

SECTION FRANÇAISE DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX

*assemblée
générale*

*Besançon
1-2 décembre 1978*



RENÉ-ANTOINE FERCHAULT
ÉCVYER
SEIGNEUR DE RÉAUMVR
DES ANGLÉS ET DE LA BERMONDIÈRE

COMMANDANT ET INTENDANT
DE L'ORDRE ROYAL MILITAIRE DE SAINT-LOUIS
MEMBRE DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE FRANCE
DE PRUSSE, DE RUSSIE, DE SVÈDE,
DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE GRANDE-BRETAGNE
ET DE L'INSTITVT DE BOLOGNE

bulletin intérieur 1978

REUNION SCIENTIFIQUE DE LA SECTION FRANCAISE

U. I. E. I. S.

BESANCON, 1 - 2 décembre 1978

| | |
|---|----|
| <u>Liste des participants</u> | 3 |
| <u>Assemblée générale</u> | 4 |
| <u>Réseau "Insectes sociaux"</u> | 7 |
| <u>Exposés introductifs</u> | |
| BUSCHINGER : Queen Polymorphism in ants | 12 |
| PASSERA : Les oeufs préorientés des Fourmis : un exemple de déterminisme précoce des castes | 23 |
| <u>Résumés des communications</u> | |
| BROSSET : Comparaison entre les différentes méthodes de piégeage des phéromones | 40 |
| CAMMAERTS : Système de communication assurant la récolte chez <i>Myrmica scabrinodis</i> | 43 |
| CHERIX : <i>Formica lugubris</i> dans le Jura suisse | 44 |
| DEJEAN : Comportement de prédation de <i>Serrastruma serrula</i> Santschi | 46 |
| DELAGE-DARCHEN : Etude du polymorphisme d'une Fourmi africaine <i>Sphaerocrema striatula</i> | 48 |
| GALLIOT : Etude quantitative des transferts de nourriture chez <i>Apis mellifica</i> entre ouvrières d'été aux antennes amputées | 50 |
| GERVET et PRATTE : Stimulations sociales et persistance du comportement de fondation chez la guêpe Poliste | 52 |
| HENQUELL et ABDI : Données nouvelles sur les facteurs qui règlent l'exploitation des sources de nourriture chez <i>Formica polyctena</i> | 55 |
| LEBRUN et VIEAU : Corps allates et ponte d'oeufs parthénogénétiques chez <i>Calotermes flavicollis</i> Fabr. | 58 |
| LENOIR : Quelques aspects de la division du travail dans les jeunes sociétés de la fourmi <i>Lasius niger</i> . (Mise en évidence à l'aide de l'analyse des correspondances) | 63 |

| | |
|---|----|
| LUAMBA, LUSCHER et NOIROT : Etude du développement d'un Termite, <i>Hodotermes mossambicus</i> | 65 |
| MATHIS : Du comportement tropical de notre abeille domestique <i>Apis mellifica</i> L. par la mise en évidence de sa "diapause" à 33°C. En hiver : hibernation ; en été : estivation | 67 |
| PAIN : Rythme circadien de la teneur en phéromone(acide ceto-9 decene-2 oïque) de la reine d'Abeille (<i>Apis mellifica ligustica</i> L.) | 70 |
| PROVOST : Etude de la fermeture du groupe social et de l'ap- provisionnement de la société chez quelques Fourmis : rôle éventuel de la reine | 72 |
| ROSELER P.F., ROSELER I. et STRAMBI : Activité des <i>corpora</i> <i>allata</i> chez des femelles dominantes et subordonnées chez la guêpe <i>Polybia</i> | 74 |
| SUZZONI et PASSERA : Rôle de la JH dans le déterminisme des castes chez <i>Pheidole pallidula</i> (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae) | 76 |
| TOROSSIAN et ROQUES : Les Fourmis du groupe <i>Formica rufa</i> des Pyrénées orientales | 79 |
| VROEY (de) : Agressivité intra- et interspécifique chez <i>Myrmica rubra</i> | 83 |

LISTE DES PARTICIPANTS AU COLLOQUE S.F.U.I.E.I.S.

Vendredi 1 et samedi 2 décembre 1978

| | | |
|---------------|---------------------------------------|--------------------------|
| ABRAHAM Mme, | Biologie animale, U.L.B. | Bruxelles |
| ARNOLD G. | Sociobiologie animale, Château d'Ivoy | Le Pré |
| BORDEREAU C. | Zoologie | Dijon |
| BROSSUT R. | Zoologie | Dijon |
| BUSCHINGER A. | Institut für Zoologie | Darmstadt |
| CAMMAERTS Mme | Biologie animale | Bruxelles |
| CHAUVIN R. | Sociologie animale | Château d'Ivoy Le Pré |
| CHERIX D. | Institut de Zoologie | Lausanne |
| CLEMENT J.L. | Evolution des Etres Organisés | Paris |
| DARCHEN Mme | Station biologique | Les Eyzies |
| DE HARO A. | Departamento Zoologia | Barcelone |
| DEJEAN A. | Faculté de Médecine | Bujumbura |
| DE VROEY Mme | Biologie animale | Bruxelles |
| FRESNEAU D. | Ethologie et Sociobiologie | Bobigny |
| GAUTIER J.Y. | Station biologique | Paimpont |
| GALLIOT G. | Psychophysiologie | Besançon |
| GERVET J. | C.N.R.S. - I.N.P. | Marseille |
| HENQUEL Mme | Psychophysiologie | Besançon |
| JAISSON P. | Ethologie et Sociobiologie | Bobigny |
| JOSENS G. | Zoologie systématique | Bruxelles |
| KRAFT B. | Psychophysiologie | Nancy |
| LEBRUN D. | Endocrinologie des Insectes sociaux | Nantes |
| LE MASNE G. | C.N.R.S. - I.N.P. | Marseille |
| LENOIR A. | Psychophysiologie | Tours |
| LEROUX G. | Psychophysiologie | Tours |
| LUAMBA J. | Zoophysiologisches Institut | Berne |
| MATHIS M. | 39, rue du Val d'Or | Saint-Cloud |
| MEUDEC Mme | Psychophysiologie | Tours |
| MONTAGNER H. | Psychophysiologie | Besançon |
| NOIROT Ch. | Zoologie | Dijon |
| PAIN J. Melle | Station de Recherche sur l'Abeille | Bures-sur-Yvette |
| PASSERA L. | Biologie des Insectes | Toulouse |
| PLATEAUX L. | Evolution des Etres Organisés | Paris |
| PRATTE M. | C.N.R.S. - I.N.P. | Marseille |
| PROVOST | C.N.R.S. - I.N.P. | Marseille |
| RIVault Melle | Station biologique | Paimpont |
| STRAMBI A. | C.N.R.S. - I.N.P. | Marseille |
| SUZZONI J.P. | Biologie des Insectes | Toulouse |
| TOROSSIAn C. | Entomologie | Toulouse |
| VERRON H. | Psychophysiologie | Tours. |

ASSEMBLEE GENERALE (Partie administrative)

I. - RENOUVELLEMENT PARTIEL DU CONSEIL

Les résultats du vote sont les suivants :

| | | |
|--------------------------------|----|------------|
| Suffrages exprimés : | 49 | |
| M. Louis (trésorier sortant) : | 40 | <u>élu</u> |
| M. Chauvin (membre sortant) : | 35 | <u>élu</u> |
| M. Le Masne (membre sortant) : | 32 | <u>élu</u> |
| M. Clément : | 28 | |
| M. Mathis : | 10 | |

Bureau et Conseil sont maintenus sans changement :

| | |
|----------------------|--|
| Président : | H. MONTAGNER |
| Vice-président : | J. PASTEELS |
| Secrétaire : | L. PASSERA |
| Trésorier : | J. LOUIS |
| Membres du Conseil : | CH. NOIROT, R. CHAUVIN, G. LE MASNE, B. DELAGE-DARCHEN, J.Y. GAUTHIER. |

Afin de favoriser la présence de "plus jeunes" au Conseil on évitera désormais de réélire plus de deux fois consécutives (soit 6 ans) une même personne audit Conseil.

Dans l'immédiat, le Conseil demande à M. CLEMENT d'aider M. LOUIS dans ses fonctions de trésorier.

II. - ADMISSION DE NOUVEAUX MEMBRES

Après discussion sur le "profil" des candidats, l'Assemblée générale a admis à la quasi-unanimité les nouveaux membres suivants :

- Mme Abraham : Biologie animale, Bruxelles
- M. Déjean : Faculté de Médecine, Bujumbura, Burundi
- M. Cherix, Institut de Zoologie, Lausanne.
- M. Fresneau, Ethologie, Bobigny
- M. Gris, Institut de Zoologie, Lausanne.
- M. Luamba, Institut de Zoologie, Berne.
- M. Du Merle, I.N.R.A., Avignon
- M. Provost, I.N.P. Marseille
- M. Vancassel, Ethologie, Rennes.

III. - INFORMATIONS "RESEAU INSECTES SOCIAUX CNRS"

M. NOIROT a transmis au C.N.R.S. un texte, fruit de la réunion générale extraordinaire de mai 78 (voir ce texte en annexe). Il espère que le réseau obtiendra en 1979 une petite subvention destinée à concrétiser les projets de collaboration entre équipes ; cette somme pourrait par exemple faciliter les visites de travail. A cet effet, les personnes intéressées et qui ont l'intention d'effectuer des déplacements de ce type en 1979, sont priées d'en avertir le Président. Le Conseil se réunira en mars/avril pour étudier les demandes.

IV. - SITUATION DE LA REVUE "INSECTES SOCIAUX"

M. MONTAGNER fait part de l'amélioration du tirage de notre revue. Actuellement il y a plus de 500 abonnements, soit 173 de plus que l'an dernier. Les abonnements individuels - du fait des nouvelles conditions consenties par Masson - ont progressé sans que cela porte préjudice aux abonnements des laboratoires. C'est ainsi qu'il y a plus de 80 abonnés individuels aux U.S.A. et 37 en France. De ce fait le nombre de pages sera augmenté cette année, et sans doute l'an prochain. Le C.N.R.S. jugeant que la situation est favorable a reconduit sa subvention. M. MONTAGNER espère en outre publier en 1978 un numéro supplémentaire qui permettrait de réduire les délais d'impression.

V. - COLLOQUES et SYMPOSIUMS

L'Assemblée générale accepte la proposition de M. CHERIX d'organiser la prochaine réunion annuelle de notre section : elle aura donc lieu à Lausanne vraisemblablement les 7 et 8 septembre 1979 autour d'un thème qui reste à définir.

Il avait été décidé à Wageningen d'organiser avant le prochain Congrès International, 2 symposiums : ils auront lieu à Paris et au Mexique :

1) Paris :

Il s'agit d'un colloque ayant pour thème la biosystématique.

Il pourrait se tenir fin 1979. Les personnes intéressées peuvent contacter M. CLEMENT.

2) Mexique :

M. JAISSON qui a été mandaté par l'Union Internationale a pris des contacts avec le Mexique qui est prêt à financer en partie cette manifestation. Un comité international comprenant un américain (MICHENER), un anglais (HOWSE), un français (JAISSON) et 5 mexicains a été formé. Ce symposium se tiendra en novembre 1980 à Cholula (environs de Puebla, à 150 km de Mexico).

Deux thèmes ont été retenus :

- La Phylogénèse dans les sociétés d'Insectes
- Rôle des sociétés d'Insectes en biotope tropical.

Les personnes intéressées peuvent contacter M. JAISSON.

RESEAU "INSECTES SOCIAUX"

(Texte transmis au C. N. R. S.)

Le projet de réseau ébauché l'an dernier a pris corps en 1978, après une concertation des équipes concernées, notamment par une réunion générale tenue à Paris le 26 mai, grâce aux crédits de mission accordés par le C. N. R. S.

Après un examen critique de la situation actuelle des recherches en France, nous avons cherché à dégager un thème général qui, tenant compte de ce qui existe, permette d'évoluer vers des programmes structurés, associant des équipes qui, certes n'étaient pas jusqu'ici sans connexions, mais ne collaboraient que de façon occasionnelle. Cet effort de réflexion et de regroupement se poursuit, mais plusieurs projets de recherches en coopération, centrés sur le thème général, sont en bonne voie.

SITUATION ACTUELLE

Les recherches sur les Insectes et autres Arthropodes sociaux ou sub-sociaux ont toujours connu en France un grand développement et bon nombre de chercheurs français ont joué un rôle de leader sur le plan international. L'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux (U.I.E.I.S.) est une initiative française, et cette très active association vient de tenir son 8ème Congrès International. La revue "Insectes Sociaux", organe de l'U.I.E.I.S. est éditée en France (secrétaire de rédaction : Professeur H. MONTAGNER).

Actuellement, on compte environ 60 chercheurs français (Université, C.N.R.S., I.N.R.A., Muséum) travaillant effectivement sur les Insectes sociaux ; on peut y ajouter une dizaine de francophones (Belgique surtout), avec qui des contacts réguliers sont maintenus grâce à la section française de l'U.I.E.I.S.

Si l'on cherche à situer le niveau de ces recherches sur le plan international, on peut dire que la situation reste bonne (7 chercheurs français ont été invités par les organisateurs du Congrès International de Wageningen à présenter des rapports ou organiser des tables rondes), mais de nombreuses équipes étrangères sont apparues, et les recherches françaises ont souffert d'une certaine dispersion. La dispersion géographique tient avant tout à l'évolution des situations universitaires, et il est bien difficile d'y remédier, mais il s'y ajoute une certaine dispersion des thèmes de recherches, qu'il doit être possible de corriger progressivement.

Le réseau "Insectes Sociaux" a donc pour premier objectif de renforcer les liaisons déjà existantes entre les chercheurs, susciter une réflexion commune sur les thèmes de recherches, et réaliser des collaborations effectives sur des programmes définis.

Ce réseau permettra en outre de mieux faire connaître l'ensemble des recherches faites sur les Insectes Sociaux, alors que les chercheurs concernés sont répartis entre 3 sections du Comité National.

DEFINITION D'UN THEME GENERAL DE RECHERCHES

La vie en groupe provoque des modifications dans le comportement, la physiologie, le développement des individus. Dans les sociétés organisées, ces modifications sont différentielles, aboutissant à plusieurs catégories d'individus, jouant chacun un rôle distinct dans la société ; cette division du travail (au sens le plus large) est à la base de l'organisation des sociétés d'Insectes.

Mis à part le cas encore discuté des Melipones, on sait aujourd'hui que les différences entre individus d'une même société ne sont pas de nature génétique. C'est-à-dire que les facteurs sociaux sont capables de moduler l'expression de génome pour réaliser plusieurs phénotypes distincts. Le cas le plus évident est celui où les divers types diffèrent par leur structure (polymorphisme) mais les différences peuvent être comportementales (polyéthisme) ou physiologiques. Le terme de polyphénisme a été introduit récemment par LUSCHER pour rassembler ces divers aspects, et le polyphénisme sera le thème central de nos recherches, avec les deux faces du problème : mécanismes de la différenciation, conséquences sur le fonctionnement des sociétés. Les autres

Arthropodes sociaux (Araignées) se rattachent sans difficulté à ce thème.

Pour les besoins d'un exposé analytique, il est commode de distinguer trois niveaux de recherche : comportement, physiologie, biocoenotique, mais il est bien évident que les interrelations entre les trois sont multiples.

Niveau comportemental

- signaux interindividuels : identifications des signaux chimiques (phéromones), visuels, tactiles, vibratoires ; leur élaboration, réception sensorielle, mécanismes nerveux.
- Systèmes de communication : ontogenèse, rôle dans les divers aspects de la vie sociale.
 - Division du travail (polyéthisme)
 - Extension aux relations interspécifiques
 - Myrmécophiles - Termitophiles
 - Isolement interspécifique.

Niveau physiologique (en relation avec le projet de réseau "endocrinologie des Invertébrés").

- Effets de groupe : rôle des informations sensorielles, manifestations physiologiques, mécanismes neuroendocriniens.
- Polymorphisme : facteurs sociaux de la différenciation des castes (nutrition, phéromones...), mécanismes neuro-endocriniens.
- Reproduction et vie sociale : facteurs sociaux du contrôle de la reproduction, mécanismes physiologiques.

Niveau biocoenotique

- Problème méthodologique posés par le polyphénisme et la vie en sociétés.
- Influence de l'environnement sur les sociétés.
- Importance et rôle des Insectes sociaux dans les écosystèmes des pays tempérés et tropicaux.

PROGRAMMES EN COURS D'ELABORATION

A partir de ce cadre général, des discussions sont en cours pour définir des programmes de recherches menés en collaboration par plusieurs équipes. Le travail n'est pas terminé mais plusieurs projets sont très avancés.

1°) Physiologie de la communication chimique

- Signaux chimiques (phéromones)
 - origine (localisation, morphologie des organes responsables)
 - identification chimique
- Détection du signal
 - identification et fonctions des récepteurs, cytologie, électrophysiologie.
 - seuil comportemental et physiologique.
- Intégration du signal
 - physiologie (neurophysiologie, endocrinologie).
 - ethologie (ontogenèse, flexibilité).

Equipes devant collaborer à ce programme :

- Laboratoire des médiateurs chimiques INRA-CNRS, Brouëssy (Descoins).
- Laboratoire de Spectrométrie de Masse, INRA, Dijon (Dubois).
- Laboratoire de Chimie des Substances Naturelles, CNRS, Gif-sur-Yvette. (Barbier).
- Laboratoire de Neurobiologie Sensorielle, CNRS, Fontenay-aux-Roses (Mme Masson, Melle Chambille).
- Laboratoire de Zoologie, Université de Dijon (Brossut, Sreng).
- Laboratoire d'Ethologie, Université de Rennes (J.Y. Gauthier, Melle Grillou).
- Laboratoire de Sociologie Animale, Université René Descartes, Mittainville (Arnold).
- Station de Recherche sur l'Abcille, INRA, Bures-sur-Yvette (Melle Pain).
- Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Université Libre de Bruxelles (J.M. Pasteels, Mme Cammaerts).

2°) Systemes de Communication et régulations sociales

Etude comparative dans différents groupes d'Arthropodes sociaux (Fourmis, Guêpes, Araignées).

1. - Signaux visuels, tactiles, vibratoires et chimiques dans l'exploitation d'une source de nourriture (proies, nourritures sucrées, etc...) et au cours des échanges alimentaires.

- liens entre les différents systèmes
- Economie de la Société.

2. - Variabilité individuelle des signaux - Ontogenèse de la communication.

3. - Fermeture du groupe social

- comportements liés à la fermeture du groupe social.
- échanges entre groupes sociaux appartenant à la même espèce.
- échanges entre espèces différentes.

- Laboratoire de Psychophysiologie comparée, CNRS Marseille

(G. Le Masne, A. Bonavita, F. Provost).

- Laboratoire de Psychophysiologie de l'Université de Besançon (H. Montagner,

G. Galliot, D. Henquell).

- Laboratoire de Psychophysiologie de l'Université de Nancy I (B. Krafft,

A. Horel, Ch. Roland, R. Le Borgne).

- Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Université libre de

Bruxelles (éventuellement).

3°) Polymorphisme et endocrinologie (Termites, Guêpes, Fourmis)

- Evolution des taux d'ecdysone et d'hormone juvénile au cours du développement des diverses castes.

- Facteurs endocriniens de la morphogenèse.

- Facteurs endocriniens de la reproduction chez les diverses castes.

- Laboratoire de Zoologie, Université de Dijon (Bordereau, Noirot).

- Neuroendocrinologie des Insectes, INP Marseille (A. et C. Strambi).

- Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux, Université de Nantes (Lebrun, VIEAU).

- Collaboration possible avec l'Institut de Zoophysologie de l'Université de Berne (Lüscher).

Dijon, le 2 octobre 1978

Ch. NOIROT

QUEEN POLYMORPHISM IN ANTS.

A. BUSCHINGER

Fachbereich Biologie, Institut für Zoologie,
der Technischen Hochschule Darmstadt, FRG.

Introduction

The ordinary queen of ants is the well-known alate female, with 3 ocelli on the head, with a thorax with clearly separate pro-, meso-, meta- and epinotum and as well clearly distinguishable lateral sclerites. After mating she sheds off her wings. On the other hand an ordinary ant worker has a much smaller thorax, without wings, and the sclerites more or less fused.

However, in a variety of ant genera, it is more difficult to distinguish between "queen" and "worker", since the ordinary queen may be replaced in part or completely by more or less workerlike individuals. Sometimes we find a number of distinct stages, or even a continuous intergradation between the ordinary queen and the ordinary worker.

To make things even more complicate, queens and such intermediate forms bear a variety of, sometimes ill-defined, names like : ergatoid female, ergatoid queen, microgyne, gynecoid worker, full queen, dealate queen, gyne, etc...

In order to have a solid base for discussion, I tried in some of my recent papers (e.g. BUSCHINGER and WINTER, 1976), to propose a set of well defined terms, the meaning of which should be obvious as far as possible. Starting point of my considerations is, that we need a clear definition of the term "caste".

WILSON (1953) defined "caste" as "a differentiated morphological form with a specialised function". He uses this same definition in his 1971 book "The insect societies".

However, this definition is sufficient only as long as form and function are really corresponding. And this is not the case in a good deal of our ant species. MICHENER in his 1974 book "The social behavior of the bees" gives a much better definition : "Castes in bees are physiologically, behaviorally, and sometimes morphologically different forms (not age groups) of females occurring together in a colony". I would prefer to follow this definition, and

to define "caste" exclusively by the function.

In order to preserve the widespread and generally accepted terms I would propose that "queen" should be reserved for functional, inseminated, egg-laying females, and "worker" for individuals who really have this function. However, these terms should be used without regarding the morphological aspect of the individuals in question.

The morphological appearance could easily be indicated by the following terms: "gynomorph" - with the aspect of an ordinary winged or dealate female. This term is essentially synonymous with "gyne" of several English authors. However, "gyne" is often used only in the sense of "unfertilized, young queen", and "gynomorph" includes the fertile, ordinary queen, too.

"Ergatomorphs" would be individuals with a generally workerlike habitus, and "intermorph" could describe all morphologically intergrading stages between gynomorph and ergatomorph.

Such a clear distinction between functional castes and morphologically determined morphs is, in my opinion, highly important to avoid further confusion about whether an "intercaste", a "gyne", a "female", a "queen" is considered merely in a morphological sense or comprises as well their function.

From the morphological aspect it is often impossible to decide, whether all "gynomorphs" in a seemingly polygynous colony are true queens or not, and whether among the "ergatomorphs" - formerly "workers" - of a species with "ergatoid queens" there is a truly fertile "ergatomorphic queen" - as I would now say. Gynomorphs, intermorphs and ergatomorphs may act both as queens or workers, depending from their being inseminated and fertile or not.

Determining the function of a given individual is rather easy by dissection, as we have shown in a variety of ant species (BUSCHINGER and WINTER, 1978), and if this investigation cannot be done, then a neutral designation only indicating the morphological aspect is much better than a designation in the usual style, which may lead to misinterpretations.

Examples of queen polymorphism among ants

After this statement, we should now have a look at several cases of queen polymorphism in ants, well understood as polymorphism of queen caste, polymorphism of inseminated, egg-laying females in a given species.

Such kind of polymorphism has been established in certain Ponerines, so in several Australian species of the genus *Rhytidoponera*, e. g.

R. metallica, following HASKINS and WHELDEN (1965). Their paper has the significant title "Queenlessness, worker sibship etc... in the genus *Rhytidoponera*". In fact, in these species there exist queens, of course, but ergatomorphic ones. And in this paper, and in a later one of HOLLDOBLER and HASKINS (1977) they describe mating of males with such ergatomorphic females. "True queens", or in our sense better "gynomorphs" occur in several species of Ponerines, but in highly variable amounts. Some species seem to lack this form completely.

Another example is given with *Ponera eduardi* from southern France. In detailed studies, LE MASNE (1953, 1956) found out, that there exist colonies who produce normal, alate gynomorphs, and alate males, and other colonies who never produce alates. The latter comprise two kinds of "workers", however, the so-called "major workers" are in fact a kind of intermorphs who may be inseminated, fertile "ergatomorphic" or "intermorphic queens". In these colonies the males are as well wingless, ergatoid, and there seems to be no genetic connection between the two kinds of colonies in the populations which were studied.

Among the Formicines, polymorphism of a similar kind is observed mainly in a few social parasitic species, such as *Polyergus rufescens* (STITZ, 1939). Besides normal, alate gynomorphs and gynomorphic queens there exist intermorphic queens, or, may be, only fertile intermorphs. Once I had the opportunity to dissect two such individuals living alongside the true, gynomorphic queen, in a colony. Both intermorphs were egg-laying, but lacked a spermatheca and thus could not be inseminated.

Egg-laying, fertile ergatomorphs and intermorphs occur, alongside an inseminated, fertile queen, rather often in ant colonies. Incidentally, I would hesitate to consider such egg-laying "workers" as equivalent to true queens, even when their eggs develop into males and are not merely eaten as trophic eggs. Among several reasons the most persuasive one is the observation, that such individuals may live alongside the normal queen even in strongly monogynous species, e.g. *Harpagoxenus sublaevis*, *H. americanus* and *H. canadensis*, who never would tolerate a second, inseminated female in a colony.

Other examples of queen polymorphism among Formicines are known from the inquiline *Aporomyrmex ampeloni* (FABER, 1969), a workerless social parasite of *Plagiolepis*. There the intermorphic queens are rather similar to gynomorphic ones, lacking only the wing stumps because they already eclose without wings. They also have a somewhat smaller mesonotum compared with the alate gynomorph.

A rather spectacular case of queen polymorphism seemed to be the so-called -and -females of *Acanthomyops latipes*. However, WING (1968) could prove that this was a misinterpretation, the -females being the true gynomorphs of *latipes*, and the -females being hybridized of *latipes* and *A. claviger*.

Changing to Myrmicines we have, again, a number of examples among social parasitic species.

So several guest ants, tiny species living in colonies of *Formica* or *Myrmica* - species, show complete intergradations between the ordinary ergatomorph and the fully alate gynomorph. This is the case with *Formicoxenus nitidulus* from Europe, and with *Leptothorax hirticornis* and *L. diversipilosus* from North America, both belonging to the genus *Formicoxenus* in my opinion, too.

In these species, most of the gynomorphs are inseminated (BUSCHINGER and WINTER, 1976). In each colony unit only one of these females is fertile, this may be a gynomorphic or an intermorphic one. Gynomorphs and intermorphs who are not inseminated, and ergatomorphs who ordinarily lack a spermatheca, act as workers. The function of the supernumerary potential queens, the gynomorphs and intermorphs who are inseminated but sterile, still remains uncertain.

Up till now we have no idea about the significance of queen polymorphism in all the examples I have mentioned.

The genetically mediated queen polymorphism in *Harpagoxenus sublaevis*

Working on the biology and polymorphism of the slavemaker ant, *Harpagoxenus sublaevis*, since many years, we could just recently develop a hypothesis about the significance of the queen polymorphism which we can observe in this species.

It is known, since a long time, that most colonies of *H. sublaevis* have an ergatomorphic, or slightly intermorphic, queen. Only a very low percentage of the colonies in the open have a dealate, gynomorphic queen. In one population, near Nuremberg, W-Germany, we collected during 15 years a total of 600 queenright colonies of this species. Only 6 of them, or 1 %, contained a gynomorphic queen all the others had ergatomorphic queens.

241 colonies with ergatomorphic queens were kept in the laboratory until they had produced at least 2 or 3 sexual broods, so that we could determine whether they yielded gynomorphs or only ergatomorphs. We also observed

the offspring of all the 6 colonies with gynomorphic queens. The results are shown in table I :

Table I

Numbers and offspring of colonies with gynomorphic or ergatomorphic queen.

| Type of queen | n colonies total | n colonies producing | |
|---------------|------------------|----------------------|-----------------------------|
| | | ergatomorphs only | gynomorphs and ergatomorphs |
| gynomorphic | 6 (100 %) | 3 (50 %) | 3 (50 %) |
| ergatomorphic | 241 (100 %) | 222 (92,1 %) | 19 (7,9 %) |

Percentages calculated for the complete population of 600 colonies (= 100 %)

| Type of queen | % colonies total | % colonies producing | |
|---------------|------------------|----------------------|-----------------------------|
| | | ergatomorphs only | gynomorphs and ergatomorphs |
| gynomorphic | 1 % | 0,5 % | 0,5 % |
| ergatomorphic | 99 % | 91,2 % | 7,8 % |

Half of the colonies with gynomorphic queen had gynomorphic offspring, but only a small percentage of colonies with ergatomorphic queen produced this morph. In the second part of table I the ratios of the different kinds of colonies are calculated for the complete population.

I have to add, that, whenever a colony yielded gynomorphs in a first brood period in the laboratory, such individuals were produced in all following brood periods as well. And colonies which were listed as yielding only ergatomorphs could by no means be induced to produce gynomorphs later on.

We were able to breed this ant, and to prove by crossbreeding experiments, that a simple genetic mechanism mediates this kind of queen polymorphism (BUSCHINGER, 1978).

Following our terminology, an allele "E", which dominates "e",

prevents the development of larvae into alate females. Only such larvae, who are homozygous for "e", are capable to develop into gynomorphs, provided that the ordinary determining conditions are favourable.

All kinds of larvae, ee, eE and EE, may be determined to become true workers, this means ergatomorphs who lack a spermatheca. Heterozygous (eE) larvae, and those who are homozygous for E, may be determined to become potential queens, with a spermatheca, however morphologically only in the form of ergatomorphs or worker like intermorphs. From these experiments we know, that colonies with gynomorphic queens, who yield gynomorphs again, must have an ee-queen who had mated with an e-male. The queens mate only once.

Those gynomorphic queens who do not yield gynomorphs, must have mated with an E-male. Both types of colonies represent only 0,5 % of the total population either. 7,8 % are colonies with ergatomorphic queens who yield gynomorphs. We suggest that these colonies have a heterozygous queen (eE), who mated with an e-male. Since ergatomorphic ee-queens are only very rarely produced in our laboratory colonies, most of the gynomorph-producing colonies should belong to the type eE x e.

91.2 % of all colonies in the open have ergatomorphic queens, and produce ergatomorphs only. Unfortunately this big group comprises three types, colonies with EE-queens mated with E- or e-males, and eE-queens mated with E-males. And we cannot distinguish the homozygous and heterozygous ergatomorphic queens by morphological characters.

Notwithstanding we can try to estimate the frequencies of the alleles E and e in the field population with the aid of the HARDY-WEINBERG formula. The result is quite puzzling (table II).

We may calculate these frequencies on the base of the known ratio of gynomorphic queens, on the base of gynomorphic queens who have mated with an e- or E-male (because of the very low number of examples this is the least significant value !), and on the base of the number of ergatomorphic queens producing alate offspring, this is the number of heterozygous queens who mated with an e-male. All the 3 calculations lead to results which are quite different from the observed ratios in our natural population.

We conclude, that this population is far from an equilibrium which could be described with the HARDY-WEINBERG formula. Several reasons could be responsible for that.

We may exclude the influence of genetic drift, the population of Nuremberg comprises more than 1 million colonies, and thus is big enough to

suppress this effect. We have arguments against the assumption of an immigration of for example alate females, too. There is also little reason to believe in a very rapid evolution leading for example towards the extinction of the allele e. And an evolution with ordinary speed could never cause such conspicuous deviations from the equilibrium conditions as we can observe.

Our conclusion is, that strong selective pressures must keep the gene frequencies in an artificial relation, which is newly adjusted in each generation.

Consequently we tried to find out whether one or the other of the possible gene combinations would have a clear selective advantage or disadvantage compared with the others. This work is mainly done by my student, U. WINTER, and the following hypotheses and results of her work are not yet published.

Table II

Calculation of gene-frequencies on the basis of a) percentage of ee-queens among all queens ; b) percentage of e- and E- males who mated with an ee-queen ; c) percentage of heterozygous queens who mated with e-males.

| | ee x e | ee x E | eE x e | eE x E + EE x e + EE x E |
|---|--------|--------|--------|---|
| Observed population | 0,5 % | 0,5 % | 7,8 % | 91,2 % |
| Population calculated on the basis of 1 % ee-queens ($p_e = 0,1$; $q_E = 0,9$) | 0,1 % | 0,9 % | 1,8 % | $16,2 \% + 8,1 \% + 72,9 \%$ 97,2 % |
| Population calculated on the basis of 50 % e-males (50 % of ee- QQ mated with e-males) ($p_e = 0,5$; $q_E = 0,5$) | 12,5 % | 12,5 % | 25,0 % | $25,0 \% + 12,5 \% + 12,5 \%$ 50,0 % |
| Population calculated on the basis of 7,8 % eE x e-colonies ($p_e = 0,225$; $q_E = 0,775$) | 1,1 % | 3,9 % | 7,8 % | $27,0 \% + 13,5 \% + 46,6 \%$ 87,1 % |

The significance of queen polymorphism in *Harpagoxenus sublaevis* - a hypothesis

We can imagine many possibilities how the two alleles could affect the fitness of their bearers. They could influence the sexual behaviour of males or females, the behaviour and success of queens during colony foundation, the behaviour of workers during slave raids and so on.

What U. WINTER found out up till now was, that the alleles e and E have no measurable effect on most of the items mentioned above. Only during colony foundations, the heterozygous females seem to be more successful than both homozygous types. However, much more conspicuous is an influence of e and E on caste determination : Apart from their influence on queen morphology, they affect the ratios of workers and potential queens, ergatomorphic as well as alate ones, who are produced in a given colony. E not only prevents completely the formation of winged females, it also lowers the rate of ergatomorphic young queens in the brood, and increases the number of larvae developing into true workers. On the other hand, colonies, whose larvae bear the allele e, produce an up to 10 times higher amount of alate or ergatomorphic females, a rather little workers.

To evaluate the potential meaning of this mechanism in terms of population genetics, we have to consider, that :

1st : a colony of *H. sublaevis* has, if successfully founded, an average lifetime of about 10 years.

2nd : during the first 2 or 3 years the colony has to grow, this means to produce a sufficient number of workers, who have to conduct successful raids on host colonies in order to get enough slaves.

3rd : later on a colony should produce sexuals and workers in reasonable proportions, to ensure both reproduction and further growth or sustaining of the colony by raiding slaves.

4th : in bigger colonies a few workers become fertile alongside the queen, their offspring will be males. And after the death of the queen the colony will produce even more males as offspring of workers during 2 or 3 years.

So, our hypothesis, including this four suppositions and the presumed effects of e and E on caste determination, predicts the following development for colonies of the 6 possible genetic types :

a) colonies with an ee-queen, mated with an e-male, should have a rather low fitness. They produce only few workers, who surely make less efficient slave raids. Thus the colonies should not grow to a sufficient number of slaves to

breed many sexuals. Supposedly many colonies of this type will die out after a few years.

- b) Colonies with an EE-queen, mated with an E-male, should yield many workers, make many successful raids, grow to a considerable size, but, genetically mediated, produce rather little ergatomorphic young queens. However, the fertile "workers" will produce E-males in high numbers, especially after the death of the queen.
- c) Colonies with $eE \times e-$, $ee \times E$, and $EE \times e$ -queens may have an average fitness, yielding eE -workers in more or less sufficient numbers, and also some sexuals.
- d) Colonies with a heterozygous (eE) queen, mated with an E-male, should have the highest fitness : the colonies produce two kinds of larvae. The homozygous EE -larvae would preferably develop into workers, thus ensuring that the colonies will have a reasonably high number of workers under all circumstances, and that slave raids may be conducted with sufficient success. The heterozygous larvae will preferably develop into ergatomorphic young queens. Many, preferably E-males will as well be produced by such colonies, as offspring of EE -workers.

So, if we remember that in the open field population, only 1 % of the colonies have a dealate, gynomorphic queen ($ee \times e$ and $ee \times E$ together), we may suppose that most of the colonies belong to the type $eE \times E$, producing high numbers of heterozygous ergatomorphic queens. Colonies of the type $EE \times E$, producing preferably E-males in high numbers, may also be rather common. Thus the system could be self-perpetuating. The occurrence of colonies with gynomorphic queen, and of alate gynomorphs at all, could then be a mere by-product with little significance for population genetics.

This is, of course, a hypothesis, and we will presumably never be able to prove it in all details. However, we have some experimental evidence which supports this construction :

For example, in our laboratory experiments, all colonies instead of raiding on slave nests, are provided during every summer season with equal numbers of slave pupae. The determining influences on larvae, such as food, glandular secretions from slave workers, and so on, thus should be comparable.

Under these conditions we found, that colonies of the type ee x e began to rear female sexuals already in the first year after colony foundation, and yielded up to 10 times more young queens than colonies of the type EE x E during the first 5 breeding seasons. Colonies of type eE x E produced about 50 % workers, and 50 % ergatomorphic young queens, in their 3rd and 4th brood period, and so on. Thus we are rather hopeful that we will be able to prove at least some of the major assumptions of our hypothesis.

Unfortunately, up till now *H. sublaevis* is the only example where it was possible to undertake an experimental investigation of queen polymorphism. For both the related species *H. canadensis* and *H. americanus*, a similar queen polymorphism was reported in the literature (CREIGHTON, 1950). However, I could find out that both species have an essentially normal polymorphism, with gynomorphic queens, ergatomorphic workers, and only a rather high number of intermorphs.

The latter, however, do not possess a spermatheca, and thus never act as queens.

Nevertheless the significance of our observations in *H. sublaevis* is, that perhaps other known cases of queen polymorphism could be explained by similar mechanisms, that we not only may speculate about direct advantages or disadvantages of the presence of such a queen polymorphism. Instead, such a polymorphism may be a mere by product of a much more important mechanism which enhances the overall fitness of a given population, or improves its adaptation to given environmental factors.

REFERENCES

- BUSCHINGER, A. (1978) : Genetisch bedingte Entstehung geflügelter Weibchen bei der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) (Hym., Form.). *Ins. Soc.* 25, 163-172.
- BUSCHINGER, A. und WINTER, U. (1976) : Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). *Ins. Soc.* 23, 549-558.
- BUSCHINGER, A. und WINTER, U. (1978) : Echte Arbeiterinnen, fertile Arbeiterinnen und sterile Wirtsweibchen in Völkern der dulotischen Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) (Hym., Form.). *Ins. Soc.* 25, 63-78.
- CREIGHTON, W.S. (1950) : The ants of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Harvard, 104, 1-585.
- FABER, W. (1969) : Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. 2. *Aporomyrmex ampeloni* nov. gen., nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenter Sozialparasit bei *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki aus Österreich. *Pflanzenschutz-Berichte* 39, 39-100.
- HASKINS, C.P. and WHELDEN, R.M. (1965) : "Queenlessness", worker sibship, and colony versus population structure in the Formicid genus *Rhytidoponera*. *Psyche* 72, 87-112.
- HOLLOBLER, B. and HASKINS, C.P. (1977) : Sexual calling behavior in primitive ants. *SCIENCE* 195, 793-794.
- LE MASNE, G. (1953) : Observations sur la biologie de la Fourmi *Ponera eduardi* Forel. La descendance des ouvrières fécondées par des mâles ergatoïdes. *C. R. Acad. Sci.* 236, 1096-1098.
- LE MASNE, G. (1956) : La signification des reproducteurs aptères chez la Fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Ins. Soc.* 3, 240-259.
- MICHENER, C.D. (1974) : The social behavior of the bees. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 404 pp.
- WILSON, E.O. (1953) : The origin and evolution of polymorphism in ants. *Quart. Rev. Biol.* 28, 136-156.
- WILSON, E.O. (1971) : The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press, 548 pp.
- WING, M.W. (1968) : Taxonomic revision of the Nearctic genus *Acanthomyops* (Hymenoptera : Formicidae). *Cornell Exp. Stat. Mem.* 405, 1-173.

LES OEUFs PREORIENTES DES FOURMIS : UN EXEMPLE DE DETERMINISME PRECOCE DES CASTES.

L. PASSERA

Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cedex.

Lorsque les myrmécologues expérimentateurs succédèrent aux morphologistes du début du siècle, la théorie de l'épigenèse pris le pas sur celle de la prédétermination. Mais en même temps, on modifia sensiblement le sens des définitions.

Si par trophogenèse on entend toujours comme EMERY (1894, 1921) orientation des larves sous l'influence de la nourriture (ce qui implique l'existence d'une seule catégorie d'oeufs), le sens de blastogenèse s'est considérablement modifié : pour WEISMANN (1892), WHEELER (1926) et les autres partisans de cette théorie comme FOREL (1921) chaque caste est contrôlée par une série de déterminants génétiques. Chaque individu de la société possède chaque collection de déterminants mais une seule est activée pour un individu donné. A cette blastogenèse génétique a succédé une blastogenèse impliquant une détermination embryonnaire : il existe alors des oeufs différents mais cette fois au niveau du cytoplasme et non du noyau. C'est ce sens-là que l'on trouve dans les ouvrages de BRIAN (1957) ou de WILSON (1971).

Pour éviter la confusion il nous semble préférable de suivre MICHENER (1961) et d'utiliser l'expression de détermination autogénique pour désigner l'existence de facteurs nutritionnels qui affectent l'oeuf à travers l'ovogenèse royale.

1. - Blastogenèse

En dépit du nombre élevé de ses partisans avant 1940 l'idée de l'intervention du matériel génétique dans le déterminisme des castes a été progressivement abandonnée. Il faut dire qu'elle a reposé surtout sur des considérations morphologiques et théoriques.

Parmi les considérations morphologiques le travail de WHEELER (1937) est le plus connu. Dans une colonie d'*Acromyrmex octospinosus* il découvre

164 individus anormaux. Certains d'entre eux étaient des gynandromorphes à caractères ♂ et ♀ mélangés mais il y avait surtout 46 gynergates : le corps était celui d'un soldat alors que la tête présentait une mosaïque de caractères de soldats et de reines. Ces gynergates pouvaient bien sûr être comparés à des gynandromorphes dont on sait qu'ils proviennent d'anomalies nucléaires lors des divisions dans l'oeuf. C'était donc là la preuve d'un déterminisme génétique. Mais dès 1938 WHITTING se basant sur le fait que l'anomalie est limitée à la tête alors que chez les vrais gynandromorphes tels qu'on les connaît chez les Hyménoptères la mosaïque concerne le corps entier, estime qu'il s'agit en fait d'intercastes. Cette opinion est partagée par GRASSE (*in* BERNARD, 1952). Au niveau théorique le déterminisme blastogénique a fait l'objet de nouvelles propositions par SOULIE (1961) ; se fondant sur une éventuelle parthénogenèse deutérotroque des ouvrières de *Crematogaster scutellaris* il établit l'hypothèse suivante : les ouvrières pondent 2 sortes d'oeufs par parthénogenèse deutérotroque : les uns résultant d'une maturation complète des ovules sont à n chromosomes : ils sont à l'origine des ♂ de la société : les autres résultent d'une ovogenèse incomplète dépourvue de division réductionnelle : ils sont émis à $2n$ chromosomes et donneraient naissance aux femelles ailées. Les reines pour leur part sont fécondées et produisent des oeufs à $2n$ chromosomes à l'origine des ouvrières.

SOULIE ajoute que la différenciation entre ouvrières et reines s'explique de la façon suivante : l'oeuf pondu par l'ouvrière et qui est à l'origine des reines reçoit un stock chromosomique complet de l'ouvrière mère ; il est donc issu d'une lignée pure et doit donc présenter des caractères de primitivité d'où son orientation en reine.

Cette hypothèse n'a jamais été vérifiée par l'expérimentation. Par contre, les récents travaux de BUSCHINGER (1975, 1978) basés eux sur l'expérimentation sont beaucoup plus crédibles. Il étudie l'origine des castes chez la fourmi esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis* et en particulier l'origine des 2 castes reines rencontrées chez cette espèce : des reines d'aspect normal, ailées, très rares dans la nature, et des reines à aspect ouvrière, appelées reines ergatoïdes. BUSCHINGER croise des reines des 2 types avec des mâles récoltés dans des colonies à reines ailées et à reines ergatoïdes. 184 jeunes colonies sont ainsi suivies au moins jusqu'à la production du 3ème couvain. Il démontre ainsi l'existence d'un mécanisme génétique très simple responsable du dimorphisme de la caste royale. La présence d'un allèle dominant E empêche qu'une larve femelle se transforme en reine ailée : elle donnera une reine ergatoïde ou une ouvrière. Par contre une larve homozygote pour l'allèle récessif e peut donner une ouvrière-

re, un ergatoïde ou une reine ailée.

2. - Autogenèse

Les premiers travaux effectués dans cette direction pèchent eux aussi par le manque d'expérimentation. Il s'agit des recherches menées par FLANDERS (1945, 1952, 1953, 1957, 1962, 1970). Lors de ses premières publications, l'auteur part d'observations réalisées chez des Hyménoptères non sociaux tels que les *Coccophagus* où le sexe est conditionné par la richesse en vitellus. FLANDERS établit un raisonnement analogue pour les Hyménoptères sociaux : les oeufs riches en vitellus sont à l'origine des reines, les oeufs pauvres évoluent en larves d'ouvrières. La richesse en vitellus dépend des phénomènes d'ovisorption eux-mêmes liés à la vitesse de ponte ; si l'oeuf est pondu rapidement il n'y a pas de résorption, s'il séjourne plus longtemps dans les voies génitales de la reine il y a résorption. Selon cette hypothèse la caste est déterminée par la vitesse de ponte : une ponte rapide produit des oeufs riches en vitellus qui évolueront en larves de reines ; une ponte lente, caractérisée par une rétention de l'oeuf et des phénomènes de résorption conduit à la ponte d'oeufs pauvres en vitellus qui évolueront en larves d'ouvrières. Parallèlement aux premiers travaux de FLANDERS les recherches de BRIAN (1954, 1955a, 1955b) sur *Myrmica rubra* et celles de GOSSWALD et BIER (1953a, 1953b) sur les *Formica* du groupe *rufa* révélèrent l'importance désormais croissante du déterminisme trophogénique. FLANDERS (1957) est amené à modifier son hypothèse : il estime que les espèces chez lesquelles la reine possède de nombreux ovarioles pondent une seule catégorie d'oeufs tous à préorientation ouvrière. Ces oeufs résultent d'une sous-alimentation pendant l'ovogenèse. Certaines larves qui en résultent reçoivent une alimentation très riche qualitativement et quantitativement et évoluent vers la caste royale. En 1970 FLANDERS revient à l'origine double des oeufs : les uns sont à préorientation ouvrière, les autres à préorientation royale. Se basant sur des observations faites par PEACOCK *et al.* (1954) chez *Monomorium pharaonis* selon lesquelles des groupes d'ouvrières prélevées avec des oeufs dans une société mère élèvent des reines et des mâles alors que ces derniers n'apparaissent pas dans la société mère, il en conclut que dans la société mère les oeufs mâles et ceux préorientés en reines sont mangés. Désormais il nie le déterminisme trophogénique des larves ; selon lui le surcroît de nourriture reçu par les larves de reines est destiné à procurer au futur adulte le maximum de fécondité et non à le sexualiser.

De l'ensemble de ces hypothèses successives et parfois contradictoires la partie la plus solide pourrait être celle qui a trait à l'importance de la vitesse de ponte sur la richesse en vitellus et partant sur la caste ; c'est d'ailleurs l'opinion de BRIAN (1965). Nous verrons toutefois qu'elle est loin de résister à l'épreuve de l'expérimentation. Cette expérimentation a été conduite chez 4 espèces seulement : *Formica polyctena*, *Myrmica rubra*, *Monomorium pharaonis* et *Pheidole pallidula*.

a) *Formica polyctena*

La découverte d'oeufs préorientés chez *F. polyctena* repose sur l'observation biologique suivante (GOSSWALD et BIER, 1953a, 1953b) : au début du printemps, lorsque la température s'élève dans la fourmilière, la reine gagne les couches supérieures et chaudes du nid et pond des oeufs de grande taille (0,73 mm de long pour un poids de 0,059 mg). Pour une température comprise entre 17 et 21°, les reines émettent en 7 à 10 jours 500 oeufs avec des pointes de 100 oeufs par jour. Ces oeufs résultent d'une ovogenèse préparée depuis l'automne et l'hiver précédents ; aussi seront-ils appelés oeufs d'hiver. Au laboratoire comme dans la nature les oeufs d'hiver pour peu qu'ils soient convenablement soignés sont à l'origine de larves sexuées.

Après la vague de ponte des oeufs d'hiver, on note une interruption de plusieurs jours ou de plusieurs semaines. La reine regagne alors les couches plus profondes et plus fraîches de la fourmilière. La ponte reprend alors mais à un rythme plus lent puisqu'on ne compte que 10 à 13 oeufs par jour ; ces oeufs sont de petite taille (0,062 mm de long pour un poids de 0,046 mg). La température à laquelle est soumise la reine oscille entre 13 et 22° (GOSSWALD et BIER, 1957). La ponte persiste jusqu'à la mi-juillet ou début août. De tels oeufs dont l'ovogenèse se déroule donc en été sont appelés les oeufs d'été. Quelles que soient les conditions de l'élevage ils sont toujours à l'origine de larves d'ouvrières.

Les reines de *F. polyctena* sont donc à l'origine d'oeufs préorientés. Toutefois il faut noter que la caste ne sera définitivement fixée que 72 heures (à 27°) après la ponte, à la fin du 1er stade larvaire (GOSSWALD et BIER, 1954) ; tout va dépendre en effet des conditions d'élevage : si les oeufs d'hiver sont élevés par plus de 1 000 ouvrières ils se développent en larves sexuées ; s'il y a moins de 1 000 ouvrières on obtient des larves ouvrières. Les facteurs trophiques introduits par les ouvrières sont donc de première im-

portance ; on peut d'ailleurs en jouant sur le nombre des ouvrières nourrices obtenir une série continue d'intercastes.

Il n'est pas possible de modifier la destinée des oeufs d'été chez *Formica polyctena*. Par contre chez *F. pratensis* on peut obtenir des sexués à partir de ces oeufs en les faisant élever par de nombreuses ouvrières sortant d'hibernation.

Ainsi la caste chez les fourmis des bois résulte de la superposition de 2 phénomènes : la prédisposition de l'oeuf corrigée par la potentialité des ouvrières. Cette préorientation des oeufs d'été et d'hiver a fait l'objet de recherches d'abord histologiques puis métaboliques.

Recherches histologiques

1. - Les oeufs d'hiver

BIER (1953, 1954) et BIER et GOSSWALD (1954) remarquent que le pôle postérieur de l'oeuf d'hiver présente des particularités intéressantes : peu avant le dépôt du vitellus on remarque ce que les auteurs appellent un plasma polaire ; cette structure basophile est 8 fois plus importante dans les oeufs d'hiver que dans les oeufs d'été. Elle est séparée du restant du cytoplasme par un liseré non colorable. A l'intérieur du plasma polaire il existe une sphère peu basophile. L'ensemble forme une vésicule saillante en contact avec le blastème germinale.

Ce plasma polaire est riche en ARN provenant des trophocytes. Or, on remarque que c'est juste avant la constitution du plasma polaire que les noyaux des trophocytes atteignent leur plus grand diamètre : c'est là pour BIER et GOSSWALD l'indice d'une intense activité de synthèse ; les trophocytes qui atteignent leur taille maximum sont le siège d'une intense activité de synthèse d'ARN.

2. - Les oeufs d'été

Dans les oeufs d'été le plasma polaire est fortement réduit puisqu'il ne forme au pôle postérieur de l'oeuf qu'une étroite lisière basophile souvent fusionnée au blastème germinale. En même temps on constate une chute brutale du volume des noyaux des trophocytes qui diminue d'environ moitié.

Il existe ainsi un dimorphisme saisonnier de l'ovogenèse couplé avec la détermination des castes.

Recherches métaboliques

SCHMIDT (1969 a et b, 1974, 1977) a voulu associer le dimorphisme histologique à un dimorphisme métabolique des ovaires et des oeufs. Il s'est attaché à étudier le cycle de certains pigments (ptéridines) par des techniques faisant appel à la chromatographie et à la fluorescence.

1. - Dans l'ovaire

On remarque que l'hiver il y a davantage de dérivés de la riboflavine et davantage de riboflavine ; l'été par contre apparaissent des substances à fluorescence bleue non encore identifiées ; ces substances font leur apparition à la mi-avril presque après exactement la fin de la ponte des oeufs d'hiver, atteignent leur maximum pendant l'été puis diminuent à partir de l'automne.

2. - Dans l'oeuf

L'oeuf d'hiver est bien plus riche en ptéridines que l'oeuf d'été ; il possède en grande quantité des composés de la riboflavine, de la lumazine alors que la riboflavine libre est au contraire en moins grande quantité que l'été. Mais surtout l'oeuf d'hiver possède de l'isoxanthoptérine qui est absente à la fois de l'oeuf d'été mais aussi des 2 types d'ovaires. Ces substances jouent sûrement un rôle dans le déterminisme final de la caste car elles sont présentes dans l'oeuf mais aussi dans la larve du premier stade jusqu'au moment où la détermination devient irréversible. Après cette détermination, l'isoxanthoptérine disparaît instantanément.

SCHMIDT estime que l'existence de plusieurs "patterns" photoactifs dans les 2 types d'oeufs reflète des activités métaboliques différentes. Il attache beaucoup d'importance au fait que l'isoxanthoptérine est impliquée dans la synthèse de l'ARN (FORREST, 1969) et peut ainsi contrôler l'expression des gènes.

b) Myrmica rubra

Chez *Myrmica rubra* le déterminisme des castes se produit au cours du 3ème et dernier stade larvaire. Certaines larves qui ont atteint ce stade continuent leur développement, se nymphosent et donnent obligatoirement des ouvrières. En d'autres termes, les ouvrières sont issues d'un couvain rapide. Les autres larves entrent en diapause. A l'issue de cette diapause, elles peuvent se nymphoser en reines bien qu'une partie appréciable de ce couvain puisse donner encore des ouvrières. BRIAN s'est préoccupé de l'origine des larves du 3ème stade et il a montré que pour partie leur aptitude à se nymphoser ou non trouvait son origine dans l'oeuf.

1. - Cycle annuel

12 sociétés formées chacune d'une reine et d'ouvrières sont élevées à 20° à la sortie de l'hibernation (BRIAN, 1962, 1965, 1969, BRIAN et HIBBLE 1964). Chaque semaine les oeufs des reines sont dénombrés, pesés puis confiés à des ouvrières nourrices sorties elles-mêmes récemment d'hibernation. BRIAN et HIBBLE constatent que les oeufs à l'origine du couvain rapide à destinée ouvrière (oeufs à préorientation ouvrière) sont pondus principalement les 3ème et 4ème semaines. Au contraire en tout début de ponte ou à l'inverse en fin de ponte les oeufs sont bipotentiels.

Si l'on représente sur un graphique le nombre d'oeufs pondus hebdomadairement ainsi que le poids de ces oeufs on constate que les oeufs préorientés en ouvrières sont des oeufs émis quand la vitesse de ponte s'approche du maximum ; leur taille est proche du minimum. Quant aux oeufs qui sont à l'origine de larves diapausantes, ce sont soit les gros oeufs du début de ponte soit les petits oeufs de la fin de ponte.

2. - Influence de l'âge des reines

Des reines fondatrices capturées pendant l'été sont maintenues à basse température jusqu'en décembre ; à cette date elles sont élevées à 20° et leurs oeufs sont confiés à des lots d'ouvrières (BRIAN, 1967) dans des conditions semblables aux précédentes (BRIAN et HIBBLE, 1964). Pendant les 8 premières semaines plus de 75 % du couvain est du couvain rapide à destinée ouvrière. Il faut attendre la 10ème semaine pour voir apparaître en abondance du cou-

vain diapausant. Ceci montre que les jeunes reines pondent des oeufs à préorientation ouvrière. Ce n'est qu'après plusieurs mois qu'elles émettent des oeufs bipotentiels.

3. - Influence de la température pendant l'ovogenèse

Dans cette série de travaux (BRIAN et KELLY, 1967 ; BRIAN, 1967) on compare la descendance de reines élevées les unes à 20°, les autres à 25°. Les oeufs recueillis chaque semaine sont ensuite élevés tous à la même température de 22° par des ouvrières sortant d'hibernation. Dans le premier cas (reines élevées à 20°) on obtient 751 nymphes ouvrières et 1 501 larves diapausantes, soit 33,3 % d'ouvrières. Dans le deuxième cas (reines élevées à 25°) on obtient 397 nymphes ouvrières et 1 439 larves diapausantes, soit seulement 21,6 % de nymphes ouvrières. Il semble donc qu'une ovogenèse à température élevée favorise la ponte d'oeufs bipotentiels. Or à température élevée la vitesse de ponte est accélérée et les oeufs sont plus gros. Il y a, quant à la vitesse de ponte, une contradiction avec les expériences précédentes puisque à basse température les oeufs préorientés en reines sont justement ceux qui sont pondus à la cadence minimale. Il faut noter également que la préorientation des oeufs peut être radicalement modifiée par les conditions d'élevage des larves. Elle n'est donc pas définitive.

4. - Influence de la nourriture et de la photopériode pendant l'ovogenèse

Dans ces expériences (BRIAN et KELLY, 1967) les auteurs élèvent les reines ponduses à 20° sous une photopériode de 8 heures ou de 18 heures d'une part, avec un régime alimentaire déficient en sucre ou en protéines d'autre part. Malgré des différences enregistrées dans les résultats bruts, l'étude statistique amène les auteurs à estimer que ces deux paramètres sont sans résultats sur l'orientation des oeufs.

En conclusion la préorientation partielle des oeufs de *Myrmica rubra* tient surtout à 2 facteurs :

- l'âge des reines : seules les reines âgées sont aptes à produire du couvain diapausant ;
- l'action de la température pendant l'ovogenèse : une température relativement basse de 20° amène les reines à produire davantage d'oeufs à préorientation ouvrière.

c) Monomorium pharaonis

Cette espèce présente la particularité de posséder des reines dont la vie est très brève : généralement, moins de 200 jours (PETERSEN-BRAUN, 1975) ; aussi pour assurer la survie de l'espèce y-a-t-il un cycle très régulier d'élevage des sexués. Cet élevage des sexués est marqué par la superposition de facteurs de deux types : facteurs trophogéniques et facteurs autogéniques.

La reine de *Monomorium* présente trois phases pendant sa vie : une phase juvénile qui dure environ 4 semaines, une phase fertile qui dure environ 2 à 3 mois et enfin une phase sénile (PETERSEN-BRAUN, 1975, 1977a, 1977b).

Pendant la phase juvénile, la reine pond des oeufs qui, en dépit des meilleures conditions d'élevage (orphelinage, grand nombre d'ouvrières nourrices, etc.) donnent toujours des larves ouvrières. Par contre cette période est caractérisée par l'élevage de sexués à partir de larves préexistantes, les reines juvéniles n'étant pas inhibitrices.

Pendant la phase fertile, les oeufs pondus par la reine deviennent bipotentiels : selon les conditions trophiques de l'élevage ils pourront donner naissance plus tard soit à des larves ouvrières, soit à des larves de sexués. Les reines sont alors totalement inhibitrices et empêchent tout élevage de sexués.

Les 2 catégories d'oeufs précitées diffèrent fortement par leur taille : les oeufs à potentialité uniquement ouvrière pondus pendant la période juvénile sont nettement plus gros que ceux pondus plus tard qui sont bipotentiels : 0,012 mm³ contre 0,0009 mm³. Tous ces élevages se déroulant dans des conditions climatiques constantes au laboratoire la température ne semble pouvoir être mise en cause. Par contre l'alimentation des reines présente des variations importantes : les reines juvéniles sont nourries d'un mélange de sécrétions glandulaires et d'aliments bruts tels que miel et viande (BUSCHINGER et KLOFT, 1973) alors que les reines plus âgées reçoivent seulement des sécrétions glandulaires élaborées. De plus la ponte des reines juvéniles est indépendante du nombre des

ouvrières nourrices ; elle est spontanée alors que les reines de la phase fertile sont étroitement soumises au nombre des ouvrières. Enfin il faut évoquer l'évolution d'un jabot thoracique (PETERSEN-BRAUN et BUSCHINGER, 1975) inexistant chez les reines vierges puis se développant progressivement ; sa capacité maximum est atteinte lors de la ponte des oeufs bipotentiels. Tout ceci concourt à produire des variations dans l'alimentation des reines en fonction de leur âge ; peut-être faut-il voir là l'origine des deux catégories d'oeufs.

d) *Pheidole pallidula*

Cette espèce nous a semblé intéressante car elle ne possède pas de couvain hivernant ce qui limitant le cycle du couvain à la période d'activité permet de mieux suivre son évolution.

Des observations faites sur des centaines de sociétés naturelles nous ont appris que le couvain sexué apparaît très tôt après la fin de l'hibernation ainsi que l'avait déjà signalé DELAGE-DARCHEN (1977) : les nymphes mâles et reines sont visibles en même temps que les premières nymphes ouvrières en mai/juin.

L'essaimage a lieu vers le 15 juillet. Il n'y a qu'un seul cycle annuel de production de sexués alors que les ouvrières sont produites de manière continue jusqu'à l'automne.

Au laboratoire les larves sexuées se reconnaissent très tôt en raison de leur morphologie particulière (PASSERA, SUZZONI, 1978a) ; lorsqu'elle atteint 0,8 à 1 mm la larve de sexué devient piriforme alors que celle d'ouvrière reste allongée ; elle devient ensuite presque sphérique pour s'ovaliser à nouveau à l'approche de la nymphose.

1. - Mise en évidence d'une préorientation

Le 12 avril, à la fin de l'hibernation 12 sociétés avec reines sont récoltées avant la ponte. Elevés à 26° ces sociétés pondent dans un délai très bref. Une partie des oeufs est élevée sur place, les autres sont confiés à des sociétés orphelines présentant des caractéristiques très différentes : elles sont sorties d'hibernation depuis 0 jour jusqu'à 19 jours, certaines ayant même déjà élevé du couvain ouvrière ou sexué, elles possèdent de 59 à 135 ouvrières plus environ 5 % de soldats. On remarque que tous les lots d'oeufs pondus par une même reine se comportent de façon identique quant à leur destinée : ou tous produisent des larves sexuées ou tous ne produisent que du couvain ouvrière. Les

caractéristiques de l'élevage receveur d'oeufs sont donc sans effet sur la destinée des oeufs. C'est ainsi que des élevages de 1 000 ou 2 500 ouvrières malgré leur puissance trophique échouent dans l'élevage des sexués dès lors que l'élevage donneur a aussi échoué, alors que des sociétés réduites à 59 ouvrières y parviennent comme l'élevage donneur. De même des ouvrières sorties d'hibernation depuis une vingtaine de jours et qui ont déjà entrepris un cycle d'élevage de couvain ouvrière ou même sexué y parviennent de nouveau pour peu que les oeufs viennent d'élevages éleveurs de sexués. On sait pourtant dans le cas d'espèces à déterminisme trophogénique combien l'obligation pour les ouvrières éleveuses de sortir elles-mêmes d'hibernation est impérative (PASSERA, 1969 ; PLATEAUX, 1971).

Toujours pour étudier l'impact de l'alimentation sur le déterminisme de la caste, nous avons constitué des sociétés dont le pourcentage des soldats varie de 0 à 100 % ; il s'agit bien sûr de sociétés sortant d'hibernation : on remarque que même des sociétés formées uniquement de soldats dont on connaît les mauvaises qualités de nourrices sont capables d'entreprendre un élevage de sexués.

On peut conclure de cet ensemble d'expériences que seule l'origine des oeufs est en cause : en sortie d'hibernation, les reines de *Pheidole pallidula* produisent des oeufs préorientés soit dans le sens ouvrière soit dans le sens reine.

2. - Evolution saisonnière de la préorientation

Nous avons déjà dit que dans la nature il n'y a qu'un seul cycle d'élevage de couvain sexué par an. Cette observation est confirmée au laboratoire ; des centaines d'élevages entrepris après le mois de juin ne produisent que des larves ouvrières en dépit des conditions les plus favorables (absence de la reine, nombreuses ouvrières, alimentation très riche). Nous avons d'ailleurs vérifié la disparition des oeufs à préorientation sexuée de la manière suivante : 5 sociétés complètes sont récoltées le 29 avril avant le début de la ponte. Elles sont divisées en élevages de 285 ouvrières plus 15 soldats maintenus à 13°. Au début de l'expérience les 5 élevages avec reine sont placés à 26°. 15 jours plus tard chaque reine est transférée dans une deuxième élevage sortant à son tour d'hibernation ; la même opération est réalisée le 30ème jour, le 45ème jour et le 60ème jour. On a ainsi des lots d'ouvrières et soldats sortant d'hibernation et élevant une reine pondeuse sortie elle-même d'hibernation depuis

0, 15, 30, 45 et 60 jours. Les résultats sont les suivants : en sortie d'hibernation, 4 élevages sur 5 ont produit des larves sexuées. Par contre, passés 15 jours aucune larve sexuée n'apparaît. Afin de mieux cerner la limite de production d'oeufs à préorientation sexuée, une expérience analogue a été entreprise mais cette fois la reine est transférée le 5ème jour, le 7ème jour, le 10ème jour et le 14ème jour. On note que des sexués sont produits dans chaque cas. Donc il semble qu'en élevage à 26°, la reine de *Pheidole pallidula* produise des oeufs préorientés en sexués pendant environ 15 jours. Passé ce délai tous les oeufs se développent en larves d'ouvrières ou de soldats. Le phénomène est comparable dans la nature mais il est sans doute plus étalé dans le temps en raison de la température qui est bien sûr très inférieure à 26° au printemps.

3. - Taille des oeufs et vitesse de ponte

3 sociétés formées d'une reine + 475 ouvrières + 25 soldats récoltées à la fin de l'hibernation sont élevées à 26°. Chaque semaine les oeufs sont enlevés, dénombrés et mesurés. On constate que les oeufs à préorientation sexuée pondus les 15 premiers jours sont aussi les plus volumineux et qu'ils correspondent à la vitesse de ponte la plus élevée.

4. - Action hormonale

Il est possible (PASSERA et SUZZONI, 1978a) d'obtenir du couvain sexué en dehors de la période de sortie d'hibernation en offrant aux sociétés un analogue de la JH mélangé à la nourriture (vers de farine). Des expériences complémentaires ont montré que des applications topiques de JH sur les reines à des doses variant de 1 à 0,01 ug (PASSERA et SUZZONI, 1978b, 1979) amenaient l'apparition de nombreuses larves sexuées. Il est encore possible d'obtenir des sexués en traitant les oeufs. Par contre le traitement des larves de tous stades et le traitement des ouvrières sont sans effet. La JH agit donc seulement pendant l'ovogenèse et l'embryogenèse. La conclusion provisoire que l'on semble pouvoir adopter pour *Pheidole pallidula* est que la caste est déterminée dès l'oeuf et qu'elle est fonction du taux d'hormone juvénile de la reine pendant l'ovogenèse.

3. - Conclusion

Le nombre élevé d'espèces chez lesquelles le déterminisme de la caste est dû à une action trophogénique pendant la vie larvaire ne doit pas dispenser de rechercher de nouveaux exemples d'un déterminisme plus précoce en particulier d'un déterminisme autogénique. Les 4 espèces chez lesquelles un tel déterminisme est connu constituent en effet un échantillon trop étroit pour que

l'on puisse en tirer des conclusions communes ; cela apparaît dans le tableau I ; les deux espèces qui présentent le plus d'analogies sont *Pheidole pallidula* et *Formica polyctena* en particulier en ce qui concerne la présence d'oeufs sexués en tout début de cycle de ponte, quand la fécondité est à son maximum et quand les oeufs sont très volumineux. Pour le reste les approches des 4 équipes de chercheurs sont trop diverses pour que l'on puisse en tirer d'autres conclusions.

| Facteurs favorisant la ponte d'oeufs sexués \ Espèces | <i>Myrmica rubra</i> | <i>Formica polyctena</i> | <i>Monomorium pharaonis</i> | <i>Pheidole pallidula</i> |
|---|----------------------------------|--------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| Température de l'élevage | élevée | élevée | sans effet | ? |
| Production d'oeufs sexués par rapport au cycle de ponte | tout début ou fin de ponte | tout début | milieu | tout début |
| Vitesse de ponte | minimum puis moyenne | maximum | ? | maximum |
| Taille des oeufs sexués | les plus gros et les plus petits | les plus gros | les plus petits | les plus gros |
| Age de la reine | âgée de plusieurs mois | ? | âgée de plusieurs semaines | âgée de plusieurs mois |
| Dimorphisme de l'ovogenèse | ? | oui | ? | ? |
| Nourrissage spécial de la reine | non | ? | oui | ? |
| Action de la JH | ? | ? | ? | oui |

REFERENCES

- BERNARD, F. (1952) : Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Fourmis. *Coll. Int. CNRS* 34, 123-140
- BIER, K. (1953) : Beziehungen zwischen Nährzellkerngröße und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. *Verh. Dt. Zool. Ges. Freiburg. Zool. Anz. Suppl.* 16, 369-374. - (1954) : Über den Saisondimorphismus der Oogenese von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und dessen Bedeutung für die Kastendetermination. *Biol. Ztbl.* 73, 170-190.
- BRIAN, M.V. (1954) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 1. The growth of queen and males. *Insectes soc.* 1, 101-122. - (1955a) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 2. The growth of workers and intercastes. *Insectes soc.* 2, 1-34. - (1955b) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation. *Insectes soc.*, 2, 85-114. - (1957) : Caste determination in social insects. *Ann. Rev. Ent.* 2, 107-120. - (1962) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 5. Social conditions affecting early larval differentiation. *Insectes soc.* 9, 295-310. - (1965) : Caste differentiation in social insects. *Symp. Zool. Soc. London* 14, 13-38. - (1967) : Regulation of sexual production in an ant society. *Coll. Int. CNRS* 173, 61-76. - (1969) : Egg formation in social Hymenoptera. *Coll. Int. CNRS* 189, 113-127.
- BRIAN, M.V. et HIBBLE, J. (1964) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 7. Caste bias, queen age and influence. *Insectes soc.* 11, 223-238.
- BRIAN, M.V. et KELLY, A.F. (1967) : Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 9. Maternal environment and the caste bias of larvae. *Insectes soc.* 14, 13-24.
- BUSCHINGER, A. (1975) : Eine genetische Komponente im Polymorphismus der dulotischen Ameise *Harpagoxenus sublaevis*. *Naturw.* 62, 239. - (1978) : Genetische Bedingte entstehung geflügelter Weibchen bei der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) (Hym. Form.). *Insectes soc.* 25, 163-172.

- BUSCHINGER, A. et KLOFT, W. (1973) : Zur Funktion der Königin im sozialen Nahrungshaushalt der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* L. (Hymenoptera, Formicidae). Forschungsbericht des Landes NRW, 2306, 5-34, Westdeutscher Verlag Opladen.
- DELAGE-DARCHEN, B. (1977) : Les régulations sociales chez les Fourmis. *Ann. Biol.* 16, 517-543.
- EMERY, C. (1894) : Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. *Biologisches Centralblatt* 14, 53-59. - (1921) : Quels sont les facteurs du polymorphisme du sexe féminin chez les fourmis ? *Rev. Gén. Sc. Pures et appliquées* 32, 737-741.
- FLANDERS, S.E. (1945) : Is caste differentiation in ants a function of the rate of egg deposition ? *Science* 101, 245-246. - (1952) : Ovisorption as the mechanism causing worker development in ants. *J. econ. Ent.* 45, 37-39. - (1953) : Caste determination in the social Hymenoptera. *Sci. Mon.* 76, 142-148. - (1957) : Regulation of caste in social Hymenoptera. *J.N.Y. ent. Soc.* 65, 97-105. - (1962) : Physiological prerequisites of social reproduction in the Hymenoptera. *Insectes soc.* 9, 375-388. - (1970) : Cannibalistic infanticide in social Hymenoptera related to adult caste ratios. *Canad. Entomol.* 102, 898-905.
- FOREL, A. (1921) : Le monde social des Fourmis. Tome I, p. 15. Genève, Kundig édit.
- FORREST, H.S. (1969) : The effect of isoxanthopterin on nucleic acid synthesis in developing eggs of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Proc. 4th Inter. Symp. on Pteridines*, Toba.
- GOSSWALD, K. et BIER, K. (1953a) : Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. *Naturw.* 40, 38-39. - (1953b) : Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis* (Retz.). *Zool. Anz.* 151, 126-134. - (1954) : Untersuchungen zur Kastendetermination von *Formica rufa rufopratensis minor* Gossw. *Insectes soc.* 1, 229-246. - (1957) : Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 5. Der Einfluss der Temperatur auf die Eiblage und Geschlechtsbestimmung. *Insectes soc.* 4, 335-348.
- MICHENER, C.D. (1961) : Social polymorphism in Hymenoptera. *Symposium of the R. Entomol. Soc. London* 1, 43-56.

- PASSERA, L. (1969) : Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latr. et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis xene* St. (Hym. Formicidae). *Ann. Sci. nat. Zool.*, 12ème série, 11, 327-482.
- PASSERA, L. et SUZZONI, J.P. (1978a) : Sexualisation du couvain de la Fourmi *Pheidole pallidula* (Hymenoptera - Formicidae) après traitement par l'hormone juvénile. *C. R. Acad. Sc.*, 286, D, 615-618. - (1978b) : Traitement des reines par l'hormone juvénile et sexualisation du couvain chez *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera - Formicidae). *C. R. Acad. Sc.*, sous presse. - (1979) : Le rôle de la reine de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera - Formicidae) dans la sexualisation du couvain après traitement par l'hormone juvénile. *Insectes soc.*, envoyé pour publication.
- PEACOCK, A.D., SMITH, I.C., HALL, D.W. et BAXTER, A.T. (1954) : Studies in Pharaoh's Ant *Monomorium pharaonis* (L.). 8. Male production by parthenogenesis. *Ent. mon. Mag.*, 90, 154-158.
- PETERSEN-BRAUN, M. (1975) : Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). 1. Der Brutzyklus und seine Steuerung durch populationseigene Faktoren. *Insectes soc.* 22, 269-292. - (1977a) : Studies on the endogenous breeding cycle in *Monomorium pharaonis* L. (Formicidae). 8th *Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, 211-212. - (1977b) : Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* L. (Hymenoptera, Formicidae). 2. Die Kastendeterminierung. *Insectes soc.* 24, 303-318.
- PETERSEN-BRAUN, M. et BUSCHINGER, A. (1975) : Entstehung und Funktion eines thorakalen Kropfes bei Formiciden-Königinnen. *Insectes soc.* 22, 51-66.
- PLATEAUX, L. (1971) : Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). 2. Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 12ème série, 13, 1-90.
- SCHMIDT, G.H. (1969a) : Photoaktive Substanzen in verschieden prädisponierten Eiern und Junglarven von *Formica polyctena* Foerst. 8th *Intern. Congr. I.U.S.S.I.*, 257-261. - (1969b) : Photoaktive Substanzen in verschieden prädisponierten Eiern und Junglarven von *Formica polyctena* Foerster. *Proc. 4th Intern. Symp. on Pteridines*, Toba,

- 399-404. - (1974) : Steuerung der Kastengliederung und Geschlechtsregulation im Waldameisenstaat. *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. Stuttgart, Schmidt ed., 404-512. - (1977) : Predisposition of eggs and determination of castes in polygynous *Formica* species. 8th Intern. Congr. I.U.S.S.I., 313.
- SOULIE, J. (1961) : Des considérations écologiques peuvent-elles apporter une contribution à la connaissance du cycle biologique des colonies de *Cremastogaster* (Hymenoptera - Formicoidea) ? *Insectes soc.* 8, 283-295.
- WEISMANN, A. (1892) : Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, G. Fischer.
- WHEELER, W.M. (1926) : Les sociétés d'Insectes. Leur origine, leur évolution. Paris, G. Douin édit., 468 p. - (1937) : Mosaics and other anomalies among ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 95 pp.
- WHITING, P.W. (1938) : Anomalies and caste determination in ants. *J. Hered.*, 29, 189-193.
- WILSON, E.O. (1971) : The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge Mass., 548 pp.

COMPARAISON ENTRE LES DIFFERENTES METHODES DE PIEGEAGE DES PHEROMONES.

R. BROSSUT

ERA 231, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences,
6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon.

En 1961, BUTENANDT et ses collaborateurs isolaient et identifiaient le Bombykol. Ils avaient commencé cette étude 20 ans plus tôt et utilisé 1,5 million de ♀ pour isoler 12 mg d'un dérivé du composé actif. Si, actuellement, dans les cas les plus favorables, le chimiste peut identifier une phéromone à partir de quelques ug de produit actif, il est beaucoup plus difficile au biologiste d'obtenir ces quelques ug. Comment faire ?

Le choix de la méthode dépendra surtout du matériel étudié. Nous décrivons ici 7 des méthodes les plus utilisées.

(A) Avantages ; (I) Inconvénients.

1. - Extraction par les solvants

Si la glande produisant la phéromone a été localisée, les broyats doivent être réalisés à froid ou dans un solvant pour éviter la dénaturation des composés actifs.

(A) Tous les produits actifs sont recueillis.

(I) Les solvants doivent être redistillés.

Si la glande produisant la phéromone n'a pas été localisée, des insectes entiers sont lavés ou broyés dans un solvant.

(A) Tous les composés actifs sont collectés.

(I) Les extraits ne peuvent pas être analysés directement (Cirres cuticulaires, etc...). Vont se trouver en mélange : des phéromones sexuelles, grégaires, d'alarme, des sécrétions défensives, etc. Les tests biologiques sont complexes. Nécessite le sacrifice de beaucoup d'insectes.

2. - Entraînement à la vapeur

L'extrait brut est traversé par un courant de vapeur d'eau, les produits volatiles entraînés sont condensés dans un réfrigérant.

(A) Aucun.

(I) Entraîne de nombreux produits non volatiles, provoque des artefacts, nécessite le sacrifice de beaucoup d'insectes.

3. - Distillation fractionnée

(A) Sépare les produits volatiles des produits lourds.

(I) Nombreux artefacts.

4. - Précolonnes

Des glandes sont prélevées puis placées directement dans une pré-colonne qui communique avec l'injecteur du chromatographe.

(A) Aucune perte.

(I) Certains produits fragiles peuvent être modifiés dans la pré-colonne.

5. - Analyse de l'air

(A) Seuls les produits émis par l'insecte sont prélevés. Les proportions exactes dans lesquelles ces produits sont émis peuvent être déterminées.

(I) Les produits sont recueillis en quantités infimes.

6. - Pièges à froid

Les insectes sont placés dans une enceinte hermétique traversée par un courant d'air, les produits volatiles entraînés sont condensés dans un récipient maintenu à très basse température.

(A) Tous les produits volatiles sont piégés et les proportions sont respectées.

(I) Condensation de la vapeur d'eau de l'air sous forme de glace.

7. - Pièges à absorbants

Même principe que précédemment mais les produits volatiles sont piégés sur des supports solides.

- Enflaurage : le piège est constitué d'un support imprégné de substances "grasses" (huile de paraffine, ou de silicones). Pour la désabsorption le piège est directement placé dans une précolonne.
- Piégeage sur colonne : c'est la méthode la plus couramment utilisée. Les principaux absorbants sont : le charbon activé, le porapak, le tenax, l'amborsorp, le polyéthylène à basse densité. L'efficacité du piégeage dépendra du débit de l'air, du diamètre et de la longueur de la colonne.

Les produits piégés sont désabsorbés au Soxhlet pendant 24 heures.

(A) Bon piégeage des produits volatiles.

(I) Le piégeage est sélectif selon l'absorbant utilisé.

Ainsi brièvement exposées, ces différentes méthodes semblent très simples. En fait, leur utilisation nécessite beaucoup de tâtonnements et de bricolage.

SYSTEME DE COMMUNICATION ASSURANT LA RECOLTE DE NOURRITURE CHEZ
MYRMICA SCABRINODIS.

M.C. CAMMAERTS.

Université libre de Bruxelles,

50, avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique.

Les ouvrières de *Myrmica scabrinodis* récoltent de l'eau pure et des proies transportables par un seul individu sans opérer de recrutement. Quelques pourvoyeuses ramènent la nourriture au nid ; elles mettent en éveil quelques congénères âgées en les touchant brutalement des antennes et déposent une piste en allant et venant du nid à la nourriture.

La présence, sur le territoire d'une société, d'une source d'eau sucrée ou d'une grande proie intransportable par une seule fourmi déclenche un recrutement actif d'ouvrières. Après s'être nourries, les recruteuses rentrent au nid en déposant une substance de piste. Elles recrutent des consœurs restées au nid en les heurtant des antennes, en circulant rapidement parmi elles et en émettant au moins une sécrétion attractive. Elles ressortent ensuite du nid, suivies de quelques fourmis recrutées et visiblement excitées et reviennent vers la nourriture sans plus se soucier de leurs congénères. Elles suivent et renforcent alors la piste laissée lors de leur retour vers le nid. Quelques fourmis recrutées suivent individuellement cette piste jusqu'à la nourriture, et se comportent alors comme des recruteuses.

Le recrutement comprend donc deux phases : l'une, de courte durée et localisée au nid, a l'aspect d'un recrutement de groupe ; l'autre prend cours sur l'aire de récolte et correspond à un recrutement de masse.

Des études précédentes (CAMMAERTS, 1977, 1978) ont montré que des sociétés de *M. rubra* procèdent quelque peu différemment. Chez cette espèce, les recruteuses émettent le contenu attractif de leur glande de Dufour en revenant vers la nourriture et pendant le premier tiers de leur trajet. Elles entraînent ainsi un groupe de 4 à 8 congénères, donnant à leur recrutement un aspect de groupe que l'on ne retrouve pas chez *M. scabrinodis* à l'extérieur du nid.

Il serait intéressant d'étudier comparativement les systèmes de récolte et de recrutement utilisés par diverses espèces de *Myrmica*, et d'interpréter les résultats d'un point de vue écologique et phylogénétique.

FORMICA LUGUBRIS ZETT. DANS LE JURA (SUISSE).

D. CHERIX

Université de Lausanne, Institut de Zoologie et Ecologie animale,
Place du Tunnel 19 CH-1005 Lausanne.

La découverte de fortes concentrations de fourmilières de *Formica lugubris* Zett. dans le Jura romand (GRIS et CHERIX, 1977 ; CHERIX et BURGAT, 1978) nous a poussé à entreprendre une étude de longue haleine sur cette espèce. Plusieurs problèmes importants se posent : étude détaillée d'un système polycalique, régime alimentaire, problèmes de compétition inter- et intra-spécifique et relations au sein de la zoocénose, pour ne citer que les plus caractéristiques.

Nous nous sommes attachés à l'étude d'un système polycalique ou super-colonie de *F. lugubris* située au lieu-dit "Chalet à Roch" sur le versant Nord-Ouest du Jura après le Col du Marchairuz à une altitude moyenne de 1 350 m. Cette super-colonie comprend environ 1 200 fourmilières réparties sur une surface de 70 hectares ; soit une moyenne de 17 fourmilières par hectare avec des limites comprises entre 5 et 30 nids par hectare.

L'étude des relations entre les fourmilières (CHERIX et GRIS, 1978) nous a montré que cette super-colonie est divisée en secteurs organisés autour d'un nid principal à partir duquel rayonnent des routes de liaisons conduisant à des nids secondaires, plus petits, eux-mêmes en relation avec des nids saisonniers et commençants. Il nous est possible actuellement de classer les nids et les différents types de routes qui en partent.

Pour l'étude du régime alimentaire (CHERIX, 1978) en particulier les proies récoltées par les fourmis, nous avons adopté la méthode mise au point par CHAUVIN (1966). Cette méthode nous a permis de recueillir plus de 4 500 proies au cours de l'année 1977. La proportion des différents groupes et ordres d'insectes capturés se présente de la manière suivante (estimation calculée au mois d'août qui correspond au maximum d'activité) :

| | | |
|--------------|------|---|
| Hémiptères | 30 % | (dont un pourcentage élevé d'Homoptères ; Pucerons) |
| Diptères | 19 % | |
| Hyménoptères | 12 % | |

| | | |
|--------------|------|-----------------------------------|
| Psocoptères | 10 % | |
| Larves | 10 % | (larves d'insectes holométaboles) |
| Lépidoptères | 8 % | |
| Coléoptères | 3 % | |
| Arachnides | 3 % | |
| Indéterminés | 5 % | |

Ce spectre de proies diffère des données que l'on trouve habituellement dans la littérature, notamment par le pourcentage élevé d'Hémiptères et de Diptères, et celui particulièrement bas des Lépidoptères.

Ces éléments ainsi que les observations recueillies au cours des deux dernières années, nous amènent à formuler une hypothèse sur l'existence de super-colonies de *F. lugubris* dans le Jura. Un système hautement polycalique présenterait une stratégie écologique avantageuse dans un milieu à conditions climatiques défavorables et relativement pauvre en ressources alimentaires, et, par ce biais, permettrait aux individus de coloniser de nouveaux territoires à la recherche de nouvelles ressources alimentaires. Une série d'expériences en cours permettra, nous l'espérons, de confirmer cette hypothèse et de considérer ce problème au niveau de la biocénose.

REFERENCES

- CHAUVIN, R. (1966) : Un procédé pour récolter automatiquement les proies que les *Formica polyctena* rapportent au nid. *Ins. soc.* 13, 59-68.
- CHERIX, D. (1978) : Problèmes nouveaux posés par *Formica lugubris* Zett. dans le Jura (Suisse). Résumé Réunion des groupes de travail "*Formica rufa*", "Vertébrés prédateurs des Insectes" OILB, Varenna, 28 août - 2 sept.
- CHERIX, D. et GRIS, G. (1978) : Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura. *Proc. VIII Symp. of the Social Insects Section PES*, Pulawy, 4-9 sept.
- CHERIX, D. et BURGAT, M. (1978) : A propos de la distribution verticale des Fourmis du groupe rufa dans le Jura romand (Suisse). Résumé Réunion des groupes de travail "*Formica rufa*", "Vertébrés prédateurs des Insectes" OILB, Varenna 28 août - 2 sept.
- GRIS, G. et CHERIX, D. (1977) : Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (Groupe *Formica rufa*). *Bull. Soc. Ent. Suisse* 50, 249-250.

LE COMPORTEMENT DE PREDATION DE *SERRASTRUMA SERRULA* SANTSCHI (FORMICIDAE, MYRMICIDAE).

A. DEJEAN

Laboratoire de Biologie, Faculté de Médecine, Bujumbura, BURUNDI.

Une analyse des possibilités de détection du Collembole *Folsomia candida* Willem par les ouvrières pourvoyeuses de *Serrastruma serrula* Santschi est réalisée.

L'ouvrière détecte le Collembole à une distance de 3 à 4 mm devant elle. Si la proie se trouve placée latéralement par rapport à ses antennes, la détection ne se fait qu'à partir de 1 mm. Il n'y a pas de repérage dans les autres cas.

Une étude des séquences comportementales lors de la capture des *Folsomia* permet de distinguer la succession des phases suivantes :

- 1°/ Alarme : il s'agit de la détection du Collembole. L'ouvrière marque un temps d'arrêt et agite ses antennes en direction de la proie.
- 2°/ Localisation : l'ouvrière s'oriente vers le Collembole, les massues antennaires formant un angle aigu pointé vers ce dernier.
- 3°/ Marche d'approche : l'ouvrière se place en vue de l'attaque. Toutes les positions ouvrière-proie sont représentées, néanmoins, dans 59 % des cas, l'ouvrière s'oriente perpendiculairement au Collembole.
- 4°/ Palpation : l'ouvrière palpe le corps du Collembole du bout de ses antennes provoquant l'immobilisation de ce dernier (92 % des cas).
- 5°/ Attaque : la fermeture des mandibules se fait brusquement après stimulation des poils labraux qui viennent au contact de la proie. Cette dernière est généralement saisie par un appendice (74 % des cas) puis soulevée (77 % des cas).

6°/ Piqûre : elle n'intervient que lorsque la *Folsomia* se débat. Une proie inanimée n'est pas piquée.

7°/ Transport : dans 85 % des cas l'ouvrière conserve le point de prise qu'elle avait lors de l'attaque. Dans les autres cas, elle pose sa capture et la reprend. Pendant le transport, le Collembole est maintenu le plus souvent au-dessus du corps de l'ouvrière. Le retour au nid est direct dans 71 % des cas.

ETUDE DU POLYMORPHISME D'UNE ESPECE DE FOURMI AFRICAINE,
SPHAEROCREMA STRIATULA Em.

B. DELAGE-DARCHEN

Station biologique, Les Eyzies.

La systématique des fourmis *Crematogaster* d'Afrique a la réputation d'être extrêmement floue et embrouillée et l'on se rend vite compte de l'ampleur des difficultés lorsqu'on cherche à déterminer quelques espèces de ce genre.

A l'heure actuelle, il n'existe pas de clés de détermination, il faut donc se rapporter aux descriptions originales et aux échantillons conservés dans les musées. Malheureusement les descriptions elles-mêmes pèchent par de nombreux points. En particulier, les mêmes caractères n'ont pas toujours été pris en compte par les descripteurs, si bien que les comparaisons terme à terme sont souvent impossibles.

Ayant à m'occuper de *Crematogaster* d'Afrique pour des travaux écologiques, je me trouve confrontée à des problèmes de diagnose que je voudrais essayer de résoudre.

J'ai établi pour les ouvrières de ce genre une liste de caractères la plus complète possible, et je compare les individus étudiés à la totalité des éléments de cette liste (la liste comprend une cinquantaine de caractères subdivisés chacun en plusieurs options). Par ce moyen-là, j'obtiens, en fin d'analyse, une description pour chaque individu et je peux, par la suite, comparer point par point l'ensemble des descriptions obtenues.

Afin de tester la méthode, j'ai entrepris l'étude d'une fourmi choisie parmi les plus simples à déterminer, *Sphaerocrema striatula* Em., et dont je possède un échantillonnage abondant.

Sph. striatula est une petite fourmi noire, forestière, très abondante en Afrique de l'Ouest... Elle vit principalement dans le bois mort et ne construit pas de gros édifices de carton. Les fourmilières sont très peuplées. Les échantillons que j'ai récoltés viennent principalement du Gabon et de Côte d'Ivoire, mais j'en ai aussi du Cameroun, de Haute-Volta et de Centrafrique. Cette fourmi habite aussi bien la forêt primaire, que les plantations (café, cacao) et les forêts galeries. En revanche, elle ne colonise jamais les milieux

découverts. J'ai étudié environ 150 colonies différentes que j'ai classées en fonction de leurs ressemblances. Je me suis rendu compte alors, que j'étais en présence d'une gamme morphologique assez étendue qu'il était nécessaire d'étudier plus à fond.

Je me suis donc livrée à un patient travail de comparaisons et les conclusions auxquelles j'arrive sont les suivantes :

- l'espèce *Sph. striatula* constitue, en fait, un cline bien caractérisé. Les régions de grande forêt abritent les individus les plus gros, les plus sombres, les plus sculptés, les plus pileux alors qu'à l'inverse, les forêts galeries recèlent en majorité des fourmis plus claires, plus sveltes, plus petites, moins sculptées, voire presque lisses. La juxtaposition des termes extrêmes du cline laisserait croire à la présence de deux espèces (voisines, mais cependant distinctes). Mais la présence de tous les intermédiaires et la sympatrie de formes relativement éloignées morphologiquement militent en faveur de l'idée d'une espèce unique en voie de différenciation.

Ainsi, l'analyse du polymorphisme au sein de chaque colonie a été le point de départ d'une analyse beaucoup plus vaste de polymorphisme biogéographique, mais en fin de compte il n'y a pas de hiatus fondamental entre ce qu'on a l'habitude de considérer comme expression du polymorphisme chez les Insectes Sociaux et ce qui se passe à une échelle beaucoup plus vaste, celle d'un continent, où l'on voit alors, la mise en place d'un phénomène de spéciation.

ETUDE QUANTITATIVE DES TRANSFERTS DE NOURRITURE CHEZ *APIS MELLIFICA*,
ENTRE OUVRIERES D'ETE AUX ANTENNES AMPUTEES.

G. GALLIOT, Laboratoire de Psychophysiologie,
Route de Gray, 25030 Besançon.

A la suite des travaux de MONTAGNER et PAIN (1971, 73, 75) sur l'analyse systématique des communications antennaires au moyen de films entre ouvrières d'abeilles d'âge et de fonction déterminés, nous avons mesuré les échanges de nourriture entre abeilles d'âges connus, en position de solliciteuses amputées partiellement ou non d'articles antennaires.

Matériel

- élevées en étuve en présence de reines, les ouvrières ont au moment de l'expérimentation entre 12 - 24 heures, 4 j., 10, 25 jours d'âge.
- les cagettes expérimentales, en "altuglass" sont divisées en 3 compartiments par 2 cloisons amovibles perforées.

Expériences

Dans tous les cas, le compartiment central reçoit :

- 20 ouvrières de 10 jours qui se sont approvisionnées pendant une heure sur un mélange de miel et de solution colloïdale de ^{14}C .
- les ouvrières de l'un des compartiments latéraux ont, soit 12 - 24 h., 4, 10 ou 25 jours et ont subi l'amputation de 2 ou 4 articles antennaires distaux.
- les 20 ouvrières de l'autre compartiment latéral forment le lot témoin.

Après avoir retiré les cloisons amovibles, les ouvrières des différents lots restent en contact pendant 30 minutes en absence de nourriture radioactive.

Les ouvrières sont sacrifiées. On mesure les échanges alimentaires à l'aide d'une sonde à cristal-puits reliée à une échelle de comptage.

Résultats

Après amputation des 2 articles antennaires distaux, les ouvrières de :

12 - 24 h. obtiennent 46 % de la nourriture régurgitée par les donneuses du lot central

| | | | | | | |
|-------|---|------|---|---|---|---|
| 4 j. | " | 18 % | " | " | " | " |
| 10 j. | " | 54 % | " | " | " | " |
| 25 j. | " | 49 % | " | " | " | " |

Après amputation des 4 articles antennaires distaux, les ouvrières de :

12 - 24 h. obtiennent 22 % de la nourriture régurgitée par les donneuses du lot central

| | | | | | | |
|-------|---|------|---|---|---|---|
| 4 j. | " | 19 % | " | " | " | " |
| 10 j. | " | 25 % | " | " | " | " |
| 25 j. | " | 18 % | " | " | " | " |

Conclusions

L'approvisionnement plus faible des ouvrières de 12 - 24 heures, 4, 10 et 25 jours amputées de 4 articles distaux pourrait résulter de divers facteurs.

a) perte de certains sensilles spécialisés dans la réception des stimulus qui règlent la trophallaxie. Cependant des travaux récents d'électrophysiologie montrent que de nombreux sensilles antennaires ne sont pas spécifiques du codage d'un seul type de stimulus (BOECKH, 1975-1976).

b) perte mécanique

c) perte quantitative de sensilles

d) augmentation des comportements d'agression chez les ouvrières amputées. Le plus faible approvisionnement des ouvrières amputées de 4 articles distaux des 2 antennes pourrait résulter à la fois d'une perte quantitative de sensilles, d'une perte d'efficacité dans la stimulation des mécano-récepteurs des ouvrières et d'une augmentation des comportements d'agression entraînant des contacts plus rapides et davantage de refus de contact.

En revanche, l'approvisionnement plus faible des ouvrières de 4 jours amputées seulement de 2 articles antennaires distaux par rapport aux ouvrières des autres âges ayant subi la même amputation peut s'expliquer.

- 1) par une activité sensorielle particulièrement développée sur les 2 articles antennaires distaux à l'âge de 4 jours ;
- 2) les battements antennaires traduisant la sollicitation chez l'Abeille domestique s'installeraient progressivement au cours des premiers jours de la vie imaginaire pour atteindre leur maximum à l'âge de 4 jours. A cet âge l'Abeille répondrait avec le maximum d'efficacité au rituel "STIMULATION-REPONSE" mais ne pourrait pas encore suppléer à une déprivation sensorielle, même légère des 2 articles antennaires distaux.

Avant 4 jours cette déprivation n'a que peu d'effet ; les ouvrières étant nourries en partie spontanément par les donneuses de 10 jours. Au-delà de 4 jours, les ouvrières comblent leur déficit sensoriel antennaire.

STIMULATIONS SOCIALES ET PERSISTANCE DU COMPORTEMENT DE FONDATION CHEZ LA GUEPE POLISTE.

M. PRATTE et J. GERVET

Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie, C.N.R.S., INP 6,
31, chemin Joseph Aiguier, 13274 Marseille Cedex 2.

Au cours du développement de la société, la reine de Poliste rencontre deux situations successives :

- à la fondation, elle travaille dans un environnement qui n'est pas encore structuré par l'activité sociale ; en cela, sa situation rappelle celle d'une Guêpe solitaire ;
- durant le développement de la colonie, elle se trouve en présence de très nombreuses stimulations sociales provenant des autres membres de la société ou du nid qu'elle a construit.

Une observation fruste suggère qu'à ces deux phases, elle se trouve dans des états différents : une guêpe prise dans la nature en état de "préfondation" développe souvent une activité bâtisseuse en cage ; il est bien plus rare qu'une guêpe capturée après la fondation de son nid puisse reconstruire en élevage. On a voulu éprouver l'hypothèse d'une variation dans les capacités bâtisseuses de la fondatrice d'une phase à l'autre.

1. - Expériences

On tente d'abord de voir comment disparaît la capacité à fonder un nouveau nid ; dans ce but, on réalise trois lots expérimentaux (de 11, 16 et 11 sujets) :

- dans le lot A, le nid (ou l'amorce de nid) est détruit tous les soirs ;
- dans le lot B, le nid est détruit tous les cinq jours ;
- dans le lot C (plus hétérogène), le nid est détruit tous les dix jours, voire à des intervalles plus espacés.

Dans le lot A, la capacité à fonder un nouveau nid a persisté 11 jours (valeur médiane), cependant que pour les lots B et C, les durées médianes ont atteint des valeurs de 25,5 et 26 jours. Evidemment, ces durées correspondent à des nombres de fondations bien différents (nombres médians : 11 pour le

lot A ; 5,5 pour le lot B et 1 pour le lot C). En fait, les lots diffèrent sous deux aspects :

- période des destructions : elle varie de 1 à 25 jours ;
- état du nid : dans le lot A, la guêpe ne rencontre jamais que des amorces de nid ; elle rencontre des nids plus développés dans les lots B et C. Par convention, on appelle "nid développé" un nid de plus de trois cellules : sa construction (sauf exception) nécessite plusieurs journées de travail.

Pour différencier davantage les paramètres, on réalise deux autres lots :

- dans le lot D (situation "3ème PC") on laisse chaque jour la guêpe fonder sur un substrat nu, mais, lors de sa troisième récolte de carton, on place un nid développé à l'emplacement de ses deux premiers dépôts ;
- dans le lot E (situation "4 + 1"), la guêpe fonde durant quatre jours sur un substrat nu et, le cinquième, reçoit un nid développé en début de journée.

On signale :

- que tous les jours dont il est fait état sont des jours où l'activité bâtisseuse est effective : lorsque une guêpe ne construit pas du tout, elle retrouve la même situation le lendemain ;
- que, pour chaque lot, on réalise deux situations : celle d'une guêpe seule et celle d'une guêpe accompagnée d'une autre fondatrice.

2. - Résultats

Le premier examen conduit à distinguer deux types de résultats que nous présentons comme des effets différents :

- un effet à long terme, qui est la disparition de la capacité à fonder un nouveau nid ;
- un effet provisoire, ou à court terme, qui est l'interruption de l'activité bâtisseuse le lendemain de la destruction d'un nid.

a) Effet à long terme

On a comparé par la "méthode exacte" de FISHER la persistance de la capacité à fonder dans les divers lots :

- Le résultat le plus net concerne son accroissement lorsque la guêpe est accompagnée par une autre fondatrice (sans que celle-ci travaille nécessairement) ;

- l'arrêt définitif est plus précoce quand les destructions de nid sont plus fréquentes ($B \neq D$ à $P = 0,02$; $B \neq (D \text{ et } E \text{ groupés})$ à $P = 0,03$; $A \neq B$ à $P = 0,02$) ;

- l'état du nid, juste avant la destruction ou durant l'ensemble de la période, ne semble pas avoir d'effet significatif (A ne diffère ni de D ni de E).

b) Effet à court terme

On l'estime par la fréquence des arrêts provisoires, c'est-à-dire l'existence d'un retard à la reprise de l'activité bâtisseuse atteignant un ou plusieurs jours.

- la présence de compagnes paraît sans influence ;

- le retard à la reprise est plus faible quand les destructions sont plus fréquentes, pour un même état du nid (lot D diffère du lot B) ;

- il est par contre plus important lorsque le nid est plus grand (lot D diffère du lot A).

3. - Interprétation

L'impact différent des divers paramètres expérimentaux suggère que les deux effets n'ont pas des significations homologues :

- l'effet à court terme reflèterait un simple retard d'adaptation à la nouvelle situation stimulante. L'adaptation représente le retour à une autre conduite dans le cadre du même comportement. On conçoit qu'il soit plus difficile lorsque la "conduite de fondation" est abandonnée depuis plus longtemps. Par contre, les stimulations sans pouvoir déclencheur direct sur l'activité bâtisseuse (compagnes) sont sans effet.

- l'effet à long terme reflète une modification plus profonde de la réactivité au monde extérieur, marquée par une dépendance accrue à l'égard du milieu social, d'où l'importance de toute stimulation (compagne notamment) marquant la réalisation de ce milieu.

L'expérience montre que des bouleversements fréquents de la situation accélèrent la modification de cette réactivité ; ils ne la créent pas cependant puisque, quelle que soit la situation considérée, on note chez la reine une disparition de la capacité de fonder qui précède largement celle de la capacité à agrandir un nid. A quoi est due cette évolution ? : maturation physiologique liée au temps ? exercice de l'activité bâtisseuse ou de l'activité reproductrice ? C'est ce que de nouvelles expériences tentent actuellement d'éclaircir.

DONNEES NOUVELLES SUR LES FACTEURS QUI REGLENT L'EXPLOITATION DES SOURCES
DE NOURRITURE CHEZ *FORMICA POLYCTENA*.

D. HENQUELL et H. ABDI

Laboratoire de Psychophysiologie, Besançon.

Centre de Recherches socio-économique, Besançon.

L'existence d'une piste chimique déposée par les ouvrières de *Formica polyctena* qui exploitent une source de nourriture a été prouvée par K. HORSTMANN (1976), D. HENQUELL (1976) et B. ELGERT et R. ROSENGREN (1977). Nos travaux et ceux de K. HORSTMANN montrent que cette piste chimique joue un rôle directionnel. Mais, il était connu que les *Formica polyctena* utilisent des repères visuels pour s'orienter (voir par exemple R. ROSENGREN, 1971). Nous avons alors tenté de cerner la part respective qui revient à l'un et à l'autre de ces repérages dans l'orientation des *Formica polyctena* vers une source de nourriture.

Le protocole expérimental

Il est basé sur la détermination du nombre de fourmis qui s'engagent pendant une période déterminée dans des couloirs en bois disposés au pied d'une fourmilière. Après avoir parcouru un couloir d'un mètre de long, les fourmis ont le choix entre 3 couloirs d'un mètre de long, fermés et sans nourriture à leur extrémité :

- dans le couloir C1, les fourmis ne peuvent s'orienter que par rapport à des repères visuels ;
- dans le couloir C2, les fourmis ne peuvent s'orienter que par rapport à des repères chimiques ;
- le couloir C3 est un couloir témoin.

Les Résultats

Les résultats montrent que la fréquentation du couloir C3 est faible et que dans la plupart des cas, elle est inférieure à la fréquentation du couloir C1. La fréquentation du couloir C2 est suivant les cas, supérieure, identique, inférieure à la fréquentation du couloir C1.

Nous avons alors pensé que le choix des fourmis, entre les repères visuels et les repères chimiques était sous la dépendance des paramètres climatiques et expérimentaux qui ont varié au cours des expériences successives (34 expériences). Pour vérifier cette hypothèse, nous avons traité nos données par la méthode de l'analyse factorielle des correspondances (J.P. BENZECRI et Coll., 1973).

Cette méthode présente l'avantage de s'appliquer à des tableaux de nombreuses données différentes et de ne poser aucune hypothèse à priori sur la structure de ces données.

Il ressort de cette analyse que toutes les fourmis s'orientent à l'aide des seuls repères chimiques sous certaines conditions :

- lorsque les expériences ont lieu au printemps, le matin, après une période de nourrissage préliminaire située entre 21 et 48 minutes ;
- lorsque le ciel est couvert, la température située entre 13 et 19°, la pression atmosphérique inférieure à 979,9 millibars.

Discussion

Suite à ces résultats et aux travaux de R. ROSENGREN (1971, 1977), travaux qui montrent que les ouvrières qui fréquentent habituellement les routes permanentes qui partent de la fourmilière s'orientent uniquement sur des repères visuels, nous formulons l'hypothèse suivante :

- les fourmis qui s'orientent par rapport aux repères chimiques sont des fourmis "inexpérimentées" qui n'ont pas encore appris à s'orienter par rapport à des repères visuels ; après plusieurs voyages, elles s'orienteraient par rapport aux seuls repères visuels mais continueraient à déposer une piste chimique que suivraient, alors, les ouvrières recrutées, donc "inexpérimentées".

Cette hypothèse formulée, aussi, en 1976 par R. HORSTMANN et en 1977 par R. ROSENGREN permet d'expliquer que c'est au printemps, le matin, et après une période de nourrissage préliminaire située entre 19 et 48 minutes que les fourmis s'orientent toutes sur les repères chimiques.

En effet, c'est au printemps que commencent nos premiers nourrissages : le nombre de fourmis inexpérimentées est donc très important.

En ce qui concerne les paramètres matin et faible durée du nourrissage préliminaire, dans la plupart de nos expériences, ils sont associés. On peut considérer qu'à cette heure de la journée, les ouvrières en sont à leurs premiers voyages et de ce fait n'ont pas encore appris à s'orienter sur des repères visuels.

S'il ne nous est pas possible de dissocier avec certitude la part respective de tous ces paramètres, il semble que leur association réunisse les conditions optimales sous lesquelles la majorité des fourmis s'orientent uniquement sur des repères chimiques pour atteindre une source de nourriture.

Pour conclure, nous dirons qu'il est fort probable que la piste chimique déposée par les ouvrières qui rentrent au nid après avoir découvert une source de nourriture joue un rôle directionnel pour les fourmis qui sont recrutées. Ces dernières se guident sur la piste chimique jusqu'à ce qu'elles aient appris à s'orienter par rapport aux repères visuels.

Bibliographie

- BENZECRI J.P. et coll., 1973. - L'analyse des données. Dunod 1973. Tome I et II.
- ELGERT B., ROSENGREN R., 1977. - The guest ant *Formicoxenus nitidulus* follows the scent trail of its wood ant host (Hymenoptera, Formicidae). *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 53, 35-38.
- HENQUELL D., 1970. - Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelle. *Ins. Soc.*, 23, 577-583.
- HENQUELL D., 1978. - Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* élevée dans des conditions de vie semi-naturelles. Thèse de doctorat en sciences biologiques n° 306. Université de Franche-Comté.
- HORSTMANN K., 1976. - Über die Duftspur-orientierung bei Waldameisen (*Formica polyctena*, Foerster). *Ins. Soc.*, 23, 227-242.
- ROSENGREN R., 1971. - Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fenn.*, 133, 1-106.
- ROSENGREN R., 1977a - Foraging strategy of the wood ant *Formica polyctena*. I. Retention of fidelity to routes during nocturnal foraging and throughout the hibernation period. The question of diel periodicity. *Acta Zool. Fenn.*, 149, 1-30.
- ROSENGREN R., 1977b. - Foraging strategy of the wood ant *Formica polyctena*. II. The role of age polyethism. *Acta Zool. Fenn.*, 150, 1-30.

CORPS ALLATES ET PONTE D'OEUF PARTHENOGENETIQUES CHEZ
CALOTERMES FLAVICOLLIS FABR.

D. LEBRUN et F. VIEAU

Université de Nantes, Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes sociaux,
38, boulevard Michelet, 44072 Nantes Cedex.

Cette nouvelle série de travaux, a pour objet de cerner les différents facteurs impliqués dans le déterminisme de la ponte chez les Termites. Elle fait suite à des expériences antérieures qui ont révélé les faits suivants. L'instinct génésique nécessite la présence dans le sang d'un taux élevé d'hormone juvénile (LEBRUN, 1969) ; l'insecte a alors acquis selon l'expression de GRASSE (1949) la maturité physiologique. Les mues imaginale ou de néoténie donnent seules à l'ovaire la faculté d'élaborer du vitellus (LEBRUN, 1973). L'introduction de corps allates supplémentaires de jeunes reines accouplées à des imagos mâles normaux stimule fortement la ponte (LEBRUN, 1975). Le rôle joué dans le phénomène de ponte par les corps allates apparaît fondamental. A la faveur de cette expérimentation nous abordons le problème de la parthénogenèse chez les Termites.

Plusieurs types d'expériences comprenant chacune une vingtaine de cas ont été conduites. Les corps allates utilisés proviennent de Blattes et ont été implantés selon des modalités opératoires décrites antérieurement. Après l'implantation de corps allates, des imagos femelles vierges, désailées artificiellement sont maintenues individuellement dans des cristallisoirs contenant du sable humide et du bois. Parallèlement, nous avons effectué deux séries d'expériences-témoins : femelles implantées seules sur sable humide, des fondations sont réalisées avec des couples d'imagos désailés sur bois et sable humide.

Le comptage des oeufs est dans tous les cas effectué un mois après le début des expériences. En raison de la difficulté à maîtriser certains facteurs expérimentaux (oophagie possible, qualité du bois, taux d'hormone juvénile des implants), les chiffres obtenus ne peuvent avoir qu'une valeur comparative.

SERIE I : couple d'imagos

Lorsque les précautions élémentaires sont prises (choix du bois,

désinfection) le couple fore une galerie dans le bois ; ce travail se traduit par un amoncellement de sciure et de sable (tumulus) à l'entrée. Dans tous les cas, la ponte a lieu à l'intérieur du bois.

Le nombre moyen d'oeufs pondus se situe entre 4 et 5 ; la ponte atteint rarement, au bout d'un mois, 8 oeufs.

SERIE II : femelles implantées et isolées, avec du bois

Bien que seules, les femelles rongent le bois afin d'édifier une galerie et de se nourrir comme l'atteste la présence d'excréments aux abords du nid. Cette activité se traduit par la formation d'un tumulus. Toutefois l'isolement au sein d'une chambre de ponte n'est pas général ; plusieurs femelles, en effet, demeurent à l'extérieur du bois. Dans la totalité des cas la ponte a lieu. Les oeufs produits en l'absence de mâle, peuvent être qualifiés de parthénogénétiques. Les modalités de ponte varient également. Les oeufs sont pondus soit à l'intérieur de la galerie soit à la surface du bois ou sur le sable ; ils sont rassemblés en un tas unique ou en plusieurs petits paquets mais sont rarement isolés. Dans nos conditions d'élevage, la ponte moyenne des femelles est de 7,5. Ce chiffre est donc supérieur à celui des couples des fondations-témoins (série I). Nous avons obtenu des pontes atteignant 12 oeufs, ce qui n'est jamais observé chez les couples normaux.

Des pontes de ces femelles isolées sont nées à plusieurs reprises, des larves parthénogénétiques. Dans un élevage, une observation de 10 mois a permis de constater l'apparition successive de 10 larves qui n'ont pas vécu au-delà de 6 jours.

SERIE III : femelles implantées, isolées sans bois

Dans ces conditions qui interdisent toute alimentation, aucune femelle n'a survécu. Dix jours après l'implantation de corps ailés la mortalité est générale. Il y a eu des tentatives de forage dans le sable mais aucun oeuf pondu. Le même phénomène se produit avec les imagos placées dans des conditions semblables.

SERIE IV : femelles isolées, avec du bois

Aucune intervention autre que la section des ailes n'a été pratiquée. Les femelles ainsi isolées en présence de bois ont creusé des galeries, se sont parfois réalimentées (présence d'excréments) mais n'ont dans aucun

cas, pondu. D'ailleurs, dans ce type d'expériences, la mortalité est très importante, et la ponte est tardive et rare (TRUCKENBRODT, 1964). Précisons que dans ces conditions une injection de liquide physiologique est insuffisante pour provoquer la ponte.

DISCUSSION

Des imagos femelles vierges de *Calotermes flavicollis* Fabr. sont capables de pondre régulièrement, sans accouplement préalable, après une implantation des corps allates. Isolées après l'opération dans les conditions leur permettant de se nourrir, ces femelles peuvent à elles seules creuser une galerie et y déposer leurs oeufs. L'existence préalable d'une galerie n'est pas toujours nécessaire à la ponte ; en effet des femelles peuvent pondre en surface des oeufs qu'elles regroupent. Dans les couples normaux il semble que la réalisation d'un nid soit la condition nécessaire du dépôt de ces oeufs.

Le nombre moyen d'oeufs pondus qui est supérieur à celui des couples-témoins atteste l'action stimulante des corps allates sur la ponte.

Il apparaît que la ponte est liée chez *Calotermes flavicollis* Fabr. à l'activité des corps allates et au facteur alimentaire. Un taux d'hormone juvénile dans le sang n'induit pas, à lui seul, la ponte ; l'insecte doit pouvoir s'alimenter.

La formation et le dépôt des oeufs ne sont pas liés obligatoirement à la présence du mâle. Chez les Termites des oeufs parthénogénétiques ont été obtenus dans les genres *Zootermopsis* (LIGHT, 1940), *Reticulitermes* (BUCHLI, 1950), *Calotermes* (GRASSE et NOIROT, 1960 ; CHHOTANI, 1960 ; TRUCKENBRODT, 1964), à partir de femelles néoténiques ou imaginales associées en couples ou isolées. Dans la nature il doit s'agir d'un phénomène facultatif, sporadique, qualifié de tychoparthénogenèse (GRASSE, 1977).

Nos expériences montrent, qu'au laboratoire, l'implantation de corps allates dans des femelles vierges, permet l'obtention régulière et en quantité relativement importante d'oeufs parthénogénétiques dont certains ont éclos.

Chez les Termites supérieurs, les reines physogastres contiennent une quantité importante d'hormone juvénile mais l'influence sur l'ovogenèse n'est pas pour autant démontrée (NOIROT, 1977). Chez *Calotermes flavicollis* Fabr. les ovaires des imagos femelles vierges ne sont pas développés. Dans

les couples normaux ce développement est post-copulatoire. Nous démontrons que la stimulation des corps allates provoque la poussée ovarienne jusqu'à la ponte même sans nid et en l'absence de mâle.

Chez les larves d'Abeilles la prise de nourriture conditionne l'activité des corps allates (GOEWIE, 1978) ; chez les Termites l'influence d'un mimétique de l'hormone juvénile est dépendante de la qualité de la nourriture disponible (LENZ, 1976).

Dans les conditions naturelles il semble que pour *Calotermes flavicollis* Fabr., la poussée ovarienne n'intervienne que lorsque plusieurs facteurs sont réunis : présence d'un mâle, confection d'un nid, alimentation, taux d'hormone juvénile.

Nous pouvons nous poser les questions suivantes :

- y-a-t-il corrélation entre le taux d'hormone juvénile et la quantité d'oeufs pondus ?
- la stimulation des corps allates n'est-elle complète que dans les conditions optimales de nidification ?
- la seule implantation des corps allates conduit-elle à une vitellogenèse complète ?
- au-delà de l'apport de spermatozoïdes le mâle joue-t-il un rôle, comme chez d'autres Insectes, par l'intermédiaire des sécrétions des glandes accessoires ?

REFERENCES

- BUCHL, H. (1950) : La parthénogenèse, les rapports entre sexués et leur influence sur la ponte chez *Reticulitermes lucifugus* Rossi (Rhino-termitidae). *C. R. Acad. Sci. Paris* 230, 1697-1699.
- CHHOTANI, O.B. (1960) : Biological observations on the termite *Kalotermes besoni* Gardner. *Proc. Zool. Soc. India* (Calcutta).
- GOEWIE, E.A. (1978) : Regulation of caste differentiation in the Honey bee (*Apis mellifera* L.). *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland*, 78-115.
- GRASSE, P.P. (1949) : *In Traité*, Les Termites, Tome IX.
- GRASSE, P.P. (1977) : *In Traité*, La Parthénogenèse, Tome VII.
- GRASSE, P.P. et NOIROT, Ch. (1960) : L'isolement chez les Termite à cou jaune

- Calotermes flavicollis* Fabr. et ses conséquences. *Insectes sociaux* VII, 4, 323-331.
- LEBRUN, D. (1969) : Corps allates et instinct génésique de *Calotermes flavicollis* Fabr. Le déclenchement de l'activité sexuelle des jeunes imagos ailés de *Calotermes flavicollis* Fabr. nécessite la présence dans l'organisme d'un taux élevé d'hormone juvénile. *C. R. Acad. Sci. Paris* 269, 632-634. - (1973) : Résultats de transplantations d'ovaires dans les diverses castes de *Calotermes flavicollis* Fabr. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277, 2239-2241. - (1975) : Etude expérimentale de la ponte et de son contrôle hormonal chez *Calotermes flavicollis* Fabr. *C. R. Acad. Sci. Paris* 280, 1265-1265.
- LENZ, M. (1976) : The dependence of hormone effects in Termite caste determination on external factors. *In Phase and caste determination in Insects*, Pergamon Press Oxford New York, 73-89.
- LIGHT, S.F. (1940) : Parthenogenesis in the primitive Termites of the genus *Zootermopsis*. Abstract in *Anatom. Rec. Suppl.*, 78-100.
- NOIROT, Ch. (1977) : Various aspects of hormone action in social Insects. *Proceedings of the eighth international congress I.U.S.S.I. Wageningen Netherlands*, 12-16.
- TRUCKENBRODT, W. (1964) : Zytologische und entwicklungsphysiologische untersuchungen am besamten und am parthenogenetischen ei von *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Zool. Jb. anat. Bd.* 81, 359-434.

QUELQUES ASPECTS DE LA DIVISION DU TRAVAIL DANS LES JEUNES SOCIÉTÉS DE LA
FOURMI *LASIUS NIGER*.

(Mise en évidence à l'aide de l'analyse des correspondances).

A. LENOIR

Laboratoire de Psychophysologie, Tours.

On a étudié deux aspects fondamentaux de la division du travail (polyéthisme) : l'approvisionnement de la colonie et les soins au couvain dans de jeunes sociétés obtenues à partir de femelles essaimantes élevées au laboratoire. Pour cela les Fourmis, marquées individuellement, sont observées de manière continue durant 5 périodes journalières de 1 h 30. L'analyse des correspondances a permis de traiter des données recueillies en grand nombre sur une cinquantaine de colonies⁽¹⁾.

Dans les colonies observées au cours de la 1ère saison, le facteur le plus important est un facteur d'activité trophallactique qui oppose les comportements de pourvoyeuses (présence sur le miel ou sur la proie dans l'avant-nid, activité de donneuse aux autres Fourmis et à la reine) aux comportements de receveuse et de nourrice des petites larves. Ce facteur permet de reconnaître un groupe de Fourmis pourvoyeuses. Le facteur 2 correspond à l'activité de nourrice des petites larves et permet de séparer parmi les Fourmis non pourvoyeuses les receveuses sensu stricto, des nourrices caractérisées par leur activité de régurgitation aux petites larves. Les soins aux grosses larves sont assurés surtout par les nourrices mais les pourvoyeuses peuvent les nourrir directement.

L'analyse des correspondances permet d'avoir une image de la société pour une période limitée, où chaque individu a une place qui lui est particulière, avec des receveuses peu spécialisées (y compris la reine) et des Fourmis spécialisées dans l'approvisionnement ou les soins au couvain.

(1) LENOIR A. et MARDON J.C. (1978). Note sur l'application de l'analyse des correspondances à la division du travail chez les Fourmis. C. R. Acad. Sc. Paris, 287, D, 555-558.

L'âge n'est pas le seul facteur qui permet de comprendre le polyéthisme puisque :

- toutes les Fourmis ne deviennent pas pourvoyeuses en vieillissant, elles peuvent rester nourrices ou même receveuses toute leur vie ;
- dans les colonies expérimentales composées de Fourmis nées le même jour une répartition des tâches s'établit très rapidement.

Il faut donc rechercher l'influence d'autres facteurs dans l'origine du polyéthisme : influence du couvain, des congénères, de l'expérience individuelle, du milieu physique, etc... Ces facteurs ont fait l'objet de recherches qui seront présentées dans une thèse.

ETUDE DU DEVELOPPEMENT D'UN TERMITE : *HODOTERMES MOSSAMBICUS*
(ISOPTERA, HODOTERMITIDAE).

LUAMBA J.L.N.[†], LUSCHER M.[†] et NOIROT Ch.^{††}

[†] Universität Bern, Zoophysiologie Institut, Engehaldenstrasse 6,
CH-3012 Bern, Suisse.

^{††} Université de Dijon, Laboratoire de Zoologie,
Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France.

Hodotermes mossambicus, termite inférieur de la famille de Hodotermitidae, est une espèce rencontrée en Afrique de l'Est et du Sud. Une étude biométrique portant sur la largeur de la tête, la longueur du tibia postérieur, la longueur de l'antenne, le nombre d'articles antennaires montre un développement des larves en deux catégories : la lignée de grandes larves et la lignée de petites larves.

Les larves de deux lignées passent par six stades larvaires avant de se différencier en ouvriers et en soldats. Le dimorphisme semble être précoce mais la séparation entre les grandes et les petites larves n'est bien nette qu'à partir du stade larvaire IV. La lignée de grandes larves aboutit à la formation des grands ouvriers et des soldats. Les petits ouvriers proviennent de la lignée de petites larves. Les deux types d'ouvriers se forment à partir des larves du stade VI : ce sont des ouvriers non pigmentés, individus blanchâtres à peine différents morphologiquement des larves. Les ouvriers non pigmentés donnent les ouvriers pigmentés, individus noirs qui peuplent la colonie. Les ouvriers pigmentés (surtout les petits) semblent être des larves en état d'arrêt de différenciation, car ils ont encore la possibilité de faire une mue sans variation importante de leur taille ; ils se repigmentent encore après quelques jours. Les ouvriers passent donc par trois stades de développement.

Hodotermes mossambicus n'a qu'un seul type de soldat qui se forme à partir des individus de plusieurs stades de la grande lignée : larves du stade V ou VI et grands ouvriers non pigmentés.

Dans nos élevages, nous n'avons pas pu obtenir d'imagos ailés. Les nymphes se différencient à partir de l'un des trois premiers stades larvaires, et quatre stades nymphaux ont été observés, mais ces nymphes se sont

transformées ensuite soit en sexués de remplacement, soit en intercastes nymphes-ouvriers et nymphes-soldats.

Hodotermes mossambicus ne présente aucun dimorphisme sexuel visible au niveau du septième sternite. La détermination du sexe des animaux exige donc une étude précise des organes génitaux et en particulier de la position des canaux évacuateurs et des glandes accessoires. Une étude des gonades et de la structure ventrale de l'abdomen a permis de déterminer que les deux lignées sont de sexe différent.

La petite lignée est femelle avec des gonades de types variables. Les ovaires se localisent entre le sixième et le neuvième segment.

L'oviducte, prolongement du rachis, aboutit à la limite du septième sternite : le gonopore femelle. L'ébauche de la spermathèque est portée par le huitième sternite. Les ébauches des glandes collatérales se trouvent entre les styles, à la base du neuvième sternite.

La grande lignée est mâle avec des gonades de formes variables. Les ouvriers et les soldats possèdent les gonades mâles. Le canal déférent aboutit à l'ébauche du gonopore qui se trouve entre les styles au niveau du neuvième sternite. Un massif glandulaire, glande tubulaire, est porté par le huitième sternite, à la même position que la spermathèque de la femelle. Cette glande n'existe pas chez les autres Termites.

DU COMPORTEMENT TROPICAL DE NOTRE ABEILLE DOMESTIQUE *APIS MELLIFICA* L.
PAR LA MISE EN EVIDENCE DE SA "DIAPAUSE" A 33°C.
EN HIVER : HIBERNATION ; EN ETE : ESTIVATION.

M. MATHIS

39, rue du Val d'Or, 92210 Saint-Cloud.

Les variations thermiques habituelles d'une colonie d'Abeilles en Europe ont toujours été si variables que les Apiculteurs et les Apidologues n'ont jamais pu se mettre d'accord⁽¹⁾ sur sa seule température optima.

Si tous les Insectes sont dits "poïkilothermes", nous savons qu'entre certaines limites de température de l'air ambiant, ils deviennent "isothermes". Pour en réaliser la diapause, j'en ai apporté la preuve en 1929⁽²⁾ à mon Maître : Emile ROUBAUD, sans soupçonner que le même processus expérimental pourrait être appliqué aux Insectes sociaux : démonstration de P.P. GRASSE pour les termites⁽³⁾.

Pour réaliser le peuplement en Abeilles vivantes d'une vitrine, au Vivarium du Musée d'Histoire Naturelle de Paris que nous demandait son Directeur d'alors le Professeur CHOPARD⁽⁴⁾, je mettais, en essaim, une de mes colonies à Saint-Fargeau (Seine et Marne) en mars 1941, pour profiter des premières floraisons printanières.

Transportée dans un panier dit "breton" d'Apiculture, cette colonie présentée à l'Institut avait au centre de sa masse une température constante de 33°C⁽⁴⁾, mais mon premier Maître Maurice GAULLERY n'y attacha aucune importance.

Comme il n'était jamais arrivé, pendant la drôle de guerre, à trouver les limites de la température optima pour cet Insecte Social, non seulement en essaim, mais au cours de toute sa vie, le Ministre des Colonies : Robert BURON, me chargea d'une mission en 1949 en A.O.F. (Sénégal et Guinée Française). Dans ce dernier pays, tropical par excellence, stupéfait par l'ardeur au travail des Abeille Indigènes, j'en rapportais une colonie "*in toto*" dans une ruchette-à-feuillets de François HUBER ; à Paris, surpris par la réalisation de ce transport par avion, mon Maître, E. ROUBAUD, présenta une note⁽⁵⁾ à l'Institut.

Par souci d'écologie, et pour ne pas risquer d'introduire une espèce nouvelle au "cheptel ailé" dont les hybrides pourraient avoir un compor-

tement insolite, M. ROUBAUD me demanda de suivre, au plus près, cette colonie à l'Institut Pasteur de Tunis.

Pendant des années, en dépit de centaines d'expériences, je n'avais en Tunisie, pas plus qu'en France, pu mettre en évidence la constante thermique de cet insecte.

Je découvrais enfin la solution vers 1960, mais comme elle paraissait "enfantine", je négligeais de la faire connaître, me contentant de déposer à l'Institut un pli cacheté de mes recherches d'alors sur le "Langage des guêpes".

Au cours d'une double mission officielle pour l'exploitation des Abeilles au Sénégal en 1975, suscitée par son Président, notre ami de toujours : Léopold SEDAR SENGHOR, ordonnancée par son Premier Ministre, je rapportais une colonie de 80 000 individus que M. P.-P. GRASSE me pria de commenter à l'Institut de France pour déclencher des questions et des controverses, mais personne n'en posa.

J'ai montré par des prises de température qu'une colonie d'abeilles logée dans une ruche de trois cadres, vide : 4,300 kg ; pleine d'abeilles : 7,500 kg, qu'il est très facile par suite du "calorifugeage", de mettre à volonté des Abeilles en diapause : estivale ou hivernale.

La démonstration de cette possibilité par "la climatisation" est la solution du problème que posait la colonie du Vivarium en 1941, problème apparemment insoluble.

Conclusion

Entre deux limites - 10° et + 40°C, c'est-à-dire dans le Monde entier, les Abeilles peuvent devenir "homéothermes" et entrer en diapause à 33°C ; il suffit de les "claustrer" dans leur ruche calorifugée, quel qu'en soit le type et de les faire jeûner par l'utilisation stricte et unique de ses propres réserves : le miel operculé.

REFERENCES

- (1) MATHIS, M. (1960) : *Comptes Rendus* 251, 2602-2604.
- (2) MATHIS, M. et COURTIN, M. (1941) : *Comptes Rendus* 212, 517.
- (3) ALPHANDERY, E. (1931) : *Traité complet d'apiculture*, Berger Levrault,

Paris.

- (4) REAUMUR(1740) : Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes, tome V, Paris.
- (5) MATHIS, M. (1929) : *Bulletin société Pathologie Exotique*, tome 20, mars 1929.
- (6) GRASSE, P.P. : *Traité de Zoologie*.
- (7) MATHIS, M. : *Vie et Moeurs des Abeilles*. Payot, Paris 1951, page 148.
- (8) MATHIS, M. (1968) : *Le Peuple des Abeilles*, P.U.F., page 88.
- (9) MATHIS, M. (1949) : *Comptes Rendus* 228, pages 1604-1606.
- (10) MATHIS, M. : voir (8) pages 82-88.
- (11) MATHIS, M. : *Comptes Rendus* séance 18 novembre 1974.

RYTHME CIRCADIEN DE LA TENEUR EN PHEROMONE (ACIDE CETO-9 DECENE-2 OIQUE)
DE LA REINE D'ABEILLE (*APIS MELLIFICA LIGUSTICA* L.).

J. PAIN

I.N.R.A. Station de Recherches sur l'Abeille

91440 Bures-sur-Yvette.

Chez les reines d'abeilles (*Apis mellifica ligustica* S.), les variations quantitatives de la teneur en phéromone sexuelle ont été étudiées, au cours d'une période de 24 heures, en solstice d'été. Les phéromones sexuelles de la reine d'*Apis* sont contenues dans les glandes mandibulaires. Elles sont au nombre de deux : les acide céto-9 et hydroxy-9 décène-2 oïque. Ces 2 acides ont des rôles divers et importants dans la colonie d'abeilles (PAIN, 1971).

Au cours d'une année, les teneurs sont très variables et les plus importantes apparaissent au mois de juin. Elles sont sous la dépendance des facteurs de l'environnement (PAIN, ROGER, 1974).

Nous n'avons pas encore examiné les variations possibles de la teneur en l'une des phéromones de la reine (l'acide céto-9 décène-2 oïque) au cours d'une période de 24 heures.

C'est ce que nous présentons aujourd'hui :

Nous avons utilisé des reines vierges issues d'un élevage expérimental. Elles sont nées au début du mois de juin. Elles sont encagées avec une petite population de 50 ouvrières sensiblement du même âge. Elles sont nourries de candi, de pollen frais et reçoivent de l'eau.

Elles restent claustrées en étuve, pendant 15 jours, à l'obscurité et à 32°C. Puis, elles sont prélevées au hasard par groupes de 10 toutes les 3 heures pendant une période de 24 heures au solstice d'été. Le 1er groupe a été prélevé le 20 juin à 11 heures.

Les dosages ont été effectués à partir des extraits céphaliques de reines vierges. Les têtes ont été groupées par 10 pour chaque série horaire (9 séries) et dosées globalement.

Nous avons utilisé la technique de la chromatographie en phase gazeuse déjà décrite dans plusieurs publications.

Les résultats des dosages de l'acide céto-9 décène-2 oïque dans les têtes de reines vierges âgées de 15 à 18 jours montrent que les teneurs sont les plus faibles à 8 heures du matin (270 ug). Les quantités les plus fortes se situent entre 11 et 17 heures (de 600 à 750 ug). A partir de 18 heures, les quantités trouvées sont de plus en plus faibles. Elles sont de l'ordre de 355 ug entre 23 et 5 heures du matin.

Ainsi, dans nos conditions expérimentales, nous considérons que la teneur en acide céto-9 décène-2 oïque des têtes de reines vierges présente, au mois de juin, un rythme unimodal accentué le jour et atténué la nuit jusqu'aux premières heures de la matinée.

Ce rythme coïnciderait avec le rythme d'activité sexuelle des mâles d'abeilles. En effet, ceux-ci fécondent les reines aux heures les plus chaudes et les plus ensoleillées de la journée qui correspondent aux maximums de la production phéromonale des reines.

Nous constatons également que les glandes mandibulaires des reines ne se vident jamais complètement. On évalue approximativement la quantité d'acide céto-9 décène-2 oïque produite par une reine vierge à 500 ug par 24 heures. Cette quantité varie certainement selon l'état physiologique et l'âge de la reine, le nombre et l'âge des ouvrières accompagnatrices et la saison.

Nous concluons en indiquant que chez l'abeille domestique, c'est la première fois qu'un rythme circadien en rapport avec le contenu des glandes céphaliques des reines a été mis en évidence.

Ce travail est une première approche de l'analyse des rythmes circadiens chez les abeilles.

REFERENCES

- PAIN, J. (1971) : Phéromones et comportement chez quelques hyménoptères.
Apidologie 2(4), 319-334.
- PAIN, J. et ROGER, B. (1974) : Mise en évidence d'un cycle saisonnier de la teneur en acides céto-9 et hydroxy-9 décène-2 oïque des têtes de reines vierges d'abeilles. *Apidologie* 5 (4), 319-355.

ETUDE DE LA FERMETURE DU GROUPE SOCIAL ET DE L'APPROVISIONNEMENT
DE LA SOCIETE CHEZ QUELQUES FOURMIS : ROLE EVENTUEL DE LA REINE.

E. PROVOST

INP, CNRS, Psychophysologie comparée, Marseille.

Deux éléments de l'activité des sociétés de Fourmis ont été étudiés :

- la fermeture du groupe social (ou son ouverture) vis-à-vis d'individus de même espèce mais provenant d'une société étrangère ;
- son approvisionnement global en matière sucrée.

Je cherche, en particulier, si ces activités dépendent de la structure du groupe social, structure éventuellement modifiée.

1. - L'étude de l'approvisionnement est faite en mesurant les quantités de miel additionné de radio-éléments qui sont apportées dans le nid.

L. PASSERA et A. BONAVIDA (travail sous presse) avaient constaté, à l'occasion d'une étude de l'alimentation des larves d'ouvrières et des larves de reine, qu'à la sortie de l'hibernation, les lots d'ouvrières de *Plagiolepis pygmaea* accompagnées de reines récoltent davantage que les lots d'ouvrières qui en sont dépourvus ; mais le petit nombre de tests réalisés ne permettait pas, indiquent les auteurs, une conclusion définitive.

J'ai pu confirmer ces résultats : la reine exerce une action stimulante sur l'activité de récolte des ouvrières. Cet "effet femelle" apparaît moins nettement quand le jeûne qui précède la prise de miel radioactif est trop long.

Chez les *Leptothorax*, un éventuel effet femelle n'a pu être mis en évidence.

Il semble, par contre, que dans ce genre, les larves aient un effet stimulant sur l'activité de récolte des ouvrières ; mais les différences observées d'une saison à l'autre, ainsi que le petit nombre d'expériences réalisées, rendent nécessaire une confirmation.

2. - En ce qui concerne la fermeture de la société (c'est-à-dire le refus de tout individu étranger dans le groupe), on savait déjà qu'elle ne constitue pas chez les Fourmis une règle absolue

a) Les sociétés de *Camponotus lateralis* sont rigoureusement fermées : des transferts d'individus marqués d'une société dans une autre se sont tous soldés par la mort de l'ouvrière introduite ; lorsque deux sociétés sont amenées à se rencontrer, de violents combats entre les ouvrières entraînent une forte mortalité.

b) Pour les *Leptothorax*, l'étude a porté sur les espèces *Lichtensteini* (détermination : L. PLATEAUX), *unifasciatus* (toutes deux appartenant au sous-genre *Myrafant*), et sur *L. recedens* (qui appartient au sous-genre *Temnothorax*).

Quand on effectue des transferts d'individus marqués d'une société dans une autre, on observe ou bien une hostilité à l'égard de l'étrangère, avec amputations et mise à mort (9 cas sur 28, seulement), - ou bien son acceptation. Le plus souvent, on note une stabilité du type de réaction à l'égard de l'étrangère lors de plusieurs transferts successifs et pour un couple de sociétés, - et une réciprocité du comportement des deux sociétés.

Lorsque deux sociétés de même espèce sont transportées dans une arène, avec leur nid d'élevage

- dans 50 % des cas (7 sur 14) on n'observe pas de fusion des sociétés, - conformément aux données classiques. Il y a des combats entre ouvrières dans le milieu extérieur et une forte mortalité (sauf dans le cas d'un couple de sociétés de *recedens* : combats, mais pas de mortalité.

- dans 50 % des cas, les deux sociétés fusionnent.

La fusion commence par des transports d'ouvrières d'un nid à l'autre, selon le mode stéréotypé des *Myrmicinae*, - sans aucune morsure entre elles. Couvain et reine sont transportés vers la fin du déménagement, et les deux sociétés sont réunies dans le même nid.

Après transport de la femelle, on passe par une série de stades qui aboutissent à la mise à mort d'une des deux reines (celle qui vient de l'autre nid, dans 4 cas où le repérage des reines a été complet).

Ainsi, la fermeture des sociétés de *Leptothorax* n'est pas toujours rigoureuse. Il faut souligner la corrélation entre : déménagement d'une des deux sociétés, mise à mort d'une des reines, fusion finale des deux sociétés.

ACTIVITE DES *CORPORA ALLATA* CHEZ DES FEMELLES DOMINANTES ET SUBORDONNEES CHEZ LA GUEPE *POLISTES*.

P.F. ROSELER[†], I. ROSELER[†] et A. STRAMBI^{††}

[†]Würzburg (Allemagne) et ^{††} I.N.P., 31, chemin J. Aiguier, 13274 Marseille.

Chez la guêpe sociale *Polistes gallicus*, la fondation du nid après la période d'hivernage peut être monogyne mais elle est le plus souvent polygyne dans nos conditions d'élevage ainsi que dans la nature lorsque la population est assez dense. Dans ce dernier cas, une femelle qui acquiert le statut de dominante, dans un premier temps, détruit les oeufs de ses compagnes (oophagie différentielle) ; à terme, elle devient la seule pondeuse ; les subordonnées sont alors des auxiliaires auxquelles sont dévolues les tâches de construction et de soins aux larves.

Nous avons étudié l'évolution des ovaires et des *corpora allata* dans des groupes de femelles lors de la rupture de l'hivernage.

Matériel et méthodes

Les femelles jusqu'alors maintenues à une température constante de 10°C sont placées dans les cages d'élevage à environ 31°C pendant la journée. La hiérarchie est déterminée par l'observation du comportement.

Après un temps variable, les guêpes sont sacrifiées ; on estime alors le développement ovarien d'après la longueur des derniers ovocytes. Le volume des *corpora allata* est mesuré dans une cellule de numération globulaire, enfin l'activité de synthèse des glandes est déterminée par la méthode de culture *in vitro* ; les glandes incorporent de la L (¹⁴C-méthyl) méthionine à l'hormone juvénile nouvellement synthétisée qu'elles sécrètent dans le milieu.

Résultats

Longueur des ovocytes :

Après l'hivernage, un accroissement rapide des ovocytes a lieu très rapidement chez les dominantes, moins vite chez les subordonnées. Vers le 6ème jour d'élevage les premières activités cartonnieres peuvent être observées.

Volume des corps allates :

Pendant la période de réchauffement, on peut noter une très grande disparité dans le volume des glandes. Toutefois, le maximum est atteint au moment de la ponte des premiers oeufs. Plus tard, on constate que les femelles dominantes présentent des *corpora allata* plus gros que ceux des subordonnées.

Pendant cette période d'activation, la vitellogenèse est en corrélation avec le volume des *corpora allata*.

Activité de synthèse des *corpora allata* :

Pendant l'activation suivant l'hivernage, le volume des *corpora allata* est en corrélation avec leur activité de synthèse. Plus les glandes sont grosses et plus elles synthétisent l'hormone juvénile.

Les *corpora allata* des dominantes sont plus grands et synthétisent plus de J.H. que ceux des subordonnées.

Chez les hivernantes, on peut trouver des *corpora allata* de grande taille mais ils synthétisent peu d'hormone.

Chez les femelles stylopisées, les *corpora allata* sont petits et peu actifs, chez les femelles ovariectomisées chirurgicalement, on peut noter un accroissement temporaire des *corpora allata* mais ces glandes ont toujours montré une faible activité de synthèse.

Il est clair que les conséquences physiologiques de la hiérarchie sociale dans la fondation polygyne du nid de *Polistes* sont sous la dépendance de facteurs hormonaux. Les interactions précises entre hormones et comportement social doivent encore être clarifiées.

ROLE DE L'HORMONE JUVENILE DANS LE DETERMINISME DES CASTES CHEZ
PHEIDOLE PALLIDULA (NYL.) (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).

J.P. SUZZONI et L. PASSERA

Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cedex.

Chez cette espèce la reproduction est assurée uniquement par la reine ; ouvrières et soldats sont stériles. Il n'y a pas de couvain hivernant et ce sont les premiers oeufs pondus par la reine en sortie d'hibernation qui peuvent évoluer en sexués et cela aussi bien dans la nature qu'au laboratoire. Une fois cette vague de couvain sexué épuisée, c'est-à-dire un mois plus tard environ, il n'y a plus que du couvain ouvrier et soldat. Les larves sexuées se distinguent des larves neutres dès qu'elles atteignent la taille de 0,8 à 1 mm : elles deviennent piriformes puis sphériques, et s'ovalisent avant la nymphose.

Des colonies, sorties d'hibernation depuis plus d'un mois (c'est-à-dire ne produisant plus de couvain sexué) et composées d'une reine, d'ouvrières et de soldats, sont nourries de larves de *Tenebrio* ayant reçu une injection de 10 ug de JHA. Ces colonies donnent du couvain sexué alors que des témoins n'en donnent pas. Le JHA a induit la sexualisation. Trois voies d'action sont possibles :

- 1 - Le JHA consommé modifie l'alimentation que les ouvrières (et les soldats) distribuent aux jeunes larves ;
- 2 - Le JHA agit sur la reine qui pond des oeufs préorientés ;
- 3 - Le JHA est distribué tel quel aux jeunes larves par les ouvrières.

1. - Action sur les ouvrières et les soldats

Des oeufs sont prélevés dans des colonies sorties d'hibernation depuis plus d'un mois et nourries normalement. Ils sont transférés dans des sociétés orphelines recevant des larves de *Tenebrio* injectés (10 ug de JHA). L'opération est répétée pendant 7 à 9 semaines.

On n'a jamais obtenu de couvain sexué.

2. - Action sur la reine

29 colonies (reine + ouvrières + soldats) sont mises en élevage en sortie d'hibernation : 18 produisent du couvain sexué, 11 n'en donnent pas (l'apparition de couvain sexué n'est pas obligatoire).

Dans les 18 premiers nids, lorsque le couvain sexué est disparu (un mois plus tard) on traite les reines par application topique, une fois par semaine pendant 7 semaines. A chaque traitement les reines sont isolées pendant 8 heures afin de permettre la pénétration du JHA et d'éviter son léchage par les ouvrières.

On provoque l'apparition d'une nouvelle vague de couvain sexué sauf une fois pour la plus faible dose.

Dans les 11 nids n'ayant pas fourni de couvain sexué, on traite après un délai d'un mois les reines dans les mêmes conditions que précédemment. Quelle que soit la dose de JHA utilisée, on obtient du couvain sexué dans les 11 nids, qui pourtant n'en avaient pas produit en sortie d'hibernation.

Ce couvain sexué apparaît après un délai variable. Le temps de latence est assez long puisque 22 fois sur 29, il faut attendre la 3ème semaine du traitement.

En ce qui concerne l'arrêt de la production après le dernier traitement, on note qu'il intervient rarement immédiatement et le plus souvent après un délai de quelques semaines. L'effet persiste donc un certain temps.

Pour estimer l'efficacité des solvants (acétone et huile d'olive) et des concentrations (1-0,1-0,01 ug) nous avons compté le nombre de larves sexuées présentes dans la société de la 4ème à la 7ème semaine : les résultats sont comparables pour les deux solvants. La dose de 0,01 ug est à la limite de l'efficacité (petit nombre de larves sexuées, apparition tardive, disparition rapide).

3. - Action sur le couvain

Pendant leur isolement (voir § : 2) les reines pondent quelques oeufs. Ces oeufs, mis en élevage dans des colonies orphelines nourries normalement, donnent naissance à du couvain neutre et à du couvain sexué.

Par ailleurs du couvain, provenant de sociétés sorties d'hibernation depuis plus d'un mois et nourries normalement, est soigneusement trié en

oeufs, larves I, larves II et larves III. Ces lots reçoivent une application de JHA avant d'être confiés à des nids orphelins. Seuls les oeufs évoluent en couvain sexué.

De cet ensemble d'expériences, nous pouvons conclure que la divergence entre les 2 castes, reine et neutre, est sous la dépendance de la JH et qu'elle intervient très précocément. Seuls les oeufs ayant reçu un apport de JH, soit indirectement par l'intermédiaire de la reine et avant la ponte, soit directement et après la ponte, sont capables d'évoluer en sexués.

Chez *Pheidole pallidula*, 2 types de déterminisme des castes se succèdent donc : le premier, autogénique, intervient dans l'oeuf ou l'ovocyte et concerne les castes reine/neutre, le deuxième d'origine trophogénique survient au cours du 3ème stade larvaire et sépare les ouvrières des soldats.

LES FOURMIS DU GROUPE *FORMICA RUFa* DES PYRENEES ORIENTALES.

Cl. TOROSSIAN et L. ROQUES

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier

118, route de Narbonne, 31077 Toulouse, Cedex.

Selon des méthodes et techniques propres, (cf. TOROSSIAN) nous avons abordé les aspects qualitatifs et quantitatifs de la faune à *F. rufa* de 17 stations des Pyrénées orientales françaises représentant au total plus de 220 hectares de forêts, et un nombre de colonies supérieur à 2 500. Ces études ont été conduites lors de 4 campagnes de terrain de 1972 à nos jours.

Les zones prospectées sont essentiellement délimitées à trois provinces géographiquement voisines que l'on peut schématiquement distinguer comme suit :

CERDAGNE : Forêt du Belvédère, des Airelles, du Lycée climatique, des Aveillans (Forêts de Font-Romeu) ; Forêt du Bois des Couronnes, de l'Orry d'Andreu (Forêts d'Osseja).

CAPCIR : Forêt de Calmazelles de Formiguères, zone du Téléski et zone du camping (de Formiguères), Forêt de la Matte.

DONEZAN : Forêt des Hares.

Toutes les zones prospectées sont situées entre 1 550 m et 2 200 m, dans la zone du pin à crochet, qui, sous ces latitudes atteint là ses limites supérieures (forêt des Couronnes à Osséja). Les zones prospectées se situent dans une fourchette altitudinale plus étroite de 1 700 à 1 900 m. Les orientations sont le plus souvent ENE, pouvant aller à N.W., avec majorité des localisations E. et N.E.

Nous tenons à exprimer nos très sincères remerciements à la D.G.R.S.T. et au Ministère de l'Environnement qui ont financé une grande partie de ces recherches, et d'autre part à MM. BOUYJOU, CREPIN et GION, qui nous ont aidé dans la réalisation des prélèvements.

- ETUDE QUALITATIVE

Sur environ 1 millier d'échantillons répartis dans toutes les forêts des zones précédemment définies, nous avons trouvé une majorité très marquée (9/10 des prélèvements) de *Formica lugubris* (Zett.). Les autres espèces récoltées : *F. pratensis* (Retz.), *F. aquilonia* (Yarr.), *F. rufa* (L.), *F. polyctena* (Först) sont des espèces rares ou très rares, puisqu'avec les échantillons indéterminables, elles interviennent pour environ 1/10 du total.

- ETUDE QUANTITATIVE

Elle a été conduite selon la méthodologie précédente. Nous avons considéré pour chaque forêt, outre la superficie de la zone prospectée, le nombre de nids, le volume à l'hectare exprimé en m^3 (pseudo-biomasse, assimilable à la biomasse), les pourcentages respectifs du nombre des petits, moyens et gros nids, le pourcentage des nids morts ou abandonnés par rapport à l'ensemble des nids vivants, le volume moyen des nids pour la station considérée (volume des nids/nombre de nids), la densité globale (nombre de nids/ha), la surface couverte par un nid, l'indice nécrotique (nécromasse/pseudo-biomasse).

Outre les critères de base constitués par la pseudo-biomasse à l'hectare, indice du peuplement absolu intégrant effectivement tous les types de colonies, nous avons considéré spécialement le volume moyen révélateur du degré de réussite écologique du peuplement myrmécologique dans la forêt considérée, car on peut estimer logiquement, que plus les dômes des fourmilières sont importants, plus le peuplement trouve dans la forêt où il se développe les conditions favorables à sa réalisation la plus accomplie. La densité globale à l'hectare, et la surface couverte par le nid, apportent également de précieux enseignements.

Toutes ces données sont représentées graphiquement dans deux diagrammes qui rendent compte, le premier de la biomasse isolée, le second de la biomasse en fonction du volume moyen. Nous obtenons ainsi une répartition en nuages de points qui sépare distinctement trois groupes de forêts différents par leur peuplement en fourmis.

- Premier groupe : situé au-dessous du seuil de protection avec des volumes moyens faibles (inférieurs à 100.000 cm^3), c'est la zone de sous-protection typique. Par ordre de peuplement croissant, on distingue les forêts de :

Belvédère, Font-Romeu, Calmazeilles (zone télési), Les Angles, Formiguères (zone camping), La Matte, Les Harres. (Les deux dernières forêts particulières à bien des égards, seront discutées spécialement).

- Deuxième groupe :

Col de Creux, Aveillans, Calmazeilles (zone C), Calmazeilles (zone A), Calmazeilles (zone B), Osséja (zone B).

Toutes ces forêts ont un peuplement supérieur à $3 \text{ m}^3/\text{ha}$, et sont de ce fait largement protégées au sens habituel donné à cette notion (GOSSWALD, PAVAN, RONCHETTI...).

- Troisième groupe :

Zone de sur-protection

- Forêt d'Osséja (zone A) : cette forêt avec une biomasse voisine de $13 \text{ m}^3/\text{ha}$, héberge une population exceptionnellement élevée. Elle est manifestement sur-protégée, et on peut penser qu'une telle population de fourmis entraînera à brève échéance d'autres dégradations (acidification du sol par exemple). On peut donc dire que : *F. lugubris* est l'espèce dominante dans toute cette région ; la notion de pseudo-biomasse se révèle particulièrement intéressante à l'usage puisqu'elle permet la quantification des peuplements rencontrés (échelonnés entre $0,1 \text{ m}^3$ et $13 \text{ m}^3/\text{ha}$), autour de la valeur centrale de 2 à $3 \text{ m}^3/\text{ha}$, qui correspond très sensiblement à la notion de protection du biotope au sens habituel de ce terme, il est donc possible de distinguer des ensembles sous-protégés (la faune déficiente).

que nous avons préalablement décrit, dans lequel interviennent : pseudo-biomasse, nécromasse, volume moyen, densité globale, pourcentage des différents types de nids..., nous discutons les caractères propres de chacun des peuplements de fourmis, faisant apparaître des regroupements particuliers, permettant une meilleure saisie des facteurs qui provoquent ces peuplements déficients.

En particulier nous présentons les résultats obtenus en considérant d'une part l'indice de saturation myrmécologique :

$$\text{I.S.M.} = \frac{\text{pseudo-biomasse d'une station (x)}}{\text{pseudo-biomasse de la station de référence d'Osseja}}$$

(Rappelons qu'Osseja (A) constitue notre station la plus peuplée -avec 13 m³/ha, et un volume moyen de 386.000 cm³).

D'autre part : l'Indice de croissance relative des nids :

$$\text{I.C.N.} = \frac{\text{volume moyen des nids de la station (x)}}{\text{volume moyen des nids de la station de référence d'Osseja}}$$

Nous obtenons ainsi un classement final qui intègre toutes ces données, et qui renseigne très complètement sur le type de peuplements de fourmis rencontré dans la station étudiée. Ces notions apparemment plus complexes rendent compte de manière satisfaisante des anomalies et variations des peuplements myrmécologiques. Leur intérêt propre est discuté.

DEUXIEME PARTIE : Enfin, en considérant à plusieurs années d'intervalle les variations des populations de fourmis d'une même zone (soigneusement marquée et repérée sur le terrain et sur les cartes), il devient aisé par comparaison des pseudo-biomasse, nécromasses, volumes moyens (et autres paramètres déjà définis) de mettre en évidence des variations de populations de fourmis, dont le sens mis en corrélation avec certains paramètres du milieu, permet de dégager le rôle d'indicateur biologique des fourmis du groupe *F. rufa*, (en l'occurrence *F. lugubris*, fourmi très largement dominante dans les secteurs considérés).

L'analyse écologique des paramètres qui conditionnent le peuplement permet en outre de déterminer l'incidence des actions humaines comme facteur modificateur des équilibres forestiers montagnards.

On montre ainsi le rôle important que les fourmis du groupe *F. rufa* pourrait jouer dans la surveillance biologique des forêts de montagne.

AGRESSIVITE I T A- ET INTERSPECIFIQUE CHEZ *MYRMICA RUBRA*.

Cl. DE VROEY

Université Libre de Bruxelles, 50, av. F.D. Roosevelt
1050 Bruxuelles, Belgique.

Comme la plupart des fourmis creusent leur nid dans les couches superficielles du sol et ont un régime alimentaire peu spécialisé, leurs sociétés entrent en concurrence non seulement avec les sociétés de la même espèce, mais également avec celles d'espèces différentes.

Selon la loi de GAUSE, la compétition intraspécifique est plus élevée que l'interspécifique. Bon nombre d'auteurs confondent compétition et agression et affirment ainsi que l'intensité de l'agressivité entre deux espèces est une fonction inverse de leur éloignement taxonomique (WILSON, 1972 ; HOLLOBLER and WILSON, 1977).

J'ai voulu vérifier cette affirmation sur une fourmi très commune dans ma région, *Myrmica rubra* (= *laevinodis*).

Pour ce faire, j'ai introduit dans des sociétés de *M. rubra* une fourmi étrangère à la fois, appartenant à l'une des espèces suivantes : *M. rubra*, *M. scabuleti*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius flavus* et *Lasius niger*, présentées en ordre aléatoire. L'agressivité de la société a été caractérisée par les fréquences globales de menaces (ouvertures des mandibules), prises et flexions du gastre (DE VROEY et PASTEELS, 1978 ; DE VROEY, 1979). J'ai également estimé l'intensité du recrutement.

Les résultats indiquent que :

1. - Il n'y a pas de parallèle entre l'intensité des comportements agressifs et la taxonomie.
2. - L'agressivité intraspécifique est très faible.
3. - En ce qui concerne l'agressivité interspécifique, pour trois espèces d'intruses la réaction de *M. rubra* est nettement plus forte que lors de combats intraspécifiques ; vis-à-vis de *Lasius niger* par contre, l'agressivité est quasi nulle.

Une analyse plus poussée de ces résultats montre qu'ils doivent être interprétés dans le cadre des interrelations éco-éthologiques de ces

différentes espèces.

REFERENCES

DE VROEY, C. (1979) : Mesure de l'agressivité chez *Myrmica rubra*. *Biology of Behaviour*, (sous presse).

DE VROEY, C. et PASTEELS, J. (1978) : Agonistic behaviour of *Myrmica rubra* L. *Insectes soc.* 25, 247-265.

HOLLOBLER, B. et WILSON, E.O. (1977) : The numbers of queens : an important trait in ant evolution. *Naturwiss.* 64, 8-15.

WILSON, E.O. (1972) : *Insect societies*. The belknap press of Havard Univ. Press, Cambridge (Mass.), 548 pp.