> <i>Microtermes sp</i>		
<u>Espèces sensibles au DTE-OH</u> (classées selon leur seuil de sensibilité, en ng par cm) :		
10 <sup>-2</sup>	10 <sup>-3</sup>	10 <sup>-4</sup>
<i>Amitermes evuncifer</i> <i>Thoracotermes sp</i> <i>Astalotermes sp</i>	<i>Heterotermes sp</i> <i>Schedorhinotermes lamanianus</i> <i>Ancistrotermes cavithorax</i> <i>Noditermes sp</i> <i>Cephalotermes rectangularis</i> <i>Cubitermes fungifaber</i> <i>Basidentitermes sp</i>	<i>Microcerotermes sp</i> <i>Ophiotermes sp</i> <i>Cubitermes severus</i>
		10 <sup>-5</sup> <i>Nasutitermes diabolus</i>

Tableau 1: Réponses et seuil de sensibilité de diverses espèces au dodécatriénoïl  
Table 1: Responses and sensibility thresholds of various species to dodecatrienol

Pour la très grande majorité d'entre elles, le DTE-OH s'est révélé actif avec des seuils d'activité assez bas. On remarque également que les espèces sensibles appartiennent aussi bien aux termites inférieurs que supérieurs. Mais il ne faut pas généraliser l'activité ni le rôle du DTE-OH chez les termites : une sensibilité à cette molécule n'implique pas pour autant qu'elle ait un rôle biologique.

### Phéromone sexuelle

Phéromone sexuelle et phéromone de piste ont la même origine : la glande sternale. Il faut noter également que la phéromone de piste est parfois aussi utilisée lors du comportement sexuel plus précisément lors de la promenade nuptiale.

Chez *R. santonensis*, la CPG-SM a permis de mettre en évidence le DTE-OH dans un extrait d'essaimage. La phéromone sexuelle étant émise par les femelles (Stuart, 1975), nous avons effectué des tests d'attraction sexuelle sur les mâles de *R. santonensis*. Les résultats (tableau 2) montrent que le DTE-OH de synthèse provoque une attraction et une forte excitation des mâles, comparables à celles obtenues avec un extrait de glande sternale femelle.

EXTRAIT (concentration)	TEMPS MOYEN (s) passé sur le papier imprégné d'extrait	TEMPS MOYEN (s) passé sur le papier imprégné de solvant	N
glande sternale de femelle (1 équivalent)	155±36	21±12	10
dodécatriénol (5ng)	173±34	37±14	10

Tableau 2 : Comparaison des temps (moyenne en secondes±SD) passés par les ailés mâles sur les papiers imprégnés de solvant (témoin) et d'extrait (glande sternale femelle ou dodécatriénol de synthèse).

Table 2 : comparison of times (seconds±SD) spent by male alates on control paper (solvant) and extract (female sternal gland or synthetic dodecatrienol).

## DISCUSSION

Nous avons montré en chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse que le dodécatriénol est présent chez les ouvriers de *R. santonensis* et *P. spiniger* et que la molécule de synthèse de dodécatriénol induit un fort suivi de piste chez ces deux espèces. On peut donc considérer cet alcool insaturé comme étant la phéromone de piste de *R. santonensis* et *P. spiniger*. Toutefois, étant donné la divergence observée dans les quantités de dodécatriénol estimées soit à partir des analyses chromatographiques, soit à partir des réponses aux tests biologiques, il est fort possible que le dodécatriénol ne soit qu'un des composants, probablement le plus important, de la phéromone de piste qui se présenterait donc sous forme d'un bouquet phéromonal, comme cela est fréquent chez les Insectes. Chez *Nasutitermes lujae*, le dodécatriénol n'est pas présent, mais la phéromone de piste lui est probablement très proche chimiquement puisqu'elle se comporte de manière identique face à plusieurs manipulations chimiques.

Le DTE-OH étant le composé actif majeur de la phéromone de piste de plusieurs espèces, il se pose le problème de la spécificité : existe-t-il, comme cela a déjà été suggéré pour d'autres espèces (Kaib *et al.*, 1982), un ou plusieurs composés secondaires permettant à une espèce de reconnaître sa propre piste. Pour les espèces que nous avons étudiées, la réponse est négative, puisque les ouvriers ne manifestent pas de préférence pour leur propre piste. Dans ce cas, l'isolement des espèces est réalisé par d'autres moyens que l'utilisation de médiateurs chimiques, comme la construction de barrières physiques, placages de terre ou galerie-tunnels.

Clément (1982) avait déjà noté le pouvoir attractif du dodécatriénol sur les sexués de *R. santonensis*, sans toutefois le mettre en évidence dans les extraits. Nous avons montré que le dodécatriénol est présent chez les ailés de *R. santonensis*, et qu'il apparaît être le composant majeur de la phéromone sexuelle de cette espèce. Chez une espèce voisine, *R. flavipes*, le n-tétradécyl-propanoate est la phéromone sexuelle (Clément *et al.*, 1986, 1989). Ces deux résultats montrent que les deux espèces sont vraiment séparées (phéromones sexuelles différentes) et ne forment pas une super-espèce comme le laisseraient supposer les résultats obtenus sur les hydrocarbures cuticulaires (Bagnères *et al.*, 1990).

Le dodécatriénol est également la phéromone sexuelle d'un termite supérieur champignoniste, *Pseudacanthotermes spiniger* (Bordereau *et al.*, 1991a). Là encore se pose le problème de la spécificité. Chez les termites, l'isolement reproducteur apparaît souvent basé sur des caractéristiques spatio-temporelles spécifiques des essaimages. C'est le cas par exemple au Congo pour deux espèces sympatriques de termites champignonistes (*Pseudacanthotermes militaris* et *P. spiniger*) qui possèdent le même composant majeur de phéromone sexuelle et qui peuvent s'attirer mutuellement, mais la première essaime en Avril et en début d'après-midi tandis que la seconde essaime en Mai et en fin d'après-midi

(Bordereau *et al.*, 1991b).

Le dodécatriénole est donc un composant à la fois de la phéromone de piste et de la phéromone sexuelle. Cette intéressante dualité fonctionnelle s'explique d'une part par une différence de productivité entre neutres et essaimants et d'autre part par une différence de sensibilité entre les castes : alors que les fortes concentrations de dodécatriénole inhibent le suivi de piste chez les ouvriers, elles induisent une excitation sexuelle chez les essaimants mâles. Il n'existe pas de composés secondaires différenciant phéromone de piste et phéromone sexuelle, cela a déjà été suggéré pour *Trinervitermes bettonianus* (Quennedey and Leuthold, 1978). Chez *Pseudacanthotermes spiniger*, les extraits de glandes sternales d'essaimants induisent un comportement de suivi de piste tout à fait normal chez les ouvriers et, inversement, un extrait très concentré d'ouvriers induit l'excitation d'un mâle (Bordereau *et al.*, non publié). Seule la différence de concentration en dodécatriénole semble donc séparer phéromone sexuelle et phéromone de piste.

On voit ainsi qu'une grande économie génétique a été réalisée chez les Isoptères, à la fois au niveau glandulaire et au niveau phéromonal : une même molécule synthétisée par une même glande est à l'origine de plusieurs comportements dans différentes castes.

## REFERENCES

- Blum M.S. and Brandt J.M., 1972. Social insect pheromones : their chemistry and function. *Am. Zool.*, 12 : 553-573.
- Bagnères A.G., Clément J.L., Blum M.S., Severson R.F., Joulie C. and Lange C., 1990. Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud) - Polymorphism and chemotaxonomy. *J. Chem. Ecol.*, 16, 3213-3244.
- Bordereau C., Robert A., Bonnard O. and Le Quere J.-L., 1991a. (3Z,6Z,8E)-3,6,8-dodécatrien-1-ol: sex pheromone in a higher fungus-growing termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol.*, 17 : 2177-2191.
- Bordereau C., Robert A., Bonnard O. and Le Quere J.-L., 1991b. Dispersal flights and sex pheromones in two species of fungus-growing termites, *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris*. 8th Annual Meeting International Society of Chemical Ecology, Dijon, France, July, 2-7, 1991.
- Clément J.L., 1982. Pheromones d'attraction sexuelle des Termites européens du genre *Reticulitermes* (Rhinotermitinae). Mécanismes comportementaux et isolements spécifiques. *Biology of Behaviour*, 7, 55-68.
- Clément J.L., Lloyd H., Nagnan P. et Blum M.S., 1986. n-Tetradecyl propanoate : la phéromone d'attraction sexuelle de *Reticulitermes flavipes*. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 3, 87-95.
- Clément J.L., Lloyd H., Nagnan P. and Blum M.S., 1989. n-Tetradecyl propionate : identification as a sex pheromone of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Sociobiol.*, 15 : 19-24.
- Esenther G.B., Allen T.C., Casida J.E. and Shenefelt R.D., 1961. Termite attractant from fungus-infected wood. *Science*, 134 : 50.
- Howard R., Matsumura F. and Coppel H.C., 1976. Trail following pheromones of the Termitidae: approaches to their authentication and specificity. *J. Chem. Ecol.*, 2: 147-166.
- Kaib M., Bruinsma O. and Leuthold R.H., 1982. Trail following in termites: evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol.*, 8 : 1193-1205.
- Matsumura F., Coppel H.C. and Tai A., 1968. Isolation and identification of termite trail-following pheromone. *Nature*, 219 : 963-964.
- Quennedey A. and Leuthold R.H., 1978. Fine structure and pheromonal properties of the polymorphic sternal gland in *Trinervitermes bettonianus* (Isoptera, Termitidae). *Ins. Soc.* 25 : 153-162.

- Stuart A.M., 1969. Social behavior and communication. *In* Biology of termites. Krishna K. & Weesner F. Eds. Academic Press, vol.1: 193-232.
- Stuart A.M., 1975. Some aspects of pheromone involvement in the post-flight behaviour of the termites *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) and *Reticulitermes flavipes* (Kollar). *In* Pheromones and defensive secretions in social insects: Noirot Ch., Howse P.E., Le Masne G., Eds., Université de Dijon. 219-223.
- Tokoro M., Tsunoda K. and Yamaoka R., 1989. Isolation and primary structure of trail pheromone of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Wood Research*, 76: 29-38.
- Tokoro M., Yamaoka R., Hayashiyama K., Takahashi M. and Nishimoto K., 1990. Evidence for trail-pheromone precursor in the termite *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Rhinotermitidae : Isoptera) *J. Chem. Ecol.*, 16: 2549-2557.
- Yamaoka R., Tokoro M. and Hayashiyama K., 1987. Determination of geometric configuration in minute amounts of highly unsaturated termite trail pheromone by capillary gas chromatography in combination with mass spectrometry and Fourier-transform infrared spectroscopy. *J. Chrom.*, 399: 259-267.

## SPÉCIFICITÉ DE LA PHÉROMONE DE PISTE CHEZ *CREMATOGASTER SCUTELLARIS* ET *CREMATOGASTER LAESTRYGON*

Bruno GOBIN et Johan BILLEN

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

**Résumé:** La spécificité des pistes de deux *Crematogaster* Méditerranéennes est examinée au niveau inter- et intraspécifique. Entre *Crematogaster laestrygon* et *C. scutellaris*, les ouvrières de *C. laestrygon* préfèrent toujours leurs propres pistes, tandis que les ouvrières de *C. scutellaris* préfèrent les pistes de *C. laestrygon*. Les deux colonies de *C. laestrygon* choisissent chacune les pistes de leur propre colonie. Les ouvrières des deux colonies de *C. scutellaris* ne montrent aucune préférence significative à ce niveau.

**Mots clés:** Formicidae, glande tibiale, *Crematogaster*, phéromone de piste, spécificité.

**Abstract:** Specificity of the trail pheromone in *Crematogaster scutellaris* and *Crematogaster laestrygon*

The inter- and intraspecificity of the trails from two Mediterranean *Crematogaster* species is examined. Between *Crematogaster laestrygon* and *C. scutellaris*, workers of *C. laestrygon* always prefer their own trace, while those of *C. scutellaris* prefer the trail of *C. laestrygon*. The two colonies of *C. laestrygon* choose significantly more for their own trace. In the case of the two *C. scutellaris* colonies, their preferences were not significant.

**Key words:** Formicidae, tibial gland, *Crematogaster*, trail pheromone, specificity.

### Introduction

Les 290 espèces du genre *Crematogaster* décrites sont inféodées aux régions chaudes. Deux tiers des espèces sont arboricoles et construisent des cloisons de carton, les autres construisent des nids souterrains. Elles sont toutes omnivores (Bernard, 1968).

Les *Crematogaster* marquent leurs pistes de récolte à l'aide d'une phéromone sécrétée par la glande tibiale postérieure. A cet effet les ouvrières frappent le sol avec les pattes postérieures repliées sous l'abdomen (Leuthold, 1968; Fletcher et Brand, 1968). Le tendon de la glande se prolonge au travers du tarse, et son orifice se trouve au niveau de la membrane articulaire située entre le dernier tarsomère et le prétarse (Pasteels *et al.*, 1970).

Nous avons examiné la spécificité de la phéromone de piste entre *Crematogaster laestrygon* et *C. scutellaris*, ainsi qu'entre deux colonies de chaque espèce.

### Matériel et méthodes

Nous avons récolté une colonie de *Crematogaster scutellaris* et deux colonies de *Crematogaster laestrygon* à Tanger en septembre 1992. Deux colonies additionnelles de *C. scutellaris* ont été récoltées à Marseille en septembre 1993.

Un quart d'heure avant le début des expériences, les fourmis sont transférées dans la chambre d'attente du dispositif expérimental (Fig.1). Une piste bifurcante, tracée à l'aide d'extraits de glandes tibiales de deux ouvrières de chaque espèce est présentée aux ouvrières des deux espèces. Les extraits sont préparés par homogénéisation des pattes postérieures de 2 ouvrières dans 50  $\mu$ l d'hexane. De cet extrait, 25  $\mu$ l sont offertes dans chaque bio-assay (Pasteels et Verhaeghe, 1974). La piste est tracée de sorte que la base soit composée d'un mélange de la moitié de la concentration différente de chaque branche (Fig.2) (Hangartner, 1967; Billen *et al.*, 1992). Les fourmis sont admises une par une sur le début de la piste. Nous avons compté le nombre de fourmis qui choisissaient pour l'une et pour l'autre traçe. Pour tester les résultats du bio-assay, nous avons utilisé le 'goodness of fit'-Chi-square test.

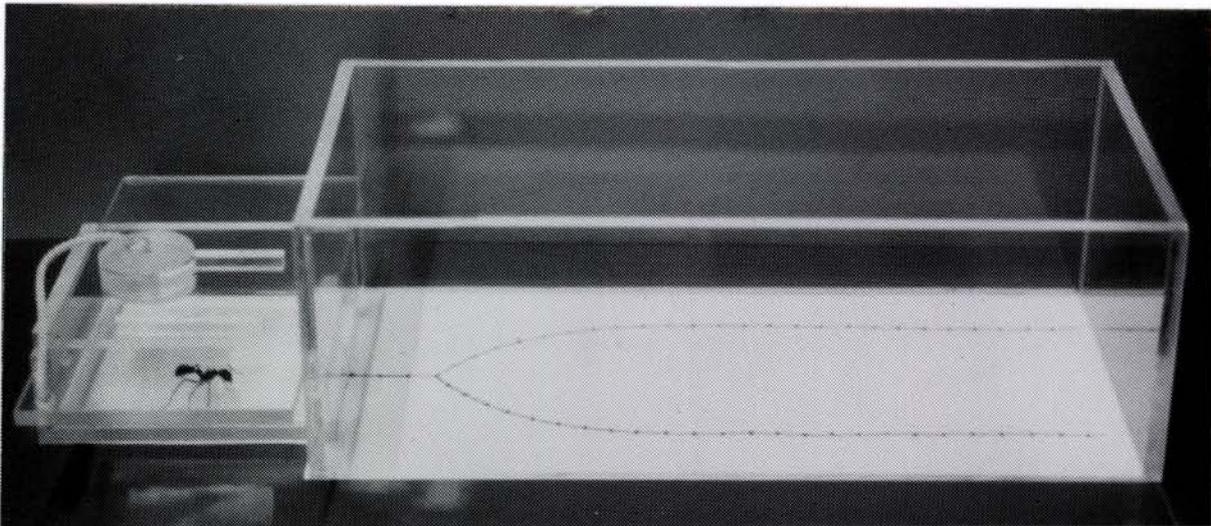


Fig. 1: Le dispositif expérimental dans lequel les pistes à bifurcation sont offertes. A gauche se trouve la chambre d'attente d'où les fourmis peuvent entrer l'arène une par une.

Fig. 1: the experimental set-up in which the Y-trail is presented. The waiting chamber from which the ants can enter the arena one by one is shown on the left.

## Résultats

Dans les expériences sur l'interspécificité de la phéromone de piste entre *C. scutellaris* et *C. laestrygon* (Tableau 1), nous avons pu constater que les ouvrières de *C. laestrygon* préfèrent toujours leurs propres pistes, tandis que celles de *scutellaris* préfèrent les pistes provenant de *laestrygon* de manière significative ( $\chi^2= 24.082$ ;  $p<0.05$ ). A l'aide des coupes histologiques nous avons pu constater que les glandes tibiales ont les mêmes dimensions chez les deux espèces. Des analyses chimiques préliminaires indiquent qu'il s'agit des mêmes substances glandulaires dans les deux espèces. Néanmoins il semble exister des différences quantitatives.

Les ouvrières des deux colonies de *C. laestrygon* préfèrent les pistes de leur propre colonie de manière significative (Tableau 2; colonie 1:  $\chi^2=20.441$ ,  $p<0.05$ ; colonie 2,  $\chi^2=5$ ,  $p<0.05$ ). Quant aux ouvrières de *C. scutellaris*, leurs préférences pour l'une ou l'autre piste n'est pas significative (tableau 3; colonie 1:  $\chi^2=2.461$ ,  $p>0.05$ ; colonie2:  $\chi^2=3.521$ ,  $p>0.05$ ).

Nous avons observé que l'activité des pistes artificielles diminue après une vingtaine de minutes, ce qui indiquerait la présence de composantes volatiles dans la phéromone de piste. Ceci est contraire aux observations de Leuthold (1968).

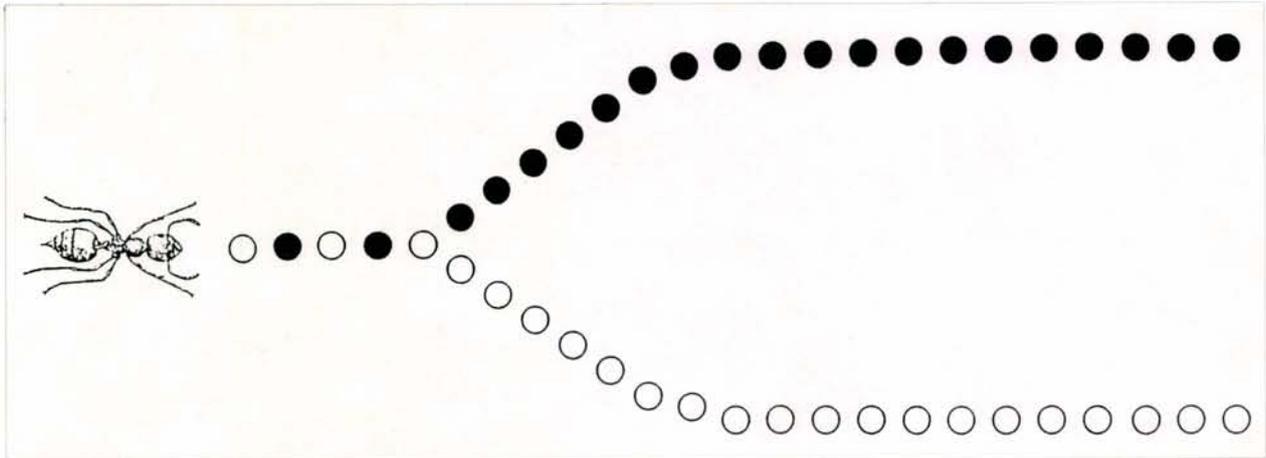


Fig. 2: La piste à bifurcation. La base est composée d'un mélange de la moitié de la concentration de chaque branche.

Fig. 2: The Y-trail. The common branch is composed of a mixture of half the concentration of each branch.

Tableau 1: Les résultats du bio-assay avec *C. laestrygon* et *C. scutellaris*. Les ouvrières des deux espèces préfèrent la trace de *C. laestrygon*.

Table 1: The results of the bio-assay with *C. laestrygon* and *C. scutellaris*. Workers of both species prefer the laestrygon trail.

piste de	réponse de	
	<i>C. laestrygon</i>	<i>C. scutellaris</i>
<i>C. laestrygon</i>	20	32
<i>C. scutellaris</i>	0	3
X <sup>2</sup>	24.08	20
p	< 0.05	< 0.05

Tableau 2: Les résultats du bio-assay avec les deux colonies de *C. laestrygon*. Elles préfèrent les pistes de leur propre colonie de manière significative.

Table 2: The results of the bio-assay with two colonies of *C. laestrygon*. Workers preferred the trail of their own colony significantly.

piste de	réponse de	
	colonie 1	colonie 2
colonie 1	17	5
colonie 2	2	15
X <sup>2</sup>	20.44	5
p	< 0.05	< 0.05

Tableau 3: Les résultats du bio-assay avec deux colonies de *C. scutellaris*. Il n'y a pas une préférence significative pour l'une ou l'autre trace.

Table 3: The results of the bio-assay with two colonies of *C. scutellaris*. Workers show no significant preference for neither trail.

piste de	réponse de	
	colonie 1	colonie 2
colonie 1	17	7
colonie 2	9	16
X <sup>2</sup>	2.46	3.52
p	>0.05	>0.05

## Discussion

Dans des observations précédentes, nous avons pu constater que les fourmis des deux espèces sont capables de suivre leurs pistes réciproques. Il n'y a donc pas de spécificité visible si on offre des pistes artificielles circulaires (Pasteels et Verhaeghe, 1974) avec des extraits de glandes tibiales aux fourmis de l'une et l'autre espèce.

On peut néanmoins tester la spécificité des traces à l'aide des pistes artificielles à bifurcation (Hangartner, 1967; Billen *et al.*, 1992). Dans ces expériences, nous voyons que les ouvrières de *C. laestrygon* préfèrent leurs propres traces. Les ouvrières de *C. scutellaris* choisissent significativement plus souvent les traces de *C. laestrygon*.

Cette préférence peut s'expliquer partiellement par l'écologie des fourmis. *C. laestrygon* construit des nids souterrains, tandis que *C. scutellaris* est arboricole. Le bois apparaît un substrat moins absorbant que le sol, ce qui pourrait expliquer que la phéromone de *C. laestrygon* soit plus concentrée. D'autre part, même si *C. scutellaris* est arboricole, ses pistes quittent volontiers le bois pour s'étendre sur d'autres substrats y compris le sol.

Les deux colonies de *C. laestrygon* choisissent significativement plus pour leurs propres traces, tandis que la préférence des deux colonies de *C. scutellaris* n'est pas significative.

## Remerciements

Nous voulons remercier Prof. E.D. Morgan et un lecteur anonyme pour leur lecture critique de la première version de cet article, D. Corstjens pour la préparation des coupes histologiques, et F. Griese pour les corrections linguistiques.

## Références

- BILLEN, J.P.J., W. BEECKMAN and E.D. MORGAN, 1992. Active compounds and trail following in the ant *Atta sexdens sexdens* (Hymenoptera, Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, 4: 197-202
- BERNARD, F., 1968. *Les fourmis (Hymenoptera: Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale*. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris. pp. 411.

- FLETCHER, D.J.C. and J.M. BRAND, 1968. Source of the trail pheromone and method of trail laying in the ant *Crematogaster peringueyi*. *J. Insect Physiol.*, 14: 783-788.
- LEUTHOLD, R.H., 1968. A tibial gland scent-trail and trail-laying behavior in the ant *Crematogaster ashmeadi* Mayr. *Psyche*, 75: 233-248.
- PASTEELS, J.M., R.M. CREWE and M.S. BLUM, 1970. Etude histologique et examen au microscope électronique à balayage de la glande sécrétant la phéromone de piste chez deux *Crematogaster* nord-américains (Formicidae, Myrmicinae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271: 835-838.
- PASTEELS, J.M. and J.C. VERHAEGHE, 1974. Dosage biologique de la phéromone de piste chez les fourrageuses et les reines de *Myrmica rubra*. *Ins. Soc.*, 24: 167-180.

## LE TAXON *TETRAMORIUM ACULEATUM* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) EST HETEROGENE

Marie-Claire CAMMAERTS<sup>1</sup>, Roger CAMMAERTS<sup>1</sup> & Alain DEJEAN<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire (CP160/11), Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles; <sup>2</sup>Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F- 93430 Villetaneuse.

**Résumé:** Nous distinguons, au sein de la fourmi *Tetramorium aculeatum*, quatre «formes» distinctes, provisoirement dénommées P, G, TB et TBP. Ces formes, ou taxons probables, diffèrent par la morphologie des ouvrières et des sexués, par l'aspect des nids et par la tendance des ouvrières à être agressives ainsi par l'action de leur venin. D'autres différences, davantage détaillées ici, concernent l'activité du contenu de la glande à poison en tant que substance de piste, et l'action de la glande de Dufour et du dernier sternite sur la locomotion. Les réactions réciproques des différentes formes à ces sécrétions est étudiée. Une comparaison est faite avec *T. africanum*, une espèce bien distincte du même groupe des *Macromischoïdes*. Nos résultats préliminaires devraient encourager une étude biotaxonomique ultérieure, plus poussée.

**Mots-clés:** *Macromischoïdes*, *Tetramorium aculeatum*, *T. africanum*, taxonomie, comportement, glande à poison, glande de Dufour, dernier sternite.

**Abstract:** *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera, Formicidae) is a heterogenous taxon

We distinguish, within the ant species *Tetramorium aculeatum*, four "forms", provisionally named P, G, TB and TBP. These forms, or probable taxa, differ in the morphology of the workers and sexuals, in their nests and in the workers' tendency to be aggressive as well as in the effect of their venom. Other differences, concerning the trail-following activity of the poison gland and the locomotive activity of the Dufour gland and the last sternite of each of these forms as well as their reciprocal reactions to these secretions are here related in more detail. A comparison is made with *T. africanum*, a distinctive species of the same *Macromischoïdes* group. Our preliminary results act as an incentive for future thorough biotaxonomic study.

**Key-words:** *Macromischoïdes*, *Tetramorium aculeatum*, *T. africanum*, taxonomy, behaviour, poison gland, Dufour gland, last sternite.

### INTRODUCTION

*Tetramorium aculeatum* (Mayr, 1866), mieux connue sous le nom de *Macromischoïdes aculeatus*, est une fourmi urticante de la région forestière équatoriale africaine. Cette fourmi construit des nids en matériaux cartonnés disposés entre deux feuilles ou au creux de feuilles enroulées de diverses plantes. Très agressive, elle attaque quiconque la dérange, notamment les cultivateurs dans les plantations de caféiers et de cacaoyers (BUYCKX, 1962).

Selon la révision des *Tetramorium* africains de BOLTON (1980), le taxon *T. aculeatum* constitue une seule espèce, «fort variable».

Ces dernières années, nous avons observé bon nombre de sociétés de cette fourmi, dans la nature et au laboratoire. Il nous devint finalement évident que l'«espèce» comprend plusieurs «formes» qui diffèrent par la morphologie de l'ouvrière, celle des sexués, par l'aspect des nids, par le comportement des fourmis et la douleur ou irritation que provoque leur venin chez l'homme. Nous avons ainsi pu distinguer, sur le vivant, au moins quatre formes différentes. Lors de précédentes études éthologiques de la piste de *T. aculeatum* (CAMMAERTS et al., 1993; CAMMAERTS et al., *in prep.*), nous avons pris

garde de ne travailler que sur une seule forme, la plus commune et la plus redoutée, dénommée ici "P".

Dans le présent travail, nous montrons qu'au sein de ce qui est appelé *T. aculeatum*, on peut distinguer plusieurs formes dont le statut taxonomique est encore à éclaircir, bien que l'on puisse déjà penser que deux au moins de ces formes constituent des espèces distinctes. Pour ce faire, nous considérons non seulement les caractères observés sur le vivant et cités ci-dessus mais aussi l'activité de la glande à poison, de la glande de Dufour et du dernier sternite visible. La glande à poison de *T. aculeatum* (forme P) contient la phéromone de piste tandis qu'une substance synergique existe au niveau du dernier sternite (CAMMAERTS et al. 1993; CAMMAERTS et al., *in prep.*). La glande de Dufour, qui est la véritable glande à venin, contient des lactones qui sont vraisemblablement responsables de l'effet urticant (MERLIN et al., 1992) mais son contenu agit également sur la locomotion des ouvrières (CAMMAERTS et al., *in prep.*).

Une autre espèce du groupe *Macromichoides*, *T. africanum* (Mayr, 1866), connue au Zaïre sous le nom de fourmi vénéneuse à cause des effets occasionnés par sa piquûre (BUYCKX, 1962), est incluse dans notre travail à titre comparatif.

## MATERIEL ET METHODES

**Récolte et élevage.** Cinq à 15 sociétés de chacune des formes considérées (sauf pour la forme TBP où une seule société fut disponible) furent récoltées au Cameroun, de 1989 à 1993, puis envoyées à Bruxelles où elles ont été mises en élevage dans un local maintenu à 70% d'humidité et à  $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ . Les sociétés furent installées dans des dispositifs expérimentaux comprenant un nid (boîte de polyacétate garnie de plâtre régulièrement humidifié et percée d'un orifice) posé dans une aire de récolte (bac de polyéthylène aux parois talquées). Dans ces aires de récolte, furent régulièrement installés des tubes à essai à moitié remplis d'eau et pourvus, à mi-longueur, d'un tampon de coton, ainsi que de la nourriture (drosophiles, blattes, solutions aqueuses de miel ou de cassonade).

Des échantillons d'ouvrières et de sexués de chacune des sociétés ont été préservés dans la collection de l'un d'entre nous (R.C.).

**Isolement des structures et présentation aux ouvrières.** Toutes les expériences se déroulèrent sur les aires de récolte, et les individus observés furent tous des fourrageuses.

Les structures anatomiques (glandes à poison, glandes de Dufour, derniers sternites) furent isolées en disséquant, sous binoculaire (Gross. : 40 x), des gastres de fourrageuses immergés dans l'eau.

Pour étudier les *suivis de piste*, des glandes à poison furent extraites à l'acétone (20 glandes dans 1 ml) et une dilution par 10 fut réalisée dans le même solvant. Les extraits (50  $\mu\text{l}$  de la solution initiale ou de la dilution) furent déposés sur des circonférences (R = 3,2 cm) divisées en arcs de  $10^{\circ}$ , représentées au crayon sur du papier extra-strong. Ces circonférences furent présentées aux ouvrières.

Pour analyser l'influence des derniers sternites et des glandes de Dufour sur la *locomotion* des fourmis, ces structures furent présentées posées sur des morceaux de papier filtre (Whatman n°1, 1  $\text{cm}^2$ ), à 3 cm de distance d'ouvrières. Des morceaux de papier filtre intacts servirent de contrôle.

**Quantification des réponses.** Les *suivis de piste* furent quantifiés par les nombres d'arcs de  $10^{\circ}$  parcourus sans discontinuité par les fourmis pendant 10 minutes.

Les *orientations* vers les structures présentées et les *vitesses linéaires et angulaires* après contact avec ces structures furent mesurées en dessinant les trajets des fourmis testées, sur une plaque en verre maintenue au-dessus de l'aire de récolte puis en analysant ces trajets à l'aide d'une méthode détaillée dans Cammaerts et al. (1991).

Chaque fois, les médianes et quartiles des valeurs obtenues furent établies graphiquement en utilisant un programme adéquat, et des tests Chi-carré permirent des com-

paraisons entre distributions.

## RESULTATS

### Les différentes «formes» de *Tetramorium aculeatum*: aspect, morphologie, comportement et nids (premières observations)

Les ouvrières de la forme "P" sont les plus petites (longueur totale: 3 à 3.5 mm). Elles sont noires avec un reflet brillant, à peine visible à l'oeil nu, sur le début du premier tergite du gastre. Leurs épines propodéales sont moyennement longues. Ces ouvrières sont vite excitées, sont agressives, et leur venin, bien que non injecté, est très urticant. Les nids, qui peuvent être plats ou épais et volumineux, sont constitués d'un cartonage noirâtre où les fibres végétales apparaissent peu. Ces fourmis acceptent de loger dans des tubes de verre.

Une forme voisine, appelée "G", possède les ouvrières les plus grandes (longueur totale: 4.25 à 4.75 mm). Elles sont aussi les plus noires, avec un reflet brillant bien visible sur le début du premier tergite du gastre. Les épines propodéales sont longues, parfois très longues. Ces ouvrières sont calmes, peu agressives, et leur venin est moins urticant que celui de la forme P. Leurs nids sont plats, peu volumineux, et constitués de cartonage noirâtre. Les ouvrières refusent de loger dans des tubes en verre tant que leur nid reste disponible.

Les sexués femelles de ces deux premières formes diffèrent. Celles de la forme P sont brunes, petites, avec un rapport l/L de la tête variant de 0.87 à 0.96, et un clypeus garni de nombreux poils sur le dessus ainsi qu'au bord de son échancrure. Les sexués femelles de la forme G sont noires, grandes, avec un rapport l/L de la tête allant de 0.98 à 1.11 et un clypeus garni de poils surtout sur le bord de son échancrure.

La forme "TB" possède des ouvrières de couleur brun-noirâtre mat, de grande taille (longueur totale: 4 à 4.25 mm), et qui ont la particularité de présenter une tache blanche très visible au début du premier tergite du gastre. Cette tache résulte de l'existence, à cet endroit, d'une paire de sacs trachéens gonflés d'air au point de se toucher sagitalement. Cette tache disparaît sur les exemplaires conservés dans l'alcool. Les épines propodéales elles aussi sont caractéristiques car très longues. Ces ouvrières sont très calmes, non agressives et leur venin n'est guère ou pas urticant. Les nids, souvent volumineux, sont également particuliers car épais et spongieux (faits d'un cartonage fibreux), ce qui, avec la tache blanche et les très longues épines des ouvrières distingue immédiatement cette forme des précédentes. Cette fourmi niche volontiers dans des tubes en verre.

Les ouvrières d'une forme voisine, "TBP", sont brun moyen, de petite taille (de 3 à 4 mm), et présentent au début du premier tergite de leur gastre la tache blanche mate trahissant l'existence de sacs trachéens gonflés. Leurs épines propodéales sont moyennement longues. Elles sont aussi facilement excitées par le moindre dérangement que les ouvrières de la forme P.

Les sexués des formes TB et TBP diffèrent: les femelles de la forme TB rappellent celles de la forme P, tandis que l'unique reine de la forme TBP rappelait celles de la forme G, avec un rapport l/L de la tête de 0.97.

Enfin, l'espèce bien distincte, *T. africanum*, a des ouvrières rousses, de taille moyenne (3.7 à 4.7mm), avec un pétiole plus court que celui de *T. aculeatum* et des épines propodéales assez courtes (cf. BOLTON, 1980, p. 355 et fig. 131). Ces ouvrières sont calmes, mais se défendent en piquant, injectant alors un venin toxique qui peut entraîner la paralysie du membre piqué. Les nids sont très caractéristiques, accolés à la surface d'une feuille de *Costus sp.* et n'ont pas l'aspect du cartonage car ils sont essentiellement constitués de fibres végétales distinctes et entrecroisées. Cette fourmi ne niche pas volontiers dans des tubes en verre, et, contrairement aux formes de *T. aculeatum*, ne consomme pas de petites proies.

### Aspect des appareils à venin

Des observations tout à fait préliminaires ont montré que les aiguillons des formes de *T. aculeatum* sont droits et émoussés à leur extrémité, tandis que celui de *T. africanum* est courbe et pointu.

Les glandes à poison des *T. aculeatum* ont un réservoir souvent bilobé, dont les proportions relatives des lobes varient entre les formes considérées. La glande à poison de *T. africanum* comprend, attenant à l'aiguillon, une partie cylindrique, remplie d'une sécrétion transparente, puis une région plus ou moins opaque, en forme de gésier, ensuite une zone allongée remplie de sécrétion, et enfin, une masse sphérique à laquelle aboutissent deux filaments souvent bifides à leur extrémité.

La glande de Dufour des *T. aculeatum* est très grande (elle s'étend parfois jusqu'au début du gastre de l'ouvrière), sa taille variant sensiblement d'une forme à l'autre. Chez *T. africanum*, la glande de Dufour est plus étroite, plus longue et souvent boudinée.

### Activité en tant que substance de piste d'extraits de glandes à poison (Tableau 1)

Il n'a pas été noté de différence entre sociétés d'une même forme ou espèce.

Toutes les fourmis suivent très bien la piste de leur forme ou espèce (Tableau 1, diagonale descendante), mais leur comportement peut différer sur une piste fraîchement tracée. Les fourmis de la forme P se déplacent d'abord très rapidement et de façon sinueuse, en réponse à un composant volatil dont l'action disparaît en une dizaine de minutes. De fait, le suivi de piste est meilleur après ce temps d'évaporation (CAMMAERTS et al., *in prep.*). L'observation montre que les fourmis de la forme G réagissent de même, mais en moindre mesure. Au contraire, les ouvrières de la forme TB n'ont pas de déplacement initial rapide: elles suivent immédiatement et parfaitement leur piste. Celles de la forme TBP ont un déplacement initial rapide et très bref (quelques secondes), puis suivent correctement leur piste. Enfin, *T. africanum* suit d'emblée très bien sa piste et se déplace plus lentement que les formes de *T. aculeatum*.

Les tests croisés (Tableau 1) mettent davantage en évidence les similitudes et différences existant entre ces formes et espèce.

La forme P suit la piste des formes G, TB et TBP à la concentration de 1 glande/piste, comme sa propre piste, mais pas lorsque la concentration n'est plus que du dixième. Elle suit médiocrement et, de façon saccadée, la piste de *T. africanum*. La forme G suit toutes les pistes présentées, mais surtout celle de la forme P, la marge de concentrations suivie étant moins étroite que pour les pistes des autres formes et espèce. La forme TB suit bien les pistes de toutes les formes (particulièrement celle de TBP), sauf celle de *T. africanum*. La forme TBP suit particulièrement bien TB mais aussi *T. africanum*, à la concentration de 1 glande/piste. Elle suit moins bien que ne le fait TB la piste des formes P et G à la concentration de 1 glande.

Les formes P et G suivent leurs pistes réciproques après que celles-ci aient déclenché une alarme initiale. Leur suivi de la piste de TB se fait sans alarme initiale et celui de la piste de TBP est «nerveux». Les formes TB et TBP sont initialement alarmées sur les pistes de P et G.

Les cinq formes et espèce diffèrent donc par l'activité de leur glande à poison et par leur réponse à la glande à poison des autres, les différences les plus petites existant, d'une part, entre P et G, et, d'autre part, entre TB et TBP.

### Action des derniers sternites sur la locomotion des ouvrières (Tableau 2)

Nous n'avons relevé aucune différence de réaction au dernier sternite entre diverses sociétés d'une même forme ou espèce.

Les fourmis de la forme P sont attirées par leur dernier sternite qui augmente, après contact, leur vitesse linéaire et diminue leur sinuosité. Il en est de même pour la forme G, mais les réactions cinétiques sont moindres. Les fourmis de la forme TB sont aussi

attirées par leur dernier sternite, mais après contact elles se déplacent de manière plus sinueuse. Les ouvrières de la forme TBP se dirigent vers leur dernier sternite puis marchent un peu moins vite et moins sinueusement. Les ouvrières de *T. africanum* sont attirées par leur dernier sternite puis présentent une augmentation de vitesse linéaire et une diminution de sinuosité.

Les formes P et G réagissent donc de manière similaire; *T. africanum* a une réaction assez semblable, tandis que TB et TBP réagissent autrement et différemment l'une de l'autre.

Les ressemblances et différences apparaissent nettement au vu des résultats des tests croisés entre ces formes.

Les formes P et G réagissent réciproquement à leur dernier sternite, mais le dernier sternite de P n'attire pas G. Elles réagissent toutes deux de la même façon au dernier sternite de *T. africanum*. Les formes P et G ne répondent pas de façon identique aux derniers sternites des formes TB et TBP. Les formes TB et TBP réagissent de la même façon aux derniers sternites des formes P et G (pas de réaction vis-à-vis de P; augmentation de vitesse linéaire et diminution de sinuosité vis-à-vis de G), et de *T. africanum* (diminution de la vitesse angulaire), mais ne réagissent pas réciproquement à leurs derniers sternites. Enfin, *T. africanum* ne répond, par une attraction, une augmentation de vitesse linéaire et une diminution de sinuosité, qu'à son propre dernier sternite. Cette espèce se dirige néanmoins vers un dernier sternite de P et augmente sa vitesse angulaire près d'un dernier sternite de G ou de TBP.

Les cinq formes et espèce considérées diffèrent donc par l'activité de leur dernier sternite et par leur réponse aux derniers sternites des autres. Les différences les plus faibles s'observent entre les formes P et G.

### Action des glandes de Dufour sur la locomotion des ouvrières (Tableau 3)

Nous n'avons pas observé de différence entre diverses sociétés d'une même forme ou espèce.

La forme P réagit à sa glande de Dufour, même après 12 minutes d'évaporation, par une excellente orientation vers la glande, une augmentation de vitesse linéaire et une diminution de sinuosité. La forme G fait de même, mais pendant 10 minutes seulement; après 12 minutes, ses glandes, bien que plus grandes, deviennent inactives. La forme TB réagit pendant plus de 12 minutes à sa glande de Dufour en se dirigeant vers elle puis en augmentant ses vitesses linéaire et angulaire. *T. africanum* répond à sa glande de Dufour pendant moins de 5 minutes par une excellente orientation, une augmentation de vitesse linéaire et une diminution de sinuosité.

Les quatre formes et espèce considérées ici diffèrent donc par leur comportement face à leur glande de Dufour, la forme TB paraissant réagir de la façon la plus dissemblable.

Les tests croisés entre formes apportent des renseignements complémentaires.

Durant les 10 premières minutes d'évaporation de son contenu, la forme P est légèrement attirée par une glande de Dufour de la forme G et sa vitesse linéaire augmente un peu. A la glande de la forme TB, la forme P répond davantage, après 12 minutes, par une légère attraction, une augmentation de vitesse linéaire et une diminution de sinuosité. Enfin, elle répond à une glande de Dufour de *T. africanum* par une augmentation de vitesse linéaire. La forme G réagit à une glande de Dufour de P en présentant, après 12 minutes, une augmentation de vitesse linéaire. Elle réagit à une glande de TB présentée immédiatement, par une attraction et une faible augmentation de la vitesse linéaire. Elle ne réagit pas significativement à la glande de Dufour de *T. africanum*. La forme TB réagit à une glande de P, uniquement en augmentant sa sinuosité. Elle réagit à une glande de G fraîchement déposée, par une augmentation de vitesse linéaire et une diminution de vitesse angulaire et, après 12 minutes d'évaporation, uniquement par une légère attraction. Elle réagit à une glande de *T. africanum* fraîchement déposée, par une augmentation de vitesse angulaire et, après 12 minutes, par une augmentation de vitesse

Activité de piste de la glande à poison					
présentée à	de <i>T. aculeatum</i> , forme				de <i>T. africanum</i>
	P	G	TB	TBP	
P	29.0	4.5	2.6	2.3	1.0
	23.5	34.5	30.0	30.0	8.8
G	30.5	34.8	13.0	18.0	17.0
	35.8	30.8	23.5	36.5	32.5
TB	13.0	17.5	23.0	32.0	1.8
	45.0	48.0	53.0	54.0	5.7
TBP	15.8	15.0	29.0	25.0	8.8
	9.0	17.3	37.0	33.5	27.0
<i>T. africanum</i>	8.8	6.0	8.3	21.5	22.3
	9.0	16.9	33.0	18.0	43.0

O-V-S induites par le dernier sternite					
chez : [contrôle]	de <i>T. aculeatum</i> , forme				de <i>T. africanum</i>
	P	G	TB	TBP	
P [91-12-153]	<b>42-23-83</b>	<b>42-19-92</b>	<b>59-10-179</b>	79-12-125	<b>44-18-84</b>
G [88-11-116]	<b>74-19-90</b>	<b>44-16-90</b>	71-16-96	82-18-116	<b>47-20-78</b>
TB [79-12-96]	83-11-110	<b>84-18-73</b>	<b>47-11-155</b>	76-13-92	<b>78-15-69</b>
TBP [70-13-134]	85-15-116	<b>83-17-71</b>	67-11-106	<b>35-11-113</b>	<b>61-18-67</b>
<i>T. africanum</i> [95- 9-139]	<b>57- 9-129</b>	<b>67- 7-179</b>	89- 9-149	<b>79- 8-163</b>	<b>50-14-93</b>

O-V-S induites par la glande de Dufour					
chez : [contrôle]	après (minutes)	de <i>T. aculeatum</i> , forme			de <i>T. africanum</i>
		P	G	TB	
P [73-10-153]	0	<b>40-16-101</b>	<b>60-15-172</b>	78-13-122	68-19-156
	12	<b>35-18-86</b>	101-13-161	<b>51-18-101</b>	77-20-127
G [66-14-124]	0	79-17-165	<b>47-21-90</b>	<b>46-19-153</b>	71-15-144
	12	61-24-106	77-13-112	55-16-114	91-10-112
TB [84- 7-122]	0	<b>79- 8-160</b>	<b>79-23-99</b>	<b>46-11-138</b>	60-10-200
	12	<b>69- 9-163</b>	<b>58-10-133</b>	<b>48-12-150</b>	74-21-137
<i>T. africanum</i> [93- 9-133]	0	65- 6-149	<b>43-12-162</b>	<b>66-14-96</b>	<b>40-17-113</b>
	12	82- 6-134	84-10-124	67- 9-124	80- 8-178

Tableau 1. **Activité, en tant que substance de piste, d'extraits acétoniques de glandes à poison de quatre formes de *Tetramorium aculeatum*, ainsi que de *T. africanum*, chez des fourrageuses de ces mêmes formes et espèce.**

*Les extraits sont présentés à raison de 0.1 (chiffres supérieurs) ou 1 (chiffres inférieurs) glande à poison par piste sur des circonférences (R = 3,2 cm) divisées en arcs de 10°, et les suivis d'au moins 20 ouvrières sont quantifiés par les médianes des nombres d'arcs parcourus sans discontinuité. Toutes les valeurs expérimentales diffèrent statistiquement (P<0.05) des valeurs contrôles, qui varient de 0.4 à 0.7 arcs parcourus.*

**Table 1. Trail pheromone activity of acetone extracts of poison glands of four forms of *Tetramorium aculeatum*, together with *T. africanum*, on foragers of these forms and species.**

*The extracts of 0.1 (figures above) or 1 (figures below) poison gland per trail were presented on circumferences divided into arcs of 10°, and the trail-following responses of at least 20 workers were quantified by the medians of the number of arcs uninterruptly walked on. All the experimental values statistically (P<0.05) differ from the control ones, which varied between 0.4 and 0.7 arcs followed.*

Tableau 2. **Orientation (O), vitesse linéaire (V) et vitesse angulaire (S) induites par des derniers sternites d'ouvrières de quatre formes de *Tetramorium aculeatum* ainsi que de *T. africanum*, chez des fourrageuses de ces mêmes formes et espèce.**

*Les sternites sont présentés posés sur du papier filtre. Du même papier intact sert de stimulus contrôle. Les variables sont quantifiées par les médianes d'au moins 15 valeurs, exprimées en degrés angulaires (O), mm/sec (V) et degrés angulaires/cm (S). Les valeurs expérimentales qui diffèrent statistiquement (P<0.05) des valeurs contrôles sont écrites en gras.*

**Table 2. Orientation (O), linear speed (V) and angular speed (S) induced by last sternites of four forms of *Tetramorium aculeatum*, together with *T. africanum*, in foragers of these forms and species.**

*The sternites were presented on filter paper. Blank pieces of same paper were used as control. The variables are quantified by the medians of at least 15 values, expressed in angular degrees (O), mm/sec (V) and angular degrees/cm (S). The experimental values which statistically (P<0.05) differ from the control ones are written in bold characters.*

Tableau 3. **Orientation (O), vitesse linéaire (V) et vitesse angulaire (S) induites par des glandes de Dufour d'ouvrières de trois formes de *Tetramorium aculeatum*, ainsi que de *T. africanum*, chez des fourrageuses de ces mêmes formes et espèce.**

*Les glandes de Dufour sont présentées sur du papier filtre, immédiatement après leur isolement ou 12 minutes plus tard. Les variables sont quantifiées par les médianes d'au moins 15 valeurs, exprimées en degrés angulaires (O), mm/sec (V) et degrés angulaires/cm (S). Les valeurs expérimentales qui diffèrent statistiquement (P<0.05) des valeurs contrôles sont écrites en gras.*

**Table 3. Orientation (O), linear speed (V) and angular speed (S) induced by Dufour glands of four forms of *Tetramorium aculeatum*, together with *T. africanum*, in foragers of these forms and species.**

*The Dufour glands were presented on filter paper, immediately after their isolation or 12 minutes later. Blank pieces of same paper were used as control. The variables are quantified by the medians of at least 15 values, expressed in angular degrees (O), mm/sec (V) and angular degrees/cm (S). The experimental values which statistically (P<0.05) differ from the control ones are written in bold characters.*

linéaire. Quant à *T. africanum*, elle ne répond pas significativement à une glande de P, mais bien à une glande de G présentée immédiatement (attraction et augmentation des vitesses). Elle répond, d'une manière différente, à une glande de TB.

Les quatre formes et espèces se distinguent donc non seulement par l'activité de leur glande de Dufour mais aussi par leur réaction aux glandes des autres.

## CONCLUSION ET DISCUSSION

Sur la base de la morphologie, de la structure du nid et du comportement général des ouvrières nous distinguons ici quatre «formes», provisoirement dénommées P, G, TB et TBP, au sein de ce qui est appelé *Tetramorium aculeatum*. Ces formes diffèrent aussi par leur réaction au contenu de leur glande à poison, de leur glande de Dufour et à un extrait de dernier sternite, ainsi que par leur réaction aux glandes et structures des autres formes et de *T. africanum*.

Cette étude montre aussi que du point de vue des réactions éthologiques étudiées, les formes P et G sont les plus ressemblantes. Si l'on tient compte de toutes les différences observées, il est vraisemblable que la forme TB constitue un taxon distinct de celui des formes P et G.

Des études morphologiques et histologiques (glandes), chimiques (phéromones volatiles, venin, lipides cuticulaires), comportementales (défense, récolte de nourriture, adoption de couvain) et écologiques (dont la structure et l'installation des nids) devraient être réalisées afin de préciser notre hypothèse. Ces études détaillées permettraient aussi de mieux connaître la biologie de ces formes et, dès lors, de lutter plus efficacement contre celles qui nuisent à l'agriculture.

**Remerciements** : Ce travail a été en partie financé par un projet Campus du ministère français de la coopération (108/CD/90).

## REFERENCES

- BOLTON, B., 1980. - The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Ethiopian zoogeographical region. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol. series*, 40, 193-384.
- BUYCKX, E.J.E., 1962. - *Précis des maladies et des insectes nuisibles rencontrés sur les plantes cultivées au Congo, au Rwanda et au Burundi*. Publ. INEAC. H.S. Weissenbruch Press, Bruxelles 708 pp. (98-100).
- CAMMAERTS, M-C., CAMMAERTS, R. & DEJEAN, A., 1993. - Propriétés physiques et éthologiques des pistes de six espèces de Myrmicines. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 8, 95-102.
- CAMMAERTS, M-C., VERHAEGHE, J-C., CAMMAERTS, R. & LESSEUX, R., 1991. - A hitherto unknown ethological factor in the ant *Tetramorium impurum* (Myrmicinae). *Behavioural Processes*, 23, 193-203.
- CAMMAERTS, R., CAMMAERTS, M-C., & DEJEAN, A. - The trail of the African urticating ant *Tetramorium aculeatum*: source, potency and workers' behavior. *in preparation*.
- MERLIN, P., BRAEKMAN, J-C., DALOZE, D., PASTEELS, J.M. & DEJEAN, A., 1992. - New C26  $\delta$ -lactones from the Dufour's gland of the urticating ant *Tetramorium aculeatum*. *Experientia*, 48, 111-113.

**MICROSATELLITES ET STRUCTURE  
GENETIQUE CHEZ UNE FOURMI DES BOIS,  
*FORMICA LUGUBRIS***

**Michel Chapuisat (1,2) et Daniel Cherix (1)**

(1) *Musée de Zoologie, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse*

(2) *Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, 1015 Lausanne,  
Suisse*

**Résumé:** Les microsatellites sont des segments d'ADN avec des répétitions en tandem de courts motifs. Ils sont très polymorphiques à cause de variations dans le nombre de répétitions du motif, et cette variabilité de taille peut être analysée au moyen de la réaction de polymérase en chaîne (PCR). Chez les insectes sociaux, qui montrent un faible taux de polymorphisme enzymatique, les microsatellites sont particulièrement prometteurs: ils permettront d'analyser de manière fine la structure génétique des populations et des colonies, et seront utiles pour des études sur l'évolution nécessitant une distinction génétique précise. Des microsatellites de motifs TG/AC et TC/AG ont été clonés et séquencés chez *Formica lugubris*, une espèce polygyne et polycalique du groupe des fourmis des bois. Ces microsatellites permettront d'une part d'estimer le flux génétique entre deux formes sympatriques, et d'autre part d'analyser la structure reproductive des colonies et ses effets sur le degré de parenté.

**Mots-clés:** *microsatellites, ADN, structure génétique, Formica lugubris*

**Summary:** **Microsatellites and genetic structure in a red wood ant, *Formica lugubris***

Microsatellites are DNA segments with short, tandemly repeated, sequence motifs. They are highly polymorphic because of variations in the number of repeats of the sequence motifs, and this length variability can be analyzed by the polymerase chain reaction (PCR). In social insects, which typically exhibit low level of enzymatic polymorphism, microsatellites are especially promising: they will permit to analyse colony and population genetic structure at a fine scale, and will be useful for evolutionary studies needing a precise genetic distinction. TG/AC and TC/AG microsatellites have been cloned and sequenced in the red wood ant *Formica lugubris*, a polygynous and polydomous species. These microsatellites will be used first to measure gene flow between two sympatric forms and secondly to analyse colony reproductive structure and its effects on genetic relatedness.

**Key-words:** *microsatellites, DNA, genetic structure, Formica lugubris*

## INTRODUCTION

Les études génétiques des colonies et des populations d'insectes sociaux dépendent de façon critique de marqueurs génétiques polymorphiques. D'une part, ces marqueurs sont les outils de base pour les études de génétique des populations (structuration génétique des populations, restriction du flux génétique, spéciation, etc...). D'autre part,

ils permettent d'étudier le système de reproduction, la structure reproductive des colonies et le degré de parenté, ainsi que d'établir des filiations. Ces éléments sont importants pour comprendre les bases évolutives de l'organisation sociale, et en particulier le rôle des stratégies basées sur la sélection de parentèle (kin-selection).

Chez les abeilles, les fourmis et les guêpes sociales, la faible variabilité des isozymes limite sérieusement ce type de recherche. Pour des études génétiques plus fines, de nouveaux marqueurs génétiques très variables appelés microsatellites sont très prometteurs (Queller et al., 1993).

Les microsatellites sont des répétitions en tandem de séquences simples d'ADN, constitués de 10 à 50 copies de motifs de 1 à 6 paires de bases. Ils sont abondants dans le génome nucléaire de tous les eucaryotes et sont en général inclus dans des séquences uniques, ce qui permet une amplification par la réaction de polymérase en chaîne (PCR). Cette technique puissante permet de travailler à partir de très petits échantillons, ce qui est un avantage certain pour l'étude des insectes. Les microsatellites sont extrêmement polymorphiques à cause de variations dans le nombre de répétitions du motif de base, tout en étant hérités de manière mendélienne (Tautz, 1989)

La caractérisation de microsatellites a été entreprise chez *Formica lugubris*, une espèce du groupe *Formica rufa* qui forme de grandes colonies dans le Jura suisse, avec de nombreux nids reliés entre eux, et où chaque nid contient de nombreuses reines (Cherix et al., 1991). La structure génétique de la population a été étudiée par électrophorèse des isozymes (Pamilo et al., 1992). L'espèce *Formica lugubris* semble en fait constituée de deux groupes génétiques isolés, qui représentent vraisemblablement deux espèces jumelles récemment séparées. Il n'y a toutefois pas d'allèle discriminant, et il est en général possible de classer les nids, mais pas les individus, dans un type ou l'autre, sur la base de covariations de fréquences alléliques à plusieurs loci.

Les microsatellites seront employés pour:

1. Déterminer le niveau du flux génétique entre les deux formes sympatriques de *Formica lugubris*. Si ce flux est totalement interrompu et qu'il existe des allèles discriminants, il sera possible d'étudier les mécanismes de cette isolation reproductive.

2. Etudier de façon fine la structure reproductive des colonies (nombre effectif minimal de reines, nombre d'accouplements par reine, division du travail reproductif entre les reines) et ses effets sur le degré de parenté.

3. Examiner si une différenciation génétique locale correspond aux groupes de nids coopérant entre eux.

## MATERIEL ET METHODES

Une première phase consiste à trouver et à caractériser des microsatellites. Dans un deuxième temps, quelques loci choisis seront amplifiés par PCR, fournissant ainsi des marqueurs génétiques variables qui pourront être typés chez les individus des colonies et des populations.

Le protocole expérimental détaillé est pour l'essentiel celui de Estoup et al. (1993). Queller et al. (1993) présentent les principes généraux de la méthode de façon illustrée.

### 1. Recherche et caractérisation de microsatellites

Une banque génomique partielle a été construite dans un vecteur plasmidique. Le DNA génomique de 42 fourmis a été extrait de façon douce, puis digéré par une enzyme de restriction. Les fragments entre 300 et 550 paires de bases ont été isolés à partir d'un gel d'agarose, puis clonés dans un vecteur plasmidique. Des bactéries compétentes ont

ensuite été transformées, c'est-à dire ont incorporé ces plasmides contenant une collection de fragments avec des séquences d'ADN de fourmi. 2400 colonies recombinantes, transférées sur des boîtes avec du milieu solide, constituaient la banque génétique dans laquelle il fallait retrouver les clones contenant un microsatellite de fourmi.

La banque a donc été criblée par hybridation avec des sondes, qui sont des oligonucléotides avec une séquence microsatellite. Deux sondes oligonucléotiques (TC)<sub>10</sub> et (TG)<sub>10</sub> ont été marquées de façon à pouvoir les détecter par une réaction immunologique sans recourir à la radioactivité. La banque génétique a été repliquée sur une membrane de nylon, et ces membranes ont été criblées par hybridation avec les sondes: ces dernières s'hybrident spécifiquement avec les séquences complémentaires, ce qui permet d'"allumer" les clones contenant des microsatellites correspondant aux sondes employées. La présence de microsatellites a été vérifiée ensuite dans un Southern blot.

21 clones positifs ont été isolés puis séquencés, ce qui a permis de déterminer exactement les microsatellites et les séquences adjacentes.

## 2. Détection de ces marqueurs génétiques polymorphiques

Pour 5 loci, des amorces complémentaires à des séquences uniques flanquant le microsatellite ont été mises au point, ce qui permettra d'amplifier spécifiquement par PCR le locus contenant la séquence répétée de longueur variable. Le polymorphisme de taille de ces loci sera analysé par électrophorèse sur gel de séquençage, ce qui permettra d'identifier efficacement les allèles de chaque locus.

## RESULTATS

Chez *Formica lugubris*, 21 clones contenant des microsatellites (TG)<sub>n</sub> et (TC)<sub>n</sub> ont été isolés parmi 2400 colonies recombinantes. La taille moyenne d'un insert étant de 395 paires de bases (N=29), la densité moyenne des répétitions (TG)<sub>n</sub> et (TC)<sub>n</sub> peut être estimée à un motif tous les 40'000 à 50'000 paires de bases. Cette estimation grossière dépend de l'efficacité de la détection, mais correspond environ aux estimations obtenues pour *Bombus terrestris* (Estoup et al., 1993). Le séquençage des clones positifs a permis de confirmer la présence de microsatellites dans 17 cas. Pour les 4 clones restant, la séquence exacte n'a pas pu être déterminée pour l'instant car deux colonies ont été isolées et séquencées conjointement. Si nécessaire, ces 4 clones pourront être séparés et réanalysés ultérieurement. 10 microsatellites (TC)<sub>n</sub> et 7 (TG)<sub>n</sub>, avec des répétitions non interrompues de 4 à 20 motifs dinucléotidiques, ont été trouvés. Le microsatellite est associé à d'autres types de répétitions dans deux cas pour les motifs TC et dans 5 cas pour les motifs TG (microsatellite complexe).

Des amorces flanquant les microsatellites suivants ont été mises au point: (TG)<sub>20</sub>, et (TC)<sub>19,16, 12 et 10</sub>. Plus les microsatellites sont longs, plus la probabilité est grande qu'un polymorphisme élevé soit présent. L'analyse de la variabilité de ces loci dans les colonies et les populations est en cours.

## DISCUSSION

Des microsatellites (TG)<sub>n</sub> et (TC)<sub>n</sub> ont été isolés et séquencés chez *Formica lugubris*. Cela confirme la présence fréquente de ces séquences répétées dans les génomes eucaryotes. Les microsatellites ne sont pas trop difficiles à cloner et sont donc une source abondante de marqueurs génétiques variables. Ce sont essentiellement des considérations pratiques (coût et temps de travail) qui limitent le nombre de loci disponibles.

Le principal désavantage des microsatellites réside dans le fait que des amorces mises au point dans une espèce n'amplifient pas forcément de fragment variable dans une

autre espèce. Chez les mammifères, les amorces fonctionnent souvent dans des espèces proches (Schlötterer et al., 1991, Moore et al., 1991), mais chez les insectes cela devra être testé de cas en cas. Il est toutefois peu probable que des amorces puissent être employées dans des espèces ayant depuis longtemps divergé, puisque les microsatellites sont en général inclus dans des séquences non codantes susceptibles d'évoluer rapidement. L'effort pour rechercher et caractériser des microsatellites devra probablement être répété pour chaque grand groupe d'espèces. Au sein des insectes sociaux, des microsatellites ont déjà été développés chez les abeilles et les bourdons (Estoup et al., 1993), les polistes (Hughes et Queller, 1993), et les fourmis des genres *Leptothorax* (Hamaguchi et al., 1993) et *Myrmica* (Evans, sous presse).

Chez *Formica lugubris*, le niveau de polymorphisme de 5 loci sera analysé par PCR. Les loci avec les répétitions pures les plus longues (20, 19 et 16 motifs) sont susceptibles d'être très variables, avec de nombreux allèles et des taux d'hétérozygotie élevés. Ils seront principalement employés pour étudier la structure génétique fine des colonies et les mécanismes générant ces patterns (structure reproductive). Les loci avec des répétitions plus courtes ou impures (12 et 10 motifs) sont potentiellement moins variables, et seront probablement mieux indiqués pour étudier la structure génétique des populations et le flux génétique entre les deux formes sympatriques de *Formica lugubris*.

Les microsatellites sont des marqueurs génétiques très prometteurs. Leur grande variabilité, la qualité de l'information qu'ils procurent (allèles codominants hérités de façon mendélienne) et les avantages d'une détection directe par PCR en font des outils de choix pour analyser la structure génétique fine des colonies et des populations d'insectes sociaux.

## REFERENCES

- Cherix, D., Chautems, D., Fletcher, D., Fortelius, W., Gris, G., Keller, L., Passera, L., Rosengren, R., Vargo, E. and Walter, F., 1991. Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera Formicidae). *Ethology Ecology Evolution, Special Issue, 1*:61-66.
- Estoup, A., Solignac, M., Harry, M. and Cornuet, J.M., 1993. Characterization of (GT)<sub>n</sub> and (CT)<sub>n</sub> microsatellites in two insect species: *Apis mellifera* and *Bombus terrestris*. *Nucleic Acids Res. 21*:1427-1431.
- Evans, J., 1993. Parentage analyses in ant colonies using simple sequence repeat loci. *Molecular Ecology*, in print.
- Hamaguchi, K., Itô, Y. and Takenaka, O., 1993. GT dinucleotide repeat polymorphisms in a polygynous ant, *Leptothorax spinosior* and their use for measurement of relatedness. *Naturwissenschaften 80*:179-181.
- Hughes, C. and Queller, D., 1993. Detection of highly polymorphic microsatellite loci in a species with little allozyme polymorphism. *Molecular Ecology 2*:131-137.
- Moore, S., Sargeant, L., King, T., Mattick, J., Georges, M. and Hetzel, D., 1991. The conservation of dinucleotide microsatellites among mammalian genomes allows the use of heterologous PCR primer pairs in closely related species. *Genomics 10*:654-660.
- Pamilo P., Chautems, D. and Cherix, D., 1992. Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe. *Ins. Soc. 39*:15-29.
- Queller, D., Strassmann, J. and Hughes, C., 1993. Microsatellites and kinship. *TREE 8*:285-288.
- Schlötterer, C., Amos, B. and Tautz, D., 1991. Conservation of polymorphic simple sequence loci in cetacean species. *Nature 354*:63-65.
- Tautz, D., 1989. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Res. 17* : 6463-6471.

**INFLUENCE DE LA REINE SUR L'ACTIVITE D'ELEVAGE  
DES OUVRIERES DE LA FOURMI  
*LEPTOTHORAX NYLANDERI* (FOERSTER)**

**ROZE E. et PLATEAUX L.**

*Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement et URA 1293 Université de  
Nancy I,  
BP 239,F 54506 Vandoeuvre-les- Nancy Cedex*

**Résumé :** Une étude de l'effet d'extraits de reines hivernantes dans des solvants organiques (pentane et méthanol) sur l'activité d'élevage des ouvrières de *L.nylanderi* montre que ces extraits ne produisent pas l'effet obtenu par la présence de la reine normale. En conséquence, on cherche à connaître les variations de l'influence de la reine après son hivernage. L'inhibition exercée par la reine sur l'élevage de reines augmente durant les premières semaines qui suivent son hivernage et devient totale après quatre semaines.

**Mots-clés :** *Fourmis, inhibition, extraits de reines, cycle saisonnier.*

**Abstract: Queen control on the rearing activity of workers in the ant *Leptothorax nylanderi* (Förster).**

The effect of extracts from wintering queens by organic solvents (pentane and methanol) on the rearing activity of workers is studied. It shows that these extracts don't produce the same effect as the presence of the normal queen. Accordingly, the variations of the queen control after her overwintering are looked for. The inhibition exerted by the queen on the queen rearing increases during the first weeks following her overwintering and becomes complete after four weeks.

**Key Word :** *Ants, inhibition, extract from queens, seasonal cycle.*

**I. ETUDE DE L'EFFET D'EXTRAITS DE REINES  
HIVERNANTES.**

**INTRODUCTION**

En soumettant des ouvrières de diverses Fourmis à des extraits de reines de la même espèce, on n'a pas obtenu d'effet identique à celui de la reine (inhibition de l'élevage de reines): CARR(1962) n'obtient pas d'effet, TOROSSIAN (1968) et COLOMBEL (1972) obtiennent un effet diminué. PLATEAUX (1971) obtient un effet différent. PASSERA (1980) montre que l'action de la reine dépend de phéromones enlevées par lavage à l'acétone. Nous tentons ici de tester l'action d'extraits cuticulaires polaires et non polaires.

## MATERIEL ET METHODES

Au jour zéro correspondant à leur sortie d'hivernage ( pour être placées en étuve à 24°C ), six sociétés sont divisées chacune en 8 lots contenant les mêmes nombres d'ouvrières pour une même société (pour chaque société, n= respectivement 20,19,13,23,20,21), ainsi que les mêmes nombres de larves (pour chaque société, n=respectivement 25,19,17,31,34,29.) L'élevage de reines est réalisé dans les mêmes proportions lorsque le rapport du nombre de larves au nombre des ouvrières se tient entre 1 et 1,5 et ces proportions ne dépendent pas de l'effectif du groupe (Plateaux,1971). Ces 8 lots sont les suivants:

R = ouvrières avec leur reine = *workers with their queen.*

O = ouvrières seules = *Workers alone.*

M = ouvrières + dépôt de méthanol pur = *Workers + a deposit of pure methanol.*

P = ouvrières + dépôt de pentane pur = *Workers + a deposit of pure pentane.*

Mmf = ouvrières + dépôt d'extrait méthanolique de 5 reines hivernantes non fécondées = *workers + a deposit of methanolic extract from 5 unmated wintering queens.*

Prnf = ouvrières + dépôt d'extrait pentanique de 5 reines hivernantes non fécondées = *workers + a deposit of pentanic extract from 5 unmated wintering queens.*

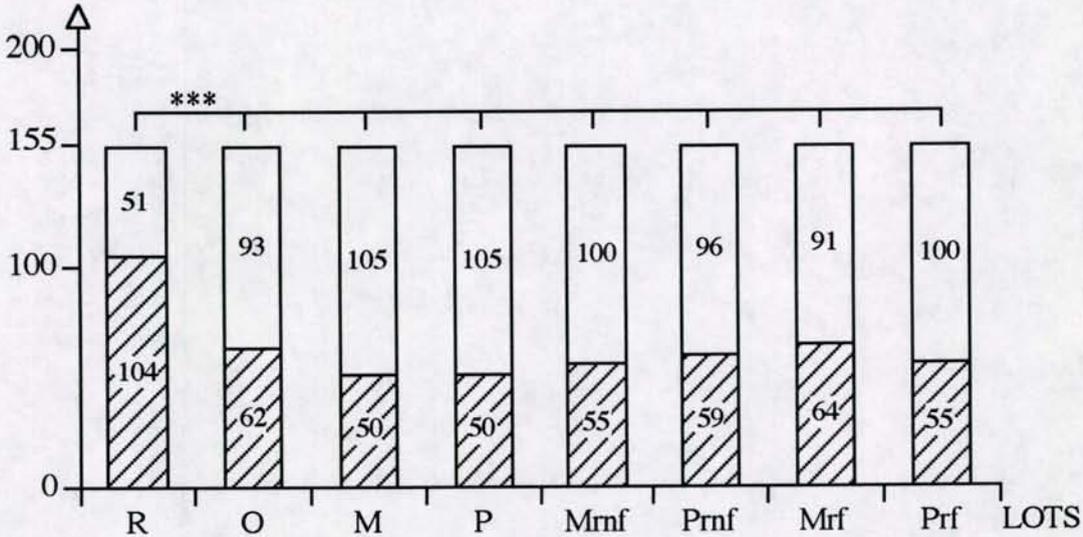
Mrf = ouvrières + dépôt d'extrait méthanolique de 5 reines hivernantes fécondées = *workers + a deposit of methanolic extract from 5 mated wintering queens.*

Prf = ouvrières + dépôt d'extrait pentanique de 5 reines hivernantes fécondées = *workers + a deposit of pentanic extract from 5 mated wintering queens.*

Les dépôts ont été placés à même la paroi inférieure du tube de verre constituant le nid, au niveau que les fourmis sont censées occuper ensuite, ce qui expose en permanence les ouvrières à la perception des extraits, lorsque leurs antennes touchent la paroi. Les extraits sont obtenus par lavage de 5 reines dans le solvant durant 17 minutes, ces reines ayant été retirées de leur nid d'hivernage pour être anesthésiées sur un bac de glace, puis placées aussitôt dans le solvant.

## RESULTATS

Effectif total (6 groupes)  
Total effective (6 groups)



□ stade demeuré larvaire au bout de 3 semaines.  
larval stage persisting after 3 weeks.

▨ stade prénymphe ou nymphe au bout de 3 semaines.  
prepupal or pupal stage reached after 3 weeks.

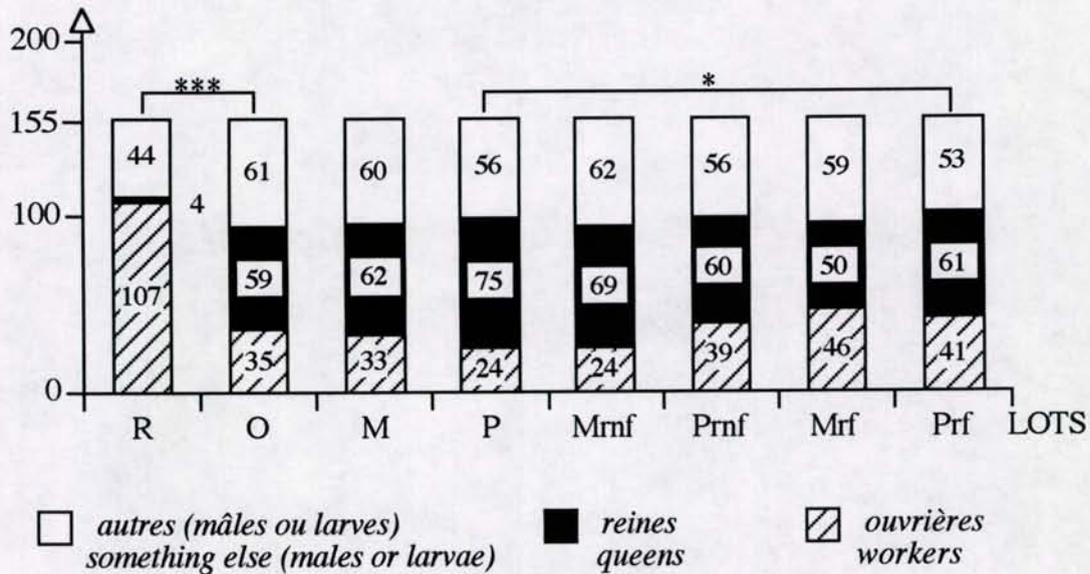
\*\*\* différence très hautement significative.  
very highly significant difference.

**Figure 1:** Développement du couvain (vitesse de développement) en fonction de la présence ou l'absence de la reine ou d'extraits de reines hivernantes. Le test statistique est celui du chi deux appliqué à l'effectif total des couvains additionnés.

Development of the brood (development rate) according to the presence or the absence of the queen or extracts from wintering queens. The statistic test is the chi square test applied to the total effective of summed broods.

La présence de reine accélère le développement des larves par rapport à toutes les autres situations, avec ou sans extraits. Les extraits utilisés ne montrent pas d'effet (pas de variation significative).

Effectif total (6 groupes)  
Total effective (6 groups)



\*\*\* différence très hautement significative.  
very highly significant difference.

\* significatif.  
significant.

**Figure 2:** Devenir des larves ( en reines, ouvrières ou autres) en fonction de la présence ou de l'absence de la reine ou d'extraits de reines hivernantes. Le test statistique est celui du chi deux appliqué à l'effectif total des couvains additionnés.

Growing of larvae ( into queens, workers or something else) according to the presence or the absence of the queen or extracts from wintering queens. The statistic test is the chi square test applied to the total effective of summed broods.

La reine inhibe fortement la production de nouvelles reines. Les lots sans reine, avec ou sans extrait, ne sont guère différents entre eux, mis à part les lots P (pentane pur) et Prf (extrait pentanique de reines fécondées) à différence à peine significative ( $p=0,05$ ). Les lots Mrnf et Mrf montrent entre eux une différence significative, mais n'en montrent pas avec les lots O et M.

## DISCUSSION

La reine de *Leptothorax nylanderi* accélère le développement des larves et inhibe la production de nouvelles reines. Ce dernier point est bien connu (PLATEAUX, 1971). Quant à l'accélération du développement des larves, elle est montrée chez *Myrmica* par BRIAN et CARR (1960) et BRIAN (1963).

Nos extraits de reines hivernantes ne montrent pas d'effet comparable à celui d'une reine vivante accomplissant son cycle au sein de la société. Ceci peut être dû à l'état physiologique des reines employées en extrait, ou à l'utilisation séparée des extraits polaires et non polaires, ou encore à la quantité insuffisante d'extrait, lequel peut éventuellement se dégrader ou s'évaporer trop vite. Nous avons utilisé des reines hivernantes parce que les expériences étaient faites à quelques semaines d'intervalle en hiver. Il était préférable de réaliser les extraits à partir de reines comparables entre elles durant assez longtemps, comme le sont les reines en diapause hivernales.

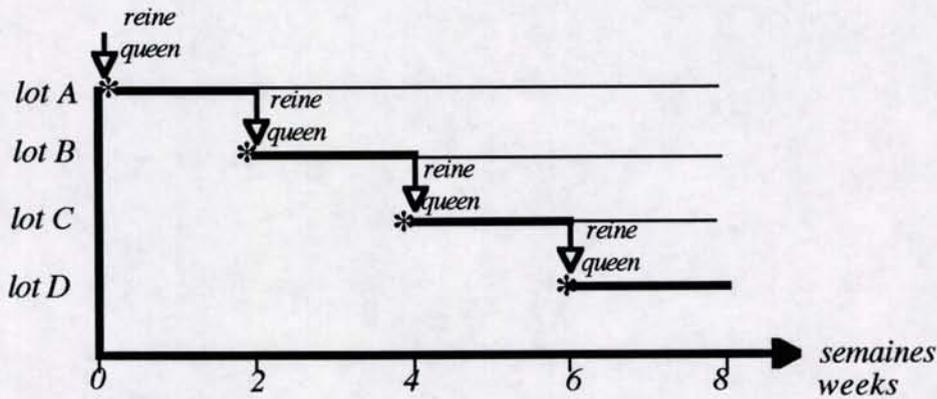
## II. ETUDE DU CYCLE D'ACTIVITE DE LA REINE SORTIE D'HIVERNAGE

### INTRODUCTION

Les extraits de reines hivernantes paraissant quasiment sans effet, nous avons testé l'hypothèse d'une variation de l'influence de la reine durant son cycle saisonnier, cette influence étant supposée faible en hivernage.

### MATERIEL ET METHODES

Cinq sociétés sont divisées chacune en 4 lots égaux durant leur hivernage (ouvrières, pour chaque société,  $n$ =respectivement 46,28,39,37,23; larves,  $n$ =respectivement 79,35,57,38,31). Ensuite, ces lots A, B, C, D sont sortis d'hivernage tour à tour à deux semaines d'intervalle, chaque lot recevant la reine pour deux semaines lors de sa sortie d'hivernage. Finalement, la reine reste définitivement dans le dernier lot D (Fig 3).



\* Sortie d'hivernage du lot = The lot comes out of overwintering

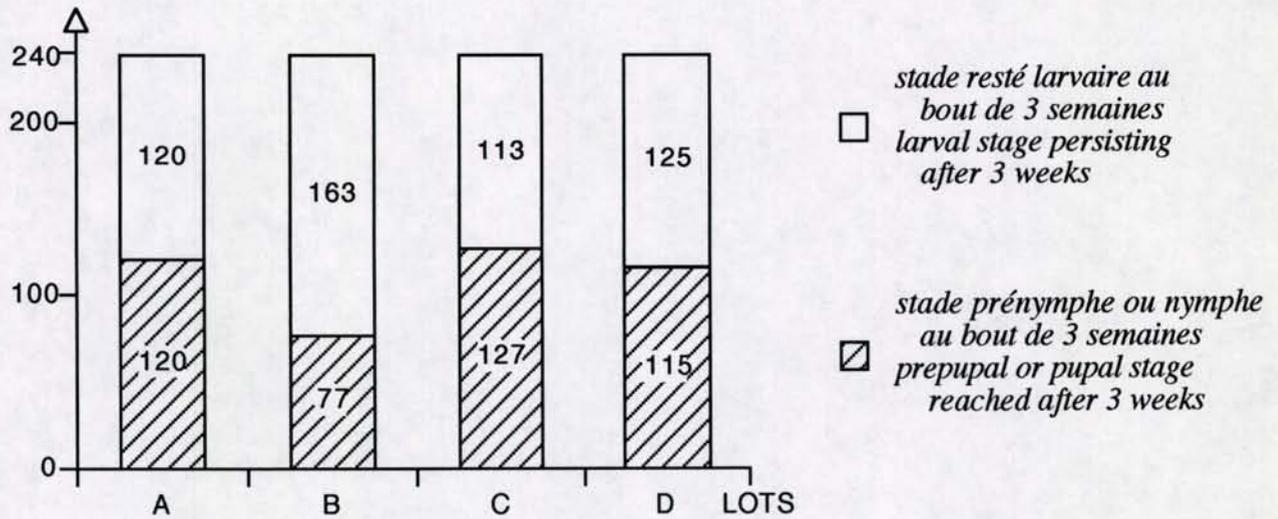
— Présence de la reine = Presence of the queen.

**Figure 3:** Protocole expérimental = Experimental process.

Le lot A subit donc l'action de la reine durant les 1<sup>ère</sup> et 2<sup>e</sup> semaines suivant la sortie d'hivernage de celle-ci. La reine est en 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> semaines suivant sa sortie d'hivernage lorsqu'elle agit sur le lot B, en 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> semaines lorsqu'elle agit sur le lot C, en 7<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> semaines lorsqu'elle agit sur le lot D.

## RESULTATS

Effectif total (5 groupes)  
Total effective (5 groups)



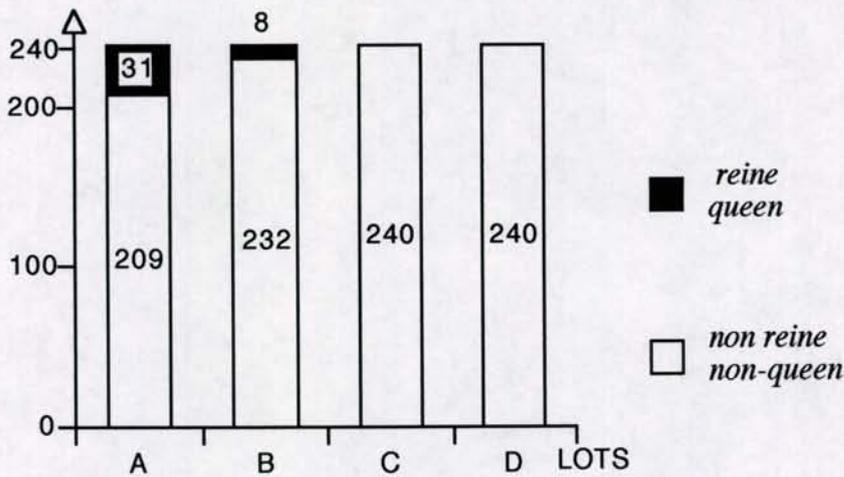
**Figure 4:** Développement du couvain (vitesse de développement) en fonction du temps écoulé depuis la sortie d'hivernage de la reine présente dans le groupe. Le test statistique est celui du chi deux appliqué à l'effectif total des couvains additionnés.

*Development of the brood (development rate) according to the time passed from the end of the overwintering of the queen present in the group. The statistic test is the chi square test applied to the total effective of summed broods.*

Le nombre de larves ayant atteint les stades prénymphe ou nymphe en 3 semaines se montre globalement plus petit dans le groupe B que dans les autres groupes. Bien que significatif en apparence, ce résultat est, dans le détail, trop différent d'une société à l'autre pour être interprétable. Cela appelle de nouvelles expériences. Par rapport à l'expérience I, ces résultats sont intermédiaires entre celui où la reine était présente en permanence (3 semaines et au-delà) et ceux où la reine était absente. Ici la reine est présente durant 2 semaines seulement, ce qui est cohérent avec des résultats intermédiaires. Cependant, toute comparaison précise entre ces deux expériences serait hasardeuse, car elles sont trop différentes par le mode d'hivernage (avec ou sans intervention) et par l'état de la reine présente (déroulement normal du cycle ou tranches de cycle).

La figure 5 présente le devenir des larves en reines ou en non-reines durant l'expérience. Elle montre une augmentation significative de l'inhibition exercée par la reine sur l'élevage de reines, durant les premières semaines qui suivent l'hivernage de la reine. La reine semble donc effectivement hiverner avec une faible capacité inhibitrice, celle-ci augmentant ensuite durant le printemps.

Effectif total (5 groupes)  
Total effective (5 groups)



**Figure 5:** Devenir des larves (en reines ou non reines) en fonction du temps écoulé depuis la sortie d'hivernage de la reine présente dans le groupe. Le test statistique est celui du chi deux appliqué à l'effectif total des couvains additionnés.

Growing of the larvae (into queens or non-queens) according to the time passed from the end of the overwintering of the queen present in the group. The statistic test is the chi square test applied to the total effective of summed broods.

## DISCUSSION

Ces résultats expliquent, au moins en partie, la faible influence des extraits de reines hivernantes, celles-ci étant probablement peu inhibitrices. Cela incite à rechercher la meilleure phase du cycle de la reine quant à son influence sur la croissance et le développement du couvain.

## REFERENCES

- Brian, M.V., 1963. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 6. Factors influencing the course of female development in the early third instar. *Ins. Soc.* 10: 92-102.
- Brian, M.V. et C.A.H. Carr, 1960. The influence of the queen on brood rearing in ants of the genus *Myrmica*. *J. Ins. Physiol.* 5: 81-94.
- Carr, C.A.H., 1962. Further studies on the influence of the queen in the ants of the genus *Myrmica*. *Ins. Soc.* 9: 197-209.
- Colombel, P., 1972. Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Formicoidea, Poneridae). Biologie des ouvrières. *Ins.Soc.* 19: 171-194.
- Passera, L., 1980. La fonction inhibitrice des reines de *Plagiolepis pygmea* Latr. : Rôle des phéromones. *Ins. Soc.* 27: 212-225.
- Plateaux, L., 1971. Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II-Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Ann. Sc. Nat.* 13<sup>e</sup> série, 12: 1-90.

**LES STADES NYMPHAUX 7 ET 8 CHEZ**  
***Reticulitermes santonensis* FEYTAUD**  
**(ISOPTERA, RHINOTERMITIDAE)**

VIEAU F.

*Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux, Faculté des Sciences et des Techniques*  
*2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03 (France)*

**Résumé:** A la fin de l'hiver et au printemps les stades nymphaux 7 et 8 de *Reticulitermes santonensis*, définis par Buchli (1958), sont mélangés et déterminés : il n'y a pas de transformation du stade 7 (S7) en stade 8 (S8). Les stades 7 donnent des néoténiques brachyptères et les stades 8 des imagos ailés. Les organes génitaux et endocrines des stades 7 sont plus volumineux que ceux des stades 8. Le niveau de JHIII est aussi plus élevé et la vitellogenèse plus active.

**Mots-clés:** *Termites, nymphes, néoténiques, hormones.*

**Abstract:** **The 7th and 8th nymphal instar in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae)**

At the end of winter and in spring the 7th (S7) and 8th (S8) nymphal instars of *Reticulitermes santonensis*, as defined by Buchli (1958), are mixed and their evolution is determined: no transformation from S7 to S8 occurs. The 7th instar will give brachypterous neotenics and the 8th instar will give winged imagoes. The genital organs and endocrine glands of the 7th instar have a greater volume than 8th instar ones. The level of JHIII is higher and vitellogenesis is more active.

**Key words:** *Termites, nymphs, neotenics, hormones.*

## INTRODUCTION

*Reticulitermes santonensis* est un termite de l'ouest et du sud-ouest de la France; ses colonies se propagent par bouturages à partir de sexués néoténiques (Vieau, 1993). La notion classique de nid, comme il existe chez les termites supérieurs, n'est pas applicable à cette espèce et doit être remplacée par le terme plus général de société. On peut considérer qu'il y a une société par souche de bois, dans la nature.

Buchli (1958) a établi le cycle reproducteur mais surtout de manière expérimentale, dégageant des formes que l'on ne retrouve pas dans la nature. Noirot (1985), résumant le travail de Buchli, considère un tronc commun à deux stades larvaires puis deux voies divergentes, l'une sexuée à six stades nymphaux, les imagos étant au neuvième stade, l'autre neutre, la lignée des ouvriers, à partir desquels se différencient les soldats. Cependant, dans le cycle ainsi présenté, il n'est pas retenu un phénomène majeur : la néoténie (in Noirot, 1985).

Après extraction des souches, Buchli a remarqué que les stades 7 (S7) (grandes nymphes à courts fourreaux alaires) se transforment en sexués néoténiques brachyptères; la mue en stade 8 (S8) (grandes nymphes à longs fourreaux alaires) n'a été observée que deux fois, en conditions expérimentales. Pour Buchli, si l'on n'interrompt pas le cycle naturel par une ouverture prématurée des souches, les S7 devaient évoluer en S8; cependant Grassé (1982)

note la très grande abondance des formes néoténiques *in situ*. Il a donc semblé nécessaire de réexaminer l'articulation entre S7 et S8.

## MATERIEL ET METHODE

Au cours de l'année 1990, pendant la période précédant l'essaimage, qui a débuté dans la deuxième quinzaine du mois d'avril et s'est prolongé jusqu'au mois de mai (observation personnelle), on a étudié l'évolution du pourcentage des S7, des S8, des néoténiques brachyptères (N) et des ailés (A), dans des échantillons prélevés sur des souches en place, dans la forêt de la Baule-Escoublac (Loire-Atlantique) et à St Trojan (Ile d'Oléron) ; pour la période considérée, les individus inventoriés sont disséminés à la périphérie des souches. Une souche nouvelle est ouverte à chaque fois afin d'éviter les conséquences des perturbations causées par un examen préalable (Buchli, 1958). Des échantillons comprenant 100, 200 ou 300 individus de ces stades, ne présentent pas de différences statistiques ; c'est sur cette base que les prélèvements ont été analysés : 12 au mois de mars et 11 au mois d'avril. Des mesures et des coupes histologiques permettent de comparer les volumes respectifs de différents organes (génitaux, endocrines) chez les S7, les S8 et les sexués ; on a aussi dosé les taux de JHIII et d'ecdystéroïdes, pour la même période, au cours de l'année 1991.

## RESULTATS

### *Evolution comparée des stades 7, 8 néoténiques (N) et ailés (A) : Année 1990 : Forêt de la Baule-Escoublac, Forêt de St Trojan.*

Au cours du mois de février les S7 et les S8 sont mélangés dans les souches; par la suite l'évolution est illustrée dans le tableau 1.

A) S7: 62,60 ± 8,47	B) S7: 53,35 ± 11,10
S8: 27,81 ± 7,37	S8: 4,46 ± 1,68
N: 0,95 ± 0,3	N: 7,04 ± 2,47
A: 8,64 ± 4,75	A: 35,15 ± 12,02
100,00	100,00

**Tableau 1.** A) Moyennes en % (mars) (n=12) ; B) Moyennes en % (avril) avant essaimage (n=11).

**Table 1.** A) Mean percentages (march) (n=12) ; B) Mean percentages (april) before swarming (n=11).

Le stock de S7 décroît d'un mois à l'autre, les S8 se transforment en ailés. Les S7 muent en néoténiques brachyptères, ce qui peut se voir directement dans les prélèvements ; aucune mue de S7 en S8 n'est observée ; les néoténiques se différencient sans perturbation préalable. En additionnant le nombre de S7 et de N d'une part et de S8 avec les ailés d'autre part, les résultats suivants sont obtenus :

$$\text{Mars : } S7+N = 63,56 \pm 8,27 \quad S8+A = 36,44 \pm 8,27$$

$$\text{Avril : } S7+N = 60,40 \pm 11,38 \quad S8+A = 39,60 \pm 10,43$$

Il n'y a aucune différence significative de S7+N d'un mois à l'autre (t=0,23 ; P > 0,05) ; la même remarque peut être faite pour S8+A (t=0,24 ; P > 0,05). Les S7 ne muent pas en S8 au cours de la période considérée.

*Mesure des organes génitaux et endocrines (individus mâles).*

A la fin du mois de mars, on a mesuré le diamètre (D) et la hauteur (H) des testicules des S7 et des S8 (n=30) (voir fig. 1), et sur des coupes histologiques sériées, en  $10^{-3}$  mm<sup>3</sup>, le volume des organes suivants : testicules, glandes accessoires, corps allates et glandes de mues. Les examens histologiques concernent également les stades imagos vierges et néoténiques de 10 jours ; ils ont été faits sur 5 individus (Tableau 2).

Mesures des testicules :

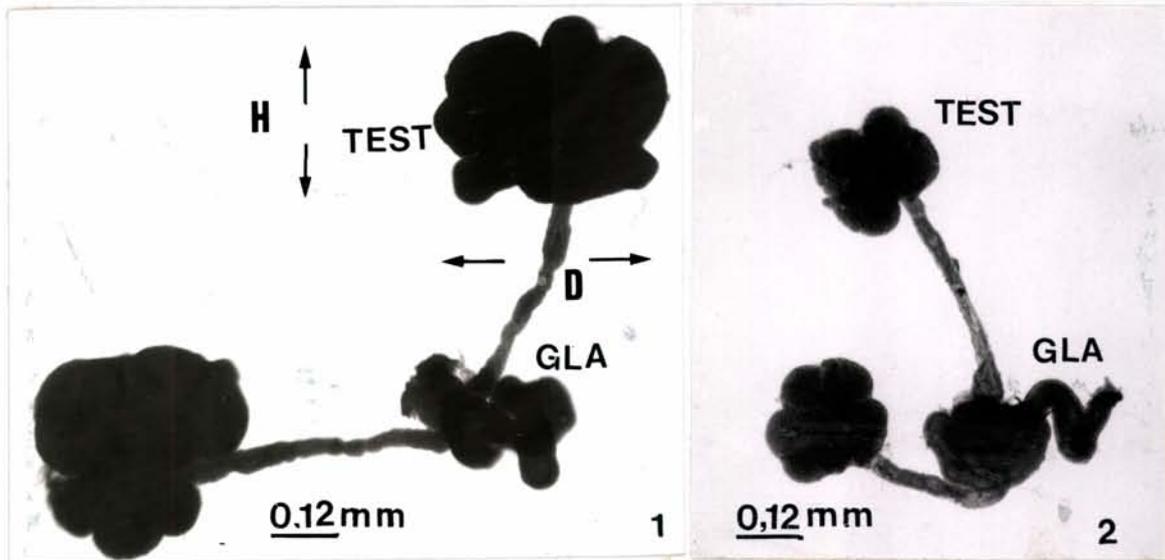
Pour les S7 la hauteur est comprise entre 400 et 600  $\mu$ m et le diamètre entre 600 et 800  $\mu$ m ; pour les S8 la hauteur varie entre 200 et 300  $\mu$ m et le diamètre entre 250 et 350  $\mu$ m. Les dimensions des S7 sont donc plus grandes.

	S7	S8	Imv	Néo 10 j
<b>Test</b>	18,10 $\pm$ 0,75	3,83 $\pm$ 0,2	4,01 $\pm$ 0,42	26,55 $\pm$ 4,57
<b>Gla</b>	5,83 $\pm$ 0,2	2,68 $\pm$ 0,12	2,52 $\pm$ 0,22	19,08 $\pm$ 1,28
<b>Ca</b>	0,63 $\pm$ 0,008	0,43 $\pm$ 0,018	0,38 $\pm$ 0,07	0,83 $\pm$ 0,04
<b>Gm</b>	2,62 $\pm$ 0,24	1,32 $\pm$ 0,11		

**Tableau 2.** Volume des testicules (Test), des glandes accessoires (Gla), des corps allates (Ca) et des glandes de mue (Gm), chez les S7, les S8, les imagos vierges (Imv) et les néoténiques de 10 jours (Néo 10 j).

**Table 2.** Volumes of the testis (Test), accessory glands (Gla), corpora allata (Ca), and molt glands (Gm) of the S7, S8, virgin imagoes (Imv), and ten-days neoténics (Néo 10j).

Tous ces organes sont plus volumineux chez les S7 que chez les S8. Les testicules des jeunes néoténiques continuent de croître très rapidement.

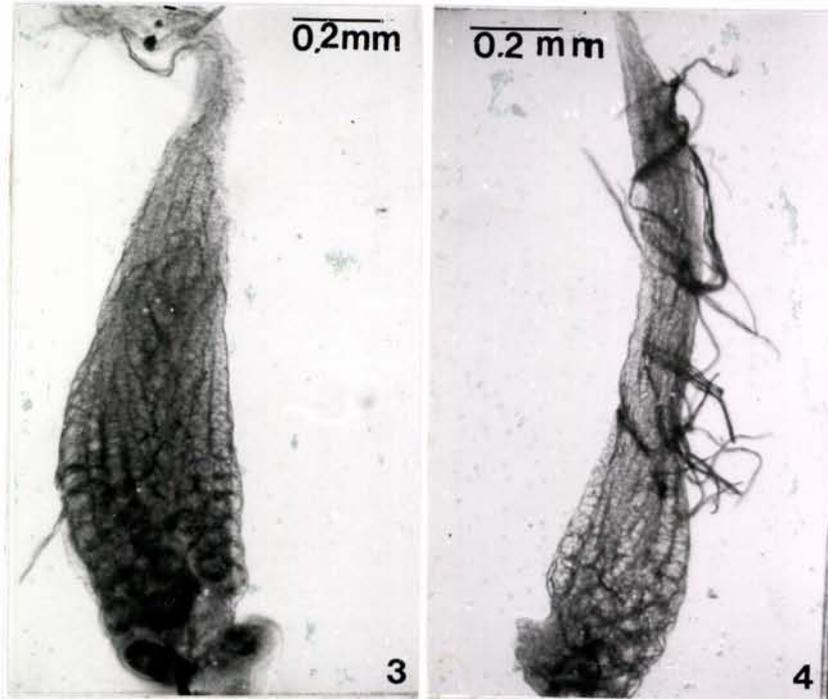


**Figures 1, 2.** Appareil génitaux mâles (7,8) ; testicules : Test ; glandes accessoires : GLA ; diamètre : D ; hauteur : H.  
Male genital apparatus (7,8); testis: Test; accessory glands: GLA; diameter: D; height: H.

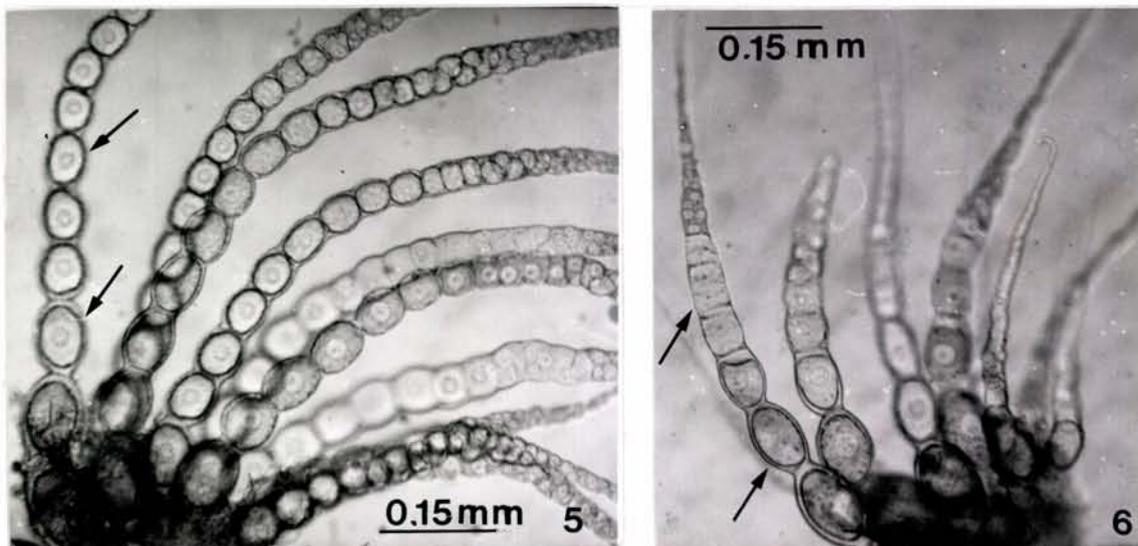
*Etat des ovaires et des ovarioles chez les S7 et S8.*

Le plus grand diamètre des ovaires a été mesuré (n=30). Il est tout au plus de 300  $\mu\text{m}$  chez les S8 et compris entre 400 et 450  $\mu\text{m}$  chez les S7.

Les ovaires sont plus développés chez les S7. La vitellogenèse est plus active ; dans les ovarioles proximaux, au niveau du vitellarium, on compte une quinzaine d'ovocytes alignés chez les S7 pour une dizaine seulement chez les S8 (fig. 3, 4, 5, 6).



Figures 3, 4. *Ovaires in vivo et in toto, stades 7 et 8.*  
*Ovaries in vivo, in toto, stages 7 and 8.*



Figures 5, 6. *Ovarioles proximaux (S7 et S8) ; ovocytes (flèche).*  
*Proximal ovarioles (S7 and S8); ovocytes (flèche).*

### Dosages hormonaux (Tableau 3).

Il a été fait deux prélèvements, le I à la fin du mois de février, le II dans la troisième semaine du mois de mars (année 1991).

Les dosages, effectués à partir de broyats totaux, montrent que les S7 voient leur taux d'ecdystéroïdes augmenter au cours de la période précédant l'essaimage, mais moins que chez les S8 ; par contre leur taux de JHIII est plus élevé. Les conditions de la mue de néoténie sont donc réunies ; pendant la période II ces mues sont couramment observées et il est très facile de les obtenir en plaçant les stades 7 à l'étuve de 25°, dans une boîte de Pétri, sur du papier filtre humidifié.

	Stades Stages	nb. de termites nb. of termites	Poids (g) Weight	Ecdystéroïdes * (pg/animal)	JHIII (pg/animal)
I	7	156	1,00	55	36,53
	8	210	1,14	42	2,38
II	7	149	1,02	1322	65,10
	8	170	1,09	1960	7,06

Tableau 3. Dosages de la JHIII et des ecdystéroïdes chez les S7 et les S8. \* Valeur exprimée en équivalent 20 E.

Table 3. Assay of ecdysteroids and JHIII (S7 and S8)- (I and II : samples); I, last week of February; II, 3rd week of March. \* Value expressed in equivalent 20 E.

## DISCUSSION CONCLUSION

A la fin de l'hiver, au printemps, les grandes nymphes à courts fourreaux alaires, qualifiées de "stade 7" par Buchli ne muent pas en "stade 8". Le stade "8" ne provient pas du stade "7" à cette période. En général, chez les insectes, c'est au cours du stade précédant la mue imaginaire que les organes génitaux sont les plus développés, or ceux des S7 sont plus volumineux que ceux des S8. Le cycle reproducteur se termine par une dichotomie, le problème est d'en connaître l'origine dans la voie nymphale. Le taux élevé de JHIII chez les S7 explique le grand développement des ovaires et le taux de fécondité des sexués issus de ces formes, sexués produits en très grand nombre.

Chez *Reticulitermes santonensis*, les reproducteurs secondaires assurent seuls le renouvellement de l'espèce. Il n'a jamais été trouvé de reproducteur primaire fonctionnel comme chez l'autre *Reticulitermes* français, *R. lucifugus grassei* (Feytaud, 1955). Ce mode de propagation explique en grande partie l'extension des termites en France, extension à caractère surtout urbain et due principalement à *R. santonensis* (Vieau, 1993). Il est donc important de comprendre les facteurs déclenchant de la néoténie. Le cycle reproducteur est à revoir ; Feytaud (1966) rappelle que, avant les travaux de Buchli (1958), et selon Grassi et Sandias (1893), on considérait deux voies dans la lignée nymphale, l'une aboutissant aux sexués néoténiques brachyptères et l'autre aux imagos.

## REMERCIEMENTS

À M. le Professeur J.C. Baehr du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Poitiers pour le dosage de la JHIII et à M. le Professeur P. Porcheron du Laboratoire de Biochimie et de Physiologie du Développement à l'École Normale Supérieure pour le dosage des ecdystéroïdes.

## REFERENCES

BUCHLI H., 1958. L'origine des castes et les potentialités ontogénétiques des termites européens du genre *Reticulitermes* Holmgren. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, **20**, 261-429.

- FEYTAUD J., 1955. Extension du péril des Termites en France. *Naturalia*, **19**, 32-38.
- FEYTAUD J., 1966. *Le peuple des Termites*. Coll. "Que sais-je", Presses Universitaires de France, Paris, 128 p.
- GRASSÉ P.-P., 1982. Anatomie-Physiologie-Reproduction des termites. *Termitologia*, vol. 1, Masson Edit., Paris, 676 p.
- GRASSI B., SANDIAS A., 1893. Costituzione e sviluppo della società dei termitidi. *Atti accad. Gioenia Sci. Nat. Catania* (4) **6**, **13**, 1-75.
- NOIROT Ch., 1985. Pathways of caste development in the lower termites. In: Watson J.A.L., Okot-Kotber B.M. & Noirot C. (eds), *Caste Differentiation in Social Insects*, pp. 41-57. Pergamon Press, Oxford.
- VIEAU F., 1993. Le Termite de Saintonge *Reticulitermes santonensis* Feytaud : Termite urbain. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **118** (2), 125-133.

**NOUVELLES DONNÉES STRUCTURALES SUR LA GLANDE À  
VENIN CHEZ *ATTA SEXDENS RUBROPILOSA* ET *MYRMICA  
SABULETI* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

**SCHOETERS E. & BILLEN J.**

*Laboratorium voor Entomologie, K. U. Leuven,  
Naamsestraat 59, B-3000 Leuven (Belgique)*

**Résumé :** La glande à venin chez *Atta sexdens rubropilosa* et *Myrmica sabuleti* est la source de production de phéromones de piste. Comme chez toute une série d'autres espèces de fourmis, le filament libre bifurqué de la glande est composé de cellules sécrétrices avec leurs canaux excréteurs associés. Notre nouvelle observation concerne surtout la morphologie de la glande convolutive, qui en effet n'est qu'une invagination du filament libre. La partie (de la glande convolutive) proximale du filament libre a probablement très peu de fonction sécrétrice, les cellules sécrétrices y étant rares. La partie distale de la glande convolutive est une structure épaissie, qui est remplie de vraies cellules sécrétrices, chaque cellule ayant un appareil terminal et un canalicule par lequel la sécrétion s'écoule vers le réservoir. Sur le plan de l'ultrastructure on trouve dans les cellules sécrétrices des mitochondries assez nombreuses.

**Mots-clés :** *glande convolutive, Atta sexdens rubropilosa, Myrmica sabuleti, morphologie, ultrastructure.*

**Abstract :** **New structural data on the convoluted gland in the ants *Atta sexdens rubropilosa* and *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae)**

The venom gland in the ants *Atta sexdens rubropilosa* and *Myrmica sabuleti* is the source of the trail pheromone. As in other ant species, the free filament that bifurcates is composed of a series of secretory units. Our new observations mainly deal with the morphological organization of the convoluted gland, a structure that in fact is a specialized invaginated continuation of the free filament and the cuticular lining of the reservoir. The most proximal part of the convoluted gland corresponds more or less to a spiral tube and probably has almost no secretory function, since secretory cells are very rare there. The part of the convoluted gland that occupies the innermost position inside the reservoir contents, is a bulbous structure, filled with secretory units that secrete into the reservoir cavity. A remarkable ultrastructural aspect of these cells is the abundance of mitochondria.

**Key words :** *convoluted gland, Atta sexdens rubropilosa, Myrmica sabuleti, morphology, ultrastructure.*

## INTRODUCTION

La glande à venin, telle qu'elle a été décrite dans la littérature par de nombreux auteurs (Forel, 1878 ; Hermann, 1969 ; Hermann, 1984) est formée de quatre grandes parties fonctionnelles, c'est à dire le filament libre (un ou deux) qui s'étend dans l'hémolymphe, la glande convolutive, le réservoir et le canal excréteur. L'orga-

nisation morphologique du filament libre est assez bien connue (Blum et Hermann, 1969), tandis que la connaissance morphologique de la glande convolutive est restée très limitée jusqu'à présent aux données générales de Forel (1878) et de Janet (1902). La subdivision de la partie filamenteuse (une partie libre et également deux régions dans la glande convolutive) de la glande à venin en trois régions différentes morphologiques suggère une sorte de compartimentation de la production de sécrétion. Les recherches de Forel (1878) ont déjà révélé l'existence d'une partie épaissie de la glande convolutive. Cet auteur y indiquait aussi la présence de cellules, mais il n'a pas pu distinguer des canalicules associés avec les cellules (sécrétrices). Aucun auteur n'a encore formulé d'hypothèse concernant la fonction de la glande convolutive. Nous exposons dans le présent travail la morphologie et l'ultrastructure de cette partie de la glande à venin, dont, selon nos observations, presque la moitié jouerait un rôle sécréteur. Reste encore à élucider pourquoi les cellules sécrétrices débouchent par leur canalicule dans une direction tout à fait différente de celle des cellules sécrétrices dans le filament libre. En vue d'une description ultrastructurale comparative de la glande convolutive chez les fourmis et les guêpes, nous rapportons ici une étude ultrastructurale chez deux espèces de myrmécines. L'étude des variations de taille de la glande à venin par rapport à la taille des ouvrières chez *Atta sexdens* a déjà été rapportée par Schoeters et Billen (1990), les recherches sur les changements morphologiques et comportementales chez *Atta texana* par Hermann *et al.* (1970).

## MATERIEL ET METHODES

Les ouvrières d'*Atta sexdens rubropilosa* originaires du Brésil (novembre 1989), proviennent de notre colonie de laboratoire. Les ouvrières de *Myrmica sabuleti* ont été récoltées en Belgique (Zonhoven 1992). Les structures internes de leurs glandes à venin (glandes convolutes) ont été fixées au glutaraldéhyde à 2% dans un tampon de cacodylate 0.05M et postfixées au tétroxyde d'osmium à 2% dans le même tampon. L'inclusion est faite dans l'Araldite. Les coupes fines, contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, sont observées au microscope électronique Zeiss EM 900. Les échantillons pour la microscopie électronique à balayage ont été séchés au CO<sub>2</sub> et observés au microscope électronique Philips EM 515.

---

Fig. 1. Vue semi-schématique des glandes convolutes de *Atta sexdens* (soldat)(A) et *Myrmica sabuleti* (ouvrière)(B). La flèche indique la glande convolutive. Dans la figure B la glande a été retirée du réservoir où elle est normalement incluse. a = aiguillon. Echelle = 200 µm.

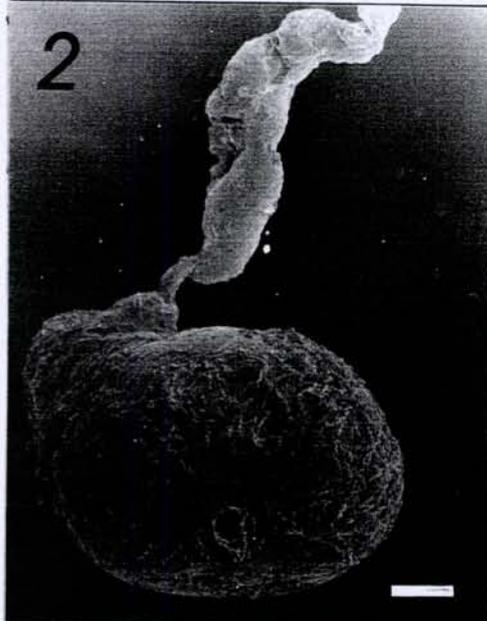
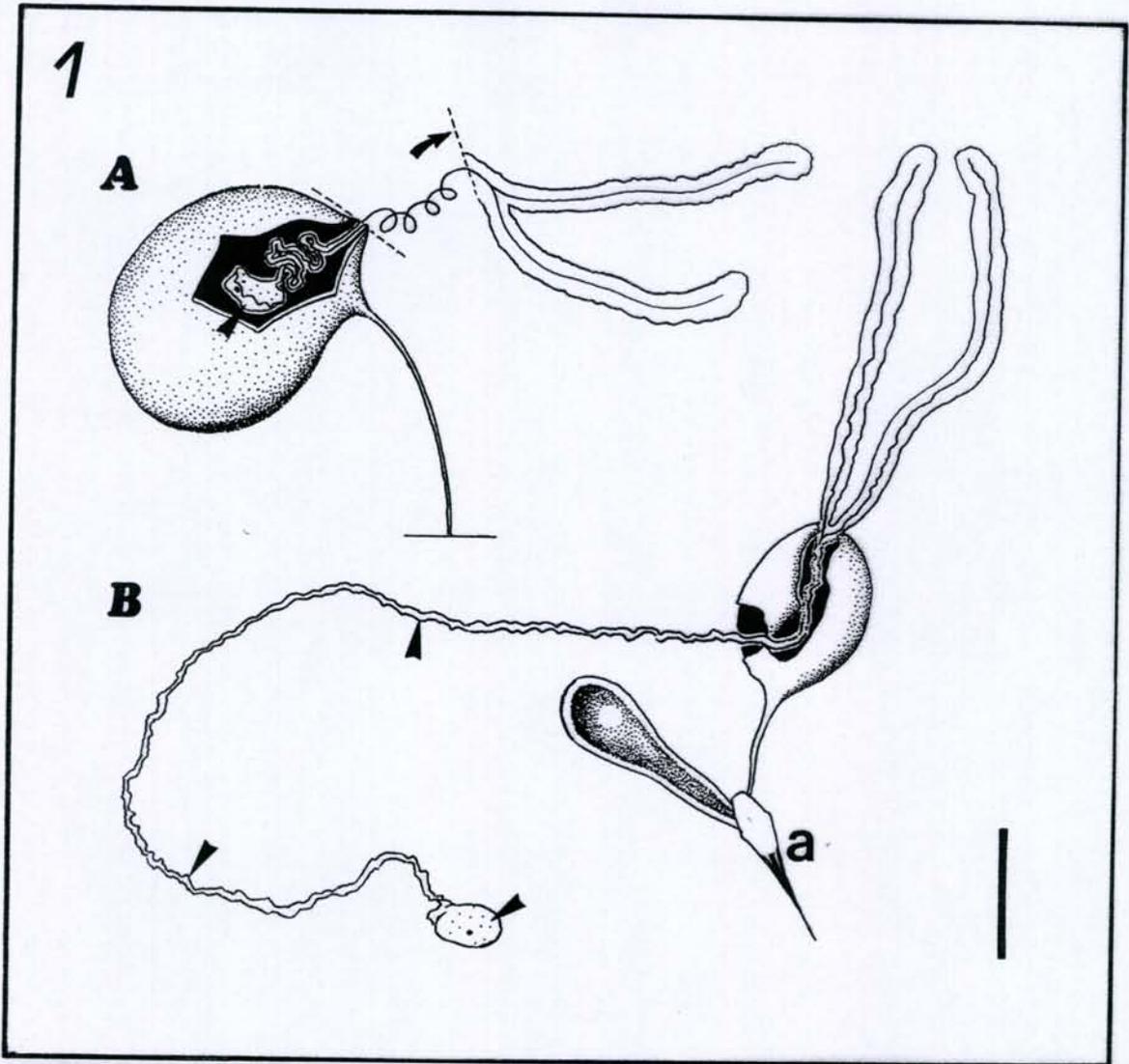
Fig. 1. Half-schematic representation of the convoluted gland in *Atta sexdens* (soldier) and *Myrmica sabuleti* (worker). Arrows : convoluted glands. In figure B the convoluted gland has been pulled out of the venom reservoir. a = sting. Scale bar = 200 µm.

Fig. 2. La partie terminale de la glande convolutive d'une ouvrière de *Myrmica sabuleti*. Seulement la cuticule est visible. Echelle = 20 µm.

Fig. 2. The "end-button" of the convoluted gland in a *Myrmica sabuleti* worker. Only the cuticular lining is visible. Scale bar = 20 µm.

Fig. 3. Détail de Fig. 2. Place de débouchement du canal collecteur central à travers la cuticule de la glande convolutive. \* = Orifices de ductules qui débouchent dans le réservoir. Echelle = 10 µm.

Fig. 3. Detail of Fig. 2. Orifice of the cuticular channel transporting secretion coming from the free filament and opening through the cuticular lining of the convoluted gland button. \* = duct openings. Scale bar = 10 µm.



## RESULTATS

La glande à venin comprend un réservoir assez arrondi, associé à un filament sécréteur bifurqué. On pourrait pourtant avoir l'impression de voir deux filaments nettement séparés (Fig. 1). Les deux ramifications du filament sécréteur sont en fait formées de cellules sécrétrices et de leurs conduits correspondants, qui transportent la sécrétion ou les précurseurs vers la lumière centrale du filament. En effet c'est ce canal central qui va s'invaginer dans le réservoir qui finalement aboutira dans le réservoir (Figs. 2 et 3) après avoir transversé la barrière cuticulaire de la partie épaissie de la glande convolutive (Fig. 3).

Entre le filament libre et la partie bulbeuse de la glande convolutive se situe donc un long canal chitineux (2,5 à 3 mm chez les deux espèces de notre travail), montrant très peu de signes d'activité sécrétrice et entouré de paroi cuticulaire du réservoir (Fig. 4,A). La partie bulbeuse de la glande convolutive contient un nombre limité de cellules sécrétrices assez petites qui débouchent toutes dans le réservoir (Fig. 3). Les cellules sécrétrices de cette dilatation terminale débouchent sur la face externe de cette dilatation, donc directement dans le réservoir.

Chaque cellule sécrétrice est caractérisée par la présence d'un appareil terminal, constitué d'un canalicule intracellulaire, entouré d'une gaine de microvillosités (Fig. 5). Le paroi interne de ce canalicule montre des adaptations au transport de sécrétions. Les renforcements apicaux discontinus et assez denses aux électrons correspondent à l'épicuticule. Chaque cellule sécrétrice contient un noyau arrondi avec des granules dispersés de chromatine. De nombreuses mitochondries occupent le cytoplasme (Fig. 5). Nous n'avons pas observé la formation d'espaces extracellulaires. L'appareil terminal des cellules sécrétrices continue comme un canal excréteur dont l'orifice est visible comme un petit pore en utilisant la microscopie électronique à balayage (Fig. 3). Partout dans la glande convolutive nous avons observé des inclusions de nature lipidique (Fig. 6).

## DISCUSSION

L'organisation ultrastructurale des cellules sécrétrices constitutives de la glande convolutive étudiée est conforme aux cellules glandulaires du "type 3" selon

Fig. 4. Coupe semi-fine du réservoir de la glande à venin de *Atta sexdens rubropilosa* avec les deux parties bien différentes (A et B) de la glande convolutive. Partie B : avec cellules sécrétrices. Echelle = 100  $\mu$ m.

Fig. 4. *Semi-thin section through the venom gland reservoir (Atta sexdens rubropilosa worker) with the narrow convoluted gland part without secretory cells (A) and with secretory cells (B).*

Scale bar = 100  $\mu$ m.

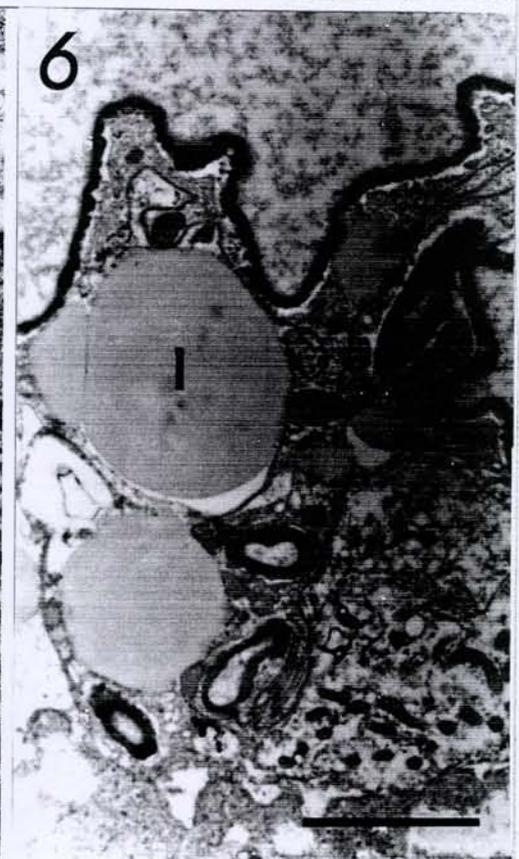
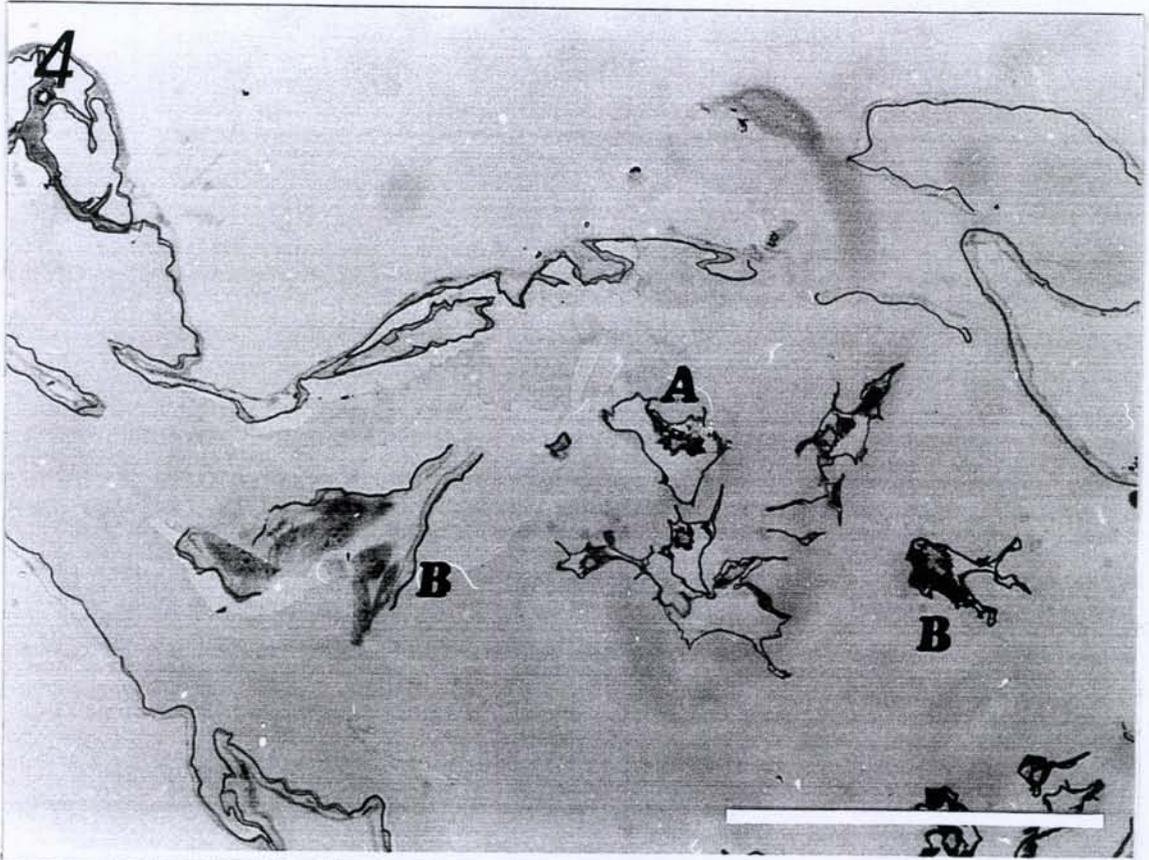
Fig. 5. La région des microvillosités de l'appareil terminal d'une cellule sécrétrice appartenant à la glande convolutive et débouchant par le ductule (d) dans le réservoir de la glande à venin (*Atta sexdens rubropilosa*, ouvrière). \* = mitochondries. Echelle = 1  $\mu$ m.

Fig. 5. *Microvillar lining and duct (d) in a secretory cell belonging to the convoluted gland and opening in the venom reservoir (Atta sexdens rubropilosa worker). \* = mitochondria.*

Scale bar = 1  $\mu$ m.

Fig. 6. Inclusions de nature lipidique (l) trouvées près d'une cellule sécrétrice de la glande convolutive (*Atta sexdens rubropilosa*, ouvrière). Echelle = 2  $\mu$ m.

Fig. 6. *Lipid inclusions (l) near a secretory cell belonging to the convoluted gland (Atta sexdens rubropilosa worker). Scale bar = 2  $\mu$ m.*



(1975) qui sont pourvues d'un appareil terminal intracellulaire. La rareté des corpuscules de sécrétion ne facilite certainement pas l'élaboration d'une hypothèse concernant le rôle de ces cellules. Pourtant, l'abondance de mitochondries dans leur cytoplasme indique une activité métabolique assez intense. La rareté de citernes d'ergastoplasme dans ces cellules sécrétrices indique probablement une activité sécrétrice différente de celle de production d'une sécrétion riche en protéines, ce qui ne signifie pas l'absence d'enzymes. Chez toute une série de fourmis avec la présence d'une activité enzymatique, comme *Paraponera clavata* (Hermann et Blum, 1966) et/ou avec une sécrétion riche en protéines, les cellules qui contiennent un ergastoplasme développé sont surtout trouvées dans les filaments libres.

La position anatomique de la partie bulbeuse de la glande convolutive ne peut pas encore être expliquée. Il semblerait qu'au cours de l'évolution de la glande à venin une séparation bien établie soit apparue entre les cellules sécrétrices du filament libre ramifié et celles de la glande convolutive bulbeuse. Chez les *Myrmica*, par exemple, la partie non-sécrétrice de la glande convolutive peut atteindre une longueur de plus ou moins 3 millimètres. La fraction produite par les filaments doit donc d'abord traverser ce long canal avant d'entrer en contact avec la seconde fraction, originaire de la glande convolutive bulbeuse.

Une deuxième explication pour la différenciation d'une glande convolutive pourrait être la formation d'une couche protectrice chimique, afin d'éviter l'auto-intoxication de l'insecte. Dans ce cas, on pourrait se demander pourquoi les abeilles et les bourdons ne possèdent pas de glande convolutive (Robertson, 1968) dans le réservoir de leur glande à venin.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. Bazire et T. Della Lucia pour les colonies de *Atta sexdens*, E. Smets pour la mise à notre disposition de l'équipement pour préparation des échantillons pour la microscopie électronique à balayage (MEB), J. Cillis pour l'aide technique concernant la MEB, D. Corstjens pour la préparation des coupes fines et F. Griese pour les corrections linguistiques du manuscrit. Nous remercions le I.W.O.N.L. belge pour le support financier à la réalisation de notre recherche.

#### REFERENCES

- Blum M.S. et H.R. Hermann, 1969. The hymenopterous poison gland : probable functions of the main glandular elements. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 4,23-28.
- Forel A., 1878. Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. *Z. wiss. Zool.*, 30, 28-66.
- Hermann H.R., 1969. The hymenopterous poison apparatus : evolutionary trends in three closely related subfamilies of ants (Hymenoptera : Formicidae). *J. Georgia Entomol. Soc.*, 4,123-141.
- Hermann H.R., 1984. Elaboration and reduction of the venom apparatus in aculeate Hymenoptera. In : *Defensive Mechanisms in Social Insects* (H.R. Hermann, Ed.), Praeger, New York, p. 201-243.
- Hermann H.R. et M.S. Blum, 1966. The morphology and histology of the hymenopterous poison apparatus. I. *Paraponera clavata* (Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 59, 397-409.
- Hermann H.R., J.C. Moser et A.N. Hunt, 1970. The hymenopterous poison apparatus. X. Morphological and behavioral changes in *Atta texana* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63, 1552-1558.
- Janet C., 1902. Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*. (G. Carré et C. Naud, Eds.) (Paris).

- Quennedey A., 1975. Morphology of exocrine glands producing pheromones and defensive substances in subsocial and social insects. *Proc. Symp. I.U.S.S.I., Dijon 1975*, 1-21.
- Robertson P.L., 1968. A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Aust. J. Zool.*, 16, 133-166.
- Schoeters E. et J. Billen, 1990. Morphology of the venom gland in relation to worker size in leaf-cutting ants (Formicidae, Attini). *Actes Coll. Insectes Soc.*, 6, 249-252.

## ÉTUDE MORPHOLOGIQUE RELATIVE A LA SPÉCIATION DANS LE GENRE *RETICULITERMES* (ISOPTERA)

DANIEL LEBRUN & MICHEL J. FAUCHEUX

*Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux*  
*Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière 44072 Nantes cedex*

**Résumé :** Les deux espèces françaises du genre *Reticulitermes* Holmgren sont étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage afin de rechercher des caractères distinctifs permettant de les séparer. Le bord postérieur des méso et métanotum est nettement plus échancré chez *R. santonensis* que chez *R. lucifugus*. Les glandes tibiales forment 2 plaques perforées chez *R. lucifugus*, mais deux groupes de petites plaques chez *R. santonensis*.

**Mots-clés :** *Reticulitermes lucifugus*, *R. santonensis*, spéciation, glandes tibio-tarsiennes, mésonotum, métanotum.

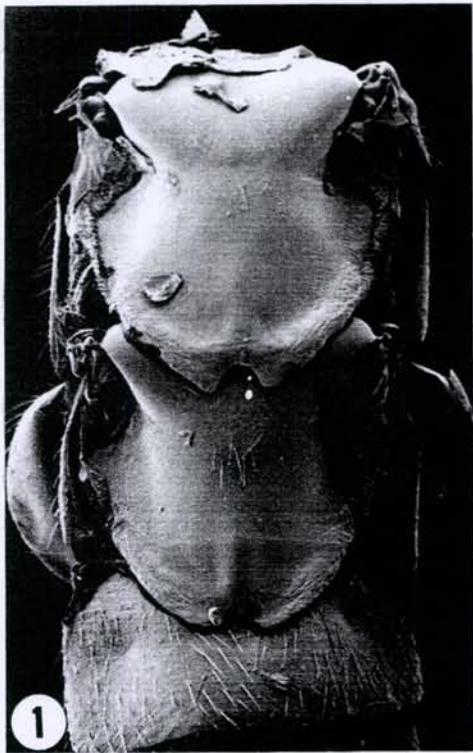
**Summary :** Morphological study related to the speciation in the genus : *Reticulitermes* (Isoptera).

The two French species of the genus *Reticulitermes* Holmgren are studied by means of scanning electron microscope in order to discover their distinctive characteristics. The distal margin of the meso and metanotum is much indented in *R. santonensis* than in *R. lucifugus*. The tibial glands constitute two perforated plaques in *R. lucifugus*, but two groups of small plaques in *R. santonensis*.

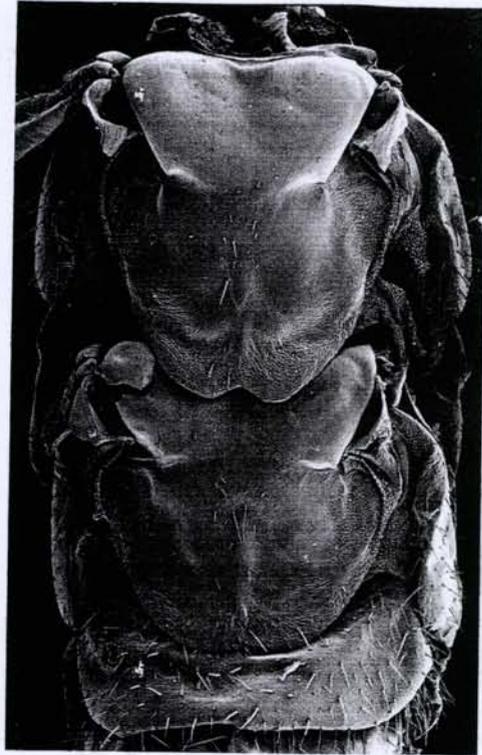
**Key-words :** *Reticulitermes lucifugus*, *R. santonensis*, speciation, tibial - tarsal glands, mesonotum, metanotum.

En France les termites du genre *Reticulitermes* comprennent plusieurs espèces. *Reticulitermes santonensis* Feytaud est localisé principalement en Charente-Maritime, en divers points du littoral atlantique et dans plusieurs villes de l'Ouest notamment. La plus représentée, *Reticulitermes lucifugus* Rossi constitue en fait un complexe d'espèces largement distribuées dans tout le Sud-Ouest et diverses zones méridionales. *R. santonensis* se distingue de *R. lucifugus* par de nombreux aspects morphologiques, éthologiques et biologiques (voir CLEMENT, 1984). Des caractéristiques propres au termite de Saintonge viennent d'être également soulignées (VIEAU, 1993). A ces traits distinctifs peuvent s'ajouter d'autres particularités morphologiques concernant le thorax et la disposition des plaques perforées des glandes tibio-tarsiennes. Nous avons observé au Microscope électronique à balayage, des individus des diverses castes de *R. santonensis* provenant de la Baule (Loire-Atlantique) et uniquement des imagos de *R. lucifugus grassei* récoltés en forêt de la Coubre (Charente maritime) (n = 10 pour chaque caste).

Le thorax des imagos des 2 espèces présente des différences sensibles. *R. santonensis* possède un pronotum relativement plus large (CLEMENT, 1984). Une différence marquante concerne également le méso et le métanotum. Le bord postérieur du mésonotum de *R. lucifugus grassei* présente en son milieu une échancrure médiane en



— 100  $\mu$ m



— 100  $\mu$ m



— 10  $\mu$ m



— 10  $\mu$ m

Fig. 1 et 2, *R. santonensis* ; 1 = méso - et métanotum ; 2 = groupe de petites plaques sur le tibia. 1 = meso - and metanotum ; 2 = group of small plaques on the tibia.  
 Fig. 3 et 4, *R. lucifugus* ; 3 = méso - et métanotum ; 4 = grande plaque du tibia.  
 3 = meso - and metanotum ; 4 = large plaque of the tibia.

forme de V évasé. Chez *R. santonensis*, le bord postérieur du mésonotum montre également une échancrure médiane mais celle-ci est nettement plus accusée, formant un bref arc-de-cercle. Le métonotum distingue également les 2 espèces. Son bord postérieur présente une faible indentation médiane chez *R. lucifugus*, le rendant faiblement bilobé. Celle-ci s'accuse nettement chez *R. santonensis*, rappelant celle du mésonotum, sans être toutefois aussi importante. En définitive, le bord postérieur des méso et métonotum nettement plus échancré caractérise *R. santonensis* et permet de le distinguer de *R. lucifugus grassei* (Fig. 1 et 3). Cependant, seule une étude biométrique approfondie utilisant les tests habituels doit permettre de déceler éventuellement un nouveau critère de spéciation au sein du genre *Reticulitermes*.

Des plaques perforées correspondant aux glandes exocrines des pattes ont été observées en microscopie électronique à balayage chez les différentes castes de *R. santonensis* et chez les imagos de *R. lucifugus* var. *grassei*. Chez les deux espèces, elles sont localisées en 3 régions distinctes : à l'extrémité distale du tibia au-dessus de chaque épine, à la face ventrale de chacun des deux premiers tarsomères. Toutes les castes : ouvriers, soldats, imagos et aussi néoténiques, aussi bien mâles que femelles, chez *R. santonensis*, sont toutes pourvues d'au moins 6 plaques perforées dont la forme varie d'une caste à l'autre. Le nombre de plaques est ordinairement de deux par segment, mais sur le 2ème tarsomère, peuvent coexister une grande et une petite plaque de chaque côté (FAUCHEUX, 1993).

Les différences entre les deux espèces concernent les deux plaques des glandes tibiales. Chez les imagos de *R. santonensis* chaque plaque n'est pas constituée par un élément unique, mais de 6 à 8 petites plaques perforées de 1 à 8 pores glandulaires (cas le plus fréquent : 6 pores/plaque), groupées au-dessus de chaque épine tibiale (Fig. 2). Des plaques isolées comprenant 1 à 4 pores sont disséminées sur le reste du tibia. Les autres castes possèdent aussi des plaques de dimensions inégales généralement groupées.

Au contraire chez *R. lucifugus grassei*, dans cette même localisation, on observe les figures suivantes : une plaque unique avec 21 pores (cas le plus courant), une plaque bilobée de 23 pores accompagnée d'un pore isolé (Fig. 4), une grande plaque de 22 pores à côté d'une petite plaque de 8 pores. Nous supposons que la plaque unique, fréquemment décrite chez le Termite lucifuge peut s'interpréter comme résultant de la coalescence de plaques isolées qui restent encore séparées chez le Termite de Saintonge.

Par ailleurs, des pores isolés ou groupés par 2 à 3 ne sont pas rares sur les pattes des deux espèces. Dans cette hypothèse, *R. santonensis* pourrait être considéré comme étant plus primitif que *R. lucifugus*. Cette étude complète les observations préliminaires réalisées par BACCHUS (1979) chez les *Rhinotermitidae*.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACCHUS S., 1979.- New exocrine gland on the legs of some *Rhinotermitidae* (*Isoptera*). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 8, 135-142.
- CLEMENT J.-L., 1984. - La spéciation récente des Termites *Reticulitermes* du complexe *lucifugus*. *Rev. Fac. Sc. Tunis*, 3 : 179-206.
- FAUCHEUX M.-J., 1993. - Glandes exocrines tibiales, tarsiennes et abdominales du Termite de Saintonge, *Reticulitermes santonensis* Feytaud (*Isoptera Rhinotermitidae*) *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr.*, (N.S.), 15, sous presse.
- VIEAU F. 1993. - Le Termite de Saintonge *Reticulitermes santonensis* Feytaud : Termite urbain. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 118, (2) : 125-133.

**MODES DE FONDATION DES COLONIES CHEZ LA  
FOURMI SANS REINE *DINOPONERA QUADRICEPS* SANTSCHI  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)**

Catarina Z. Dantas de Araujo<sup>1</sup> & Pierre Jaisson<sup>2</sup>

*1 Departamento de Biología, Universidade Federal de Sergipe, Jardim Rosa Elze, C.P.  
353, Sao Cristóvão, SE, Brasil.*

*2 Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667,  
Université Paris-Nord, 93430 - Villetaneuse, France.*

**Résumé:** Afin de connaître le mode de fondation chez *Dinoponera quadriceps*, sur 26 colonies étudiées sur le terrain (en 1988 et 1989) 19 furent récoltées. Les ouvrières de 12 de ces colonies furent disséquées au laboratoire et les résultats ont révélé que: six jeunes colonies étaient en début de fondation; quatre sociétés jeunes avaient plus de cinq mois, et deux sociétés étaient matures, probablement âgées de plus de deux ans. Deux stratégies de scission furent enregistrées: la scission de type "novatrice", où la gamergate part avec un petit groupe d'ouvrières pour fonder une nouvelle société, et la scission du type "conservatrice" ou "opportuniste", où la fondation reste dans l'ancien nid déjà construit alors que la majorité de la société mère émigre. Dans ce cas, nous pouvons trouver une gamergate sans ouvrières ou une gamergate accompagnée de quelques ouvrières non fécondées (monogynie). La fondation par pléomérose (association de plusieurs gamergates) semble absente du répertoire de l'espèce; cependant, quand la colonie arrive à maturité, elle devient polygyne.

**Mots clés:** *Ponerinae sans reine; comportement de fondation; scission de colonie; structure sociale, monogynie, polygynie.*

**Summary:** **Modes of colony foundation in the queenless ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).**

The aim of the present paper is to investigate the type of colony foundation in the giant queenless ponerinae *Dinoponera quadriceps*. Nineteen out of twenty-six colonies studied in the field (in 1988-1989) were collected. Twelve of these colonies were dissected at the laboratory. The results show that six colonies were at the initial stage of the foundation, four colonies were young also but older than five months, and finally two colonies were mature (i.e. more than two years old). Two strategies of scission were recorded: the "renovator" type, where the gamergate leaves the nest with a small group of workers to establish a new society, and the "conservative" or "opportunistic" type, where the foundation stays in the old nest while most of the mother society migrates. In this last case, it is possible to find one gamergate alone or with a small number of unmated individuals (monogyny). The pleometrotic foundation (association of several gamergates) seems to be absent amongst this species. Nevertheless, when the colony reaches maturity it turns to polygyny.

**Key words:** *Queenless ponerinae; colony foundation; colony fission; social structure; monogyny; polygyny.*

## INTRODUCTION

Le mode selon lequel de nouvelles sociétés de fourmis sont fondées dépend de mécanismes variés (Hölldobler et Wilson, 1977 et 1990). Chez les fourmis supérieures, il est généralement basé sur la dissémination simultanée d'un grand nombre de sexués. Après cet essaimage, les jeunes reines peuvent fonder isolément une nouvelle société (haplométrie) ou s'associer à plusieurs (pléométrie). Des variantes plus complexes existent: par exemple, la pléométrie peut devenir une haplométrie secondaire par disparition ultérieure des reines surnuméraires; et l'haplométrie peut devenir une pléométrie secondaire par association ultérieure de nouvelles reines à la reine mère.

Dans les sociétés de fourmis primitives, qui possèdent souvent un nombre restreint d'individus, le coût d'un essaimage pourrait se révéler particulièrement élevé. Dans ce cas, d'autres modes de propagation des sociétés, mieux adaptés à la situation, semblent fréquents. Il s'agit, par exemple, de la fission des colonies adultes, aussi appelée *budding*, *hesmosis* ou *sociotomie*. Une ou plusieurs reproductrices quittent la société mère accompagnées d'un contingent d'ouvrières. Plusieurs genres de ponérines possèdent la particularité d'être dépourvus de reines et d'avoir une reproduction qui repose sur des ouvrières fécondables et possédant une spermathèque, appelées *gamergates* (Peeters et Crewe, 1985). Chez *Diacamma australe*, par exemple, il n'y en a qu'une par société (Peeters & Higashi, 1989), et le mode de propagation des colonies serait la fission (Peeters, 1987). Chez la ponérine géante *Dinoponera quadriceps*, les *gamergates* peuvent constituer jusqu'à 10% de la colonie adulte (Dantas de Araujo et al., 1990). La seule information disponible sur le mode de fondation des colonies chez *Dinoponera* porte sur l'espèce *gigantea*, où un phénomène de fission a été observé une seule fois dans la nature (Overal, 1980).

Nous avons étudié une population de *D. quadriceps* afin de mieux connaître le mode de dissémination des sociétés chez cette fourmi sans reine, en suivant le développement des colonies dans la nature sur de longues périodes.

## MATERIEL ET METHODES

La population de *D. quadriceps* étudiée se situe dans la localité de Sao Cristóvão, Etat de Sergipe, nord-est du Brésil. Les colonies sont établies dans le "Cerrado", biotope qui s'assimile à un maquis développé dans la région de l'ancienne forêt atlantique. Vingt-six nids de *D. quadriceps* furent localisés et étudiés.

Les fourmis ont été prélevées lorsqu'elles entraient ou sortaient de leur nid afin d'être marquées avec de la peinture acrylique. Chaque fourmi reçut une ou deux gouttes de peinture sur le corps (thorax et/ou abdomen), selon le code de marquage de Richard et Waloff (1954, in Silveira Neto et al., 1976). Après le marquage, les fourmis ont été isolées dans un récipient durant 5 minutes avant d'être libérées à l'entrée de leur nid. Ce marquage a permis de reconnaître chaque fourmi individuellement et de connaître leur nid d'origine. Le comportement des fourmis a été observé systématiquement sur 14 mois et pendant une durée globale d'environ 1200 heures, réparties de 08:00 h à 23:00 h. Au cours des

**Tableau I. Inventaire des colonies de *Dinoponera quadriceps* au moment de leur récolte.**  
**Table I. Composition of the *Dinoponera quadriceps* colonies when they were collected.**

N° de la colonie	Période de la		COUVAIN				ADULTES				Nombre d'adultes récoltés
	découverte	récolte	oeufs	larves	cocons		marqués		récoltés		
					F	M	F	M	F	M	
1ab	jan 88	août 88	6	-	-	-	42	2	3	-	3
10ab	mar 88	avr 88	-	-	-	-	6	-	1	-	1
13ab	avr 88	mai 88	-	-	-	-	10	-	3	-	3
14ab	mai 88	juin 88	-	-	-	-	6	-	1	-	1
16	mar 88	mai 88	-	-	-	-	-	-	3	-	3
18	avr 88	mai 88	-	-	-	-	-	-	8	-	8
4ab	jan 88	oct 88	-	2	4	4	48	-	10	-	10
15	mar 88	mai 88	22	2	-	-	-	-	18	-	18
17	mai 88	juin 88	-	1	4	1	5	-	18	-	18
15	avr 88	mai 88	18	1	9	-	-	-	14	-	14
23	août 88	sept 88	63	20	3	4	49	-	103	-	102
26	oct 88	nov 88	40	33	31	17	-	-	102	2	104
6	jan 88	avr 88	34	21	17	9	-	-	44	2	46
8	mar 88	août 88	5	-	1	-	-	-	14	-	14
11	mar 88	avr 88	9	19	4	1	-	-	11	2	13
20	juin 88	mar 89	15	39	30	13	93	-	87	-	87
21	juil 88	mar 89	11	-	15	17	34	-	56	3	59
24	août 88	mar 89	7	-	2	4	14	-	33	-	33
5	jan 88	juin 88	-	-	-	-	6	-	1	-	1

F = femelle; M = mâle; a = colonie d'origine; b = colonie descendante.

observations furent notés les déplacements et l'ensemble des actes réalisés par les fourmis selon le protocole de Dantas de Araujo (1991).

Dix neuf des 26 colonies observées sur le terrain furent récoltées. Nous avons remarqué que la plus grande partie des fourmis marquées étaient recapturées. Les membres de 12 des 19 colonies récoltées furent systématiquement disséqués selon la technique de Dantas de Araujo et al. (1990). L'âge relatif et le développement des nids (Dantas de Araujo : en préparation), ainsi que ceux des fourmis, furent estimés selon des critères précisés par Dantas de Araujo et al. (1990). Les sept autres colonies furent étudiées au laboratoire à température et humidité contrôlées ( $24,2^{\circ} \text{C} \pm 2$  et  $60 \pm 10\% \text{ H.R.}$ ).

## RESULTATS

### 1. Composition des colonies:

La méthode d'observation dans la nature ne nous a pas permis d'étudier en détails la composition des 19 colonies que nous avons récoltées. Néanmoins, le tableau I récapitule les observations concernant les 19 colonies au moment de leur découverte puis de leur récolte quelques mois plus tard. Par exemple, la colonie 1a fut découverte en janvier 1988 et 42 ouvrières ont été marquées à la sortie du nid. Le nid fut creusé en août 88, alors que la colonie ne comportait plus que trois ouvrières et six oeufs, la majorité des individus ayant émigré (le nid comportait de nombreuses chambres vides). On l'appela alors colonie 1b. Parmi les trois ouvrières restant, il y avait (après dissection) deux non reproductrices et une gamergate (tableau II).

### 2. Observation de phénomènes de fission des colonies:

Sur les 26 colonies observées dans la nature, aucun cas de fusion entre colonies ne s'est présenté. En revanche, nous avons enregistré cinq cas de fission de la société, dont deux ont été observés directement. Dans trois de ces cas, il y a eu migration quasi totale de la population de la colonie et dans les autres, migration partielle. Une migration quasi-totale fut constatée pour les colonies 5a, 10a et 14a. Ces colonies avaient toutes une population de six ouvrières marquées.

Un mois après leur découverte, elles migrèrent en ne laissant qu'une seule ouvrière. Cette ouvrière était une jeune gamergate dans le cas des nouvelles colonies 1b et 10b (tableau II). Pour la colonie 5b il n'y avait qu'une ouvrière stérile. Parallèlement nous avons trouvé une nouvelle colonie, appelée 19, récemment installée à 17,2 mètres de distance. Dans cette colonie nous avons retrouvé cinq ouvrières marquées de la colonie 5. On peut donc penser que la colonie 5 a complètement migré, et que l'ouvrière capturée était restée ou revenue pour une courte visite.

Cinq cas de migrations partielles furent constatés pour les colonies 1a, 4a, 13a, 16 et 18, après leur scission. Les trois premières colonies (1a, 4a et 13a) avaient respectivement une population de 42, 48 et 10 ouvrières marquées avant leur migration (tableau I). Parmi la population marquée nous avons récolté respectivement 3, 10 et 3 ouvrières dans les colonies filles, à 27, 8 et 15 jours après la migration. Une seule gamergate fut décelée dans ces colonies lors de la dissection.

### 3. Les divers stades des colonies dans la nature:

Pour les colonies dont les ouvrières furent disséquées nous avons réalisé un

**Tableau II. Types de développement ovarien dans des colonies de *Dinoponera quadriceps* à divers stades.**  
**Tableau II. Types of ovarian development in *Dinoponera quadriceps* colonies at different stages.**

NIDS  n°	TYPES D'OVAIRES				Nombre de gamergates	TOTAL				
	non développés	en cours de développpt.		développés		adultes	couvain			
		femelle fécondée	fem. non fécondée	femelle fécondée			fem. non fécondées	o	l	c
1b A	2(1j,1a)	1j	-	-	-	1	3	6	-	-
10b A	-	1j	-	-	-	1	1	-	-	-
13b J	-	1j	2j	-	-	1	3	-	-	-
14b J	-	1j	-	-	-	1	1	-	-	-
16 J	2j	1j	-	-	-	1	3	-	-	-
18 J	6(4a,2j)	1j	1a	-	-	1	8	-	-	-
4b A	9	-	-	1	-	1	10	-	2	8
7 M	15	-	1	1	1	1	18	22	2	-
15 M	17	1	-	-	-	1	18	-	1	5
17 M	13	-	-	1	-	1	14	18	1	9
23 A	90	5	4	2	1	7	102	63	20	7
26 A	86	4	6	6	-	10	102	40	33	48

Age de la colonie: A = âgée; J = jeune; M = mature. Age des individus: j = jeune; a = âgée ou mature. Couvain: o = oeufs; l = larves; c = cocons.

classement tenant compte de l'effectif en adultes, de la présence ou non de couvain, du nombre de chambres dans le nid, de l'état de développement ovarien et de la fécondation éventuelle des individus recensés. L'ensemble de ces indices nous a permis de déterminer arbitrairement trois types de développement des colonies (tableau II) :

- six jeunes colonies en début de fondation (1b, 10b, 13b, 14b, 16 et 18). Elles avaient une population adulte très réduite (maximum de huit adultes et peu ou pas d'oeufs). Leur âge était limité à cinq mois maximum.

- quatre sociétés jeunes (4b, 7, 15 et 17), de plus de cinq mois. Elles avaient entre 10 et 40 adultes et des immatures de tous les stades.

- deux sociétés matures (23 et 26), probablement âgées de plus de deux ans. Elles avaient une population adulte très nombreuse (plus de 40 adultes) accompagnée aussi de couvain de tous les stades.

#### ***a) Sociétés en début de fondation:***

Les colonies 1b, 10b, 13b, 14b, 16 et 18 peuvent être considérées comme des fondations puisque, à l'exception de la première, elles ne possèdent aucun couvain et ne contiennent qu'une gamergate. On note que les gamergates de fondation ont toutes des ovaires en cours de développement et ne sont pas encore pleinement reproductrices. L'analyse de tous les caractères concernant l'âge confirme qu'il s'agit d'individus jeunes.

Nous avons pu constater que ces fondations étaient réalisées à partir de scissions. Le début d'un processus de scission fut observé pendant des observations nocturnes (du 04/06 au 04/07/88), quatre mois après l'étude de la colonie 1a (originelle). Dans cette colonie, 42 fourrageuses avaient été marquées et suivies. Durant le dernier jour d'observations nocturnes (à 22:13 h le 04/07/88), alors que les conditions climatiques étaient peu favorables, nous avons observé un déplacement de deux fourmis transportant des oeufs et des larves à l'extérieur du nid. Quelques minutes plus tard, la pluie s'intensifiant, et ces fourmis transporteuses rentraient de nouveau dans leur nid d'origine. Néanmoins, elles sont restées dans les premières chambres avec les oeufs entre les mandibules. La migration de la colonie a dû se produire pendant le reste de la nuit, le nid étant vide le lendemain. Deux jours plus tard, nous avons rencontré une nouvelle colonie (n° 21) récemment installée, à 19 mètres de la colonie originelle 1a. Cette nouvelle colonie fut étudiée parallèlement à une partie de la colonie nommée colonie soeur, qui était restée dans l'ancien nid, contenant la colonie appelée alors 1b. Celle-ci fut récoltée (le 01/08/1989) et comprenait trois femelles et six oeufs.

Nous avons retrouvé dans la colonie 21, lors de sa récolte en mars 1989, trois des 42 fourrageuses marquées de la colonie 1a, ce qui signifie que cette société s'est formée à partir de la scission de la colonie 1a.

Dans le cas de la colonie 10a, six fourrageuses avaient été marquées en mars 1988 (tableau II, 1ère partie). 52 jours après, nous n'avons rencontré qu'une jeune gamergate isolée lors de la récolte de la colonie. Nous avons rencontré la même situation dans la colonie 14b, bien que celle-ci ait occupé un nouveau nid.

La colonie 13 renfermait deux jeunes ouvrières à ovaires en cours de développement mais non fécondées, qui accompagnaient la jeune gamergate. Ainsi, au total, sur les six cas de fondation, deux seulement (10b et 14b) contenaient une gamergate isolée sans l'aide apparente d'ouvrières. Il est possible que des ouvrières soient sorties fourrager au moment de la récolte ou qu'elles soient retournées temporairement à la colonie

mère d'où provenait la scission, ou encore que leurs soeurs soient arrivées quelques jours plus tard (à l'exemple de certaines espèces de guêpes).

**b) Sociétés jeunes:**

Les colonies 4b, 7, 15 et 17 peuvent être assimilées à de jeunes sociétés adultes puisqu'à l'exception de la troisième (15), elles possèdent une seule gamergate à ovaires complètement développés. Elles forment donc quatre sociétés monogynes (tableau II, 2ème partie). L'effectif varie entre 10 et 18 ouvrières et le couvain est plus abondant.

A l'exception de la première colonie (4b), qui occupait un ancien nid, toutes les autres occupaient des nids matures. Toutefois, cela est peu surprenant puisque ces jeunes sociétés disposent de suffisamment d'ouvrières pour les travaux de construction.

En analysant la colonie 15, nous avons trouvé une jeune gamergate (à ovaires partiellement développés) en présence de 17 ouvrières et de couvain. Nous avons considéré cette colonie comme jeune bien qu'elle ait occupé un nid de structure mature. La dissection des cinq cocons de cette colonie, nous a permis de constater qu'il s'agissait de quatre cocons d'ouvrières et d'un de mâle. Tous ces paramètres nous permettent de suggérer que cette société a été aussi formée à partir d'un processus de scission.

Bien que la colonie 4b puisse être considérée comme une jeune société, elle était installée dans un nid ancien, appartenant à la colonie 4a. Cette dernière colonie avait été suivie pendant 10 mois consécutifs, durant lesquels nous avons marqué 48 fourrageuses. Néanmoins, aucune des ces fourmis marquées n'était présente lors de la récolte ultérieure de la colonie. Nous pouvons en déduire que la colonie 4b (descendante) s'était formée à partir de la scission d'une colonie mère (4a). D'un autre côté, l'analyse de la population de la colonie 4b a montré (tableau II) que cette jeune société avait :

- seulement une ouvrière âgée avec les ovaires en phase de dégénérescence;
- des cocons (quatre mâles et quatre femelles);
- deux des entrées du nid d'origine fermées depuis quatre mois et 24 jours d'observations.

Tous ces caractères, associés à la taille réduite de la population, permettent de penser à un déménagement-scission de la colonie mère.

**c) Sociétés adultes:**

Les colonies 23 et 26 sont des exemples typiques de sociétés polygynes chez *D. quadriceps* (tableau II, 3ème partie). Ce phénomène est rencontré dans les sociétés adultes qui ont plus de deux ans. Ces colonies contenaient un couvain très abondant (90 et 121 individus), 102 adultes, dont sept et 10, respectivement, étaient gamergates à ovaires complètement développés.

Dans la colonie 23 nous avons trouvé sept gamergates (pour 90 ouvrières et cinq individus à ovaires partiellement développés). La majorité des ces ouvrières (87) étaient jeunes (tableau II). Le couvain de cette colonie était formé principalement d'oeufs (63) et de larves (20). Cette société adulte âgée occupait un nid mature de 1.30 mètres de diamètre et constitué de huit chambres débouchant sur quatre entrées dirigées vers l'Est.

La colonie 26 avait une population de gamergates plus abondante que la colonie 23. Parmi les 10 gamergates, six avaient des ovaires complètement développés et quatre avaient des ovaires partiellement développés. Parmi les 92 ouvrières, six avaient des ovaires partiellement développés, mais n'étaient pas fécondées et une avait des ovaires

complètement développés mais en dégénérescence. Le couvain était abondant, composé principalement de 48 cocons (31 mâles et 17 femelles), de 40 oeufs et de 33 larves. Cette colonie était assez semblable à la précédente, mais elle était probablement plus âgée et le couvain plus important (tableau II).

Les résultats, représentés sur les tableaux I et II, montrent que, dans la nature, les cocons mâles sont plus nombreux en Mars, Avril et Novembre. Cette fréquence paraît être associée à l'automne (Mars-Avril) et au printemps (Septembre-Novembre), c'est-à-dire pendant les périodes précédant et suivant les pluies d'hiver dans la région nord-est du Brésil. La présence de mâles pouvant féconder les ouvrières réceptives augmente le nombre de gamergates, donc la probabilité d'avoir une scission ou un bouturage.

## DISCUSSION

D'après l'analyse de l'ensemble des facteurs observés dans la nature, nous pouvons supposer que les principaux facteurs responsables du bouturage chez *D. quadriceps* sont ceux qui caractérisent intrinsèquement la société (par exemple le nid surpeuplé ou le nombre de gamergates), les facteurs climatiques (humidité et température) et les contraintes environnementales (par exemple les brûlis ou les dévastations du biotope, par conséquent, la disparition des ressources alimentaires).

L'absence d'ouvrières à ovaires complètement développés, dans les colonies en fondation (tableau II), incite à émettre l'hypothèse qu'il s'agirait de jeunes gamergates (reproductrices de type intermédiaire) venant d'être fécondées et dont la fonction reproductrice n'est pas encore pleinement installée. Il est intéressant de constater que dans les colonies 10b et 14b la jeune gamergate demeure dans l'ancien nid, la majeure partie de la société ayant émigré vers un nouveau site de nidification. Nous ignorons toutefois si ces fondations sont autonomes du type haplométrose et si elles sont capables de se maintenir, à l'instar des guêpes. Nos observations ne nous permettent pas de trancher chez *D. quadriceps*. Cependant, l'étude de la distribution des nids sur le terrain (Dantas de Araujo, en préparation) révèle que ces deux colonies (10b et 14b) sont à proximité de deux autres groupements de colonies (un formé de trois colonies et l'autre de six). Ces colonies monogynes paraissent provenir de ces groupements, pouvant éventuellement recevoir un soutien de leur colonie soeur.

Ces groupements sont probablement issus de bouturages successifs, comme ceux qui furent décrits chez d'autres ponérines par Colombel (1972: *Odontomachus haematodes*), Overal (1980: *D. gigantea*), Peeters & Crewe (1986: *O. berthoudi*) et Ward (1981: *Rhytidoponera impressa*).

En résumé, les deux cas de gamergates isolées (nids 10b et 14b) nous conduisent à plusieurs interprétations:

- 1) dans la nature la jeune gamergate seule peut commencer à développer une colonie en haplométrose (fondation indépendante);
- 2) les ouvrières assistantes étaient en train de fourrager pendant la récolte de la société; il s'agirait alors de fondations dépendantes avec monogynie primaire;
- 3) la jeune gamergate va recevoir l'aide d'ouvrières soeurs de nids proches, par bouturage.

Les 2ème et 3ème hypothèses semblent les plus probables car les tentatives, au laboratoire, de fondations de colonies du type indépendant se sont soldées par un échec.

L'examen de la structure des nids des colonies 1b et 10b révèle qu'il s'agit en fait de nids anciens occupés auparavant par des colonies adultes, plus importantes. Le fait d'avoir marqué 42 fourrageuses sortant du nid 1a, en janvier 1988, confirme cette interprétation. La colonie 10a était déjà une fondation installée dans un nid ancien (à plusieurs chambres) puisque nous n'avons marqué que six fourrageuses.

Une 4ème hypothèse, celle des stratégies variées de structure de fondations, peut résumer toutes les suppositions précédentes, expliquant ainsi le cas des quatre autres jeunes sociétés (4b, 7, 15 et 17) apportant du couvain et des ouvrières de tous stades physiologiques. Ces variations de stratégies de fondation peuvent être influencées par des facteurs saisonniers et environnementaux. D'après Hölldobler et Wilson (1990), la plus versatile des espèces de fourmis carnivores étudiées est l'australienne *Iridomyrmex purpureus*, où plusieurs jeunes colonies sont fondées par une seule reine. Sur 72 jeunes nids observés, 65 contenaient une seule reine, six contenaient deux reines et un contenait trois reines (Hölldobler et Carlin, 1985). Plusieurs de ces reines furent tuées par les ouvrières de leur propre espèce quand elles s'égarèrent près des colonies déjà établies. Néanmoins, il fut surprenant de constater que d'autres femelles arrivèrent à installer leurs nids au voisinage de colonies matures. Non seulement plusieurs de ces femelles étaient accompagnées par des ouvrières résidentes, mais elles étaient aussi fréquemment assistées et protégées, et des ouvrières les aidaient à creuser les chambres. Plusieurs autres espèces furent rapportées comme étant polygynes, mais malheureusement leur étude n'a pas été assez précise pour savoir si les reines étaient complètement fertiles et fécondées (Hölldobler et Wilson, 1990). En fonction de ceci et de la méthode de récolte que nous avons utilisée, nous pouvons supposer que les fondations de *D. quadriceps* sont de type monogyne: quatre sociétés ont débuté comme des fondations dépendantes et deux sociétés ont débuté comme des fondations indépendantes (pouvant éventuellement être aidées plus tard par l'arrivée de nouvelles ouvrières). Ce fait pourrait être élucidé par une étude plus spécialisée.

En comparant ces résultats avec le seul cas rapporté chez *D. gigantea* (Overal, 1980), nous pouvons constater que *D. quadriceps* emploie deux stratégies de fondation :

1) la scission du type "novatrice", où la gamergate part avec un petit groupe d'ouvrières pour fonder une nouvelle société (ce pourrait être le cas des fondations 13b, 14b, 16 et 18, qui occupent un nouveau nid).

2) la scission du type "conservatrice" ou "opportuniste", où la fondation reste dans l'ancien nid alors que la majorité de la société mère émigre. Dans ce cas, nous pouvons trouver une gamergate sans ouvrière ou une gamergate accompagnée de quelques ouvrières non fécondées (ce serait le cas des fondations 1b et 10b, qui occupent un ancien nid).

Le premier type de scission représente une économie d'énergie considérable pour les gamergates fondatrices, qui peuvent se consacrer à la reproduction et à la chasse. Dans le deuxième type de scission, la nécessité d'avoir à construire un nouveau nid est compensée par le nombre d'ouvrières qui suivent la gamergate sur le nouveau site.

Aucun des cas de fondation ou de jeune société n'a révélé la présence de plus d'une gamergate dans le nid. Néanmoins, ces gamergates sont abondantes (sept à 10) dans les sociétés âgées quand la population d'ouvrières stériles est également abondante (une centaine environ). On peut donc dire que la société mature de *D. quadriceps* est polygyne, cette polygynie étant obtenue secondairement.

Dans d'autres groupes de ponérines, par exemple chez *Brachyponera lutea*, les femelles fertiles sont capables de fonder leur colonie typiquement par fondation

"claustrale", comme les fourmis évoluées. La fondatrice s'isole dans une cellule fermée, amenant quelques petites ouvrières à maturité, nourries probablement par le liquide ingluvial dérivé entièrement de leurs propres tissus (Haskins et Haskins, 1950).

## REFERENCES

- Colombel, P., 1972. Étude de l'évolution et de la fécondation par greffe des colonies d'*Odontomachus haematodes* L. (Hyménoptères, Formicidae, Ponerinae). *Biologia Gabonica*, 8, 369-381.
- Dantas de Araujo, C.Z., Fresneau, D. & J.P. Lachaud, 1990. Le système reproductif chez une ponérine sans reine: *Dinoponera quadriceps* Santschi. *Behavioural Processes*, 22, 101-111.
- Haskins, C.P. & E.F. Haskins, 1950. Note on the method of colony founding of the ponerine ant *Brachyponera (Europonera) lutea* Mayr, *Psyche*, 57/1, 1-9.
- Hölldobler, B. & N.F. Carlin, 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18/1, 45-58.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1977. The number of queens: An important trait in ant evolution. *Naturwiss.*, 64, 8-15.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 732pp.
- Overall, W.L., 1980. Observations on colony founding and migration of *Dinoponera gigantea*. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 15, 467-469.
- Peeters, C.P., 1987. The diversity of reproductive systems in ponerine ants. In: *Chemistry and Biology of Social Insects*, Eder J. & Rembold H. (eds.), Verlag J. Peperny, München, 253-254.
- Peeters, C.P. & R.M. Crewe, 1985. Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi*: an alternative form of eusocial organization. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18, 29-37.
- Peeters, C.P. & R.M. Crewe, 1986. Queenright and queenless breeding systems within the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Entomol. Soc. Sth. Afr.*, 49, 251-255.
- Peeters, C.P. & S. Higashi, 1989. Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwiss.*, 76, 177-188.
- Silveira Neto, S., Nakano O., Barbino D., & N.A. VILLA NOVA, 1976. *Manual de ecologia dos insetos*. Ed. Agronômica CERES Ltda., 419 pp.
- Ward, P.S., 1981. Ecology and life history of the *Rhytidoponera impressa* group (Hymenoptera: Formicidae). I. Habitats, nest sites, and foraging behavior. *Psyche*, 88, 89-109.

**INDEX DES AUTEURS  
INDEX TO AUTHORS**

Bagnères A.-G. ....	pp. 1-11-19
Billen J. ....	pp. 35-67
Bonavita-Cougourdan A. ....	pp. 1-19
Bordereau C. ....	pp. 27
Cammaerts M.-C. ....	pp. <b>41</b>
Cammaerts R. ....	pp. 41
Chapuisat M. ....	pp. <b>49</b>
Cherix D. ....	pp. 49
Clément J.-L. ....	pp. 19
Dantas de Araujo C.Z. ....	pp. <b>79</b>
Dejean A. ....	pp. 41
Dusticier G. ....	pp. 19
Faucheux M.J. ....	pp. 75
Gobin B. ....	pp. <b>35</b>
Jaisson P. ....	pp. 79
Laduguié N. ....	pp. <b>27</b>
Lebrun D. ....	pp. <b>75</b>
Meskali M. ....	pp. <b>19</b>
Plateaux L. ....	pp. 11-53
Provost E. ....	pp. 1-19
Rivière G. ....	pp. 1
Robert A. ....	pp. 27
Roze E. ....	pp. <b>53</b>
Salini N. ....	pp. 27
Schoeters E. ....	pp. <b>67</b>
Trabalon M. ....	pp. <b>11</b>
Vieau F. ....	pp. <b>61</b>

## INDEX DES MOTS-CLES

- Abeilles, 19, 67  
 Activité d'élevage, 53, de la reine, 1, ovarienne, 1  
 ADN, 49  
 Adoption, 1  
*Amitermes evuncifer*, 27  
*Ancistrotermes cavithorax*, 27  
*Anomotaenia brevis*, 11  
*Astalotermes* sp., 27  
*Atta sexdens rubropilosa, texana*, 67  
*Basidentitermes* sp., 27  
*Bombus terrestris*, 49  
 Bourdons, 67  
*Brachyponera lutea*, 79  
*Camponotus floridanus*, 19, *vagus*, 1, 19  
*Cephalotermes fungifaber*, 27  
 Cestode, 11  
 Colonies mixtes, 1  
 Comportement, 41  
*Coptotermes formosanus*, 27  
*Costus* sp., 41  
*Crematogaster laestrigum, scutellaris*, 35  
*Cubitermes severus*, 27  
 Cycle saisonnier, 53  
 Dernier sternite, 41  
*Diacamma australe*, 79  
*Dinoponera gigantea, quadriceps*, 79  
 Dodécatriénol, 27  
 Environnement social, 1  
 Etat Physiologique, 1  
 Extraits de reine, 53  
 Fondation, 79  
*Formica cunicularia*, 1, *lugubris, rufa*, 49, *rufibarbis*, 1, *selysi*, 19  
 Formicidae, 1, 11, 19, 35, 41, 49, 53, 67, 79  
 Fourmi vénéneuse, 41, des bois, 49, sana reine, 79  
 Glande(s): à poison, 41, à venin, convolutive, 67, de Dufour, 41, tibiale, 35, tibio-tarsienne, 75, post-pharyngiennes, 19  
*Gloeophyllum trabeum*, 27  
*Heterotermes* sp., 27  
 Hormones, 61  
 Hydrocarbures cuticulaires, 1, 11, 19, variation, 11  
*Hymenolepis microstoma*, 11  
 Hyménoptères sociaux, 19  
 Inhibition royale, 53  
*Iridomyrmex purpureus*, 79  
*Kalotermes flavicollis*, 27  
*Leptothorax*, 49, *lichtensteini*, 1, 19, *nylanderi*, 11, 53  
*Macromischoides*, 41  
*Macrotermes bellicosus, subhyalinus*, 27

*Manica rubida*, 19  
 Mesonotum, 75  
 Metanotum, 75  
*Microcerotermes* sp., 27  
 Microsatellites, 49  
 Microscopie électronique à balayage, 75  
*Microtermes* sp., 27  
 Monogynie, 79  
 Morphologie, 67, 75  
*Myrmica*, 49, *sabuleti*, 67  
*Nasutitermes diabolus*, *lujae*, 27  
 Néoténiques, 61  
*Noditermes* sp., 27  
 Nymphes, 61  
*Odontomachus haematodes*, 79  
*Ophiotermes* sp., 27  
*Ophthalmopone berthoudi*, 79  
*Paraponera clavata*, 67  
 Parasite, 11  
 Phéromone de piste, 27, 35, 41, 67, sexuelle, 27  
 Plasticité, 1  
*Polyergus rufescens*, 1  
 Polyéthisme, 1  
 Polygynie, 79  
 Ponerinae, 79  
 Profil cuticulaire, 1  
*Pseudacanthotermes militaris*, *spiniger*, 27  
 Reconnaissance, 1, 11, 19, 35  
*Reticulitermes*, 19, *flavipes*, 27, *lucifugus grassei*, 61, 75, *santonensis*, 27, 61, 75, *speratus*, *virginicus*, 27  
 Rhinotermitidae, 75  
*Rhytidoponera impressa*, 79  
*Schedorinotermes lamanianus*, 27  
 Scission de colonie, 79  
 Signature chimique, 19  
*Solenopsis invicta*, 19  
 Spéciation, 75  
 Spécificité, 1, 11, 35  
 Structure génétique, 49, sociale, 79  
 Taxonomie, 41  
 Termites, 27, 61, 75  
*Tetramorium aculeatum*, *africanum*, 41  
*Thoracotermes* sp., 27  
*Tribolium*, 11  
*Trinervitermes bettonianus*, 27  
 Ultrastructure, 67  
 (Z)-9-tricosène, 19

## KEY WORDS INDEX

- Adoption, 1  
*Amitermes evuncifer*, 27  
*Ancistrotermes cavithorax*, 27  
*Anomotaenia brevis*, 11  
*Astalotermes* sp., 27  
*Atta sexdens rubropilosa, texana*, 67  
*Basidentitermes* sp., 27  
 Bees, 19, 67  
 Behavior, 41  
*Bombus terrestris*, 49  
*Brachyponera lutea*, 79  
 Bumblebees, 67  
*Camponotus floridanus*, 19, *vagus*, 1, 19  
*Cephalotermes fungifaber*, 27  
 Cestoda, 11  
 Chemical signature, 19  
 Colony fission, 79, foundation, 79  
*Coptotermes formosanus*, 27  
*Costus* sp., 41  
*Crematogaster laestrigum, scutellaris*, 35  
*Cubitermes severus*, 27  
 Cuticular hydrocarbons, 1, 11, 19, variation, 11  
 Cuticular profile, 1  
*Diacamma australe*, 79  
*Dinoponera gigantea, quadriceps*, 79  
 DNA, 49  
 Dodecatrienol, 27  
*Formica cunicularia*, 1, *lugubris, rufa*, 49, *rufibarbis*, 1, *selysi*, 19  
 Formicidae, 1, 11, 19, 35, 41, 49, 53, 67, 79  
 Genetic structure, 49  
 Gland(s): convoluted gland, 67, Dufour's gland, poison gland, 41, tibial gland, 35, tibial-tarsal gland, 75, venom gland, 67, post-pharyngeal glands, 19  
*Gloeophyllum trabeum*, 27  
*Heterotermes* sp., 27  
 Hormones, 61  
*Hymenolepis microstoma*, 11  
*Iridomyrmex purpureus*, 79  
*Kalotermes flavicollis*, 27  
 Last sternite, 41  
*Leptothorax*, 49, *lichtensteini*, 1, 19, *nylanderi*, 11, 53  
*Macromischoides*, 41  
*Macrotermes bellicosus, subhyalinus*, 27  
*Manica rubida*, 19  
 Mesonotum, 75  
 Metanotum, 75  
*Microcerotermes* sp., 27  
 Microsatellites, 49  
*Microtermes* sp., 27

Mixt colonies, 1  
 Monogyny, 79  
 Morphology, 67, 75  
*Myrmica*, 49, *sabuleti*, 67  
*Nasutitermes diabolus, lujae*, 27  
 Neotenic, 61  
*Noditermes* sp., 27  
 Nymphs, 61  
*Odontomachus haematodes*, 79  
*Ophiotermes* sp., 27  
*Ophthalmopone berthoudi*, 79  
 Ovarian activity, 1  
*Paraponera clavata*, 67  
 Parasite, 11  
 Physiological state, 1  
 Plasticity, 1  
*Polyergus rufescens*, 1  
 Polyethism, 1  
 Polygyny, 79  
 Ponerinae, 79  
*Pseudacanthotermes militaris, spiniger*, 27  
 Queen activity, 1, control, extracts, 53  
 Queenless ant, 79  
 Rearing activity, 53  
 Recognition, 1, 11, 19, 35  
 Red wood ant, 49  
*Reticulitermes*, 19, *flavipes*, 27, *lucifugus grassei*, 61, 75, *santonensis*, 27, 61, 75, *speratus, virginicus*, 27  
 Rhinotermitidae, 75  
*Rhytidoponera impressa*, 79  
 Scanning electron microscope, 75  
*Schedorinotermes lamanianus*, 27  
 Seasonal cycle, 53  
 Sex pheromone, 27  
 Social environment, 1, Hymenoptera, 19, structure, 79  
*Solenopsis invicta*, 19  
 Speciation, 75  
 Specificity, 1, 11, 35  
 Taxonomy, 41  
 Termites, 27, 61, 75  
*Tetramorium aculeatum, africanum*, 41  
*Thoracotermes* sp., 27  
 Trail pheromone, 27, 35, 41, 67  
*Tribolium*, 11  
*Trinervitermes bettonianus*, 27  
 Ultrastructure, 67  
 Venenous ant, 41  
 (Z)-9-tricosene, 19

## REMERCIEMENTS

La réalisation de ce volume n° 9 des "*Actes des Colloques Insectes Sociaux*" a été rendue possible grâce à l'aide technique de Germaine RIVIÈRE et à la collaboration de Anne-Geneviève BAGNÈRES, Johan BILLEN, Annie BONAVITA-COUGOURDAN, Rémy BROSSUT, Janine CASEVITZ-WEULERSSE, Daniel CHERIX, Michel LEPAGE, Charles NOIROT, Luc PASSERA, Jacques PASTEELS, Luc PLATEAUX et Eric PROVOST, qui ont accepté de relire un certain nombre de manuscrits. Nous les en remercions vivement.

(Dessin de couverture : "Petit ouvrier de *Macrotermes* (= *Bellicositermes*) *natalensis* gavant un grand soldat" d'après P.P. Grassé, 1939: *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 64 (4), p. 253)