ACTES DES
COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Vincent FOURCASSIÉ)

VOL.10 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, BRUXELLES 28-30 Août 1995

(d'après M. Maeterlinck, 1943)

ACTES DES
COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Vincent FOURCASSIÉ)

**VOL.10 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
BRUXELLES 28-30 Août 1995**

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-09-0

Dépôt légal : 2ème trimestre 1996
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

Vincent FOURCASSIÉ
Laboratoire d'**E**thologie et **P**sychologie **A**nimale
URA CNRS 1837
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex

Prix : 100 Francs

Jean-Paul LACHAUD : **L**aboratoire d'**E**thologie et **P**sychologie **A**nimale (LEPA)
UMR CNRS 5550
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex (France)
et
El **CO**legio de la Frontera **SUR** (ECOSUR)
Apdo. Postal 36
Carretera Antiguo Aeropuerto Km 2.5
30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

Vincent FOURCASSIÉ : **L**aboratoire d'**E**thologie et **P**sychologie **A**nimale (LEPA)
UMR CNRS 5550
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex (France)

COLLOQUE INSECTES SOCIAUX
BRUXELLES - 28 au 30 Août 1995

LISTE DES PARTICIPANTS

-=-=-=-=-=-=-

ARON Serge (Toulouse, France)
ASTRUC Cyril (Villetaneuse, France)
BAILEZ Omar Eduardo (Bures sur Yvette, France)
BILLEN Johan (Louvain, Belgique)
BORDEREAU Christian (Dijon, France)
CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique)
CAMMAERTS Roger (Bruxelles, Belgique)
CHRÉTIEN Léticia (Bruxelles, Belgique)
CORBARA Bruno (Paris, France)
DAHBI Abdallah (Villetaneuse, France)
DE BISEAU Jean-Christophe (Bruxelles, Belgique)
DE CARLI Paola (Toulouse, France)
DELIGNE Jean (Bruxelles, Belgique)
DENEUBOURG Jean-Louis (Bruxelles, Belgique)
DETRAIN Claire (Bruxelles, Belgique)
DIETEMANN Vincent (Villetaneuse, France)
ERRARD Christine (Villetaneuse, France)
FOURCASSIÉ Vincent (Toulouse, France)
FREITAG Anne (Lausanne, Suisse)
GARNIER-ZARLI Evelyne (Créteil, France)
GOBIN Bruno (Louvain, Belgique)
GRECH-MORA Isabelle (Créteil, France)
HAN Sun Heat (Dakar, Sénégal)
HEREDIA Ana (Bruxelles, Belgique)
IKHOUANE Ahmed (Créteil, France)
JAISSON Pierre (Villetaneuse, France)
JOSENS Guy (Bruxelles, Belgique)
LACAU Sébastien (Gagny, France)
LACHAUD Jean-Paul (Toulouse, France et Tapachula, Mexique)
LAVAL Jean-Christophe (Villetaneuse, France)
LEBRUN Daniel (Nantes, France)
LENOIR Alain (Villetaneuse, France)
LEPAGE Michel (Paris, France)
LEPONCE Maurice (Bruxelles, Belgique)
LIONI Arnaud (Toulouse, France)
MATOSO-VIANA Ana Maria (Villetaneuse, France)
MATOUB Mustapha (Créteil, France)
MCKEY Doyle (Montpellier, France)
MERCIER Jean-Luc (Villetaneuse, France)
MEUNIER Loïc (Montpellier, France
MONNIN Thibaud (Villetaneuse, France)
MORA Philippe (Créteil, France)
NOWBAHARI Elise (Villetaneuse, France)
ORIVEL Jerôme (Villetaneuse, France)
PASSERA Luc (Toulouse, France)
PASTEELS Jacques (Bruxelles, Belgique)
PEETERS Christian (Villetaneuse, France)
QUINET Yves (Bruxelles, Belgique)
ROBERT Alain (Dijon, France)
ROISIN Yves (Bruxelles, Belgique)
RONCIN Eric (Toulouse, France)
ROULAND Corinne (Créteil, France)
RUELLE Jean (Namur, Belgique)
SAFFRE Fabrice (Bruxelles, Belgique)
SCHATZ Bertrand (Toulouse, France)
SCHNEIDER Marc-André (Lausanne, Suisse)
SCHOETERS E. (Leuven, Belgique)
SENNEPIN Alain (Sain-Priest La Prugne, France)
TINDO Maurice (Yaoundé, Cameroun)
VERCAUTEREN Mercedes (Bruxelles, Belgique)
VERHAEGHE Jean-Claude (Treignes, Belgique)
VERSAEN Misha (Bruxelles, Belgique)
WENSELEERS Tom (Louvain, Belgique)
WHEELER Diana (Tucson, AZ, USA)

TABLE DES MATIERES

1. Evolution des mutualismes plantes-fourmis : quelques éléments de réflexion.
par D. McKey & L. Meunier ..... p. 1

2. La parabiose dans les jardins de fourmis.
par J. Orivel, C. Errard & A. Dejean ..... p. 11

3. Structure de la hiérarchie de dominance chez *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae : Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 21

4. Conflits reines-ouvrières et variations de la sex-ratio chez *Pheidole pallidula.*
par S. Aron, L. Passera & L. Keller ..... p. 31

5. La reconnaissance du sexe larvaire chez les fourmis : la fourmi d'Argentine et les larves mâles.
par L. Passera & S. Aron ..... p. 39

6. Flexibilité du comportement de prédation en fonction du poids des proies chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).
par B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 47

7. Origine de la diversité des réponses collectives des fourmis lors de la récolte de proies.
par C. Detrain & J.-L. Deneubourg ..... p. 57

8. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical.
par J.-P. Lachaud, J.A. López Méndez, B. Schatz, P. De Carli & G. Beugnon ..... p. 67

9. Compétition trophique entre fourmis arboricoles : mise en évidence de comportements ritualisés.
par J.-L. Mercier, A. Dejean & A. Lenoir ..... p. 75

10. Mise en évidence de la dégradation microbienne de monomères aromatiques méthoxylés en anaérobiose chez *Nasutitermes lujae.*
par I. Grech-Mora & E. Garnier-Sillam ..... p. 85

11. Purification d'une endocellulase chez *Macrotermes bellicosus* (Termitidae - Macrotermitinae) et chez son champignon symbiotique *Termitomyces* sp.
par M. Matoub & C. Rouland ..... p. 93

12. Etude de la biodégradation, *in vivo* et *in vitro*, de polymères glucidiques par trois champignons du genre *Termitomyces*.
par A. Ikhouane & C. Rouland ..... p. 101

13. Dégâts causés par les termites (Isoptera) sur les arbres fruitiers dans la région de Dakar (Sénégal).
par S.H. Han & A.B. Ndiaye ..... p. 111

14. Le cycle annuel de développement de *Reticulitermes santonensis* Feytaud dans l'Ouest de la France.
par D. Lebrun ..... p. 119

15. Analyse comparative des stridulations émises par 4 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae).
par P. De Carli, G. Pavan, M. Priano, J.-P. Lachaud, A. Fanfani & Giovannotti ..... p. 125

16. Fonction synergique des interactions termites / fourmis.
par A. Sennepin ..... p. 133

17. La division du travail dans un groupe de jeunes ouvrières chez la fourmi *Ectatomma ruidum* (Ponerinae).
par B. Corbara ..... p. 143

18. Analyse de la structure du comportement de butinage de l'abeille *Apis mellifera* L. sur colza.
par O. Bailez & M.-H. Pham Delegue ..... p. 153

19. Récolte de graines et dynamique du réseau de pistes chez la fourmi moissonneuse *Messor barbarus*.
par C. Detrain, M. Versaen & J.M. Pasteels ..... p. 157

20. Le retour au nid et l'utilisation des repères visuels terrestres chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae).
par I. Pastergue-Ruiz & G. Beugnon ..... p. 161

21. Stratégies défensives chez *Globitermes sulphureus*.
par A. Robert, V.V. Tuyen & C. Bordereau ..... p. 165

22. Existence de microgynes chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger.
par B. Schatz, J.-P. Lachaud, C. Peeters, G. Pérez-Lachaud & G. Beugnon ..... p. 169

23. Dynamique de formation des grappes et des chaînes chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*).
par G. Théraulaz, A. Lioni, F. Libert, E. Bonabeau & J.-L. Deneubourg ..... p. 175

24. Vibrations abdominales chez *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae : Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 179

25. Reconnaissance coloniale du champignon chez *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.
par A.M. M. Viana & A. Lenoir ..... p. 185

26. Morphologie et ultrastructure de la glande cloacale chez *Cataglyphis niger*.
par T. Wenseleers, E. Schoeters, J. Billen & A. Hefetz ..... p. 189

INDEX DES AUTEURS ..... p. 195

INDEX DES MOTS-CLÉS ..... p. 197

CONTENTS

1. The evolution of ant-plant mutualism: some elements.
par D. McKey & L. Meunier ..... p. 1

2. Parabiosis in ant gardens.
par J. Orivel, C. Errard & A. Dejean ..... p. 11

3. Structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 21

4. Queen-worker conflict and inter-nest sex-ratio variation in the ant *Pheidole pallidula*.
par S. Aron, L. Passera & L. Keller ..... p. 31

5. Sex brood recognition in ants: the Argentine ant and the male larvae.
par L. Passera & S. Aron ..... p. 39

6. Flexibility of predatory behavior according to the weight of prey in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).
par B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 47

7. Origin of multiple collective strategies in ants during prey scavenging.
par C. Detrain & J.-L. Deneubourg ..... p. 57

8. Comparison of the predatory impact of two ponerine ant species of the genus *Ectatomma* in a neotropical agroecosystem.
par J.-P. Lachaud, J.A. López Méndez, B. Schatz, P. De Carli & G. Beugnon ..... p. 67

9. Trophic competition between arboreal ants: emergence of ritualized behavior.
par J.-L. Mercier, A. Dejean & A. Lenoir ..... p. 75

10. Degradation of methoxylated aromatic monomers by the strict anaerobic bacterium from the digestive tract of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae*.
par I. Grech-Mora & E. Garnier-Sillam ..... p. 85

11. Purification of an endocellulase from *Macrotermes bellicosus* (Termitidae, Macrotermitinae) and from its symbiotic fungus *Termitomyces* sp.
par M. Matoub & C. Rouland ..... p. 93

12. Glucidic polymers biodegradation, *in vivo* and *in vitro*, by three termites symbiotic fungi *Termitomyces*.
par A. Ikhouane & C. Rouland ..... p. 101

13. Damage caused by termites (Isoptera) on fruit-trees in the Dakar region (Sénégal).
par S.H. Han & A.B. Ndiaye ..... p. 111

14. The annual cycle of *Reticulitermes santonensis* Feytaud in the West of France.
par D. Lebrun ..... p. 119

15. Comparative analysis of the stridulations from 4 ponerine ant species (Hymenoptera, Formicidae).
par P. De Carli, G. Pavan, M. Priano, J.-P. Lachaud, A. Fanfani & Giovannotti ..... p. 125

16. Synergic function of termites / ants interactions.
par A. Sennepin ..... p. 133

17. The division of labour in a group of callow workers of the ant *Ectatomma ruidum* (Ponerinae).
par B. Corbara ..... p. 143

18. Analysis of the structure of foraging behaviour in the honeybee *Apis mellifera* L. on oilseed rape.
par O. Bailez & M.-H. Pham Delegue ..... p. 153

19. Seed harvesting and dynamics of trunk trail system of the Mediterranean ant *Messor barbarus*.
par C. Detrain, M. Versaen & J.M. Pasteels ..... p. 157

20. The homing and the use of visual landmarks by the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae).
par I. Pastergue-Ruiz & G. Beugnon ..... p. 161

21. Defensive strategies in *Globitermes sulphureus*.
par A. Robert, V.V. Tuyen & C. Bordereau ..... p. 165

22. Existence of microgynes in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger.
par B. Schatz, J.-P. Lachaud, C. Peeters, G. Pérez-Lachaud & G. Beugnon ..... p. 169

23. Dynamics of clusters and chains formation in the Argentine ant *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*).
par G. Théraulaz, A. Lioni, F. Libert, E. Bonabeau & J.-L. Deneubourg ..... p. 175

24. Abdominal vibrations in *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 179

25. Fungus recognition of the ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.
par A.M. M. Viana & A. Lenoir ..... p. 185

26. Morphology and ultrastructure of the cloacal gland in *Cataglyphis niger*.
par T. Wenseleers, E. Schoeters, J. Billen & A. Hefetz ..... p. 189

INDEX TO AUTHORS ..... p. 195

INDEX DES MOTS-CLÉS ..... p. 197

KEY WORDS INDEX ..... p. 203

ACKNOWLEDGMENTS ..... p. 209

KEY WORDS INDEX ..... p. 203

REMERCIEMENTS ..... p. 209

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 1-9 (1996)

ÉVOLUTION DES MUTUALISMES PLANTES-FOURMIS - QUELQUES ÉLÉMENTS DE RÉFLEXION -

McKey D. et Meunier L.

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive CNRS-UPR 8481
B.P. 5051 34033 Montpellier Cedex 01
et
Institut des Sciences de l'Évolution CNRS-URA 327
Université Montpellier II 34000 Montpellier

Résumé : Dans l'un des types de mutualismes plantes-fourmis, une plante est protégée par une colonie de fourmis, en échange de nourriture et d'un site de nidification. Nous montrons ici que l'étude de l'évolution de ces systèmes doit tenir compte non seulement de la compétition entre espèces de fourmis associées aux mêmes plantes, mais aussi de l'existence de conflits entre fourmis et plantes, de stratégies parasites, ainsi que du rôle des cochenilles élevées par certaines espèces de fourmis. Ces considérations soulignent l'importance et la nécessité d'études approfondies sur la biologie des fourmis associées aux plantes.

Mots-clés : *Mutualisme plantes-fourmis, évolution, coévolution, parasites, cochenilles.*

Abstract : The evolution of ant-plant mutualism : some elements.
In one of the types of ant-plant mutualisms, ants protect the host plant in exchange for resources and nest sites. We show here that the evolution of these systems can only be studied by taking into account competition between ant species for host plants, potential conflicts between the ant colony and the host plant, parasitic strategies of some ants, and the role of homoptera tended by some ant species. These considerations emphasize the need for thorough studies of these plant-ants.

Key-words : Ant-plant mutualisms, evolution, coevolution, parasites, homoptera.

INTRODUCTION

Trente ans se sont écoulés maintenant depuis la parution des travaux pionniers de Janzen (1966, 1967) sur les *Acacia* à fourmis d'Amérique centrale. Ces travaux ont ramené les symbioses plantes-fourmis, sujet fascinant pour de nombreux naturalistes du siècle dernier, dans le cadre de la biologie évolutive moderne.

La grande question - les fourmis de ces systèmes sont-elles des parasites, comme le pensait Wheeler (1942), ou bien des mutualistes ? - semble bien être résolue en faveur du mutualisme. Dans des systèmes différents, des travaux de terrain ont montré que les fourmis protègent effectivement les plantes contre les herbivores, en échange de cavités pour se loger et de nourriture (voir Fonseca, 1994). Ainsi en Afrique les énormes *Tetraponera aethiops* qui vivent dans *Barteria fistulosa* font-elles fuir les singes (McKey, 1974) et même les éléphants (Janzen, 1972). Cependant la protection est aussi efficace dans le cas de petites fourmis peu agressives comme *Pheidole* sp. (Letourneau, 1983) qui habitent les poches pétiolaires de *Piper* sp. en Amérique centrale, ou *Petalomyrmex phylax* vivant dans les tiges creuses de *Leonardoxa africana* dans le sous-bois des forêts camerounaises (McKey, 1984).

Néanmoins, si une biologie comparée des mutualismes plantes-fourmis est aujourd'hui amorcée (Davidson et McKey, 1993a, b) la mise en place et l'évolution de ces systèmes restent des domaines encore très mal connus. En effet, bien que beaucoup d'efforts aient été réalisés

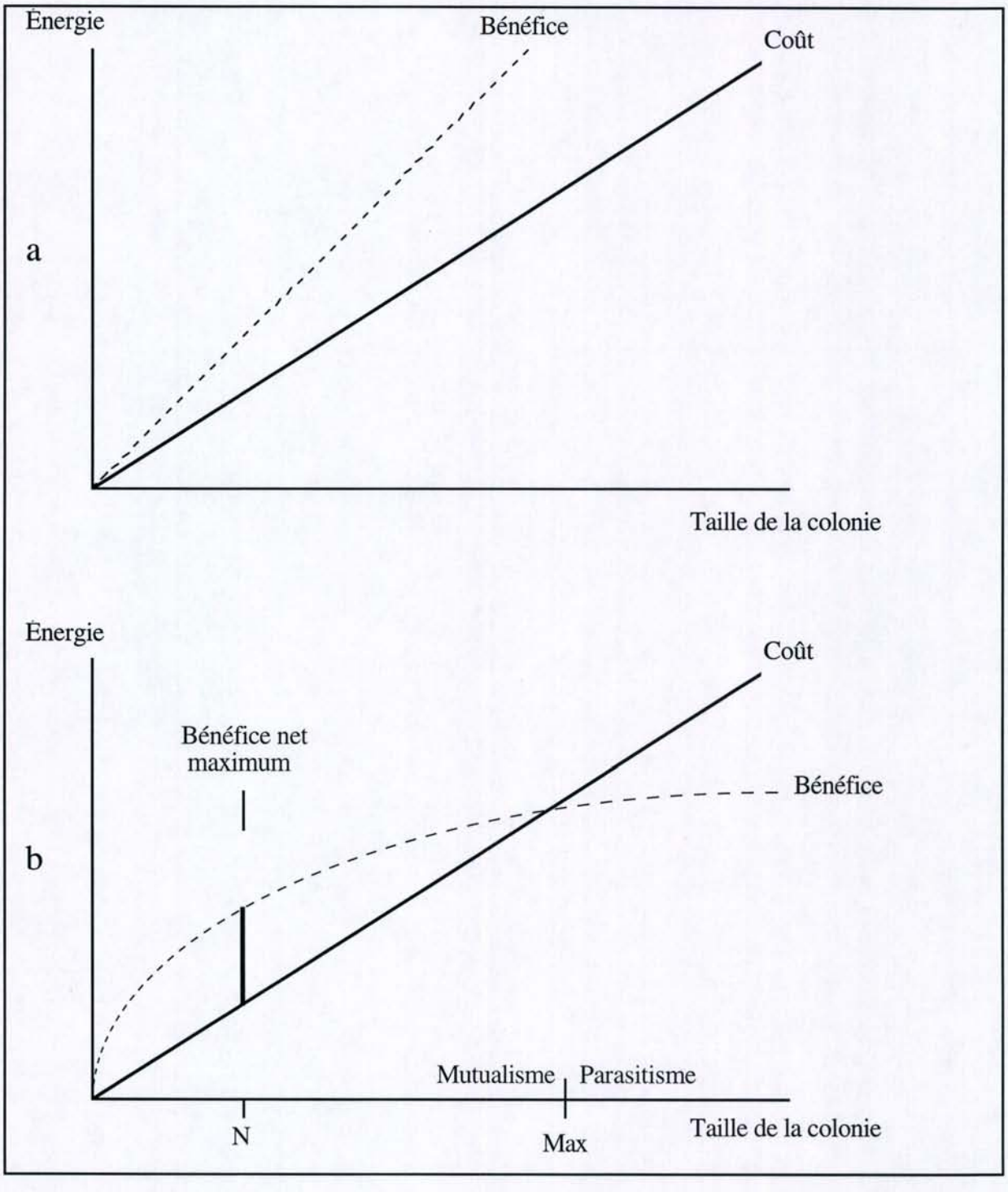


Figure 1 : *Modèle graphique des coûts et bénéfices du maintien d'une colonie de taille croissante (nombre d'ouvrières) pour une plante myrmécophyte. (a) Hypothèse simple d'un bénéfice à croissance linéaire. (b) Le bénéfice atteint un plateau lorsque la taille de la colonie augmente; 'N' est la taille de la colonie pour laquelle le bénéfice net est maximal; 'Max' est la taille de la colonie pour laquelle le bénéfice net est nul; au-delà de ce point, il s'agit d'un parasitisme. (d'après Fonseca, 1993).*

Graphic models of cost and benefit to a myrmecophyte of maintaining increasing ant colony size. (a) Simple hypothesis in which the increase of the benefit is linear. (b) The benefit reaches a limit with colony growth; N is the colony size that produces the greatest net benefit to the plant; Max is the colony size with zero net benefit. (from Fonseca, 1993).

sur le partenaire végétal de l'association, où l'on voit les adaptations les plus spectaculaires comme les corps nourriciers ou les domaties, l'étude des fourmis a bien souvent été abordée de façon superficielle, comme si leur biologie se réduisait à leur fonction de protection. Or, pour comprendre les mutualismes et leur évolution, il est indispensable de tenir compte des deux partenaires à la fois. C'est pourquoi nous invitons à l'étude des fourmis associées aux plantes, afin de rétablir un équilibre nécessaire pour élucider l'évolution des associations plantes-fourmis.

Nous présentons ici quelques réflexions ayant pour but, d'une part de montrer qu'il y a encore beaucoup de découvertes importantes à faire dans ces systèmes pour peu que l'on tienne compte de la biologie des fourmis impliquées, et d'autre part que ces systèmes peuvent être de bons modèles d'étude pour aborder des questions d'importance générale dans l'étude des insectes sociaux.

I- Quelques modèles coûts-bénéfices et leurs implications évolutives.

Dans un premier modèle, les plantes qui offrent le plus de ressources aux fourmis, comme la nourriture ou le site de nidification, auront une force d'ouvrières plus grande ou plus active, et bénéficieront donc de plus de protection. Les fourmis qui protègent plus efficacement la plante auront elles-mêmes un plus grand taux de croissance ou de survie. Par analogie avec la "course aux armements", nous pouvons appeler ce modèle "course aux bénéfices". Cependant il ne permet pas de dire quand ce processus va s'arrêter : il est nécessaire pour cela de tenir compte des coûts et bénéfices de l'association. La défense biotique contre les herbivores coûte cher à la plante (construction des domaties, apport de nourriture, etc.) et on peut supposer que le coût du maintien des fourmis est une fonction linéaire croissante de la taille de la colonie en nombre d'ouvrières (Fig. 1a). Chaque individu supplémentaire ajoute un coût constant et prévisible. On peut également supposer que le bénéfice pour la plante est aussi une fonction linéaire croissante de la taille de la colonie (Fig. 1a). Quand le bénéfice est supérieur au coût, il s'agit d'un mutualisme. Pourtant les bénéfices ne continuent pas d'augmenter indéfiniment de façon linéaire (Fig. 1b) : à partir d'un nombre seuil de fourmis, le bénéfice marginal par fourmi supplémentaire commence à diminuer. La courbe de bénéfice prend une forme asymptotique, et tend vers une valeur correspondant à une taille de colonie assurant une protection quasiment maximale. Au-delà de cette taille le rapport bénéfice/coût diminue.

Ce modèle montre bien qu'il existe dans ces sytèmes un continuum entre mutualisme et parasitisme, néanmoins il présente une lacune importante : il ne tient pas compte de la reproduction des fourmis. En effet, plus les fourmis investiront l'énergie que leur offre la plante dans la production de sexués (une des composantes de la valeur adaptative) plus le rapport bénéfice/coût sera faible puisque les individus sexués ne participent pas à la fonction de protection de la plante. Il existe donc un potentiel pour des conflits entre plantes et fourmis. La résolution de ces conflits devrait être l'un des résultats majeurs de la coévolution. Dans les cas où une protection efficace se traduit par une durée de vie prolongée de la plante et de sa colonie de fourmis, et où les opportunités de colonisation sont peu fréquentes, la solution du mutualisme est probable. En effet, dans ces conditions, la meilleure stratégie pour la fourmi est de protéger l'hôte qu'elle a déjà. Les intérêts de la plante et de la fourmi tendent alors à converger. Il s'agit d'une situation analogue à celle de pathogènes devenant moins virulents quand la probabilité de transmission est faible.

Selon ce point de vue, les paramètres démographiques des espèces (taux de croissance de la colonie, taux de production de sexués, durée de vie, etc.) pourraient avoir joué un rôle crucial dans la mise en place des associations et/ou avoir subi de fortes pressions de sélection lors de leur évolution. Toutefois un manque de données concernant les espèces mutualistes et leurs espèces soeurs non mutualistes ne permet pas de conclure. Compte tenu de l'importance

évolutive des paramètres démographiques des fourmis en relation avec la plante hôte, nous considérons les recherches en ce domaine comme une priorité.

Ces modèles simples sont utiles pour aider à définir ou préciser les règles de base du fonctionnement et de l'évolution de ces systèmes, mais passent sous silence la diversité des associations plantes-fourmis.

II- Éléments de diversité écologique des associations plantes-fourmis.

Les *Acacia*, qui restent les mieux étudiés, ont beaucoup influencé notre image de "la plante à fourmis" : investissement important dans la colonie de fourmis agressives qui patrouillent les feuilles de toute classe d'âge ; perte des défenses chimiques et structurelles des feuilles, et remplacement par la défense biotique (Janzen, 1966, 1967). Pourtant, beaucoup de symbioses plante-fourmis ne correspondent pas à cette image : chez *Leonardoxa*, arbre de sous-bois, la plante investit peu dans le maintien des fourmis. Les colonies ont une petite biomasse par rapport à la surface foliaire, et les ouvrières sont petites et peu agressives. Les feuilles adultes sont bien protégées par des défenses chimiques et mécaniques : Seules les jeunes feuilles doivent être protégées par les fourmis contre des herbivores spécialisés de petite taille (McKey, 1984). Ainsi, il existe différentes stratégies de défense chez les plantes myrmécophytes, en fonction de la quantité relative d'énergie investie dans les défenses biotiques et abiotiques.

La répartition de la biomasse des fourmis peut aussi varier d'un système à l'autre. Par exemple, les individus de *Tetraponera aethiops* sont très grands, mais leurs colonies sont peu populeuses (Janzen, 1972), à l'inverse de *Petalomyrmex phylax*. Ce caractère est bien évidemment à mettre en correspondance avec le type de prédateur principal de la plante : animaux de grande taille pour les premiers, et petits insectes pour les seconds.

Une autre source de diversité dans les symbioses plantes-fourmis provient du fait que bien souvent plusieurs espèces de plantes et de fourmis peuvent être impliquées dans un même système. Il s'agit là d'un point qu'il est important de souligner, puisque trop souvent, par souci de simplification, l'association est présentée comme étant le fait d'une seule espèce de plante interagissant avec une seule espèce de fourmis. Ainsi chez *Cecropia*, au moins trois espèces de plantes hébergent localement des fourmis spécialisées appartenant à cinq genres différents. Comme chaque arbre adulte est habité par une espèce de fourmis en exclusivité, et que les arbres juvéniles sont souvent habités par plusieurs colonies en fondation, on peut supposer qu'il existe entre ces espèces une forte compétition interspécifique pour les arbres. Des observations directes de combats aboutissant à une exclusion compétitive, accompagnées d'expériences, ont confirmé cette hypothèse (Davidson et McKey, 1993a, b).

Pour élucider l'évolution de ces systèmes, il est donc nécessaire d'étudier la compétition inter- et intraspécifique afin de comprendre l'organisation des communautés de fourmis. Des recherches récentes ont montré que l'un des facteurs clés responsables du succès ou de l'échec d'une espèce de fourmis au cours de la compétition interspécifique est lié à l'écologie de la plante-hôte. En effet, c'est la quantité de ressources disponibles pour les fourmis par unité de temps qui semble le facteur le plus important (Davidson et Fisher, 1991). L'activité intense de patrouille, les agressions, la croissance rapide de la colonie nécessitent de l'énergie. Si la plante-hôte pousse dans un habitat pauvre en ressources, le coût du maintien de fourmis très actives est insoutenable. Dans de telles conditions, une coexistence stable n'est possible que pour des fourmis moins exigeantes en ressources. La conséquence est double : premièrement il existe une correspondance entre la biologie des fourmis (fourmis agressives à croissance rapide *vs.* fourmis peu agressives à croissance lente) et les types écologiques de plantes (plantes de chablis *vs.* plantes de sous-bois), et deuxièmement il en résulte une structuration particulière des communautés, dans laquelle certaines espèces de plantes sont plus fréquemment associées à

certaines espèces de fourmis, sans qu'il y ait nécessairement eu évolution d'une spécificité des associations (Jordano, 1987). Ainsi, il est probable que la compétition interspécifique entre fourmis ait créé les conditions propices à l'évolution de la spécificité, qui est nécessaire pour une coévolution stricte entre plantes et fourmis.

Par ailleurs, beaucoup de caractères coévolués des fourmis et des plantes peuvent prendre un sens dans le contexte de la compétition. Les poils raides, par exemple, caractère convergent de beaucoup de myrmécophytes à poches foliaires cantonnées dans les sous-bois de toutes les régions tropicales (Davidson et McKey, 1993a), pourraient favoriser les espèces de fourmis de petite taille, qui seules peuvent passer entre les poils pour utiliser les ressources offertes par la plante et qui sont suffisamment peu exigeantes pour être des mutualistes efficaces de ces plantes des habitats pauvres en lumière. De même, le comportement 'allélopathique' de certaines fourmis associées aux plantes, qui attaquent la végétation autour de leur hôte, pourrait être interprété comme un moyen d'éviter les invasions par d'autres espèces de fourmis qui utilisent la végétation environnante comme pont pour accéder à l'arbre (Davidson *et al.*, 1988).

Les systèmes plantes-fourmis varient aussi selon le nombre de partenaires en jeu : lorsque les fourmis élèvent des cochenilles à l'intérieur des domaties il y a trois partenaires, contrairement aux associations n'incluant que la plante et les fourmis.

Un point très important de la biologie des fourmis à plante est le nombre de reines par colonie. Certaines espèces sont monogynes, d'autres deviennent polygynes secondairement. Par ailleurs, des variations intraspécifiques spatiales ou temporelles dans le degré de polygynie pourraient exister chez *Petalomyrmex phylax* (Meunier, Gaume et McKey, obs. non publiées). Comprendre les causes et les conséquences de ces différences, en tenant compte de l'association avec la plante, est l'un des enjeux majeurs de l'étude des fourmis associées aux plantes.

Enfin, une autre source de diversité des associations réside dans le fait qu'une même plante offre un environnement différent selon son stade de développement. Un arbre juvénile n'a pas la même taille, ni la même vitesse de croissance, et n'offre pas la même quantité de ressources qu'un arbre plus âgé. D'autre part, la probabilité de survie de l'arbre, et donc de la colonie, diffère selon l'âge de la plante. Ces différences peuvent conduire à une spécialisation sur un des stades de vie de l'arbre et à une succession d'espèces de fourmis sur l'hôte.

C'est cet aspect de l'organisation des communautés de fourmis qui ouvre la voie à des stratégies parasites. En effet, si le seul habitant de la plante devenait parasite, la plante perdrait ses caractères de myrmécophyte. En revanche, si ces caractères sont maintenus par l'interaction avec au moins une espèce mutualiste, des stratégies de fourmis parasites peuvent être évolutivement stables, en particulier lors du stade juvénile de la plante, pendant lequel la probabilité de survie est la plus faible et les opportunités de colonisation les plus fréquentes, ce qui constitue des conditions favorables à une divergence d'intérêts entre la plante et les fourmis.

III- Des parasites et des cochenilles

On peut envisager plusieurs types de parasites, nous allons en présenter trois. D'abord, il peut y avoir des 'parasites permanents', c'est-à-dire des espèces qui sont parasites dans toute la gamme de conditions, parce que le bénéfice qu'elles apportent est toujours inférieur au coût (fig. 2a). Ainsi, *Pseudomyrmex nigropilosa*, une espèce de fourmis spécialisées sur les *Acacia*, ne protège pas du tout et convertit les ressources des plantes juvéniles non occupées par d'autres espèces en une production précoce et importante d'individus ailés (Janzen, 1975). Ce type de parasites ne peut persister que lorsque les opportunités de colonisation sont très fréquentes.

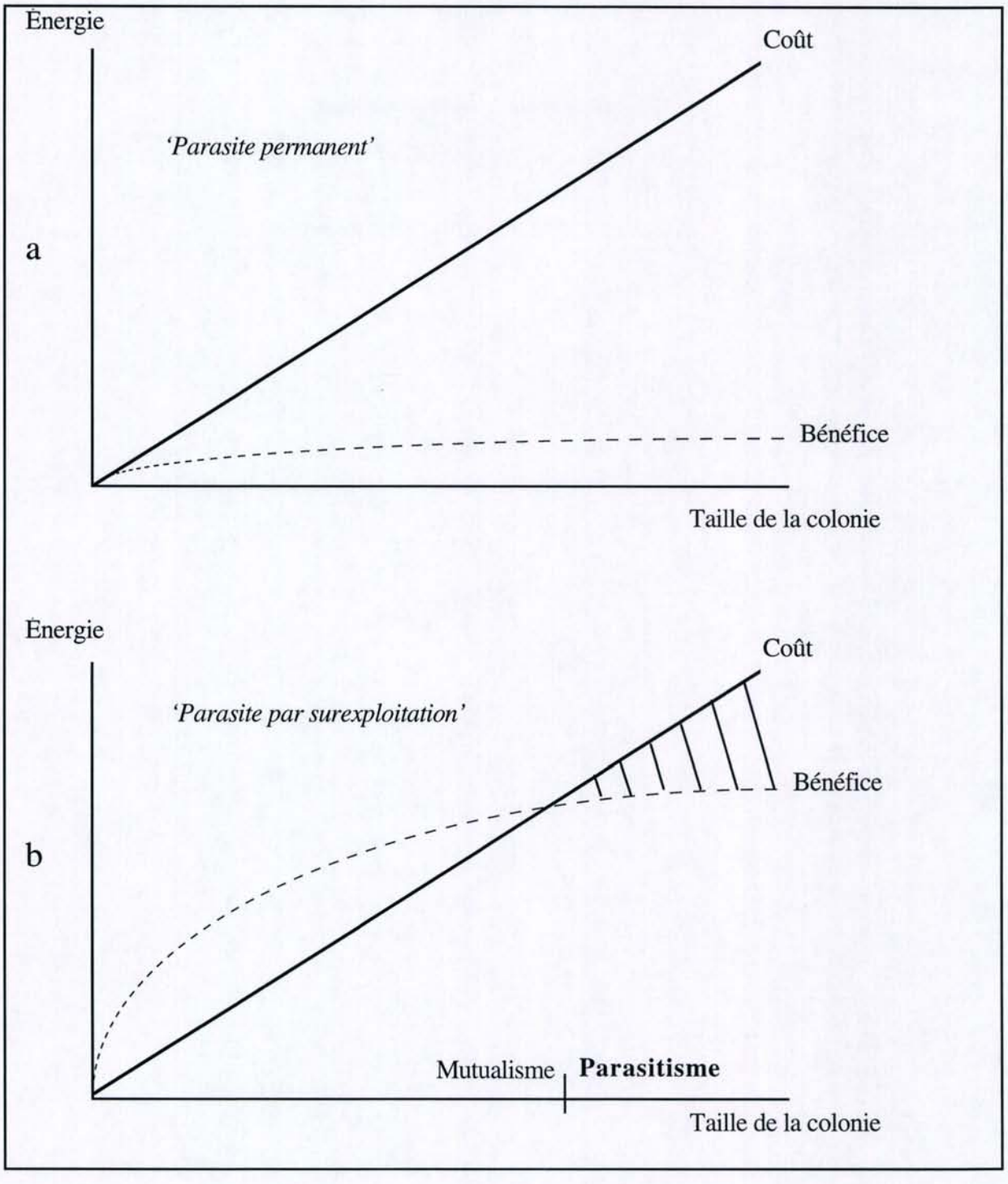


Figure 2 : Modèle graphique des coûts et bénéfices du maintien d'une taille de colonie croissante (nombre d'ouvrières) pour une plante myrmécophyte, selon le type de stratégie parasite. (a) 'Parasite permanent': le bénéfice est toujours inférieur au coût. (b) 'Parasite par surexploitation'. Les fourmis protègent la plante, mais prélèvent trop de ressources : le coût devient supérieur au bénéfice.

Graphic models of cost and benefit to a myrmecophyte of maintaining increasing ant colony size, for parasitic ant strategies. (a) 'Permanent parasite' : the benefit is always lower than the cost. (b) 'Parasite by overexploitation'. The ants protect the plant, but take too many resources from the plant: the cost becomes greater than the benefit.

Un deuxième type de parasite est un 'mauvais mutualiste' qui protège un peu la plante, mais exclut un 'bon mutualiste' qui pourrait assurer une protection beaucoup plus efficace. Par exemple, la fourmi *Cataulacus mckeyi*, obligatoirement associée à *Leonardoxa africana*, ne protège pas beaucoup la plante (qui survit néanmoins quelques années), et occupe une proportion importante des arbres juvéniles tout en empêchant *Petalomyrmex phylax*, qui protège bien la plante, de les coloniser (McKey, 1984).

Un troisième type de parasite est le 'parasite par surexploitation'. Une espèce peut être un bon mutualiste, mais peut aussi surexploiter la plante (fig. 2b). Les exemples les plus facilement concevables sont les systèmes à trois partenaires : plante, fourmis, homoptères. Dans ces associations, la plante ne contrôle pas directement la quantité de ressources offertes aux fourmis, et celles-ci peuvent très bien faire un élevage de cochenilles qui dépasse l'investissement optimal pour la plante, voire qui conduit à un parasitisme.

Il est probable que ce type de conflits soit fréquent car environ 89 genres de myrmécophytes sont impliquées dans des interactions à trois partenaires, contre seulement 29 environ pour les associations à deux partenaires (Davidson et McKey, 1993a). L'hypothèse est qu'au départ les plantes n'offraient pas directement de nourriture aux fourmis, ou ne produisaient que du nectar extrafloral, et ne pouvaient pas assurer la présence de fourmis protectrices sans un apport supplémentaire d'azote. Ainsi, il y aurait eu perte des cochenilles lors de l'évolution d'un grand nombre de systèmes. Pour essayer de comprendre cette tendance, il est nécessaire de préciser les conséquences de la présence et de l'absence de cochenilles dans le fonctionnement de ces associations.

Pour les fourmis, les cochenilles représentent une source d'azote et un apport de glucides moins sujet aux fluctuations saisonnières que les ressources offertes sur les feuilles, qui peuvent être caduques. Les cochenilles élevées dans les domaties se distinguent de la plupart des ressources offertes par la plante en n'étant pas disponibles pour toutes les espèces de fourmis à la surface, mais à accès exclusif. Cela peut être particulièrement important dans un contexte de compétition interspécifique. Pour la plante, il n'y a pas toujours de ressources alternatives qui peuvent attirer et maintenir les fourmis.

Cependant, les cochenilles montrent aussi des inconvénients par rapport à la production directe de ressources. Pour la plante, elles représentent une perte d'énergie en raison d'un niveau trophique supplémentaire et restreignent la possibilité de contrôle des ressources allouées aux fourmis. Elles peuvent aussi transmettre des maladies virales à la plante. Pour les fourmis, le fait d'élever des cochenilles limite la place disponible pour la colonie et a des conséquences importantes lors de la fondation. D'une part, il faut que la reine fondatrice apporte des cochenilles (comportement attendu mais non encore démontré chez les fourmis associées aux plantes). D'autre part il faut du temps pour que les cochenilles grandissent et se reproduisent de manière à pouvoir supporter une exploitation. Par conséquent, la période pendant laquelle la jeune colonie ne peut pas protéger sa plante-hôte, et ainsi augmenter ses propres chances de survie, est beaucoup plus longue que dans le cas d'une production directe de ressources. Ce dernier point pourrait constituer dans certaines conditions un désavantage suffisant pour conduire à la perte des cochenilles.

Plusieurs exemples de systèmes suggèrent une telle perte. La formicine *Aphomomyrmex afer*, qui habite les tiges creuses d'une espèce de *Leonardoxa* au Cameroun, est associée à des cochenilles, comme d'autres genres de la même tribu, tels que *Cladomyrma* et *Myrmelachista.* En revanche, *Petalomyrmex phylax*, voisine d'*Aphomomyrmex afer,* et habitant une espèce très proche de *Leonardoxa*, est très spécialisée du point de vue morphologique ainsi que dans ses relations avec la plante, mais n'élève pas de cochenilles. L'interprétation la plus parcimonieuse est la perte de ce comportement chez *Petalomyrmex phylax*. Cette perte est à mettre en relation avec le fait que la plante-hôte de *Petalomyrmex phylax*, elle aussi très spécialisée, possède des nectaires foliaires beaucoup plus nombreux et productifs que la plante hôte d'*Aphomomyrmex phylax* (McKey, 1991). Un autre exemple est *Tetraponera tessmannii*, espèce complètement

inféodée aux lianes myrmécophytes du genre *Vitex* dans les forêts d'Afrique Centrale. Beaucoup d'espèces de *Tetraponera* non spécialisées font un élevage de cochenilles, et - comme d'autres espèces de fourmis qui élèvent des homoptères - creusent des dépressions dans la paroi intérieure de la tige. Ces dépressions permettent aux cochenilles d'accéder facilement au phloème, car la croissance secondaire de la tige augmente la distance entre la paroi intérieure et les tissus vasculaires. *Tetraponera tessmannii* a gardé ce comportement mais n'élève pas de cochenilles. La plante-hôte répond à la blessure en produisant une sorte de cal nutritif qui est consommé par les fourmis (Bailey, 1922). Ainsi, un comportement initialement associé à l'élevage des cochenilles aurait provoqué, de façon fortuite, la production directe de nourriture par la plante, favorisant ainsi la perte des cochenilles.

CONCLUSION

Nous espérons avoir donné une impression juste de la grande diversité des mutualismes plantes-fourmis et de l'intérêt qu'ils peuvent susciter d'un point de vue fonctionnel et évolutif. Bien souvent il s'agit d'une communauté de fourmis associées à quelques espèces de plantes, qui interagissent localement, laissant place à des stratégies parasites. Nous avons vu aussi comment, dans certaines conditions, les intérêts entre les plantes et les fourmis peuvent diverger et conduire à des conflits. La biologie évolutive comparée des systèmes plantes-fourmis est un domaine en développement, où beaucoup de découvertes importantes restent encore à faire. Néanmoins, le manque de données sur la biologie des fourmis associées à des plantes rend nécessaire de futures études myrmécologiques approfondies que nous encourageons vivement.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Marie-Charlotte Anstett, Martine Hossaert-McKey, et Finn Kjellberg pour leur discussions stimulantes, ainsi que tous ceux qui ont contribué à l'élaboration de ces idées.

RÉFÉRENCES

Bailey, I. W., 1922. The anatomy of certain plants from the Belgian Congo, with special reference to myrmecophytism. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 45: 585-621.

Davidson, D.W., J.T. Longino and R.R. Snelling, 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology* 69: 801-808.

Davidson, D.W. and B.L. Fisher 1991, Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of the light regime, *In Ant-plant Interactions*. (C. Huxley, and D. Cutler eds.), Oxford Univrsity Press, Oxford. pp. 289-309

Davidson, D.W. and McKey D., 1993a. The evolutionary ecology of ant-plant symbioses. *Journal of Hymenoptera Research* 2: 13-83.

Davidson, D.W. and McKey D., 1993b. Ant-plant symbioses: stalking the Chuyachaqui *Trends in Ecology and Evolution* 8: 326-332.

Fonseca, C.R., 1993. Nesting space limits colony colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor. Oikos* 67: 473-482

Fonseca, C.R., 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.

Janzen, D.H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in central America. *Evolution* 20: 249-275.

Janzen, D.H., 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Kansas University Scientific Bulletin* 47: 315-558.

Janzen, D.H., 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology* 53: 885-892.

Janzen, D.H., 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 936-937.

Jordano, P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.

Letourneau, D.K., 1983. Passive aggression: an alternative hypothesis for the *Piper-Pheidole* association. *Oecologia* 60: 122-126.

McKey, D., 1974. Ant-Plants: Selective eating of an unoccupied *Barteria* by a colobus monkey. *Biotropica* 6: 269-270.

McKey, D., 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.

McKey, D., 1991. Phylogenetic analysis of the evolution of a mutualism: Leonardoxa (Leguminosae: Caesalpinioideae), *In Ant-plant Interactions*. (C. Huxley, and D. Cutler eds.), Oxford Univrsity Press, Oxford. pp. 310-334.

Wheeler, W.M., 1942. Studies of the neotropical ant-plants and their ants. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 90: 1-262, 57 pls.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 11-20 (1996)

LA PARABIOSE DANS LES JARDINS DE FOURMIS.

ORIVEL J., ERRARD C. & DEJEAN A.

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667, Université Paris-Nord, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse.

Résumé: L'analyse de 324 jardins de fourmis dans une zone de lisière en Guyane française a permis de déterminer deux nouveaux cas de parabiose. La Myrmicinae *Crematogaster limata parabiotica*, fréquemment associée à *Camponotus femoratus* (Formicinae), a été trouvée avec deux Ponerinae: *Pachycondyla goeldii* et *Odontomachus mayi*. L'étude des relations entre arbres support et fourmis montre que l'installation des jardins ne se fait pas au hasard pour la majorité des espèces. De même, la composition floristique en épiphytes varie en fonction de l'espèce de fourmi. L'influence de chacune des espèces de fourmis montre que les jardins résultent d'une action combinée. La capacité des deux Ponerinae à transporter et à planter les graines d'épiphytes révèle également leur implication dans la construction des jardins parabiotiques. La parabiose s'apparente donc plutôt à un mutualisme qu'à un parasitisme.

Mots-clés: *jardins de fourmis, parabiose, épiphytes, arbres support, Ponerinae.*

Abstract: Parabiosis in ant gardens.
The analysis of 324 ant gardens in an area of forest edge in French Guiana enabled the determination of two new cases of parabiosis. The myrmicine ant *Crematogaster limata parabiotica*, frequently associated with *Camponotus femoratus* (Formicinae), was found with two ponerines: *Pachycondyla goeldii* and *Odontomachus mayi*. A study of the relationship between supporting trees and ants showed that the installation of the gardens on supporting bushes is not random for most of the ant species. In the same way, the presence of each epiphyte species varied as a function of the ant species. The two ponerine ants are able to transport and plant the epiphyte seeds. So, parabiosis is more a mutualistic than parasitic relationship.

Key words: *ant-gardens, parabiosis, epiphytes, supporting trees, Ponerinae.*

INTRODUCTION

Les jardins de fourmis constituent l'une des plus complexes associations plantes - fourmis (Buckley, 1982). Découverts par Ule (1901) en Amérique tropicale, ils résultent d'un mutualisme entre des fourmis arboricoles et des épiphytes. Leur structure caractéristique est un nid en carton sur lequel se développent les épiphytes. Les espèces d'épiphytes et de fourmis

recensées dans les jardins sont peu nombreuses en comparaison avec le nombre d'espèces néotropicales.

L'origine des jardins a très tôt été l'objet de controverses. Pour Ule (1905, 1906), ce sont les fourmis qui induisent les jardins en ramenant les graines d'épiphytes dans leur nid, alors que pour Wheeler (1921), l'épiphyte précède les fourmis. Cependant, la forte attirance des fourmis envers les fruits et surtout les graines des épiphytes (Madison, 1979; Davidson, 1988), due à des composés attractifs présents sur les graines (Seidel *et al*, 1990; Davidson *et al*, 1990) sont en faveur de l'hypothèse d'Ule.

Dans les jardins, deux, voire trois espèces de fourmis peuvent vivre en association. Ces associations, ou parabioses, correspondent à un type de colonie mixte naturelle où les espèces partagent le même nid, mais gardent leur couvain séparé (Forel, 1898). Toutes les parties du nid sont accessibles aux deux espèces, qui cohabitent généralement sans agressivité, mais chacune peut aussi vivre seule.

D'après les premiers auteurs ayant étudié la parabiose, cette relation est mutualiste. Les deux espèces peuvent partager les mêmes pistes chimiques (Forel, 1898), exploiter les mêmes sources de nourriture et effectuer des trophallaxies interspécifiques (Wheeler, 1921). Toutefois, selon Swain (1980) les relations ne sont pas totalement amicales. Ainsi, durant le fourragement, une compétition existe, aboutissant à l'exclusion de l'espèce de petite taille. Le bénéfice de l'association résiderait pour cette dernière dans la protection apportée par l'autre espèce (Wheeler, 1921; Weber, 1943).

Le but de cette recherche a été de déterminer l'influence respective de chaque espèce de fourmi sur la composition floristique des jardins lors des associations parabiotiques.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été réalisé durant une mission à Petit Saut en Guyane française dans une zone de lisière de forêt, pendant le mois de Fevrier 1995. Les relevés de tous les jardins de fourmis ont été accompagnés de l'identification des arbres supports, des épiphytes et des fourmis habitant les jardins. Les données ont été regroupées avec celles recueillies par A. Dejean et B. Corbara en juillet 1994 dans la même zone et sur la piste de Saint Elie à Sinnamary. Cette étude porte donc au total sur 324 jardins de fourmis.

Relations arbres support-fourmis et épiphytes-fourmis

Nous avons comparé à l'aide d'un test du χ^2, la fréquence des arbustes qui constituent la lisière de forêt sur 2600 mètres (contrôle) avec la fréquence d'arbustes sur lesquels les jardins de fourmis sont installés.

D'autre part, afin de mettre en évidence de possibles différences dans la composition floristique des jardins et de voir l'influence de la parabiose, les fréquences des quatre principales espèces d'épiphyte (*Codonanthe calcarata, Aechmea mertensii, Anthurium gracile et Peperomia macrostachya*) ont été comparées en fonction de l'espèce de fourmi.

Transport de graines

Ce test a été réalisé sur 10 sociétés de *Pachycondyla goeldii* et 2 de *Odontomachus mayi*, élevées dans des nids artificiels en plâtre, communiquant avec une aire de chasse de 30 x 25

cm. Outre l'alimentation classique (miel et proies), les graines de deux espèces d'épiphytes (*Aechmea mertensii* et *Anthurium gracile*) ont été proposées dans ces aires de chasse. Les expériences ont été réalisées en fonction de la disponibilité des graines, c'est à dire en fonction de la fructification des épiphytes au laboratoire.

RESULTATS

Espèces de fourmis

Quatre espèces de fourmis habitent les jardins dans la zone d'étude (Tableau 1). La Myrmicinae *Crematogaster limata parabiotica* est la plus fréquente. Le plus souvent elle vit en parabiose avec l'une des trois autres espèces recensées (86% des nids qu'elle occupe). Il s'agit d'une espèce polygyne, à nids polycaliques construits en carton et correspondant à la définition de "dominante" (i.e., espèce dont les sociétés de forts effectifs sont territoriales aux niveaux intra- et interspécifique) (Davidson, 1988; Davidson *et al*, 1988).

Camponotus femoratus est également assez fréquente et se trouve en parabiose avec *Cr. l. parabiotica* dans 76.6% des nids qu'elle habite. Elle est aussi polygyne, polycalique et capable de construire des nids en carton.

Les deux autres espèces sont des Ponerinae dont les sociétés, de taille moyenne, peuvent être polycaliques. *Pachycondyla goeldii*, qui niche le plus souvent seule, vit en parabiose avec *Cr. l. parabiotica* dans 1.9% des cas, alors qu' *Odontomachus mayi* a toujours été trouvée en parabiose.

Espèce seule	% de jardins	Parabioses	% de jardins
Cr. l. parabiotica	7.1	*Cr. l. parabiotica + C. femoratus*	37.3
C. femoratus	11.4	*Cr. l. parabiotica + P. goeldii*	1.9
P. goeldii	38	*Cr. l. parabiotica + O. mayi*	4.3

***Tableau 1** : Principales espèces de fourmis habitant les jardins.*
(nombre total de jardins = 324).

***Table 1:** Principal ant species living in the ant gardens.*
(total number of gardens = 324).

Relations arbres support - fourmis

L'installation des jardins sur les arbres support n'est pas aléatoire pour trois espèces de fourmis sur quatre (Fig. 1) : *P. goeldii, Cr. l. parabiotica* et l'association *C. femoratus / Cr; l; parabiotica*. Chaque espèce de fourmi est associée préférentiellement à certaines essences d'arbre, plutôt qu'à d'autres. Seule *C. femoratus* semblerait s'installer indifféremment sur les arbres disponibles.

Le *Vismia sessilifolia*, qui ne représente que 7 % des arbres de lisière, supporte 25.6% des jardins de fourmis. Il vient en tête dans trois cas sur quatre.

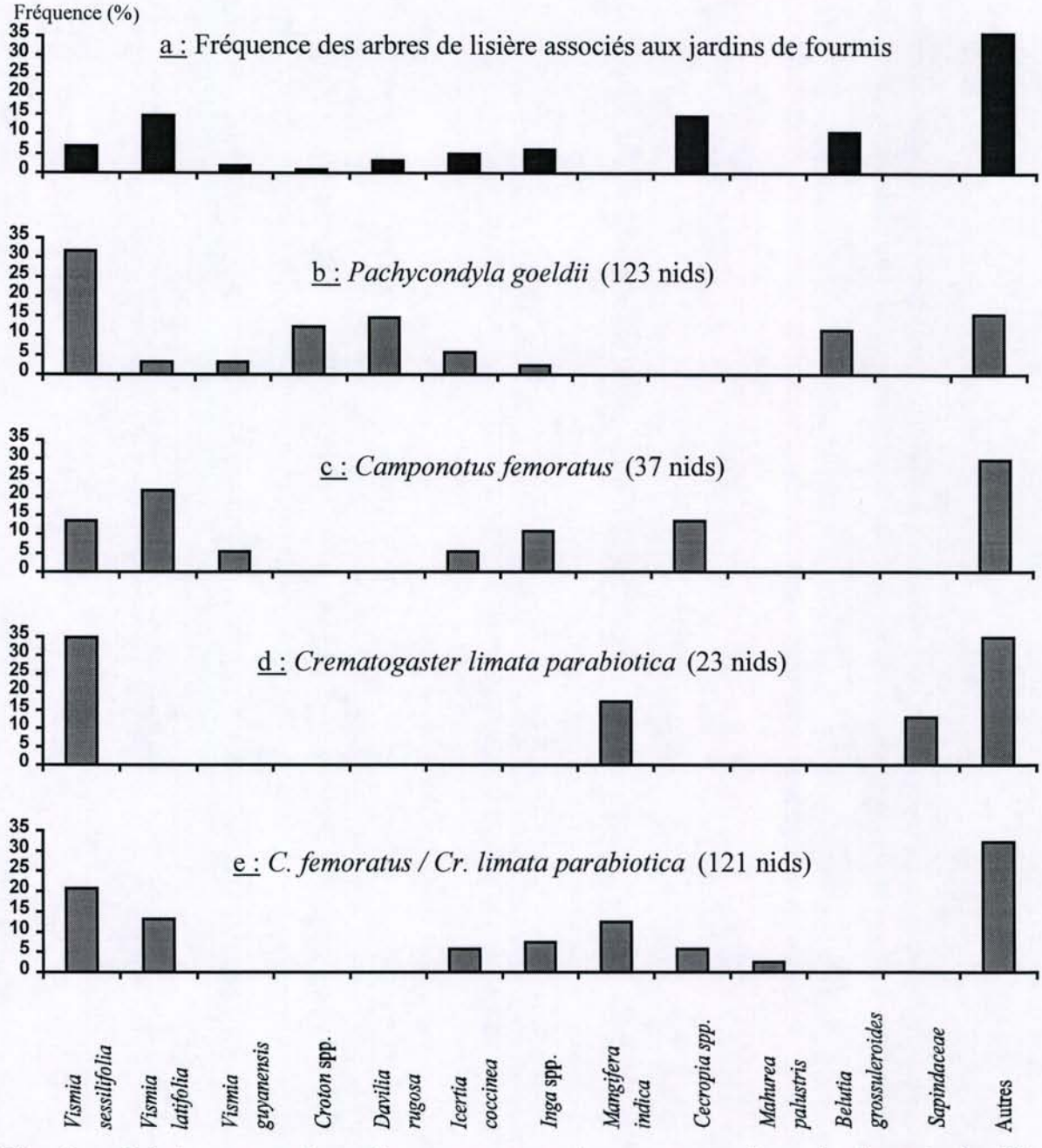


Fig. 1 *: Relation entre les arbres support et les quatre espèces de fourmis étudiées. Comparaisons statistiques avec une série contrôle (a) correspondant à la distribution des arbustes le long d'un échantillon de 2600m de lisière : P. goeldii : $\chi^2 = 412.18$; 8 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. Cr. l. parabiotica : $\chi^2 = 19.7$; $P < 9.10^{-4}$. C. femoratus / Cr. l. parabiotica : $\chi^2 = 44.57$; 5 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. C. femoratus : $\chi^2 = 9.5$; 6 d.d.l.; $P < 0.15$; N.S.*

Fig. 1*: Relation between supporting trees and the four species of ants. Statistical comparisons with a control series (a) corresponding to the distribution of bushes along a sample of 2600m of forest edge: P. goeldii: $\chi^2 = 412.18$; 8 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. Cr. l. parabiotica: $\chi^2 = 19.7$; $P < 9.10^{-4}$. C. femoratus / Cr. l. parabiotica: $\chi^2 = 44.57$; 5 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. C. femoratus : $\chi^2 = 9.5$; 6 d.d.l.; $P < 0.15$; N.S.*

Relations épiphytes - fourmis

L'analyse de 272 jardins de fourmis a permis de recenser 15 espèces d'épiphytes (Tableau 2). Quatre espèces (*C. calcarata*, *A. mertensii*, *A. gracile* et *P. macrostachya*) représentent 82% des épiphytes. Les trois premières espèces, connues comme étant les plus fréquentes dans les jardins de fourmis (Madison, 1979; Kleinfeldt, 1986) sont associées à toutes les espèces de fourmis recensées dans les jardins. Une étude de l'influence des fourmis sur la composition floristique des jardins qu'elles occupent a été effectuée à partir de ces quatre espèces d'épiphyte.

	Pourcentage de chaque épiphyte						
	P. goeldii	*C. femoratus*	*Cr. l. para*	*P. goel./ Cr. l. para*	*C. femo./ Cr. l. para*	*O. mayi/ Cr. l. para*	TOTAL
Codonanthe calcarata	19.6	33.3	26.4	25	37.2	22.8	30.9
Aechmea mertensii	59.8	13.3	18.4	41.7	14.6	20	25.4
Peperomia macrostachia	2.8	35	15.8		23.3		17.6
Anthurium gracile	14.9	3.3	10.5	8.3	5.9	8.6	8.1
Philodendron myrmecophyllum		13.4	7.9	25	7.9	14.3	7.7
Clusia sp.			10.5		2.8	8.6	2.8
Epidendrum schomburgkii	1.9					14.3	1.4
Marchea formicarum		1.7			1.2		0.8
Autres	1		10.5		7.1	11.4	5.3
Nb de jardins	79	32	20	6	121	14	272

Tableau 2 *: Composition floristique des jardins en fonction de l'espèce de fourmi.*
Table 2: *Floristic composition of the gardens in terms of the ant species.*

Comparaison des jardins habités par une seule espèce de fourmi :
La composition floristique des jardins dépend de l'espèce de fourmi (Fig. 2).
C. calcarata et *P. macrostachya* sont plutôt associés à *C. femoratus* (63 et 66%) (ce dernier est pratiquement absent des jardins de *P. goeldii*); *A. mertensii* à *P. goeldii* (96%); *A. gracile* n'est pas associé préférentiellement à l'une des trois espèces de fourmis.

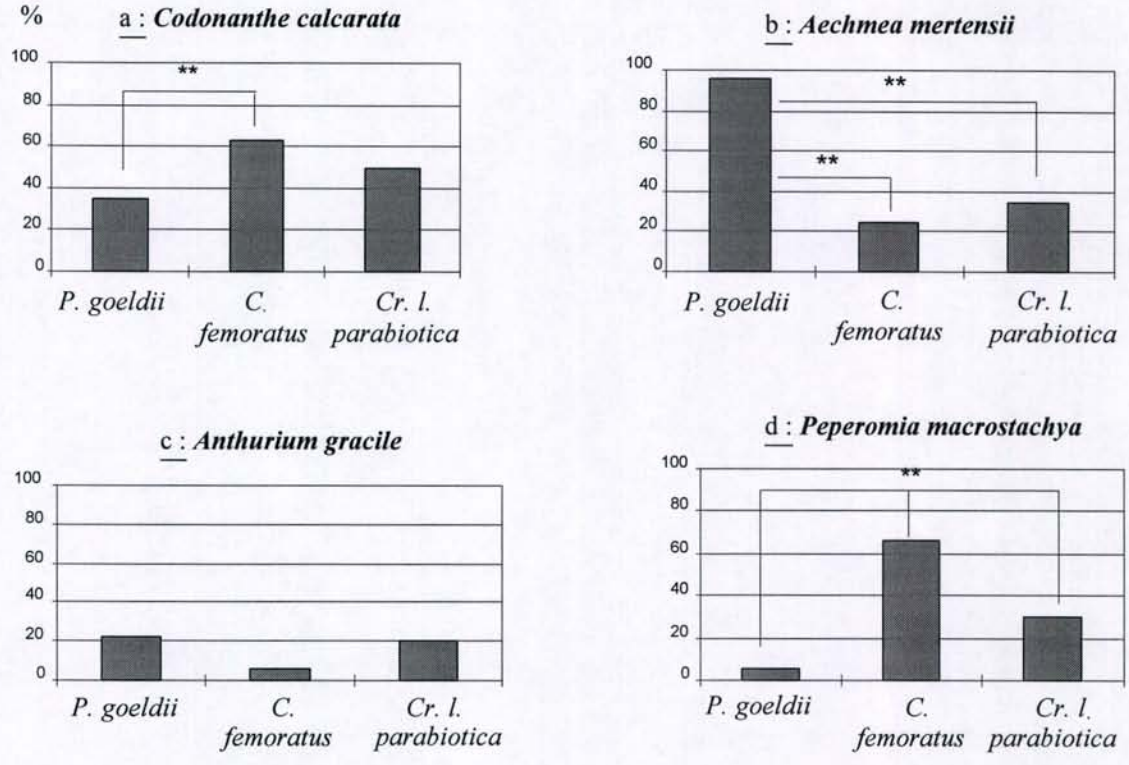


Fig. 2 *: Fréquences des quatre principales espèces d'épiphyte dans les jardins habités par une seule espèce de fourmi. Nombre de jardins : P. goeldii = 79; C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20.*

Fig 2: *Frequences of the four principal epiphyte species in the gardens inhabited by one ant species. Number of gardens: P. goeldii = 79; C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20.*

Comparaisons statistiques significatives : Significant statisticals comparisons:

C. calcarata : P. goeldii vs C. femoratus $\chi^2 = 11.12$; $P = 9.10^{-4}$.

A. mertensii : P. goeldii vs C. femoratus $\chi^2 = 28.94$; $P < 10^{-4}$.

P. goeldii vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 14.47$; $P = 10^{-4}$.

P. macrostachya : P. goeldii vs C. femoratus $\chi^2 = 47.79$; $P < 10^{-4}$.

P. goeldii vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 10.28$; $P = 0.0013$.

C. femoratus vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 6.2$; $P = 0.013$.

Parabiose entre *C. femoratus* et *Cr. l. parabiotica* :

Cette parabiose est fréquente (121 nids, soit 37.3% des jardins), *C. femoratus* et *Cr. l. parabiotica* nichant seules dans respectivement 32 (11.4%) et 20 (7.1%) jardins.

En comparant le taux de présence des quatre épiphytes les plus fréquents entre les jardins où *C. femoratus* et *Cr. l. parabiotica* vivent seules ou en parabiose, on constate les faits suivants. *C. calcarata* est plus fréquent lors des parabioses que lorsque l'une ou l'autre espèce de fourmi occupe seule un jardin. Par contre, pour les trois autres épiphytes, le taux de présence dans les jardins en parabiose est intermédiaire par rapport à ceux des jardins de chaque espèce de fourmi seule.

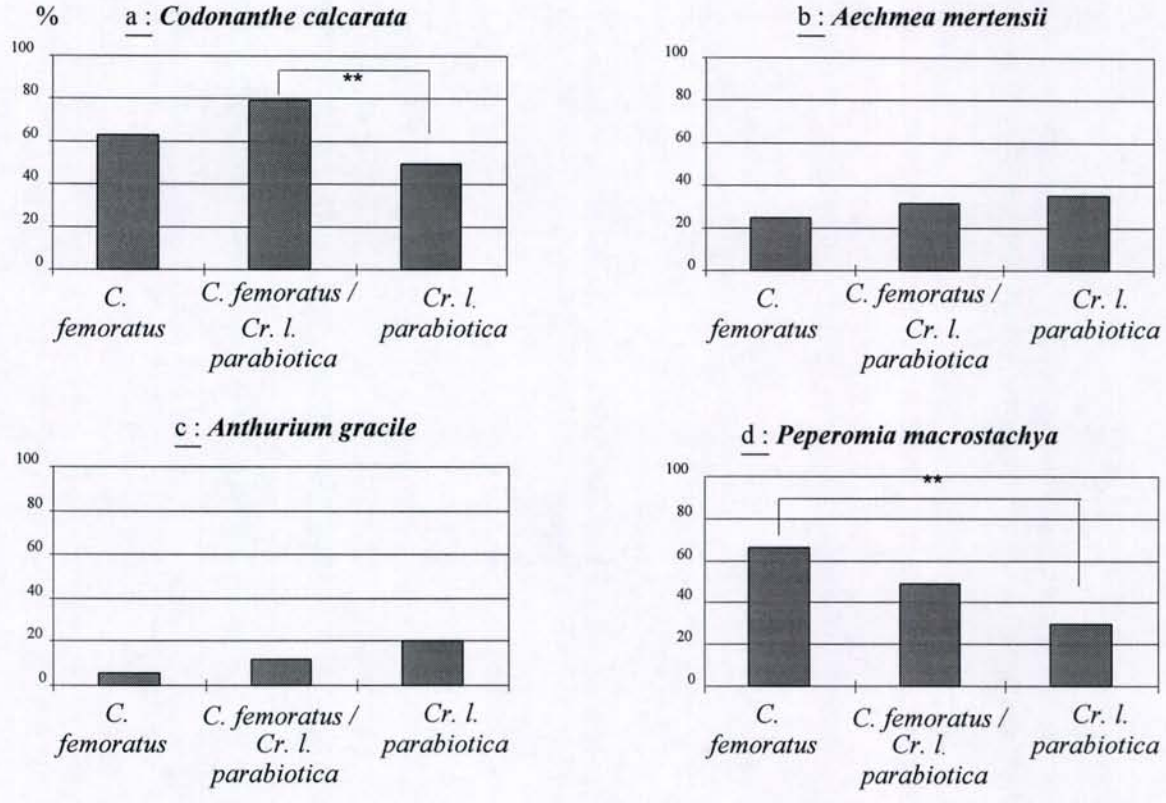


Fig. 3 *: Comparaison de la fréquence des quatre principales espèces d'épiphyte entre les jardins parabiotiques à C. femoratus et Cr. l. parabiotica et ceux de chaque espèce seule. Nombre de jardins : C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20; C. femoratus / Cr. l. parabiotica = 121.*

Fig 3: *Comparison of the frequence of the four principals epiphytes species between the gardens inhabited by C. femoratus and Cr. l. parabiotica and those by this species alone. Number of gardens: C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20; C. femoratus / Cr. l. parabiotica = 121.*

Comparaisons statistiques significatives : Significant statisticals comparisons:

C. calcarata : C. femoratus vs C. femoratus/Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 5.44$, $P=0.019$.

P. macrostachya : C. femoratus vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 6.2$; $P = 0.013$.

Les autres cas de parabioses entre *Cr. l. parabiotica* et les deux Ponerinae, *P. goeldii* et *O. mayi*, sont nouveaux. Cependant, leurs faibles fréquences (respectivement 1.9 et 4.3%) ne permettent pas d'émettre de conclusions quant à l'influence de chaque espèce sur la composition floristique des jardins. De plus *O. mayi* n'a pas été trouvée seule.

Toutefois, il est intéressant de constater que dans les jardins occupés par *Cr. l. parabiotica* et *P. goeldii* en parabiose, la fréquence des épiphytes est intermédiaire par rapport aux cas où ces fourmis vivent seules.

Transport de graines

La capacité des deux ponerines à transporter et à planter les graines d'épiphytes dans leurs jardins montre qu'il ne s'agît pas d'espèces qui habitent des jardins conquis comme c'est le cas

des autres Ponerinae qui peuvent y être rencontrées. Les graines transportées sont intégrées au carton construit par les fourmis, où elles germent rapidement ensuite.
O. mayi, bien que n'ayant pas été trouvée seule, est donc capable d'induire des jardins.

Fourmi	Graines	Nombre	% de transport	P
P. goeldii	*Aech. mertensii*	130	**61**	$< 10^{-4}$
P. goeldii	*Anth. gracile*	182	**66**	$< 10^{-4}$
O. mayi	*Aech. mertensii*	12	**100**	0.0025
O. mayi	*Anth. gracile*	22	**68**	4.10^{-4}

Tableau 3 *: Pourcentages de transport de graines.*
Table 3: *Percentages of seeds transport.*

DISCUSSION

L'étude des relations arbres support - fourmis montre que certaines essences sont attractives pour les fourmis et en particulier *V. sessilifolia*. L'hypothèse de produits attractifs est envisageable. Dejean (1990) et Dejean *et al* (1992) ont démontré que l'installation des fourmis arboricoles (*Oecophylla longinoda*, *Tetramorium aculeatum* et *Pachycondyla villosa*) ne se fait pas au hasard sur les plantes support, mais que deux facteurs interviennent. D'une part, une attraction génétiquement déterminée des reines fondatrices et des ouvrières vers certaines plantes plutôt que vers d'autres et d'autre part, un facteur dépendant de l'environnement dans lequel les individus se sont développés, c'est à dire la plante support.
L'application d'un tel système aux fourmis habitant les jardins pourrait permettre d'expliquer en partie la formation des sociétés en parabiose. Cependant, à part le *V. sessilifolia*, les arbres supportant les jardins de fourmis diffèrent en fonction de l'espèce de fourmi. L'hypothèse de la formation des sociétés parabiotiques sur la base d'une attraction vers certaines essences d'arbres identiques plutôt que vers d'autres, ne peut donc pas être validée.

L'influence de la parabiose sur la composition floristique des jardins, montre qu'ils ne sont pas l'oeuvre d'une seule des deux espèces de fourmis, mais qu'ils résultent d'une action combinée. En effet, les principaux épiphytes ont une fréquence intermédiaire à celle des jardins habités par l'une et l'autre espèce de fourmi. L'hypothèse de Davidson (1988), (*Cr. l. parabiotica* pourrait être un parasite persistant de *C. femoratus*) ne se confirme pas. Son influence sur la composition floristique et sa capacité à vivre seule montrent qu'elle participe à la "plantation" du nid, voire à sa construction.

Cette étude met en évidence un phénomène nouveau, des Ponerinae peuvent vivre en parabiose avec *Cr. l. parabiotica*. En 1912, Mann avait déjà observé une association entre *O. mayi* et *Dolichoderus debilis* (que l'on retrouve aussi en parabiose avec *Cr. l. parabiotica*). Malheureusement son observation ne portait que sur un seul nid et n'a jamais été confirmée.

La capacité des deux Ponerinae à transporter et planter des graines dans leurs jardins constitue une vérification expérimentale des observations de Dejean *et al* (1995) qui ont noté que toutes les étapes entre nid en carton et jardin de fourmi bien développé se rencontrent chez *P. goeldii* (avec une étape où de nombreuses plantules d'épiphytes émergent du carton constituant le nid initial). D'autres Ponerinae (*Odontomachus haematodus*, *Anochetus emarginata*) sont connues pour habiter des jardins de fourmis, mais il s'agit de jardins conquis et non construits (Kleinfeldt, 1986; Davidson, 1988).

La Myrmicinae *Cr. l. parabiotica* se trouve au centre d'un système où elle s'associe avec plusieurs espèces ne s'associant pas entre elles (ou très rarement), il s'agit de *C. femoratus* (Formicinae), *Solenopsis parabiotica* (Myrmicinae), *Dolichoderus debilis* et *D. bispinosus* (Dolichoderinae) (Forel, 1898; Mann, 1912; Wheeler, 1921; Weber, 1943; Dejean *et al*, 1995a). D'après nos résultats, cette fourmi semble donc être une spécialiste de la vie en parabiose puisqu'elle peut aussi s'associer avec des Ponerinae.
Dans les sociétés mixtes naturelles, la parabiose constitue un stade intermédiaire entre la plésiobiose (nids juxtaposés sans communications entre les chambres et les individus) et la xénobiose (une espèce vivant dans le nid de l'autre se déplaçe librement et sollicite des trophallaxies de l'hôte; exemple : *Formicoxenus / Myrmica* (Lenoir *et al*, 1992). Elle diffère de la plésiobiose par la possibilité qu'ont les deux espèces d'accéder à toutes les parties du nid. Il ne s'agit pas non plus d'une association obligatoire telle que la xénobiose, chaque espèce gardant son odeur spécifique (Orivel, 1995) et ayant la capacité de vivre seule.

REFERENCES

BUCKLEY, R.C.,1982. Ant-plant interactions: a world review. In: *Ant-plant interactions in Australia* (R.C. Buckley, Ed.), Dr W. JUNK publishers, The Hague, pp. 111-141.

DAVIDSON, D.W., 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology. 69*:1138-1152.

DAVIDSON, D.W., LONGINO, J.T., SNELLING, R.R., 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology. 69*:801-808.

DAVIDSON, D.W., SEIDEL, J.L., EPSTEIN, W.W., 1990. Neotropical ant gardens II. Bioassays of seed compounds. *J. Chem. Ecol. 16*:2993-3013.

DEJEAN, A., 1990. Influence de l'environnement pré-imaginal et précoce dans le choix du site de nidification de *Pachycondyla (=Neoponera) villosa* (Fabr.) (Formicidae, Ponerinae). *Behav. Proc. 21*:107-125.

DEJEAN, A., CORBARA, B., SNELLING, R.R., BELIN, M., 1995. Les jardins de fourmis de Guyane française: relations entre arbres supports, épiphytes et fourmis. *Acta Bot. Gall. Sous presse.*

DEJEAN, A., DJIETO LORDON, C., NGNOKAM, S., 1992. Les relations plantes-fourmis : nouvel aperçu. *Mém. Soc. R. Belge Ent. 35*:563-567.

FOREL, A., 1898. La parabiose chez les fourmis. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 34*:380-384.

KLEINFELDT, S.E., 1986. Ant-gardens: mutual exploitation. In: *Insects and the plants surface* (B. Juniper & T.R.E. Southwood, Eds.), Edward Arnold, London, pp. 283-294.

LENOIR, A., ERRARD, C., FRANCOEUR, A., LOISELLE, R., 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hym. Formicidae). *Ins. Soc. 39*:81-97.

MADISON, M., 1979. Additional observations on ant gardens in Amazonas. *Selbyana. 5*:107-115.

MANN, W.M., 1912. Parabiosis in Brazilian ants. *Psyche. 19*:36-41.

ORIVEL, J., 1995. La parabiose dans les jardins de fourmis : relations plantes - fourmis et reconnaissance coloniale. *Mémoire D.E.A.* Univ. Paris XIII. 25 pp.

SEIDEL, J.L., EPSTEIN, W.W., DAVIDSON, D.W., 1990. Neotropical ant gardens I. Chemical constituents. *J. Chem. Ecol. 16*:1791-1816.

SWAIN, R.B., 1980. Trophic competition among parabiotic ants. *Ins. Soc. 27*:377-390.

ULE, E., 1901. Ameisengärten in amazonasgebiet. *Engler's Bot. Jahrb. 30*:45-52.

ULE, E., 1905. Wechselbeziehungen zwischen ameisen und pflanzen: nach einer arbeit von A. Forel über die von mir im amazonas-gebiet gesammelten ameisen. *Flora. 94*:491-497.

ULE, E., 1906. Ameisenpflanzen. *Engler's Bot. Jahrb. 37*:335-352.

WEBER, N.A., 1943. Parabiosis in neotropical "ant gardens". *Ecology. 24*:400-404.

WHEELER, W.M., 1921. A new case of parabiosis and the "ant gardens" of British Guiana. *Ecology. 2*:89-103.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 21-29 (1996)

STRUCTURE DE LA HIERARCHIE DE DOMINANCE CHEZ *BELONOGASTER JUNCEA JUNCEA* (VESPIDAE: POLISTINAE)

TINDO M.[1] et DEJEAN A.[2]

[1] *Laboratoire de Zoologie, Université de Yaoundé I, B.P. 812 Yaoundé, Cameroun*
[2] *Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS N° 667), Université Paris Nord, 93430, Villetaneuse, France*

Résumé: Les comportements rentrant en jeu lors de l'établissement de la hiérarchie de dominance qui régit les colonies de la guêpe eusociale primitive *Belonogaster juncea juncea* sont décrits. La fréquence des comportements a été enregistrée individuellement pour chaque guêpe par la méthode de "notation de l'apparition des comportements rares". L'agrippement qui représente 69,8% de tous les actes de dominance observés est le comportement le plus fréquent. La hiérarchie présente une linéarité hautement significative (application du test de linéarité). La femelle dominante initie 81,5% des actes de dominance observés dans les colonies en pré-émergence; 48,8% dans les colonies en post-émergence. L'enregistrement des fréquences hebdomadaires des actes de dominance tout au long du cycle biologique montre que la hiérarchie est stable, tout au moins au premier rang.

Mots clés: Vespidae, *Belonogaster*, hiérarchie, dominance.

Abstract: **Structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Hymenoptera: Vespidae).**

Dominance behaviours and the structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* are described. Among the dominance behaviours recorded, the most frequent is "grappling" which represents 69.8% of the total number of dominance interactions observed. The frequency of these behaviours is recorded for each individual by noting "all occurrences of rare behaviour". The data were submitted to a test that shows the hierarchy's highly significant level of linearity. The α female shows a higher frequency of dominance interactions and initiates 81.5% and 48.8% of the total dominance interactions observed in pre- and post-emergence colonies, respectively. A weekly record of the frequency of dominance interactions throughout the biological cycle shows that this hierarchy is stable at least at its highest level.

Key words: Vespidae, *Belonogaster*, hierarchy, dominance.

INTRODUCTION

Le rangement de tous les individus d'une colonie selon une échelle de dominance linéaire est couramment pratiqué par les éthologistes pour décrire les relations hiérarchiques dans les groupes. Pour le justifier, ces auteurs soulignent la remarquable linéarité (transitivité) de la hiérarchie de dominance dans les groupes observés. Selon Appleby (1983), cette méthode inflige une distorsion dans les données de départ à cause d'une simplification poussée des

relations de dominance entre les individus. Elle montre seulement l'asymétrie entre les individus, ignorant complètement les interactions inverses et la variation de la fréquence de ces interactions entre les individus pris deux à deux. Il s'impose alors une nécessité d'apprécier à chaque fois la linéarité de la hiérarchie de dominance d'une manière objective avant de conclure à une transitivité quelconque.

La hiérarchie de dominance joue un rôle important dans l'organisation sociale des guêpes. Chez les *Polistes*, il s'établit une hiérarchie de dominance linéaire entre fondatrices associées (Pardi 1948). Il en résulte une division du travail (Gamboa *et al.* 1978; Pratte 1989). Les femelles du premier rang monopolisent la ponte alors que les autres s'occupent du couvain. Dans les colonies en post-émergence, il existe également une hiérarchie linéaire déterminée par l'âge ou l'ordre d'émergence des individus (Litte 1977; Dew et Michener 1981; Hughes et Strassmann 1988, Theraulaz *et al.* 1990, 1992).

Les *Belonogaster* ont également une fondation par association de femelles (Buysson 1909; Roubaud 1916; Pardi et Marino Piccioli 1981; Keeping 1990). Seuls les travaux de Marino Piccioli et Pardi (1970) sur *B. grisea* et de Keeping (1992) sur *B. petiolata* portent sur les interactions entre les fondatrices associées et sur les individus des colonies en post-émergence.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations faites dans les conditions naturelles, portent sur huit associations de deux fondatrices, quinze associations de trois, cinq associations de plus de trois et dix colonies en post-émergence dont le nombre d'individus variait de 9 à 16. Les colonies étudiées étaient fixées sur un mur ou un plafond dans les bâtiments de l'Université de Yaoundé I. Les guêpes reçoivent un marquage de peinture à séchage rapide soit sur le thorax, soit sur les ailes afin d'être reconnues individuellement.

La technique de "notation de l'apparition des comportements rares" (Altmann 1974) est utilisée pour enregistrer les comportements sous forme de fréquence. La session d'observation est de 2 heures par individu.

Nous avons utilisé le test de la linéarité de la hiérarchie proposé par Appleby (1983) pour vérifier la linéarité hiérarchique dans les colonies. Après le test, la méthode de linéarisation de Premnath *et al.* (1990) est utilisée pour attribuer le rang hiérarchique à chaque individu. Cette méthode permet de calculer l'indice de dominance ($\mathbf{I_d}$) de chaque membre de la colonie selon la formule suivante:

$$I_d = \frac{\sum_{i=1}^{n} B_i + \sum_{j=1}^{m} \sum_{i=1}^{n} b_{ji} + 1}{\sum_{i=1}^{n} L_i + \sum_{j=1}^{p} \sum_{i=1}^{n} l_{ji} + 1}$$

$\sum B_i$ correspond à la somme des fréquences auxquelles le sujet domine les autres membres de la colonie; $\sum b_{ji}$ est la somme des fréquences auxquelles les individus dominés par le sujet dominent à leur tour les autres membres de la colonie; 1 à m: le nombre total d'individus dominés par le sujet; $\sum L_i$ est la somme des fréquences auxquelles le sujet est dominé par les autres membres de la colonie; $\sum l_{ji}$ est la somme des fréquences auxquelles les individus qui dominent le sujet sont à leur tour dominés par les autres membres de la colonie, 1 à p : le nombre total d'individus qui dominent le sujet.

Les travaux de Appleby (1983) dénotent une probabilité élevée de la linéarité de la hiérarchie de dominance dans les petits groupes, sur la base du seul hasard. Un classement strictement linéaire entre 3, 4 et 5 individus a respectivement 75%, 37,5% et 11,7% de chance d'apparaître par hasard. Par conséquent aucun test de linéarité ne sera significatif dans ces groupes. Selon cet auteur, on ne peut tester la significativité statistique de la linéarité (au seuil 5%) que pour des groupes de 6 individus et plus. En conséquence, nous n'avons effectué des tests que pour les colonies en post-émergence, en classant les fondatrices selon une échelle de dominance linéaire, sur la base des séquences d'actes de domination observées.

RÉSULTATS

Description des comportements

Nous avons retenu les comportements suivants pour notre analyse de la dominance chez *B. j. juncea*.

Comportements de dominance.

-Combat-chute ou "*falling figths*": combat entre deux adultes sur le nid entraînant une chute jusqu'au sol; les deux guêpes se séparent, reviennent sur le nid, reprennent le combat jusqu'à ce que l'une prenne le dessus (West-Eberhard 1969).

-Agrippement: deux guêpes s'agrippent tout en se mordant et tentent de se piquer (Marino Piccioli et Pardi 1970).

-Morsure d'une congénère: utilisation des pièces buccales pour lécher ou mordre une autre femelle sur la tête, le thorax, l'abdomen ou les ailes (West-Eberhard 1969).

-Chasse d'une congénère: déplacement rapide vers une autre femelle, ailes bien dressées.

-Palpation antennaire d'une congénère: palpation antennaire de la tête, du thorax, de l'abdomen ou des ailes d'une autre femelle.

Comportements de subordination.

-Soumission: subir un agrippement.

-Acinésie: posture avec antennes et corps plaqués sur le nid après avoir subi un comportement de dominance tel que morsure, chasse ou palpation antennaire (Marino Piccioli et Pardi 1970).

-Evitement: évitement d'une congénère après avoir subi un comportement de dominance (morsure, chasse ou palpation antennaire).

Fréquence d'apparition des comportements

Ces différents comportements sont adoptés à des fréquences variables. Pour 755 séquences observées, le combat-chute représente 0,9%, l'agrippement 69,8%, la morsure 25,2%, la chasse 1,4% et la palpation antennaire 2,7%.

Pour 18,4% des cas d'agrippement (N = 555) les deux individus impliqués sont présents sur le nid (comme dans tous les cas pour les autres comportements), alors que pour les 81,6% des cas restants, une des deux femelles est sur le nid, l'autre arrive chargée de substances liquides. Les femelles chargée d'autres provisions sont rarement agrippées.

La compilation des séquences de ces différents comportements donne la fréquence de domination ou de subordination pour chaque individu.

Structure de la hiérarchie de dominance dans les colonies en pré-émergence

La fréquence des actes de domination va de 0 à 2,5 avec une moyenne de 0,4±0,35 par heure et par guêpe (N = 28). Toutes les séquences d'interactions observées montrent une nette asymétrie avec la même femelle qui reste dominante (38 cas).

Dans les associations de plus de 3 femelles, certaines femelles ne montrent pas d'interactions avec les autres, rendant ainsi leur rang hiérarchique difficile à définir. L'illustration de la dynamique des interactions individuelles dans les colonies en pré-émergence est basée sur l'analyse des fréquences d'actes de domination et subordination dans les associations trigynes uniquement.

La figure 1 présente la variation des fréquences moyennes d'actes de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique dans ces associations. Les femelles du premier rang initient 81,5% de toutes les séquences de dominations observées. Les femelles du second rang reçoivent toutes leurs dominations de celles du premier rang. Les femelles du troisième rang reçoivent plus de dominations de celles du second (65%) que de celles du premier rang (35%).

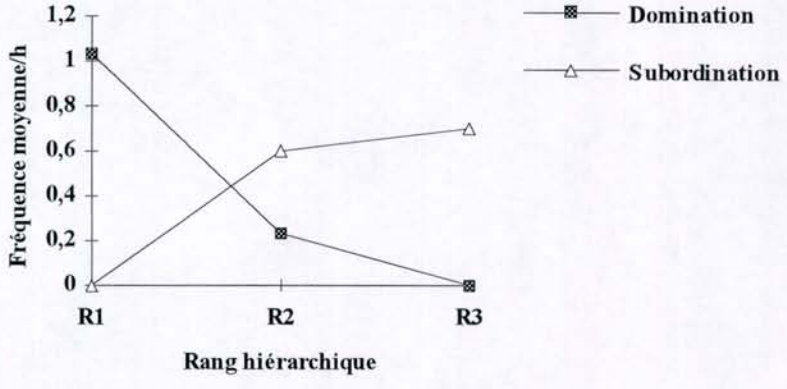


***Figure 1**: Distribution des fréquences moyennes d'actes de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique, dans les fondations trigynes de B. j. juncea. La femelle du premier rang initie 81,5% de toutes les séquences de domination observées.*

***Figure 1**: The average frequency distributions of dominant and subordinate interactions as a function of hierarchical rank in trigynous foundations of B. j. juncea. The highest ranking female initiates 81.5% of all of the domination sequences observed.*

Structure de la hiérarchie dans les colonies en post-émergence

La fréquence moyenne d'actes de domination par heure et par guêpe est de 2,99±1,97 (allant de 0 à 32,5; N = 35 individus). A l'exception de 7 cas sur 530 les interactions observées sont asymétriques, la femelle dominante gardant sa position, de sorte qu'il n'y a pas d'ambiguité dans le statut de dominante ou de subordonnée d'une femelle par rapport à une autre. Nous avons néanmoins appliqué le test d'Appleby à nos résultats, ce qui permet de montrer que pour toutes les colonies testées les triades circulaires (non transitives) ont une probabilité $P < 10^{-9}$ d'apparaître. Il y a donc une linéarité de la hiérarchie très hautement significative dans les colonies de *B. j. juncea*. Les individus du groupe peuvent donc être classés selon une échelle de dominance linéaire.

Après le classement des individus, pour illustrer la dynamique de la dominance dans les colonies étudiées, nous avons calculé la fréquence moyenne des actes de domination et de subordination pour chaque rang hiérarchique. La figure 2 illustre la variation des fréquences

moyennes de ces actes en fonction du rang hiérarchique. Les femelles des 3 premiers rangs initient 82,6% de toutes les séquences de domination observées, celles du premier rang en initient 48,8% à elles seules. La figure 3 donne la distribution des fréquences moyennes d'actes de domination adressés aux femelles des rangs sous-jacents par la femelle du premier rang. Les femelles du second rang ne sont dominées que par celles du premier rang. Les individus du troisième rang subissent moins d'actes de domination provenant de ceux du premier rang que de ceux du second rang. Ils reçoivent au total plus d'actes de domination que ceux du

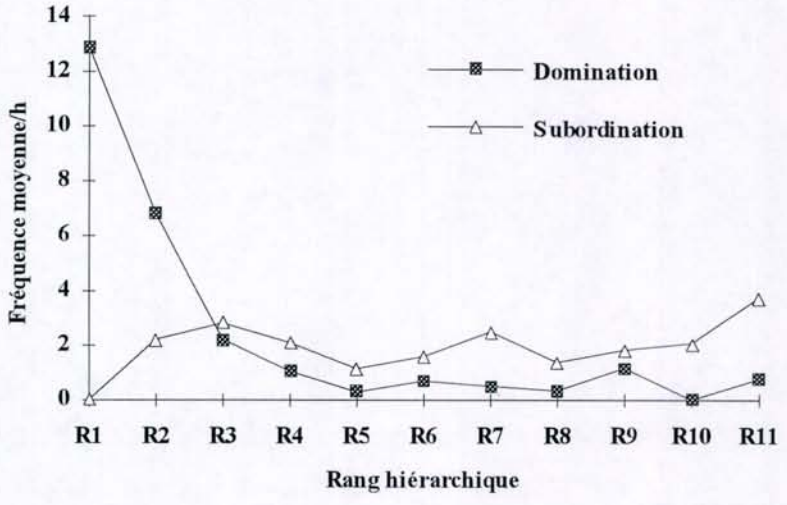


***Figure 2**: Distribution des fréquences moyennes de comportements de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique, dans les colonies en post-émergence. La femelle du premier rang initie 48,7% de toutes les séquences d'actes de domination observées. Celles des 3 premiers rangs en initient 82,6%.*

***Figure 2**: The average frequency distributions of dominant and subordinate interactions as a function of hierarchical rank in post-emergence colonies. The highest ranking female initiates 48. 7 of all of the sequences of dominance interactions observed. Those from the three highest ranks initiate 82.6%.*

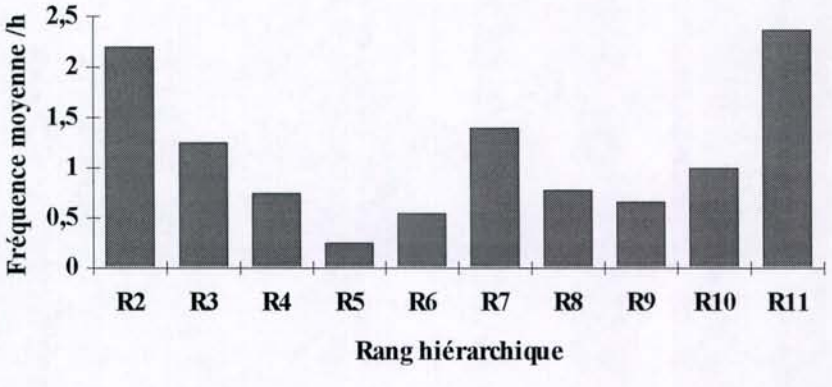


***Figure 3:** Distribution des fréquences moyennes des actes de domination attribués aux individus de rang sous-jacent par la femelle du premier rang. La femelle du second rand reçoit plus que celle du troisième rang qui reçoit à son tour plus que celle du quatrième rang. Cependant les femelle de rang inférieur en reçoivent aussi considérablement.*

Figure 3: *The average frequency distributions of dominance interactions attributed to individuals from the next-lowest rank by the highest ranking female. The second-highest ranking female received more interactions than the third highest ranking female who, in her turn, receives more than the fourth highest-ranking female. Nonetheless, lower-ranking females also receive a considerable number.*

quatrième rang. Cependant les femelles de rang inférieur peuvent reçevoir de nombreux actes de domination provenant de celles du premier rang (exemple: R7 et R11; Fig. 3).

Stabilité de la hiérarchie

Pour l'étude de la variation du comportement des individus avec l'âge, la fréquence des actes de domination adoptés par les femelles dominantes et les ouvrières a été enregistrée dans 4 colonies durant 29 semaines.

La figure 4 présente la variation hebdomadaire de la fréquence de ces actes observés dans la colonie N° FN00. La femelle dominante commence à dominer les ouvrières 2 jours après leur émergence (premier pic). La fréquence des actes de domination initiés par la dominante est presque toujours supérieure à celle des actes inités par les ouvrières (Fig. 4, une exception: semaine 10). Cette fréquence augmente considérablement pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage ($17^{ème}$ et $19^{ème}$ semaines) et chute immédiatement après ($20^{ème}$ semaine). C'est pendant cette période que nous avons observé le comportement de "combat-chute".

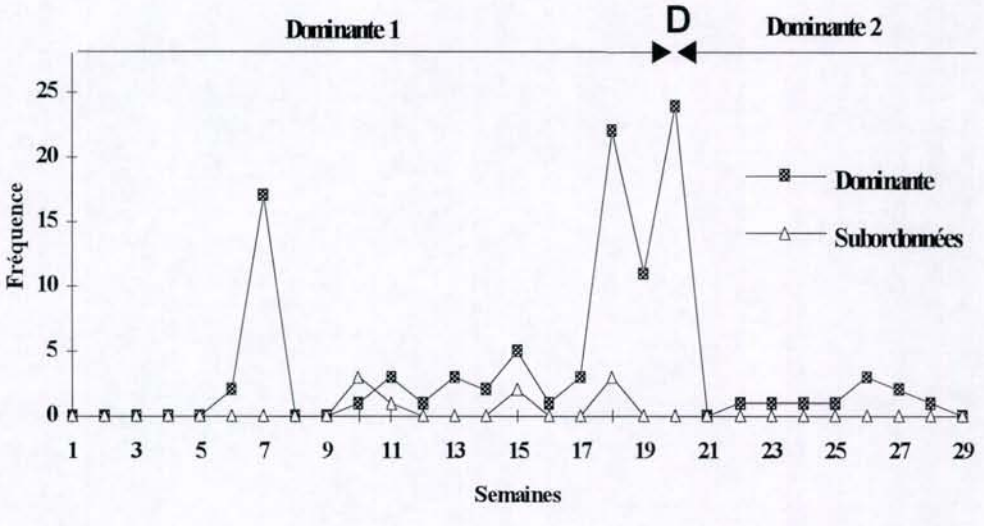


Figure 4: *Variation hebdomadaire de la fréquence des comportements d'agressivité au cours du développement de la colonie N° FN00. La fondatrice dominante commence à dominer les ouvrières environ 2 jours après leur émergence ($5^{ème}$semaine). Cette fréquence s'accroît considérablement pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage de la colonie ($17^{ème}$ et $19^{ème}$semaines) et chute immédiatement après.*

Figure 4: *Weekly variation in the frequency of aggressive behaviours during the development of Colony N° FN00. The dominant foundress begins to dominate workers some two days after their emergence (fifth week). This frequency increases considerably during the weeks preceeding the queen's departure from the colony (seventeenth and nineteenth weeks) and decreases sharply immediately thereafter.*

DISCUSSION

Les comportements d'agressivité sont fréquents chez les guêpes sociales et forment une partie importante de leur organisation sociale. Ces comportements largement décrits, sont moins agressifs chez les Stenogastrinae (Turillazzi et Pardi 1982; Turillazzi 1986) et les *Ropalidia* (Gadagkar et Joshi 1982, Darchen 1986) que chez les *Mischocyttarus* (Litte 1979; Gorton 1978) et les *Polistes* (Pardi 1942; 1946; 1948; West-Eberhard 1969) chez qui ils peuvent être très agressifs entraînant des "combat-chutes" ("*falling figths*").

Chez les *Belonogaster* (Marino Piccioli et Pardi 1970, Keeping 1992) ces comportements sont globalement identiques à ceux des *Polistes*. Les comportements de dominance définis par ces auteurs sont identiques à ceux que nous avons observés chez *B. j. juncea*, mais le "combat-chute", qui peut conduire parfois à la mort d'une des deux adversaires (obs. pers.), n'est signalé ni chez *B. grisea* ni chez *B. petiolata*.

Ce comportement n'est observé que pendant les semaines qui précèdent la disparition de la femelle dominante ou juste après, lorsque les autres femelles se battent pour la remplacer. Il serait donc impliqué dans l'établissement de la hiérachie et non dans son maintien qui fait appel aux autres types de comportements, moins agressifs.

Contrairement à *B. petiolata* chez qui le comportement d'agrippement n'intervient que dans 6,2% des cas dans la définition de la structure de la hiérarchie (Marino Piccioli et Pardi 1970), chez *B. j. juncea* il représente 69,6% des cas. Le maintien de la hiérarchie chez *B. j. juncea* serait plus fort que chez les autres *Belonogaster* car ce comportement est le plus agressif après le combat-chute. Toutefois, nous avons vu que 81,6% des 555 cas d'agrippement correspondent à l'arrivée d'une ouvrière approvisionneuse chargée de substances sucrées. Il pourrait s'agir de trophallaxies (comportement de "kiss") dont Itô (1985) souligne l'ambiguité.

Dans les associations de 3 fondatrices de *B. j. juncea*, les femelles peuvent être classées selon une échelle de dominance linéaire (α, ß, γ,...) comme celle définie par Pardi (1942). Mais dans les associations de plus de 3 femelles cette structure est difficile à définir à cause de la passivité de certaines d'entre elles. Chez *B. petiolata* les associations peuvent atteindre 16 femelles. La hiérarchie linéaire n'est observable qu'entre les 3 ou 4 premières femelles de l'association (Keeping 1992).

Dans les colonies en post-émergence la hiérarchie de dominance est significativement linéaire (test de Appleby 1983), c'est à dire qu'il y a une faible probabilité d'avoir des triades circulaires. Ce résultat est en parfait accord avec ceux de Marino Piccioli et Pardi (1970) chez *B. grisea* et de Keeping (1992) chez *B. petiolata*.

La correlation entre l'ordre d'émergence des femelles et leur rang hiérachique a été établie chez plusieurs espèces de *Polistes* (Litte 1977; Theraulaz *et al.* 1990, 1992). Ainsi l'ordre d'émergence est utilisé par ces auteurs pour attribuer le rang hiérarchique aux individus. Nos observations ayant porté sur des colonies préalablement établies (individus d'âge non connu), ce paramètre n'a pas été testé et nous avons utilisé l'indice de dominance pour classer les individus (cela évite en outre les invertions assez fréquentes entre la hiérarchie et l'ordre d'apparition des individus).

Nos résultats sont voisins de ceux de Marino Piccioli et Pardi (1970) qui montrent que chez *B. grisea*, la fréquence d'actes de domination adressée par la femelle α aux subordonnées décroît avec le rang hiérarchique, la femelle ß recevant plus d'actes que les autres. Les femelles α de *B. j. juncea* adressent elles aussi plus d'actes de dominance vers les femelles de deuxième rang qu'à celles du troisième rang etc., mais les femelles des rangs inférieurs peuvent également recevoir beaucoup d'actes de domination de la part de la femelle α (Fig. 3).

Chez *B. grisea* la hiérarchie est instable, les femelles changent de position hiérarchique avec le temps (Marino Piccioli et Pardi 1970). Ce n'est pas le cas chez *B. petiolata* où la hiérarchie est stable une fois établie (Keeping 1992).

Chez *B. j. juncea* des observations tout au long du cycle biologique montrent que la hiérarchie est stable, tout au moins au premier rang. L'augmentation de la fréquence des comportements d'agressivité pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage pourrait déclencher le départ de la dominante. Des travaux futurs permettront de chercher le devenir des dominantes, car nous avons observé 2 cas où la dominante a fait plusieurs tentatives de retour, sans succès.

RÉFÉRENCES

ALTMANN, J., 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-265.

APPLEBY, M. C., 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* **31**, 600-608.

BUYSSON R. DU, 1909. Monographie des Vespides du genre *Belonogaster*. *Ann. Soc. Entomol. France* **78**, 199-270.

DARCHEN, R., 1986. La hiérarchie chez les *Ropalidia* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) *Actes Coll. Ins. Soc.* **3**, 33-50.

DEW, H. E. et C. D. MICHENER, 1981. Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae): laboratory foraging activities. *Ins. Soc.* **28**, 87-101.

GADAGKAR, R. et N. V. JOSHI, 1982. Behaviour of the Indian social wasp *Ropalidia cyathiformis* on a nest of separate combs (Hymenoptera: Vespidae). *J. Zool., London* **198**, 27-37.

GAMBOA, G. J., B. D. HEACOCK et S. L. WILTJER, 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kans. Ent. Soc.* **51**, 343-352.

GORTON, R. E., 1978. Observations on the nesting behaviour of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae, Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. *Ins. Soc.* **25**, 197-204.

HUGHES, C. R. et J. E. STRASSMANN, 1988. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour* **107**, 1-14.

ITÔ, Y., 1985. A comparison of intracolonial aggressive behaviours among five species of polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* **68**, 152-167.

KEEPING, M. G., 1990. Colony foundation and Nestmate recognition in the social wasp, *Belonogaster petiolata*. *Ethology*, **85**, 1-12.

KEEPING, M. G., 1992. Social organisation and division of labour in colonies of the polistine wasp, *Belonogaster petiolata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **31**, 211-224.

LITTE, M., 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **2**, 229-246.

LITTE, M., 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a Polistine wasp. *Z. Tierpsychol.* **50**, 282-312.

MARINO PICCIOLI, M. T. et L. PARDI, 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.]. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **3**, 197-225.

PARDI, L., 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **14**, 1-106.

PARDI, L., 1946. Ricerche sui Polistini. VII. La "dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **15**, 25-84.

PARDI L., 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* **21** : 1-13.

PARDI, L. et M. T. MARINO PICCIOLI, 1981. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.] and the position of this genus among social wasps. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **14**, 131-146.

PRATTE, M., 1989. Foundress association in the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ.) (Hymenoptera: Vespidae). Effects of dominance hierarchy on the division of labour. *Behaviour* **111**, 208-219.

PREMNATH, S., K. CHANDRASHEKARA, S. CHANDRAN et P. GADAGKAR, 1990. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In *Social Ins. and the Environment* proc. XIth Internat. congr. I.U.S.S.I. Bangalore. G. K. Veeresh, B. Mallik and C. A. Viraktamath (eds.) Oxford and I.B.H. publishing C.O., New Dehli. pp.80.

ROUBAUD, E., 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. *Ann. Sci. Nat. Zool.* (*Ser.* 10) **1**, 1-160.

THERAULAZ, G., M. PRATTE et J. GERVET, 1990. Behavioural profiles in *Polistes dominulus* (Christ.) wasp societies: a quantitative study. *Behaviour* **113**, 223-250.

THERAULAZ, G., J. GERVET, B. THON, M. PRATTE et S. SEMENOFF-TIAN-CHANSKI, 1992. The dynamics of colony organisation in the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* Christ. *Ethology*, **91**, 177-202.

TURILLAZZI, S., 1986. Colony composition and social behaviour of *Parischnogaster alternata* Sakagami (Hymenoptera: Stenogastrinae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* **20**, 333-347.

TURILLAZZI, S. et L. PARDI, 1982. Social behaviour of *Parischnogaster nigricans serrei* (Hymenoptera: vespoidea) in Java. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **75**, 657-664.

WEST-EBERHARD, M. J., 1969. The social biology of Polistine wasps. *Musc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* **140**, 1-101.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 31-38 (1196)

CONFLITS REINES - OUVRIÈRES ET VARIATIONS DE LA SEX - RATIO CHEZ *PHEIDOLE PALLIDULA* *

ARON S.[1], PASSERA L.[1], KELLER L.[2]

[1] *Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, Université Paul*-Sabatier *31062 Toulouse Cédex, France*

[2] *Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, 1015 Lausanne et Zoologisches Institut, Bern Universität, 3032 Hinterkappelen, Suisse*

Résumé: La comparaison de la sex-ratio primaire (définie comme la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines) et de la sex-ratio secondaire (correspondant à la proportion de mâles atteignant effectivement le stade adulte) est étudiée chez la fourmi *Pheidole pallidula*. Nos résultats indiquent que la majorité des colonies se spécialisent dans la production quasi-exclusive de sexués appartenant à l'un ou l'autre sexe. Cette spécialisation sexuelle des colonies conduit à une sex-ratio secondaire très fortement bimodale: plus de 90% des colonies ont une sex-ratio biaisée à plus de 80% en faveur d'un sexe. La sex-ratio primaire ne semble pas impliquée dans cette distribution des sexes. En effet, les reines des deux types de colonies produisent 35% d'oeufs haploïdes à la sortie d'hibernation; cette proportion chute à 10% le reste de l'année. Bien que des oeufs haploïdes soient pondus pendant toute l'année par les reines, aucun mâle n'est élevé en dehors de la saison de reproduction. L'intégralité du couvain mâle est donc sélectivement éliminé par les ouvrières pendant la majeure partie du cycle annuel. Le calcul de l'investissement énergétique relatif dans les deux sexes indique qu'il est fortement biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population. La sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula* apparaît donc sous le contrôle déterminant des ouvrières, lesquelles éliminent le couvain mâle dans la moitié des colonies, peut-être en fonction du degré des asymétries de parenté ouvrières-sexués au sein de chacune d'entre elles.

Mots-clés: sex-ratio, haplodiploïdie, investissement énergétique, Formicidae, *Pheidole*

Abstract: Queen-worker conflict and inter-nest sex-ratio variation in the ant *Pheidole pallidula*

We compared the primary sex-ratio (defined here as the proportion of haploid eggs laid by queens) and the secondary sex-ratio (the proportion of males reared among reproductives) in the ant *Pheidole pallidula*. Most colonies have a strongly biased secondary sex-ratio, with more than 90% of the colonies showing a secondary sex-ratio biased at 80% in one sex. There is no evidence of a bimodal distribution of the primary sex-ratio. All queens lay about 35% haploid eggs in early spring; this proportion deacreases to about 10% the rest of the year. Although haploid eggs are laid all the year long by the queens, no male is reared outside the period of sexual production. All male brood is therefore selectively eliminated by the workers from July. Moreover, the population sex-ratio investment is female-biased. Overall, workers exert a strong influence over the control of the secondary sex-ratio in *Pheidole pallidula*, by selectively eliminating male brood in about half the colonies, perhaps those with high relatedness asymetry.

Key words: sex-ratio, haplodiploidy, sex allocation, Formicidae, *Pheidole*

---

* Cette communication est issue d'un article original de Keller et al. (sous presse)

INTRODUCTION

Les conflits d'intérêts opposant reines et ouvrières quant à l'énergie à investir dans l'élevage des sexués mâles et femelles chez les hyménoptères sociaux constituent de remarquables modèles d'études permettant de mettre à l'épreuve la théorie de la sex-ratio (Fisher, 1930), la théorie du succès reproductif (*inclusive fitness theory,* Hamilton, 1964) et la théorie des conflits parents-descendants (Trivers, 1974). Ces conflits d'intérêts ont principalement pour origine le système de détermination du sexe par haplodiploïdie caractéristique des hyménoptères. Un tel système de détermination sexuelle entraîne des asymétries de parenté entre les membres d'une même colonie, induisant des intérêts génétiques différents selon les individus (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986). Dans la mesure où leur degré de parenté est identique avec leurs filles et leurs fils (coefficient de parenté r= 1/2), le succès reproductif des reines est optimisé par un investissement énergétique équivalent dans les deux sexes de la descendance. A l'inverse, les ouvrières filles étant en moyenne beaucoup plus proches génétiquement de leurs soeurs (r= 1/4 + 1/2n; n= nombre d'accouplements de la mère) que de leurs frères (r= 1/4), leur intérêt génétique est maximisé lorsque l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle. Par conséquent, on doit s'attendre à ce que l'investissement relatif dans les deux sexes de la descendance soit équilibré lorsqu'il est sous le contrôle des reines, ou biaisé en faveur du sexe femelle lorsqu'il est sous celui des ouvrières. Ce biais se traduirait alors par un investissement 3 fois supérieur en faveur du sexe femelle dans les colonies possédant une seule reine reproductrice (monogynie) dont l'accouplement est unique (monoandrie : n= 1). Plusieurs travaux ont montré qu'en situation de monogynie l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population, confortant l'hypothèse d'un contrôle ouvrière sur la sex-ratio (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986; Boomsma , 1989; Mueller, 1991, 1994).

Ces prédictions théoriques s'adressent évidemment à de grandes populations et on peut donc s'attendre à ce que, à l'échelle des colonies, l'énergie relative investie dans les deux sexes de la descendance suive une distribution de type unimodale, variant autour d'une moyenne calculée sur la population (Bourke et Chan, 1994; Hasegawa, 1994). Plusieurs travaux ont cependant montré que la sex-ratio des colonies est souvent bimodale : certaines colonies sont spécialisées dans l'élevage quasi exclusif de mâles, les autres dans celui de femelles reproductrices (Pamilo et Rosengren, 1983; Nonacs, 1986; Aron et al., 1995).

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour rendre compte de la variation inter-coloniale de la sex-ratio chez les hyménoptères eusociaux (revues dans Nonacs, 1986; Crozier et Pamilo, 1992; Boomsma, 1993). Elles tiennent compte : 1) de variations dans la qualité et/ou la quantité des ressources disponibles, et de la taille des colonies (Nonacs, 1986); 2) de la compétition sexuelle (Hamilton, 1967; Frank, 1987); 3) de différences intercoloniales dans les asymétries de parentés, variations dues à divers facteurs tels le nombre d'accouplements des reines (Boomsma et Grafen, 1990; Sundström, 1994), le nombre de reines dans les sociétés (Nonacs, 1986, Boomsma, 1993), le degré de stérilité des ouvrières (Boomsma et Grafen, 1990), et l'origine de la reine (Boomsma, 1991; Mueller, 1991).

Selon cette dernière hypothèse, les ouvrières évalueraient leur apparentement au couvain mâle et au couvain femelle, et ajusteraient la sex-ratio selon leur propre intérêt génétique (Boomsma et Grafen, 1990) :

. en élevant principalement des femelles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté (ouvrières-soeurs vs ouvrières-frères) sont supérieures à l'asymétrie de parenté moyenne à l'échelle de la population;

. en élevant préférentiellement des mâles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté sont inférieures à l'asymétrie de parenté moyenne à l'échelle de la population.

Bien que l'hypothèse des asymétries relatives ait reçu un premier soutien expérimental chez quelques espèces d'hyménoptères eusociaux (Mueller, 1991; Queller et al., 1993; Sundström, 1994), elle soulève encore un grand nombre de questions quant à ses mécanismes proximaux. Par exemple, cette hypothèse postule implicitement que les ouvrières sont à même de discriminer le sexe du couvain, et d'élever - ou d'éliminer - sélectivement le sexe mâle en fonction de leur propre intérêt génétique.

Une des voies les plus précises permettant d'évaluer la contribution respective des reines et des ouvrières dans le contrôle de la sex-ratio au sein des sociétés repose sur la comparaison entre la sex-ratio primaire, considérée ici comme la proportion d'oeufs haploïdes et diploïdes initialement pondus par les reines, et la sex-ratio secondaire correspondant à la proportion de mâles élevés jusqu'au stade adulte. Une telle comparaison précédemment effectuée chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* a montré que la sex-ratio primaire est significativement plus biaisée en faveur du sexe mâle (haploïde) que la sex-ratio secondaire (Aron et al., 1994). Un résultat similaire a été obtenu chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, quoique chez cette espèce, les mâles sont sélectivement et systématiquement éliminés dans certaines colonies (Aron et al., 1995).

Dans ce travail, nous avons comparé la sex-ratio primaire et la sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula*. Cette espèce présente 4 caractéristiques biologiques intéressantes : 1) les ouvrières sont complètement stériles (Passera, 1978), et tous les oeufs sont donc issus des reines; 2) cette espèce essentiellement monogyne peut se présenter sous forme digyne ou polygyne (8.2% des colonies, n= 71; Passera, non publié); 3) les sexués se développent exclusivement à partir des oeufs pondus par les reines immédiatement après la sortie d'hibernation (Passera, 1980). Cette période très brève ne dure que 2 à 3 semaines, et tous les oeufs pondus par la suite donnent naissance à des ouvrières; 4) cette espèce présente une distribution de la sex-ratio secondaire de type bimodale (voir résultats).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sex-ratio primaire

8 colonies ont été récoltées le 22 mars 1993 à proximité du Frau (Tarn-et-Garonne, France). A cette période de l'année, les reines de ces colonies n'ont pas encore repris leur activité de ponte. Chaque société est scindée en 4 sous-unités de taille identique, dont une seule contient la reine. Les 32 sous-unités ainsi constituées sont maintenues à 12 ± 2 °C. Le 30 mars (jour 0) les 8 sous-unités contenant chacune une reine sont placées dans des conditions d'élevage standard, à 27°C (voir Passera 1980). Après 4 jours, les oeufs pondus dans chaque sous-unité sont prélevés pour l'analyse de la sex-ratio primaire. Les 8 sous-unités suivantes sont alors placées à 27°C, et reçoivent les reines qui leur correspondent. Cette procédure est répétée 4 fois. Ensuite, 4 des 8 dernières sous-unités ont été maintenues avec leur reine dans les conditions standard de laboratoire pendant 4 mois, et les oeufs prélevés après 70 et 120 jours.

Ce dispositif expérimental a permis d'obtenir des oeufs pondus 4, 8, 12, 16, 70, et 120 jours après la reprise de la ponte suivant l'hibernation. En outre, dans la mesure où toutes les sous-unités sont maintenues à 12 ± 2°C jusqu'à ce qu'elles reçoivent une reine, cette procédure permet de minimiser un effet saisonnier potentiel sur l'élimination sélective des oeufs par les ouvrières (ceci au moins pour les 4 premiers relevés de la sex-ratio primaire).

9 colonies complémentaires ont été récoltées le 7 juillet 1993. La sex-ratio primaire et la sex-ratio secondaire ont été déterminé pour chacune d'entre elles.

Les oeufs sont sexés (n = 12, $2n$ = 24, Hauschteck, 1961) selon une technique décrite précédemment (Aron et al., 1994, 1995).

Sex-ratio secondaire

La sex-ratio secondaire numérique a été déterminée pour 49 colonies récoltées en juillet 1993, dans les jours précédant le vol nuptial. Le nombre de mâles et de femelles reproductrices (nymphes et adultes) a été comptabilisé pour chaque colonie.

L'investissement énergétique relatif dans chaque sexe de la descendance est estimé selon l'équation de base :

$$PM = \frac{N_m\ W_m}{N_m\ W_m + N_f\ W_f} \qquad (1)$$

où PM est la proportion d'énergie investie dans le sexe mâle, N_m et N_f respectivement le nombre de mâles et de femelles reproductrices, et, W_m et W_f respectivement le poids sec des mâles et des femelles reproductrices (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986).

RÉSULTATS

Sex-ratio primaire

Le figure 1a montre l'existence d'une très forte variation temporelle de la sex-ratio primaire ($F_{6,44}$= 25,38, p< 0,001, Test F de Scheffé - valeurs transformées en arc-sinus des racines carrées). Alors que la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines immédiatement à la sortie d'hibernation est supérieure à 35%, elle chute brutalement dans les 2 semaines qui suivent et se stabilise à une valeur proche de 10% pendant le reste de l'année. L'analyse de la sex-ratio primaire d'oeufs prélevés sur le terrain en juillet confirme ce résultat.

Cette dynamique de la sex-ratio primaire s'observe pour chaque reine évaluée individuellement. Lors de chaque relevé (après 4, 8, 12, 16, 70, 120 jours) toutes les reines produisent une proportion identique d'oeufs haploïdes (p> 0,44 pour toutes les comparaisons, Test $\chi^2_{(2)}$).

Ce pattern de la sex-ratio primaire correspond étroitement à celui de la période de production des sexués, laquelle n'a lieu que pendant une période très brève et très délimitée dans le temps (figure 1b). Seuls les oeufs pondus pendant les deux premières semaines après la reprise de la ponte, suivant la sortie d'hibernation, donnent des individus sexués. Le couvain pondu en dehors de cette période ne donne jamais d'ailés.

Sex-ratio secondaire

La sex-ratio secondaire présente une distribution de type bimodale, avec un mode de colonies produisant principalement - ou exclusivement - des individus mâles et un autre mode produisant des femelles reproductrices (figure 2). 45 sociétés sur les 49 récoltées (92%) ont une sex-ratio biaisée à plus de 80% en faveur d'un sexe. En outre, 17 colonies (35%) produisent uniquement des femelles reproductrices et 5 colonies (10%) exclusivement des mâles.

Le calcul de l'investissement énergétique relatif dans les deux sexes indique qu'il est fortement biaisé en faveur du sexe femelle. Selon l'équation (1), la proportion d'énergie investie dans le sexe mâle est égale à 0,24, ce qui correspond à un rapport énergétique

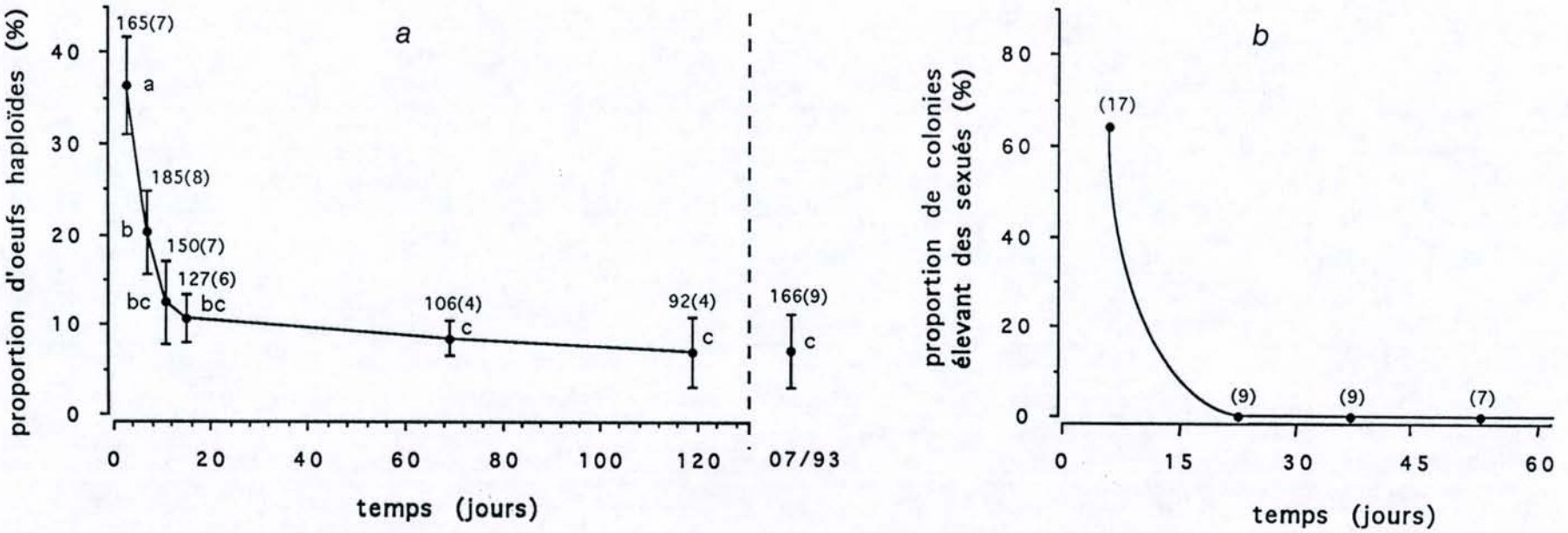


Figure 1: *a) Évolution temporelle ($\bar{x} \pm$ s.e.) de la sex-ratio primaire (proportion d'oeufs haploïdes) au laboratoire et en milieu naturel. Les relevés sont effectués 4, 8, 12, 16, 70, et 120 jours après la reprise de la ponte suivant la période d'hibernation. Le nombre d'oeufs analysés et le nombre de colonies dont ils sont issus (entre parenthèses) sont indiqués pour chaque relevé. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (ANOVA et Test F de Scheffé, $p < 0,05$); b) Proportion de colonies élevant du couvain sexué à partir d'oeufs pondus à différentes périodes (jours) après la sortie d'hibernation. Le jour 0 correspond à la reprise de la ponte. Les relevés ont été effectués pour des colonies élevant des oeufs pondus pendant les 2 premières semaines, et entre la troisième et la quatrième semaine, la quatrième et la sixième semaine, la sixième et la huitième semaine, après la reprise de la ponte. Le nombre de colonies observées est indiqué entre parenthèses (d'après Passera, 1980).*

Figure 1: *a) Changes over time ($\bar{x} \pm$ s.e.) in the primary sex-ratio (proportion of haploid eggs) in laboratory and field colonies. Primary sex-ratio is given 4, 8, 12, 16, 70, et 120 days after queens resumed egg-laying. The number of eggs and the number of colonies from which they were collected (parentheses) are reported for each sample. Treatments with lower case letters differed significantly (ANOVA and Scheffé F-test, $p < 0.05$); b) Proportion of colonies rearing sexual brood from eggs laid at different times (days) after queens resumed egg-laying (day 0). Colonies reared eggs laid during the first 2 weeks, and between the 3-4 weeks, the 4-6 weeks, the 6-8 weeks, after queens resumed egg laying. The number of colonies censused is indicated between brackets (from Passera, 1980).*

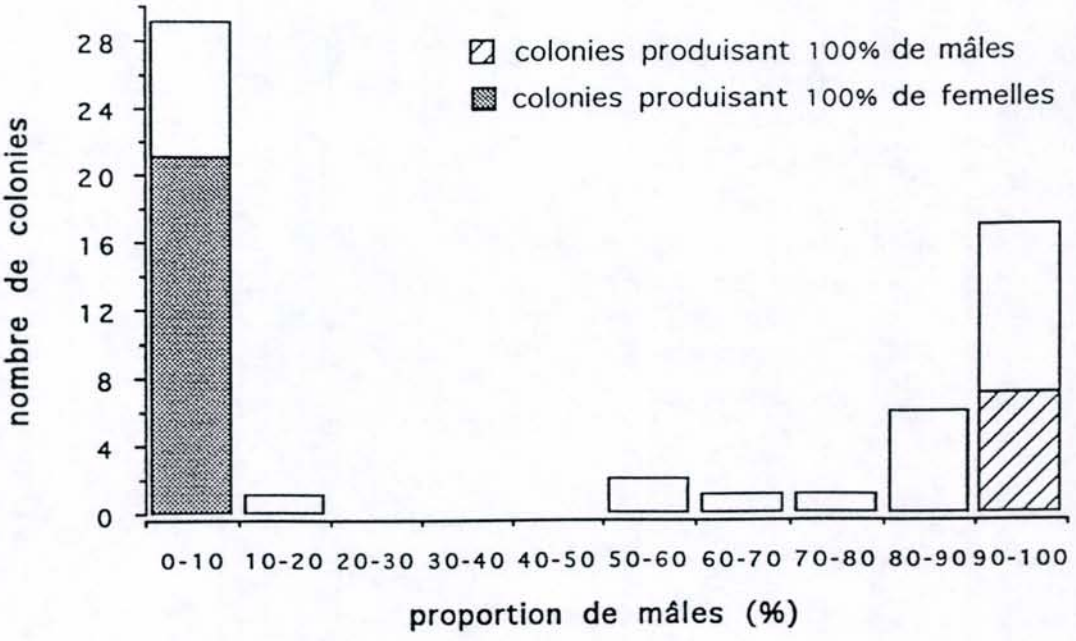


***Figure 2** : Distribution de la proportion de mâles (nymphes et adultes) dans les 49 colonies échantillonnées (N= 5329 sexués).*
***Figure 2** : Distribution of the proportion of males (pupae and adults) in the 49 colonies sampled (N= 5329 sexuals).*

femelles : mâles de 3,2 : 1 (n= 49 colonies, N= 5329 sexués). Néanmoins, les mâles ayant un taux métabolique plus élevé que les femelles, ce qui leur donne un "coût de production" supérieur à celui estimé par leur poids sec, il convient de corriger ce résultat en convertissant le rapport des poids secs femelles/mâles (Wf/Wm) par le coût énergétique C, où $C= (W_f/W_m)^{0.7}$ (Boomsma, 1989).

La proportion d'énergie investie dans le sexe mâles PM équivaut alors à:

$$PM= \frac{N_m}{N_f\ C} \cdot \frac{1}{1+\frac{N_m}{N_f\ C}}$$

ce qui se traduit par une sex-ratio secondaire sensiblement moins biaisée en faveur du sexe femelle, avec un investissement proportionnel dans le sexe mâle de 0,36, soit un rapport énergétique femelles : mâles de 1,8 : 1.

DISCUSSION

La comparaison de la sex-ratio primaire et de la sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula* suggère fortement que les ouvrières exercent un contrôle déterminant sur la sex-ratio numérique et l'investissement énergétique dans les deux sexes de la descendance.

Nos résultats montrent qu'une majorité des colonies se spécialisent dans la production quasi-exclusive de l'un ou l'autre sexe, ce qui conduit à une sex-ratio secondaire fortement bimodale. A l'inverse, il n'apparaît pas de distribution bimodale de la sex-ratio primaire. En effet, les reines des deux types de colonies produisent une

proportion identique d'oeufs haploïdes, de l'ordre de 35% à la sortie d'hibernation, et qui chute ultérieurement pour se stabiliser à une valeur proche de 10% le reste de l'année. En d'autres termes, alors que toutes les colonies contiennent des oeufs haploïdes, un grand nombre d'entre elles n'élèvent aucun mâle. Cette variation inter-coloniale de l'espérance de vie des mâles est manifestement un facteur prépondérant à l'origine de la sex-ratio bimodale des colonies.

Cette variation de l'espérance de vie du sexe mâle entre les colonies n'est pas compatible avec 2 des trois hypothèses proposées pour rendre compte du phénomène de bimodalité. La première hypothèse considère la disponibilité en ressources (*"Resource Level Hypothesis"*), et prédit que les colonies ayant un apport énergétique important (colonies de grand effectif, et/ou environnement riche) orienteraient une plus grande proportion du couvain femelle vers la voie sexuée (Nonacs, 1986; Deslippe et Savolainen, 1995). Cependant, de telles conditions favorables ne limitent en rien l'élevage de mâles. Or, nos résultats montrent que 35% des colonies récoltées produisent exclusivement des femelles reproductrices et aucun mâle; ce qui ne peut être interprété en tenant uniquement compte des conditions de l'environnement. La grande proportion de colonies spécialisées dans l'élevage exclusif de femelles reproductrices n'est pas non plus en accord avec l'hypothèse selon laquelle une compétition sexuelle (même très faible) induirait les colonies à produire des mâles jusqu'à un certain seuil, et ensuite, si les ressources le permettent, uniquement des femelles reproductrices (*"Constant Male Hypothesis"* - Frank, 1987). L'explication la plus probable permettant d'expliquer l'élimination sélective du sexe mâle dans certaines colonies est donc l'existence d'un conflit entre la reine et les ouvrières concernant la sex-ratio des colonies. L'hypothèse des asymétries relatives (*"Relative Relatedness Hypothesis"* - Boomsma et Grafen, 1990) tient compte des variations dans les asymétries de parenté, variations issues de divers paramètres comme le nombre de reines [près de 8,2% des colonies de *P. pallidula* possèdent plus d'une reine (Passera, non publié); cette proportion est sans doute supérieure compte tenu de la difficulté de capturer des reines chez cette espèce] ou encore le nombre d'accouplements de celles-ci. Selon l'hypothèse des asymétries relatives, on devrait s'attendre à ce que l'élimination sélective des mâles s'observe dans les colonies présentant les asymétries de parenté les plus importantes. Des analyses génétiques en cours devraient confirmer - ou infirmer - cette hypothèse pour rendre compte de la bimodalité chez *Pheidole pallidula.*

Un second aspect intéressant est la présence d'oeufs mâles (10%) dans toutes les colonies en juillet, alors que les oeufs pondus à cette saison ne donnent jamais d'individus reproducteurs, mais uniquement des ouvrières. Ces oeufs haploïdes sont donc invariablement éliminés par les ouvrières. Un résultat similaire a été obtenu chez deux autres espèces de fourmis. Chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines est toujours supérieure à 25% (Aron et al., 1994), alors que chez *Solenopsis invicta* toutes les reines en produisent au minimum 10% (Aron et al., 1995).

Enfin, il apparaît que l'investissement énergétique est fortement biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population.

L'ensemble de ces résultats suggèrent donc que les ouvrières de *Pheidole pallidula* sont à même de distinguer le couvain mâle du couvain femelle, et, fort de cette capacité, d'exercer un contrôle déterminant sur la sex-ratio des colonies. Une telle capacité à distinguer le sexe du couvain est une supposition implicite propre à toutes les hypothèses relatives aux conflits reines-ouvrières chez les hyménoptères eusociaux.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé avec le soutien financier de la Fondation Nationale Scientifique Suisse (n° 31-35584.92, 31-36907.93 et 3100-040828.94 - L.K.), le

Ministère français de l'Environnement (L.P.) et la Société Entomologique de France (S.A.)

RÉFÉRENCES

Aron, S., L. Passera et L. Keller, 1994. Queen worker conflict over sex ratio : A comparison of the primary and the secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. evol. Biol. 7 :* 403-418.

Aron, S, E. L. Vargo et L. Passera, 1995. Primary and secondary sex ratios in monogyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav. 49 :* 749-757

Boomsma, J. J., 1989. Sex-investment ratios in ants : has female bias been systematically overestimated? *Am. Nat. 133 :* 517-532.

Boomsma, J. J., 1991. Adaptive colony sex ratios in primitively eusocial bees. *TREE 6 :* 92-95.

Boomsma, J. J., 1993. Sex ratio variation in polygynous ants. In : *Queen Number and Sociality in Insects* (Keller, L., Ed.), Oxford University Press, Oxford, pp. 86-109.

Boomsma, J.J. et A. Grafen, 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution 44 :* 1026-1034

Bourke, A. F. G. et G. L. Chan, 1994. Split sex ratios in ants with multiple mating. *TREE 9 :* 120-122.

Crozier, R. H. et P. Pamilo, 1993. Sex allocation in social insects : problems in prediction and estimation. In : *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (Wrensch, D.L. et M. Ebberts, Eds), Chapman and Hall, New York, pp. 369-383.

Deslippe, R.J. et R. Savolainen, 1995. Sex investment in a social insect : the proximate role of food. *Ecology 76 :* 375-382.

Fisher, R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon.

Frank, S. A., 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. and Sociobiol. 20 :* 195-201.

Hamilton, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior. I & II. *J. Theor. Biol. 7 :* 1-52.

Hasegawa, E., 1994. Sex allocation in the ant *Colobopsis nipponicus* (Wheeler). I. Population sex-ratio. *Evolution 48 :* 1121-1129.

Hauschteck, E., 1961. Die Chromosomen von fünf Ameisenarten. *Revue Suisse de Zoologie 68 :* 218-223.

Keller, L., S. Aron et L. Passera. Inter-nest sex ratio variation and male brood survival in the ant *Pheidole pallidula*. *Behav. Ecol., sous presse.*

Mueller, U. G., 1991. Haplodiploidy and the evolution of facultative sex ratios in a primitively eusocial bee. *Science 254 :* 442-444.

Mueller, U. G., 1994. DNA fingerprinting analysis of parent-offspring conflict in a bee. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA 91 :* 5143-5147.

Nonacs, P., 1986. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Quart. Rev. Biol. 61 :* 1-21.

Pamilo, P., et R. Rosengren, 1983. Sex ratio strategies in *Formica* ants. *Oikos 40 :* 24-35.

Passera, L., 1978. Une nouvelle catégorie d'oeufs alimentaires : Les oeufs alimentaires émis par les reines vierges de *Pheidole pallidula* (Nyl.). *Ins. Soc. 25 :* 117-126.

Passera, L., 1980. La ponte d'oeufs préorientés chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.). *Ins. Soc. 27 :* 79-95.

Queller, D. C., J. E. Strassmann, C. R. Solis, C. R. Hughes et D. M. Deloach, 1993. A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. *Nature 365 :* 639-641.

Sundström, L., 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature 367 :* 266-268.

Trivers, R. L., 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool. 14 :* 249-264.

Trivers, R. L. et H. Hare 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science 191 :* 249-263.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 39-45 (1996)

LA RECONNAISSANCE DU SEXE LARVAIRE CHEZ LES FOURMIS : LA FOURMI D'ARGENTINE ET LES LARVES MALES

PASSERA L. et ARON S.

Laboratoire d'Ethologie & Psychologie Animale, URA 1837,
Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne,
31062 Toulouse Cedex, (France)

Résumé : L'attribution des ressources énergétiques au couvain mâle et femelle implique que les ouvrières sont capables de reconnaître le sexe des larves afin de contrôler la proportion des sexes élevés. La fourmi d'Argentine est un bon modèle pour ce type d'étude car on sait que les ouvrières d'une colonie avec reines éliminent les larves mâles. Dans ce travail, nous avons déterminé à quels moments le couvain mâle est reconnu et détruit. Les oeufs haploïdes sont épargnés, ce qui pourrait signifier qu'ils ne sont pas identifiés. Par contre environ la moitié du couvain mâle est éliminée juste après l'éclosion quand les jeunes larves mâles ne sont pas encore identifiables par l'expérimentateur. Le restant du couvain mâle sera dévoré plus tard quand les larves prennent un phénotype mâle. Ces données montrent que les ouvrières sont donc capables de reconnaître les sexes et les stades du couvain. Ces résultats sont discutés dans la cadre de la théorie de la "sexual deception" et de la théorie du conflit parents - descendants.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, conflit reine-ouvrières, reconnaissance du couvain, théorie de la "sexual deception".*

Abstract : Sex brood recognition in ants : the Argentine ant and the male larvae.
The allocation of resources to the female and male brood in social hymenoptera suggests that workers recognise the sex larvae in order to control the sex ratio. The Argentine ant is a good candidate to investigate this behaviour because workers of queenright colonies eliminate male larvae. In this paper we investigated the stages at which workers distinguished and destroyed male brood. Haploid eggs were spared indicating that they may be not identified. By contrast, approximately half of the male brood was eliminated at an early stage, just after hatching, when it is impossible for an observer to identify the sex of the larvae. The other half was cannibalised when the male larvae grew up and reached a phenotypic male appearance. Our data demonstrate that workers are able to discriminate between the different sexes and classes of brood. These results are discussed with regards to the "sexual deception" and the parent - offspring conflict theories.

Key words : *Argentine ant, queen-worker conflict, brood recognition, sexual deception theory.*

INTRODUCTION

Les sociétés d'Hyménoptères constituent depuis les travaux d'Hamilton (1964) un matériel privilégié pour l'étude de la sélection de parentèle. L'attention s'est ensuite portée sur les conflits génétiques entre castes femelles d'une même société grâce par exemple aux travaux de Trivers et Hare (1976), Charnov (1982), Franks (1987) puis plus récemment ceux de Pamilo (1990) ou de Boomsma (1993). Ces études montrent que les reines investissent à part égale dans les deux sexes alors que les ouvrières, quand elles sont fertiles, cherchent à privilégier leurs propres fils et quand elles sont

stériles donnent la préférence à l'élevage de leurs soeurs aux dépens de celui de leurs frères.

Ces résultats impliquent la reconnaissance par les ouvrières du sexe du couvain afin qu'elles puissent lui faire subir des traitements différenciés. Or de telles études relatives à l'identification du sexe du couvain par les ouvrières, malgré leur importance théorique considérable, n'ont été abordées qu'une fois par Nonacs et Carlin (1990): les ouvrières de *Camponotus floridanus* semblent incapables de distiguer les larves mâles des larves femelles. La fourmi d'Argentine *Linepithema humile* = *Iridomyrmex humilis* nous a semblé constituer un bon matériel d'étude car dans un précédent travail nous avons établi que les ouvrières sont capables de distinguer les deux phénotypes ouvrière et reine au sein des larves femelles (Passera *et al.*, 1995).

Nous nous proposons ici de montrer que la capacité à distinguer des phénotypes larvaires s'étend à celle des génotypes. Chez la fourmi d'Argentine, les reines pondent pendant toute la période de ponte des oeufs haploïdes dont la proportion varie de 30 à presque 50% selon la saison (Passera *et al.*, 1988a; Aron *et al.*, 1994). Pourtant on ne trouve des nymphes mâles qu'à la fin du printemps, lorsque les colonies qui ont éliminé la plupart des reines adultes élèvent une nouvelle génération de sexués (Passera *et al.*, 1988a; Keller *et al.*, 1989; Vargo et Passera, 1991; Aron *et al.*, 1994). Dès la mi-juin il n'y a plus aucun sexué mâle sur le terrain alors même que les reines de la nouvelle génération pondent des oeufs haploïdes. On peut supposer que les formes mâles sont éliminées par cannibalisme à un stade inconnu lorsque le couvain est élevé en présence de reines fécondées.

MATERIEL ET METHODES

La morphologie des jeunes larves mâles ne permet pas de les séparer des larves ouvrières. Par contre les larves dépassant une taille de 1,8 mm sont à coup sûr des larves mâles, cette taille étant celle à laquelle les larves ouvrières se nymphosent (Passera *et al.*, 1988a). L'expérimentation a été réalisée à partir de 8 sociétés stocks comptant des milliers d'ouvrières, récoltées en hiver et élevées en conditions estivales standardisées au laboratoire (Passera *et al.*, 1988a). Dans ces conditions on sait qu'environ 47 % de leurs oeufs sont haploïdes (Aron *et al.*, 1994). Trois de ces sociétés stocks conservent leurs très nombreuses reines (plusieurs dizaines). Les 5 autres sont orphelinées après avoir permis aux reines de pondre. Elles sont regardées comme des élevages témoins dont le grand nombre d'ouvrières les rapproche des sociétés naturelles dont on sait qu'elles ne conservent que très peu de reines au printemps (Keller *et al.* 1989). Pour ce qui concerne les oeufs et les larves à phénotype non identifiable, nous avons puisé du couvain dans les 3 sociétés stocks avec reines. Nous avons ainsi constitué quatre types de lots formés d'une seule catégorie de couvain :

- une centaine d'oeufs;
- 10 à 20 petites larves inférieures à 1,1 mm;
- 10 à 20 larves moyennes de1,1 à 1,4 mm;
- 10 à 20 grandes larves de 1,4 à 1,8 mm.

Ces lots de couvain sont confiés à des élevages formés d'environ 1000 ouvrières orphelines provenant des mêmes sociétés stocks avec reines (élevages traités). D'autres lots de couvain sont confiés à des unités de 1000 ouvrières plus 4 reines fécondées (élevages témoins).

Concernant les grandes larves à phénotype identifiable et les nymphes ouvrières et mâles, elles ont été prélevées dans les élevages stocks les uns dépourvus de reines et produisant donc des formes sexuées, les autres pourvus de reines et ne produisant que des phénotypes ouvrières. Larves identifiables et nymphes des 2 sexes ont été confiées par lots de 5 à 10 à des unités formées de 5 reines fécondes et environ 1000 ouvrières. Ouvrières éleveuses et reines proviennent des sociétés stocks.

RESULTATS

1. Oeufs et larves à phénotype non identifiable

Concernant l'élevage des oeufs et des larves à phénotype non identifiable, nous avons obtenu les résultats suivants (fig.1) :

- à partir des oeufs, obtention de 40,7% de nymphes mâles
- à partir de petites larves, obtention de 19,0% de nymphes mâles
- à partir de larves moyennes, obtention de 19,6% de nymphes mâles
- à partir de grandes larves, obtention de 16,9% de nymphes mâles.

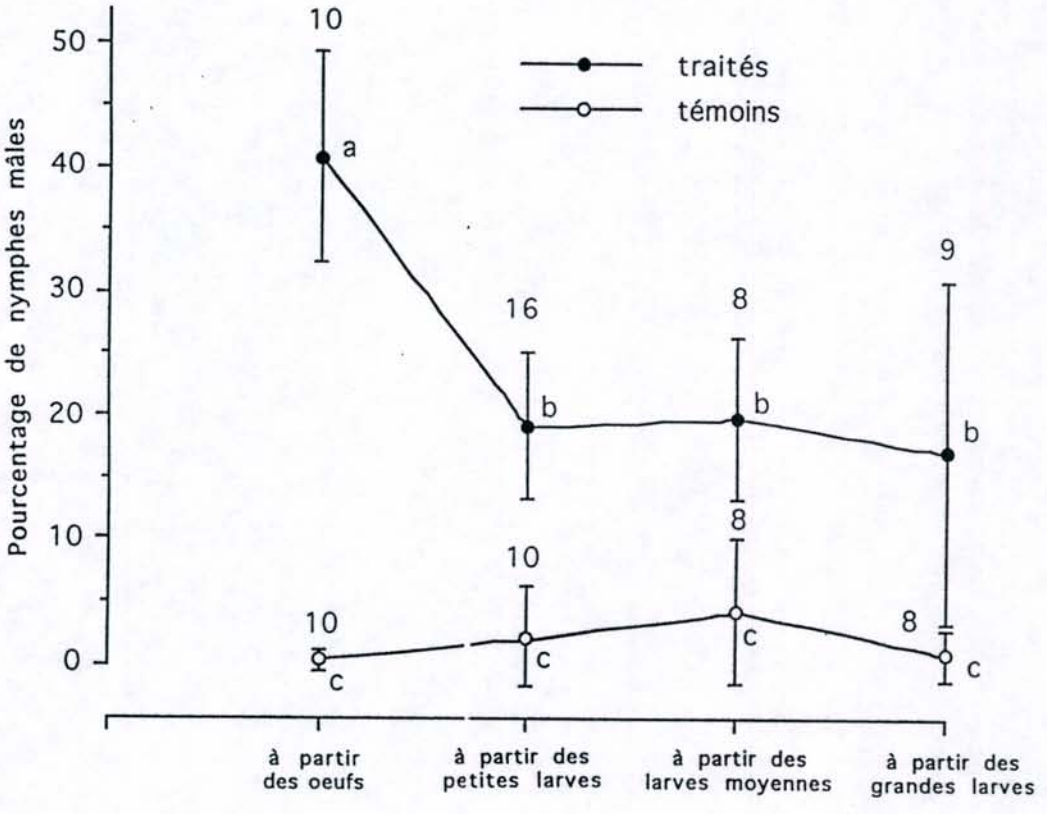


Fig.1. *Pourcentage de nymphes mâles obtenues en élevant des oeufs ou des larves à phénotype non identifiable prélevés dans des élevages stocks avec reines. Les larves ont été triées en 3 catégories : petites larves (moins de 1,1 mm); larves moyennes (de 1,1 à 1,4 mm); grandes larves (de 1,4 à 1,8 mm). Les unités expérimentales possèdent environ 1000 ouvrières orphelines. Les unités témoins possèdent environ 1000 ouvrières et 4 reines fécondées. Chaque point représente la moyenne ± SD. Le nombre d'expériences réalisées figure au-dessus de chaque barre. Les traitements affectés d'une lettre différente sont significativement différents (ANOVA et Scheffé F-tests $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).*

Fig.1. *Percentage of male pupae obtained from the rearing of eggs, and unidentified larvae originating from stock queenright colonies. The larvae were sorted into 3 categories according to their size : small (less than 1.1 mm), medium (from 1.1 to 1.4 mm) and large (from 1.4 to 1.8 mm). Experimental units were given about 1000 queenless workers. Control units were given about 1000 workers and 4 inseminated queens. Data points are means ± SD. Number of replicates is given above each bar. Treatments with different lower case letters differed significantly (ANOVA and Scheffé F-tests $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).*

L'analyse de variance (après transformation des données en arcsinus des racines carrées) appliquée à l'ensemble des lots traités donne une valeur $F_{3, 39} = 11,43$ hautement significative ($p = 0,0001$). Mais le test de Scheffé montre qu'il n' y a pas de différences significatives entre les trois groupes expérimentaux impliquant des larves. Nous avons comparé le pourcentage de nymphes mâles obtenues à partir de l'élevage d'oeufs dans les élevages traités (40,7% ± 8,5) à celui relevé dans les 5 sociétés stocks orphelines (42,8% ± 9,4) et au pourcentage d'oeufs haploïdes pondus par les reines dans la nature tel qu'il a été établi dans le travail d'Aron *et al.*, 1994 (46,9 % ± 9,4). Il n'y a pas de différence significative : $F_{2, 16} = 0,471$, $p = 0,63$ NS (transformation des données en arcsinus des racines carrées). En clair, l'élevage des oeufs prélevés dans un nid pourvu de reines conduit les ouvrières orphelines à élever un nombre de mâles correspondant au nombre d'oeufs haploïdes présents dans le couvain. Il n'y a donc pas eu élimination des oeufs haploïdes dans les nids à reines. Par contre, l'élevage dans les mêmes conditions des petites larves conduit à obtenir deux fois moins de nymphes mâles. Il y a donc eu élimination d'environ la moitié des larves mâles juste après l'éclosion. Les larves mâles qui ont été épargnées à ce stade continuent sont élevées jusqu'au stade grandes larves.

2. Larves à phénotype mâle

Seulement 5,4% des larves à phénotype mâle parviennent à la nymphose alors que les larves à phénotype ouvrière se nymphosent dans la proportion de 67,6% (t = 12,2; p = 0,0001; transformation des données en arcsinus des racines carrées) (fig.2).

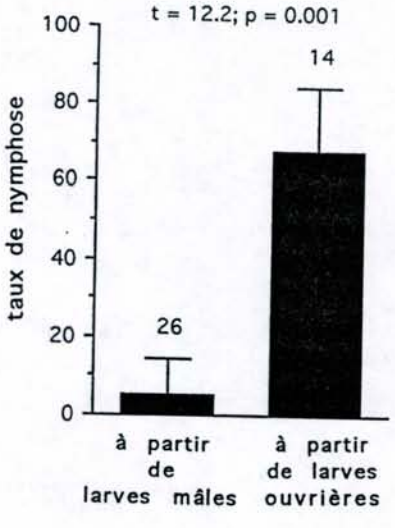


Fig.2. *Taux de nymphoses obtenues en faisant élever des larves à phénotype mâle ou ouvrière par des unités formées d'environ 1000 ouvrières et 5 reines fécondées. Moyennes ± SD. Le nombre d'essais figure au-dessus de chaque barre (t-test $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).*

Fig.2. *Rate of nymphosis obtained from larvae exhibiting male or worker phenotype, reared by units consisting of about 1000 workers and 5 inseminated queens. Means ± SD. Number of replicates is given above each bar (t-test $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).*

Les larves mâles qui ont échappé au massacre au moment de l'éclosion de l'oeuf sont donc éliminées à ce stade. Un examen attentif des élevages permet d'ailleurs de repérer les larves en cours de destruction : elles apparaissent de plus en plus ratatinées jusqu'à disparaître totalement.

3. Nymphes mâles

Quatre-vingt-sept pour cent des nymphes ouvrières atteignent le stade adulte, ce qui est tout à fait comparable au pourcentage de 78 % observé pour les nymphes mâles. (t =1,4; p = 0,19 NS; transformation des données en arcsinus des racines carrées) (fig.3). Les ouvrières ne font donc aucune différence dans le traitement des deux types de nymphes.

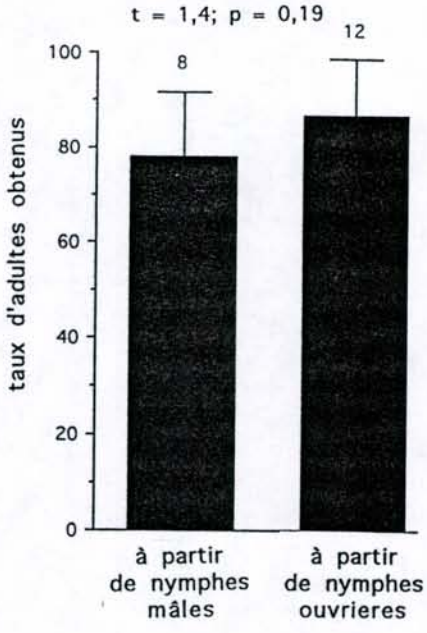


Fig.3. *Taux d'adultes obtenus à partir de nymphes mâles et ouvrières élevées par des unités formées d'environ 1000 ouvrières et 5 reines fécondées. Moyennes ± SD. Le nombre d'essais figure au-dessus de chaque barre (t-test p < 0,05; données transformées en arcsinus des racines carrées).*

Fig.3. *Rate of adults obtained from male and worker pupae reared by units consisting of about 1000 workers and 5 inseminated queens. Means ± SD. Number of replicates is given above each bar (t-test p < 0.05; square root arcsine transformed data).*

DISCUSSION

Nos résultats montrent que les ouvrières de la fourmi d'Argentine savent parfaitement identifier le sexe du couvain et identifier les larves mâles puisqu'elles les détruisent sélectivement en présence de reines fécondées. C'est un argument qui va à l'appui de la théorie qui traite du conflit reine - ouvrière chez les Hyménoptères sociaux (Trivers et Hare, 1976) et qui suppose des traitements différenciés des larves des deux sexes.

La reconnaissance des formes mâles est très précoce bien qu'elle ne puisse se faire au stade oeuf. C'est juste après l'éclosion qu'environ la moitié des larves mâles sont éliminées dans les élevages ayant conservé des reines. Les larves épargnées seront éliminées à leur tour, lorsqu'elles approcheront du moment de la nymphose en prenant un phénotype mâle identifiable. Par contre les nymphes mâles sont épargnées. Ces résultats renforcent ceux concernant les larves royales qui elles aussi sont précocement détectées et éliminées en présence de reines fécondées (Passera *et al.*, 1995). Il est donc clair que les ouvrières de la fourmi d'Argentine savent discriminer le sexe des larves.

Il est intéressant d'étudier la valeur de ce phénomène dans le cadre de l'hypothèse de la "sexual deception" développée par Nonacs (1990). Selon cet auteur, en cas de conflit reine - ouvrières sur la paternité des mâles de la société, les reines auraient intérêt à masquer le sexe des larves haploïdes dont elles sont la mère afin que leurs ouvrières ne les détruisent point pour les remplacer par leurs propres fils. C'est en effet ce qui se passe chez *Camponotus floridanus* où les ouvrières traitent de manière comparable des larves des deux sexes mais font la distinction entre nymphes mâles et femelles (Nonacs et Carlin, 1990). Bien sûr cette hypothèse n'est applicable que si les ouvrières sont fertiles et peuvent pondre des oeufs à devenir mâle. Ce n'est pas le cas de *Linepithema humile* dont les ouvrières sont stériles en toutes circonstances (Passera *et al.*, 1988 a). Il est alors inutile pour les reines de cacher leurs descendants mâles puisqu'il n'y a pas de conflit concernant l'origine de ce sexe. On peut citer aussi le cas de *Monomorium pharaonis*, une espèce dont la biologie est très semblable à celle de la fourmi d'Argentine et où il y a destruction, donc identification, des larves sexuées (Edwards, 1991). Dans ce dernier cas on ne sait pas toutefois si les ouvrières différencient les larves royales des larves mâles.

On peut s'étonner que la reconnaissance ne se manifeste pas dès le stade oeuf ce qui serait plus économique en terme de coût énergétique. Il faut remarquer toutefois que le stade oeuf ne nécessite pas de dépense alimentaire comme l'exigent les jeunes larves. Autre point d'interrogation : pourquoi les ouvrières épargnent-elles environ la moitié des jeunes larves mâles pour les exécuter plus tard ? Il s'agit peut-être là d'une stratégie permettant à une espèce très mobile comme la fourmi d'Argentine, susceptible de perdre ses reines lors de déménagements, de retrouver rapidement des femelles reproductrices en élevant des reines à partir du couvain femelle et des mâles à partir des larves mâles épargnées. Nous avons montré que ce mécanisme de secours fonctionne très efficacement (Passera *et al.*, 1988b). Quant aux nymphes mâles qui sont épargnées on peut estimer que leur destruction n'est plus indispensable puisque leur coût énergétique est quasi-nul de même d'ailleurs que les mâles auxquels elles donnent naissance et qui ne sont presque pas nourris.

Nos résultats montrent donc qu'il pourrait y avoir chez les Hyménoptères sociaux utilisation deux stratégies possibles dans le cadre de la gestion des conflits reines - ouvrières: emploi de la "sexual deception" chez les espèces où les ouvrières sont fertiles et à l'inverse identification précoce des formes mâles quant les ouvrières sont stériles. Cette faculté s'avère adaptative quand la reine, comme c'est le cas chez la fourmi d'Argentine, pond des oeufs mâles en permanence (Aron *et al.*, 1994). Les ouvrières peuvent alors détruire sélectivement une partie des larves mâles pendant la saison de reproduction afin de privilégier l'élevage des reines avec lesquelles elles ont plus de gènes en commun. Elles détruiront enfin totalement les formes mâles devenues inutiles après la saison de la reproduction.

Quant aux signaux qui permettent aux ouvrières d'identifier les larves sexuées on peut penser bien sûr à des marqueurs chimiques mais les données manquent encore totalement.

Références

ARON, S., L. PASSERA & L. KELLER, 1994. Queen-worker conflict over sex ratio. A comparison of primary and secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis. J.Evol. Biol. 7:* 403-418.

BOOMSMA, J.J., 1993. Sex ratio variation in polygynous ants. In : L. Keller ed. *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 86-109.

CHARNOV, E. L., 1982. Parent offspring conflict over reproductive effort. *Am. Nat. 119:* 736-737.

EDWARDS, J.P., 1991. Caste regulation in the pharaoh's ant *Monomorium pharaonis:* recognition and cannibalism of sexual brood by workers. *Physiol. Entomol. 16:* 263-271.

FRANKS, S.A., 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. Sociobiol. 20:* 195-201.

HAMILTON, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior. I & II. *J. Theor. Biol. 7:* 1-52.

KELLER, L., L. PASSERA & J.P. SUZZONI, 1989. Queen execution in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Physiol. Entomol. 14:* 157-163.

NONACS, P., 1990. Male parentage and sexual deception in social insects. In : G.K. Veeresh, B. Mallick & C.A. Viraktamath eds. *Social Insects and the Environment (Proc. 11th Intern. Congr. IUSSI, Bangalore, India)* Oxford & IBH Publishing Co. (PVT.) Ltd., New Delhi, Bombay, Calcutta, pp.351-352.

NONACS, P. & N.F. CARLIN, 1990. When can ants discriminate the sex of brood; a new aspect of queen-worker conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87:* 9670-9673.

PAMILO, P., 1990. Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behav. Ecol. Sociobiol. 27:* 31-36.

PASSERA L., S. ARON & D. BACH , 1995. Elimination of sexual brood in the Argentine ant *Linepithema humile* : queen effect and brood recognition. *Entomol. Exp. Appl. 75:* 203-212.

PASSERA, L., L. KELLER & J.P. SUZZONI, 1988a. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ins. Soc. 35:* 19-33.

PASSERA, L., L. KELLER & J.P. SUZZONI, 1988b. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche 95:* 59-66.

TRIVERS, R. L. & H. HARE, 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science 191:* 249-263.

VARGO, E.L. & L. PASSERA, 1991. Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behav. Ecol. Sociobiol. 28:* 161-169.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 47-55 (1996)

FLEXIBILITÉ DU COMPORTEMENT DE PRÉDATION EN FONCTION DU POIDS DES PROIES CHEZ LA FOURMI *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

SCHATZ B.[1,2], LACHAUD J.-P.[1,2] & BEUGNON G.[1]

[1]LEPA, URA-CNRS 1837, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France)
[2]ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

Résumé: La fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger est une espèce néotropicale, chassant ses proies au sol. Afin d'étudier la gamme des stratégies prédatrices de cette espèce, nous avons offert des larves de vers de farine, dont le poids s'échelonnait de 4 à 204 mg. Trois types de stratégies prédatrices ont été utilisées en fonction de la taille de la proie: la chasse solitaire, le recrutement local ou le recrutement au nid. Après une séquence initiale commune (recherche de la proie, détection, localisation), la séquence de prédation présente des différences, en fonction du poids de la proie, en ce qui concerne: le type d'approche, le lieu de saisie de la proie, le comportement après piqûre de la proie et le type de transport. Néanmoins, toutes les proies ont été piquées et les prédatrices ont toujours respecté une phase d'attente d'immobilisation de la proie entre la piqûre et la phase de transport, excepté pour les proies très petites. Le temps de capture et de transport des proies, et le nombre d'individus impliqués dans chaque séquence de prédation sont corrélés positivement au poids de la proie, et ceci même à l'intérieur de chaque stratégie collective suggérant l'intervention d'un recrutement gradué. Cette flexibilité prédatrice a sans doute contribué au succès de cette espèce en milieu néotropical, et confirme son rôle en tant qu'agent potentiel de contrôle biologique.

Mots-clés: *Prédation, flexibilité comportementale, recrutement, ponérine,* Ectatomma ruidum

Abstract: Flexibility of predatory behaviour according to the weight of prey in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

The ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger is a neotropical species, hunting on the ground. In order to study the range of predatory strategies, hunters of this species were offered larvae of *Tenebrio molitor*, which weights extended from 4 to 204 mg. Three types of predatory strategies were defined following increase in the size of prey, i.e. respectively solitary hunting, cooperative hunting and group hunting with recruitment. After a common initial sequence (search for prey, detection, localization), the following predatory sequence have varied concerning the type of approach, the site of seizure, the reaction after stinging and the type of transport. Nevertheless, all prey were always stung and all hunters always respected a waiting phase until the immobilization of the prey, except in the case of very small prey. The time of capture and the number of individuals involved in each predatory sequence were positively correlated with the weight of the prey. Moreover, the number of hunters was correlated with the weight of the prey within each strategy with recruitment, illustrating a typical graded recruitment. This predatory flexibility certainly contributed to the development of this species in neotropical biotopes, and sustains its efficiency as a potential agent of biological control.

Key words: *Predation, behavioural flexibility, recruitement, ponerine,* Ectatomma ruidum

INTRODUCTION

Comme toutes les Ponerinae (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), les fourmis du genre *Ectatomma* sont essentiellement carnivores et leur importance comme agents potentiels de contrôle biologique a été soulevée par divers auteurs (COOK, 1905; WEBER, 1946; DEJEAN & LACHAUD, 1992). C'est le cas notamment d'*Ectatomma ruidum* qui constitue

un élément important de contrôle biologique dans les plantations de café-cacao au Mexique (LACHAUD, 1990; LACHAUD et coll., 1995a) et de maïs au Nicaragua (PERFECTO, 1990, 1991). Malgré la taille relativement faible de ses colonies (en moyenne 80 à 90 ouvrières pour une société adulte), cette espèce est dominante dans les plantations de caféiers de la zone agricole du Soconusco (état du Chiapas, Mexique) du fait de sa densité de population qui peut dépasser 11000 nids à l'hectare (LACHAUD et coll., 1995a).

Bien que l'analyse des stratégies prédatrices employées par *E. ruidum* en conditions naturelles montre que la prédation est solitaire dans 96% des cas (LACHAUD & SCHATZ, non publié), les ouvrières sont également capables de recruter occasionnellement des congénères (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). Le poids des proies apparaissant, *a priori*, comme un facteur-clé dans l'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies, nous avons voulu étudier dans quelle mesure des variations au niveau de ce paramètre pouvaient se répercuter sur le comportement prédateur des chasseuses.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cinq colonies d'*E. ruidum*, récoltées à Izapa près de Tapachula (Chiapas, Mexique) et renfermant entre 70 et 350 ouvrières, ont été placées dans une pièce expérimentale en conditions contrôlées de température (25±1 °C), d'humidité (60±5 %) et de photopériode (12h de lumière / 12h d'obscurité). Les colonies ont été maintenues dans des nids en plâtre connectés à des aires de chasse, où les ouvrières avaient libre accès à leur nourriture (solution de miel et pulpe de pomme).

Pendant toute la durée de cette étude, les proies, offertes tous les 3 ou 4 jours, ont consisté uniquement en larves vivantes de *Tenebrio molitor* dont le poids s'échelonnait entre 4 et 204 mg. Dans cette gamme de poids, le poids des proies utilisées à chaque test est aléatoire, chaque proie étant pesée juste avant d'être déposée au centre des aires de chasse, c'est-à-dire à environ 20 cm de l'entrée du nid.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Nous avons distingué trois stratégies générales: la chasse en solitaire, la stratégie coopérative et le recrutement au nid (les stratégies de chasse en solitaire et de recrutement au nid ayant chacune deux variantes).

Stratégies en solitaires

Il existe deux variantes de la chasse en solitaire. La première se rencontre lors de la confrontation avec les plus petites larves de *Tenebrio molitor* (4 à 12 mg).

La séquence prédatrice débute classiquement (Fig. 1) par la succession des phases de détection, de localisation, d'approche et d'antennation déjà décrites chez cette espèce (LACHAUD, 1990) et aboutit à la saisie de la proie. Après la piqûre, les proies immobiles sont transportées directement au nid. Les proies mobiles, elles, sont piquées à nouveau et une période d'attente d'immobilisation de la proie est alors respectée avant le transport au nid. L'entrée dans le tube d'accès au nid se fait directement, c'est-à-dire par devant.

Dans cette première variante, il n'y a pas de direction préférentielle pendant l'approche de la proie, et la saisie s'effectue le plus souvent au niveau de la partie médiane de la proie. Par contre, à partir de la seconde variante, et ceci jusqu'à la dernière stratégie collective, l'approche est préférentiellement orientée vers la partie médiane de la proie et la saisie s'effectue au niveau de la tête, juste en arrière de celle-ci.

Cette seconde variante de la chasse en solitaire s'observe pour des proies relativement plus grosses (9 à 30 mg). L'attente de l'immobilisation de la proie est toujours respectée (Fig. 2) et l'entrée au nid s'effectue presque exclusivement de manière indirecte, c'est-à-dire que l'ouvrière rentre à reculons avec sa proie dans le tube de connexion au nid (voir LACHAUD, 1990).

D'une manière générale, 85% environ des individus ayant débuté une séquence en solitaire ramènent leur proie au nid.

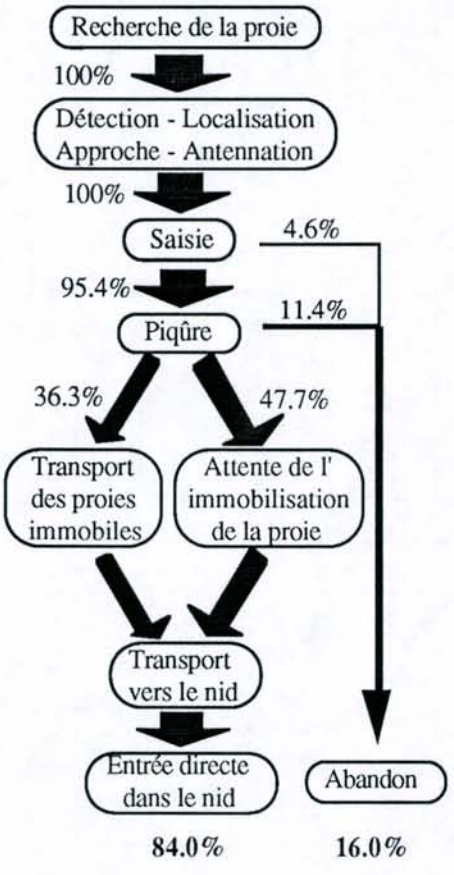


Figure 1. *Diagramme séquentiel de la stratégie en solitaire de type 1 (n = 44). Flow diagram of the solitary strategy type 1 (n = 44).*

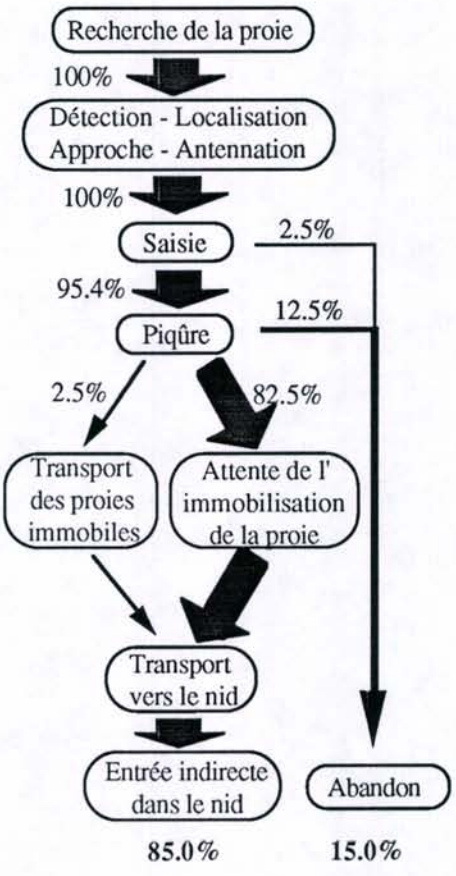


Figure 2. *Diagramme séquentiel de la stratégie en solitaire de type 2 (n = 40). Flow diagram of the solitary strategy type 2 (n = 40).*

La stratégie coopérative ou recrutement local

Cette stratégie a été utilisée pour des proies pesant de 13 à 98 mg. Nous retrouvons ici (Fig. 3) les phases d'approche aboutissant à la saisie. C'est au niveau de la saisie que débute le recrutement local d'individus qui se poursuit pendant les piqûres successives de la proie. Ce recrutement s'effectue sur place (sans retour au nid) et utilise un ou plusieurs canaux sensoriels (qui restent à déterminer), comme c'est le cas chez *Odontomachus troglodytes* (DEJEAN, 1988).

Certaines piqûres s'effectuent dans une posture que nous avons qualifiée de "prudente", et qui consiste, pour l'ouvrière, à relever ses pattes au moment de la piqûre. Un tel comportement se retrouve chez d'autres ponérines, notamment chez *Palthothyreus tarsatus* (DEJEAN, 1988; DEJEAN et coll., 1993) et *Pachycondyla villosa* (DEJEAN et coll., 1990) confrontées à des proies de grande taille. Ce type de piqûre est parfois suivi d'une attente prolongée de l'immobilisation de la proie, qui dure au moins deux minutes et demi (alors que l'attente classique dure entre 20 et 40 secondes). Au moment de la phase de transport, deux nouveaux types d'abandon apparaissent: des abandons "avant" et d'autres "pendant" la phase de transport.

Environ 71% des ouvrières impliquées dans la séquence après recrutement local, ont ramené la proie jusqu'au nid.

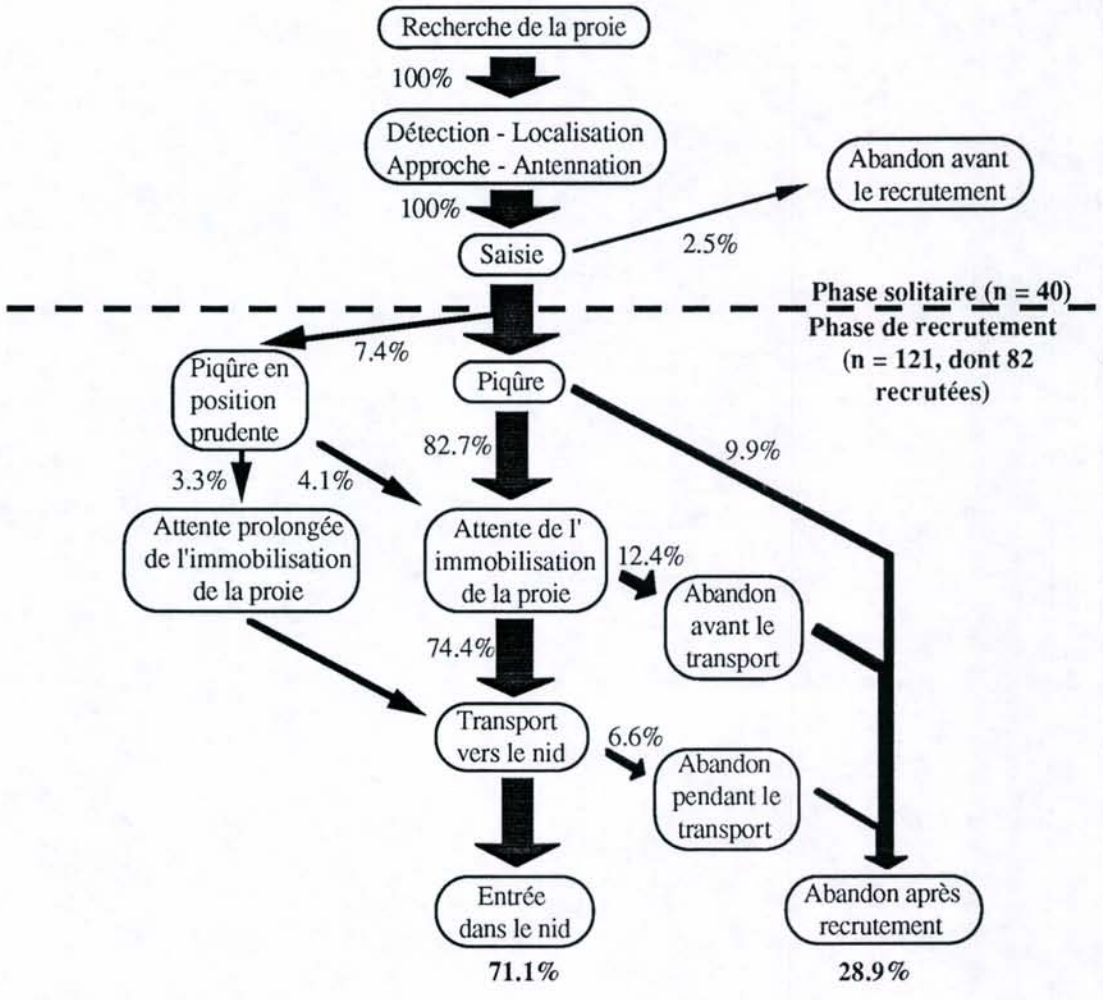


Figure 3. *Diagramme séquentiel de la stratégie avec recrutement local. Flow diagram of the strategy with local recruitment.*

Le recrutement au nid

Nous avons distingué ici deux variantes: le recrutement au nid suivi du transport au nid et le recrutement suivi du découpage de la proie et du transport des morceaux.

La première variante (Fig. 4) apparaît pour des proies pesant de 61 à 155 mg. Nous retrouvons ici la phase d'approche aboutissant à la saisie, puis à la piqûre. A ce moment, l'ouvrière quitte sa proie, se dirige vers son nid et en ressort avec une démarche saccadée, typique du recrutement de masse archaïque employé par cette espèce (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). Après avoir retrouvé la proie, les ouvrières la saisissent et la piquent plusieurs fois. Elles attendent ensuite l'immobilisation de la proie avant de la transporter au nid. La piqûre en position prudente est ici plus fréquente et très nettement associée à une attente prolongée de l'immobilisation de la proie. On retrouve les abandons avant et pendant la phase de transport, mais la proie peut également être abandonnée au cours de cette derniere phase.

Au total, 59% des ouvrières impliquées dans cette séquence de prédation après recrutement au nid, ont ramené la proie jusqu'au nid.

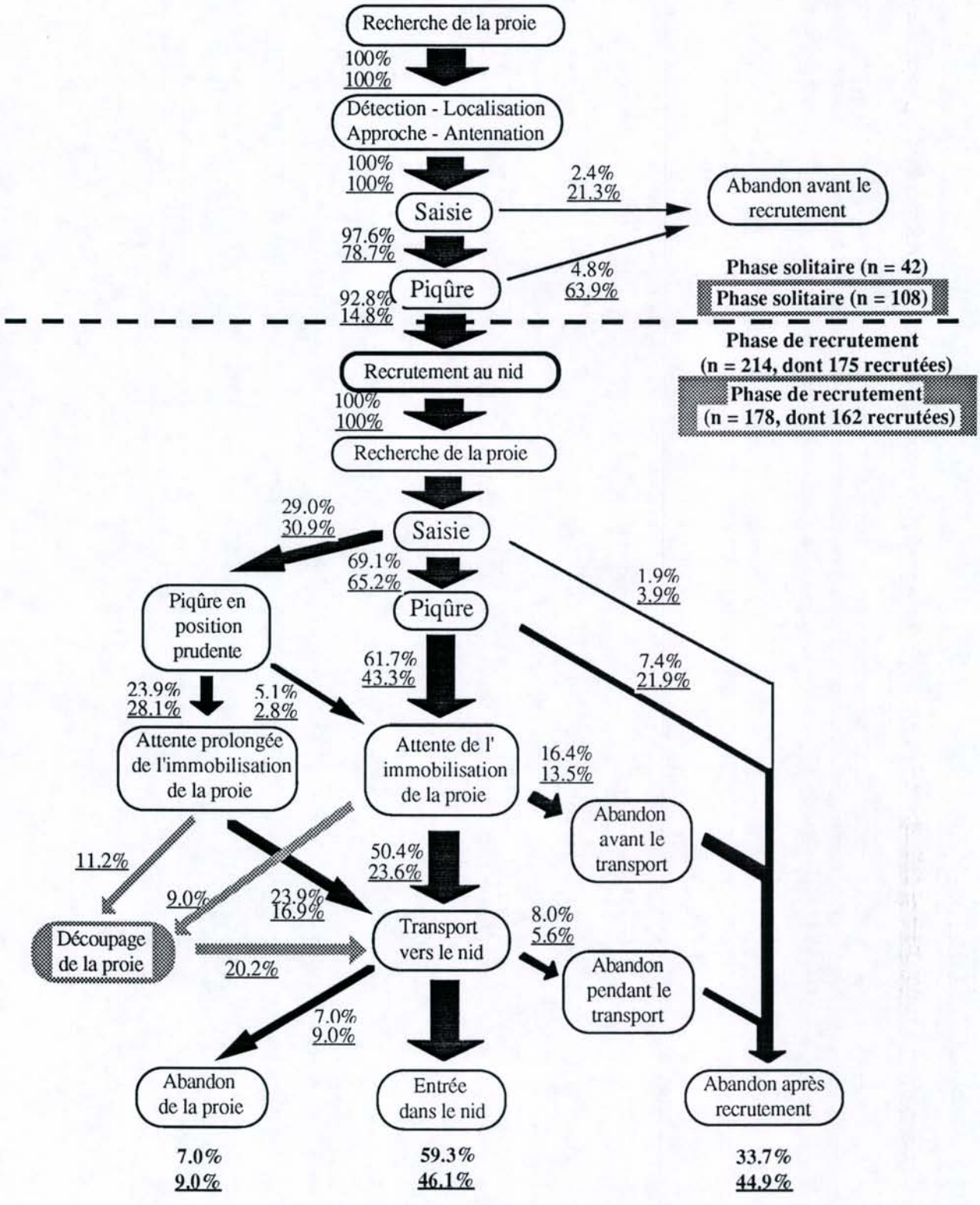


Figure 4. *Diagramme séquentiel de la stratégie avec recrutement au nid "sans" ou "avec" découpage de la proie (pourcentages soulignés ainsi que flèches et textes hachurés correspondent à la stratégie "avec" découpage de la proie).*
Flow diagram of the strategy with recruitment in the nest "without" or "with" cutting of prey (underlined percentages, and hatched arrows and text correspond to the strategy "with" cutting of prey).

La seconde variante (Fig. 4) se rencontre face à des proies pesant de 152 à 204 mg. On retrouve une séquence similaire à la précédente, mis à part deux points importants: d'une part une fréquence d'abandons nettement plus importante avant le recrutement, et d'autre part l'apparition du comportement de découpage de la proie, réalisé par des individus ayant piqué la proie en position prudente ou non.

Ici, seulement 46% des ouvrières impliquées dans la séquence après recrutement au nid, ont ramené la proie au nid.

Flexibilité comportementale.

La relation existant entre le poids de la proie et la stratégie prédatrice employée par les chasseuses d'*E. ruidum*, apparaît clairement dans la Figure 5.

L'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies est directement liée à la gamme de poids des proies présentées. Il existe cependant une certaine souplesse dans le choix de la stratégie à utiliser puisque pour un même poids de proie, situé dans les limites de variation de chaque gamme, deux stratégies proches peuvent généralement être utilisées.

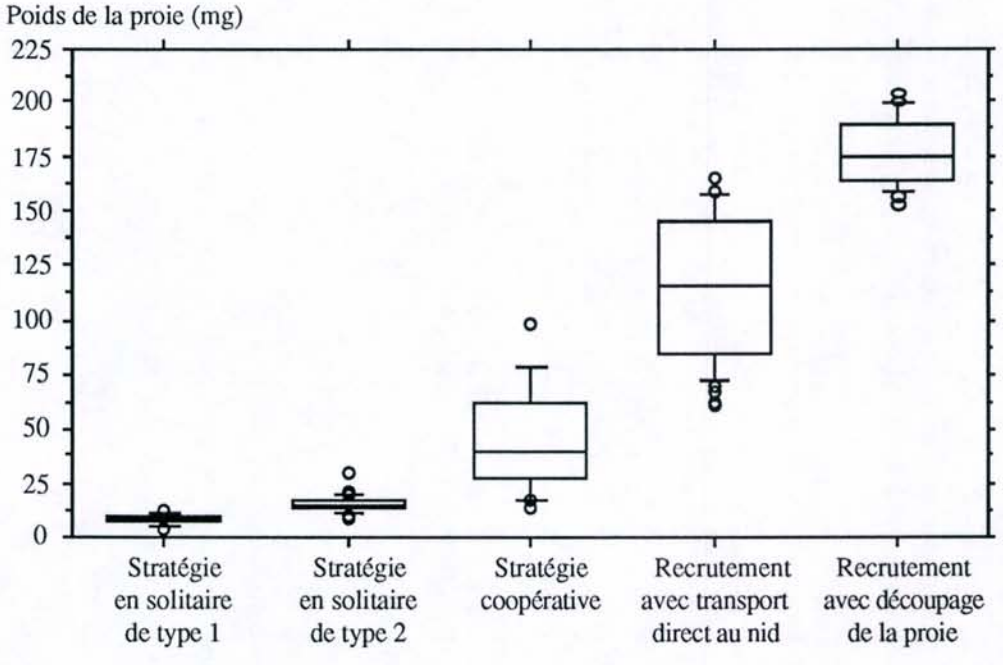


Figure 5. *Gamme des stratégies prédatrices utilisées par* E. ruidum *en fonction du poids de la proie.*
Predatory strategies used by E. ruidum *according to the weight of the prey.*

La mise en corrélation, avec le poids de la proie, de quelques caractéristiques des séquences comportementales précédemment décrites, permet d'illustrer d'une façon plus globale la flexibilité comportementale mise en oeuvre par les ouvrières d'*E. ruidum* au cours de la prédation.

Rapportée au type de stratégie employée (c'est-à-dire, indirectement, au poids de la proie), l'association entre la piqûre en position prudente et l'attente prolongée de l'immobilisation de la proie (Fig. 6) indique que, pour les prédatrices, plus une proie est lourde plus elle est potentiellement dangereuse. Dans le cas des larves de *T. molitor*, plus la larve est lourde plus sa stratégie de défense, consistant à se tortiller violemment et à rouler sur elle-même quasi convulsivement, devient efficace et dangereuse pour la fourmi prédatrice.

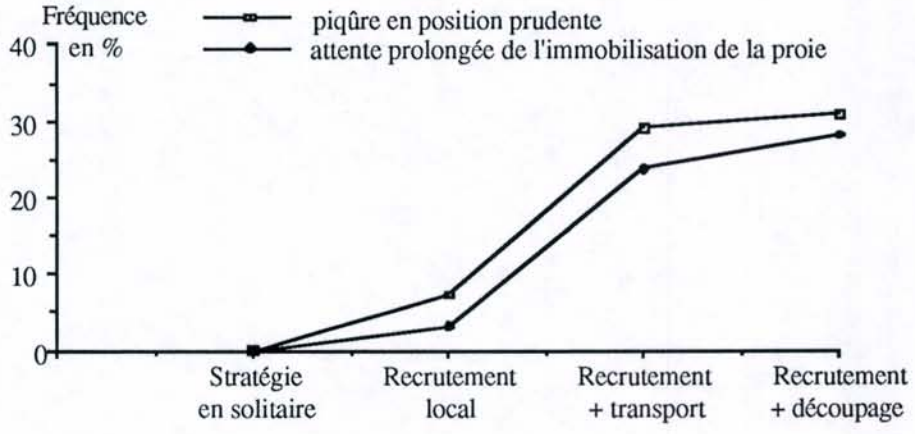


Figure 6. *Type de piqûre et d'attente selon la stratégie prédatrice utilisée.*
Stinging and waiting type according to the predatory strategy used.

En ce qui concerne l'intensité du recrutement (Fig. 7), le nombre d'ouvrières recrutées par recruteuse est de plus en plus important depuis la stratégie en solitaire la plus simple jusqu'à la stratégie collective la plus élaborée, ce qui suggère que l'ouvrière recruteuse a la capacité d'ajuster l'intensité de son recrutement au poids de la proie. Cette espèce apparaît donc capable d'effectuer un recrutement gradué, comme cela a déjà été montré chez une autre ponérine de la tribu des Ectatommini, *Paraponera clavata* (BREED et coll., 1987).

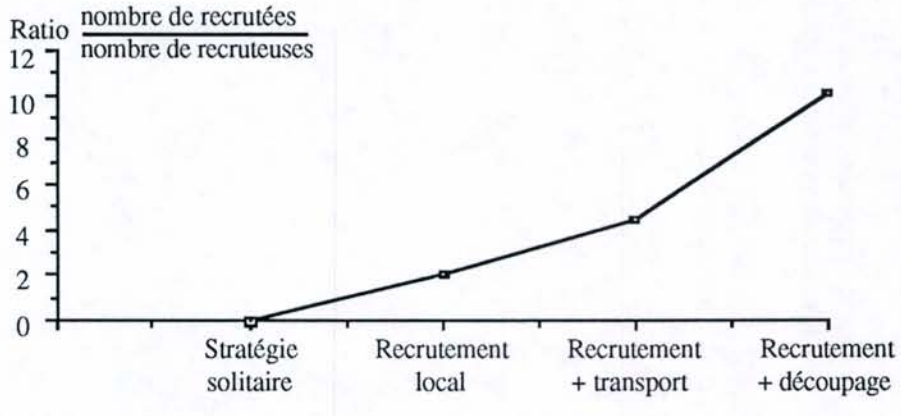


Figure 7. *Nombre d'ouvrières recrutées par recruteuse selon la stratégie prédatrice utilisée.*
Number of recruited workers per recruiter according to the predatory strategy used.

Par ailleurs, le temps de capture et de transport de la proie est positivement corrélé au poids de la proie (Fig. 8A).

De la même façon, le nombre d'individus impliqués dans la séquence prédatrice est également corrélé positivement au poids de la proie (Figure 8B). Cette dernière corrélation persiste même à l'intérieur de chaque stratégie collective, renforçant le caractère gradué du recrutement.

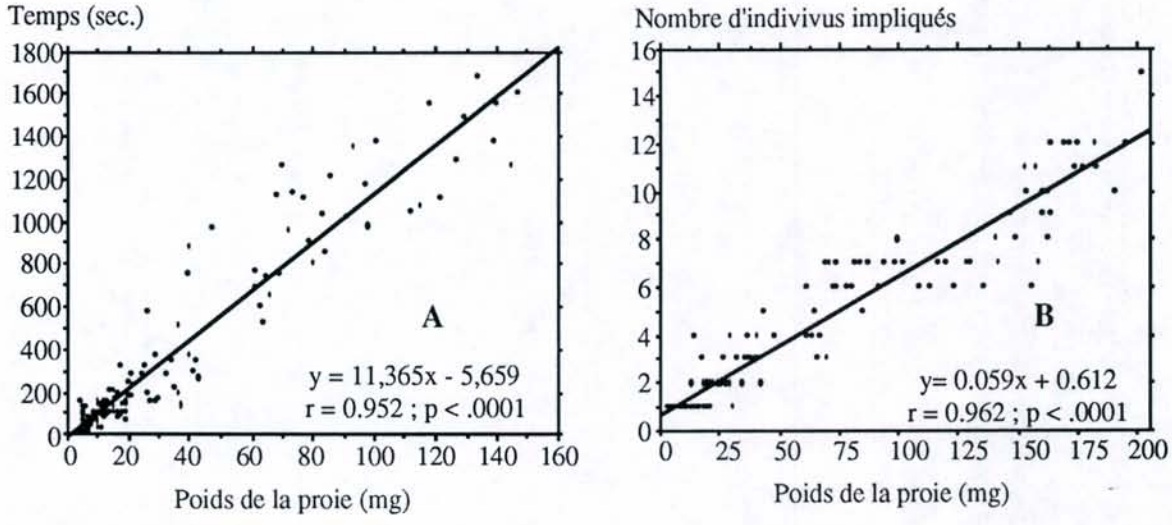


Figure 8. *Relations entre le poids de la proie et la durée de la séquence prédatrice (A) ou le nombre d'individus impliqués (B).*
Relationships between the weight of the prey and the duration of the predatory sequence (A) or the number of hunters involved (B).

Ces deux dernières corrélations sont d'autant plus fortes si l'on considère l'importante variabilité dans l'intensité de la réponse défensive des larves de vers de farine.

CONCLUSION

Les ouvrières d'*E. ruidum* possèdent plusieurs stratégies ajustées au poids de la proie, comme c'est le cas chez d'autres prédatrices généralistes (DEJEAN, 1988; DEJEAN et coll., 1993). Après une séquence initiale commune (recherche de la proie, détection, localisation), la séquence de prédation présente des différences, en fonction du poids de la proie. Ces différences concernent: le type d'approche (orientée ou non), le niveau de saisie de la proie (zone médiane ou juste derrière la tête), le comportement après piqûre de la proie (attente plus ou moins prolongée de l'immobilisation de la proie) et le type de transport (avec découpage préalable de la proie ou sans). Néanmoins, toutes les proies ont été piquées et les prédatrices ont toujours respecté une phase d'attente d'immobilisation de la proie entre la piqûre et la phase de transport, excepté pour les proies très petites. Cette large gamme de stratégies permet aux chasseuses d'*E. ruidum* de capturer des proies jusqu'à 20 fois plus lourdes qu'elles, contribuant pour une part essentielle de l'apport énergétique à la colonie.

Cette flexibilité au niveau du comportement de prédation a très certainement contribué au succès de cette espèce en milieu néotropical (LACHAUD, 1990; PASSERA et coll., 1994; SCHATZ et coll., 1994, 1995), et confirme son importance en tant qu'agent potentiel de contrôle biologique dans les agroécosystèmes néotropicaux (LACHAUD et coll., 1990, 1995a, 1995b).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des financements émanants du M.E.S.R. "Sciences de la Cognition", du programme Cognisciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT et du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

REFERENCES

BREED M.D., FEWELL J.H., MOORE A.J., WILLIAMS K.R., 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20**, 407-411.

COOK O.F., 1905. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting kelep of Guatemala. *USDA Technical series*, n°**10**, pp. 1-55.

DEJEAN A., 1988. Les économies impliquées dans la prédation chez les fourmis. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **39**, p. 456.

DEJEAN A., CORBARA B., OLIVA-RIVERA J., 1990. Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachychondyla* (= *Neoponera) villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, **115**, 175-187.

DEJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.

DEJEAN A., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1993. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.*, **11**, 43-53.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*. 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

LACHAUD J.-P., 1985. Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum*). *Sociobiology*, **11**, 133-142.

LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, **78**, 241-256.

LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., 1995a. Eficiencia de depredación de la hormiga *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) en plantaciones de café. *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 6-7, Tapachula (Mexique).

LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., DE CARLI P., BEUGNON G., 1995b. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Soc.*, **10**, 67-74.

LACHAUD J.-P., VALENZUELA J., CORBARA B., DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.

PASSERA L., LACHAUD J.-P., GOMEL L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**, 13-21.

PERFECTO I., 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology*, **71**, 2125-2134.

PERFECTO I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.*, **84**, 65-70.

PRATT S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P., 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.*, **48**, 236-238.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Sociobiology*, **26**, 269-282.

WEBER N.A, 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 57-65 (1996)

ORIGINE DE LA DIVERSITE DES REPONSES COLLECTIVES DES FOURMIS LORS DE LA RECOLTE DE PROIES.

DETRAIN C.[1] ET DENEUBOURG J.L.[2]

1. Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique-
Laboratoire de biologie animale et cellulaire C.P. 160/12, Université libre de Bruxelles
50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles (Belgique)
2. Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique-
Service de Chimie-physique CP231, Université Libre de Bruxelles
Boulevard du triomphe, 1050 Bruxelles (Belgique)

Résumé: Placés dans une perspective évolutive d'optimalisation, les comportements collectifs des fourmis ont suscité de nombreuses recherches sur leur valeur adaptative et leur fonctionnalité. Par contre, les mécanismes d'émergence de structures sociales restent souvent méconnus. Des stratégies collectives complexes peuvent résulter de règles simples de décision au niveau individuel. Ceci est illustré par les multiples stratégies de la fourmi *Pheidole pallidula* allant d'une récolte individuelle de petites proies mortes à un recrutement massif de minors et de majors vers des proies de grande taille. L'analyse détaillée des comportements individuels de dépôt de piste est effectuée pour des proies de taille et/ou de transportabilité variable. Le recrutement et le tracé individuel de piste sont faibles lorsque de petites proies (drosophiles) sont offertes. Par contre, un recrutement intense et un dépôt individuel important de la piste sont observés lorsque la société exploite soit une proie de grande taille (blatte) soit une proie de petite taille rendue expérimentalement intransportable (drosophile sous filet). Sur base de ces expériences, un algorithme est proposé où des règles de décision élémentaires au niveau de l'individu rendent compte des multiples stratégies de récolte au niveau de la société.

Mots-clés: Récolte de proies, décision individuelle, tracé de piste, taille de proies, *Pheidole pallidula.*

Abstract: Origin of multiple collective strategies in ants during prey scavenging.
Many researches have been carried out on optimality and adaptive value of foraging strategies. But, little is known about mechanisms and decision-making systems leading to adaptive patterns of food exploitation. The latter approach is used to account for the scavenging behaviour of the dimorphic ant *Pheidole pallidula* whose strategies range from individual retrieval to collective trail recruitment according to prey size. Individual trail-laying behaviour is quantified for prey of different sizes (fruit flies versus cockroaches) or of the same size but with different retrievability (fruit flies free versus covered by a net). The slow recruitment to free flies is linked to the weak intensity of the individual trail-laying behaviour. On the contrary, a strong recruitment and an intense trail-laying behaviour are observed to both cockroaches and small prey made experimentally unretrievable (covered by a net). Resistance of the prey to traction controls the decision of scouts to exploit it individually or collectively through chemical recruitment. These data allow us to generate a

model where simple rules at the individual level account for the high diversity of scavenging strategies.

Key words: Prey foraging, decision rules, trail-laying behaviour, prey size, *Pheidole pallidula.*

INTRODUCTION

Ces dernières années, la "Behavioural Ecology" a tenté d'estimer la valeur adaptative de stratégies lors de récolte de la nourriture. Les modèles d'optimalisation et les expériences qui en découlent sont légion en ce domaine. Dans cette optique interprétant chaque stratégie en termes de bilan coût-bénéfice, tout comportement augmentant l'apport d'énergie est sélectionné, comme l'exploitation préférentielle de la source la plus riche, la plus proche ou la moins exposée à la compétition. Confondant l'évidence fonctionnaliste avec la complexité de ces stratégies, de nombreux auteurs ont quelque peu délaissé l'étude des mécanismes sous-jacents. En d'autres termes , si l'on s'est interrogé sur le POURQUOI évolutif de ces stratégies, on possède peu d'informations sur le COMMENT, à savoir sur les comportements manifestés par les ouvrières à la base des réponses collectives de la société. En outre, l'étude de ces mécanismes peut nous apporter une vision enrichie de leur valeur adaptative.

Cette problématique sera abordée et illustrée par les comportements multiples de récolte de proies observés dans les sociétés de la fourmi dimorphique *Pheidole pallidula.* En fonction des contraintes et des stimuli qu'une ouvrière perçoit, elle modulera son comportement individuel. On peut ainsi imaginer que la fourmi mesure plusieurs paramètres pertinents au niveau de la source de nourriture selon un programme d'évaluation plus ou moins sophistiqué avant de moduler sa piste. Ceci pose la question du nombre de règles de décision individuelles nécessaires et suffisantes pour rendre compte de la diversité des réponses collectives (Detrain *et al.*, 1990).

Pheidole pallidula est une fourmi du bassin méditerranéen au régime alimentaire généraliste (insectes, graines,...). Les insectes récoltés sont très diversifiés par la taille et le poids. Les petites proies (poids moyen: 0.9 mg) sont transportées individuellement. Les grandes proies de poids plus important (poids moyen: 3.5mg) sont ramenées coopérativement par 2 à 5 ouvrières, parfois suite à un recrutement massif de minors et de majors (Detrain 1990). Le large éventail de comportements exprimés fait de cette espèce un modèle idéal pour la compréhension des mécanismes de prises de décision individuelle et d'émergence de stratégies de récolte appropriées au niveau collectif.

MATERIEL ET METHODES

Conditions d'élevage

Des sociétés (1 reine, 2000- 3000 minors, 70-100 majors) de l'espèce *Ph. pallidula* récoltées dans la région des Pyrénées-Orientales sont placées dans des nids en plâtre de type

Janet, maintenues à 22°C ± 1° C, avec une hygrométrie suffisante. Avant chaque expérience de recrutement alimentaire, la société est privée de nourriture pendant 3 jours.

Dispositif expérimental - type de proies testées

Afin de décrypter les lois qui régissent les stratégies de récolte, nous avons comparé les réponses individuelles et collectives vers des proies de taille et/ou de transportabilité variable. Ces proies sont tuées par congélation à -8°C. 300 drosophiles (*Drosophila melanogaster*) d'un poids (environ 1mg) comparable à celui des proies individuellement transportées en nature sont disposées sur une cupule de 3 cm de diamètre. Une blatte (*Periplaneta americana*) de poids nettement plus important (environ 1g) rendant impossible tout transport individuel est également offerte à la société. Enfin, pour éviter d'éventuels biais dus à des préférences alimentaires, nous avons conservé le même type de proies (drosophiles) mais en altérant artificiellement leur transportabilité. Ainsi, outre les drosophiles libres, nous avons présenté le même tas mais cette fois couvert d'un filet. La taille (1mm) des mailles de ce filet est choisie de manière telle qu'elle autorise l'accès d'ouvrières mais empêche l'extraction de drosophiles. Sans aucune modification de leur taille absolue, les proies sont donc rendues intransportables.

Dynamique du recrutement et tracé de piste

Pour chaque type de proie, la dynamique globale de recrutement sur l'aire est suivie pendant les deux heures suivant l'introduction de nourriture. Les flux d'aller et de retour sont quantifiés toutes les minutes. Toutes les 3 minutes, on compte également le nombre de fourmis présentes autour des proies déposées à 60 cm du pont reliant l'aire de récolte au nid. Cinq répétitions sont effectuées pour les blattes et les drosophiles sous filet. Huit répétitions sont réalisées pour les drosophiles libres d'accès. Parallèlement, pour chaque expérience, nous avons quantifié le comportement individuel de dépôt de piste par des ouvrières prises au hasard. Leur comportement est filmé de profil lorsqu'elles passent sur le pont très étroit (7 mm) reliant l'aire au nid. On évalue ensuite l'intensité du dépôt individuel de la phéromone de piste en estimant le pourcentage d'images où l'abdomen et l'aiguillon sont observés en contact avec le substrat.

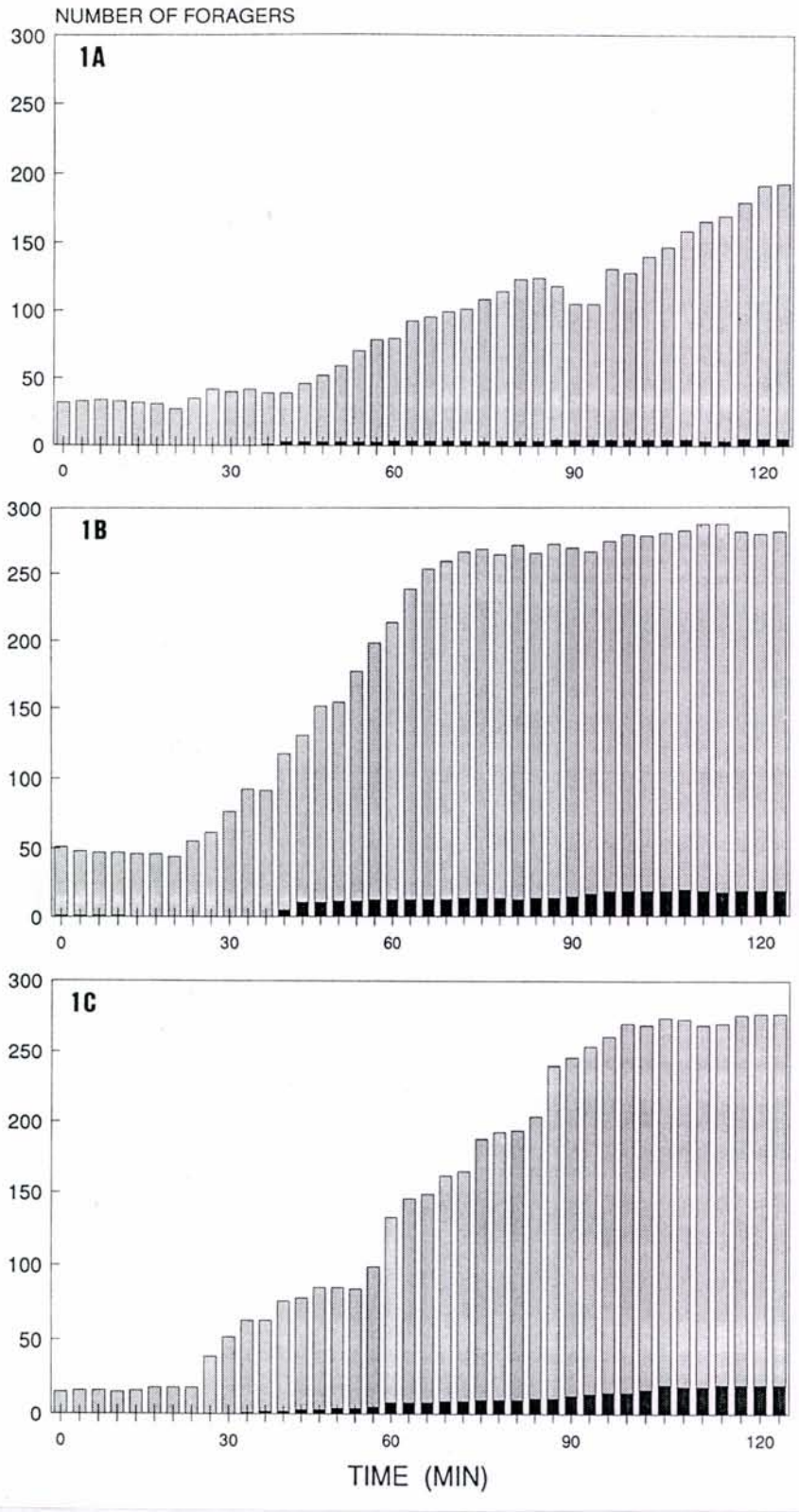
Corrélation entre le dépôt de piste et l'effort individuel de la recruteuse

Dans cette dernière expérience, les ouvrières exploitent des drosophiles mortes épinglées au substrat par les ailes. Ces proies restent transportables mais l'arrachage de leurs ailes nécessite un effort plus ou moins soutenu des ouvrières. Ce modèle permet de savoir si une relation précise linéaire ou autre lie l'intensité du pistage individuel à l'effort individuel nécessaire à l'extraction d'une proie.

RESULTATS

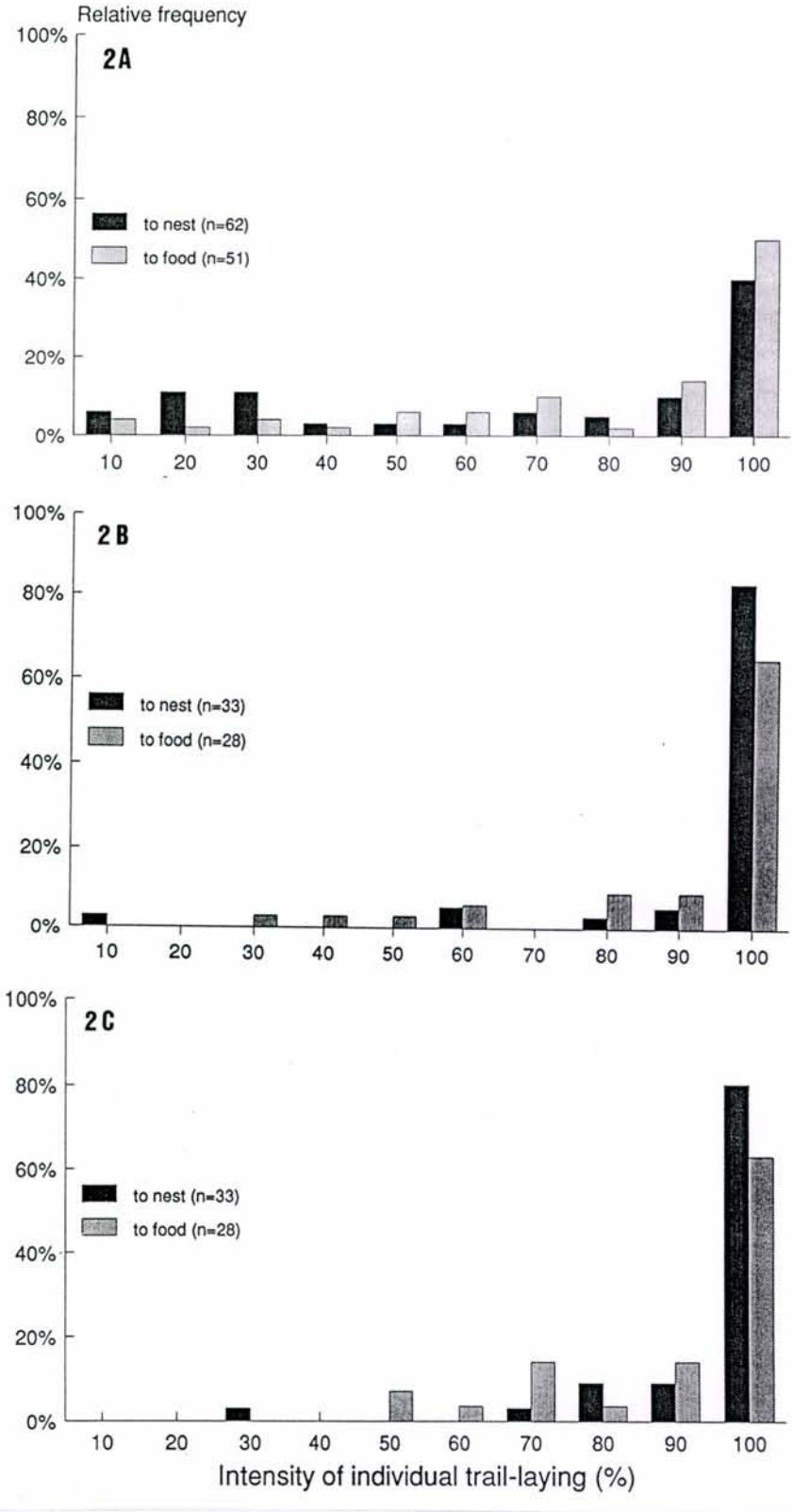
Dynamiques de recrutement (figures 1a à 1c)

Pour un même nombre d'exploratrices, la dynamique globale de recrutement diffère fortement selon la taille de la proie (drosophile (fig.1a) versus blatte (fig 1b)). Chaque fourmi ayant découvert une drosophile est apte à la ramener seule au nid. La croissance sur l'aire est



Figures 1a à 1c: Dynamiques de croissance sur l'aire des minors (grisé) et des majors (noir) de Ph. pallidula, lors de l'exploitation de drosophiles libres (fig.1a), d'une blatte (fig.1b) ou de drosophiles sous filet (fig.1c).

Figures 1a to 1c: Recruitment dynamics of Ph. pallidula. minors (grey bars) and majors (black bars) to free fruit flies (fig.1a), to a cockroach (fig. 1b) and to flies covered with a net (fig. 1c).



Figures 2a à 2c: Distributions de fréquence des intensités de dépôt individuel de piste lors de l'exploitation de drosophiles libres (fig.2a), d'une blatte (fig.2b) ou de drosophiles maintenues par un filet (fig.2c).

Figures 2a to 2c: Frequency distributions of individual trail-laying intensities during scavenging of free fruit flies (fig.2a), cockroach (fig.2b) or flies covered with a net (fig. 2c).

alors lente et monotone avec une moyenne de 5.8 fourmis / 3 minutes. (fig. 1a). Par contre, lorsqu'une blatte est exploitée (fig. 1b), dès les premières minutes, la croissance est intense (en moyenne 12.4 fourmis/ 3 min) et atteint une valeur de plateau de 250 fourmis sur l'aire. Vers cette proie de grande taille, un nombre non négligeable (20) de majors sont également mobilisées. Leur rôle est important dans la mesure où elles assurent le découpage des sclérites de la blatte et permettent ainsi aux ouvrières d'en sucer l'hémolymphe. Les drosophiles libres qui ne mobilisaient que faiblement les ouvrières, une fois maintenues sous un filet (fig. 1c), suscitent au sein de la société un recrutement massif de minors. En quelques minutes, la population sur l'aire croît exponentiellement selon une dynamique comparable à celle observée pour les blattes. De façon similaire, une vingtaine de majors sont également présentes sur l'aire en fin d'expérience.

Tracé de piste individuel (figs. 2a à 2c)

Au niveau collectif, les dynamiques de recrutement sont donc fort différentes selon la taille de la proie et/ou sa transportabilité. Ces différences se retrouvent au niveau des comportements individuels de dépôt de piste. La présence de drosophiles libres (fig 2a) suscite toute une gamme d'intensité de pistage, depuis des ouvrières ne déposant jamais de phéromone jusqu'à des fourmis pistant sur la totalité de leur trajet. Par contre, en présence de blattes, la distribution de fréquence de ces intensités est asymétrique, la majorité des ouvrières déposant une piste continue (fig. 2b). Enfin, malgré qu'il s'agisse de proies de même taille et de même qualité que les drosophiles libres, le simple fait d'empêcher par un filet leur transport vers le nid suscite parmi les recruteuses potentielles un pistage plus continu (fig 2c) proche de celui observé vers des blattes. On peut en déduire que les comportements de dépôt de piste et les décisions individuelles ne résultent pas d'une mesure

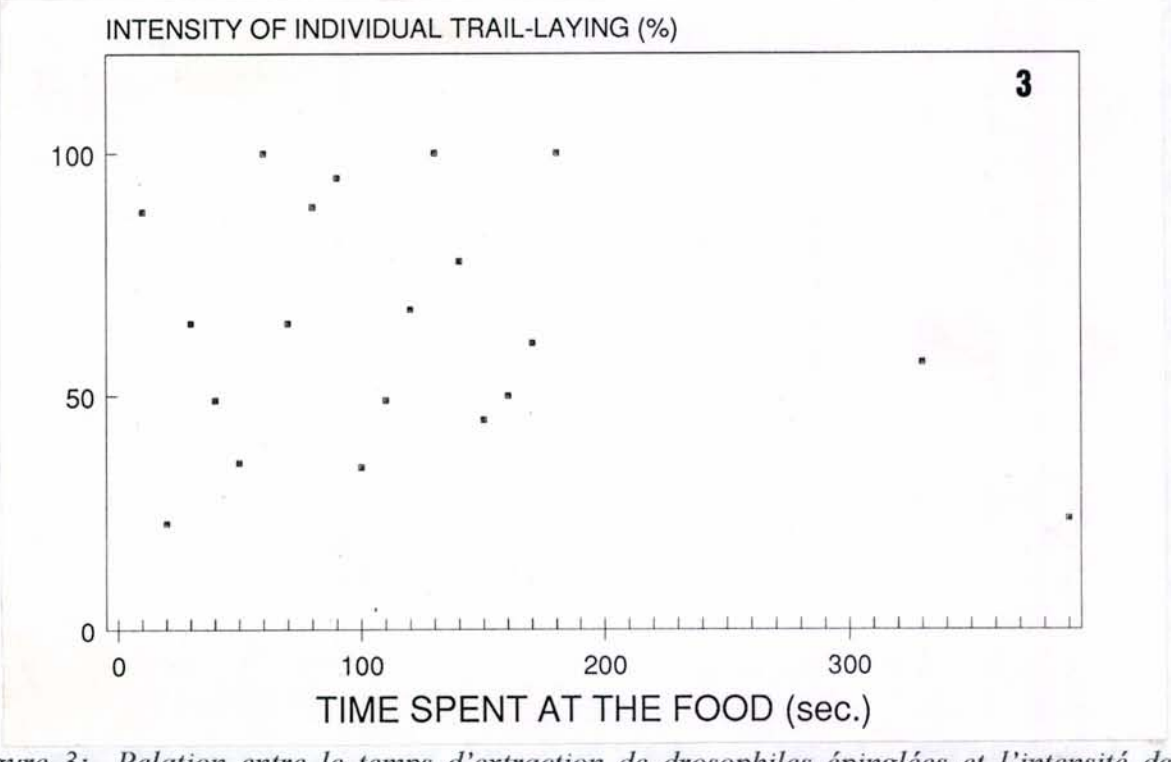


Figure 3: Relation entre le temps d'extraction de drosophiles épinglées et l'intensité de dépôt individuel de piste par chaque recruteuse.
Figure 3: Relation between the time spent by ants to extract a fly pinned down to the substrate and the individual trail-laying intensity.

absolue de la taille des proies mais d'une mesure fonctionnelle relative à savoir leur transportabilité individuelle. La décision de recruter est ainsi liée à un paramètre simple et universel, intrinsèque à la proie.

Corrélation entre le dépôt de piste et l'effort individuel de la recruteuse (fig. 3)

L'intensité du dépôt individuel de la piste augmente avec l'impossibilité d'un transport de la proie. La nature et le degré de précision de la relation existant entre ce dépôt et l'effort d'extraction fourni par la recruteuse nous sont cependant inconnus. Si l'on considère que le temps d'extraction de drosophiles épinglées reflète cet effort, on constate qu'aucune relation clairement définie n'existe entre l'effort, la difficulté d'extraction éprouvée par la recruteuse et son dépôt individuel de piste (fig. 3).

DISCUSSION

Au vu de nos expériences sur l'espèce *Ph. pallidula*, nous pouvons proposer

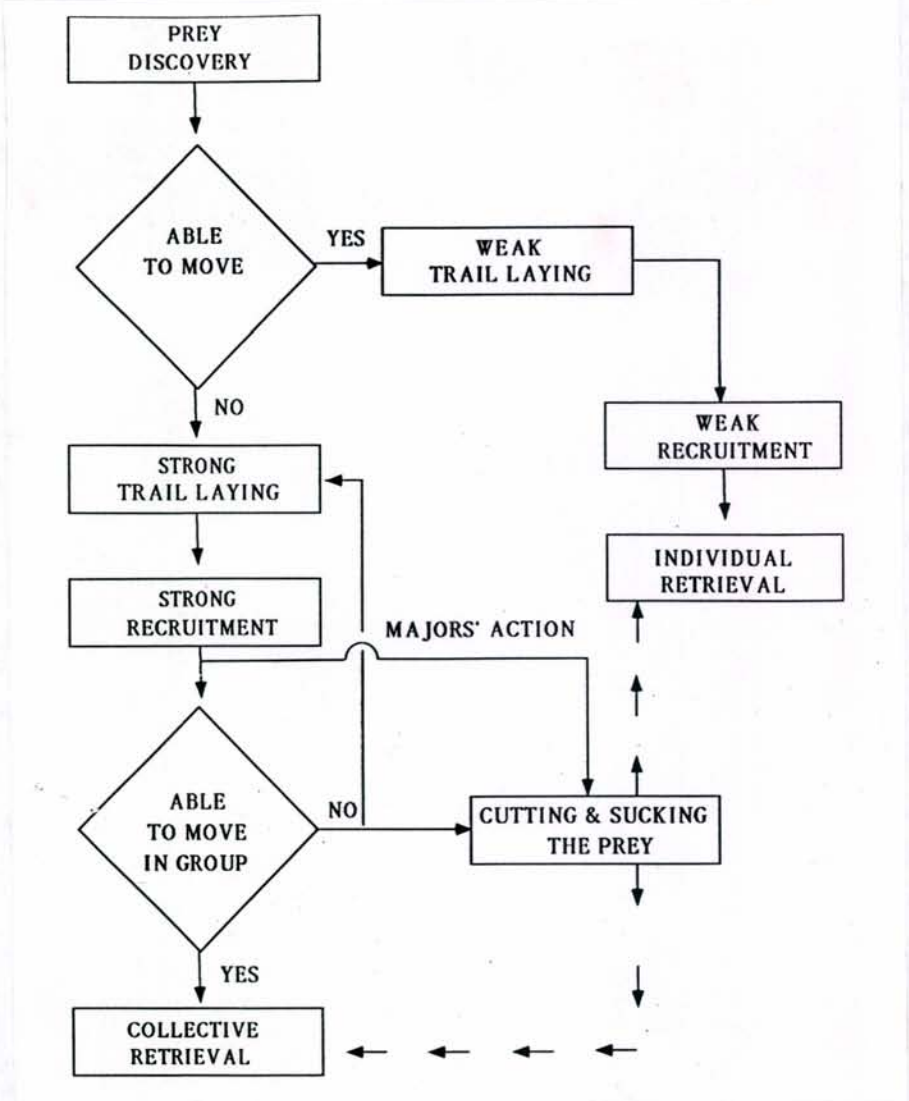


Figure 4: Algorithme des multiples stratégies de récolte de proies chez Ph. pallidula .
Figure 4: Algorithm accounting for multiple scavenging strategies in the ant Ph. pallidula.

l'algorithme suivant qui rend compte de l'ensemble des stratégies de récolte de proies chez les fourmis (fig 4). La fourmi découvre la proie et tente de la transporter seule au nid. Si elle y réussit, elle ne dépose que faiblement sa phéromone de piste et ne suscite qu'une faible mobilisation de congénères. Pour de petites proies, la société présente une stratégie de récolte individuelle qui, lorsque les proies sont offertes en grand nombre, peut déboucher par renforcements successifs de la piste sur une concentration progressive d'ouvrières à la nourriture . Si la proie de grande taille s'avère impossible à déplacer, la décision individuelle de l'ouvrière consiste dans le dépôt d'une piste de forte intensité. Cette piste assure dès lors le recrutement d'ouvrières supplémentaires. Grâce à l'action conjuguée des ouvrières recrutées, le transport coopératif de la proie peut être assuré. Si cette coopération n'est pas suffisante pour la mobilisation de la proie, les recruteuses s'engagent dans un nouveau cycle de retour au nid avec dépôt marqué d'une piste chimique. Ces renforcements successifs rendent la piste très concentrée et, dès lors, attractive même pour la caste major au seuil de réponse plus élevé (Detrain et Pasteels, 1990). Cette stratégie de recrutement de masse des minors et majors débouche sur l'exploitation sur place de proies de grande taille. Les majors recrutées vers la source assurent le découpage des sclérites et permettent ainsi de ramener, soit individuellement, soit collectivement, des morceaux d'insectes au nid. Ainsi, avec une simple règle de décision basée sur une mesure sommaire mais fonctionnelle de la taille des proies à savoir leur transportabilité, cet algorithme rend compte de l'ensemble des stratégies adaptatives de récolte de proies par les fourmis.

L'étude des mécanismes qui permettent de passer du comportement individuel à un comportement collectif efficace, est loin d'être épuisée. Dans le cas d'une solution sucrée, des expériences sur *Paraponera clavata* (Breed *et al,* 1987) *et Myrmica rubra* (de Biseau & Pasteels, 1994) suggèrent qu'il existe une mesure de la taille de la source par la recruteuse. La probabilité qu'une ouvrière retourne au nid et recrute, augmente nettement pour un volume critique de la source semblant correspondre à la charge maximale d'une ouvrière. La capacité de remplir ou non son jabot pourrait être ici le critère utilisé par l'ouvrière "décidant" de recruter ou non.

De nombreuses décisions seraient ainsi inhérentes au système et ne nécessiteraient aucun codage particulier. Des stratégies complexes au niveau collectif peuvent ainsi émerger de l'interaction entre des règles de décision élémentaires , des processus d'amplification et de rétrocontrôle. Ces principes ne se limitent pas aux sociétés d'insectes mais peuvent sans nul doute être appliqués à toute autre structure ou organisation biologique.

REFERENCES

Breed, M.D., J.H. Fewell, A.J. Moore & K.R. Williams, 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol., 20:* 407-411.

de Biseau, J.C. & J.M. Pasteels, 1994. Regulated food recruitment through individual behavior of scouts in the ant, *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Ins. Behav., 7:* 767-777.

Detrain, C., 1990. Field study on foraging by the polymorphic ant *Pheidole pallidula. Insectes Sociaux*, *37*: 315-332.

Detrain, C. & J.M. Pasteels, 1990. Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant *Pheidole pallidula*. *J. Insect Behaviour*, *4:* 157-177.

Detrain, C., J.M. Pasteels, J.L. Deneubourg & S. Goss, 1990. Prey foraging by the ant *Pheidole pallidula*: decision-making systems in food recruitment. In: *Social Insects and the Environment* (Veeresh, Mallik and Viraktamah, eds), Oxford & IBH Publishing , New Delhi . pp. 500-501.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 67-74 (1996)

COMPARAISON DE L'IMPACT DE PRÉDATION DE DEUX PONÉRINES DU GENRE *ECTATOMMA* DANS UN AGROÉCOSYSTÈME NÉOTROPICAL

LACHAUD J.-P.[1,2], LÓPEZ MÉNDEZ J.A.[2], SCHATZ B.[1], DE CARLI P.[1] & BEUGNON G.[1]

[1] Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale (URA n° 1837), Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France) et [2] El Colegio de la Frontera Sur, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula Chiapas (Mexique)

Résumé: L'étude du niveau de prédation exercé en conditions naturelles par deux ponérines néotropicales, *Ectatomma ruidum* Roger et *E. tuberculatum* Olivier, a été réalisée en saison sèche et en saison des pluies au Mexique, dans des plantations de café et café-cacao. En ce qui concerne l'approvisionnement, le rendement général (proies, liquides/fruits et matériel végétal) est pratiquement le même pour les deux espèces: très bas en saison sèche, il double en saison des pluies. Par contre, le rendement de prédation en saison des pluies est deux fois plus important pour *E. ruidum* que pour *E. tuberculatum*. De plus, pendant cette période, alors que l'approvisionnement d'*E. tuberculatum* porte essentiellement sur des liquides sucrés (57.1%), *E. ruidum* concentre son activité sur la récolte de proies (79.7%). D'une façon générale, le régime alimentaire des deux espèces est beaucoup plus varié pendant cette saison humide du fait d'une disponibilité plus grande en proies potentielles qui se traduit par une très forte augmentation de la chasse active au détriment du comportement nécrophagique, qui lui dominait en saison sèche. Les deux espèces sont de forts prédateurs d'autres fourmis, notamment d'*Atta* dans le cas d'*E. tuberculatum*, mais également d'hémiptères, homoptères, diptères et lépidoptères. Bien que la population des colonies des deux espèces soit relativement faible, la densité de nids peut permettre de compenser plus ou moins ce déficit. Dans le cas d'*E. ruidum*, où cette densité peut dépasser 11000 nids à l'hectare, on peut estimer que l'impact de prédation moyen est de l'ordre de 260 millions de proies récoltées à l'hectare par an, ce qui fait de cette espèce l'un des plus importants agents de contrôle biologique, sur le plan économique, dans les agroécosystèmes néotropicaux.

Mots-clés: *Ponerinae, prédation, contrôle biologique, densité en nids, estimation d'impact.*

Abstract: Comparison of the predatory impact of two ponerine ant species of the genus *Ectatomma* in a neotropical agroecosystem.

The study of the level of predation performed by two species of neotropical ponerine ants, *Ectatomma ruidum* Roger and *E. tuberculatum* Olivier, was conducted in the field during the rainy and the dry seasons in plantations of coffee and coffee-cocoa in Mexico. As regards to foraging, the overall efficiency for retrieving prey, liquids/fruits and vegetal material is about the same for both species: very low during the dry season and about twice during the rainy season. In contrast, the efficiency of predation during the rainy season is two times higher in *E. ruidum* than in *E. tuberculatum*. Moreover, at this period of time, when foraging in *E. tuberculatum* mainly concerns sugar liquids (51.1%), *E. ruidum* workers rather forage on prey (79.7%). Broadly speaking, the food diet of both species is far more varied during the rainy season because of a larger amount of potential prey inducing a very high increase of active hunting linked to a decrease of scavenging which is mainly observed during the dry season. Both species of *Ectatomma* prey on other ant species, as *Atta* species hunted by *E. tuberculatum*, but also on hemipteran, homopteran, dipteran and lepidopteran species. Although the population of colonies of both species is relatively low, the density of the nests can more or less overcome this deficit. This density can overpass 11000 nests per hectare in *E. ruidum*, indicating a predatory impact of an average of about 260 millions of prey captured by hectare by year. From an economical viewpoint, this makes this species one of the most important agent of biological control in the neotropical agroecosystems.

Key words: *Ponerinae, predation, biological control, nests density, impact estimation.*

INTRODUCTION

Malgré l'intérêt croissant manifesté depuis plusieurs années par de nombreux entomologistes pour l'utilisation de diverses espèces de fourmis carnivores afin de contrôler les insectes ravageurs (PAVAN, 1950; ADLUNG, 1966; FINNEGAN, 1975, 1977; CARROLL & RISCH, 1990; DEJEAN et coll., 1991; WAY & KHOO, 1992), on ne dispose encore actuellement que de très peu d'informations sur le réel impact de prédation, en con-ditions naturelles, exercé par les fourmis de la sous-famille des Ponerinae, pourtant con-nues pour être toutes des prédatrices d'arthropodes (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Afin d'essayer de combler cette lacune, des études de terrain ont été entreprises au Mexique sur plusieurs espèces de ponérines de la zone du Soconusco (état du Chiapas), et notamment sur deux espèces du genre *Ectatomma* (*E. tuberculatum* et *E. ruidum*), très communes dans cette région. Les résultats rapportés ici concernent, plus particulièrement, la variation saisonnière de l'impact de prédation de ces deux espèces sur les populations d'arthropodes présents dans les agroécosystèmes de café ou ceux, mixtes, de café-cacao, cultures qui constituent deux des principales ressources de la région du Soconusco sur le plan économique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur les 12 espèces d'*Ectatomma* actuellement connues (KUGLER & BROWN, 1982), *E. tuberculatum* et *E. ruidum* sont les 2 espèces qui présentent la distribution la plus large depuis le Sud du Mexique jusqu'au Brésil pour *E. ruidum* et depuis le Centre du Mexique jusqu'au Nord de l'Argentine pour *E. tuberculatum* (WEBER, 1946; KUGLER & BROWN, 1982). De plus, toutes deux ont déjà été signalées à plusieurs reprises comme d'éventuels agents de contrôle biologique vis-à-vis de ravageurs tels que le charançon du coton (COOK, 1905) ou divers parasites des cultures de cacao (WEBER, 1946; YOUNG & PLATT, 1989) et de maïs (PERFECTO, 1990, 1991).

Les deux espèces nidifient dans le sol et présentent un régime alimentaire de prédateur généraliste (LACHAUD et coll., 1982, 1984; LACHAUD, 1990; VALENZUELA-GONZÁLEZ et coll., 1995). Les fourrageuses des deux espèces chassent en solitaires mais sont occasionnellement capables, dans le cas d'*E. ruidum*, d'utiliser une forme primitive de recrutement de masse dont l'efficacité est relative (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). L'essentiel de l'activité d'approvisionnement des fourrageuses d'*E. ruidum* se réalise sur le sol et durant la journée, entre 07h00 et 19h00 (LACHAUD, 1990), alors que dans le cas d'*E. tuberculatum* cette activité se manifeste surtout au niveau de l'arbre ou de l'arbuste à la base duquel est construit le nid et peut s'effectuer autant de jour que de nuit (LACHAUD et coll., 1982; VALENZUELA-GONZÁLEZ et coll., 1995).

Au cours de différentes périodes d'observations, réalisées dans des plantations de café et de café-cacao dans la région du Soconusco (Chiapas, Mexique) et échelonnées de 1981 à 1995, de nombreuses données ont été recueillies concernant le rythme d'activité de ces deux espèces (suivis par échantillonnage semi-continu durant 3 à 4 périodes de 24 heures) et leur rythme d'approvisionnement, leur densité de population (recensement de toutes les colonies présentes dans des cadrats de taille donnée) et la dimension de leurs aires de fourragement (sommation des territoires individuels des différentes fourrageuses marquées d'une société donnée sur une période de 4 à 6 jours). Parallèlement, divers échantillonnages des matériaux et proies récoltés en conditions naturelles par les fourrageuses ont été réalisés. Les proies ont été déterminées au laboratoire jusqu'au niveau de leur famille taxinomique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Bilan de l'approvisionnement des nids

Le produit de l'approvisionnement réalisé par les fourrageuses peut être regroupé globalement en trois catégories: 1) les liquides (sève, jus de fruit, sécrétions de nectaires extra floraux, miellat d'homoptères, ... etc., transportés de manière bien visible entre les

mandibules) ainsi que les fruits, qui constituent les sources de sucres; 2) les proies, qui constituent les sources de protéines et de lipides; et 3) les matériaux végétaux (morceaux de feuilles, d'écorce ou d'herbe le plus souvent secs, résine, débris de graines, ... etc.), qui interviennent essentiellement dans la construction et les modifications apportées aux nids et, occasionnellement, comme éléments de support lors du tissage du cocon par les larves.

Pendant la saison sèche, la distribution de ces différents articles récoltés est très semblable entre les deux espèces avec près de 55% du total de leur récolte constitués par des proies, 30% par des liquides et des fruits et environ 15% par des matériaux d'origine végétale. Par contre, en saison des pluies, la différence entre les deux espèces devient très nette: alors que l'approvisionnement des fourrageuses d'*E. tuberculatum* se concentre sur la récolte de liquides (57.1%), celui réalisé par *E. ruidum* concerne essentiellement des proies (79.7%).

Rendement de la prédation

Au cours de l'étude du rythme d'activité des deux espèces, le nombre d'ouvrières entrant au nid en transportant quelque chose entre les mandibules a été relevé.

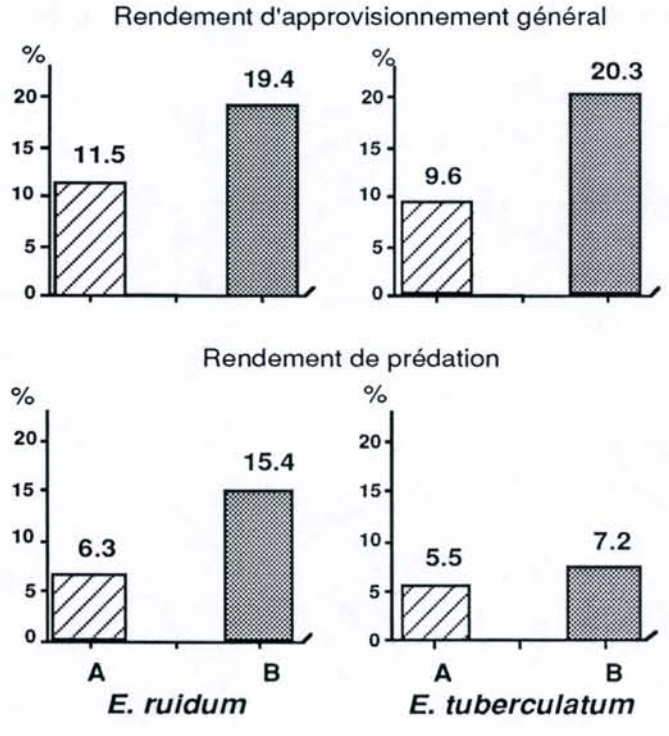


Figure 1. *Evolution des rendements d'approvisionnement général et de prédation d'E. ruidum et E. tuberculatum en fonction de la saison (A: saison sèche; B: saison des pluies).*
Evolution of the general supply and predatory rates of E. ruidum and E. tuberculatum according to the season (A: dry season; B: rainy season).

En divisant ce nombre par le nombre total de sorties enregistrées journalièrement, on a pu calculer le niveau de rendement de cet approvisionnement, autrement dit son efficacité. Cette efficacité est très similaire entre les deux espèces (Fig. 1): très basse pendant la saison sèche, avec une moyenne qui s'établit entre 9.6% et 11.5%, elle est pratiquement multipliée par deux au cours de la saison des pluies avec une moyenne de 19.4% à 20.3%.

Néanmoins, lorsqu'on considère cette efficacité non pas tant au niveau de l'approvisionnement général mais, plus spécifiquement, au niveau de la prédation proprement dite, on peut observer une différence importante au cours de la saison des pluies où l'efficacité de prédation d'*E. ruidum* apparaît plus de deux fois plus importante que celle enregistrée pour *E. tuberculatum*.

Bilan de la prédation

Au cours des échantillonnages de proies réalisés sur les deux espèces, l'état de ces proies ("sèche" par opposition à "souple ou encore vivante") a été noté permettant ainsi de différencier assez grossièrement la part due à la prédation réelle par rapport à la nécrophagie. Une telle distinction apparaît, en effet, tout à fait essentielle lorsqu'il s'agit de déterminer l'impact d'un agent potentiel de contrôle biologique dont seule l'activité prédatrice présente un intérêt réel.

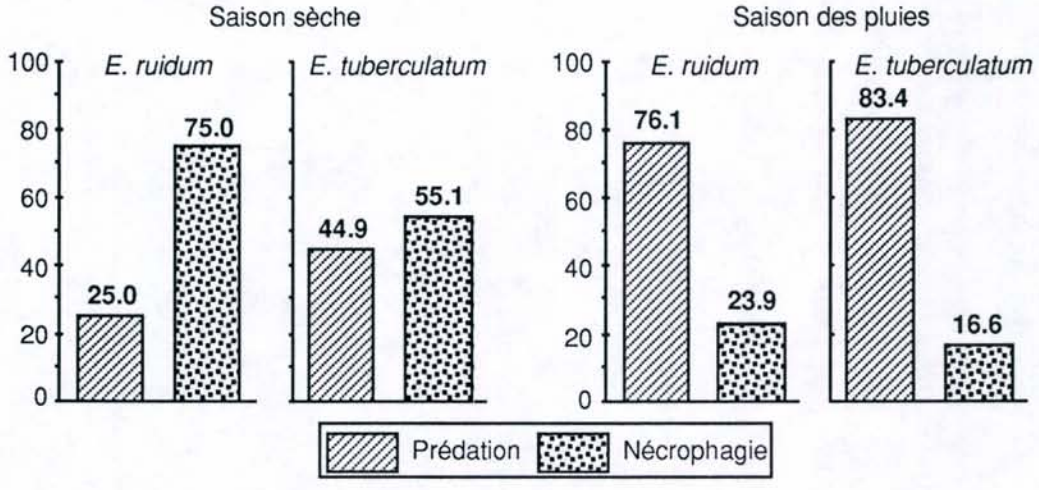


Figure 2. *Comparaison des résultats dûs à l'activité prédatrice directe par rapport à la nécrophagie chez E. ruidum et E. tuberculatum, en fonction de la saison.*
Comparison of the results of the predatory behavior vs scavenging in E. ruidum and E. tuberculatum, according to the season.

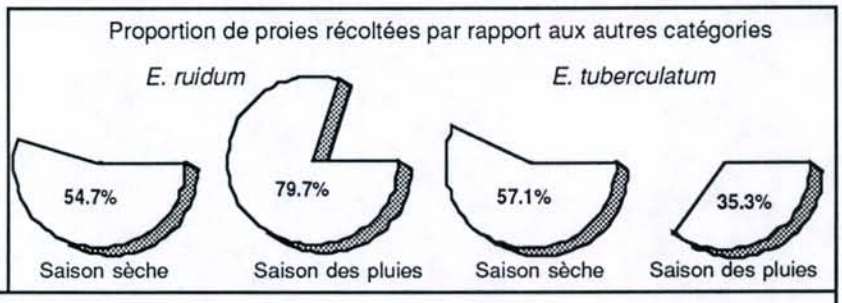
La comparaison des résultats obtenus (Fig. 2) montre clairement que, pour les deux espèces, les proies récoltées au cours de la saison des pluies sont essentiellement le résultat d'une chasse active (83.4% de proies souples ou encore vivantes dans le cas d'*E. tuberculatum* et 76.1% dans le cas d'*E. ruidum*) alors qu'en saison sèche c'est le comportement nécrophagique qui domine (surtout dans le cas d'*E. ruidum*).

Distribution des proies récoltées

Le régime alimentaire des deux espèces, en plantation de café, est très large: au total, 55 familles réparties en 16 ordres d'arthropodes, mollusques et annélidés dans le cas d'*E. ruidum* et 49 familles réparties en 14 ordres dans le cas d'*E. tuberculatum*.

Le type de proies ramenées au nid et la quantité relative de chaque type varient, de façon plus ou moins importante suivant le cas, en fonction de la saison et en fonction de l'espèce (Tableau 1). Ainsi, si l'action d'*E. tuberculatum* apparaît plus importante sur les populations de lépidoptères et d'hémiptères, celle d'*E. ruidum* se fait davantage sentir sur les populations de diptères et d'homoptères. Pour les deux espèces, néanmoins, et quelle que soit la saison, la majeure partie de l'approvisionnement est constitué par des hyménoptères et, plus particulièrement, par d'autres fourmis qui, dans le cas d'*E. tuberculatum* et en saison des pluies, peuvent représenter jusqu'à près de 80% du total d'hyménoptères ramenés au nid. Il est d'ailleurs intéressant de signaler que dans ce dernier cas, près de 20% sont constitués par des fourmis du genre *Atta*, très communes dans les plantations de café et de cacao et bien connues comme le principal défoliateur en zone néotropicale.

L'analyse plus fine de ces proies (jusqu'au niveau de leur famille d'appartenance) montre que leur diversité est plus importante en saison des pluies qu'en saison sèche: 47 familles contre 22 dans le cas d'*E. ruidum* et 39 familles contre 23 dans le cas d'*E. tuberculatum*, ce qui semble être le reflet d'une disponibilité beaucoup plus importante en proies durant la saison des pluies que lors de la saison sèche.



	%	%	%	%
Hymenoptera	35.5	30.8	33.0	39.4
Hemiptera	4.3	1.6	14.4	2.3
Orthoptera	2.2	2.2	1.0	1.4
Homoptera	14.0	8.8	11.9	3.2
Thysanoptera	----	----	1.0	1.8
Coleoptera	6.5	5.5	1.5	7.3
Diptera	10.8	14.3	2.1	13.3
Lepidoptera	3.2	9.9	22.7	12.8
Neuroptera	1.1	0.5	0.5	1.4
Isoptera	----	1.1	----	3.2
Psocoptera	----	1.6	----	0.9
Dictyoptera	3.2	0.5	----	----
Zoraptera	1.1	----	----	----
Diplopoda	----	0.5	----	----
Araneae	4.3	2.7	3.6	1.4
Annelidae	----	11.0	----	0.5
Molusca	----	0.5	----	1.4
Restes d'Arthropodes indéterminés	14.0	8.8	8.2	10.1

Tableau 1. *Comparaison des types de proies ramenées au nid par les fourrageuses d'E. ruidum et d'E. tuberculatum en plantation de café, en fonction de la saison.*

Table 1. *Comparison of the prey items collected by the foragers of E. ruidum and E. tuberculatum in coffee plantation, according to the season.*

Cette hypothèse apparaît d'ailleurs en parfait accord avec les résultats concernant la prédominance, en saison des pluies, du comportement prédateur direct par rapport à la nécrophagie. En effet, compte tenu du fait que dans la majorité des cas la fréquence de capture d'une proie donnée semble proportionnelle à la quantité de cette proie présente dans le milieu exploité (LACHAUD et coll, 1995a), il est vraisemblable que la plus grande disponibilité en proies en saison des pluies permette une capture plus facile. En saison sèche, la stratégie très opportuniste qui caractérise *E. ruidum* (LACHAUD, 1990) lui permettrait de compenser la relative raréfaction en proies fraîches par une augmentation de l'utilisation des cadavres, plus nombreux en cette saison du fait de la très forte dessication due aux températures élevées (température généralement supérieure à 35 °C à partir de 10h00 et pouvant aller jusqu'à 55 °C aux heures les plus chaudes). L'atténuation de cet effet dans le cas d'*E. tuberculatum* pourrait s'expliquer par le fait que l'essentiel de l'approvisionnement s'effectue sur les arbres de cacao ou les plants de café, et donc sur un support beaucoup plus protégé des effets de la dessication que dans le cas d'*E. ruidum* qui exploite essentiellement le sol. De plus, en général, lorsqu'une proie présente sur les caféiers ou les cacaoyers meurt, elle tombe et augmente la quantité de cadavres disponibles au sol, favorisant ainsi la nécrophagie exercée par *E. ruidum*, et ceci au détriment d'*E. tuberculatum*.

Estimation de l'impact de prédation

En se basant sur les densités de population minimales et maximales enregistrées pour chacune de deux espèces dans les plantations étudiées, et sur les valeurs minimales et maximales du nombre de proies capturées chaque jour par leurs sociétés (qui dépendent de la saison considérée), nous avons pu réaliser une estimation de l'impact de prédation de ces deux espèces en calculant la quantité de proies récoltées chaque année à l'hectare (Tableau 2).

Espèces	Taille des colonies	Densité en nids / ha	Nombre de proies / nid / jour	Nombre de proies / jour / ha	Nombre de proies / ha / an
Ectatomma ruidum	20-330 (moyenne: 87)	1800-11300	30-130	54-1339 (x 10^3)	≈ 20-500 (x 10^6)
Ectatomma tuberculatum	50-1200 (moyenne: 470)	70-300	60-300	4.2-90 (x 10^3)	≈ 1.5-33 (x 10^6)

Tableau 2. *Comparaison de l'impact de prédation, en conditions naturelles, des deux espèces d'Ectatomma. Le nombre de nids utilisés pour évaluer les tailles des nids d'E. ruidum et d'E. tuberculatum a été respectivement de 149 et 29. L'estimation du nombre de proies récoltées / nid / jour a été réalisée à partir de 12 et 5 nids respectivement. La densité a été obtenue à partir de l'analyse, pour chaque espèce, de 3 à 5 quadrats de 10 x 10 m ou de 50 x 50 m selon les cas.*

Table 2. *Comparison of the predatory impact of both species of Ectatomma in natural conditions. The number of nests used to determine the average size of the nests of E. ruidum and E. tuberculatum was 149 and 29 respectively. The estimated number of prey collected / nest / day was obtained from 12 and 5 nests respectively. For each species, the nests densities were obtained from the analysis of 3 to 5 squares 10 x 10 m or 50 x 50 m according to the situation.*

Les chiffres obtenus d'après cette estimation indiquent un niveau global de prédation élevé pour les deux espèces, surtout dans le cas d'*E. ruidum*. Compte tenu du fait que dans la zone néotropicale étudiée ici, la saison sèche et la saison des pluies durent approximativement 6 mois chacune, on peut considérer que les valeurs moyennes de l'impact de prédation annuel se situent à environ 17 millions de proies par hectare pour *E. tuberculatum* et 260 millions pour *E. ruidum*.

CONCLUSION

Bien que la taille des nids d'*Ectatomma* soit relativement faible et que donc l'activité prédatrice de chaque nid ne soit pas très importante si on la compare par exemple avec l'impact de prédation d'une colonie moyenne de *Formica polyctena*, estimé à près de 8 millions d'insectes capturés par an (WELLENSTEIN, 1952), l'impact global de ces fourmis est plus ou moins compensé par la densité en nids de ces deux espèces. Ceci est particulièrement net dans le cas d'*E. ruidum* dont la densité en nids, estimée selon les auteurs et les zones d'étude entre 1800 et 6100 à l'hectare (LEVINGS & FRANKS, 1982; LACHAUD et coll., 1990), peut atteindre plus de 11000 nids à l'hectare dans les plantations de café étudiées ici. De plus il convient de noter que l'action prédatrice d'*E. tuberculatum* et *E. ruidum* ne se situe pas dans le cadre d'une compétition mais plutôt d'une synergie puisque les strates écologiques exploitées sont différentes: tronc, branches et feuillage des cacao-

yers et des caféiers dans le cas d'*E. tuberculatum*; sol, litière et occasionnellement strate arbustive basse (< 2 m) dans le cas d'*E. ruidum*.

Au total, l'impact de prédation de ces deux espèces apparaît très important dans le type de plantation étudié ici, et se trouve apparemment renforcé par leur capacité d'adaptation aux modifications de leur environnement. Cette capacité, manifestée par les fourmis du genre *Ectatomma* en fonction des caractéristiques particulières de leur environnement tant physique que social, a été signalée par divers auteurs (COOK, 1905; LACHAUD, 1990; CHAMPALBERT & LACHAUD, 1990; CORBARA, 1991; DEJEAN ET LACHAUD, 1992). Elle est tout particulièrement évidente dans le cas d'*E. ruidum* qui, parallèlement à la gran-de souplesse qui la caractérise quant à la division du travail au sein de la sous-caste comportementale des fourrageuses (SCHATZ et coll., 1995, 1996) et à sa capacité à modifier sa stratégie d'approvisionnement en fonction de la taille de la source de nourriture et de sa distance par rapport au nid (LACHAUD et coll., 1990, 1995b), se montre également capable d'adapter son rythme d'activité de fourragement en fonction du temps de disponibilité de ses sources de nourriture (PASSERA et coll., 1994; SCHATZ et coll., 1994). Cette flexibilité comportementale est à nouveau confirmée par les résultats obtenus ici, concernant le glissement très net, chez cette espèce, d'un comportement prédateur direct en saison des pluies à un comportement nécrophagique en saison sèche, en réponse à une modification de la disponibilité en proies.

Le niveau d'activité et l'efficacité de la prédation réalisés par *E. ruidum* sur des surfaces restreintes (de l'ordre de 3.5 m² à 7.2 m²) exploitées de façon intensive (LACHAUD et coll., 1984, 1990, 1995b), combinés à la quantité impressionnante de ses nids, à l'absence d'aggressivité intra-spécifique et à la flexibilité comportementale manifestée par ses ouvrières, fait de cette espèce un des agents de contrôle biologique les plus importants et les plus efficaces pour la zone du Soconusco et, vraisemblablement, d'une manière plus générale pour l'ensemble des agroécosystèmes néotropicaux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain Dejean pour ses commentaires et encouragements lors de la rédaction de la version finale de ce texte. Ce travail a été réalisé en partie grâce à des financements émanants du M.R.E. "Sciences de la Cognition", du programme Cognisciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT, du Conseil Régional Midi-Pyrénées et du programme de la Communauté Européenne "Human Capital and Mobility".

REFERENCES

ADLUNG K.G., 1966. A critical evaluation of the European research on the use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Z. angew. Ent.*, **57**, 167-189.

CARROLL C.R., RISCH S.J., 1990. An evaluation of ants as possible candidates for biological control in tropical annual agroecosystems. In: Gliessman S.R. (Ed.), *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture. Ecological Studies and Synthesis*, vol. **78**, pp. 30-46. Springer-Verlag, New York.

CHAMPALBERT A., LACHAUD J.-P., 1990. Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant. *Anim. Behav.*, **39**, 850-859.

COOK O.F., 1905. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting kelep of Guatemala. *USDA Technical series*, n°**10**, pp. 1-55.

CORBARA B., 1991. L'orgnisation sociale et sa genèse chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse Doct. Univ. Paris XIII*, Paris, 150 p.

DEJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.

DEJEAN A., NKONGMENECK B., CORBARA B., DJIETO-LORDON C., 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d'*Achea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans les plantations de cacaoyers du Cameroun, et étude de leurs Homoptères associés. *Acta Oecologica*, **12**, 471-488.

FINNEGAN R.J., 1975. Introduction of a predacious red wood ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae), from Italy to Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **107**, 1271-1274.

FINNEGAN R.J., 1977. Establishment of a predacious red wood ant, *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae), from Manitoba to Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **109**, 1145-1148.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*. 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

KUGLER C. & BROWN W.L. JR., 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search: Agriculture, Ithaca*, **24**, 1-7.

LACHAUD J.-P., 1985. Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum*). *Sociobiology*, **11**, 133-142.

LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidæ). *Folia Entomol. Méx.*, **78**, 241-256.

LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., GARCÍA-PÉREZ J., 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines. *Folia Entomol. Méx.*, **61**, 159-177.

LACHAUD J.-P., IBARRA NÚÑEZ G., GARCÍA BALLINAS J.A., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., MORENO PRÓSPERO M.A., 1995a. Impacto de depredación de dos hormigas ponerinas y de al-gunas arañas tejedoras en los agroecosistemas de café en el Soconusco, Chiapas, México *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 105-106, Tapachula (Mexique).

LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., 1995b. Eficiencia de depredación de la hormiga *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) en plantaciones de café. *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 6-7, Tapachula (Mexique).

LACHAUD J.-P., VALENZUELA J., CORBARA B., DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.

LACHAUD J.-P., VALENZUELA-GONZÁLEZ J., LÓPEZ A., 1982. Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidæ) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el Soconusco. *Proc. 10 Reun. Nac. Contr. Biol.*, pp. 76-81, Durango, Mexico.

LEVINGS S.C., FRANKS N.R., 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, **63**, 338-344.

PASSERA L., LACHAUD J.-P., GOMEL L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidæ). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**, 13-21.

PAVAN M., 1950. Sugli inizi d'un esperimento practico di lotta biologica con *Formica rufa* L. contro la processionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Sch.). *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, **89**, 195-201.

PERFECTO I., 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology*, **71**, 2125-2134.

PERFECTO I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.*, **84**, 65-70.

PRATT S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P., 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.*, **48**, 236-238.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **43**, sous presse.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Sociobiology*, **26**, 269-282.

VALENZUELA-GONZÁLEZ J., LÓPEZ-MÉNDEZ A., LACHAUD J.-P., 1995. Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. *Southwest. Entomol.*, **20**, 507-515.

WAY M.J., KHOO K.C., 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, **37**, 479-503.

WEBER N.A, 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.

WELLENSTEIN G., 1952. Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Pflanzenkr.*, **59**, 430-451.

YOUNG A.M., PLATT M.E., 1989. Leaf damage from herbivory in relation to extrafloral nectaries and ant activity in *Davilla nitida* (Vahl) Kubitzki (Dilleniaceae) in Costa Rica. *Carrib. J. Sci.*, **25**, 230-233.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 75-83 (1996)

COMPETITION TROPHIQUE ENTRE FOURMIS ARBORICOLES: MISE EN EVIDENCE DE COMPORTEMENTS RITUALISES.

Jean-Luc Mercier, Alain Dejean et Alain Lenoir.

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667, Université Paris-nord, av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France.

Résumé: Chez les fourmis, les combats intraspécifiques sont généralement très violents et se terminent souvent par la mort de l'une des protagonistes. Les ouvrières de *Polyrhachis laboriosa* ont recours, selon la situation, aux morsures, à la projection de venin ou à l'écartèlement. Dans un contexte de compétition interspécifique, chez les fourmis arboricoles tropicales, l'exploitation d'une source de nourriture est conditionnée par le statut des espèces en présence (dominante, sub-dominante ou non-dominante). *P. laboriosa* et *Camponotus brutus* sont deux espèces syntopiques sub-dominantes de la forêt équatoriale Africaine. Lors des interactions entre *P. laboriosa* et *C. brutus* sur une source sucrée, les ouvrières présentent des comportements ritualisés. Ces comportements limitent l'agressivité des ouvrières en présence et permettent l'exploitation simultanée des sources de nourriture par les deux espèces.

Mots-clés: Formicinae, *Polyrhachis laboriosa*, *Camponotus brutus*, compétition interspécifique, compétition intraspécifique, ritualisation, fourragement, rythme d'activité.

Abstract: Trophic competition between arboreal ants: emergence of ritualized behaviour.

In ants, interspecific fighting is generally extremely violent and often ends in the death of one of the protagonists. The workers of *Polyrhachis laboriosa* can resort to biting, projecting venom, or quartering depending on the situation. Interspecific competition is entirely different. The exploitation of a food source in tropical, arboreal ants is conditioned by the status of the ants present (i.e. dominant, subdominant or nondominant). *P. laboriosa* and *Camponotus brutus* are two subdominant, syntopic species from the African equatorial forest. During the interactions between *P. laboriosa* and *C. brutus* on a on food source, workers demonstrate ritualised behaviour. This behaviour, that limits aggressiveness in the workers, permits each species to exploit sugary food sources in the presence of the other.

Key Words: Formicinae, *Polyrhachis laboriosa*, *Camponotus brutus*, interspecific competition, intraspecific competition, ritualization, foraging, rhythm of activity.

INTRODUCTION

La compétition trophique est une composante fondamentale dans l'exploitation des ressources du milieu. Elle implique la capacité pour chaque espèce de modifier sa distribution spatio-temporelle, son régime alimentaire ou son comportement, en fonction de la ou des espèces avec lesquelles elle est en compétition.

Les interactions intraspécifiques sont en général plus agressives que les interactions interspécifiques. Pxaradoxalement, l'agressivité intraspécifique induit souvent des

comportements ritualisés dont la fonction principale est de diminuer le coût de cette agressivité.

Mc Farland (1981) définit la ritualisation comme étant un processus évolutif par lequel des patterns comportementaux sont modifiés. Ils perdent alors leur fonction première au profit d'un rôle de communication. Ces comportements ritualisés sont caractérisés comme suit: (1) ils sont souvent stéréotypés dans leur forme; (2) ils sont souvent incomplets dans leur exécution; (3) ils peuvent impliquer un changement de fonction; (4) ils peuvent impliquer un changement de motivation; (5) ils peuvent être accompagnés de marquages spéciaux.

Chez les fourmis, de nombreux cas de ritualisation intraspécifique ont été étudiés. Hölldobler (1971) considère par exemple le comportement de "back and forth jerking of the body" de *Camponotus socius* comme étant la ritualisation du comportement de transport le plus primitif, ou "mandible pulling", visible chez *C. sericeus.* De même, les ouvrières d'espèces appartenant au groupe *Formica rufa*, ainsi que *C. americanus*, adoptent des postures de projection d'acide formique au cours de combats ritualisés intraspécifiques (Le Moli et Parmigiani, 1982; Carlin et Hölldobler, 1983). Mais l'un des cas les plus spectaculaires de comportements ritualisés intraspécifiques demeure sans conteste celui des confrontations entre colonies voisines de *Myrmecocystus mimicus*; plus de 400 ouvrières peuvent être engagées dans des tournois ritualisés au cours desquels chacune tente d'intimider l'adversaire en se haussant sur ses pattes, en relevant le gastre vers l'arrière ou en grimpant sur un caillou (Hölldobler, 1981). Les ouvrières d'*Iridomyrmex purpureus* ou de *Messor aciculatus* pratiquent quant à elles une sorte de combat ritualisé intraspécifique consistant à boxer l'adversaire à l'aide des pattes antérieures (Ettershank et Ettershank, 1982; Yamaguchi, 1995).

Au niveau interspécifique, seules quelques observations d'échanges trophallactiques entre deux espèces différentes ont été réalisées au laboratoire par Bhaktar (1983) et par Kloft (1983); elles n'ont jamais été reproduites en milieu naturel. L'étude de la compétition trophique dans des conditions naturelles entre certaines fourmis arboricoles de la forêt Equatoriale Africaine, a révélé l'émergence de comportements ritualisés parfois présents lors de la compétition intraspécifique.

MATERIELS ET METHODES

Polyrhachis laboriosa et *Camponotus brutus* appartiennent à la sous-famille des Formicinae et à la tribu des Camponotini. Ce sont deux espèces sub-dominantes de la forêt équatoriale Africaine, fréquentes dans les formations pionnières. Elles vivent en lisière de forêt, en bordure de piste ou de rivière ou dans les plantations d'arbres fruitiers et forment des sociétés polycaliques peu populeuses (1 000 à 10 000 ouvrières).

Les ouvrières de *P. laboriosa* construisent leurs nids dans le feuillage à l'aide de débris végétaux agglomérés avec de la salive et de la soie d'araignée. Elles sont diurnes, fourragent seules, exploitent les nectaires extrafloraux et le miellat des Homoptères, mais pratiquent aussi un recrutement de groupe lors de l'exploitation de grosses sources sucrées (Mercier, 1992). Elles sont aussi prédatrices (Dejean et al., 1994).

C. brutus est le plus souvent terricole, mais peut installer ses nids dans des souches ou de vieilles branches creuses. Elle est nocturne, mais peut modifier son rythme d'activité journalière en fonction des conditions environnementales (Dejean, pers.com.). Elle est polyphage, mais élève principalement des Homoptères.

L'espèce *P. laboriosa* fait à l'heure actuelle l'objet d'études approfondies au Cameroun et à l'Université Paris-Nord en vue de son éventuelle utilisation dans la protection des plantes présentant un intérêt économique. Dans un premier temps, nous avons mis *P. laboriosa* en situation de compétition avec des congénères de sociétés différentes. Nous avons analysé les

comportements observés au cours d'interactions intraspécifiques en laboratoire ou en milieu naturel.

Dans un deuxième temps, nous avons étudié les interactions comportementales entre *P. laboriosa* et *C. brutus* lors de la compétition trophique, dans des conditions semi-naturelles.

Les modalités des rencontres ont été décrites dans un précédent article (Mercier et Dejean, sous presse).

RESULTATS

I. Compétition intraspécifique chez *P. laboriosa* (Tab. 1).

Lors des rencontres dyadiques en laboratoire ou en milieu naturel, la projection d'acide est utilisée par les antagonistes au cours d'attaques réciproques où l'agressivité est très forte (96,5%). Ces combats peuvent durer longtemps (15 à 30 min).et leur issue naturelle est presque toujours la mort d'au moins une des deux ouvrières. En fait, dans les cinq premières minutes du combat, l'ouvrière qui est tenue par l'autre fléchit le gastre entre ses pattes et met son extrémité au contact d'une partie du corps de l'adversaire, sans projeter d'acide. Ce n'est que lorsque l'agressivité augmente et que le combat dure que les antagonistes y ont recours.

Lorsque plusieurs ouvrières se liguent contre l'intruse, celle-ci est complètement immobilisée et écartelée jusqu'à la mort sans aucun recours à l'acide formique (98,4%).

En revanche, le comportement des ouvrières de *P. laboriosa* est très différent lorsqu'elles sont confrontées à une reine hétérocoloniale: elles font preuve de moins d'agressivité, laissant fourrager la reine étrangère sur leur propre territoire (100%). Mais lorsque celle-ci s'approche de leur nid, les ouvrières relèvent alors le gastre à l'horizontale (57,2%), ce qui a pour effet de détourner la reine de sa trajectoire initiale.

Les interactions intraspécifiques chez *P. laboriosa* montrent donc quelques comportements ritualisés de flexion ou de relèvement du gastre.

	rencontres dyadiques	1 ouvrière vs plusieurs	1 ouvrière vs 1 reine les deux fourragent	1 ouvrière vs 1 reine près du nid
Evitement réciproque	-	-	100 %	-
Ouverture des mandibules	-	-	-	42,8 %
Relèvement du gastre	-	-	-	57,2 %
Fuite	3,5 %	1,6 %	-	-
Attaque réciproque	96,5 %	-	-	-
Recrutement puis écartèlement	-	98,4 %	-	-
Nombre de cas	170	62	44	28
0 ouvrière tuée	3,5 %	1,6 %	100 %	100 %
1 ouvrière tuée	12,9 %	98,4 %	-	-
2 ouvrières tuées	83,5 %	-	-	-

Table I.: Agressivité intraspécifique chez P. laboriosa.
Table I.: Intraspecific aggressivity of P. laboriosa.

II. Compétition interspécifique entre *P. laboriosa* et *C. brutus*.

Lors des interactions entre *P. laboriosa* et *C. brutus* sur une source de nourriture, les deux espèces réagissent au même problème de compétition de manière différente, mais développent toutes deux des comportements ritualisés qui s'intègrent totalement dans les séquences comportementales observées.

Analyse des rythmes d'activité des deux espèces (Fig. 1)

La compétition entre deux espèces sur une même source de nourriture engendre généralement une modification du rythme d'activité journalière de l'une des deux espèces. L'espèce la plus agressée finit par décaler sa période d'exploitation de la source sur une période durant laquelle l'espèce en compétition est absente.

En dehors de toute compétition, *P. laboriosa* présente un rythme d'activité journalière diurne et bimodal, la période de moindre activité correspondant aux heures les plus chaudes de la journée. *C. brutus* a un rythme d'activité journalière typiquement nocturne unimodal.

Dans le cas présent, malgré la compétition, le rythme d'activité journalière de *P. laboriosa* ne varie pas. Tout semble se passer comme si elle était seule sur la source. Par contre, *C. brutus* modifie son rythme d'activité journalière et occupe la source de façon permanente.

Dans la journée, les deux espèces se retrouvent donc en présence l'une de l'autre, ce qui a pour effet d'augmenter les interactions.

Analyse des comportements.

Les séquences comportementales les plus fréquentes laissent apparaître un certain nombre de comportements ritualisés chez l'une ou l'autre des deux espèces:

Back and Forth Jerking of the Body de *C. brutus* (BFJB): chez *C. socius*, ce comportement correspond à une invitation au transport, ou à une tentative de transport non terminée (Hölldobler, 1971). Chez *C. brutus*, ce comportement est dirigé vers le gastre ou vers une patte plutôt que vers la tête; il correspond alors plutôt à une tentative d'intimidation.

Série de Morsures Légères d'une Patte (SMLP): *C. brutus* saisit une patte de *P. laboriosa* et la relâche immédiatement, ceci à plusieurs reprises. Cette séquence peut être considérée comme la ritualisation d'une morsure incomplète, dont la fonction est modifiée dans le sens d'une tentative d'intimidation de l'adversaire.

Relèvement du Gastre de *P. laboriosa* (RG): le gastre est relevé vers l'arrière, à l'horizontale, en réponse au "Back and forth jerking of the body" de *C. brutus*. *C. brutus* stoppe son attaque après quelques secondes. Ce même comportement a été observé chez les ouvrières de *P. laboriosa* lorsqu'elles sont confrontées à une reine conspécifique. Il est comparable à ce qu'a décrit Hölldobler (1981) lors des combats ritualisés chez *Myrmecocystus mimicus*. Il peut être aussi considéré comme une version incomplète du comportement d'apaisement de *Formicoxenus provancheri* face à son hôte *Myrmica incompleta* (Lenoir et al, 1992).

Flexion du Gastre de *P. laboriosa* (FG): ce comportement a déjà été décrit dans le cadre de la compétition intraspécifique chez les ouvrières de *P. laboriosa*, mais aussi dans le groupe *F. rufa* (Le Moli et Parmigiani, 1982), et chez *C. americanus* (Carlin et Hölldobler, 1983). Elle est considérée comme étant une version ritualisée du comportement de projection de venin.

Stratégie de "Flee-Return" de *P. laboriosa* (F/RS): lorsque *C. brutus* attaque, les ouvrières de *P. laboriosa* s'échappent; cette rupture de contact leur permet d'éviter une confrontation directe avec l'adversaire. En fait, elles ne quittent pas la source et effectuent rapidement une boucle qui les met hors de portée de *C. brutus*. Ce comportement peut être considéré comme une ritualisation du comportement de fuite, puisqu'en dépit de l'agression subie et de la rupture de contact, *P. laboriosa* exploite la source jusqu'à la prochaine rencontre.

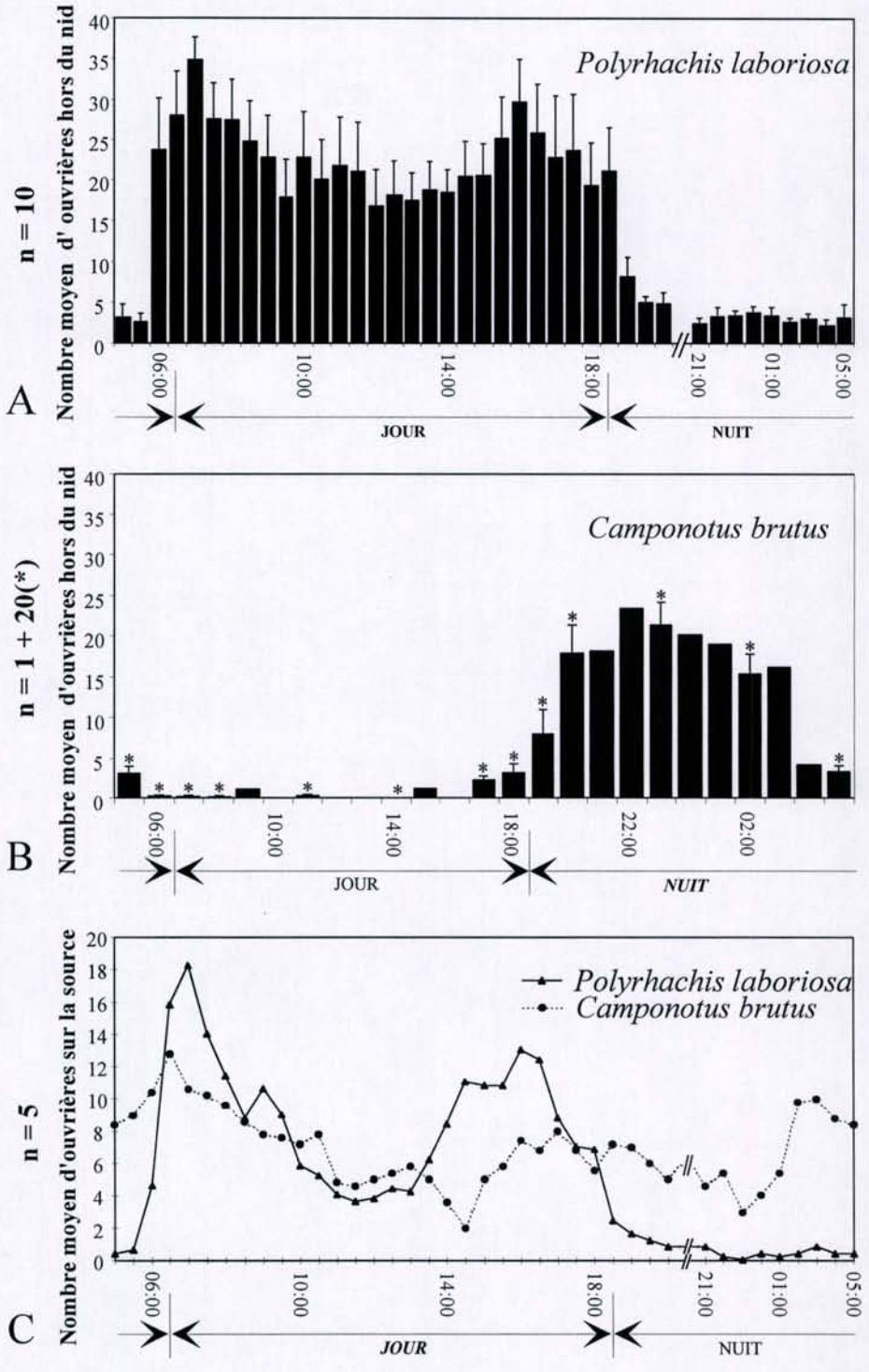


Fig.1: Rythme d'activité journalière de P. laboriosa *and* C. brutus *(heure locale).*
A: Rythme contrôle de P. laboriosa *(n = 10). B: Rythme contrôle de* C. brutus *(n = 1 + 20*).*
C: Rythme de P. laboriosa *et* C. brutus *sur la même source (n = 5).*
**: L'erreur standard est basée sur les données prises durant 20 jours non consécutifs.*
Fig.1: Rhythm of daily activity of P. laboriosa *and* C. brutus *(local time).*
A: Control rhythm of P. laboriosa *(n = 10). B: Control rhythm of* C. brutus *(n = 1 + 20*).*
C: Rhythm of P. laboriosa *and* C. brutus *on the same source (n = 5).*
**: The standard error is based on the data taken over 20 non-successive days.*

Analyse des séquences comportementales (Fig.2).

Les séquences initiées par le mouvement de *C. brutus* vers *P. laboriosa* représentent 81,4% des séquences totales, contre 18,6% pour *P. laboriosa*.

Une bonne proportion des rencontres ne présentent aucune agressivité de la part des deux ouvrières, *P. laboriosa* évitant spontanément *C. brutus*: Evitement avant Contact (EAVTC) et Evitement au Contact (EAUC) représentent 18,2% des séquences initiées par *P. laboriosa* et 18,1% (12,2% + 5,9%) des séquences initiées par *C. brutus*, soit 36,3% des séquences totales.

L'agressivité de *C. brutus* débute le plus souvent par le comportement de "Back and Forth Jerking of the Body" (BFJB; 43,4%) et est suivie soit par la "Fuite-Retour" (F/RS; 13,7%) de *P. laboriosa*, soit par le relèvement du gastre de celle-ci (RG; 19,4%). Dans ce dernier cas, l'agressivité de *C. brutus* est complètement inhibée.

Mais si *P. laboriosa* ne lève pas le gastre et reste sur place et avance (R/A; 10,3%), l'agressivité de *C. brutus* augmente en fonction de l'intensité de la réponse de *P. laboriosa*; elle reste toutefois relativement faible, puisque l'on observe ni mutilations ni morts.

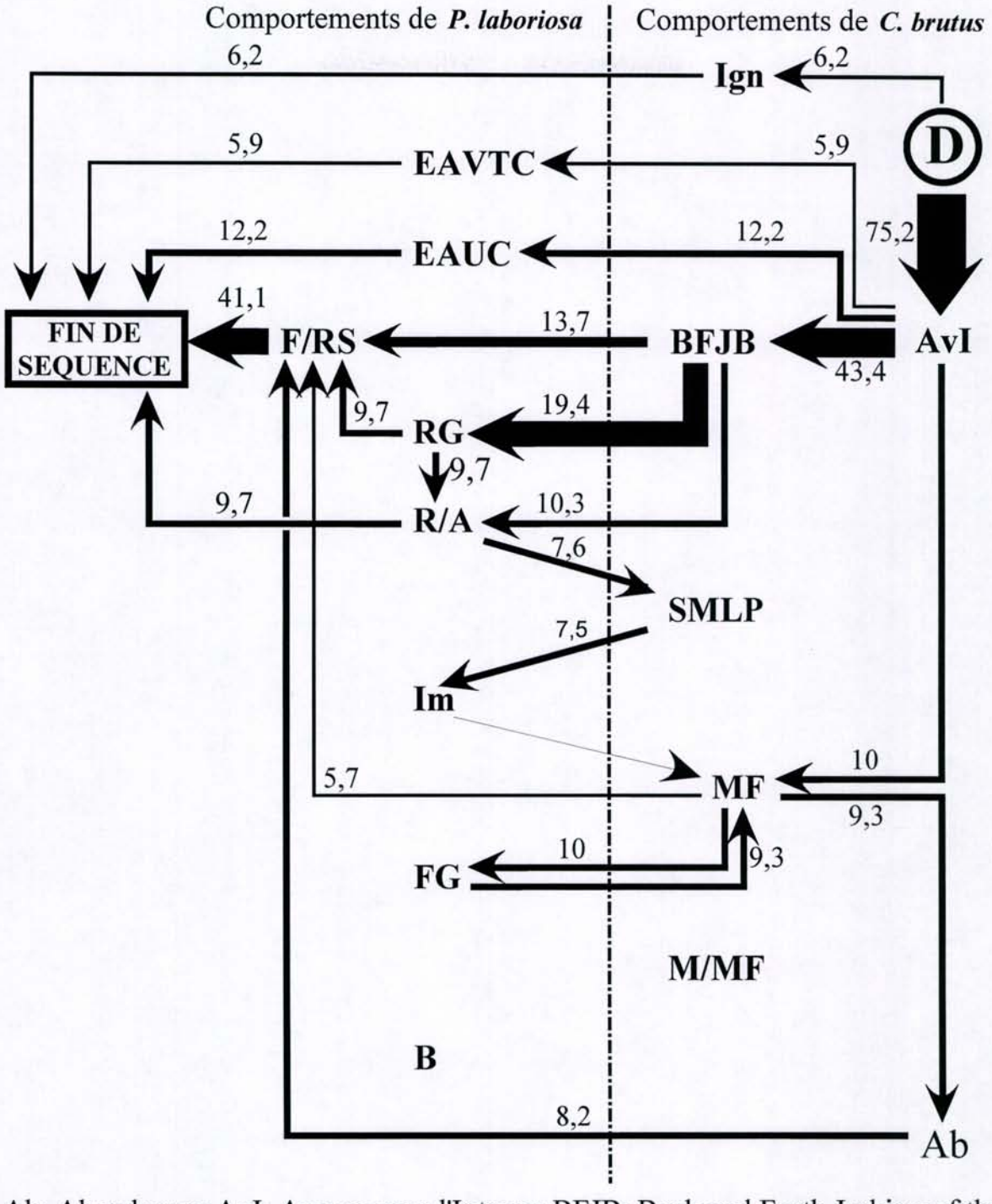
Lorsque l'agressivité de *C. brutus* est tout de suite forte (MF; 10%), *P. laboriosa* répond par une flexion du gastre (FG; 10%) qui suffit à stopper l'attaque de *C. brutus.*

DISCUSSION

Un certain nombre de comportements ritualisés ont pu être observés au niveau intraspécifique chez *P. laboriosa*, mais aussi lors de rencontres interspécifiques entre *P. laboriosa* et *C. brutus*. De telles observations soulèvent quelques interrogations quant à l'émergence de ces comportements.

- Quels sont les avantages de la ritualisation interspécifique des comportements agressifs ?

La ritualisation des comportements donne la possibilité à l'espèce de gérer au mieux la compétition trophique en diminuant les coûts d'exploitation des ressources du milieu, et par là-même, d'améliorer l'investissement reproducteur de l'espèce. Pour les espèces à effectifs réduits, la perte de fourrageuses au cours de combats interspécifiques peut avoir de lourdes conséquences sur la survie de la colonie. L'émergence de comportements ritualisés au cours de rencontres interspécifiques entre fourrageuses d'espèces non dominantes a pour avantage direct d'économiser à celles-ci la perte d'une ou plusieurs ouvrières au cours d'un combat dont l'issue reste incertaine. Ainsi dans notre étude, en rompant le contact ou en apaisant l'agresseur, *P. laboriosa* peut exploiter une source de nourriture constamment occupée par une autre espèce. De plus, même si dans la journée *C. brutus* passe plus de temps à chasser *P. laboriosa* qu'à s'alimenter, le succès à cours terme de ses tentatives d'intimidation lui est bénéfique par le fait qu'il lui évite d'affronter *P. laboriosa* dans un combat où la projection de venin serait utilisée. Or le venin de *P. laboriosa* s'avère très efficace lors de la capture de grosses proies (Dejean et al, 1994).



Ab: Abandonne; AvI: Avance vers l'Intruse; BFJB: Back and Forth Jerking of the Body; B: se Bat; D: se Déplace; EAVTC(EAUC): Evite AVanT (AU) Contact; FG: Fléchit le Gastre; F/RS: Fuit et Revient à la Source; Ign: Ignore; Im: Immobile; MF: Mord Franchement; M/MF: Monte sur l'Intruse et Mord Franchement; R/A: Résiste et Avance; RG: Relève le Gastre; SMLP: Série de Morsures Légères aux Pattes; (43,4) : % de cas observés.

Fig.2: Diagramme des principales séquences comportementales initiées par C. brutus *lors de la compétition interspécifique avec* P. laboriosa..
Fig.2: Diagram of the main behavioural sequences initiated by C. brutus *during interspecific competition with* P. laboriosa..

Comment la ritualisation interspécifique a-t-elle été sélectionnée? (Fig.3)

La ritualisation des comportements nécessite un investissement à la fois dans le codage et le décodage de l'information. Elle émerge d'autant plus difficilement qu'elle apparaît ici au niveau interspécifique. Dans le cadre de nos travaux, deux scénarios sont possibles. Ils mettent en évidence l'importance de la proximité géographique des deux espèces ainsi que l'émergence de la ritualisation intraspécifique avant la ritualisation interspécifique:

Le premier scénario (A) suppose l'existence d'un ancêtre commun qui serait à l'origine d'un « langage » de base. A partir de ce « langage » de base, une ségrégation des comportements se serait produite dans chaque espèce indépendamment l'une de l'autre, les espèces pouvant être allopatriques ou sympatriques. Au cours de l'évolution serait alors apparue la ritualisation intraspécifique de certains comportements agressifs, chaque espèce développant ses propres comportements ritualisés. Puis, après le passage de l'allopatrie (ou de la sympatrie) à la syntopie, les comportements ritualisés se seraient exprimés au niveau interspécifique, ceci d'autant plus facilement que les deux espèces génétiquement proches auraient gardé un « langage » de base commun.

Le deuxième scénario (B) repose sur une convergence évolutive des comportements agressifs entre deux espèces pas forcément génétiquement proches. Après une évolution parallèle et indépendante des deux espèces et la ritualisation intraspécifique de certains de leurs comportements, elles seraient devenues syntopiques. La communication se serait alors établie entre elles par la sélection respective du comportement ritualisé le mieux approprié au comportement de l'espèce en compétition.

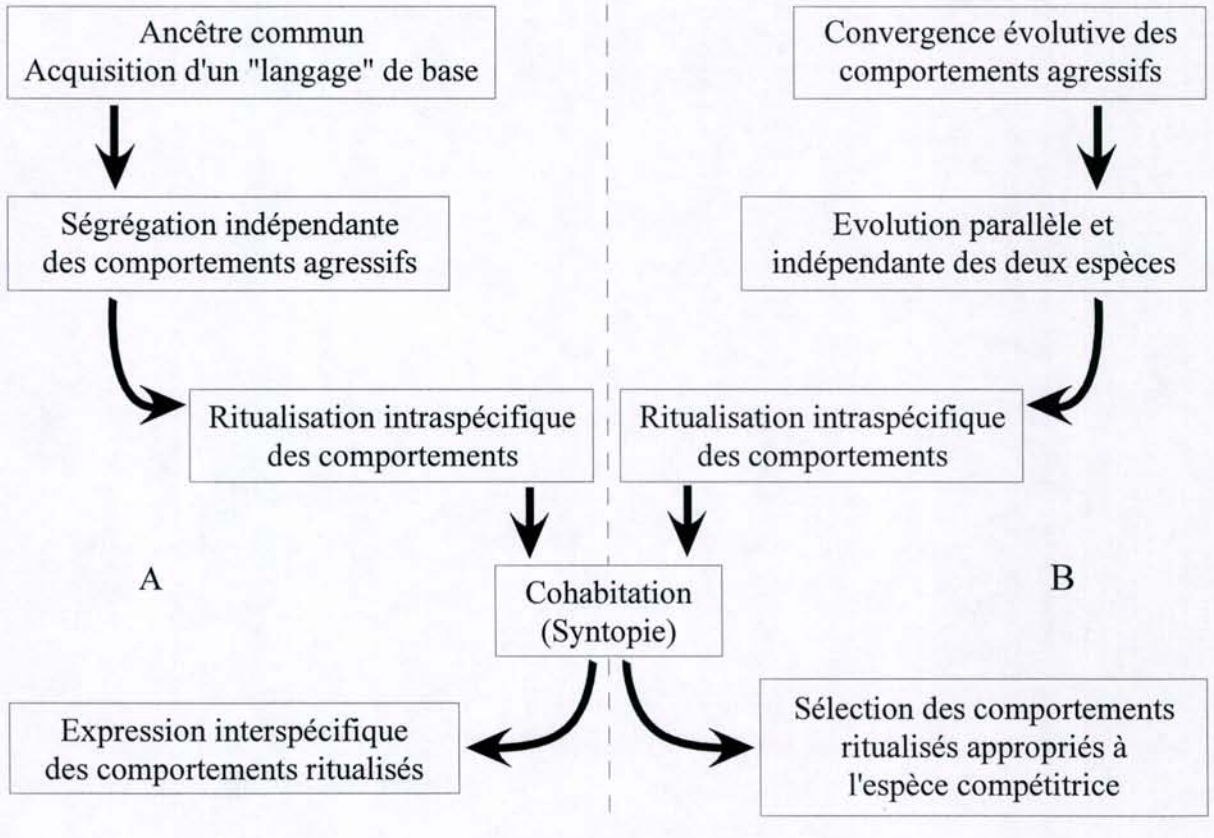


Fig.3: Mécanismes possibles de l'émergence de la ritualisation interspécifique.
Fig.3: Possible mecanisms of the emergence of interspecific ritualization.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'un projet Campus du Ministère Français de la Coopération (108/CD/90).

REFERENCES

Bhatkar, A.P., 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance. In: *Social insects in the tropics*. P. Jaisson, ed., Presses de l'Université Paris XIII, Villetaneuse, *2*: 105-123.

Carlin, N.F. and B. Hölldobler. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science 222*: 1027-1029.

Dejean, A., Lenoir, A. and E.J. Godzinska, 1994. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology 23*: 293-313.

Ettershank, G. and J.A. Ettershank, 1982. Ritualized fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Austr. Entomol. Soc. 21*: 97-102.

Hölldobler, B., 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie, 75*: 123-142.

Hölldobler, B., 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol. 9*: 301-314.

Kloft, W.J., 1983. Interspecific trophallactic relations between ants of different species, genera and subfamilies - an important strategy in population ecology. *Annals of Entomology* (India), *1*:85-86.

Le Moli, F. and S. Parmigiani, 1982. Intraspecific combat in the red-wood ant (*Formica lugubris*, Zett.). *Aggr. Behav. 8*: 145-148.

Lenoir, A., Errard, C., Francoeur, A. and R. Loiselle, 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc. 39*: 81-97.

Mc Farland, D., 1981. The Oxford companion to Animal Behaviour. Oxford University Press, Oxford. 657 pp.

Mercier, J.L., 1992. Structure sociale et organisation du milieu chez *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera: Formicidae). DEA Thesis, *Université Paris-Nord.* 22 pp.

Mercier, J.L. and A. Dejean, 1996. Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Ins. Soc*. (sous presse).

Yamaguchi, T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the Harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc. 42*: 89-101.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 85-92 (1996)

MISE EN EVIDENCE DE LA DEGRADATION MICROBIENNE DE MONOMERES AROMATIQUES METHOXYLES EN ANAEROBIOSE CHEZ *NASUTITERMES LUJAE*

GRECH-MORA I. et GARNIER-SILLAM E.

Laboratoire de Biologie des Sols et des Eaux, Université Paris XII Val de Marne, Av. Général de Gaulle, 94010 Créteil cedex France

Résumé: Au cours de cette étude, une bactérie anaérobie stricte, dégradant des monomères aromatiques méthoxylés, a été isolée du tube digestif du termite xylophage *Nasutitermes lujae*. Cette bactérie dégrade complètement des acides aromatiques méthoxylés trisubstitués en acétate et elle utilise le soufre d'origine minérale et organique comme accepteurs de méthyl pour produire des composés soufrés volatils méthylés. Les acides cinnamiques méthoxylés disubstitués sont partiellement dégradés en catéchol et acétate sans ouverture du noyau aromatique. Les voies métaboliques impliquées dans ce processus sont inconnues. L'importance et le rôle de cette bactérie constituant le genre *Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov., dans le métabolisme du termite xylophage sont discutés.

Mots-clés: *Termite, Nasutitermes lujae, bactérie anaérobie, aromatiques méthoxylés.*

Abstract: Degradation of methoxylated aromatic monomers by the strict anaerobic bacterium from the digestive tract of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae*.

In this study, an anaerobic bacterium which degrades some methoxylated monoaromatic compounds has been isolated from the hindgut of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae*. The isolate converted the trisubstituted methoxylated aromatic acids into acetate. Moreover, this homoacetogenic bacterium used sulfide (mineral) or cysteine (organic) as a methyl acceptor thereby forming gaseous sulfur compounds including dimethylsulfide. In case of the disubstituted methoxylated cinnamic acids, the strain only demethylated and oxidized the lateral aliphatic chain, forming catechol and acetate as end-products. The biochemical pathway remains unknown. The importance and the role of this bacterium considered as the new genus (*Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov) in the metabolism of *Nasutitermes lujae* are discussed.

Key words: *Termite, Nasutitermes lujae, anaerobic bacterium, methoxylated aromatics.*

INTRODUCTION

Les termites présentent l'originalité d'une co-évolution avec des micro-organismes contenus dans leur intestin postérieur (bactéries chez les termites supérieurs; bactéries et protozoaires chez les termites inférieurs) leur permettant de jouer un rôle significatif dans le recyclage de la matière organique par l'intermédiaire de phénomènes biochimiques de cellulolyse voire de ligninolyse (Garnier-Sillam, 1987). Ces insectes sont en effet en mesure de dégrader les nombreux polymères de la matière végétale en monomères indispensables à leur métabolisme énergétique. Toutefois, le rôle des termites dans la dégradation de la lignine est peu connu. Des études effectuées depuis une quinzaine d'années (Butler et Buckerfield, 1979; Cookson, 1987 a, b) ont permis de mettre en évidence chez *Nasutitermes exitiosus,* espèce de termite supérieur xylophage, des possibilités de déméthylation, de dépolymérisation et d'ouverture des cycles aromatiques (émission de $^{14}CO_2$ à partir de la ^{14}C-lignine ingérée). Compte tenu des particularités digestives des termites, la microflore symbiotique intestinale pourrait jouer un rôle important dans la digestion des composés lignocellulosiques-et dans les

processus ligninolytiques. Grech-Mora *et al.* (1995) ont isolé une bactérie homoacétogène anaérobie stricte issue du tube digestif du termite xylophage *Nasutitermes lujae* capable de dégrader spécifiquement des monomères aromatiques méthoxylés. La caractérisation de cette bactérie montre qu'elle constitue un nouveau genre du domaine bactérien: *Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov. Ce travail a pour but d'étudier le métabolisme des acides aromatiques dégradés par cette bactérie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Termites
L'espèce de termites supérieurs xylophages, *Nasutitermes lujae* (Wasmann) est utilisée pour nos expériences. Cette espèce, arboricole, est abondante en forêt où elle se nourrit de bois mort faiblement biodégradé. *N. lujae* a été récoltée avec son nid dans la forêt de Mbalmayo près de Yaoundé (Cameroun). Elle est maintenue au laboratoire dans une étuve thermostatée à 27±1°C.

Culture
Les techniques ayant permis l'obtention de l'inoculum bactérien puis de la souche en culture pure ont été décrites (Grech-Mora *et al.*, 1995). La souche bactérienne est maintenue par repiquage sur 3,4,5-triméthoxycinnamate (TMC). Afin d'étudier la dégradation des différents substrats, chaque substrat aromatique est ajouté au milieu de culture, sous forme de sel de sodium à partir de solutions stocks filtrées (filtre millipore stérile de 0,22µm), à différentes concentrations. Le milieu est ensemencé avec une culture en phase exponentielle de croissance, à raison de 10% d'inoculum. L'étude cinétique est effectuée au troisième repiquage.

Techniques d'analyse
Les techniques analytiques utilisées pour l'étude de la dégradation des composés aromatiques (mesure de la densité optique (DO); dosage des produits formés au cours du métabolisme) sont les mêmes que celle employées par Grech-Mora *et al.* (1995). En ce qui concerne le dosage des composés aromatiques, la composition de l'éluant est la seule modification apportée aux conditions opératoires: acétonitrile: eau, 60:40 (v/v).
Le sulfure de diméthyle (DMS) et le méthanethiol (CH_4SH) n'ont pu être quantifiés au cours de l'expérimentation. Ils ont toutefois pu être détectés par chromatographie en phase gazeuse (CPG) avec un chromatographe Chrompack CP 9000 (Chrompack, Les Ulis, France) équipé d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne capillaire Poraplot Q (25 m x 0,53 mm). Les conditions opératoires sont les suivantes: température du four: 170 °C, température de l'injecteur: 240 °C, température du détecteur: 200 °C, gaz vecteur: azote, pression : 100 kPa. 0,1 ml d'échantillon gazeux est injecté. La surface des pics est mesurée à l'aide d'un intégrateur Spectra-Physics.

RESULTATS

Métabolisme des substrats aromatiques méthoxylés trisubstitués

Dégradation du sinapate (4-hydroxy-3,5-diméthoxycinnamate)

L'étude de la dégradation de ce substrat montre que les seuls métabolites produits sont, comme lors de la dégradation du TMC (Grech-Mora *et al.*, 1995), l'acétate, le méthanethiol (CH_4SH) et le sulfure de diméthyle (DMS).
L'effet de différentes concentrations en sinapate (tableau 1) montre que pour des concentrations initiales ≤ 4,21mM, le substrat est intégralement consommé alors que pour des teneurs de l'ordre de 8 à 10mM, 75 à 80% du substrat est utilisé. A l'exception de la concentration la plus élevée (10,45mM) où le rendement [Acétate produit/Sinapate consommé] diminue, 1 mole de substrat produit environ 4 moles d'acétate.

Concentration initiale en sinapate (mM)	Concentration en sinapate dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Acétate formé/ sinapate dégradé
1,73	1,73	6,75	3,9
3,36	3,36	12,97	3,86
4,21	4,21	15,91	3,78
8,46	6,73	25,80	3,83
10,45	7,89	28,70	3,63

Résultats après 4 jours d'incubation à 37°C

Tableau 1 : Effet de la concentration initiale en sinapate sur la production d'acétate par la souche bactérienne
Table 1 : Bacterial strain growth at different sinapate concentrations

Dégradation du 3,4,5-triméthoxybenzoate (TMB)

L'effet de la concentration en TMB a été étudié pour des valeurs comprises entre 2 et 11,25mM (tableau 2).

Concentration initiale en TMB (mM)	Concentration en TMB dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Acétate formé/ TMB dégradé
2,1	2,1	5,94	2,82
4,12	4,12	12,44	3,02
8,37	8,2	21	2,56
11,25	10,1	24,74	2,45

Résultats après 21 jours d'incubation à 37°C

Tableau 2 : Effet de la concentration initiale en TMB sur la production d'acétate par la souche bactérienne
Table 2 : Bacterial strain growth at different TMB concentrations

Comme dans le cas des composés aromatiques de structure cinnamique, la culture bactérienne produit lors de la dégradation du substrat de l'acétate et des composés soufrés gazeux: DMS et CH_4SH. Par contre, 3 moles d'acétate sont produites par mole de substrat consommée pour les concentrations testées ≤ 4,12mM. Au delà, le rendement est de 2,5 bien que 90% du substrat soit encore consommé pour une concentration de 11,25mM.

Dégradation du syringate (4-hydroxy-3,5-diméthoxybenzoate)

Le syringate est plus difficilement dégradable par la souche bactérienne comparé au TMB. Néanmoins, pour des concentrations < 2-3mM, tout le substrat est dégradé en 3 semaines. Lorsque les concentrations sont supérieures à 3mM, nous observons des phases de latence plus longues et une dégradation incomplète. L'étude de la croissance de la souche bactérienne, effectuée en présence de 4,3mM de substrat, indique qu'après trois semaines d'incubation, plus d'un tiers du composé se trouve présent dans le milieu de culture (tableau 3).
Les métabolites formés lors de la dégradation du syringate sont l'acétate, le DMS et le CH_4SH. La consommation de 1 mole de syringate donne 3 moles d'acétate.

Concentration initiale en syringate (mM)	Concentration en syringate dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Acétate formé/ syringate dégradé
1,9	1,9	5,35	2,81
4,3	3	8,95	2,98

Incubation après 21 jours à 37°C

Tableau 3: Effet de la concentration initiale en syringate sur la production d'acétate par la souche bactérienne
Table 3 : Bacterial strain growth at different syringate concentrations

Métabolisme des substrats aromatiques méthoxylés disubstitués

Dégradation du 3,4-diméthoxycinnamate (DMC)

Production transitoire de vanillate (4-hydroxy-3-méthoxybenzoate)
Le comportement de la souche bactérienne a été étudiée pour une plage de concentrations allant de 2,45 à 28,4mM (concentration des dérivés trisubstitués inhibant totalement la croissance). Au bout de 29 jours d'incubation, seuls les tubes où la concentration initiale est inférieure à 16,25mM ont été testés, au delà la croissance apparaît inhibée. Dans ce cas, l'oxydation de 1 mol de DMC conduit à 1 mol d'acétate et 1 mol de vanillate à l'exception des résultats obtenus pour une concentration en DMC de 8,05 où la teneur en vanillate obtenue reste faible (tableau 4; figure 1). Le DMS est également mesuré dans la phase gazeuse.

Concentration initiale en DMC (mM)	Concentration en DMC dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Concentration en vanillate formé (mM)
2,45	2,45	2,47	2,47
4,29	4,29	4,41	3,9
8,05	8,05	7,8	5,67
12,3	12,1	11,2	12,25

Résultats après 29 jours d'incubation à 37°C

Tableau 4: Effet de la concentration initiale en DMC sur la production d'acétate et de vanillate par la souche bactérienne
Table 4 : Bacterial strain growth at different DMC concentrations with effect on vanillate and acetate production

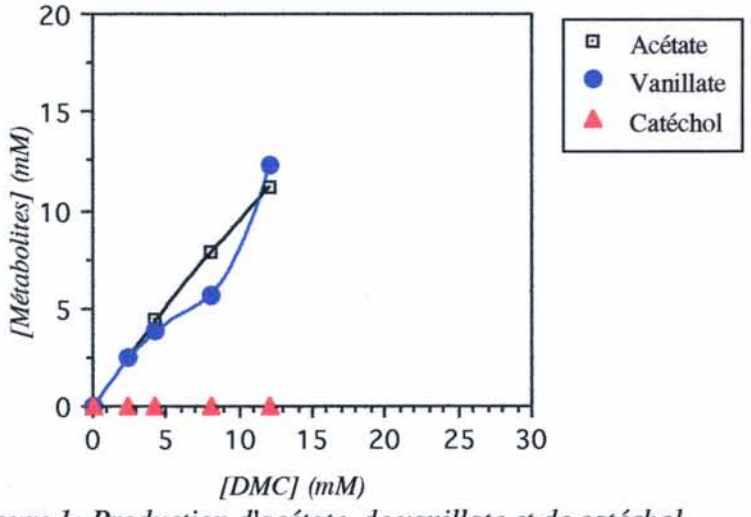


Figure 1: Production d'acétate, de vanillate et de catéchol en fonction de la concentration initiale en DMC
Effect of initial DMC concentration on the production of vanillate, catechol and acetate

Résultats après 29 jours d'incubtion

Dégradation du vanillate

Le suivi de la croissance au delà de 29 jours montre que le vanillate, précédemment mesuré, est transformé en catéchol (1,2-dihydroxybenzène) et acétate pour les concentrations initiales en DMC de l'ordre de 7 à 8mM maximum. Pour les concentrations initiales en DMC supérieures, le vanillate s'accumule. La quantité de catéchol produite ne dépasse pas 5 à 6mM (tableau 5; figure 2).

Concentration initiale en DMC (mM)	**Concentration en DMC dégradé (mM)**	**Concentration en acétate formé (mM)**	**Concentration en vanillate restant (mM)**	**Concentration en catéchol formé (mM)**
2,45	2,45	3	0	2,45
4,29	4,29	5	0	3,2
8,05	8,05	9	0,7	5,4
12,3	12,1	non mesuré	non mesuré	non mesuré
16,25	14,04	13,06	8,25	5,64
23,78	20,07	17,6	14,71	5,30
28,4	25,15	24	22,05	0

Résultats après 62 jours d'incubation à 37°C

Tableau 5: Effet de la concentration initiale en DMC sur la production d'acétate, de vanillate et de catéchol par la souche bactérienne
Table 5 : Bacterial strain growth at different DMC concentrations with effect on vanillate, acetate and catechol production

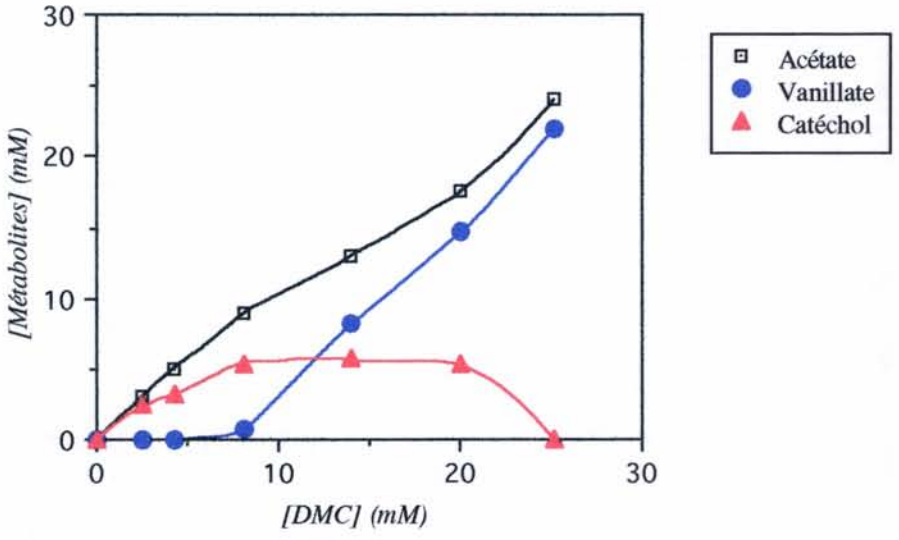


Figure 2: Production d'acétate, de vanillate et de catéchol en fonction de la concentration initiale en DMC
Effet of initial DMC concentration on the production of vanillate, catechol and acetate
Résultats après 62 jours d'incubation

Dégradation du férulate (4-hydroxy-3-méthoxycinnamate)
La dégradation de ce composé aromatique est incomplète et la croissance bactérienne est très faible. La dégradation de 4,55mM de férulate a montré qu'après 7 semaines d'incubation seul 1,4mM du substrat est catabolisé et 1mM d'acétate et 1,2mM de vanillate sont produites. Le vanillate est ensuite dégradé comme démontré précédemment.

DISCUSSION-CONCLUSION

Termitobacter aceticus, souche bactérienne anaérobie stricte, isolée du tube digestif du termite xylophage *Nasutitermes lujae* (Grech-Mora, 1994; Grech-Mora *et al.*, 1995), fermente spécifiquement des composés aromatiques méthoxylés monomères de la lignine (3,4,5-triméthoxycinnamate, sinapate, 3,4,5-triméthoxybenzoate, syringate, 3,4-diméthoxycinnamate, férulate et vanillate). Toutefois, le nombre et la position des substituants méthoxylés du noyau benzénique sont déterminants pour la croissance de la souche et l'ouverture du cycle aromatique.
Outre le 3,4,5-triméthoxycinnamate déjà étudié (Grech-Mora *et al.*, 1995), les substrats méthoxylés trisubstitués (sinapate, 3,4,5-triméthoxybenzoate, syringate) sont intégralement dégradés en acétate et en composés soufrés volatils méthylés (grâce à la présence de sulfures dans le milieu de culture). Aucun produit organique intermédiaire n'a pu être détecté. Les produits de dégradation sont identiques et, dans tous les cas, la croissance bactérienne n'est inhibée qu'à partir de concentrations supérieures à 10 mM. La capacité de la bactérie à oxyder le sinapate, s'est avérée particulièrement intéressante. Le sinapate est un dérivé de l'alcool sinapylique ($C_{11}H_{14}O_4$), unité monomérique de la lignine. L'ensemble de ces résultats mettent en évidence le rôle que peut jouer la bactérie dans la dégradation de certains monolignols.
Les substrats méthoxylés disubstitués (3,4-diméthoxycinnamate, férulate et vanillate) sont transformés en catéchol avec production concomitante d'acétate, l'ouverture du cycle n'ayant

pas lieu. La bactérie est capable d'hydrolyser la chaîne latérale des composés en C_9 (3,4-diméthoxycinnamate et férulate) avec production d'acétate et de vanillate. Ce dernier s'accumule dans le milieu et est à son tour partiellement oxydé en catéchol par la bactérie. Cette oxydation entraîne une faible production d'acétate laissant supposer un processus de déméthylation et d'une décarboxylation. La production de sulfure de diméthyle n'est obtenue qu'en présence du composé diméthoxylé (3,4-diméthoxycinnamate). Il est à noter que la dégradation du férulate, dérivé de l'alcool coniférylique ($C_{10}H_{12}O_3$) et autre unité monomérique de la lignine, est très lente indiquant une moindre efficacité de la souche vis à vis de ce type de substrat.
Dans la mesure où cette souche ne dégrade aucun autre substrat (corps aromatiques non méthoxylés, oses...; Grech-Mora *et al.*, 1995), les composés précédemment cités constituent probablement la seule source d'énergie de la souche bactérienne ce qui montre une grande spécificité métabolique.

Importance écologique du métabolisme des corps aromatiques méthoxylés chez le termite

En général, le rôle des symbiontes bactériens des termites dans le processus de délignification est un sujet controversé compte tenu des travaux sporadiques et contradictoires réalisés sur la dégradation des monomères issus de la dégradation des lignines (Breznak et Brune, 1994). Ce type de dégradation n'a jusqu'à présent donné aucun résultat convaincant, ce d'autant que les conditions rédox régnant dans le proctodéum sont mal perçues excepté pour certaines espèces de termites xylophages inférieurs et termites humivores où il a été montré que le proctodéum était un milieu anaérobie (Grassé, 1982; Bignell, 1984) ainsi que chez *Nasutitermes exitiosus*, termite xylophage supérieur appartenant au même genre que *N. lujae* (Veivers *et al.*, 1979). Seule la souche BT, bactérie anaérobie stricte isolée du termite humivore *Cubitermes speciosus* (Brauman, 1989), est capable d'ouvrir le noyau aromatique d'un composé benzoïque hydroxylé. Breznak et Brune (1994) signalent la présence chez *Nasutitermes lujae* d'importantes populations bactériennes capables de dégrader complètement des monomères aromatiques dérivés de la lignine, phénomène uniquement observé en aérobiose. Selon ces auteurs, le clivage du noyau aromatique pourrait avoir lieu en aérobiose.
L'importance de la bactérie *Termitobacter aceticus* dans la physiologie digestive du termite *Nasutitermes lujae* ne peut être parfaitement appréhendée du fait de l'incertitude au niveau du dénombrement de cette bactérie dans le tube digestif du termite (Grech-Mora, 1994). La souche bactérienne montrerait une certaine précarité culturale en dehors de son habitat naturel ce qui expliquerait les faibles résultats obenus. Aussi, les difficultés rencontrées lors de sa culture et de son isolement pourraient faire émerger une mauvaise représentation de la bactérie par la méthode du nombre le plus probable (MPN). En effet, elle présente une adaptation particulière et possède des caractéristiques spécifiquement liées au tube digestif de *Nasutitermes lujae* (température, pH, salinité, temps de dégradation des substrats; Grech-Mora, 1994). De plus, la dégradation des monomères aromatiques méthoxylés conduit à la production d'acétate, la principale source énergétique des termites xylophages (Odelson et Breznak, 1983). D'après Breznak et Brune (1994), la production d'acétate à partir du glucose et d'autres intermédiaires de la dégradation de la lignocellulose serait le rôle majeur des micro-organismes du tube digestif. En effet, les termites sont déficients en pyruvate déshydrogénase, enzyme clé dans le processus d'acétogénèse (O'Brien et Breznak, 1984) et les bactéries endogènes leur seraient indispensables pour effectuer cette conversion.
Par ailleurs, le catéchol, issu de la dégradation des structures aromatiques disubstituées, pourrait participer à la formation des composés humiques servant à l'élaboration de la muraille du nid, particulièrement résistante (l'assemblage élémentaire du nid du termite est constitué de déjections et de boulettes cibariales agglomérées), (Garnier-Sillam, 1987). Enfin, la présence de sulfure de diméthyle pourrait jouer un rôle dans la formation du méthane chez les termites ou dans les sols avoisinant les termitières en particulier, par un mécanisme similaire à ce qui a été démontré dans les sédiments d'estuaires (Oremland *et al.*, 1989).
Bien qu'il ne soit pas possible d'affirmer que cette bactérie soit un symbionte du termite, la spécificité de cette souche à utiliser des composés aromatiques dérivés de la lignine pourrait

contribuer à l'amélioration de la digestibilité de la lignocellulose, en particulier pour la dégradation des polysaccharides, chez *Nasutitermes lujae*.

REFERENCES

Bignell, D.E., 1984. Direct potentiometric determination of redox potentials of the gut contents in the termites *Zootermopsis nevadensis* and *Cubitermes severus* and in three other arthropods. *J. Insect. Physiol. 30*: 169-174.

Brauman, A., 1989. Etude du métabolisme bactérien de termites supérieurs à régimes alimentaires différenciés. Mise en évidence d'une nouvelle voie de dégradation du benzoate et du 3-hydroxybenzoate. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II, 168 pp.

Breznak, J.A. & A. Brune, 1994. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Ann. Rev. Entomol. 39*: 453-487.

Butler, J.H. & J.C. Buckerfield, 1979. Digestion of lignin by termites. *Soil. Biol. Biochem. 11* : 507-513.

Cookson, L.J., 1987 a. ^{14}C-lignin degradation by three Australian termites species. *Wood Sci. Technol. 21*: 11-25.

Cookson, L.J., 1987 b. Influence of laboratory maintenance, relative humidity and coprophagy on ^{14}C-lignin degradation by *Nasutitermes exitiosus. J. Insect. Physiol. 33*: 683-687.

Garnier-Sillam, E., 1987. Biologie et rôle des termites dans les processus d'humification des sols forestiers tropicaux du Congo. Thèse d'état, Université Paris XII Val de Marne, 276 pp.

Grassé, P.P., 1982. Anatomie - Physiologie - Reproduction des termites. In: Masson (Ed) *Termitologia Tome I.* 676 pp.

Grech-Mora, I., 1994. Biodégradation des parois végétales ligninfiées par deux espèces de termites xylophages. Mise en évidence de la dégradation microbienne de monomères aromatiques méthoxylés en anaérobiose chez *Nasutitermes lujae*. Thèse de l'Université Paris XII-Val de Marne, 172 pp.

Grech-Mora, I., M-L. Fardeau, B.K.C. Patel, B. Ollivier, A. Rimbault, G. Prensier, J-L. Garcia & E. Garnier-Zarli, 1995. Isolation and characterization of *Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov. from the digestive tract of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae. Int. J.Syst. Bacteriol.* Soumis.

O'Brien, R.W. & J.A. Breznak, 1984. Enzymes of acetate and glucose metabolism in termites. *Insect. Biochem. 14*: 639-643.

Odelson, D.A. & J.A. Breznak, 1983. Volatile fatty acid production by the hindgut microbiota of xylophagous termites. *Appl. Environ. Microbiol. 45*: 1602-1613.

Oremland, R.S., R.P. Kiene, I. Mathrani, M.J. Whiticar & D.R. Boone, 1989. Description of an estuarine methylotrophic methanogen which grows on dimethyl sulfide. *Appl. Environ. Microbiol. 55*: 994-1004.

Veivers, P.C., R.W. O'Brien & M. Slaytor, 1979. The redox state of the gut of termites. *J. Insect. Physiol. 26*: 75-77.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 93-99 (1996)

PURIFICATION D'UNE ENDOCELLULASE CHEZ *MACROTERMES BELLICOSUS* (TERMITIDAE - MACROTERMITINAE) ET CHEZ SON CHAMPIGNON SYMBIOTIQUE *TERMITOMYCES SP.*

MATOUB M. ET ROULAND C.

Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII Val de Marne, avenue du Général de Gaulle, 94010 Créteil Cédex (France)

Résumé : Deux endocellulases ont été purifiées. La première, à partir du tube digestif des ouvriers de *Macrotermes bellicosus.* La seconde, à partir des mycotêtes du champignon symbiotique *Termitomyces sp.* La comparaison de quelques propriétés biochimiques et structurales indiquerait que ces deux enzymes sont en fait identiques. L'acquisition de cellulase à partir du champignon serait donc possible chez un *Macrotermes* de savane.

Mots clés : Termite, *Termitomyces*, Macrotermitinae, endocellulases, symbiose

Abstract : Purification of an endocellulase from *Macrotermes bellicosus* (Termitidae, Macrotermitinae) and from its symbiotic fungus *Termitomyces sp.* Two endocellulases were purified. One from the digesive tract of the savanna termite *Macrotermes bellicosus* and one from the mycotetes of its symbiotic fungus *Termitomyces sp.* Characterization and comparison of some biochemical and structural properties indicate that these two enzymes are indeed the same. For the first time, acquiered cellulase is demonstrated for a savana *Macrotermes.*

Key words : Termite, *Termitomyces*, Macrotermitinae, endocellulase, symbiosis.

INTRODUCTION

Les termites champignonnistes ont la particularité de cultiver à l'intérieur de leur nid un champignon symbiotique basidiomycète du genre *Termitomyces*. Les premiers travaux concernant le rôle de ce champignon dans la physiologie digestive ont été réalisés chez deux espèces de termite de savane *Macrotermes natalensis* (Martin and Martin, 1978) et *Macrotermes subhyalinus* (Abo Khatwa 1978).

Les dosages d'activité cellulolytique des mycotêtes et des ouvriers de *Macrotermes natalensis* (Martin and Martin, 1978) et *Macrotermes subhyalinus* (Abo Khatwa 1978) ont montré que les champignons apportent aux termites les enzymes nécessaires à la digestion de la cellulose. Martin et Martin émettent donc l'hypothèse de l'acquisition de ces enzymes par ingestion de fragments de meule. Les termites possèderaient, alors, le système multienzymatique nécessaire à la dégradation de la cellulose. Cette hypothèse confirme celle de Sands qui, déjà, en 1956, l'avait sous-entendue sans pouvoir la démontrer.

Toutefois, malgré ces premiers résultats, il faut attendre les travaux de Rouland et *al.* (1988a) pour comprendre chez *Macrotermes muelleri*, le mécanisme de la symbiose termite/champignon. Ces auteurs réalisent pour la première fois une comparaison biochimique des différentes composantes du complexe cellulolytique purifiées à partir du tube digestif des ouvriers de cette espèce et des mycotêtes de son champignon symbiotique, *Termitomyces sp.* Ce premier travail, démontre sans ambiguité, l'origine fongique de l'endocellulase présente dans le tube digestif des ouvriers. Par ailleurs, leurs expériences d'élevage d'ouvriers dans différentes conditions alimentaires montrent qu'ils ne peuvent digérer la cellulose en absence de mycotêtes et que les mycotêtes seules ou la cellulose seule n'augmente pas leur durée de vie. Celle-ci , d'environ 4 jours, est similaire à celle des ouvriers non alimentés (Rouland et *al,* 1988b). Enfin, ces auteurs démontrent qu'une exocellulase absente chez le champignon, donc spécifique du termite, et qu'une ß-glucosidase différente de celle du champignon, agissent en synergie avec l'endocellulase du champignon pour dégrader avec efficacité la cellulose (Rouland et *al*, 1988c).

Macrotermes bellicosus, termite de savane, et son champignon symbiotique *Termitomyces sp.*, ont la particularité d'être, contrairement à *Macrotermes muelleri* , termite de forêt, beaucoup plus xylanolytiques que cellulolytiques (Rouland et *al.*, 1991 ; Matoub, 1993). Des résultats antérieurs ont montré que, dans cette espèce, l'endoxylanase présente dans le tube digestif des ouvriers est d'origine fongique et acquise lorsqu'ils consomment de la meule et/ou des mycotêtes (Matoub et Rouland, 1995).

A titre comparatif, il était donc intéressant de voir si le termite de savane, *Macrotermes bellicosus*, pouvait, comme le termite de forêt, *Macrotermes muelleri* (Rouland *et al.*, 1988 d) acquérir, non seulement une xylanase mais également une cellulase.

MATERIEL ET METHODES

Obtention des extraits bruts

Les extraits bruts provenant de 30 g d'ouvriers de *M. bellicosus* ou de 12g de mycotêtes du champignon symbiotique sont obtenus selon un protocole déjà décrit (Matoub et Rouland, 1995)

Technique de dosages

- L'activité cellulasique a été dosée en utilisant la CMC comme substrat et en déterminant, par la microméthode de Somogyi (1945) Nelson (1944) modifiée par Williams (1968), la quantité de sucres réducteurs libérée par l'hydrolyse enzymatique.

- Les protéines sont dosées par le réactif de Bradford (1976) selon la méthode de Sedmak et Grossberg (1977), la sérum albumine bovine servant de standard.

Les activités enzymatiques sont exprimées en unités (µmoles d'équivalent glucose par minute) par mg de protéines

Techniques électrophorétiques

Les différentes étapes de purification sont suivies sur des gels de polyacrylamide à 7,5% selon le protocole de Maizel (1964).

Les poids moléculaires sont déterminés en condition native selon la méthode d'Hedrick et Smith (1968), la sérum albumine bovine servant de standard, et en condition dénaturante selon le principe de Laëmmli (1970), la phosphorylase A (94 kd), le monomère de la sérum albumine bovine (68kd), l'ovalbumine (45kd), la pepsine (35 kd)et la trypsine (23kd) servant de références.

Techniques chromatographiques

- Chromatographies liquides

L'hydroxyapatite est fabriquée au laboratoire selon la méthode Tisselius *et al.* (1956) modifiée par Levin (1962). Les échangeurs d'ions utilisés (DEAE Sépharose et SP Séphadex) sont précyclés selon les protocoles préconisés par la firme (Pharmacia).

- Chromatographies sur couches minces de silice

La quantité d'enzymes correspondant à environ 1 unité est incubée pendant 12 heures à 37°C en présence de cellulose microcristalline. Le milieu réactionnel est ensuite centrifugé pendant 3 minutes. 1 à 2 gouttes de cet hydrolysat sont déposées sur un gel de silice (F 1500) le glucose, le cellobiose et le cellotriose servant de marqueurs. La migration se déroule dans les conditions décrites par Rouland *et al.* (1988a). Les plaques sont révélées selon la méthode de Petek (1962).

RESULTATS

Purification de la cellulace Cm présente dans les mycotêtes du champignon symbiotique Termitomyces sp.

L'électrophorèse, suivie d'un découpage du gel et d'un dosage de chaque tranche, d'extrait brut de mycotêtes du champignon symbiotique a permis de mettre en évidence une seule activité cellulasique correspondant à une protéine de Rm 0,15.

L'extrait brut obtenu à partir de 12g de mycotêtes est déposé sur une colonne d'hydroxyapatite prééquilibrée par un tampon phosphate de potassium pH 5,3 - 2 mM (2,5 x 10 cm).L'élution est réalisée en augmentant la molarité de ce tampon. Une fraction active représentant 74% de l'activité totale déposée n'est pas retenue sur la colonne. Après dialyse contre un tampon Tris HC1, pH7,6 - 10mM pendant 12 heures à 4°C, elle est déposée sur un colonne de DEAE Sépharose (1,8 x 20cm) prééquilibrée par un tampon identique. La fraction active sur CMC est éluée par 25mM NaC1. A ce stade de la purification, l'electrophorèse sur gel de polyacrylamide colorée au bleu de Coomassie met en évidence deux bandes protéiques. L'activité cellulasique est associée à la bande majeure. Cette fraction, dialysée pendant 12 heures à 4°C contre un tampon acétate de sodium pH 3 -10 mM, est déposée sur une colonne de SP Séphadex (108 x 8 cm) prééquilibrée par ce même tampon. La fraction active sur CMC est éluée par 100 mM NaC1.

L'électrophorèse sur gel de polyacrylamide de cette dernière fraction ne met en évidence qu'une seule bande protéique à laquelle est associée l'activité CMCase (fig 1). Cette fraction purifiée 335 fois par rapport à l'extrait brut avec un rendement de 15% possède une activité spécifique de 94 ± 2 unités par mg de protéines (tableau 1).

Purification d'une cellulase Ct présente dans le tube digestif des ouvriers de *Macrotermes bellicosus*

Deux activités cellulasiques de Rm respectif 0,15 et 0,3 sont mises en évidence sur gel d'électrophorèse d'un extrait brut. L'activité cellulasique que nous avons purifiée est celle présentant un Rm de 0,15.

L'extrait brut provenant de 30g d'ouvriers est déposé sur une colonne d'hydroxyapatite (2,5cm x 10 cm) prééquilibrée par un tampon phosphate de potassium pH 5,3 - 2mM. L'élution, réalisée dans les mêmes conditions que précédemment, permet l'obtention de deux fractions actives sur CMC. Une première fraction, non retenue, de Rm 0,15 représente 18% de l'activité totale déposée. Une deuxième fraction, représentant 20% de l'activité cellulasique est éluée par 10 mM de ce tampon. La fraction non retenue, dialysée pendant 12 heures à 4°C contre un tampon Tris HC1, pH 7,6 - 10 mM, est déposée sur une colonne de DEAE Sépharose (1,8 cm x 20 cm) prééquilibrée par ce même tampon. La fraction active sur CMC est éluée par 25 mM NaC1. Cette fraction est alors dialysée contre un tampon acétate de sodium pH 3, 10 mM pendant 12 heures à 4°C. Elle est ensuite déposée sur une colonne de SP Séphadex (1,8 cm x 8 cm) prééquilibrée par un tampon identique au tampon de dialyse. Dans ces conditions, la fraction active sur CMC est éluée par ce tampon contenant 100 mM NaC1.

L'électrophorèse sur gel de polyacrylamide colorée au bleu de Coomassie de cette fraction (fig 1) ne met en évidence qu'une seule bande protéique à laquelle est associée l'activité CMCase. Ce protocole de purification permet d'obtenir une fraction active, purifiée 28 fois avec un rendement de 20% par rapport à l'hydroxyapatite. L'activité spécifique de cette fraction est de 97±4 unités par mg de protéines (tableau 1).

Etapes	Volumes (ml)	Activité totale unités	Protéines totales (mg)	Activité spécifique (unités/mg protéines	purification	rendement (%)
Cellulase Cm						
extrait brut	43	710	2576	0.28	1	100
hydroxyapatite	119	524	100	5.24	19	74
DEAE Sépharose	84	215	2.4	90	320	30
SP Séphadex	15	106	1.13	94	335	15
Cellulase Ct						
extrait brut	44	93	49.5	1.9	1	100
hydroxyapatite	90	17	5	3.5	1.8	18
DEAE Sépharose	52	7	0.14	50	1	100
SP Séphadex	27	3.5	0.036	97	15	42
					28	20

Tableau 1 : Purification des cellulases Cm et Ct.
Purification of the cellulases Cm and Ct

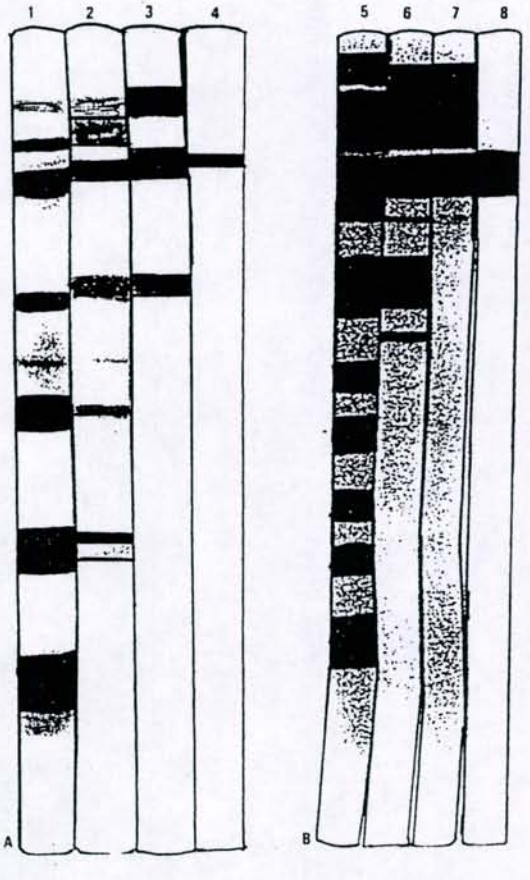


Fig. 1 : Electrophorèse des différentes étapes de purification de la cellulase Ct (A) et de la cellulase Cm(B); 1-5 : extraits bruts, 2-6 : hydroxyapatite, 3-7 : DEAE Sépharose, 4-8 : SP Séphadex.

Electrophoresis of the different purification steps of cellulase Ct (A) and cellulase Cm (B); 1-5 : crude extracts, 2-6 : hydroxyapaptite, 3-7 : DEAE - Sepharose, 4-8 : SP-Sephadex.

Propriétés de Ct et Cm

Mode d'action

Les cellulases Ct et Cm sont incubées sur cellulose microcristalline. La chromatographie sur couche mince de silice des surnageants des milieux d'incubation révèle pour les deux cellulases une succession de taches correspondant à la présence de plusieurs oligosaccharides de degrés de polymérisation supérieur ou égal à 2 dont le principal est le cellotétraose. Ces enzymes sont donc des 1,4-ß-glucan 4 -glucanhydrolase (EC 3.2.1.4).

Poids moléculaires

Les poids moléculaires déterminés par la méthode d'Hedrick et Smith sont respectivement de 40±4 et 41±4 kDa pour la cellulase du champignon et la cellulase du termite. Les poids moléculaires établis selon la méthode de Laëmmli sont de 37 et 38 kDa respectivement pour la cellulase du champignon et la cellulase du termite.

Effet de la concentration en substrat

L'enzyme du termite ou du champignon est incubée en présence de quantité croissante de CMC (0,8 à 1,6% final). La représentation de Lineweaver et Burk (1934) montre que le Km de ces deux enzymes est de 0,5% (fig 2).

DISCUSSION

Une cellulase de Rm 0,15 a été purifiée à partir du tube digestif des ouvriers de *Macrotermes bellicosus* et une cellulase , de même Rm, à partir des mycotêtes de son champignon symbiotique *Termitomyces sp.* Ces deux enzymes ont été purifiées selon un protocole faisant intervenir les mêmes échangeurs d'ions. Les profils d'élutions de ces deux cellulases, pour chacun des supports de chromatographie testés, sont similaires. L'activité spécifique de ces deux enzymes est de 95 unités par mg de protéines. Elles dégradent la cellulose pour produire essentiellement du cellotétraose. Ces deux cellulases sont donc des endocellulases (1-->4 ß-glucan 4-glucanhydrolase, E.C : 3.2.1.4). Leur poids moléculaire en condition native (40 kDa), confirmé en condition dénaturante indique une structure monomérique pour ces deux endocellulases. L'effet de la concentration en substrat a également été étudié et leur Km déterminé (0,5% pour ces deux enzymes).

Ces deux endocellulases présentant des propriétés très voisines pourraient être en fait une seule et même enzyme. La cellulase présente dans le tractus digestif du termite serait, comme l'endoxylanase (Matoub *et al.*, 1995), une enzyme acquise. La comparaison de l'équipement cellulolytique d'animaux élevés sur cellulose en absence ou en présence de mycotêtes, comme cela a été fait dans cette espèce sur xylane (Matoub, 1993), devrait nous permettre de confirmer cette hypothèse ou de mettre en évidence un phénomène, nouveau pour les enzymes digestives, de convergence évolutive.

La purification et la caractérisation des autres composantes du complexe cellulolytique de *Macrotermes bellicosus*, à savoir la deuxième cellulase de Rm 0,3 et la ß-glucosidase ainsi que l'étude de la production de glucose par l'action concertée de ces trois enzymes devrait permettre de préciser le rôle de ces enzymes, acquises ou non, dans la physiologie digestive des Macrotermitinae.

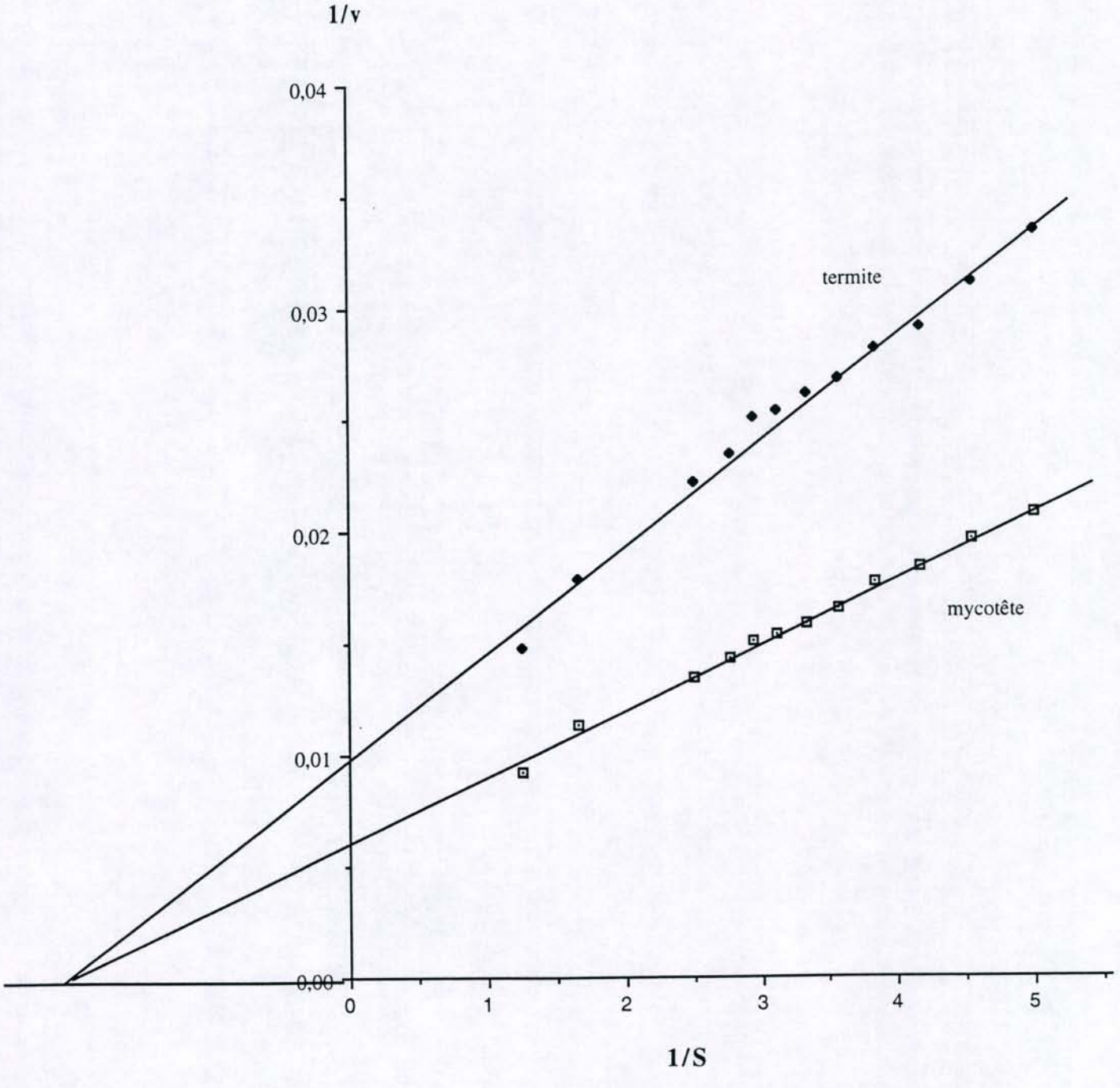


Fig 2 : Effect de la concentration en substrat sur l'activité des deux cellulases purifiées.
Substrate concentration effect on the activity of the purified cellulases.

BIBLIOGRAPHIE

Abo Khatwa, N., 1978. Cellulase of fungus growing termite : a new hypothesis on its origin. *Experientia, 34/5* : 559-560.

Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of mg quantities of protein utilizing the princip of protein dye binding. *Analtic. Chem., 72* : 248-254.

Hedrick, J.L. et Smith, A., 1968. Size and charge separation of molecular weight of protein by disk gel electrophoresis. *Arch. Biochem. Biophys., 126* : 155-165.

Laëmmli, U.K., 1970. Cleavage of structural proteins during assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature , 227* : 680-685.

Levin, O., 1962. Protein chromatography on calcium phosphate columns. *Methods Enzymol., 5* : 27-32.

Lineweaver, H, et Burk, K., 1934. The determination of enzyme dissociation constant. *J. Am. Chem. Soc., 56* : 658-666.

Maizel, J.V. Jr., 1964. Preparative electrophoresis in acrylamide gels. Ann. N.Y. *Acad. Sc. 121* : 381-390.

Martin, M.M. et Martin, J.S., 1978. Cellulose digestion in the midgut of the fungus growing termite *Macrotermes natalensis* : the role of acquired digestive enzymes. *Science, 199* : 1453-1455.

Matoub, M., 1993. La symbiose termite champignon chez *Macrotermes bellicosus* (Termitidae, Macrotermitinae). Thèse de Doctorat de l'Université Paris XII Val de Marne ;

Matoub, M., et Rouland, C., 1995. Characterization and comparison of the xylanolytic complex purified from the termite *Macrotermes bellicosus* (Ttermitidae, Macrotermitinae) digestive tract and its symbiotic fungus *Termitomyces sp.. Comp. Biochem. Physiol., 112 - 3* : sous presse

Nelson, N., 1944. Photometric adaptation of Somogyi method for determination of glucose. *J. Biol. Chem., 131* : 123-128.

Rouland, C., Civas, C., Renoux, J., et Petek, F., 1988a. Purification and properties of cellulases from the termite *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae) and its symbiotic fungus *Termitomyces sp. Comp. Biochem. Physiol., 198* : 440-458.

Rouland, C., Civas, C., Renoux, J., et Petek, F., 1988b. Synergistic activities of the enzymes involved in cellulose degradation purified from *Macrotermes muelleri* and its symbiotic fungus *Termitomyces sp. Comp. Biochem. Physiol., 91B* : 459-465.

Rouland, C., Mora, P., et Renoux, J., 1988c. Essai d'interprétation de la symbiose digestive chez *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux, 4* : 111-118.

Rouland, C., Renoux, J., et Petek, F., 1988d. Purification and properties of two xylanases from *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae) and its symbioc fungus *Termitomyces sp. Comp. Insect Biochem., 18* : 709-715.

Rouland, C., Lenoir, F., et Lepage, M., 1991. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several species of fungus growing termite. *Comp. Biochem. Physiol., 99A* : 657-663.

Sands, W.A., 1956. Some factors affecting the survival of *Odontotermes badius. Insectes Sociaux , 3* : 531-536.

Somogyi, M., 1945. Determination of blood sugar. *J. Biol. Chem., 160* : 61-68.

Tisselius, A., Hjerten, S. and Levin, O., 1956. Protein chromatography on calcium phosphate columns. *Ann. Biochem. Biophys., 65* : 132-155.

Williams, J., Villaroya, H, et Petek, F., 1968. α-galactosidase II, III and IV from seed of *Trifolium repens. Biochem J., 175* : 1069-1077.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 101-109 (1996)

ETUDE DE LA BIODEGRADATION, *IN VIVO* ET *IN VITRO*, DE POLYMERES GLUCIDIQUES PAR TROIS CHAMPIGNONS DU GENRE *TERMITOMYCES*

IKHOUANE A. et ROULAND C.

Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII Val de Marne, Av. Général de Gaulle, 94010 Créteil cedex, France

Résumé : Trois espèces de*Termitomyces*, *T. eurhizus, T. sp.bellicosus, T. medius,* ont été selectionnées en fonction de leur importance écologique. Leurs termites hôtes (*Pseudacanthotermes spiniger, Macrotermes bellicosus* et *Ancistrotermes guineensis)* contribuent activement dans leur biotope au recyclage des principaux constituants de la matière végétale. Les capacités d'hydrolyse des polysaccharides par ces *Termitomyces* ont été étudiées *in vivo* dans des broyats de mycotêtes et *in-vitro* dans des milieux de culture. Les résultats obtenus montrent que chez *T. eurhizus* et *T. medius*, les activités osidasiques sont induites par les conditions de culture alors que*T. sp.bellicosus* est xylanolytique quelque soit les conditions de culture.

Mots-clés : *Macrotermitinae,* Termitomyces, *symbiose, osidases.*

Abstract : Glucidic polymers biodegradation, *in vivo and invitro*, by three termites symbiotic fungi*Termitomyces.* Three*Termitomyces* species, *T. eurhizus, T. sp. bellicosus, T. medius* were studied in the present work. These strains were selected mainly because there respective host termites (*Pseudacanthotermes spiniger, Macrotermes bellicosus* and *Ancistrotermes guineensis)* contribute to the degradation of principal components of vegetal material and thus they play an important role in tropical biotopes. The capacity of fungi to degrade different polysaccharides (cellulose, xylan, starch....) was tested in nodule homogenates and in culture medium. The metabolism of these components was induced by natural conditions growing in fungal comb.

Key words: *Macrotermitinae,* Termitomyces, *symbiosis, osidases.*

INTRODUCTION

En Afrique intertropicale, les termites qui représentent la biomasse la plus importante des sols ont une influence considérable aussi bien écologique qu'économique par leur régime alimentaire et leur opportunisme. Cette importance dans les processus de décomposition et de recyclage de la matière organique est due à une distribution des espèces dans des biotopes variés qu'ils ont pu coloniser grâce à une diversification de leur régime alimentaire (Woods et Sands, 1978).

L'établissement des équipements enzymatiques de plusieurs espèces de termites africains à régime alimentaire différent a permis de montrer que la plupart de ces insectes ne sont capables de dégrader les différents composés complexes de la matière végétale qu'en faisant appel à des microorganismes symbiotiques (protozoaires, bactéries, champignons) spécialistes de leur dégradation (Abo Katwa, 1978 ; Martin and Martin, 1979 ; Rouland *et al.*, 1986 ; 1989; Lebrun *et al.*, 1990).

La symbiose la plus performante est réalisée par les termites Macrotermitinae. Ces termites sont capables de recycler 95% de la production annuelle de litière (Collins, 1981)

grâce aux activités enzymatiques exceptionnelles de leur champignon symbionte (Rouland *et al.*, 1991).

S'il est admis maintenant que la relation termite/champignon est essentiellement nutritionnelle, le champignon permettant au termite d'utiliser un certain nombre de composés végétaux pour son alimentation, la spécificité de cette association n'est pas encore clairement établie. Ainsi, un même *Termitomyces* pourrait être cultivé par plusieurs espèces, voire plusieurs genres, de termites et une même espèce de termites pourrait, en fonction de sa distribution géographique, être associée à des *Termitomyces* différents (Heim, 1977 ; Wood et Thomas, 1989). De plus, bien que cette symbiose soit obligatoire (Sands, 1956 ; Rouland *et al.*, 1987 ; Matoub, 1993), il semble que son importance dans la physiologie du termite puisse être différente (Rouland *et al.*, 1991).

C'est pourquoi, nous avons entrepris d'étudier *in vivo* et *in vitro*, le métabolisme osidasique de trois espèces de *Termitomyces* afin d'une part de préciser leur rôle dans la nutrition de leur termite symbionte, d'autre part de préciser l'origine, génétique ou environnementale, de leurs capacités enzymatiques.

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique

Les solutions enzymatiques et les cultures ont été réalisées à partir des mycotêtes de trois souches de *Termitomyces* : *T. medius* champignon symbionte d'*Ancistrotermes guineensis*, *T. eurhizus,* symbionte de *Pseudacanthotermes spiniger* et *T. sp.*, champignon symbionte du termite *Macrotermes bellicosus*, ce champignon ne présentant jamais de carpophore, n'a pas de nom d'espèce, c'est pourquoi pour notre étude nous avons choisi de le désigner sous le nom de *T. sp. bellicosus* .

Isolement et culture des Termitomyces

Les mycotêtes, prélevées stérilement dans les termitières, sont lavées dans trois bains d'eau distillée stérile afin de les débarasser d'impuretés éventuelles. Elles sont ensuites utilisées pour ensemencer des fioles de milieu de Raulin additionné d'un bactéricide, le chloramphénicol (0,5g/l) et d'un fongicide, le benzylpénicilline sodique à cinq cent mille unités. La composition du milieu de Raulin ainsi que le protocole d'isolement des *Termitomyces* ont été décrits par Mora et Rouland (1994).

Les inductions enzymatiques sont réalisées dans des fioles de 100 ml contenant 50 ml de milieu de Raulin additionné de 0,5% d'un des substrats suivants : extraits de meule des trois *Termitomyces*, cellulose, xylane ou amidon. Sur ces différents substrats, la détermination des osidases a été limitée à l'analyse des trois complexes enzymatiques principaux chez ces champignons : cellulolytique, xylanolytique et amylolytique. Les fioles sont incubées à 29°C sous agitation (150 rpm).

Préparation des extraits enzymatiques

La détection des activités enzymatiques *in vivo* est réalisée à partir des mycotêtes des trois souches de *Termitomyces* selon le protocole décrit par Rouland *et al.* (1991).

Pour l'étude du métabolisme *in vitro,* après sept jours de croissance, les milieux de culture sont filtrés et centrifugés à +4°C pendant 20 mn à 15 000 t/mn. Le surnageant constitue la solution enzymatique.

Techniques de dosages enzymatiques

La recherche des activités enzymatique est effectuée selon des techniques de dosage déjà décrites (Rouland *et al.*, 1991). Les sucres réducteurs produits par l'hydrolyse des polysaccharides sont dosés par la microméthode de Somogyi et Nelson (Williams *et al.*, 1978).

Le dosage des protéines est réalisé selon la méthode de Sedmark et Crossberg (1977).

Les activités enzymatiques sont exprimées en unités (µmoles d'équivalent glucose par minute) par mg de protéines.

RESULTATS

Activités osidasiques présentes dans les mycotêtes des trois espèces de *Termitomyces*

+ Activités oligosaccharidases (Fig.1a)

Termitomyces eurhizus : Ce champignon se caractérise par une forte activité maltase qui représente plus de 50% des activités oligosaccharidasiques présentes dans les extraits de mycotêtes. Ces extraits sont également actifs sur le cellobiose et le gentobiose alors que le saccharose n'est que très peu hydrolysé. Aucune activité d'hydrolyse du lactose n'a été relevée chez ce champignon.

Termitomyces sp bellicosus : Tous les oligosaccharides testés sont dégradés par l'extrait enzymatique de ce broyat. Le champignon présente trois fortes activités, détectées sur maltose, gentiobiose et cellobiose à un pourcentage d'environ 30% de l'activité totale sur oligosaccharides. Chez ce champignon, le saccharose est peu hydrolysé par les extraits enzymatiques de mycotêtes alors que l'hydrolyse du lactose représente 9% de l'activité totale oligosaccharidase.

Termitomyces medius : Parmi tous les subtrats testés seul le gentiobiose et le cellobiose sont fortement hydrolysés par les extraits enzymatiques. Les activités relevées sur ces deux substrats représentent respectivement 65% et 34% de l'activité totale sur oligosaccharides. Le maltose est lui aussi hydrolysé mais dans de très faibles proportions.

+ Activités hétérosidasiques (Fig.1b)

Termitomyces eurhizus : L'activité ß-glucosidase est particulièrement forte puisqu'elle représente plus de 70% des activités hétérosidasiques. Ces extraits de mycotêtes sont également actifs sur le ß-xyloside. D' autres activités mais beaucoup plus faibles, ont été observées sur N-acétylglucosamine et ß-galactoside.

Termitomyces sp bellicosus : 4 substrats sont hydrolysés par les extraits de mycotêtes de ce champignon : le ß-xyloside, le ß-galactoside, l'α-galactoside et avec une beaucoup plus faible activité le ß-glucoside.

Termitomyces medius : Le champignon présente l'essentiel de son activité sur le ß-glucoside (plus de 60% de l'activité totale sur hétérosides). Deux autres activités assez fortes sont relevées sur ß-xyloside et ß-galactoside. L'hydrolyse de ces deux substrats représente près de 20% des activités hétérosidasiques. De très faibles activités sur N-acétylglucosamine et sur α-galactoside sont également détectées.

+ Activités polysaccharidasiques (Fig.1c)

Termitomyces eurhizus : Ce champignon se caractérise par une activité amylase exceptionnellement élevée. Elle représente plus de 60% de l'activité totale sur polysaccharides. De fortes activités sont également notées sur xylane et sur CMC (15% et 13%). La plupart des autres polysaccharides (laminarine, lichénine, galactomannane, glucomannane) sont également hydrolysés mais dans des proportions bien moindres.

Termitomyces sp bellicosus : Ce champignon présente une activité xylanasique importante. Cette activité constitue à elle seule 51% de l'activité totale détectée sur polysaccharides. L'hydrolyse de la CMC et de la lichénine est également importante de l'ordre de 20% de l'activité totale. Les autres polysaccharides comme la laminarine et le glucomannane sont faiblement hydrolysés. La dégradation du galactomannane est pratiquement nulle.

Termitomyces medius : Pratiquement tous les polysaccharides testés sont degradés par l'extrait de mycotêtes de ce champignon. Cependant les activités relevées dans ces extraits sont beaucoup plus faibles comparées à ceux des deux autres souches de champignons. L'activité xylanasique est la plus importante (26%), l'hydrolyse de l'arabinogalactane et de l'amidon représentent encore respectivement 19% et 17% des activités totales. Le champignon hydrolyse également la laminarine, le galactomannane et la CMC. Seul le glucomannane n'est pas dégradé.

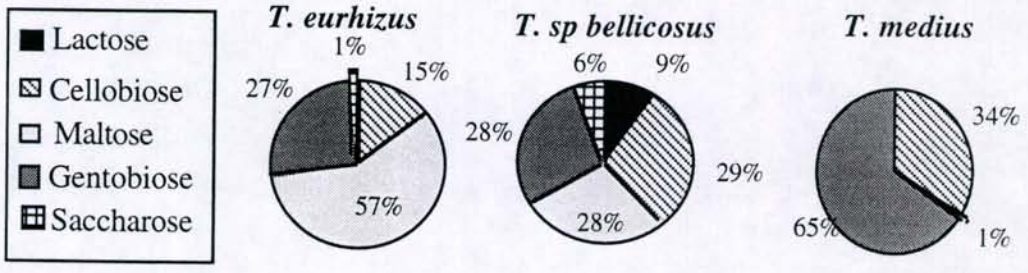


Fig. 1a : activités oligosaccharidasiques

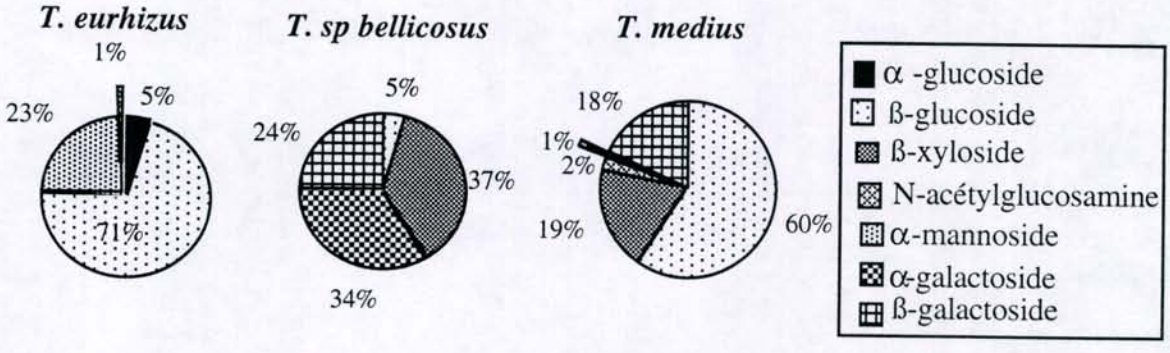


Fig. 1b: activités hétérosidasiques

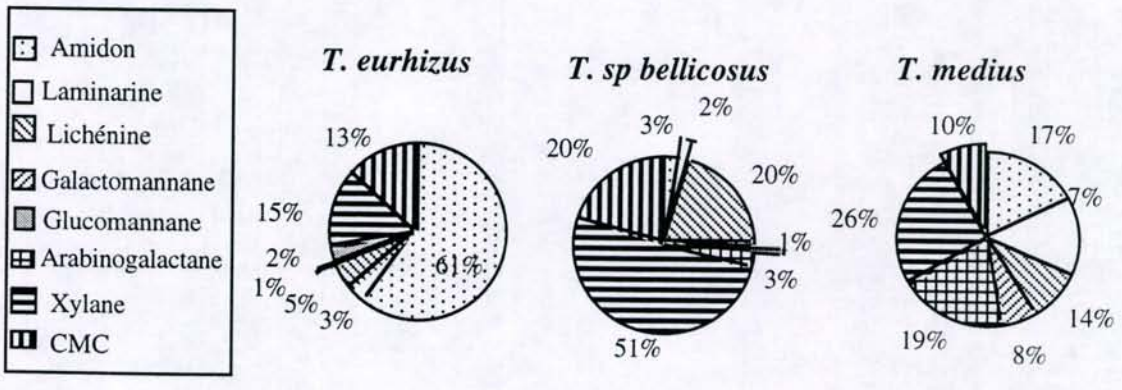


Fig. 1c : activités polysaccharidasiques

Fig 1 : a) oligosaccharidasic activities ; b) heterosidasic activities ;
c) polysaccharidasic activities

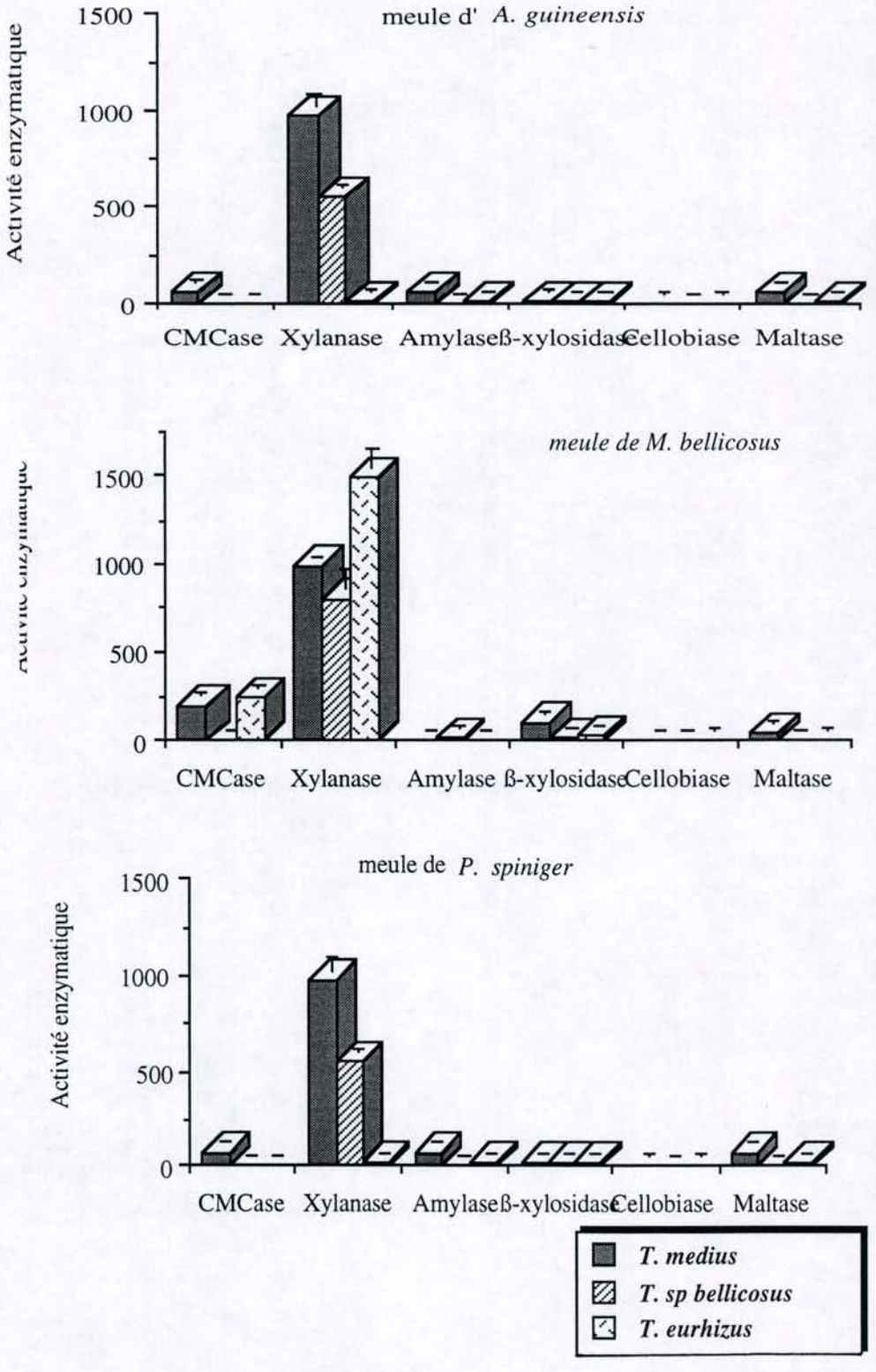


Fig. 2 : Production d'osidases par les Termitomyces *en culture sur des extraits de meules.*
Osidases production by the three Termitomyces *cultivated on fungus combs.*

Induction de la production d'osidases par les *Termitomyces* en culture sur meule

L'utilisation d'extrait de meules comme source de carbone dans les milieux de culture permet la croissance et la production enzymatique des trois souches de *Termitomyces*. (Fig.2). Les différences métaboliques qui apparaissent sont extrêmement faibles puisque, dans tous les cas, c'est la xylanase qui est produite en majorité. Quelque soit l'espèce et le type de meule la production d'oligosaccharidases est très faible. Enfin, *T. eurhizus* se distingue des deux autres souches par les productions enzymatiques beaucoup moins élevées que celles observées avec les deux autres souches.

Induction de la production d'osidases par les *Termitomyces* en culture sur polysaccharides

+ Sur cellulose microcristalline (Fig.3) les productions d'osidases sont peu importantes pour les trois *Termitomyces* et toujours inférieures à 15 x 10^{-3} µmoles/mn/ml. Bien que présentant une faible activité, les enzymes du complexe cellulolytique sont induites dans ce milieu chez les trois espèces. Les autres activités osidasiques en particulier les activité xylanolytiques (xylanase et ß-xylosidase) sont également présentes dans les 3 milieux de culture à l'exception du *T. eurhizus* qui ne produit pas de ß-xylosidase.

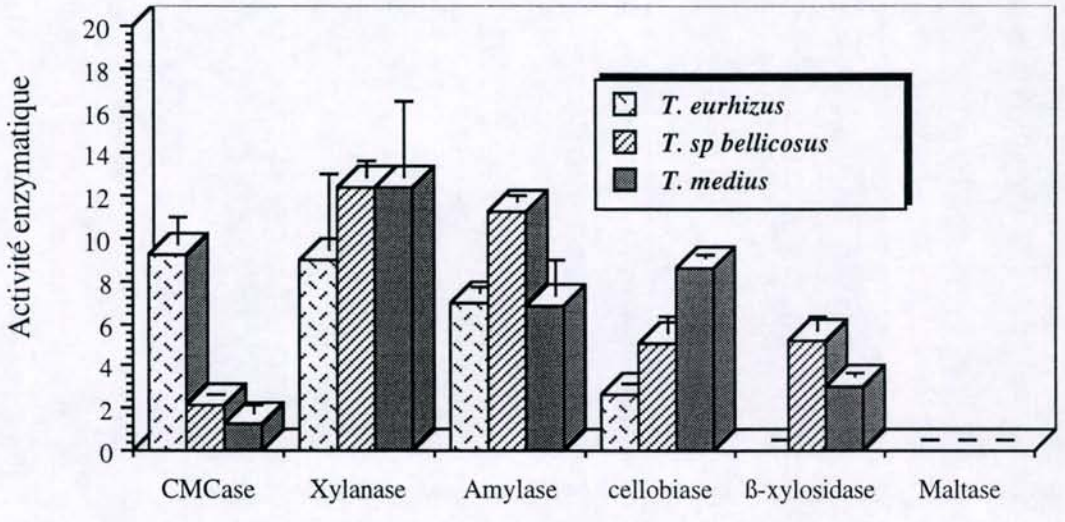


Fig. 3 : Production d'osidases par les trois champignons en culture sur cellulose. Osidases production by the fungi cultivated on cellulose

+ Sur xylane les champignons présentent de fortes productions enzymatiques (Fig.4). Chez *T. sp bellicosus*, seules les enzymes du complexe xylanolytique (xylanase et ß-xylosidase) présentent de fortes activités (± 50 x 10^{-3} µmoles/mn/ml). En plus de ces fortes activités xylanolytiques, les deux autres espèces de champignon produisent également en très fortes proportions de l'amylase et de la cellobiase.

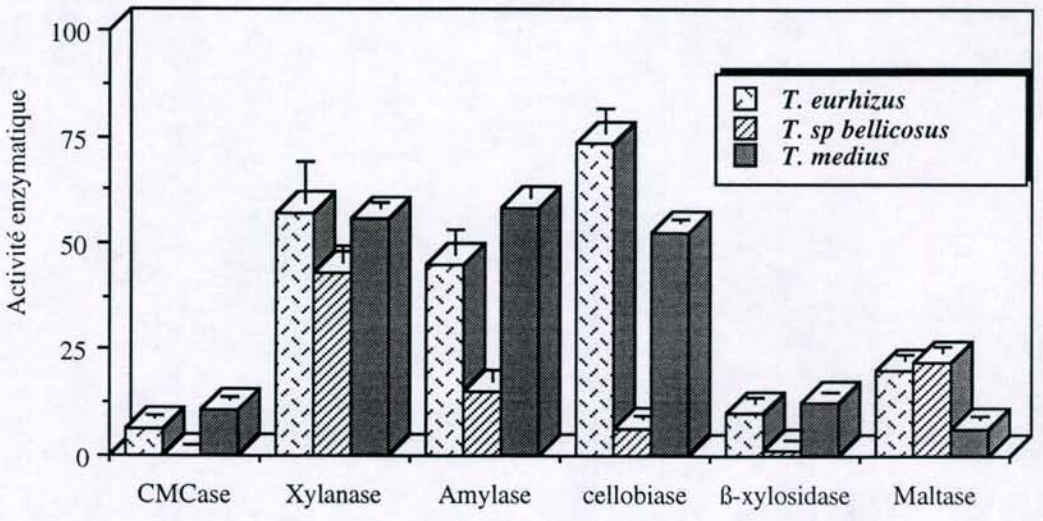


Fig. 4: Production d'osidases par les trois champignons en culture sur xylane. Osidases production by the fungi cultivated on xylane.

+ Dans le milieu de culture contenant de l'amidon (Fig. 5), toutes les enzymes recherchées ont été détectées quelque soit la souche considérée. Les enzymes du complexe amylolytique sont particulièrement abondants mais on note également de fortes activités sur xylane et cellobiose chez *T. sp bellicosus* et *T. medius* Chez *T. eurhizus* , par contre, seuls l'amidon et le maltose sont fortement hydrolysés.

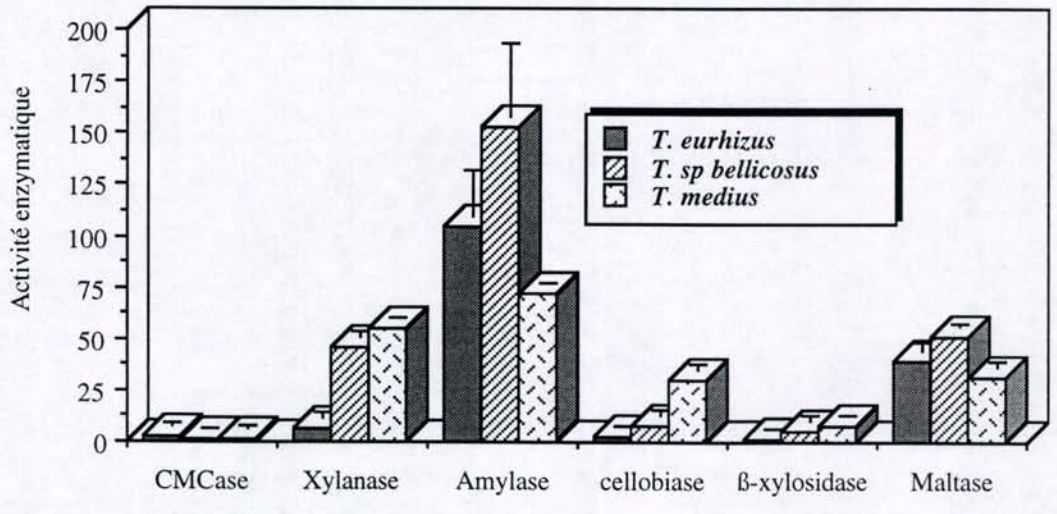


Fig. 5: Production d'osidases par les trois champignons en culture sur amidon. Osidases production by the fungi cultivated on starch.

CONCLUSION

Les résultats du criblage osidasique sur les mycotêtes des trois *Termitomyces* montrent que ces trois espèces sont actives sur la plupart des substrats testés, mais elles présentent des spécialisations différentes :

- *T.eurhizus* se caractérise par un très fort complexe amylolytique constitué d'une amylase représentant plus de 60% de l'ensemble des activités polysaccharidases, d'une forte maltase ainsi que d'une α-glucosidase.

-*T. sp bellicosus* est particulièrement actif sur xylane avec de fortes activités xylanasiques et ß-xylosidasiques. Il possède également un complexe cellulolytique efficace (CMCase et cellobiase).

- *T. medius* présente des activités beaucoup plus faibles que celles observées chez les deux autres souches mais plus diversifiées. Les enzymes nécessaires à la dégradation de l'amidon (maltase + amylase), de la cellulose (cellobiase + CMCase) et du xylane (xylanase + ß-xylosidase) sont présentes en proportions voisines, indiquant une spécificité beaucoup moins grande de ce champignon.

Ainsi il apparaît que les trois espèces présentent un équipement enzymatique en relation avec le régime alimentaire de leur termite symbiote. *T. eurhizus* dont le termite symbiote consomme, dans le biotope où nous avons travaillé, les bouts blancs des cannes très riches en amidon, est fortement amylolytique, alors que *T. sp bellicosus*, dont le termite symbiote récolte essentiellement du bois sec, est xylanolytique. *T. medius* présente lui des activités enzymatiques faibles mais variées, il dégrade en particulier certains acides aminés présents dans l'humus (Ikhouane, 1995), ceci pourrait être mis en relation avec le fait que les ouvriers d'*A. guineensis* se nourrissent de débris végétaux souterrains.

Finalement l'ensemble de ces résultats sur les activités *in vivo* montrent que ces trois champignons ne dégradent pas les mêmes substrats. Afin de préciser si les différences enzymatiques observées entre ces espèces sont dues à un équipement génétique spécifique et/ou à leurs biotopes différents, nous avons entrepris de comparer leur production osidasique lorsqu'ils sont cultivés dans les mêmes conditions sur différentes sources de carbone.

Il ressort de cette étude qu'il y a une grande similitude entre le comportement du *T. eurhizus* et du *T. medius* en culture ce qui n'apparaissait pas lors de notre étude *in vivo*. En particulier, dans ces deux espèces, l'amylase et la xylanase, produites indépendamment du substrat de croissance utilisé, seraient des enzymes constitutives alors que la CMCase ne serait induite que lors des cultures sur broyats de meules. Les différences enzymatiques, principalement quantitatives, observées *in vivo* entre ces deux espèces, seraient donc dues essentiellement à leurs conditions de croissance.

Le *T. sp bellicosus* se distingue nettement des deux autres espèces par l'absence apparente de toute osidase constitutive et par le fait que la plupart des substrats testés ne sont pas inducteurs. En effet, bien que présentant sur la plupart des substrats testés une bonne croissance, *T. sp bellicosus* ne produit que peu d'enzymes différentes dans le même milieu, l'amidon étant le seul substrat qui permet la sécrétion de l'ensemble des enzymes recherchées. Chez ce champignon, seule la présence dans le milieu de culture d'extraits de meules (riches en lignine et en tannins) entraîne une forte sécrétion de xylanase.

Les champignons étudiés peuvent donc se diviser en deux groupes :

- *T. eurhizus* et *T. medius* qui présentent *in vivo* des activités enzymatiques nettement différenciées, ont un métabolisme très voisin lorsqu'ils sont cultivés dans les mêmes conditions. Leurs différences de capacité enzymatique seraient donc essentiellement liées à leurs conditions de croissance.

- *T. sp. bellicosus* diffère des deux autres espèces *in vivo* et *in vitro*, il présente donc un équipement osidasique qui lui est spécifique.

Ces deux groupes coïncident avec les deux groupes biologiques des ces champignons : *T. eurhizus* et *T. medius* sont des champignons produisant des carpophores ce qui n'est pas le cas du *T. sp. bellicosus*. Les différences biologiques et biochimiques observées entre ses champignons pourraient donc traduire leur appartenance à des groupes évolutifs différents.

REFERENCES

Abo-Khatwa, N., 1978. Cellulase of fungus growing termites : a new hypothesis on its origine. *Experientia 34* : 559-560.

Collins, N.M., 1981. Consumption of wood by artificialy isolated colonies of the fungus growing termites *Macrotermes bellicosus. Entomol. Exp. Appl.. 29* : 313-320.

Heim, R., 1977. Termites et champignons, Ed Boubée, 205 pp.
Ikhouane, A., 1995. Etude de la biodégradation de polymères végétaux par des champignons du genre*Termitomyces* symbiontes de termites. Thèse d'Université, Paris XII, 170p.
Lebrun, D., Rouland C. et Chararas C., 1990. Influence de la défaunation sur la survie de *Kalotermes flavicollis. Material und Organismen 25 :* 11-14.
Martin, M.M., Martin J.S., 1979. The distribution and origins of the cellulolytic enzymes of the higher termite *Macrotermes natalensis. Physiol. Zool. 52 :* 11-21.
Matoub, M., 1993. La symbiose termite-champignon chez *Macrotermes bellicosus* (Termitidae Macrotermitinae). Rôle des enzymes acquises dans la xylanolyse. Thèsed'université, Univ. Paris XII-Val de Marne 187p.
Mora, P., Rouland C., 1994. Comparison of hydrolytic enzymes produced during growth on carbohydrate substrates by *Termitomyces* associated with *Pseudacanthotermes spiniger* and *Microtermes subhyalinus. Sociobiology 26 :* 1-15.
Rouland, C., Chararas C., Renoux J., 1986. Etude comparée des osidases digestives de trois espèces de termites africains à régime alimentaire différent. *C.R. Acad. Sci. Paris 292* : 677-680.
Rouland, C., Mora P., Renoux J., 1987. Essai d'interprétation de la symbiose digestive chez *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae). *Act. Coll. U.I.E.I.S., 4 :* 111-118.
Rouland, C., Brauman A., Keleke S., Labat M., Mora P., Renoux J., 1989. Endosymbiosis and ectosymbiosis in the fungus growing termites. *In Microbiol.Poeci.*, R. Lésel (Ed), Elsevier science, Amsterdam, 79-82.
Rouland, C., Lenoir F., Lepage M., 1991. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several specis of fungus-growing termites. *Comp. Biochem. Physiol. 99 A (4)* : 657-663.
Sands, W.A., 1956. Some factors affecting the survival of *Odontotermes badius. Insectes Sociaux 3* : 531-536.
Williams, J., Villaroya H., Petek F., 1978. Galactosidase II, II and IV from seeds of *Trifolium repens . Biochem. J. 175* : 1069-1077.
Wood, T.G., Sands W.A., 1978. The role of termites in ecosystems. *In* "Production Ecology of Ants and Termites" (M.V. Brian, ed.), pp. 245-292. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 111-117 (1996)

DEGÂTS CAUSES PAR LES TERMITES (ISOPTERA) SUR LES ARBRES FRUITIERS DANS LA REGION DE DAKAR (SENEGAL)

HAN Sun Heat et NDIAYE Abdoulaye B.

Laboratoire de Zoologie des Invertébrés Terrestres, IFAN/Ch. A.DIOP, BP 206 et Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences Université Ch. A.DIOP, Dakar, SENEGAL.

Resumé: Il a été fait un premier travail d'estimation de l'importance des attaques de Termites et d'inventaire des différentes espèces.Treize vergers occupant 113175 m^2 et comprenant 1999 pieds répartis entre 10 essences ont été prospectés. Parmi les essences abritant le plus d'espèces de termites, on note le manguier (jusqu'à 11) et l'anacardier (8). Il est apparu que deux espèces du genre *Microcerotermes* sont les plus fréquentes sur les arbres.

Mots clés: Termites, Attaques, Arbres fruitiers, Sénégal, Afrique de l'Ouest.

Summary : Damage caused by Termites (ISOPTERA) on Fruit-trees in the Dakar Region , Senegal .

A first assessment of the impact of termites on trees and an inventory of various species found have been carried out.Thirteen orchards representing a surface area of 113175 m^2 and a total of 1999 trees have been prospected. These include 10 tree species among which the mango tree. It has been noted that the most concerned with termite attacks are mango trees (11 species) and cashew-trees (8 species). It appears that two species of the genus *Microcerotermes* are the most represented .

Key words: Termites, Attacks, Fruit-trees, Senegal, West-Africa.

INTRODUCTION

De nombreuses études ont été faites sur les dégâts causés par les termites dans le monde. D'après Logan *et al.* (1990), sur les 2500 espèces de termites décrites, environ 300 sont reconnues comme nuisibles aux végétaux vivants et aux bâtiments.

Diverses études ont été menées en Afrique sur l'attaque des cultures et des arbres par les termites. Parmi celles-ci, nous pouvons citer les travaux de Wood & Pearce (1991) qui estiment les pertes dues aux termites souvent supérieures à 15%, atteignant même parfois 90% .

Au Sénégal, les études menées sur l'attaque des végétaux vivants par les termites sont peu nombreuses et ne concernent pas les arbres fruitiers à l'exception de l'anacardier qui est une essence fruitière à valeur nutritionnelle reconnue. Parmi ces travaux, nous pouvons citer ceux sur le filao, *Casuarina equisetifolia* L. de Roy-Noël & Wane (1977), sur l'anacardier, *Anacardium occidentale* L., l'Eucalyptus, *Eucalyptus canaldulensis* Mehn. et le filao, *Casuarina equisetifolia* L. de Agbogba & Roy-Noël (1982) et de Roy-Noël (1982), sur *Commiphora africana* , *Grewia bicolor* et *Guiera senegalensis* de Lepage (1974) et enfin sur l'Eucalyptus de Guèye & Lepage (1988) .

A cause de l'absence presque totale de travaux sur l'attaque des arbres fruitiers par les termites au Sénégal et du fait que les fruits jouent un rôle important dans l'économie du pays , il est indispensable d'entreprendre cette étude.

MATERIEL ET METHODES

L'attaque des arbres fruitiers a été étudiée dans 5 localités du Sénégal (Ouakam, Yeumbeul, Keur Massar, Mbao, Bargny). Au total, l'observation a porté sur 13 vergers occupant 113175 m^2 et comptant 1999 pieds répartis entre 10 essences. Dans deux des vergers, ceux de Bargny, était pratiquée la culture irriguée. (Fig. 1).

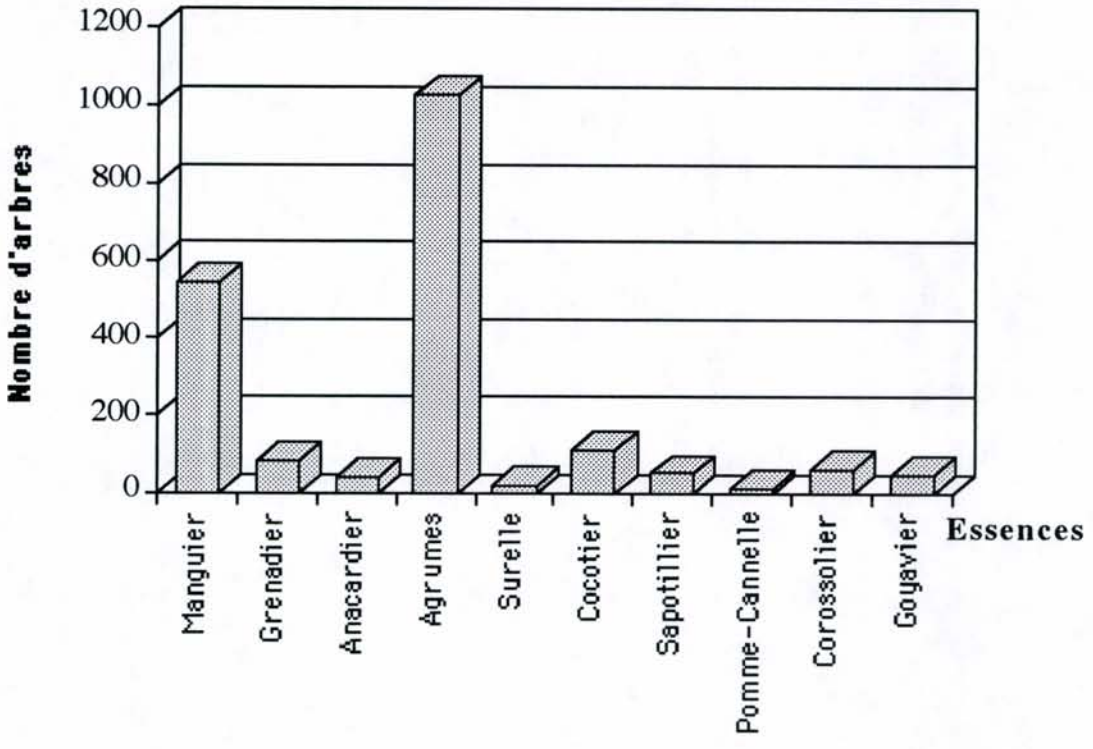


Fig. 1 : Nombre de pieds de chaque essence.
Number of trees by species.

Nous avons utilisé les ouvrages de Berhaut (1967) pour la détermination des essences :

- Manguier : *Mangifera indica* L. (Anacardiacées)
- Anacardier : *Anacardium occidentale* L. (Anacardiacées)
- Agrumes : *Citrus spp* (Rutacées)
- Cocotier : *Cocos nucifera* L. (Palmées)
- Grenadier : *Punica granatum* L. (Punicacées)
- Corossolier : *Annona muricata* L. (Annonacées)
- Pomme-cannelle : *Annona squamosa* L. (Annonacées)
- Sapotillier : *Achras sapota* L. (Sapotacées)
- Goyavier : *Psidium guajava* Radd. (Myrtacées)
- Phyllanthus acide ou Surelle : *Phyllanthus acidus* (Linn.) skeel (Euphorbiacées)

L'observation consiste d'abord à déterminer si l'arbre est en bon état, en mauvais état (défoliation anormale, forte exudation, creux au niveau du tronc) ou mort. La recherche des termites se fait de la surface du sol à environ 1m 50 de hauteur dans les placages et les galeries au dessus et à l'intérieur du tronc et des branches. Les racines et le collet des jeunes pieds morts sont enlevés et examinés si nécessaire.

Nous considérons comme attaqués tous les arbres présentant des galeries ou placages avec ou sans termites.

RESULTATS

Espèces de termites récoltées

Dans les 5 localités prospectées, les espèces de termites qui s'attaquent aux arbres sont au nombre de 11:

Kalotermitidae
- Kalotermitinae
  - *Neotermes camerunensis* (Sjöstedt, 1897)
  - *Cryptotermes havilandi* (Sjöstedt,1897)

Rhinotermitidae
- Psammotermitinae
  - *Psammotermes hybostoma* Desneux, 1902
- Coptotermitinae
  - *Coptotermes intermedius* Silvestri, 1912

Termitidae
- Termitinae
  - *Amitermes evuncifer* Silvestri, 1912
  - *Microcerotermes solidius* Silvestri, 1912
  - *Microcerotermes sp.*
  - *Angulitermes nilensis* Harris, 1962
  - *Promirotermes holmgreni infera* Silvestri, 1914-15
- Macrotermitinae
  - *Odontotermes nilensis* Emerson
  - *Microtermes hollandei* Grassé, 1937

Constance des espèces (Fig. 2)

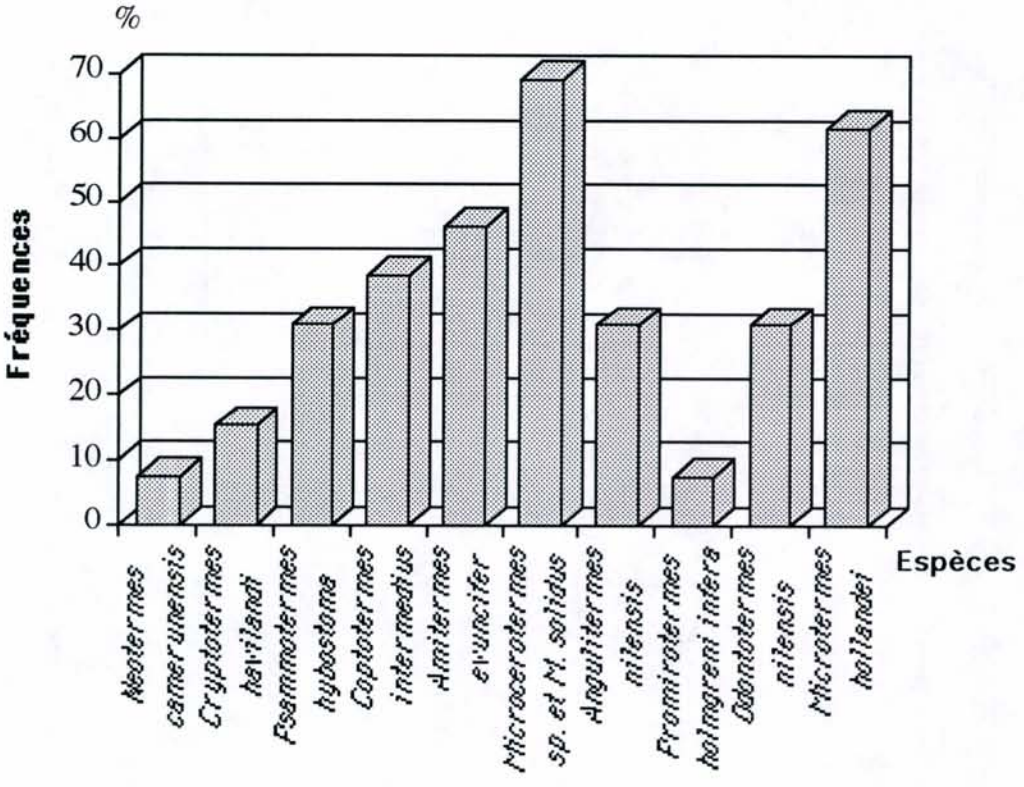


Fig. 2 : Constance des espèces de Termites dans 13 vergers.
Termite species constancy in 13 orchards.

Selon la classification de Dajoz (1971), les espèces de termites récoltées peuvent être réparties en 3 groupes :

-espèces accidentelles : *Neotermes camerunensis* (7,7%), *Cryptotermes havilandi* (7,7%), *Promirotermes holmgreni infera* (15,4%);

-espèces accessoires : *Psammotermes hybostoma* (30,8%), *Angulitermes nilensis* (30,8%), *Odontotermes nilensis* (30,8%), *Coptotermes intermedius* (38,5%) et *Amitermes evuncifer* (46,2%);

-espèces constantes : *Microtermes hollandei* (61,5%), *Microcerotermes solidus et Microcerotermes sp* (69,2%).

Taux d'attaques

Les taux d'attaques des différentes essences étudiées sont représentés sur la figure 3. L'anacardier, le manguier et le cocotier sont les essences les plus attaquées avec des taux respectifs de 76,2%, 66,8% et 60% . Viennent ensuite le grenadier 42%, le sapotillier 25%, l'agrume 21,4%, le corossolier 15%, la surelle 8,7% et le goyavier 4,3% . Quant à la pomme-canelle, nous n'avons pas observé de cas d'attaques.

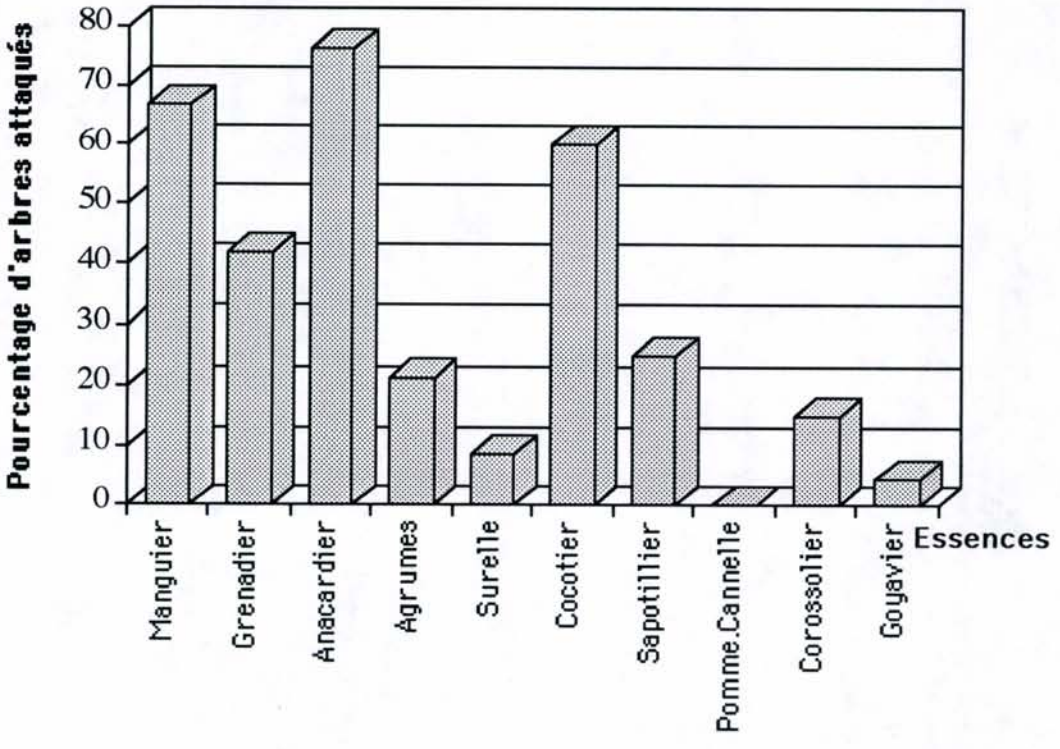


Fig. 3 : Taux d'attaque des différentes essences par les termites.
Rates of termite attacks on different fruit-trees.

La variation des taux d'attaques d'une essence à une autre pourrait être due à la diversité des pratiques culturales dans les vergers. Ainsi, dans les 2 parcelles irriguées comptant 56 pieds répartis en 3 essences (goyavier, grenadier, corossolier), nous avons noté une absence totale d'attaques des termites.

Dégâts

Chez la surelle et le goyavier, malgré la présence de galeries et/ou de placages, l'ouverture de ceux-ci ne révèle pas la présence de termites. Quant aux autres essences, les espèces de termites rencontrées diffèrent quantitativement et parfois qualitativement (Tableau).

ESSENCES	ESPÈCES DE TERMITES
Manguier	*Neotermes camerunensis, Cryptotermes havilandi, Psammotermes hybostoma, Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Odontotermes nilensis, Microtermes hollandei*
Agrumes (Citrus spp.)	*Psammotermes hybostoma, Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Promirotermes holmgreni infera* et *Microtermes hollandei*
Anacardier	*Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Odontotermes nilensis, Microtermes hollandei*
Grenadier	*Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Odontotermes nilensis, Microtermes hollandei*
Cocotier	*Amitermes envuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis , Microtermes hollandei*
Sapotillier	*Microcerotermes solidus , Microcerotermes sp., Microtermes hollandei*
Corossolier	*Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Microtermes hollandei*
Surelle	*Absence de termites*
Goyavier	*Absence de termites*

Tableau : Espèces de termites attaquant les différents arbres fruitiers.
Termite species attacking the different species of fruit-trees.

Le manguier est attaqué par 10 espèces de termites, l'agrume 8, le grenadier et l'anacardier 7, le cocotier 5, le corossolier et le sapotillier 3.

Les essences pouvant être endommagées et tuées par l'attaque de termites sont : le cocotier (95,8% sur les 24 arbres morts) et les agrumes (48,6% sur les 37 arbres morts). Celles endommagées sont : le manguier, l'anacardier, le grenadier et le corossolier. Celles ne subissant aucun dommage sont la surelle et le goyavier.

DISCUSSION

Roy-Noël & Wane (1977), Roy-Noël (1982), Agbogba & Roy-Noël (1982), Guèye & Lepage (1988) ont recensé 21 espèces de termites. Toutes les 11 espèces de termites que nous avons récoltées ont été signalées par ces auteurs à l'exception de *Cryptotermes havilandi* .

Les auteurs Butani (1973), Agodan (1980), Aisagbonhi (1989), Mariau *et al.* (1992) et Han *et al.* (1996) qui ont travaillé sur le citrus, le cocotier et le palmier à huile, ont signalé les espèces nuisibles appartenant aux genres *Amitermes, Coptotermes, Odontotermes, Microtermes, Ancistrotermes* et *Macrotermes*. Nous n'avons pas rencontré le genre *Ancistrotermes* dans nos récoltes à Dakar; par contre le genre *Macrotermes*, précisément *M. subhyalinus,* a été récolté dans une des parcelles sur une branche morte à terre.

Chez l'anacardier, le taux d'attaque que nous avons observé (76,2%) est supérieur à ceux rapportés par Roy-Noël (1982) et Agbogba & Roy-Noël (1982) et qui varient de 33 à 44,3% .

Nous avons essayé de combattre ce fléau en utilisant des méthodes de lutte autres que l'utilisation d'insecticides. L'une d'elles, que nous appelons "traitement alimentaire", consiste à déposer de la nourriture (branches mortes) à la périphérie de la plantation et entre les arbres pour attirer les populations récoltantes de termites. Ensuite, on procède au nettoyage systématique des arbres contenant des galeries et des placages. A l'issue de cette étude préliminaire sur 117 manguiers dans la région de Dakar, nous avons constaté une diminution des attaques de plus de 50% à moins de 10% et du nombre d'espèces de 5 à 2.

Cette méthode de traitement alimentaire est en accord avec l'idée de Josens (1972) qui préconise l'utilisation de la litière en grande quantité pour limiter les attaques de termites sur les cultures. Par contre, Mariau *et al.* (1992) suggèrent l'élimination de la plus grande quantité de bois sur la nouvelle terre destinée à la plantation de cocotiers.

Logan *et al* (1990) ont fait un travail de synthèse sur l'utilisation des résidus de cultures et autres matières organiques dans la lutte contre les termites. Il ressort de ce travail que l'efficacité de l'une ou l'autre de ces méthodes est fonction des sites, des cultures et des espèces de termites.

La deuxième méthode consiste à irriguer les plantations. Comme nous l'avons noté plus haut, les 2 parcelles irriguées ne présentent pas de cas d'attaques. Ces résultats confirment les observations faites dans la région nord du Sénégal, Richard Toll. Suite à l'irrigation 2 à 4 fois par mois de 10 vergers d'une superficie de 8 ha totalisant 1098 pieds répartis en 6 essences (manguier, goyavier, grenadier, citronnier, corossolier, sapotillier), seuls deux arbres ont été attaqués par les termites.

Cette méthode est en adéquation avec l'idée de Mariau *et al* (1992) qui suggèrent une double irrigation des nouvelles terres destinées à la plantation de cocotiers afin d'éliminer une grande partie de la population de termites.

Ces résultats obtenus étant très encourageants, nous nous proposons d'étendre ces méthodes de lutte à des superficies de plantations plus grandes.

REFERENCES

AGBOGBA C., ROY-NOËL J., 1982. - L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). III. Cas du parc forestier de Dakar-Hann sur sables ogoliens. *Bull . IFAN*, t . 44, sér. A, n^{os} **3-4**, 341-364.

AGODAN A., 1980. - Les ravageurs et maladies du palmier à huile et du cocotier. Nouvelles méthodes de lutte contre les termites nuisibles au cocotier en Afrique de l'Ouest. *Oléagineux*, **35**(3), 145-146.

AISAGBONHI C.I., 1989. - A survey of the destructive effect of *Macrotermes bellicosus* Smeathman (Isoptera : Termitidae- Macrotermitinae) on coconut seednuts at NIFOR, Benin, Nigeria. *Tropical Pest Management*, **35**(4), 380-381.

BERHAUT J., 1967. - Flore du Sénégal. éd. Clairafrique Dakar, 487 pp.

BUTANI D.K., 1973. - Les ravageurs et les maladies des Citrus en Inde. *Fruits* , **28**(12), 851-856.

DAJOZ R., 1971. - Précis d'écologie. éd. Dunod Paris , 434 pp.

GUEYE N., LEPAGE M., 1988. - Rôle des termites dans de jeunes plantations d'Eucalyptus du Cap-Vert (Sénégal). *Actes Coll. Ins. Soc.* , **4** , 345-352.

HAN S.H., TOKRO G.L., TANO Y., LEPAGE M., 1996. - Etude préliminaire de l'attaque des termites dans les plantations de palmier à huile de la Région de Dabou : Evaluation des dégâts et élaboration de méthode de lutte. (Sous presse).

JOSENS G., 1972. - Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Thèse Doc. Sci. Univ. Libre de Bruxelles, 285 pp.

LEPAGE M., 1974. - Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : Peuplement, Population, Consommation, Rôle dans l'Ecosystème. Thèse Doc. Sci. Univ. Dijon, 356 pp.

LOGAN J.W.M., COWIE R.H., WOOD T.G., 1990. - Termite (Isoptera) control in agriculture and forestry by non-chemical methods : a review. *Bull. Entomol. Res.*, **80**, 309-330.

MARIAU D., RENOUX J., DESMIER de CHENON R., 1992. - *Coptotermes curvignathus* Holmgren Rhinotermitidae, principal ravageur du cocotier planté sur tourbe à Sumatra. *Oléagineux*, **47**(10), 561-568.

ROY-NOËL J., 1982. - L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). II. Cas du reboisement sur dunes fixées de Mbao. *Bull. IFAN*, t. 44, sér. A, n^{os} **1-2**, 115-145.

ROY-NOËL J., WANE C., 1977. - L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). I. Cas du reboisement sur dunes vives de Malika. *Bull. IFAN*, t. 39, sér. A, n^{o} **1**, 124-141.

WOOD T.G., PEARCE M.J., 1991. - Termites in Africa : The Environmental Impact of Control Measures and Damage to Crops, Trees, Rangeland and Rural Buildings. *Sociobiol.*, **19**, 221-234.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 119-123 (1996)

LE CYCLE ANNUEL DE DÉVELOPPEMENT DE *Reticulitermes santonensis* Feytaud DANS L'OUEST DE LA FRANCE

LEBRUN D.

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

Résumé: *Reticulitermes santonensis* Feytaud présente un cycle annuel de 11 mois qui débute en mai. Les nymphes parviennent aux stades VII et VIII en septembre et octobre. Elles sont déterminées; les nymphes VII se transforment en néoténiques brachyptères et les nymphes VIII donnent des imagos ailés l'année suivante, en avril généralement.

Mots-clés: *Reticulitermes santonensis* , nymphes, cycle annuel, imagos, sexués néoténiques.

THE ANNUAL CYCLE OF *Reticulitermes santonensis* Feytaud IN THE WEST OF FRANCE

Abstract: In the West of France, *Reticulitermes santonensis* Feytaud has an annual cycle which lasts 11 months from may to april of the following year. The nymphs reach the VII th and the VIII th instar in september and october. They are determined; the VII th will give neotenic reproductives and the VIII th nymphs will change into alate imagoes, the following year, generally in april.

Key words: *Reticulitermes santonensis* , nymphs, annual cycle, imagoes, neotenic reproductives.

INTRODUCTION

Les Termites en France sont essentiellement représentés par *Reticulitermes lucifugus* Rossi, le termite lucifuge, qui s'est installé, en se diversifiant, dans le Sud et le Sud-Ouest du pays (Clément & Plateaux, 1984). Dans cette dernière région, il se rencontre depuis le Massif Central jusqu'au Littoral atlantique, dans les départements de la Dordogne, de la Gironde et des Landes notamment. Une espèce très voisine, *Reticulitermes santonensis* Feytaud occupe une zone beaucoup plus restreinte, à l'ouest de la précédente, en bordure de l'Océan. L'implantation de cette espèce qui est maximale en Charente-Maritime s'étend en décroissant vers le Centre en direction de la Charente et des Deux-Sèvres, ainsi qu'au Nord, en Vendée, où elle est est encore fort implantée notamment dans la partie littorale de ce département et selon trois grandes lignes directrices, dans l'intérieur. L'extension a gagné la Loire-Atlantique où les foyers moins nombreux qu'en Vendée y sont plus sporadiques et souvent littoraux. Cette espèce est très présente dans les principales villes et stations balnéaires du Département: Nantes, Saint-Nazaire, la Baule-les-Pins, Saint-Brévins-les-Pins.

En remontant le fleuve, vers l'Est, diverses cités telles qu'Angers et Saumur sont contaminées. L'espèce a nettement franchi la Loire, vers le Nord-Ouest, et toujours en secteur littoral puisque deux foyers viennent d'être récemment découverts à Sarzeau en 1990, et à Lorient en 1993 dans le Morbihan.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons choisi d'étudier l'évolution annuelle des colonies de *Reticulitermes santonensis* Feytaud à La Baule-les-Pins (Loire-Atlantique) dans un site bien exposé au Sud-Ouest, en milieu dunaire où la densité du boisement en pins maritimes, *Pinus pinaster* , et en arbustes de chênes verts, *Quercus ilex* , est faible. Ce petit secteur apparaît presque à découvert dans un environnement immédiat nettement plus boisé. Il bénéficie d'un micro-climat privilégié qui s'insère dans une région dont la température minimale annuelle est en moyenne de 8,5°.

Les termites occupent un vaste réseau de galeries souterraines donnant lieu au niveau des arbres et des souches contaminées à des concentrations fortes de plusieurs milliers d'individus. Nos observations s'étendent de 1991 à 1994. Les prélèvements sur le terrain effectués à diverses périodes au cours de ces quatre années ont permis de reconstituer l'évolution mensuelle des colonies.

Nous rappellerons brièvement les voies possibles de développement des individus d'une colonie de *Reticulitermes* conduisant à la formation des diverses castes. Après éclosion, les jeunes termites du premier stade ou larves 1 muent en petits individus du 2ème stade ou larve 2. Deux voies distinctes sont alors possibles. L'une d'elle conduit à la formation d'ouvriers qui grandissent par mues successives, traversant jusqu'à 9 stades. De cette voie sont issus les soldats. D'autres larves s'engagent dans la lignée nymphale qui conduit aux imagos ailés et nécessite 6 stades. Les fourreaux alaires s'accroissent nettement chez les nymphes des deux derniers stades, appelées nymphes à courts fourreaux alaires (N VII) et à longs fourreaux alaires (NVIII). De ces deux voies essentielles peuvent se détacher un autre type de sexués reproducteurs, qualifiés de substitution, ou néoténiques (Fig. 1).

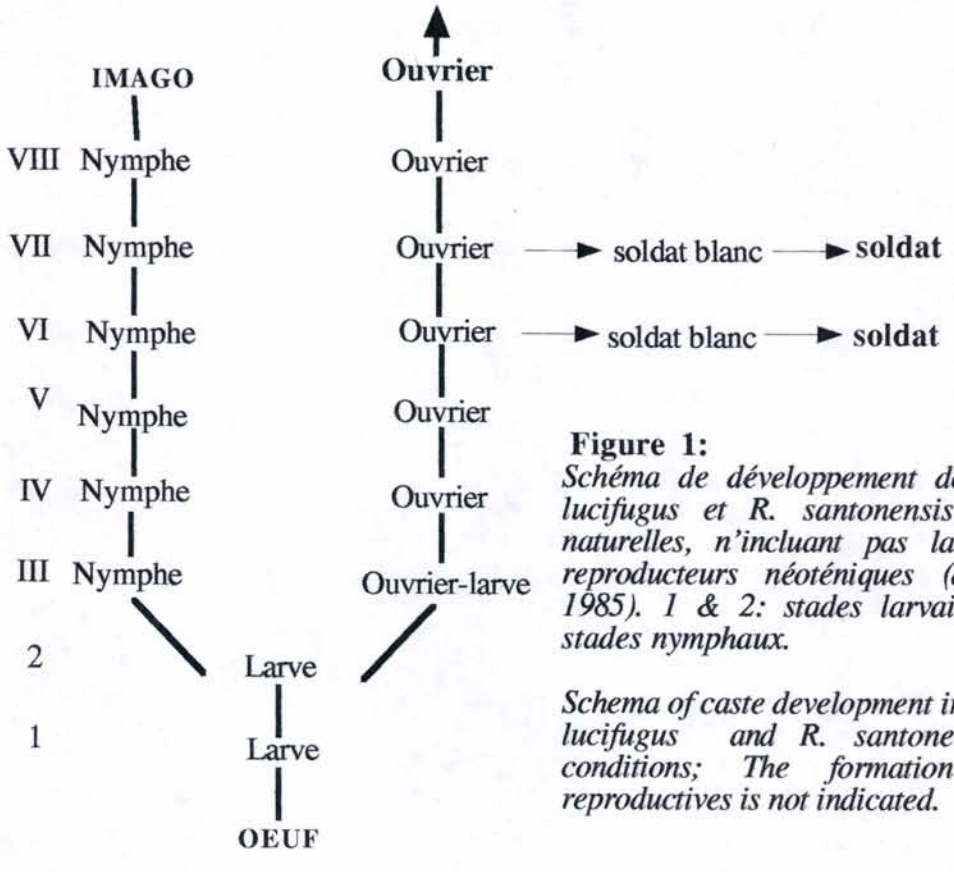


Figure 1:
Schéma de développement de Reticulitermes lucifugus et R. santonensis en conditions naturelles, n'incluant pas la formation des reproducteurs néoténiques (d'après Noirot, 1985). 1 & 2: stades larvaires, III à VIII, stades nymphaux.

Schema of caste development in Reticulitermes lucifugus and R. santonensis in natural conditions; The formation of neotenic reproductives is not indicated.

Notre étude a porté uniquement sur les stades nymphaux. Les pourcentages respectifs des différents stades nymphaux donnent lieu à une représentation graphique sous forme d'histogrammes. Chaque période mentionnée correspond à l'inventaire de trois colonies

distinctes au minimum. Le dénombrement des colonies s'est effectué au stéréomicroscope, après séjour dans le liquide fixateur de Pampel.

RÉSULTATS

Ils traduisent l'évolution mensuelle des stades nymphaux (Fig.2).

Mai:

En mai et au début de juin, les souches ouvertes abritent des sociétés populeuses avec d'énormes quantités d'oeufs groupés en amas localisés dans certains secteurs et issus de grosses femelles néoténiques plus ou moins physogastres. A cette époque, ouvriers et larves se forment en grand nombre. Les nymphes sont déjà parvenues au stade VI pour 44,5 % d'entre elles et se mêlent aux stades antérieurs qui constituent 52,7 % de la population nymphale. Seules quelques nymphes (2 %) atteignent le stade VII.

Juin - juillet:

A la fin de juin et au début de juillet, les colonies se sont accrues. L'augmentation des populations est due à la formation massive de larves, et surtout d'ouvriers. Les colonies renferment 53,5 % de Nymphes VI et 44,2 % de nymphes des stades antérieurs. Peu de nymphes sont, à cette époque, parvenues au stade VII (2 %) et ne s'observent que dans une des trois colonies dénombrées

Septembre:

Au début de septembre, des nymphes VIII se mêlent aux nymphes VII. A la fin de ce mois, les nymphes de ces deux stades représentent 78,8 % de la population nymphale. Les nymphes VII sont les plus représentées, 49,6 % contre 29,2 % de nymphes VIII. Les nymphes VI sont beaucoup moins nombreuses (8,9 %) et les nymphes plus jeunes figurent encore pour 12,1 % de la population nymphale.

Octobre:

Dans les souches d'octobre, la plupart des nymphes sont parvenues aux 7ème et 8 ème stades, les nymphes VII (71,6 %) dominent nettement les nymphes VIII (28,3 %), tandis que les Nymphes VI sont devenues très rares ou absentes.

Novembre:

L'évolution des nymphes vers les stades terminaux constatée en octobre se poursuit en novembre dont les colonies possèdent 70,6 % de N VII et 29,3 % de N VIII.

Décembre:

Les nymphes des stades VII et VIII représentent seules la population nymphale. Les N VII avec 77,1 % de l'effectif nymphal contre 22,8 % de N VIII sont nettement majoritaires. Cette physionomie des colonies se prolonge pendant le mois de janvier.

Février:

Toutes les nymphes récoltées appartiennent encore aux stades VII et VIII déjà observés

en décembre. Les N VII sont toujours en plus grand nombre que les N VIII; l'on en compte 69,6 % contre 30,1 % du stade plus avancé. Toutefois quelques nymphes VI réapparaissent (0,25 %). Cette configuration persiste, globalement, pendant le mois de mars

Avril:

Les premiers ailés se forment au début d'avril; leur apparition, à des dates variables selon les colonies se poursuit jusqu'en mai. Les colonies de termites sont alors en mesure de produire, pendant cette période, plusieurs vagues d'essaimants.

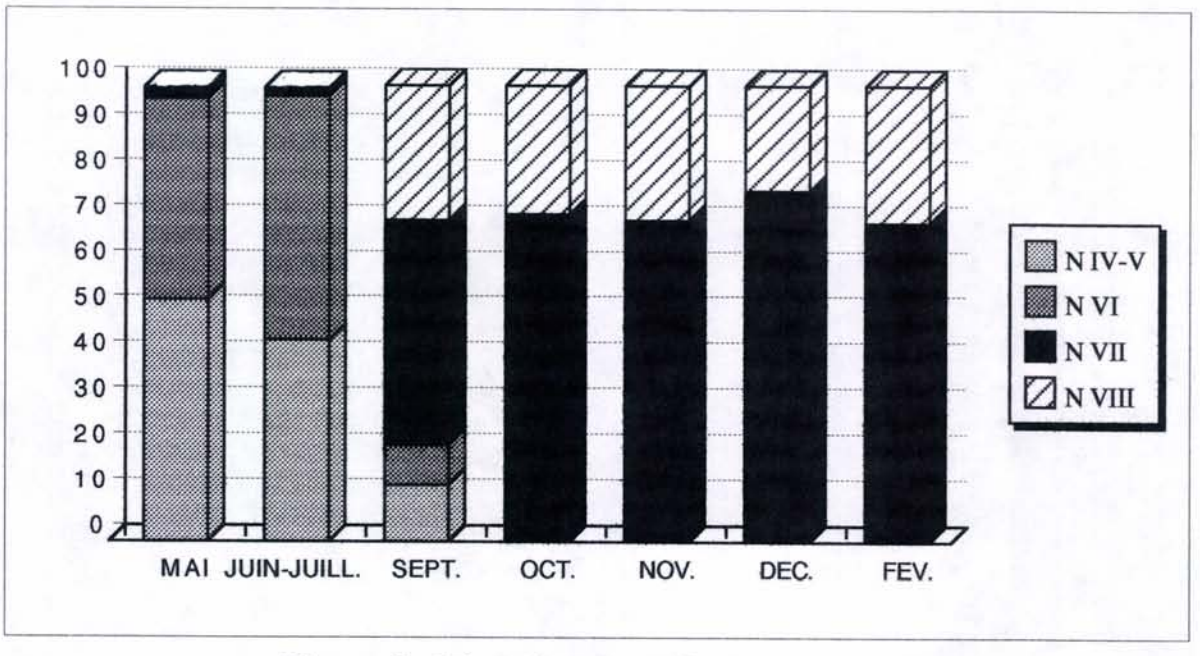


Figure 2. *Répartition mensuelle des stades nymphaux*
Monthly repartition of nympal instars

DISCUSSION

A La Baule-les-Pins, en site bien exposé, une intense activité reproductrice débute en mai avec les pontes nombreuses suivies de l'apparition des premières larves. Les éclosions se poursuivent pendant la belle saison, donnant lieu à une multitude de larves, ouvriers, nymphes, d'âges et de stades des plus variés. Les conditions climatiques favorables, telle l'élévation de la température estivale, accélèrent certainement le développement. Ainsi, en laboratoire, à une température constante de 25°, le développement complet de la larve à l'imago demande-t-il 6 mois seulement (H. Buchli, 1958). En septembre, les nymphes VII et VIII apparaissent; les transformations se poursuivent en octobre; à partir de là, la population nymphale ne comprend plus que des nymphes à courts fourreaux alaires (N VII) et à longs fourreaux alaires N VIII. Les premières (N VII) sont toujours les plus nombreuses. Pendant la période hivernale, l'évolution des colonies subit un net ralentissement qui concerne plus particulièrement les populations situées à une faible profondeur. Les nymphes notamment vont conserver le statut nymphal acquis en septembre et octobre.

Destinée des N VII et des N VIII

La répartition des N VII et des N VIII de *Février* est globalement identique à celle du

mois d'*octobre* ; leurs effectifs restent stables pendant la période hivernale. Nos recherches confirment les conclusions de Vieau selon lesquelles, à la fin de l'hiver et au début du printemps, il n'y a pas transformation de N VII en N VIII (Vieau, 1990).

La voie reproductrice est la destinée des N VII et des N VIII qui, en février, cohabitent dans les souches. La tendance des N VII à se transformer en néoténiques brachyptères a été signalée par Buchli (1968) et se réaliserait lorsque les colonies sont perturbées. Mais Vieau a démontré que dans les *colonies naturelles*, les N VII se transformaient en sexués néoténiques tandis que les N VIII évoluaient vers la forme imaginale (Vieau, 1994). Dans une première série d'expériences, nous avons pu montrer que cette orientation des N VII et des N VIII était acquise dès le mois d'*octobre* . En effet, nous avons isolé et mis en élevage en laboratoire, à la température de 20-21°, des groupes homogènes de N VII et de N VIII prélevées dans les colonies naturelles d'octobre. Au début de mars, soit cinq mois après le début de l'expérience, les N VIII avaient pour la plupart donné des imagos et seulement quelques néoténiques, très caractéristiques de stade IX. Par contre, les N VII avaient évolué pour la plupart en sexués néoténiques.

CONCLUSION

Dans l'ouest de la France et plus précisément en Loire-Atlantique, les colonies de *Reticulitermes santonensis* ont un cycle de développement annuel de 11 mois. Il débute dès le mois de mai par les pontes massives d'oeufs suivies des éclosions des jeunes larves. En octobre, toutes les nymphes sont parvenues aux stades 7 (N VII) et 8 (N VIII) et leur destinée est déterminée. Au début du printemps de l'année suivante, les N VII se transforment en sexués néoténiques brachyptères tandis que les N VIII deviennent des imagos ailés. La formation massive de sexués reproducteurs néoténiques que l'on peut qualifier de naturelle, pourrait expliquer l'étonnante prolificité des colonies de *Reticulitermes santonensis.*

RÉFÉRENCES

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

CLEMENT J.L. & PLATEAUX L., 1984. La spéciation récente des Termites *Reticulitermes* du complexe *lucifugus* . *Rev. Fac. Sc. Tunis*, *3* , 179-206.

NOIROT Ch., 1985. Pathways of caste developement in the lower termites. In:*Caste Differenciation in Social Insects* (Watson J.A.L., Okot-Kotber B.M. & Noirot Ch. eds) Pergamon Press, Oxford, pp 41-57.

VIEAU F. 1990. Contribution à l'étude des sexués mâles dans les mécanismes reproducteurs des termites inférieurs: *Kalotermes flavicollis* Fabricius, *Reticulitermes lucifugus* Rossi, *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Thèse Doct. Univ. Nantes.* 144 pp.

VIEAU F. 1994. Les stades nymphaux 7 et 8 chez *Reticulitermes santonensis* Feytaud (*Isoptera, Rhinotermitidae*). *Actes Coll. Insectes Sociaux* , *9*, 61-66.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10:125-131 (1996)

ANALYSE COMPARATIVE DES STRIDULATIONS ÉMISES PAR 4 ESPÈCES DE FOURMIS PONÉRINES (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

DE CARLI P.[1], PAVAN G.[2], PRIANO M.[2], LACHAUD J.-P.[1,3], FANFANI A.[4] & GIOVANNOTTI M.[4]

[1]L.E.P.A., URA CNRS 1837, Université-Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France) ; [2]Centro Interdisciplinare di Bioacustica, Via Taramelli 24, 27100 Pavia (Italie) ; [3]ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique) et [4]Dipartimento di Biologia Animale e dell'uomo, Università "La Sapienza", Roma (Italie)

Résumé: Des observations sur le terrain et en laboratoire révèlent l'existence d'une possible modalité de communication acoustique chez plusieurs fourmis ponérines néotropicales. Toutes les émissions sonores enregistrées chez les quatre espèces étudiées (*Ectatomma quadridens, E. ruidum, E. tuberculatum* et *Pachycondyla apicalis*) présentent des fréquences d'émission très élevées, pouvant atteindre 70-80 kHz, dans la gamme de fréquences des ultrasons. Les stridulations sont typiquement émises en longues séquences, constituées de trains d'impulsions, composées d'une (*P. apicalis*) ou deux (*Ectatomma* spp.) sous-unités. L'étude au microscope électronique montre que la *pars stridens* de l'appareil stridulatoire est localisée dans la région médio-dorsale du deuxième tergite du gastre. Différentes hypothèses sur le rôle de ce type de signaux sont discutées dans une perspective de comparaison phylogénétique.

Mots-clés: Ponerinae, *Ectatomma*, *Pachycondyla*, stridulations, ultrasons, communication acoustique.

Abstract: Comparative analysis of the stridulations from 4 ponerine ant species (Hymenoptera, Formicidae).

Four species of neotropical ponerine ants (*Ectatomma quadridens, E. ruidum, E. tuberculatum* and *Pachycondyla apicalis*) were examined to verify their ability to produce sounds. Digital recordings revealed the emission of stridulations consisting in long sequences, made by monosyllabic (*P. apicalis*) or disyllabic (*Ectatomma* spp.) pulse-trains. All sounds recorded were characterized by very high frequencies, extending up to 70-80kHz, in the range of ultrasounds. By means of scanning electron microscopy, the *pars stridens* of the stridulatory apparata were located on the central dorsal face of the second segment of the gaster and described in the four species. Different hypotheses are discussed about the signification of this kind of signals in ant communication.

Key-words: Ponerinae, *Ectatomma*, *Pachycondyla*, stridulations, ultrasounds, acoustic communication.

INTRODUCTION

Des systèmes complexes et différenciés de communication sont à la base de l'organisation des colonies d'insectes sociaux. Chez les fourmis, la modalité la plus largement utilisée est celle de la production de phéromones, mais le canal acoustique est également exploité, souvent conjointement avec des signaux chimiques. La plupart des signaux acoustiques sont transmis essentiellement par des substrats solides (sol, parois du nid) plutôt que par l'air (HÖLLDOBLER &WILSON, 1990).

Deux types de signaux sonores sont connus, résultant soit de la percussion du substrat par une partie du corps, soit de véritables stridulations. Ce dernier type représente le système le plus sophistiqué, compte tenu de la différenciation anatomique nécessaire à l'émission des sons (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

En général, l'appareil stridulatoire est constitué d'une crête de frottement, le *plectrum*, et d'une plaque à reliefs réguliers, la *pars stridens*. Selon MARKL (1973), cet organe est présent chez toutes les Pseudomyrmicinae, les Nothomyrmicinae, chez 83 % des Myrmicinae et chez 48 % des Ponerinae. Chez pratiquement toutes les espèces étudiées, la *pars stridens* est localisée dans la portion médiane du quatrième tergite abdominal (premier ou deuxième tergite du gastre, selon les sous-familles), le *plectrum* étant constitué par la bordure du postpétiole (troisième tergite abdominal).

L'étude qui a été réalisée a porté sur quatre espèces appartenant à deux genres de Ponerinae: *Ectatomma* et *Pachycondyla*.

Le genre *Ectatomma*, qui comprend 12 espèces réparties en Amérique Centrale et Amérique du Sud (KUGLER & BROWN, 1982), est considéré comme le plus "évolué" parmi les Ponerinae, du fait (entre autres) de l'effectif relativement élevé de ses colonies par rapport aux autres genres de cette sous-famille, et du polymorphisme marqué entre la reine et la caste ouvrière (BROWN, 1958; FRESNEAU et coll., 1982; DÉJEAN & LACHAUD, 1992). La présence d'organes stridulatoires abdominaux chez les fourmis de ce genre a déjà été signalée dans la littérature, en particulier chez *E. quadridens* qui a fait l'objet d'une des premières descriptions d'appareil stridulatoire chez les fourmis (LANDOIS, 1874). Le mécanisme de production de sons n'a cependant jamais été étudié de façon systématique chez ces espèces.

Pachycondyla apicalis est une ponérine relativement bien connue à la suite de nombreuses études comportementales sur son organisation sociale et ses stratégies de fourragement (LACHAUD et coll;, 1984, 1994; FRESNEAU, 1985, 1994; LACHAUD & FRESNEAU, 1987; FRESNEAU & DUPUY, 1988; GOSS et coll, 1989; OLIVEIRA & HÖLLDOBLER, 1990), mais sa capacité à striduler n'a jamais fait l'objet d'une recherche approfondie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus utilisés pour nos expériences sont des ouvrières issues de colonies récoltées au Mexique (*E. ruidum, E. tuberculatum* et *P. apicalis*) et au Brésil (*E. quadridens*). Les colonies ont été élevées en laboratoire dans des nids en plâtre, en conditions tropicales artificielles (25±1 °C; 60±5 % HR).

Les signaux sont enregistrés avec un phonomètre (Bruel & Kjaer® 2231), équipé d'un transducteur pour les ultrasons, jusqu'à 100 kHz (Bruel & Kjaer® 4135), et d'un filtre passe-haut. Ils sont ensuite amplifiés et filtrés à nouveau (filtre passe-bas) et enfin codés sous forme numérique sur un système PC (Digital Signal Processing Workstation) (Fig. 1). Différentes fréquences d'échantillonnage ont été utilisées en relation avec la fenêtre de fréquence des signaux (PAVAN, 1994).

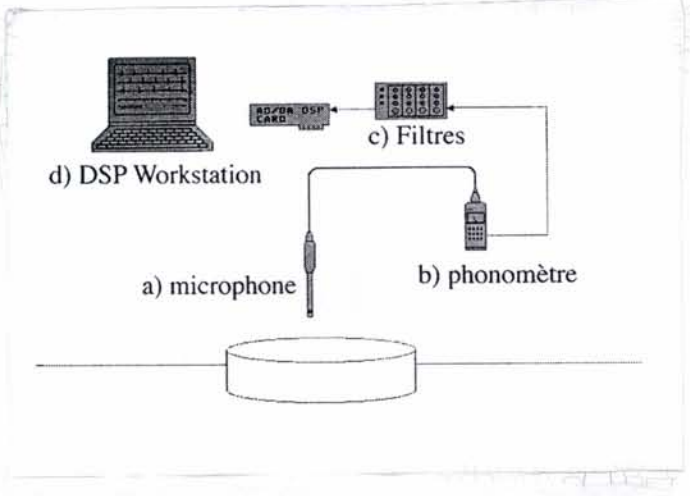


Figure 1. *Dispositif expérimental pour l'enregistrement des sons: a) microphone, b) phonomètre, c) filtres, d) système de codage numérique sur PC.*
Experimental set-up for sound recording: a) microphone, b) phonometer, c) filtres, d) DSP Workstation.

Les enregistrements ont été réalisés dans des conditions standardisées de température (22±2 °C), d'humidité (65±5 % HR) et de lumière. Le microphone est maintenu à une distance d'environ 1 cm de l'abdomen de la fourmi. Celle-ci produit des stridulations lorsqu'on l'empêche de bouger librement au moyen d'une pince molle.

Une fois enregistrés, les signaux sont stockés sur disque optique et ensuite reproduits avec une fréquence d'échantillonnage réduite, afin qu'ils soient audibles et enregistrables sur des cassettes Audio.

Afin d'établir la localisation exacte des organes stridulatoires des différentes espèces étudiées, ainsi que leur structure et leur dimension réelle, nous avons prélevé les abdomens des fourmis utilisées pour l'analyse des sons. La préparation des parties anatomiques pour l'observation en microscopie électronique à balayage (Cambridge S 250 TP) se fait par nettoyage aux ultrasons et déshydratation à l'éthanol, à concentrations croissantes (70°, 80°, 90°, 95° et éthanol absolu). Les échantillons sont ensuite métallisés à l'or pour être enfin observés et photographiés.

RÉSULTATS

Analyse bioacoustique

Tous les sons analysés pour les trois espèces du genre *Ectatomma*, montrent une structure globalement homogène (Fig. 2). Les signaux sont typiquement émis en longues séquences, constituées de trains d'impulsions (pulse-trains), composés de deux sous-unités (disyllabic chirps). Ces dernières sont caractérisées par des impulsions de phase opposée, dont la structure alternée démontre que l'émission du signal est due au mouvement d'aller-retour de deux structures anatomiques.

Dans le cas de *P. apicalis*, les séquences enregistrées révèlent un pattern différent des impulsions: en sous-unités simples, monosyllabiques (Fig. 3).

D'une façon générale, les fréquences d'émission sont très élevées, souvent bien au delà de la limite de l'audible (20 kHz), dans la gamme de fréquence des ultrasons (Tab. 1). Les sons produits par *P. apicalis*, en particulier, peuvent atteindre des fréquences de 70-80 kHz.

Espèce	Nombre de syllabes	Fréquences max. (kHz)
Ectatomma quadridens	2	70
Ectatomma ruidum	2	78
Ectatomma tuberculatum	2	72
Pachycondyla apicalis	1	84

Tableau 1. *Données préliminaires sur les émissions sonores produites par les quatre espèces de ponérines étudiées.*

Table 1. *Preliminary data about the sounds recorded from the four ponerine ant species studied.*

Analyse anatomique

Chez les quatre ponérines étudiées la *pars stridens* de l'appareil stidulatoire est située en position médiane dans la partie antérieure du deuxième segment du gastre (quatrième tergite de l'abdomen). La fonction active de *plectrum* semble attribuable à la marge postérieure du premier segment du gastre (le post pétiole, chez les ponérines), cependant l'observation au microscope électronique n'a mis en évidence aucune spécialisation anatomique particulière.

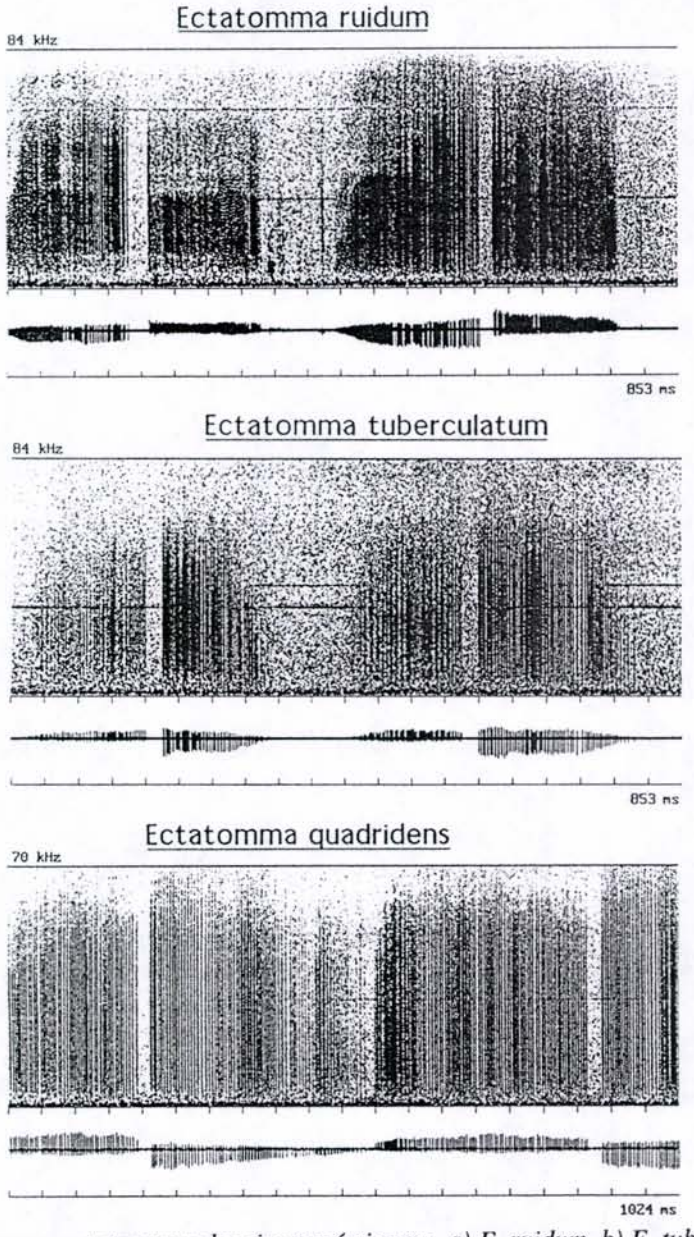


Figure 2. *Sonogrammes et structure des signaux émis par: a) E. ruidum, b) E. tuberculatum, c) E. quadridens.*
Spectrogram and envelope display of signals emitted by: a) E. ruidum, b) E. tuberculatum, c) E. quadridens.

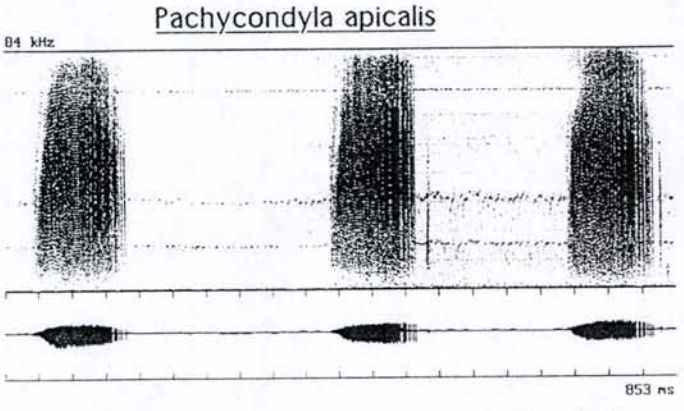


Figure 3. *Sonogramme et structure des signaux émis par P. apicalis.*
Spectrogram and envelope display of signals emitted by P. apicalis.

Chez *E. ruidum* (Fig. 4a) la plaque stridulatoire a une forme ovale à circulaire. Les crêtes tégumentaires sont très régulières et la distance entre deux crêtes contiguës varie de 1.8 à 2.6 µm dans la région centrale de la plaque. Un certain nombre de poils sont présents aux côtés de l'appareil stridulatoire. L'extension antéro-postérieure de celui-ci est de 310 à 395 µm, la largeur pouvant varier entre 305 et 415 µm (Tab. 2).

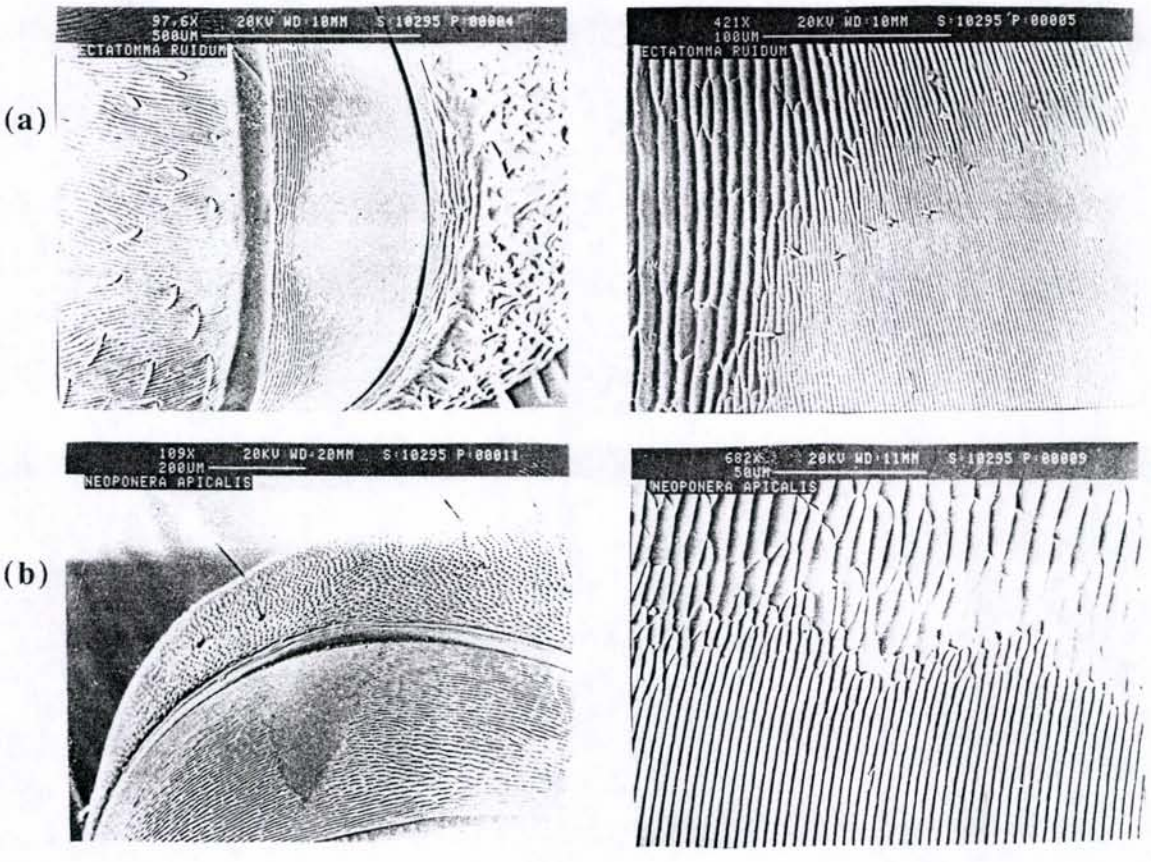


Figure 4. *Plaque stridulatoire de: a) E. ruidum; b) P. apicalis.*
Pars stridens of: a) E. ruidum; b) P. apicalis.

Pour les deux autres espèces d'*Ectatomma* étudiées, la structure de la *pars stridens* est semblable à celle de *E. ruidum*, mais une variabilité interspécifique dans la forme, les dimensions et la distance entre les crêtes tégumentaires a été mise en évidence (Tab. 2).

Espèce	Forme	Longueur (µm)	Largeur max. (µm)	Distance entre crêtes (µm)
Ectatomma quadridens (1 exemplaire)	piriforme	450	270	2.5
Ectatomma ruidum (7 exemplaires)	ovale-circulaire	310-395	415	1.8-2.6
Ectatomma tuberculatum (6 exemplaires)	ovoïdale (irrégulière)	320-355	290	1.5-2.2
Pachycondyla apicalis (3 exemplaires)	en languette	630-730	235	2.6-2.9

Tableau 2. *Caractéristiques morphologiques de la plaque stridulatoire chez les quatre espèces de ponérines étudiées.*
Table 2. *Morfological features of pars stridens for the four ponerine ant species studied.*

Enfin, chez *P. apicalis* (Fig.4b), la plaque stridulatoire apparaît comme une aire dont les côtés, parallèles au départ, convergent ensuite pour former une extrémité pointue. L'extension totale antéro-postérieure de l'appareil stridulatoire varie de 630 à 730 µm; la largeur varie de 160 à 235 µm, dans la partie à marges parallèles. Cette surface, délimitée par des bordures très nettes, est constituée de crêtes tégumentaires parfaitement rectilignes et parallèles. La distance entre deux crêtes contiguës est de 2.6-2.9 µm, dans la portion centrale de la plaque (Tab. 2).

DISCUSSION

L'analyse des paramètres caractéristiques des sonogrammes nous a permis de définir la structure de base des signaux émis par les fourmis des quatre espèces de ponérines étudiées. L'observation d'un mouvement de l'abdomen typiquement associé aux stridulations et la régularité des séries d'impulsions confirment l'hypothèse que les émissions sonores sont le produit du frottement de deux parties opposées de segments abdominaux. Cependant, le mécanisme de la stridulation pourrait être différent entre les deux genres *Ectatomma* et *Pachycondyla*, en raison de la structure des trains d'impulsions respectivement disyllabique et monosyllabique.

L'analyse en microscopie électronique à balayage a permis de préciser l'emplacement de l'appareil stridulatoire et de donner une description de la structure fine de la *pars stridens*. D'une façon générale, la forme de la plaque stridulatoire, ses dimensions, le nombre et la distance entre les crêtes tégumentaires qui la composent, varient d'une espèce à l'autre.

La véritable originalité de nos résultats réside dans le fait que les fréquences des émissions sonores, mises en évidence chez les quatre espèces étudiées, appartiennent toutes essentiellement à la gamme des ultrasons. La difficulté technique de ce type d'étude explique sûrement, au moins en partie, la pauvreté des données dont on dispose encore actuellement sur un phénomène connu pourtant depuis plus d'un siècle (LANDOIS, 1874). Le monde sensoriel des ultrasons pourrait nous réserver des surprises, pour ce qui est de la signification fonctionnelle des stridulations.

La communication acoustique chez les fourmis semble en effet avoir des significations multiples et hétérogènes. Selon les espèces, les signaux sonores peuvent avoir différentes fonctions: alarme, recrutement, reproduction ou modulation comportementale, en association avec d'autres modalités de communication et d'autres comportements. Ces vibrations stridulatoires fonctionnent apparemment comme un signal qui module le seuil de réaction à d'autres stimuli chez l'individu récepteur (MARKL, 1983; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

L'analyse fine des stridulations (notamment dans la gamme de fréquences des ultrasons), associée à l'étude du contexte comportemental dans lequel les sons sont produits (alarme, défense ou même, éventuellement, recrutement alimentaire), devrait permettre une meilleure appréhension de la signification et du rôle de la communication acoustique au sein des sociétés de fourmis et de sa valeur adaptative au cours de la phylogenèse.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé en partie dans le cadre du programme de la Communauté Européenne "Human Capital and Mobility".

RÉFÉRENCES

BROWN W.L. Jr., 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommi-ni (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **118**, 173-362.

DÉJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.

FRESNEAU D., 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Sociaux*, **32**, 109-116.

FRESNEAU D., 1994. Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). *Thèse de Doctorat d'Etat*, 331 pp. Université Paris-Nord, Paris.

FRESNEAU D., DUPUY P., 1988. A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, **36**, 1389-1399.

FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSON P., 1982. Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. *In*: *Social Insects in the Tropics* (P. Jaisson, Ed.), pp. 129-155. Presse de l'Université Paris-Nord, Paris.

GOSS S., FRESNEAU D., DENEUBOURG J.-L., LACHAUD J.-P., VALENZUELA GONZÁLEZ J., 1989. Individual foraging in the ant *Pachycondyla apicalis*. *Oecologia*, **80**, 65-69.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*, 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

KUGLER C., BROWN W.L. Jr, 1982. Revisionary & other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search-Agriculture, Ithaca, New York*, **n° 24**, 1-8.

LACHAUD J.-P., BEUGNON G., FRESNEAU, D., 1994. Coopération chez les insectes sociaux: la division du travail et sa régulation chez les fourmis. *In*: *Systèmes Coopératifs: de la Modélisation à la Conception* (B. Pavard, Dir.), pp. 207-236. Edit. "Atelier Cognition Partagée-PRESCOT-Toulouse", Coll. Travail, OCTARES edn., Toulouse.

LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., 1987. Social regulation in ponerine ants. *In*: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.-L. Deneubourg, Eds), *Experientia Suppl.*, **54**, pp. 197-217. Birkhäuser Verlag, Basel.

LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., GARCIA-PEREZ J., 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomologica Mexicana*, **61**, 159-177.

LANDOIS H., 1874. Stridulationsapparat bei Ameisen. *31 General Versamml. Nat. Ver. Preuss. Rheinl.*, p. 820.

MARKL H., 1973. The evolution of stridulatory communication in ants. *Proc. 7th Congr. IUSSI*, pp. 258-265. London.

MARKL H., 1983. Vibrational communication. *In:* Neuroethology and Behavioral Physiology (F. Huber & H. Markl, Eds), pp. 332-353. Springer-Verlag, Heidelberg.

OLIVEIRA P.S., HÖLLDOBLER B., 1990. Dominance order in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27**, 385-393

PAVAN G., 1994. A digital signal procesing workstation for bioacoustical research. *Atti VI Convegno Italiano di Ornitologia*, pp. 227-234. Torino.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 133-142 (1996)

FONCTION SYNERGIQUE DES INTERACTIONS TERMITES / FOURMIS

SENNEPIN A.

Rathier, 42830 Saint Priest La Prugne, FRANCE.

Résumé: Traditionnellement considérées comme très conflictuelles, avec des conséquences essentiellement antinergiques, les relations entre formicides et isoptères font ici l'objet d'une réévaluation. Cette dernière s'appuie sur des publications récentes ou peu connues et des témoignages de chercheurs non publiés. Il apparaît que, dans la plupart des cas, il y a commensalisme non ou faiblement conflictuel. Cette contiguïté généralisée induit majoritairement des formes de mutualisme. Ce phénomène mérite d' être considéré comme un élément pivot des associations entre ces deux groupes d'insectes. Par contre, des phénomènes à caractère fréquemment conflictuel, tels que l'inquilinisme, la compétition et la prédation interviennent beaucoup plus au sein de chaque groupe qu'entre termites et fourmis. Dans ce second cas, ils opèrent dans les deux sens, à des degrés d'asymétrie variables à l'avantage des fourmis. L'approche traditionnelle met la prédation au centre des interactions. Tout au contraire, une approche rénovée y placera la protection réciproque. Cette faible proportion de relations conflictuelles dans les rapports entre ces insectes sous-tend que l'évolution des deux groupes s'est déroulée en parallèle, par le jeu de processus internes. Mais, vivant dans les mêmes milieux, ils ont réalisé progressivement, par l'établissement de seuils catalytiques consécutifs aux mécanismes mutualistes, un complexe entomocoenotique au sein duquel les interactions ont souvent sinon toujours des conséquences synergiques.

Mots - clés: *Isoptera, Hymenoptera, Formicidae, commensalisme, mutualisme, synergie, evolution.*

Summary: Synergic function of termites / ants interactions
Traditionnally presented with a highly conflictual status and essentially antinergic consequences, relationships between isopterans and formicides are here reevaluated. This has been realized from recent or poorly known publications, as well as non published observations of a number of researchers. In most cases, a non or poorly conflictual commensalism occurs. This dominant contiguity state primarily induces mutualistic types of relation. This phenomenon might be considered as a key element of associations between these two insect groups. On the contrary, more or less antagonistic interaction mechanisms like inquilinism, competition and predation occur much more heavily within each group than between termites and ants. In this second case, they operate in the two directions, with different degrees of asymmetry at the advantage of ants. Predation, usually considered as the center of relations, might be replaced by reciprocal protection. This weak proportions of antagonistic relations strengthens the hypothesis that there has been independent evolutive ways, by internal processes. Thus, as they live in the same areas, these insects have built, because of mutualism operating as a catalytic factor, a synergic entomocoenotic complex.

Key words: *Isoptera, Hymenoptera, Formicidae, commensalism, mutualism, synergy, evolution.*

INTRODUCTION

Depuis que l'homme observe et étudie les fourmis et les termites, les relations entre ces insectes ont été considérées comme essentiellement antagonistes. Les hyménoptères

maintiendraient les populations d'isoptères dans un état d'alarme permanent, étant leurs ennemis les plus formidables, selon Wheeler (1936). Les ouvrages de synthèse les plus récents en termitologie (Grassé 1986) et en myrmécologie (Hölldobler and Wilson 1990) abondent totalement dans ce sens. L' inquilinisme et la compétition déboucheraient presque toujours sur la prédation, élément pivot des rapports. La part laissée au commensalisme indifférent, dans l'interprétation classique, est faible, et celle à la protection et à la symbiose est négligeable, voire nulle. Les interactions auraient des conséquences très majoritairement antinergiques. Toutefois, la situation actuelle de prospérité parallèle des deux groupes, aussi bien en richesse taxonomique qu'en dominance écologique, dans les mêmes zones, est difficilement explicable à partir d'un tel constat relationnel. Néammoins, Hölldobler and Wilson (1990) n'hésitent pas à comparer ce qu'ils prétendent être une coévolution antagoniste à une course aux armements entre les deux super-puissances du monde des insectes sociaux: le système défensif des termites aurait été élaboré, selon eux, en réponse à la pression ("furious onslaught ") des fourmis. La présente étude vise à répondre à ce hiatus, en proposant une approche alternative à celle proposée jusqu'alors.

MATERIEL ET METHODES

Ils ont consisté en une étude systématique des documents de la littérature scientifique qui pouvaient, directement ou indirectement, mettre en lumière la réalité des rapports existant entre formicides et isoptères.

RESULTATS

Non corrélation entre distribution géographique des termites et importance de la présence des fourmis.

L' apparition successive des familles d'isoptères s'est étalée du Mésozoïque (il y a environ 220 millions d'années) pour la plus ancienne d'entre elles: les Mastotermitidae, jusqu'au milieu du Crétacé, pour la plus récente: les Termitidae (Emerson and Krishna 1975). Pour aucune d'entre elles, par conséquent, les dispositifs défensifs divers mis en place ne peuvent être une réponse à la pression myrmécéenne: les fourmis n'ont effectué une radiation évolutive leur donnant accès à la dominance qu'au début du Tertiaire, il y a 65 millions d'années (Hölldobler and Wilson 1990), soit 15 millions d'années après que le même palier ait été franchi par les Termitidae les plus récents (Emerson and Krishna 1975).

Par contre, il apparaît clairement que tous les termites non termitides ont subi une sévère compétition de la part de ces derniers. A l'exception des Serritermitidae, parasites sociaux de Nasutitermitinae du genre *Cornitermes* (Mill 1983), tous les autres (Mastotermitidae, Zootermopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae) occupent à l'heure actuelle des zones périphériques de leur berceau tropical: ils en ont probablement été expulsés par les Termitidae (Emerson 1955). Ceux - ci ont eu en effet un avantage décisif dans trois domaines essentiels: les choix de nidification, la physiologie trophique et les techniques défensives . Ils ont réalisé des innovations radicales à ces trois niveaux, qui toutes ont apporté des "gains de productivité" considérables par rapport à celles des autres termites. Les Termitidae ont donc acquis une dominance absolue dans les zones tropicales et subtropicales. Sur environ 380 genres répertoriés actuellement dans l'ordre des isoptères, plus de 250 appartiennent aux Termitidae (Pearce and al. 1993). Parmi ceux-ci, ceux n'ayant pas effectué de modification notable dans le système défensif (les Macrotermitinae) par rapport aux termites plus anciens, ne comptent qu'une quinzaine de genres (Pearce and al. 1993).

Les véritables superpuissances chez les insectes sociaux, au niveau des sous - familles, se révèlent être, d'une part, les Termitinae / Apicotermitinae (147 genres vivants) et les Nasutitermitinae (94 genres vivants) - selon Pearce and al. 1993 -, et d'autre part les

Myrmicinae, avec 160 genres répertoriés, dont 145 vivants (Hölldobler and Wilson 1990) . Ces dernières atteignent leur développement maximal (66 genres) dans la même zone que les Nasutitermitinae: la Région Néotropicale (Araujo 1970) ce qui exclut toute forme de compétition significative entre ces deux groupes. Par contre, il y a corrélation négative entre Termitinae / Apicotermitinae et Nasutitermitinae: le rapport moyen du nombre de genres (T-A / N) est de 5/3. Il passe à 4 en zone Ethiopienne, berceau des Termitinae, et se réduit à 4/5 en zone Néotropicale (calculs effectués d'après les données fournies dans Emerson (1955), Mill (1983), Grassé (1986)) . La compétition réciproque, supposée par Emerson (1955) est donc tout à fait crédible.
Enfin, le nombre de genres myrmécéens suivant les régions biogéographiques est presque uniforme (de 90 genres dans les régions Holarctiques à 120 en régions Néotropicale et Orientale). En revanche, celle des Termitinae / Apicotermitinae et des Nasutitermitinae est soumise à de très fortes fluctuations: aussi richement représentés que l'ensemble des fourmis en zone Ethiopienne, ils le sont pour moitié en zone Orientale, et pour le tiers en zone Néotropicale. La proportion tombe à 1/7 dans une zone marginale pour eux comme l'Australie, et à 1/30 en régions Holarctiques, pour des raisons climatiques, donc abiotiques. On ne peut trouver nulle part la trace d'une influence quelconque de la présence des fourmis sur la distribution des isoptères . L'évolution de ces derniers est donc quasi-certainement le fruit de processus internes.

Des comportements conflictuels très surévalués.

Des recherches bibliographiques approfondies montrent de façon décisive que les phénomènes d'inquilinisme, de compétition et de prédation sont beaucoup moins conflictuels qu' habituellement présentés. En premier lieu, ils interviennent de façon beaucoup plus systématique au sein de chaque groupe qu'entre fourmis et termites (Emerson 1955, Lee and Wood 1971). Ces interactions entre formicides et isoptères peuvent être aussi moins fréquentes que des phénomènes homologues intervenant entre termites ou fourmis d'une part, et organismes associés biocoenotiquement d'autre part, tels que champignons xylophages ou pathogènes, coléoptères xylophages ou commensaux, acariens, collemboles.
En second lieu, le caractère conflictuel de ces phénomènes n'est pas général: la prédation s'exprime la plupart du temps par un combat, mais non toujours. Les mécanismes de déguisement chimique du prédateur évite parfois celui-ci (Longhurst and al. 1979, Lemaire et al. 1986). La somme des motifs autres qu'agressifs poussant une fourmi à s'installer chez un termite représente sans doute une proportion supérieure à la moitié des cas (Wasmann 1915, Holt and Greenslade 1979, Mill 1984b, Higashi and Ito 1989) . La compétition par l'exploitation d'un territoire n'est jamais belliqueuse, puisque s'effectuant sans contact. Celle avec interférence peut aboutir à un déplacement de population, sans destruction de celle-ci (Whitford and Gentry 1981, Mill 1984b).
Par ailleurs, les fourmis n'ont pas systématiquement l'initiative: nous reviendrons sur la présence de termites dans des fourmilières dans les paragraphes suivants. On trouve des mentions explicites de pression compétitive de termites sur des fourmis dans Wilson and al. 1956, Ackonor (1983), Jayasuriya and Traniello (1985), et on peut la déduire logiquement de nombreuses autres publications. Il en va de même pour la prédation (Smythe and Coppel 1964) ou la consommation (Jaffe and al. 1995), aisément déductible de Bennett (1964), Goldberg (1971), Batra (1980) , Thorne and Kimsey (1983) entre autres auteurs . Une synthèse rapide sur différents aspects du comportement prédateur chez les isoptères peut être trouvée dans Sennepin (1995) .
Enfin, le terme de " prédation " est trop souvent employé à tort et à travers: toute fourmi présente dans une termitière est abusivement assimilée à une prédatrice, alors que dans une majorité de cas, elle est "vidangeuse" et de ce fait consomme des termites morts, "parasite" d'oeufs ou de très jeune couvain de son hôte (et pas forcément à temps plein) ou simplement commensale en quête d'un refuge commode .
Le système prédateur-proie impliquant des fourmis termitophages strictes représente en réalité moins de 1/20 des cas réunis sous le vocable de "prédation" dans la littérature scientifique. La prédation opportuniste, ainsi qu'une consommation consécutive à une

pression compétitive, toutes deux beaucoup moins destructrices, sont 6 fois plus fréquentes. Les artefacts expérimentaux, tels que la destruction d'une colonie d'isoptères par des fourmis non prédatrices (!) (Mill 1981), du fait de la brisure du nid par l' observateur avoisinent le 1/8 des cas!
Il y a manifestement, en outre, un véritable "phénomène d'édition", qui pousse les chercheurs à multiplier les études sur les prédateurs inféodés aux termites, tels que *Megaponera foetens* en Afrique (Lepage 1981, entre autres auteurs) ou *Pachycondyla commutata* et *P. marginata* (Wheeler 1936, Mill 1984a, entre autres auteurs) en région Néotropicale: ces animaux sont spectaculaires par la taille et la technique de chasse, leur observation est aisée. Il y a donc un surdimensionnement inévitable du phénomène dû à la disproportion du nombre de publications qui lui sont consacrées.

Espèces "clés-de-voûte" chez les fourmis

Les termitières de *Macrotermes* et *Cubitermes* en Afrique, d' *Odontotermes* et *Macrotermes* en zone Orientale, de *Syntermes* et *Cornitermes* en zone Néotropicale , d' *Amitermes* , de *Coptotermes* et de *Nasutitermes* en Australie hébergent, le fait est bien connu, des organismes très différents, les plus nombreux étant d'autres arthropodes, au premier rang desquels d'autres termites et des fourmis. Des représentants de ces deux groupes peuvent parfois être représentés par des dizaines d'espèces dans une seule structure (Mill 1984b), et même plus d'une centaine (Grassé 1986). Pour cette raison, ces espèces hospitalières sont qualifiées de clés-de-voûte écologiques (Redford 1984) .
Il en va de même pour certaines fourmis, qui hébergent - beaucoup moins fréquemment mais parfois tout de même - des termites, aux côtés d'autres organismes. Les études mettant en évidence la structure de leurs nids et leur dominance écologique sont nombreuses et ne peuvent être citées ici sans alourdir notre propos à l' excès. Nous reportons simplement ici les documents (publiés ou non) faisant mention de la présence de colonies d'isoptères dans leurs structures:
FORMICA (nombreuses espèces concernées): Fitch 1858, Mc Cook 1877 / 1879, King 1897 (4 espèces)
LASIUS : Forbes 1879 (" *Formica nigra* " = *Lasius niger*)
King 1897 (*Lasius flavus* , *L. "claviger" (?)*)
Smythe and Coppel 1964, Maistrella - com. pers. - (*Lasius* sp.)
MYRMECIA (nombreuses espèces concernées): Wheeler 1933, Douglas and Mc Kenna 1970 , Gray 1974 (2 espèces), Higashi and Peeters 1990
ATTA : Emerson 1952, Araujo 1970, Weber 1972, Heleva and al. 1985, Bazire - Benazet 1993 (com. pers.)
SOLENOPSIS (groupe des fourmis de feu) : Collins & Markin 1971 (*S . saevissima*), Trager 1991 (*S . geminata*)
IRIDOMYRMEX (groupe des fourmis à viande) : Hill 1941 (*I . sanguineus* , *I . detectus*) Greaves & Hugues 1974, Greenslade 1975 (*I . purpureus*)
CAMPONOTUS : Silvestri 1903, Wasmann 1915, Josens 1972
FOURMIS GRANIVORES : Mc Cook 1882 (*Pogonomyrmex occidentalis*) et vraisemblablement d'autres cas (Darlington com. pers.).

Tendances inquilines chez des termites.

Que certains termites aient une propension naturelle à s'installer dans les structures d'autres isoptères est un phénomène parfaitement connu. Grassé (1984) dit que le termite attire le termite. Certains d'entre eux sont de véritables parasites sociaux: *Incolitermes* et *Ahamitermes* en Australie (Calaby 1956), *Inquilitermes* et *Serritermes* en zone tropicale (Araujo 1970), au moins un *Ancistrotermes* (*A . crucifer*) en Afrique (Grassé 1984), des *Discupiditermes* et d'autres genres moins connus en zone Orientale (Roonwal 1970). Des Termitidae s'installent parfois dans des fourmilières .
Voici des documents faisant mention de tels cas :

MACROTERMITINAE: Ackonor (1983) -*Microtermes*- , Bagine (com. pers.)-*Ancistrotermes* - .
TERMITINAE: Gray 1974 (*Protocapritermes krisiformis*), Hill 1941
(*Microcerotermes fugax*)
APICOTERMITINAE : Wasmann 1915, Weber 1943, Josens 1972, Fontes 1986
NASUTITERMITINAE : Silvestri 1903, Emerson 1952, Araujo 1970, Fontes 1986

Au sein de la famille des Rhinotermitidae, les Heterotermitinae sont très fréquemment trouvés dans des fourmilières; qu' on en juge à travers les références suivantes:
Heterotermes :*H.ceylonicus* chez *Aneuretus simoni* (Jayasuriya and Traniello 1985)
H . ferox chez : -*Iridomyrmex detectus* -fréquemment-(Hill 1941)
-*Iridomyrmex purpureus* -2 cas - (Greaves & Hugues 1974)
- *Myrmecia simillima* - 2 cas - (Gray 1974)
- *Myrmecia pyriformis* (Gray 1974)
Reticulitermes :" *Termes frontalis* " - donc à glande frontale avec canule bien visible, ce qui ne peut appartenir, en région Néarctique, qu' à un Rhinotermitidae *Reticulitermes* sp. - chez *Formica rufa* (Fitch 1858)
Reticulitermes sp. chez *Solenopsis saevissima* (Collins and Markin 1971)
R . lucifugus chez: *Lasius niger (Formica nigra)* (Forbes 1879)
Lasius sp. - régulièrement - (Maistrella com. pers.)
R . flavipes chez : *Aphaenogaster fulva* (Adams 1915),
Pogonomyrmex occidentalis (Mc Cook 1882)
Lasius sp. - fréquemment - (Smythe and Coppel 1964 / 1976)
L . "claviger" (?) (King 1897)
L . flavus (King 1897)
Formica rufa (Mc Cook 1877)
F . exsectoides (Mc Cook 1879)
F . fusca var . *subscericea* (King 1897)
F . integra (King 1897)
F . pallidefulva fuscata (King 1897)
F . obscuripes (King 1897)
De nouvelles recherches s'imposent pour éclaircir la nature réelle des rapports que des représentants de cette dernière espèce lient avec des fourmis très diverses (car des associations pacifiques existent également dans le nid du termite, avec des fourmis de genres différents de ceux précédemment cités, comme *Camponotus* et *Tapinoma* - Smythe and Coppel 1976).
Notons aussi que *R . flavipes* possède le même composé attractif: une citone insaturée (2-méthyle-2-heptène-6-one) que la fourmi *Iridomyrmex detectus* (Smythe 1966) . Cette citone mériterait donc d'être recherchée chez *Heterotermes ferox* , fréquemment présent dans les structures de cette fourmi, comme il a été mentionné plus haut (Hill 1941).

Mutualisme: un phénomène pivot négligé et sous-évalué .

Forts peu observés, les mécanismes mutualistes constituent pourtant des éléments absolument déterminants dans les rapports entre insectes sociaux terricoles. Ils peuvent s'exprimer essentiellement à travers 3 "modalités" principales, les deux premières pouvant être regroupées sous le terme de "mutualisme" sans nécessité de rapports continus et harmonieux entre les colonies concernées .

1. Utilisation réciproque des produits du voisin . Ce phénomène a une fréquence d'occurence extrêmement élevée, du fait de la généralité des associations termites-fourmis dans des complexes de nids. Il peut concerner les constructions, les galeries, les oeufs, les fluides corporels, les cadavres, et le transfert d'un groupe à l'autre de pucerons et de leur miellat, ainsi que d'acariens et de collemboles associés. Dans ce dernier cas, la conséquence peut être parfois négative pour le récepteur (parasitisme direct ou compétition trophique) mais se révèle bénéfique dans certains cas

(prédation des acariens parasites et des nématodes, prédation de champignons compétiteurs voire pathogènes, de collemboles pilleurs de réserves alimentaires) . Le transfert concerne, dans certains cas, d'autres espèces de termites ou de fourmis, étroitement commensales des colonies principales (Smythe and Coppel 1976, Wasmann 1915, Ettershank 1965, Jaffe and al. 1995.).

2.Protection. Un insecte social terricole aux capacités de combat particulièrement développées, peut jouer le rôle de véritable protecteur d'un complexe de nids, lorsqu'il est associé à de nombreuses autres espèces. Ceci peut intervenir même s'il a des tendances initiales agressives, car il s'avère que la situation se stabilise progressivement (Mill 1984b, Holt 1990). Certaines observations particulièrement détaillées peuvent être trouvées dans Coles (1980) et Redford (1984) . On peut trouver plusieurs fois des *Camponotus* supposées protectrices, toujours de termites: dans leur propre nid (Silvestri 1903, Wasmann 1915) ou dans celui des isoptères (Wasmann 1915, Higashiand and Ito 1989). Les effets de la présence de fourmis appartenant à ce genre dans les nids de *Cubitermes* (Williams 1959), soigneusement évitées par des *Dorylus* quand ces dernières attaquent les termites (Dejean et Ruelle 1995), mériteraient une étude particulière. Par ailleurs, des fourmis non spécifiées par les auteurs, mais dont la description évoque beaucoup des *Camponotus* , sont trouvées régulièrement dans diverses termitières, en contact direct avec les constructeurs du nid, et sans rapport prédationnel avec eux (Hubbard 1877, Marais 1938).
On peut trouver d'autres exemples concernant des fourmis à viande -*Iridomyrmex* - (Wheeler 1936, Hill 1941, Greaves and Hugues 1974), des fourmis de feu - *Solenopsis* - (Weber 1972, Collins & Markin 1971, Trager 1991) des Nasutitermitinae - *Nasutitermes, Velocitermes, Diversitermes* - (Wasmann 1915, Coles 1980, Redford 1984, Fontes 1986).
Dans les trois derniers cas, les protecteurs interviennent parfois dans des nids appartenant à d'autres espèces, mais beaucoup plus souvent dans le leur: ils réunissent alors les statuts de protecteur actif et de clé-de-voûte écologique.
Les ennemis visés par ce type d'association sont en premier lieu des vertébrés myrmécophages: leur pouvoir destructeur sur les nids est important ; dans ce cadre, les Nasutitermitinae font jouer à leur sécrétion frontale le rôle d'un véritable tanin animal. Intervenant en premier lieu contre les destructeurs les plus redoutables (*Homo sapiens* excepté), ils sont indiscutablement les premiers défenseurs de complexes fourmis - termites. En second lieu seulement, interviennent des arthropodes prédateurs: des myriapodes (les termites étant aussi bien placés que les fourmis pour leur faire face - Goldberg 1971 -) des araignées, des coléoptères carabiques. Des fourmis telles que *Dorylus (Typhlopone)* , *Linepithema humile* , *Pheidole megacephala* sont bien sûr largement concernées. Les "protecteurs / clés-de-voûte" - fourmis de feu, fourmis à viande, *Nasutitermes* - peuvent parfois être les agresseurs vis-à-vis desquels le complexe cherche à s'abriter (Silvestri 1903, Hill 1922, Araujo 1970, Higashi and Ito 1989, Porter and Savignano 1990).D'autres termites agresseurs peuvent être concernés , notamment différents Termitinae.
3.Symbiose. Un rapport détaillé sur la question fera l'objet d'une future communication. Par conséquent, nous nous tiendrons ici aux éléments généraux.
Contrairement aux hypothèses présentées dans le passé (Wheeler 1936), la symbiose n'a pas de caractère spécifique: elle répond simplement à des conditions écologiques nécessaires et suffisantes : - Usurpation partielle d'un réseau-nid
- Temps de présence suffisamment long pour permettre une harmonisation chimique avec la colonie hôtesse
- Usurpateurs en très petit nombre

Il y a alors établissement d'une harmonie symphile . Les insectes des mêmes espèces peuvent très bien entretenir des relations antagonistes, dans la même région, si les conditions de mise en contact sont différentes.
Par ailleurs, certains éléments peuvent parfois intervenir comme médiateurs et catalyseurs dans la mise en place de telles relations, comme les oeufs et leur stockage (Smythe and Coppel 1976), la présence d'aphides (King 1897).

D'autres ont même des potentialités d'induction évolutive (transfert du termite d'une *Serviformica* vers une fourmi dulotique lors d'un raid de cette dernière - déduit des cas d'inquilinisme d'un isoptère observés par King 1897-) ; utilisation directe du commensal comme auxiliaire dans les conflits (Swartz com. pers.).

DISCUSSION

Indépendamment de la forte présence du prédateur *Megaponera foetens* , en dépit des assauts des*Dorylus* souterraines, les seuls Termitinae, Apicotermitinae et Nasutitermitinae sont aussi richement représentés, en Afrique, que l'ensemble des Formicidae (Pearce and al. 1993, Hölldobler and Wilson 1990). Comme le dit très judicieusement J.B Cragg, dans sa préface à l'ouvrage de Brian (1978): "There *(en Afrique)* and in many other parts of the world, their *(aux termites)* only serious competitor is *Homo sapiens* ."

Quant à leurs rapports avec l'autre groupe d'insectes sociaux terricoles dominants, les fourmis, il ne débouche jamais sur une antinergie dans des conditions non perturbées par l'homme.

Il a été démontré dans la présente étude que prédation et compétition avaient des répercussions bien moindres que précédemment envisagées. De plus, on peut constater, à partir des observations de terrain de Room (1972) aussi bien que d'un travail d'écologie théorique de Bodini (1991) que les éléments de la triade Mutualisme - Compétition - Prédation deviennent successivement interchangeables , si l'on prend en compte l'inclusion des biocoenoses à petit nombre d'intervenants dans des écosystèmes plus vastes, à interactions multiples , qui modifient les profils des conséquences de tel ou tel mécanisme.

Les seuls cas d'antibiose (disparition des populations consécutivement à une dissociation du complexe) résulte toujours d'une intervention destructrice de l'être humain sur le milieu , à l'échelle individuelle (brisure du nid) avec les termites comme victimes dans 99, 9 % des cas, et collective .

On peut citer, pour le second cas, les disparitions massives de *Macrotermes* , massacrés sur des étendues considérables, par des *Dorylus (Typhlopone) dentifrons* , pendant 4 ans, consécutivement à des modifications fondamentales dans les pratiques culturales (Bodot 1967), ou celle de populations de fourmis, au Sri-Lanka, du fait de la surdominance des termites dans un milieu totalement perturbé par la destruction de la forêt ombrophile (Wilson and al. 1956, Jayasuriya 1980).

De ce point de vue, il est certain que la qualité des rapports entre termites et fourmis se dégrade sensiblement à l'heure actuelle. Les conséquences sont gigantesques, concernant des organismes à l'impact décisif sur la nature des sols, donc de la flore et de la faune . Certaines d'entre elles prendront probablement l'aspect du "retour de baton" comme c'est déjà le cas avec les souches virales des forêts tropicales.

L'essentiel des relations repose toujours, néanmoins, sur des associations non ou très faiblement conflictuelles. La fréquence élevée de simultanéité des essaimages de fourmis et de termites (Wynne-Edwards 1962, avec un exemple précis dans Weesner 1970) suivie du choix de sites de nidification homologues (Nutting 1969, Hölldobler and Wilson 1990) laisse supposer que dans de très nombreux cas, le commensalisme débute très précocément, peut-être dès la fondation des sociétées ou immédiatement après celle - ci . La synthèse des signaux de reconnaissance sociale des commensaux peut s'effectuer très aisément dans cette situation (par exemple après habituation à " l'odeur " des voisins à travers une mince cloison de terre).

Le véritable élément central, qui donne sa forme générale à l'écosystème des insectes eusociaux terricoles, est le mutualisme, et non pas l'antagonisme en général et la prédation en particulier.

REMERCIEMENTS

Je remercie le Dr Alain Dejean, des Universités de Toulouse et de Yaoundé, pour m'avoir incité à "passer à l'acte" de recherche et de production personnelle, le Pr Daniel Lebrun, de l'Université de Nantes, pour son indulgence, sa gentillesse et ses encouragements constants dans cette besogne incertaine, et bien sûr, mon épouse Isabelle, pour sa compréhension et sa patience.

REFERENCES

Ackonor , J. B., 1983. The nest and nesting habits of the ant *Cataulacus guineensis* F. Smith (Hymenoptera , Formicidae) in a ghanaian cocoa farm. *Insect Sci. Appli. ,4 (3)* : 267-283.

Adams , C. C., 1915. Ecologically annotated list. II. Forest invertebrates. Termites. *Bull . Illinois State Lab . Natur . Hist . , 11* : 208 - 209.

Araujo , R. L., 1970 . Termites in the Neotropical Region , 527 - 576 , dans : *Biology of termites II* , Krishna , K. et F. M. Weesner eds. , Academic Press, New York et Londres : 643 pages.

Batra, S. W. T. , 1980. Nests of the solitary bee, *Anthophora antiope* , in Punjab, India. *J. Kans. entomol. Soc., 53* : 112 - 114.

Bennett, F. D., 1964. Notes on the nesting site of *Centris derasa*. *Pan - Pacific Entomologist, 40* : 125 - 128.

Bodini, A., 1991. What is the role of predation on stability of natural communities? A theoretical investigation .*Biosystems, 26* : 21 - 30.

Bodot, P., 1967. Etudes écologiques et biologiques des termites des savanes de basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc., 14* : 229 - 258.

Brian, M. V., 1978. *Production ecology of ants and termites. International Biological Program 13* . Cambridge University Press. 409 pages.

Calaby, J. H., 1956. The distribution and biology of the genus *Ahamitermes* (Isoptera). *Aust. J. Zool., 4* : 111 - 124 .

Coles, H., 1980. Defensive strategies in the ecology of Neotropical termites. *Thèse non publiée,* Université de Southampton : 243 pages.

Collins, H. L. et G. P. Markin, 1971. Inquilines and other arthropods collected from nests of the imported fire ants, *Solenopsis saevissima* Richteri. *Ann. Ent. Soc. Amer., 64 (6)* : 1376 - 1380.

Dejean, A. et J. E. Ruelle, 1995. Importance of *Cubitermes* termitaries as shelter for incipient termite colonies. *Ins. Soc., 42 (2)* : 129 - 136.

Douglas, A. M. et L. N. Mc Kenna, 1970. Observations on the bull - dog ant, *Myrmecia vindex*. *West. Aust. Nat., 11 (6)* : 125 - 127.

Emerson, A. E., 1952. The Neotropical genera *Procornitermes* and *Cornitermes* (Isoptera, Termitidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 99 (8)* : 475 - 540.

Emerson, A. E., 1955. Geographical origins and dispersions of termite genera. *Fieldiana Zool., 37* : 465 - 521.

Emerson, A. E. et K. Krishna, 1975. The termite family Serritermitidae (Isoptera). *Amer. Mus. Novitates, 2570* : 1 - 31.

Ettershank, G., 1965. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera, Formicidae). *Aust. J. Zool., 14* : 73 - 171.

Fitch, A., 1858. Fourth Report on the noxious and other insects of the State of New-York. *Trans. New -York State Agr. Soc., 17* : 688 - 814.

Fontes, L. R., 1986. Two new genera of soldierless Apicotermitinae from the Neotropical Region (Isoptera, Termitidae). *Sociobiology, 12* : 285 - 297.

Forbes, H. O., 1879. Termites kept in captivity by ants. *Nature, 19* : 4 - 5.

Goldberg, J., 1971. Comportement agressif du termite de Saintonge (*Reticulitermes santonensis*) envers deux espèces de myriapodes. *Revue du comportement animal, 5* : 141 - 142.

Grassé, P. P., 1982, 1984, 1986. *Termitologia*. 3 tomes.
Tome 1: *Anatomie, physiologie, reproduction des termites* : 676 pages, 1982.
Tome 2:*Fondation des sociétés, construction* : 613 pages, 1984.
Tome 3: *Comportement, socialité, écologie, évolution, systématique* : 715 pages, 1986.

Fondation Singer - Polignac, éditions Masson .

Gray, B., 1974. Associated fauna found in nests of *Myrmecia* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc., 21* : 289 - 300.

Greaves, J. et R. D. Hugues, 1974. The population biology of the meat ant. *J. Aust. Ent. Soc.,13* : 329 - 351 .

Greenslade, P. J. M., 1975. Short- term change in a population of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera, Formicidae). *Aust. J. Zool., 23* : 511 - 522.

Heleva, J. V. T., H. F. Howden et A. J. Ritchie, 1985. A review of the new world genera of the myrmecophilous and termitophilous subfamily Hetaeriinae (Coleoptera, Histeridae). *Sociobiology, 10* : 127 - 386.

Higashi, S. et F. Ito, 1989. Defense of termitaria by termitophilous ants. *Oecologia, 80* : 145 - 147.

Higashi, S. et C. P. Peeters, 1990. Worker polymorphism and nest structure in *Myrmecia brevinoda* Forel (Hymenoptera, Formicidae). *J. Aust. Entom. Soc., 29* : 327 - 331.

Hill, G.F., 1922. Description and biology of some north australian termites. *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, 47* : 142 - 160.

Hill, G. F., 1941.*Termites (Isoptera) from the Australian Region* . Government Printer, Melbourne: 479 pages.

Hölldobler,B. et E.O.Wilson, 1990. *The ants.* Harvard University Press, Cambridge (U. S. A.): 732 pages .

Holt, J. A., 1990. Observations between meat ants and termites in tropical Australia. *J. Trop. Ecol., 6* : 379 - 382 .

Holt, J. A. et P. J. M. Greenslade, 1979. Ants in mounds of *Amitermes laurensis. J. Aust. Entom. Soc., 18* : 349 - 361.

Hubbard, H. G., 1877. Notes on the tree nests of termites in Jamaica. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 19* : 267 - 274.

Jaffe, K., C. Ramos et S. Issa, 1995. Trophic interactions between ants and termites sharing common nests. *Ann. Entom. Soc. Amer., 88 (0)* : 6 pages.

Jayasuriya, A. K., 1980. The behavior and ecology of *Aneuretus simoni* Emery. *Thèse non publiée,* Harvard University, Cambridge, Mas.

Jayasuriya, A. K. et J. F. A. Traniello, 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae, Aneuretinae). I. Distribution, abundance, colony structure and foraging ecology. *Ins. Soc., 32 (4)* : 363 - 374.

Josens, G., 1972. Etudes biologiques et écologiques des termites (Isoptera) de la savane de Lamto Pakabo (Côte d'Ivoire). *Thèse non publiée,* Université libre de Bruxelles.

King, G. B., 1897. *Termes flavipes* Kollar and its association with ants. *Ent. News, 8* : 193 - 196.

Lee, K. E. et T. G. Wood, 1971. *Termites and soils.* Academic Press, Lond., N - Y. : 251 pages.

Lemaire, M., C. Lange, J. Lefebvre et J-L Clément, 1986. Stratégie de camouflage du prédateur *Hypoponera eduardi* dans les sociétés de *Reticulitermes* européens. Actes Coll. *Ins. Soc., 3* : 97 - 101.

Lepage, M., 1981. Etude de la prédation de *Megaponera foetens* (F.) sur les populations récoltantes de Macrotermitinae dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). *Ins. Soc., 28 (3)* : 247 - 262.

Lepage, M. et J. P. E. C. Darlington, 1984. Observations on the ant *Carebara vidua* F. Smith preying on termites in Kenya. *J. Nat. Hist., 18* : 293 - 302.

Longhurst, C., Johnson, R. A. et T. C. Wood, 1979. Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Santschi) (Formicidae, Myrmicinae) on termites in southern Guinea savanna, Nigeria.*Oecologia, 38* : 83 - 91.

Marais, E., 1938. *Moeurs et coutumes des termites. Etude de la fourmi blanche de l'Afrique du Sud* . Editions Payot: 196 pages.

Mc Cook, H. C., 1877. Mound - making ants of the Alleghenies, their architecture and habits. *Trans. Amer. Ent. Soc., 6* : 253 - 296.

Mc Cook, H. C., 1879. Note on mound-making ants. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.,* 154 - 156.

Mc Cook, H.C., 1882. *The honey ants of the Garden of the Gods, and the occident ants of the american plains.* J. B. Lippincott & Co., Philadelphia : 188 pages.

Mill, A. E., 1981. Observations on the ecology of *Pseudomyrmex termitarius* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae) in brazilian savannas. *Rev. Bras. Entomol., 25* : 271 - 274.

Mill, A. E., 1983. Foraging and defensive behaviour in Neotropical termites. *Thèse non publiée,* Université de Southampton: 264 pages.

Mill, A. E., 1984a. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *J. Nat. Hist., 12* : 405 - 410.

Mill, A. E., 1984b. Termitarium cohabitation in Amazonia: 129 - 137, dans:*Tropical Rain forest,* Chadwick, A. C., et S. L. Sutton eds. The Leeds Symposium.

Nutting, W. L., 1969. Flight and colony foundation : 233 - 282, dans: *Biology of termites I,* Krishna, K. et F. M. Weesner eds., Academic Press (N-Y. and Lond.): 598 pages.

Pearce, M.J., S. Bacchus et J. W. M. logan, 1993. What termite ? A guide to identification of termite pest genera in Africa. *N.R.I. Technical Leaflet 4* : 19 pages.

Porter, S. D. et D. E. Savignano, 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology, 71* : 2095 - 2106.

Redford, K. H., 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera,Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica, 16* : 112 - 119.

Room, P. M., 1972. The constitution and natural history of the fauna of the Mistletoe *Tapinanthus bangwensis* (Engl.& K. Krause) growing on cocoa in Ghana. *J. Anim. Ecol., 41* : 519-535.

Roonwal, M. L., 1970. Termites of the Oriental Region: 315 - 392, dans : *Biology of termites II,* Krishna, K. et F.M. Weesner eds. Academic Press (N-Y. and Lond.): 643 pages.

Sennepin, A., 1995. Relations entre fourmis et termites. Des termites assaillants, fiction ou réalité ? *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France, 17 (3)* : 121-124.

Silvestri, F., 1903. Contribuzione alla conoscenza dei termitidi e termitofili dell' America meridionale. *Redia, 1* : 1 - 234.

Smythe, R.V., 1966. The behavior of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar) with notes on other species. *Thèse non publiée,* Université du Wisconsin : 206 pages.

Smythe, R.V. et H.C. Coppel, 1964. Preliminary studies on ant - termite relationships in Wisconsin. *Ent. Soc. Amer., Proc. North. Centr. Br., 19* : 133 - 135.

Smythe, R.V. et H.C. Coppel, 1976. The eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar), and the common thief ant *Solenopsis molesta* (Say), in the laboratory, with notes on other associated species. *Wisc. Acad. Sci. Lett., 61* : 95 - 102.

Thorne, B. L. et R.B. Kimsey, 1983. Attraction of Neotropical *Nasutitermes* termites to carrion. *Biotropica, 15* : 295 - 296.

Trager, J.C., 1991. A revision of the fire ants *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *J. N-Y. Entom. Soc., 99 (2)* : 141 - 198.

Wasmann, E., 1915. *Das Gesellschaftsleben der Ameisen . Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten* . Münster : 413 pages.

Weber, N.A., 1943. The ants of Imatong mountains, Anglo - Egyptian Sudan. *Bull. Mus. Comp. Zool., 93* : 264 - 389.

Weber, N.A., 1944. The Neotropical Coccid - tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Ann. Entomol. Soc. Am., 37* : 89 - 122.

Weber, N.A., 1972. Gardening ants, the Attines. *Memoirs of the American Philosophical Society, 92* : 146 pages.

Weesner, F.M., 1970. Termites of the Nearctic Region : 477 - 526, dans: *Biology of termites II,* Krishna K. et F.M. Weesner eds. Academic Press (N-Y. , Lond.) : 643 pages.

Wheeler, W.M., 1933 . *Colony founding among ants, with an account of some australian species* . Harvard University Press Publications, Cambridge, Mas. : 179 pages.

Wheeler, W.M., 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci., 71* : 159 - 243.

Whitford, W.G. et J.B. Gentry, 1981. Ant communities of south longleaf pine plantations. *Environ. Entomol., 10* : 183 - 185.

Williams, R. M. C., 1959. Colony development in *Cubitermes ugandensis* Fuller (Isoptera, Termitidae). *Ins. Soc., 6* : 291 - 304.

Wilson, E. O., T. Eisner, C. Wheeler et J. Wheeler, 1956. *Aneuretus simoni* Emery, a major link in ant evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool., 115* : 81 - 99.

Wynne - Edwards, V.C., 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour* . Hafner, New - York.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 143-152 (1996)

LA DIVISION DU TRAVAIL DANS UN GROUPE DE JEUNES OUVRIERES CHEZ LA FOURMI *ECTATOMMA RUIDUM* (PONERINAE)

Bruno CORBARA*

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667, Université Paris XIII, Av. J.-B. Clément, F- 93430 Villetaneuse, France

Résumé : Dans des travaux antérieurs, réalisés sur des sociétés naturelles de la Ponerinae *Ectatomma ruidum*, nous avions mis en évidence la grande flexibilité comportementale des ouvrières de cette espèce. Pour affiner ce résultat, obtenu à l'issue d'études descriptives, nous nous intéressons ici à l'organisation sociale dans des groupes expérimentaux d'ouvrières sans reine formés : (1) de 30 fourmis représentatives des ouvrières constituant une société naturelle et (2) de 30 très jeunes ouvrières. Nous y avons mis en évidence, comme dans le cas des sociétés naturelles, une division du travail, avec, en particulier, des ouvrières spécialisées sur les soins au jeune couvain et d'autres sur le fourragement.

Mots-clés : Polyéthisme, Ponerinae, *Ectatomma ruidum.*

Summary : Division of labour in a group of callow workers of the ant *Ectatomma ruidum* (Ponerinae).
In a previous study of the division of labour within natural colonies of the Ponerinae *Ectatomma ruidum*, we demonstrated a high level of behavioural flexibility in the workers of this species. To improve this result, obtained by means of descriptive studies, we study here the social organization in queenless groups of ants constituted (1) of 30 workers representative of a natural colony, and (2) of 30 callow workers. We show that a division of labour does exist in these groups which include nurses and foragers, as it is the case for natural colonies.

Key-words : Polyethism, Ponerinae, *Ectatomma ruidum.*

INTRODUCTION

A la vision consistant à considérer qu'il existe, chez les fourmis, une division du travail liée à l'âge et que certains individus s'écartent de ce schéma en fonction d'une certaine dose de "variabilité individuelle", nos travaux antérieurs, effectués sur la Ponerinae *Ectatomma ruidum*, (voir en particulier : CORBARA, 1996 *sous presse*), nous ont amené à substituer une vision émergentielle du polyéthisme d'âge. Selon cette dernière, les ouvrières qui font preuve d'une grande flexibilité comportementale, sont soumises à un environnement social (et non social) qui détermine leur spécialisation. Les phénomènes de régulation comportementale et sociale, loin d'être exceptionnels et limités à des conditions particulières, seraient la manifestation d'un processus permanent. En d'autres termes, dans la fourmilière, la régulation est la règle. Une des façons de tester la validité de cette hypothèse consiste à étudier l'organisation sociale dans des groupes d'ouvrières du même âge : nous nous intéressons ci-dessous à la division du travail dans un tel groupe expérimental, constitué de très jeunes ouvrières.

---

* Adresse actuelle : LAPSCO (URA CNRS 1719)
Université Blaise Pascal, 34 Avenue Carnot, 63037 Clermont-Ferrand Cédex

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis utilisées dans ce travail proviennent de différentes sociétés d'*E.ruidum* élevées au laboratoire et originaires de la région du Soconusco (Etat du Chiapas, Mexique). Pour cette étude, nous avons utilisé un dispositif expérimental permettant de transformer 30 nids individuels en un nid collectif unique. Ce dispositif (voir Figure 1), conçu par ailleurs pour l'étude des phénomènes d'agrégation de couvain, permet une mise en contact quasi-instantanée et sans manipulation directe, de fourmis préalablement isolées. Il est formé d'une partie fixe et de pièces mobiles. La partie fixe est constituée d'une boîte rectangulaire en plexiglass, divisée dans sa longueur en trois zones. La zone centrale, dont le fond est en plâtre (2cm d'épaisseur), couvre la moitié de la surface totale; elle correspond à la partie "nid" du dipositif (en blanc sur la Figure 1). Son humidification est assurée à l'aide d'un tube en plastique scellé dans le plâtre et percé de nombreux trous. La disposition de ce tube permet une humidification homogène des différentes parties du nid, l'alimentation en eau étant assurée aux deux extrémités du tube. Les deux zones périphériques (en grisé sur la Figure 1) qui correspondent au "monde extérieur", sont en plexiglass granuleux et mat, adapté à la photographie au flash (surface anti-reflets). La zone "nid" est séparée des deux zones "monde extérieur" par deux cloisons fixes en plastique (notées **1** sur la Figure 1.**A**) percées, chaque centimètre, de trous circulaires de 4 mm de diamètre (notés **2**) qui permettent aisément le passage d'une fourmi. La zone "nid" est séparée en deux, dans sa largeur, par une barre amovible en plastique de 1,5mm d'épaisseur (notée **3**) et qui divise donc l'ensemble du dispositif en deux parties symétriques. Chacune de ces dernières est divisée en 15 parties, dans le sens de la longueur, par un ensemble de cloisons amovibles en plastique de 0,8mm d'épaisseur (notées **4** sur la Figure). Ces dernières sont reliées entre elles, à leur extrémités externes, par une barre ou par un fil de nylon (noté **5**) permettant de les faire coulisser simultanément. Toutes les cloisons amovibles (**3** et **4**) sont percées de trous (0,5 mm de diamètre) disposés régulièrement, qui favorisent la circulation de l'air entre les loges et permettent d'éventuels contacts antennaires entre ouvrières de loges voisines. L'ensemble du dispositif est recouvert d'une vitre pouvant glisser. Lorsque toutes les cloisons amovibles sont en place (Figure 1.**A**), le dispositif expérimental est donc constitué de 30 unités indépendantes ("nid"+"monde extérieur") de 10 cm^2 (5 cm^2 pour la partie "nid" et 5 cm^2 pour la partie "monde extérieur"). Lorsqu'on enlève les cloisons amovibles (voir Figure 1.**B**), le dispositif se transforme en une seule unité présentant une zone "nid" de 150 cm^2 encadrée de deux zones "monde extérieur" de 75 cm^2 (Figure 1.**C**). Toutes les expérimentations utilisant ce dispositif ont été effectuées sans que les zones "nid" ne soient maintenues à l'obscurité. La différence de nature du plancher (plâtre humidifié *vs* plexiglass) suffit à ce que les fourmis opèrent la distinction : le couvain est systématiquement déposé dans la zone "nid" en plâtre.

Pour les deux expériences présentées ici, nous avons procédé comme suit : 30 fourmis ont été prélévées dans leur(s) société(s) d'origine, puis marquées individuellement à l'aide d'une pastille numérotée (voir FRESNEAU & CHARPIN, 1977). Une goutte de mélange miel-pomme et un fragment d'insecte, disposés sur un petit morceau de papier, ont été déposés dans chaque petit "monde extérieur". Le couvain dans un premier temps, puis les ouvrières, ont été introduits dans les parties "nid" du dispositif expérimental (en position A), chacune en présence de deux oeufs, de deux larves (une petite et une grande) et d'un cocon. Les ouvrières ont été maintenues séparées pendant une période de 48 heures (période d'isolement, voir Figure 2). Les cloisons amovibles ont alors été enlevées. Après la réunion des ouvrières, la structuration spatiale du nid est toujours très rapide, le couvain étant agrégé au bout de 15 minutes environ. Les ouvrières ont été maintenues regroupées pendant quatre jours (période de regroupement, voir Figure 2). Leur comportement a été enregistré toutes les 30 minutes, pendant les périodes d'isolement et de regroupement, à l'aide d'une technique photographique automatisée (CORBARA et coll., 1986). Les données que nous présentons ici concernent exclusivement 100 relevés successifs obtenus 24 heures après le regroupement (période d'étude, voir Figure 2). De la nourriture fraiche a été déposée dans les deux "mondes extérieurs", juste avant le début de la période d'étude.

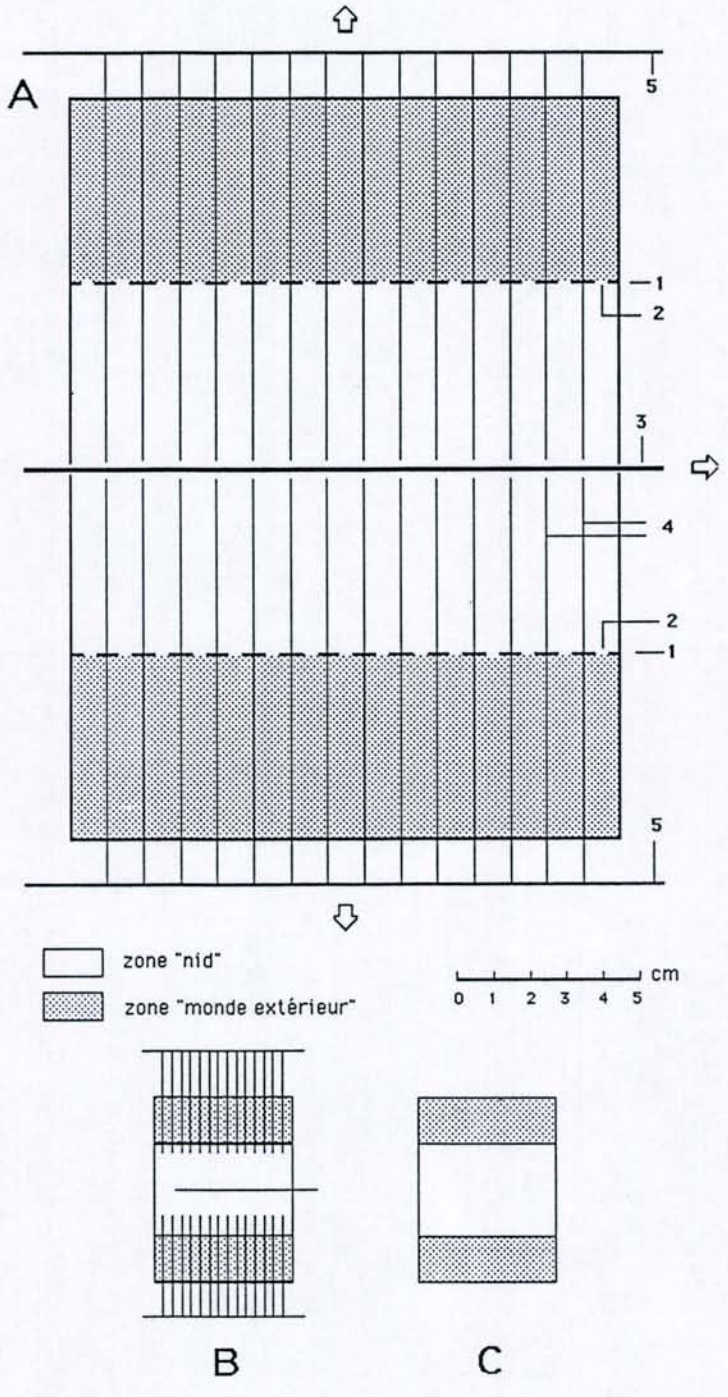


Figure 1.
Schéma du dispositif expérimental.
1 : Cloison fixe séparant la zone nid des deux zones "monde extérieur'. 2 : Trous circulaires faisant communiquer la zone nid et les deux zones "monde extérieur". 3 : Barre amovible séparant le dispositif en deux parties symétriques. 4 : Cloisons amovibles séparant les ouvrières isolées. 5 : Barres permettant de retirer les cloisons amovibles. A : Le dispositif permet d'isoler 30 ouvrières. B : Ouverture des parties amovibles. C : Le dispositif comporte une partie nid et deux parties "monde extérieur".

Experimental device.
1 : Immobile partition that keep the "nest area" separated from the two "external areas". 2 : Circular holes linkng the nest area and the two external areas. 3 : Movable wall separating the device into two symetrical parts. 4 : Movable walls. 5 : Movable walls opener. A : The device allows to isolate 30 workers. B : Opening of the walls. C : The device is made of a nest area and two external areas.

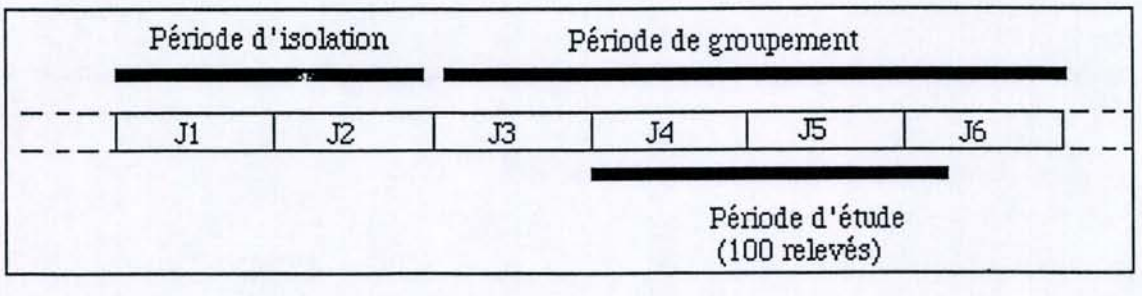


Figure 2. *Protocole expérimental.*
Experimental protocol

1ère Expérience (EREX1)

Son objectif est d'étudier les caractéristiques de la division du travail au sein d'un groupe d'ouvrières sans reine qui est maintenu dans le dispositif expérimental. Les 30 ouvrières constituant le groupe EREX1 (pour : **E**ctatomma **R**uidum groupe **EX**périmental n° 1) ont été prélevées dans une même société-mère comprenant 230 ouvrières, selon le protocole suivant : trois ouvrières provenaient du "monde extérieur", trois du tunnel de sortie et trois de chacune des huit chambres successives du nid. Nous basant sur les corrélations existant entre organisation spatiale et organisation sociale (voir FRESNEAU et coll., 1989), nous avons ainsi maximisé les chances d'obtenir un groupe d'ouvrières représentatives, en termes de profil comportemental, de celles qui composent la société-mère.

2ème Expérience (EREX2)

Cette expérience a pour objectif de rechercher en évidence s'il existe une division du travail dans un groupe sans reine, constitué exclusivement d'ouvrières âgées de quelques jours.

Comme chez la plupart des Ponerinae, l'évolution démographique dans les sociétés d'*E.ruidum* est très lente. Dans les cas les plus favorables, nous avons pu obtenir, au laboratoire, des sociétés à fort effectif (approchant les 1000 ouvrières) et produisant à certaines périodes de l'année, cinq, six, exceptionnellement sept ouvrières dans une journée. Il n'a jamais été possible d'obtenir 30 ouvrières d'une même société en moins de six jours. Pour constituer des groupes de jeunes ouvrières, nous avions deux solutions : la première consistant à regrouper des individus provenant de sociétés différentes, et la seconde à augmenter l'écart d'âge entre ouvrières ; dans le cas d'EREX2 nous les avons utilisé conjointement. Les 30 ouvrières ont été prélevées dans deux sociétés-mères A et B, à cinq jours d'intervalle :

- six ouvrières ont été prélevées le 1er jour (leurs numéros d'identification commencent par un "1"). Ce sont, avec entre parenthèses leur colonie d'origine : la 12 (A), la 15 (A), la 16 (A), la 17 (B), la 18 (B) et la 19 (B);
- cinq ouvrières ont été prélevées le 2ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 2) : la 20 (A), la 21 (A), la 23 (A), la 24 (B) et la 26 (B);
- six ouvrières ont été prélevées le 3ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 3) : la 30 (A), la 31 (A), la 32 (A), la 33 (B), la 34 (B) et la 35 (B).
- cinq ouvrières ont été prélevées le 4ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 4) : la 40 (B), la 42 (B), la 44 (B), la 46 (A) et la 48 (A);
- six ouvrières ont été prélevées le 5ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 5) : la 52 (B), la 53 (B), la 54 (B), la 55 (B), la 56 (A) et la 59 (A).

Les ouvrières prélevées le 1er jour ont été marquées puis rassemblées dans une même boîte avec de la nourriture et un coton humide, mais sans couvain. Les ouvrières prélevées le 2ème jour ont été marquées puis réunies avec les précédentes et ainsi de suite jusqu'au 5ème jour. Les 30 ouvrières ont ensuite été isolées dans le dispositif expérimental en présence chacune de deux oeufs, de deux larves et d'un cocon.

RESULTATS

La particularité du dispositif expérimental (en position C) par rapport au matériel d'observation que nous utilisons habituellement (voir CORBARA et coll., 1986) est liée à l'absence de chambres dans la partie nid et au grand nombre (n = 30) de liaisons entre le "nid" et le "monde extérieur". Ceci n'est pas sans conséquence sur les profils comportementaux obtenus. Ainsi, le comportement de garde, qui se manifeste de façon stéréotypée dans les nids pourvus d'un tube de sortie unique, et que nous considérons habituellement comme un bon indicateur pour différencier les individus (CORBARA et coll., 1989), est beaucoup plus difficile à caractériser dans le second cas. Nous avons choisi ici de ne pas le prendre en compte. Les catégories comportementales sur lesquelles sont basés les résultats sont les suivantes : soins aux oeufs (SO), soins aux larves (SL), soins aux cocons (SC), activités non spécifiques dans le nid (NN) et EE (activités à l'extérieur).

1ère Expérience (EREX1)

Sur les 30 ouvrières présentes au début de la période d'isolement, une est morte avant la période d'étude. Les résultats portent donc sur 2900 pointages. La matrice de données individus/comportements relative aux SO, SL, SC, NN et EE totalise 2317 pointages, soient 79,9% des données totales. Elle a été traitée à l'aide d'un algorithme de classification ascendante hiérarchique (CAH) et d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) (voir CORBARA et coll., 1986, 1989). Les résultats obtenus à l'issue de ces analyses multivariées sont résumés dans la Figure 3 : les deux axes de l'AFC y sont reproduits en 3.A, le dendrogramme résultant de la CAH en 3.B.

L'axe 1 de l'AFC (44,9 % de la variance totale) sépare les SO et SL des EE. L'axe 2 de l'AFC (25,9% de la variance) sépare les NN des autres catégories comportementales. Les groupes distingués par la CAH, dont les contours sont reportés sur la carte factorielle, sont désignés sur le principe suivant : GR1 est le groupe qui se rapproche le plus des SO et GR4 est celui qui est situé le plus près du pôle des EE. Les quatres groupes se composent comme suit :

- GR1 est constitué des 11 ouvrières les plus liées aux soins au couvain : SO, SL et SC;
- GR2 est constitué de quatre ouvrières liées aux SC et aux NN;
- GR3 est constitué de six ouvrières surtout liées aux NN;
- GR4 est constitué des huit ouvrières les plus proches des EE.

Ces premières indications peuvent être précisées par le sociogramme "éclaté-regroupé" (voir CORBARA et coll., 1989), construit sur la base des groupes déterminés par la CAH et à partir des profils comportementaux individuels (Figure 3.C). Les quatre groupes présentent les caractéristiques suivantes :

- GR1 : Toutes les ouvrières de ce groupe participent aux SL selon un taux d'activité supérieur à la moyenne globale, les SO et les SC étant également bien représentés. Le taux de NN est généralement inférieur à la moyenne collective. Pour de nombreuses ouvrières de ce groupe, la quantité de EE n'est pas négligeable et peut parfois être supérieure à la moyenne collective (ouvrières 55, 47 et 57).
- GR2 : Les ouvrières de ce groupe sont caractérisées par un taux de SC égal ou supérieur à la moyenne collective, par un taux de NN égal ou supérieur à la moyenne collective et par un taux de SO qui, à l'exception de l'ouvrière 8, est égal au double de la moyenne collective. Les SL et les EE sont toujours à un niveau inférieur à la moyenne.
- GR3 : Les ouvrières de ce groupe sont toutes caractérisées par un taux de NN supérieur à la moyenne et par une performance sur toutes les autres catégories comportementales systématiquement inférieure aux moyennes collectives.
- GR4 : Les ouvrières de ce groupe sont toutes caractérisées par l'importance de leur activité sur les EE. Trois d'entre elles, la 36, la 23 et la 6, présentent un fort taux de NN. Si on considère un niveau de précision plus important sur le dendrogramme, ces trois ouvrières constituent un sous-groupe GR4A nettement séparable au niveau de l'AFC.

Pour ce qui concerne le profil collectif, notons l'importance des EE (13% des relevés) par rapport à ce que nous avons obtenu sur les sociétés étudiées ailleurs (CORBARA, 1991) : ce score est sans doute lié à la nature du dispositif expérimental (voir *supra*). Parmi les soins au couvain, les SL sont les mieux représentés (14% de l'activité totale), les ouvrières leur consacrent autant de temps qu'aux SO et SC cumulés (respectivement 6,0 et 7,7% de l'activité totale). En l'absence de reine, les SO sont répartis entre un certain nombre d'ouvrières qui sont, par ailleurs, soigneuses de larve ou de cocon.

2ème Expérience (EREX2)

Parmi les 30 ouvrières présentes au début de la période d'isolement, deux d'entre elles, la 48 et la 54, sont mortes avant le début de l'enregistrement photographique ou pendant celui-ci. Les résultats portent donc sur 2800 pointages. La matrice de données relative aux SO, SL, SC, NN et EE correspond à 2184 pointages, soient 78,8% des données totales. Les résultats des analyses multivariées sont résumés dans la Figure 4. Les résultats de l'AFC (Figure 4.A) et de la

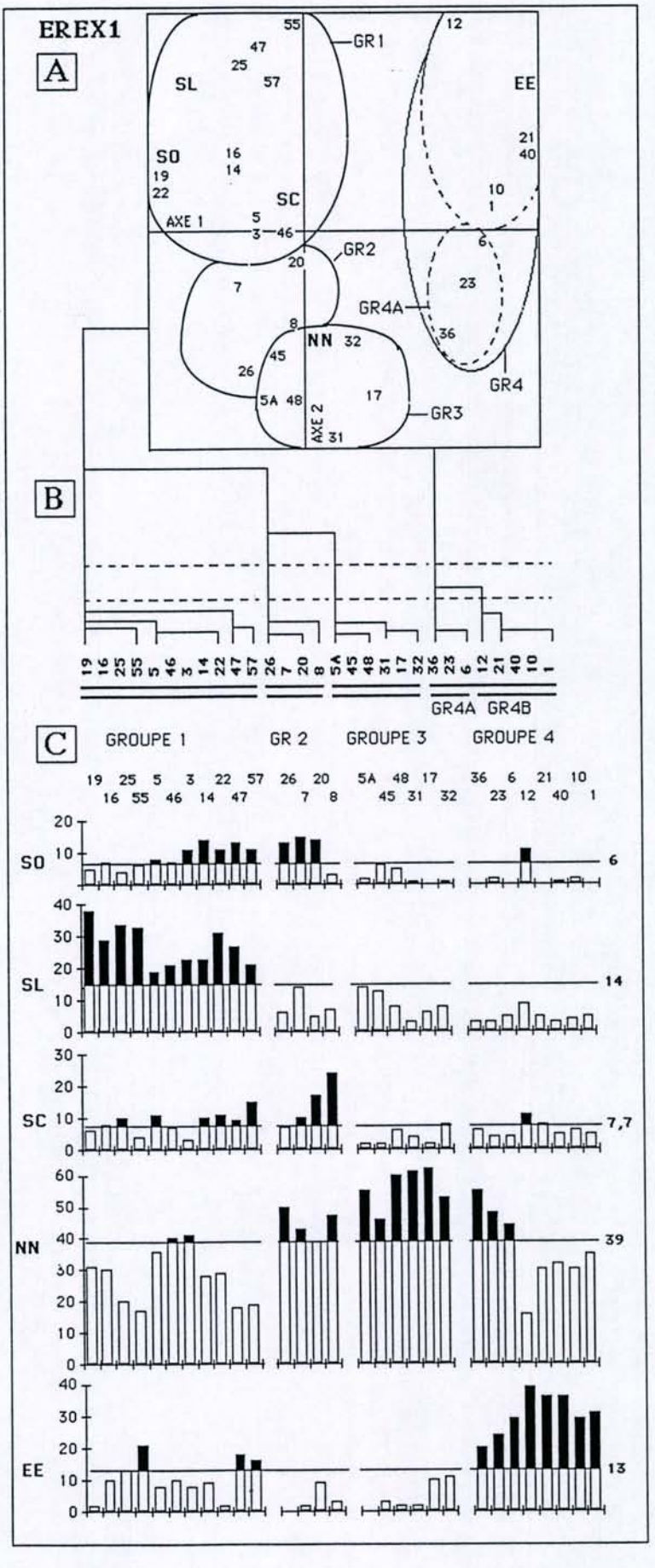


Figure 3.
La division du travail dans le groupe d'ouvrières EREX 1.
A. *Résultats de l'AFC. Les positions des cinq catégories comportementales (SO : soins aux oeufs; SL : soins aux larves; SC : soins aux cocons; NN : activités non spécifiques; EE : activités à l'extérieur) et des 29 ouvrières, ainsi que les limites des groupes obtenus à l'aide de la CAH (voir B) sont reportées sur les deux premiers axes factoriels.*
B. *Dendrogramme obtenu à l'issue de la CAH. Deux niveaux de précision différents sont présentés.*
C. *Sociogramme "éclaté-regroupé" relatif à EREX1. Ce sociogramme permet de visualiser le profil comportemental de chacune des 29 ouvrières d'EREX1, sur la base des cinq catégories comportementales retenues. Pour chaque catégorie comportementale est indiqué le niveau de performance moyen. Les parties des histogrammes supérieures à la moyenne sont représentées en noir, inférieures à la moyenne en blanc.*

Dvision of labour in the group EREX1.
A. *Factorial analysis : the positions of the five behavioural categories (SO : care of eggs; SL : care of larvae; SC : care of cocoons; NN : non-specific activities in the nest; EE : external activities) and of the 29 workers, as well as the limits of the groups obtained by means of the clustering (see B) are represented on the first two factorial axes.*
B. *Dendrogram. Two distinct level of precision are represented*
C. *Individual-group based sociogram. This sociogram aims to visualize the behavioural profiles of the 29 workers of EREX1 . For each behavioural category, the mean level is represented. The part of the histograms over the mean are figured in black, under the mean in white .*

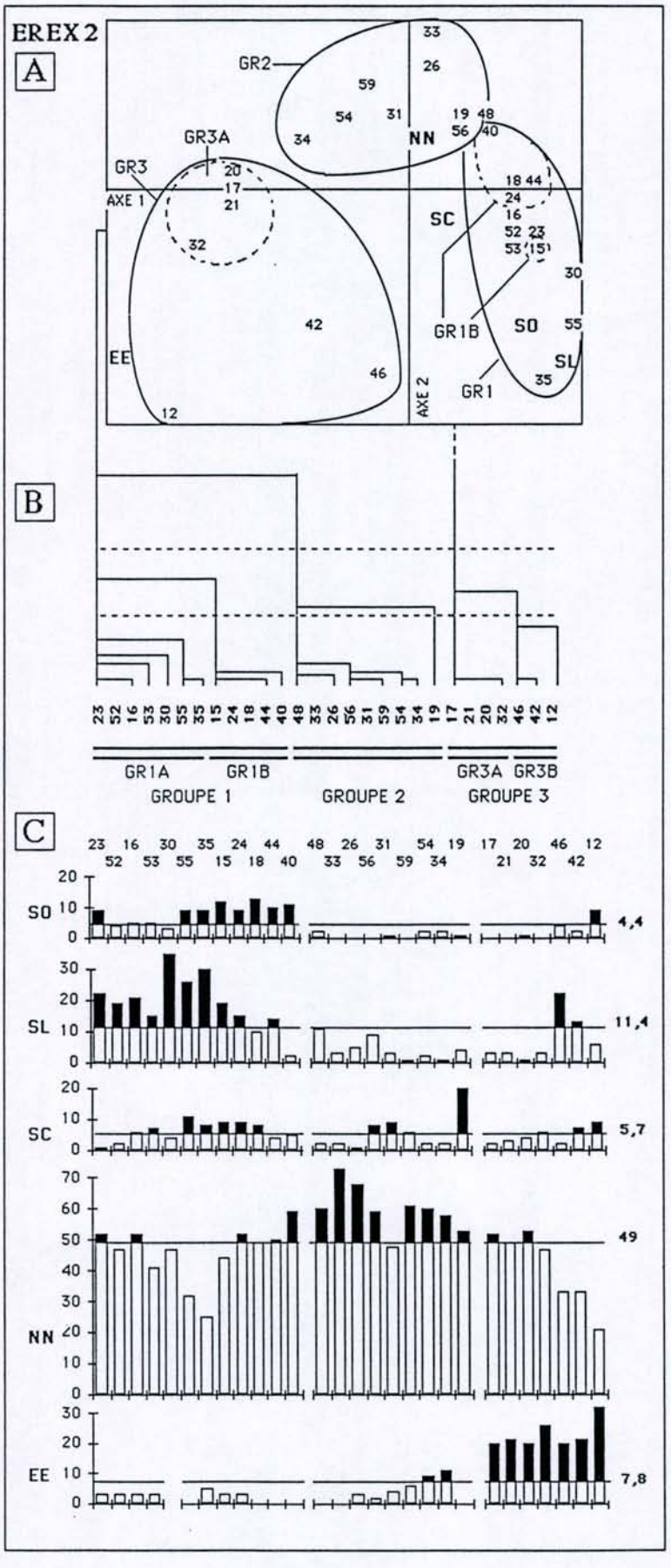


Figure 4.

La division du travail dans le groupe d'ouvrières EREX 2. (voir Figure 3)
A. *Résultats de l'AFC. Les positions des cinq catégories comportementales et des 28 ouvrières, ainsi que les limites des groupes obtenus à l'aide de la CAH (voir B), sont reportées sur les deux premiers axes factoriels.*
B. *Dendrogramme obtenu à l'issue de la CAH. Deux niveaux de précision différents sont présentés.*
C. *Sociogramme "éclaté-regroupé" relatif à EREX2. Ce sociogramme permet de visualiser le profil comportemental de chacune des 28 ouvrières d'EREX2, sur la base des cinq catégories comportementales retenues.*

Division of labour in the group EREX12
A. *Factorial analysis : the positions of the five behavioural categories and of the 28 workers, as well as the limits of the groups obtained by means of the clustering (see B) are represented on the first two factorial axes.*
B. *Dendrogram. Two distinct level of precision are represented*
C. *Individual-group based sociogram. This sociogram aims to visualize the behavioural profiles of the 28 workers of EREX2 . For each behavioural category, the mean level is represented. The part of the histograms over the mean are figured in black, under the mean in white .*

CAH (Figure 4.B) ainsi que le sociogramme éclaté-regroupé (Figure 3.C) relatifs à EREX2 permettent de décrire les groupes et sous-groupes fonctionnels suivants :

- GR1 : Il est constitué des 12 individus les plus liés, sur l'AFC, aux soins au couvain : SO, SL et SC. Les profils individuels montrent effectivement que les performances sur ces trois catégories comportementales sont le plus souvent égales ou supérieures à la moyenne coloniale. GR1 peut se décomposer en deux sous-groupes, GR1A (ouvrières 23, 52, 16, 53, 30, 55 et 35) plutôt orienté vers les SO et les SL, et GR1B (ouvrières 15, 24, 18, 44 et 40) plutôt orienté vers les SC;
- GR2 : Il est constitué de neuf individus liés aux NN. Le niveau de performance sur cette catégorie comportementale est toujours supérieur à la moyenne coloniale, à l'exception de l'ouvrière 31 qui se situe très légèrement en deçà de celle-ci. Si on se base sur le même niveau de précision qui a permis de déterminer deux sous-groupes au sein de GR1, l'ouvrière 19, dont le profil se caractérise par le plus fort taux de SC de la société, se différencie du reste des individus constituant GR2;
- GR3 : Il est constitué de sept individus surtout liés aux EE. Les scores individuels sur cette catégorie comportementale sont toujours supérieurs au double de la moyenne coloniale. Si on se base sur le second niveau de précision, on distingue un sous-groupe GR3A constitué de quatre individus (17, 21, 20 et 32) dont les profils comportementaux se différencient des autres ouvrières de GR3 par un taux plus important de NN et par une participation moins importante que ces dernières sur les soins au couvain.

Pour ce qui concerne le profil collectif, les EE sont bien représentés (7,8% de l'activité totale), toutes les ouvrières étant âgées au plus de sept jours au début de l'enregistrement. Parmi les soins au couvain, les SL sont les mieux représentés (11,4% de l'activité totale), la société leur consacre autant de temps qu'aux SO et SC cumulés (respectivement 4,4% et 5,7% de l'activité totale). En l'absence de reine, les SO sont répartis entre un certain nombre d'ouvrières qui appartiennent essentiellement à GR1.

Influence du facteur âge.

Les ouvrières que nous avons utilisées dans EREX2 ne sont pas rigoureusement du même âge (voir *supra*). Au début de la période d'étude l'âge variait de quatre à huit jours. Nous avons voulu vérifier si le profil comportemental était corrélé à ce facteur.

Les ouvrières constituant GR1 étaient âgées de quatre jours (3 cas), cinq jours (2 cas), six jours (2 cas), sept jours (2 cas) et huit jours (3 cas) (moyenne : m = 6,0 jours).

Les ouvrières constituant GR2 étaient âgées de quatre jours (1 cas), cinq jours (1 cas), six jours (3 cas), sept jours (1 cas) et huit jours (3 cas) (m = 6,4 jours).

Les ouvrières constituant GR3 étaient âgées de quatre jours (2 cas), cinq jours (2 cas), six jours (1 cas) et sept jours (2 cas) (m = 5,4 jours).

L'âge n'apparait donc pas ici comme un facteur déterminant, ce que confirme l'analyse du Tableau I, dans lequel nous avons reporté les profils comportementaux moyens de chaque groupe d'âge.

Influence du facteur colonie d'origine.

Nous avons également voulu vérifier si les profils comportementaux étaient corrélés à la colonie-mère d'origine.

Au sein de GR1, cinq ouvrières provenaient de la colonie-mère A et sept de la colonie-mère B. Au sein de GR2, quatre ouvrières provenaient de A et cinq de B. Au sein de GR3, cinq ouvrières provenaient de A et deux de B. Les ouvrières se répartissent donc dans les trois groupes, avec une tendance pour celles provenant de la colonie-mère A, à s'investir sur les EE, comme le montre le Tableau I. Dans ce dernier, nous avons représenté les profils comportementaux des deux groupes de fourmis d'origine génétique différente. Le U de Mann et Whitney appliqué aux deux séries de résultats donne une différence non significative (la différence est également non significative si l'on ne tient compte que des SO,SL,SC et EE).

Age :	4J	5J	6J	7J	8J	MOY
SO	6,7	4,7	2,5	5,8	3,3	4,4
SL	10,5	10,2	12,5	12,4	12,0	11,4
SC	9,0	4,2	5,2	4,0	6,0	5,7
NN	45,2	51,5	49,7	47,0	50	49,2
EE	9,7	11,8	7,7	8,2	3,8	7,8

Colonie :	A	B	MOY
SO	4,0	4,8	4,4
SL	12,1	10,6	11,4
SC	5,2	6,1	5,7
NN	48,3	50,1	49,2
EE	10,0	5,6	7,8

Tableau I. *Influence de l'âge et de la colonie d'origine sur les profils comportementaux.*
Table I.*Influence of age and mother-colony on the behavioural profiles.*

DISCUSSION

Les résultats de l'expérience EREX2 montrent qu'une division du travail, proche de celle existant dans les sociétés naturelles, peut se mettre en place très précocément dans un groupe de jeunes fourmis. De très jeunes ouvrières sont donc capables de présenter des profils comportementaux très différenciés, ce qui permet à la colonie, au niveau global, d'assurer toutes ses fonctions. Ce resultat va dans le sens de ce que nous avons obtenu, chez la même espèce, en étudiant les stades précoces (CORBARA, 1996 *sous presse*) ou plus tardifs (CORBARA et coll., 1991) et confirme que les jeunes ouvrières de la Ponerinae *E. ruidum* présentent une grande flexibilité comportementale. Ce phénomène semble exister chez de nombreuses fourmis : LENOIR (1979) sur *Tapinoma erraticum*, ERRARD (1985) sur *Camponotus abdominalis* et Mc DONALD & TOPOFF (1985) sur *Novomessor albisetosus*, avaient également mis en évidence l'existence d'une division du travail dans des sociétés composées expérimentalement d'ouvrières de même âge. Nous avons nous même retrouvé ce résultat chez les très jeunes ouvrières de *Formica selysi* (Formicinae) et de *Manica rubida* (Myrmicinae) (CORBARA & ERRARD, 1991).

Du fait d'une telle flexibilité, pendant la sociogenèse, une jeune ouvrière d'*E. ruidum* qui nait dans une jeune société pourra devenir soit approvisioneuse, soit soigneuse, ou bien présenter un profil mixte, en fonction des stimuli qu'elle recevra. Par contre, la jeune ouvrière qui émerge dans une société populeuse se trouve dans un environnement social où la plupart des tâches sont déjà assurées par des individus plus ou moins spécialisés. Les premiers stimuli auxquels elle se trouve confrontée sont intra-nidaux et il y aura de fortes probabilités pour qu'elle devienne progressivement une soigneuse de couvain. La disparition progressive des approvisionneuses, soumises aux aléas de l'extérieur, implique que progressivement d'autres ouvrières rempliront ce rôle : plus elles seront âgées plus les ouvrières auront la probabilité de s'orienter vers les tâches de garde et d'approvisionnement.

Remerciements : Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide d'Yvonick Leclerc pour l'élevage des fourmis. Un grand merci à Pascal Quijoux qui a construit le dispositif experimental.

REFERENCES

CORBARA B., 1991. L'organisation sociale et sa genèse chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). Thèse de Doctorat de l'Université Paris XIII, 125 pp. (Microfiche ANRT/Grenoble : 91/PA13/1007).

CORBARA B., 1996, *sous presse* - Self-organization in the division of labour in incipient colonies of the ant *Ectatomma ruidum* (Formicidae : Ponerinae) : Emergence of an age polyethism. *Ins. Soc.*

CORBARA B. & C. ERRARD, 1991. - The organization of artificial heterospecific ant colonies. The case of *Manica rubida/Formica selysi* (Myrmicinae/ Formicinae) associations : mixed colony or parallel colonies ? *Behavioural Processes, 23*, 75-87.

CORBARA B., LACHAUD J.-P.& FRESNEAU D., 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology, 82*, 89-100.

CORBARA, B., D. FRESNEAU, J.-P. LACHAUD & LECLERC Y., 1991. Evolution de la division du travail dans les jeunes sociétés de *Neoponera apicalis* et d'*Ectatomma ruidum* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.* , *7*, 189-194.

CORBARA, B., D. FRESNEAU, J.-P. LACHAUD, Y. LECLERC & GOODALL G., 1986. An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Proc.*, *13*, 237-249.

ERRARD C., 1985. - Influence des facteurs de parentèle dans la reconnaissance inter-individuelle chez l'adulte de *Camponotus abdominalis* (Hymenoptera : Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, *2*, 177-184.

FRESNEAU D., CORBARA B. & LACHAUD J.-P., 1989. Organisation sociale et structuration spatiale autour du couvain chez *Pachycondyla apicalis* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, *5*, 83-92.

FRESNEAU, D. & CHARPIN A., 1977. Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* , *13*, 1-5.

LENOIR A., 1979. - Feeding behaviour in young societies of the ant *Tapinomma erraticum* : trophallaxis and polyethism. *Ins. Soc.* , *26*, 19-37.

Mac DONALD P. & TOPOFF H., 1985. - Social regulation of behavioral development in the ant *Novomessor albisetosus* (Mayr). *J. Comp. Psychol.*, *99* , 3-14.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 153-156 (1996)

ANALYSE DE LA STRUCTURE DU COMPORTEMENT DE BUTINAGE DE L'ABEILLE *APIS MELLIFERA L.* SUR COLZA

BAILEZ O.[1,2] **et PHAM DELEGUE M-H.**[2]

[1] *Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, CC 276, 7620, Balcarce, Argentina.*

[2] *Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, INRA-CNRS (URA 1190), BP 23, 91440 Bures Sur Yvette, France.*

Résumé: Le comportement de butinage de l'abeille *Apis mellifera L.* sur des plantes de colza *Brassica napus L.* a été analysé à partir d'enregistrements vidéo effectués en cage de vol. Des diagrammes de flux ont été élaborés à partir de la fréquence d'apparition des différents actes comportementaux ainsi que de leurs successions, qui ont été déterminées grâce à une analyse informatisée. Deux séquences bien identifiées ont pu être mises en évidence, liées, l'une à la récolte du pollen et l'autre à celle du nectar.

Mots-clés: *Abeille, Apis mellifera, colza, Brassica sp., pollinisation, butinage, séquence comportementale.*

Abstract: Analysis of the structure of foraging behaviour in the honeybee *Apis mellifera L.* on oilseed rape

Foraging behaviour of honeybees *Apis mellifera L.* on oilseed rape plants B*rassica napus L.*, was analysed from video recorded observations in a flight room. The flow charts were built from the frequence of behavioural items and their succession, determined by a computerised analysis. Two distinct behavioural sequences were shown, one related to pollen collection and the other to nectar foraging.

Key words: *Honeybee, Apis mellifera, oilsee rape, Brassica sp., pollination, foraging, behavioural sequence.*

INTRODUCTION

L'abeille *Apis mellifera* est une espèce généraliste, les butineuses récoltant le nectar et le pollen d'une grande variété de sources florales. Bien que dans la recherche de nourriture les abeilles présentent un comportement inné qui détermine des préférences florales (GOULD, 1984), l'expérience individuelle et le transfert et l'intégration d'informations dans la colonie leur sont indispensables (GREGGERS et MENZEL, 1993).

C'est dans le cadre de la théorie de la maximisation énergétique (*Optimal Foraging),* décrite pour la première fois par Mc ARTHUR et PIANKA (1966), que des études sur des insectes pollinisateurs visant à l'élaboration de modèles mathématiques explicatifs et prédictifs du comportement de butinage ont été effectuées. Ainsi, ZIMMERMAN (1983) en conditions naturelles et SCHMID-HEMPEL et SCHMID-HEMPEL (1987) en conditions contrôlées, ont pris en compte certains paramètres comportementaux, tels que le nombre de

fleurs visitées, le temps de visite ou la succession de fleurs visitées, afin de les mettre en relation avec les ressources énergétiques de la fleur.

Pour contribuer à de telles approches théoriques, nous avons développé une analyse descriptive du comportement de butinage, selon deux étapes comme le proposent PIERRE et KASPER, (1990), d'abord en répertoriant les différents actes comportementaux et ensuite en déterminant leur enchaînement.

MATERIELS ET METHODES

a) Matériel biologique: Les expériences ont été menées avec des plantes de colza d'une variété commerciale (PROTA-BRUTOR) fournies par l'INRA de Rennes, et une colonie d'abeilles *Apis mellifera mellifera L.*, maintenue en permanence dans une cage en conditions contrôlées.

b*) Protocole:* A chaque séance expérimentale, une plante en floraison est placée à l'intérieur de la cage de vol. Afin de faciliter le suivi des déplacements des individus, seules les fleurs correspondant à la hampe principale sont accessibles aux insectes. Dès l'arrivée du premier individu, des enregistrements vidéo sont effectués avec un camescope placé à 1 m environ de la hampe florale. Après l'enregistrement des visites de 3 individus sur une plante, celle-ci est remplacée.

c)Procédure d'analyse: Les bandes vidéo sont lues sur un magnétoscope et visionnées sur moniteur grand écran. Sur la base des descriptions de HODGES (1952) et d'observations préalables, un ensemble d'actes comportementaux (Tableau 1) est défini et enregistré sur ordinateur à l'aide du logiciel OBSERVER (*Noldus Information Technology)*. L'utilisation d'une interface électronique reliée à l'ordinateur, assure l'intégration d'un code temps sur la bande vidéo et permet un traitement image par image.

• **Vol**	• **Brossage** = ramassage du pollen sur le corps
• **Arrivée** = l'abeille accède à la fleur	• **Remplissage** = confection de pelotes
• **Positionnement** = mise en place pour prise de nourriture	• **Remplissage en vol**
• **Exploration** = recherche de nourriture	• **Toilettage** = élimination du pollen
• **Butinage** = prise de nourriture	• **Nettoyage antenne et/ou proboscis**
• **Grattage** = contact actif avec étamines	• **Marche**

Tableau 1. Description des actes comportementaux pris en compte.
Table 1. *Description of the behavioural items considered in the analysis.*

RESULTATS

Le diagramme de succession prenant en compte l'ensemble des individus observés (n=55) montre d'une part qu'après **l'arrivée,** une grande proportion des actes (42 %) relèvent de **l'exploration** et du **positionnement**, que l'activité de **butinage** alterne avec l'**exploration et positionnement** (59 %), mais se produit aussi sans **exploration** préalable après **l'arrivée** sur la fleur (26 %) . Le passage d'une fleur à l'autre se fait de manière équivalente soit par la **marche** soit par **vol.**

En outre, après **l'arrivée**, les abeilles présentent un comportement de **grattage** (24 %) pour ensuite **brosser** leur corps et parallèlement **remplir** la corbeille, après quoi, il y a le plus

souvent **vol** ((58 %) et **remplissage en vol** (22 %), pour enfin se poser sur une autre fleur.

Deux diagrammes distincts ont été élaborés, l'un avec les individus qui réalisent au moins un essai de butinage de nectar en moyenne sur chaque fleur visitée (*récolteuses de nectar*, n = 35) et l'autre avec ceux qui effectuent moins d'un essai de butinage par fleur (*récolteuses de pollen, n=20).*

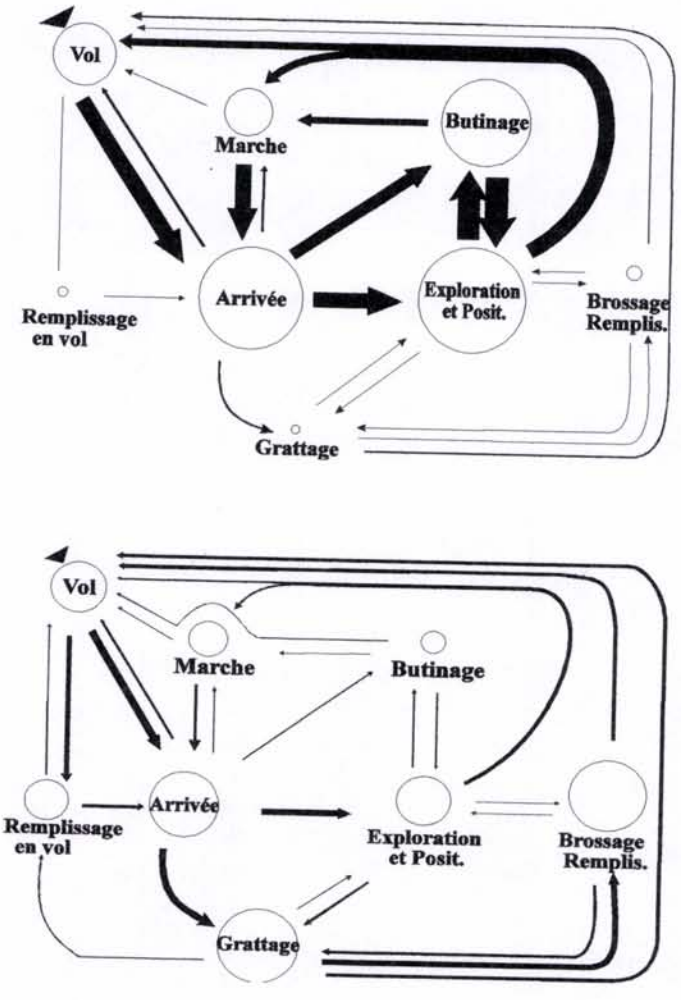


Fig. 1. Diagramme de flux des événements comportementaux des abeilles récolteuses de nectar *(en haut)* et des récolteuses de pollen *(en bas)*. La taille des circonférences est proportionnelle à la fréquence des actes et la largeur des flèches à la fréquence de succession.

Fig. 1. *Flow chart of behavioural items in nectar (top) and pollen (bottom) foragers. The size of circle is proportional to the frequence of the behavioural items and the thickness of the arrows to the frequence of succession.*

La séquence comportementale des *récolteuses de nectar* (Fig. 1, *en haut*) comprend principalement 5 événements avec la succession suivante:

arrivée $\xrightarrow{(42\ \%)}$ **exploration/positionnement** $\underset{(57\ \%)}{\overset{(44\ \%)}{\Leftrightarrow}}$ **butinage** $\xrightarrow{(15\ \%)}$ **marche**

cette succession est très différente de celle correspondant aux *récolteuses de pollen* (Fig. 1, *en bas*) où prédomine:

arrivée $\xrightarrow{(37\ \%)}$ **grattage** $\underset{(38\ \%)}{\overset{(44\ \%)}{\Leftrightarrow}}$ **brossage/remplissage** $\xrightarrow{(55\ \%)}$ **vol** $\xrightarrow{(38\ \%)}$ **remplissage en vol**

De plus, si on considère les durées de chaque acte, de façon concordante avec la fréquence d'apparition des actes comportementaux, les récolteuses de nectar passent plus de 60 % de

leur temps de visite à la recherche et au prélèvement de nectar, tandis que chez le récolteuses de pollen 70 % du temps est employé à la récolte du pollen.

DISCUSSION

Parmi les actes comportementaux observés, huit peuvent être considérés comme significatifs de l'activité de récolte de l'abeille. Leur apparition diffère en fréquence et en durée en fonction du type d'abeilles, les événements liés à la récolte de pollen chez les butineuses de nectar n'etant qu'occasionnels, comme ceux correspondant à la récolte de nectar chez les récolteuses de pollen. Ces résultats montrent que les unités motrices impliquées dans le comportement de butinage sont conditionnées à la spécialisation de récolte indiquée par FREE et NUTALL (1968).

La technique d'enregistrements filmés déjà utiliséé pour étudier l'écologie de la pollinisation chez des bourdons (MACIOR, 1967), associée à une analyse informatisée, s'avère être performante pour approfondir les études visant à vérifier des modèles prédictifs, explicatifs ou comparatifs, car elle permet de réduire une éventuelle source d'erreur due à l'hétérogénéité comportementale des abeilles.

De plus la méthodologie décrite pourrait permettre de comparer le comportement de butinage d'abeilles naïves ou expérimentées, de différentes espèces d'insectes pollinisateurs, ou d'abeilles visitant différentes ressources florales.

REMERCIEMENTS

A Mme J. Pierre pour ses conseils scientifiques, à Mme L. Kaiser pour son aide dans la mise à point du système d'analyse, à MM. R. Marilleau, B. Roger et J. Costa pour leur assistance technique.

REFERENCES

Free, J., Nuttall, P. 1968. The pollination of oilseed rape (*Brassica napus*) and the behaviour of bees on the crop. *J. agric. Sci. Camb.* 71, 91-94.

Gould, J., 1984. Natural history of honey bee learning. In: *The Biology of learning.* (Eds. P. Marler & Terrance) Springer -Verlag, Berlin, New York, Tokio, pp. 149 -180.

Greggers, U. et Menzel, R. 1993. Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32:17-29.

Hodges, D. 1952. The pollen loads of the honeybees. *Ed. Bee Res. Assoc.* , pp. 47.

Macior, L., 1967. Pollen foraging behavior of *bombus* in relation to pollination of nototribic flowers. *Amer. J. Bot.* 54 (3): 359-364.

Mc Arthur, R. et, Pianka, E. 1966. An optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603-609.

Pierre, J-S. et Kasper, C. 1990. La représentation des diagrammes de flux sur plans factoriels. Application à l'étude de la parade sexuelle du mâle de la courtilière (*Gryllotalpa grillotalpa L*). *Biology of behaviour*, 15, 125-151.

Schmid-Hempel, P. et Schmid-Hempel, R. 1987. Efficient nectar collecting by honeybees. II. Response to factors determining nectar availability. *J. Anim Ecol.* 56:219-227.

Zimmerman, M. 1983. The effect of nectar production on neighborhood size. *Oecologia*, 52, 104-108.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 157-160 (1996)

RECOLTE DE GRAINES ET DYNAMIQUE DU RESEAU DE PISTES CHEZ LA FOURMI MOISSONNEUSE *MESSOR BARBARUS.*

DETRAIN C.*, VERSAEN M. ET PASTEELS J.M.

Laboratoire de biologie animale et cellulaire C.P. 160/12, Université libre de Bruxelles
50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles (Belgique)
**Chercheur qualifié au Fonds National de la Recherche Scientifique*

Résumé: *Messor barbarus* exploite les graines de la moitié des espèces de plantes annuelles et pérennes répertoriées sur le site. La gamme de poids des graines récoltées s'échelonne entre 60 mg et 0,2 mg. En dessous de ce poids de 0,2 mg, les graines ne semblent plus intéresser les ouvrières de *M. barbarus*. En outre, certaines plantes comme *Thymus vulgaris* , *Sedum album, Helichrysum stoechas* et *Euphorbia exigua* ne sont pas exploitées. Une densité croissante en graines disponibles sur le site favorise le développement dendritique du réseau de pistes alimentaires. En été, pendant la journée, cette expansion est limitée par la faible tolérance des ouvrières aux températures diurnes parfois très élevées.

Mots-clés: fourmi moissonneuse, régime alimentaire, taille des graines, disponibilité en graines, réseau de pistes

Abstract: Seed harvesting and dynamics of trunk trail system of the Mediterranean ant *Messor barbarus* .
Seeds harvested by *M. barbarus* belonged to half of plants' species encountered in the study area. Their weight ranges from 60 mg to 0.2 mg. Available seeds lighter than 0.2 mg as well as seeds from *Thymus vulgaris* , *Sedum album, Helichrysum stoechas* and *Euphorbia exigua* were never harvested by *M. barbarus* workers. Seed availability in the foraging area was positively related to the growth and rate of branching of trunk trails. However, during summer daytime, this trails' expansion was limited by the weak tolerance of ants to high ambient temperature.

Key words: harvester ant, diet, seed availability , seed size, trunk trails

INTRODUCTION

Le genre *Messor* est commun dans toute la région méditerranéenne surtout sur les faibles pentes, à végétation clairsemée, abritées des vents froids. Sous un climat méditerranéen semi-aride où la production en graines est importante, les fourmis moissonneuses jouent un rôle essentiel dans les réseaux trophiques. Actuellement, leur impact sur la biodiversité locale et sur le potentiel de dissémination des plantes est sujet à discussion. Les ouvrières de *M. barbarus* sont-elles de parfaites généralistes ou manifestent-elles , dans le vaste choix de graines disponibles, certaines préférences alimentaires? La dynamique et la structure du réseau de pistes alimentaires sont-elles liées à la disponibilité en

graines du milieu? Les réponses préliminaires apportées ici visent "in fine" à mieux comprendre la relation complexe liant la biologie des plantes à celle des fourmis moissonneuses.

MATERIEL ET METHODES

Cette recherche sur les fourmis moissonneuses a été menée dans le massif des Maures sur la commune de Vidauban (Département du Var, France), pendant l'été - début de l'automne 1994 et le printemps- moitié de l'été 1995. Il s'agit d'une pelouse à végétation rase, d'une grande richesse spécifique en plantes annuelles. De vastes dalles de grès rouge y affleurent et rendent aisée l'observation des pistes de récolte. Une cartographie précise de ces pistes et un relevé systématique de toutes les plantes phanérogames sont réalisés de façon journalière, dans un rectangle de 32 m X 40 m de côté.

L'inventaire des espèces récoltées par la société au cours de la saison est effectué par prélèvement journalier de 100 graines sur les pistes à 2 m de l'entrée du nid. Le terme "graine" est utilisé , pour des raisons de facilité, pour désigner la graine, le fruit entier ou tout autre organe floral fructifère. Pour les plantes fréquemment récoltées (représentant plus de 3% de la récolte) et/ou abondantes du site (représentant plus de 3% des graines disponibles), le poids sec de 30 graines est mesuré à l'aide d'une balance de précision (10^{-4}g). Tous les quinze jours, la densité en graines du site est estimée en identifiant et en dénombrant les graines présentes, au niveau du sol et des plantes, dans 30 prélèvements aléatoires de 340 cm^2. L'évolution saisonnière de la disponibilité en graines du site est mise en relation avec la structure et la dynamique du réseau de pistes alimentaires. Pour ce faire, toutes les pistes empruntées pendant la journée, au cours d'une période de quinze jours sont reportées sur une même carte. L'évolution temporelle des pistes peut ainsi être suivie en comparant ces cartographies successives, depuis début mai jusqu'à la mi-juillet 95.

RESULTATS

La société de *Messor barbarus* se trouve dans une pinède clairsemée de pins parasols *(Pinus pinea)*. La strate arbustive se compose essentiellement de cistes (*Cistus monspeliensis*) et de genévriers (*Juniperus oxycedrus*). L'association végétale d'une grande diversité spécifique (78 espèces différentes) est caractérisée par un grand nombre de plantes pyrophytes (ex: *Quercus suber)* et par l'abondance de graminées (18 espèces différentes). Sur les 78 phanérogames recensées, 38 espèces se retrouvent au moins une fois dans la récolte de *M. barbarus*. Les ouvrières récoltent des graines entières avec leurs enveloppes (ex. glumes pour les poacées), des fruits entiers (ex: silicule de brassicacées) ou encore des capitules entiers (ex: les asteracées). L'absence de récolte de graines de *Pinus pinea, Quercus suber, Q. pubescens* se comprend aisément par la taille des fruits intransportables ni individuellement ni coopérativement, par les ouvrières de *M. barbarus*. Pour les arbustes et plantes herbacées (tableau 1), aucune limite supérieure de taille ou de poids n'est détectable, une ouvrière major étant capable de transporter seule des graines pesant jusqu'à 60 mg. Par contre, il semble exister une limite inférieure de poids (0.2 mg) en dessous duquel les graines sont ignorées par les *Messor*. Ainsi, de par leur taille, les graines d'une poacée (*Agrostis sp.*), d'une géraniacée (*Radiola linoïdes*) et d'une primulacée (*Asterolinon sp*) échappent à la récolte des fourmis moissonneuses. Il est intéressant de noter que quelques espèces ne sont jamais récoltées malgré la taille satisfaisante de leur graines, leur abondance et leur proximité au nid. Il s'agit d'*Helichrysum stoechas* (asteracée), de *Sedum album* (crassulacée), d'*Euphorbia exigua* (euphorbiacée) et de *Thymus vulgaris* (lamiacée).

Poids des graines ou infrutescences	Espèce récoltée par *M. barbarus*	Espèce non récoltée
51-60 mg	*Juniperus oxycedrus, Plantago bellardi*	----
41-50 mg	----	----
31-40 mg	----	----
21-30 mg	*Centaurea paniculata*	----
11-20 mg	*Cistus monspelliensis, Sanguisorba minor,*	----
6-10 mg	*Filago sp., Silene gallica, Allium sp.*	*Helichrysum stoechas*
2-5mg	*Avena fatua, Tuberaria guttata, Trifolium angustifolium, Moenschia erecta, Erodium cicutarium, Bromus sp., Andropogon sp.*	----
1-1,9 mg	*Briza sp., Lavendula stoechas, Cerastium sp., Sideritis sp.*	----
0,5-0,9 mg	*Centaurea paniculata, Digitaria sanguinalis, Daucus carota, Juncus capitatis, Lolium rigidum, Holcus lanatus, Hutchinsia petraea*	*Euphorbia exigua, Thymus vulgaris, Sedum album*
0,2-0,4 mg	*Brachypodium ramosum, Trifolium arvense, Composeae sp., Trifolium campestre, Aïra caryophyllea, Sagina subulata*	----
moins de 0,2 mg	----	*Agrostis sp., Radiola linoïdes, Asterolinon sp..*

Tableau 1: Espèce et poids des principales infrutescences récoltées par M. barbarus et/ou présentes sur le site (représentant au moins 3% des graines récoltées et/ou disponibles sur le site).
Table 1: Species identification and weight of "seeds" numerically abundant in M. barbarus diet and/or in the study site (accounting for more than 3% of harvested and /or of available seeds)

La récolte de graines par les ouvrières de *M. barbarus* peut être individuelle mais s'effectue le plus souvent par le biais de pistes collectives de récolte. Lorsque la société de *M. barbarus* exploite simultanément plusieurs zones, les pistes se divisent et le réseau acquiert une structure dendritique. L'évolution de ce réseau de pistes peut être mise en relation avec la disponibilité en graines du site (tableau 2). Du début du mois de mai à la mi-juillet, la densité en graines du site décuple (de 1.488 à près de 14.000 graines/ m^2). Si le nombre d'entrées du nid reste faible (3 au maximum) et indépendant de la richesse du milieu en ressources alimentaires, par contre, la longueur totale des pistes empruntées par *M. barbarus* tend à tripler (de 24m à 83m) jusqu'au début du mois de juillet. Parallèlement à une disponibilité croissante en ressources alimentaires, la structure dendritique du réseau se développe également: les ramifications (noeuds) se multiplient (de 2 à 10) tandis que la longueur des segments entre noeuds diminue légèrement. Une densité croissante en graines

Période d'observation	Densité des graines disponibles / m^2	Nombre d'entrées du nid	Longueur totale des pistes (m)	Nombre de noeuds du réseau de pistes	Longueur (x±erreur std) entre noeuds du réseau (m)
10 au 23 mai	1.488	2	24	2	5,5 (± 1,0)
24 mai au 6 juin	3.638	3	70	6	5,4 (± 0,9)
7 au 20 juin	4.161	2	54	8	3,0 (±0,6)
21 juin au 4 juillet	3.950	3	83	10	3,8 (± 0,5)
5 au 18 juillet	13.792	2	39	3	4,8 (± 1,9)

Tableau 2: Evolution de la disponibilité en graines du site et des caractéristiques du réseau de pistes.
Table 2: Evolution of seed availability and parameters of trunk-trails' network (number of nest entrances, number of nodes, total length of trails, mean length of internodes) over successive harvesting forthnights.

favorise donc le développement d'un réseau de pistes dense et ramifié de début mai à début juillet. Vers la mi-juillet, l'activité de récolte devient essentiellement nocturne. Ainsi, pendant la journée, malgré l'extrême abondance en graines, la longueur des pistes empruntées et le nombre de ramifications se réduisent de façon drastique, à des valeurs proches de celles observées au début mai (tableau 2). Cette décroissance s'explique par la baisse d'activité de la colonie, lorsque la température diurne atteint plus de 30°C.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Loin d'être spécialisée dans la récolte de graminées, *M. barbarus* est généraliste et exploite presque toutes les plantes majoritairement présentes sur le site. Les graines récoltées sont de taille très variable allant de 0,2 à 60 mg. Si le poids de la graine semble être un critère essentiel de sélection, il ne suffit pas à expliquer le "désintérêt" des fourmis pour certaines plantes. Ainsi, les graines de *Thymus vulgaris* ne sont jamais exploitées. Ces résultats sont en contradiction avec la récolte massive de thym par les *Messor* en Crau (Cerdan 1989). Cette discordance pourrait résulter de l'existence sur notre site de chémotypes de thym mieux protégés chimiquement contre l'action des *Messor*. A cet égard, la détection d'huiles essentielles dans les graines et l'éventuel impact de ces substances sur la récolte des fourmis moissonneuses seraient intéressants à étudier. Les stratégies de récolte des fourmis moissonneuses et la structure des pistes sont en relation directe avec la disponibilité en graines du milieu. Lorsque les ressources alimentaires abondent, le réseau de pistes présente une structure plus densément ramifiée. Ce résultat confirme les observations de Lopez *et al.* (1994) sur des sociétés de *Messor* vivant en Espagne dans des milieux de richesse différente. Nous en divergeons cependant sur les points suivants: une disponibilité croissante en graines n'induit pas de multiplication du nombre d'entrées de nid et se traduit par une augmentation significative de la longueur totale des pistes empruntées. Le suivi saisonnier de ce réseau a permis en outre de rappeler le rôle limitant des facteurs climatiques (Delalande, 1984). La température estivale peut ainsi "forcer" la société à une récolte restreinte pendant la journée, alors que les ressources alimentaires sont particulièrement riches.

REMERCIEMENTS

Les Dr Brisse et Rasmont nous ont apporté une aide précieuse pour l'identification des plantes du site d'études. Cette recherche a bénéficié du soutien du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique (Projet FRFC n°2451393)

REFERENCES

Cerdan, P., 1989. *Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre Messor (Hymenoptera, Formicidae) en Crau.* Thèse de doctorat. Université de Provence (Aix-Marseille 1). 257 pp.

Delalande, C., 1984. Rythmes d'activité de quelques espèces de fourmis en région méditerranéenne (Hym. Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc., 2*: 303-318.

Lopez, F., Acosta, F.J. & Serrano, J.M., 1994. Guerilla vs. phalanx strategies of resource capture: growth and structural plasticity in the trunk trail system of the harvester ant *Messor barbarus. J. Animal Ecol., 63:* 127-138.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 161-164 (1996)

LE RETOUR AU NID ET L'UTILISATION DES REPERES VISUELS TERRESTRES CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).

PASTERGUE-RUIZ I. et BEUGNON G.

L.E.P.A.,URA-CNRS 1837,
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse cedex, France.

Résumé : Les fourmis de l'espèce *Cataglyphis cursor* s'orientent en utilisant des repères visuels terrestres qui leur permettent, dans leur milieu naturel, de retourner directement au nid après un déplacement passif. En laboratoire et après une période d'apprentissage spatial de plusieurs mois, ces fourmis sont capables de rejoindre le nid selon un nouveau trajet lorsque leur environnement est partiellement modifié. Les fourmis *Cataglyphis cursor* ne sont donc pas obligées de se déplacer de façon stéréotypée puisqu'elles peuvent parcourir des "raccourcis" en se servant de repères visuels terrestres.

Mots-clés : *Fourmis, Cataglyphis cursor, orientation spatiale, repères visuels.*

Abstract: The homing and the use of visual landmarks by the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae)

To orientate within their environment, the ants *Cataglyphis cursor* use visual landmarks which, in the field, allow them to directly go home after a passive displacement. In a laboratory setting and after several months of free access, those ants are able to reach the nest following a new route when their environment is partly modified. So the ants *Cataglyphis cursor* are not contrained to move following a stereotyped way since they can take a short cut using visual landmarks.

Key words: *Ants, Cataglyphis cursor, spatial orientation, visual cues.*

INTRODUCTION

Nous avons montré dans des travaux antérieurs que les ouvrières de *Cataglyphis cursor* sont capables de différencier des repères visuels et de les utiliser pour retrouver la position spatiale du nid (Pastergue-Ruiz et coll., 1995). Mais la reconnaissance de ces repères nécessite-t-elle obligatoirement le passage par les mêmes points de l'espace comme le suggère le modèle du *snapshot* proposé par Cartwright & Collett (1982, 1983) ? En effet, selon ce modèle l'insecte se dirige vers les différents emplacements où coïncident les informations mémorisées et celles perçues sur la rétine. Un animal s'orientant de cette façon limite donc ses déplacements à des chemins stéréotypés. Des observations sur le terrain nous ont permis de vérifier la capacité d'utilisation des repères visuels terrestres en conditions naturelles et une expérience a été menée en laboratoire afin de tester la plasticité du comportement d'orientation de ces fourmis.

MATERIEL ET METHODES

• Expérience menée sur le terrain :

Le nid de fourmis de l'espèce *Cataglyphis cursor* est situé dans la plaine de Callian (Var). Les observations sont effectuées entre 13h et 15h un jour de beau temps (soleil et ciel bleu) et en l'absence de vent. Des cubes de fromage sont placés à 50 cm de l'entrée du nid. Lorsqu'une ouvrière s'empare d'un morceau de fromage elle est capturée, déplacée passivement dans une boîte opaque et libérée à une distance de 50 cm ou 3 m du nid. Ce point de libération est situé de l'autre côté du nid par rapport au lieu de capture et au moment où l'ouvrière est libérée, on relève la direction de déplacement à 5 cm du point de lâché. Cinq fourmis ont été testées à 50 cm du nid et 5 autres fourmis à 3 m du nid.

• Expérience menée en laboratoire :

Les déplacements des fourmis ont lieu sous un dôme en plexiglas opaque (fig. 1), ce qui permet de supprimer les repères visuels extérieurs au dispositif et d'homogénéiser la lumière provenant d'un tube au néon circulaire. Durant la phase d'apprentissage, on place verticalement sur l'aire de déplacement, constituée d'une surface blanche lessivable, deux cylindres blancs et fluonés, l'un de 40 cm de diamètre l'autre de 80 cm. Deux formes géométriques noires sont fixées sur les parois de chaque cylindre. Les formes géométriques (croix et rond) placées sur le cylindre extérieur ne sont pas visibles par les fourmis depuis la partie centrale, la paroi du petit cylindre ayant une hauteur de 20 cm (et 10 cm de hauteur pour le plus grand cylindre). Les fourmis situées dans le nid accèdent au cylidre extérieur via un tube en plastique dont la sortie est diamétralement opposée à l'orifice permettant l'accès au petit cylindre. Pour se nourrir, les ouvrières doivent trouver l'entrée d'un second tube qui va du centre de l'arène jusqu'à une boîte remplie de miel. Après une phase d'apprentissage qui a duré 10 mois en accès libre, nous avons noté, tous les 5 cm depuis le centre, les orientations de retour au nid prises par 24 ouvrières en l'absence du cylindre central.

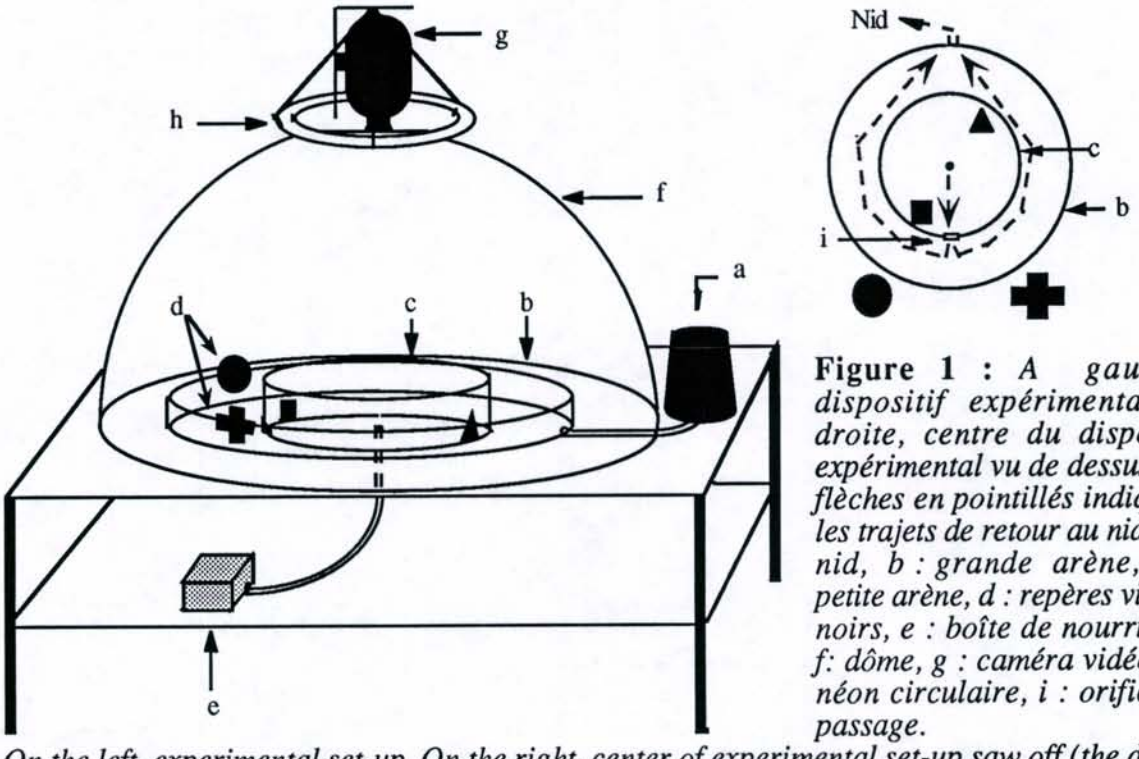


Figure 1 : *A gauche, dispositif expérimental. A droite, centre du dispositif expérimental vu de dessus (les flèches en pointillés indiquent les trajets de retour au nid). a : nid, b : grande arène, c : petite arène, d : repères visuels noirs, e : boîte de nourriture, f: dôme, g : caméra vidéo, h : néon circulaire, i : orifice de passage.*

On the left, experimental set-up. On the right, center of experimental set-up saw off (the dotted arrows point the homing ways). a: nest, b: large arena (diameter = 80 cm), c: little arena (diameter = 40 cm), d: black visual targets, e: food-box, f: dome, g: video-camera, h: circular light, i: way out.

RESULTATS

Expérience menée sur le terrain :
Quelle que soit la distance de libération par rapport à l'entrée du nid (0,5 ou 3 mètres), les ouvrières ne se déplacent pas au hasard (test de Rayleigh, $p < 0,05$) mais en direction du nid (fig.2).

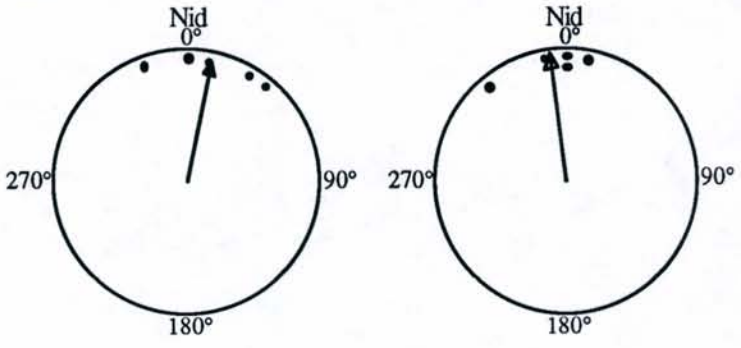


Figure 2 : *Orientation initiale des ouvrières après transport passif. Les points représentent les directions d'orientation. Le vecteur placé au centre de chaque graphique indique par sa direction la valeur moyenne de la direction du déplacement de l'échantillon et par sa longueur la concentration des valeurs autour de la moyenne (la longueur pouvant varier de 0 pour une dispersion totale à 1 pour des valeurs toutes identiques).*

Initial orientation of the workers after a passive displacement. The points represent the directions of orientation. The vector at the center of each graphic indicates the mean direction of orientation and the concentration of the orientations around this mean. The more concentrated the orientations are, the longer the vector is.

Expérience en laboratoire :
Pour toutes les distances de relevés à partir du centre du dispositif jusqu'à la périphérie, les orientations des 24 ouvrières de fourmis sont significativement différentes d'une répartition aléatoire (Test de Rayleigh, $p < 0,05$) (fig. 3). De plus on peut dire que les déplacements sont orientés vers le nid car la direction de celui-çi est incluse dans tous les intervalles de confiance centrés sur les orientations moyennes indiquées par les vecteurs.

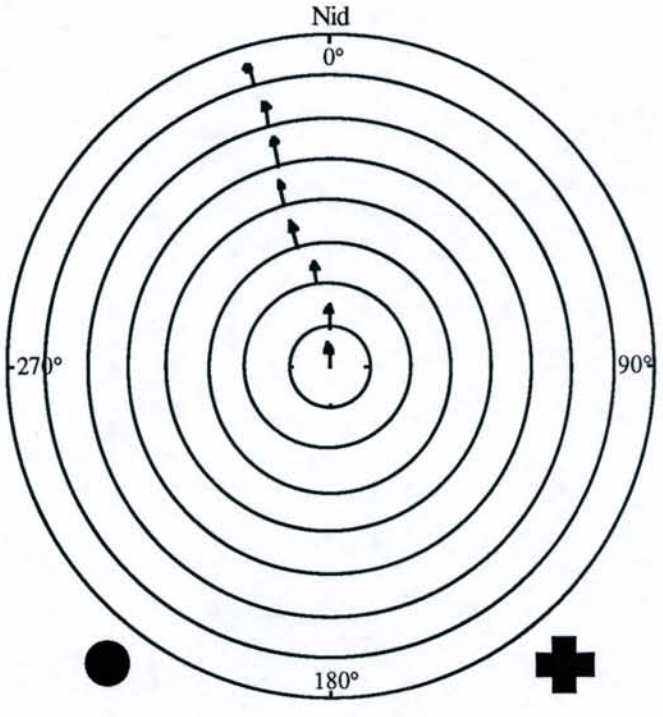


Figure 3 : *Représentation des vecteurs moyens pour les 24 orientations relevées tous les 5 cm depuis le centre du dispositif dans la situation test en l'absence du cylindre central et en présence uniquement des deux formes géométriques placées sur le cylindre extérieur.*

Mean vectors of the 24 orientations picked up each 5 cm from the center of the experimental set-up in the test situation which is characterized by the presence of only two cues sticked on the external cylinder while the central cylinder is missing.

DISCUSSION

En conditions naturelles et après un transport passif, les fourmis de l'espèce *C. cursor* retrouvent la direction du nid sans difficulté. A moins d'envisager l'hypothèse peu vraisemblable d'une intégration des trajets effectués dans l'obscurité en transport passif, tout laisse à penser que ces fourmis s'orientent dans leur biotope à l'aide de repères visuels terrestres et ceci dans un rayon d'au moins 3 mètres autour du nid. En effet, si elles avaient utilisé pour s'orienter des informations visuelles célestes perçues durant le trajet aller, la direction de déplacement aurait dû être à 180° par rapport à la direction du nid. Quant à l'implication d'informations chimiques dans l'orientation (Mayade et coll. 1993), elle semble improbable chez cette espèce à une telle distance du nid.

L'expérience menée en laboratoire montre qu'en l'absence du cylindre central et donc des repères visuels qui y étaient fixés, les fourmis peuvent s'orienter directement vers le nid. Pour cela elles utilisent les formes géométriques collées sur la paroi du grand cylindre et situées à l'opposé de la direction du déplacement. Les ouvrières de l'espèce *Cataglyphis cursor* sont donc capables de trouver le chemin direct vers le nid après une modification de leur environnement qui affecte une partie des informations visuelles à leur disposition. Ainsi, ces fourmis ne sont pas obligées de se déplacer selon un trajet stéréotypé, comme le propose le modèle du *snapshot* (Cartwright & Collett, 1982, 1983), et elles peuvent même s'orienter à l'aide de repères visuels en effectuant des "raccourcis".

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre du Programme En Sciences COgnitives de Toulouse, grâce à l'attribution d'une allocation "Sciences de la Cognition" du Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur ainsi que d'une aide financière du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

REFERENCES

Cartwright, B.A. & Collett, T.S., 1982. How honey bees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature*, 295: 560-564.

Cartwright, B.A. & Collett, T.S., 1983. Landmarks learning in Bees. Experiments and models. *J. Comp. Physiol.*, 151: 521-543.

Mayade, S., Cammaerts, M.-C. & Suzzoni, J.-P., 1993. Home-range marking and territorial marking in *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Proc.*, 30: 131-142.

Pastergue-Ruiz, I., Beugnon, G. & Lachaud, J.-P., 1995. Can the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae) encode global landmark-landmark relationships in addition to isolated landmark-goal relationships? *J. Insect Behav.*, 8: 115-132.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 165-168 (1996)

STRATEGIES DEFENSIVES CHEZ *GLOBITERMES SULPHUREUS*

Alain ROBERT [1], Vu Van TUYEN[2] et Christian BORDEREAU[1]

1 *Université de Bourgogne, URA-CNRS 674, 6, Bd Gabriel, 21000 Dijon, France*
2 *Centre de Recherche Anti-Termite, 2 rue Chua Boc, Hanoï, Vietnam*

Résumé: *Globitermes sulphureus* Haviland (Termitidae, Termitinae) est une espèce de termite économiquement importante, très commune dans le Sud-Est asiatique. Elle construit un nid en forme de dôme épigé muni d'une épaisse paroi protectrice. Les soldats représentent 5 à 10 % de la colonie qui peut contenir plusieurs dizaines de milliers d'individus. Pour lutter contre leurs adversaires, les soldats se servent en premier lieu de leurs longues mandibules de type faucheur-perceur, mais ils peuvent également se sacrifier en engluant leurs ennemis dans une sécrétion défensive qui est libérée juste en arrière des pattes prothoraciques, après rupture du tégument sternal. Cette sécrétion joue aussi un rôle de phéromone d'alarme en attirant sur le lieu des combats d'autres congénères.

Mots-clés: Isoptera, glande frontale, phéromone d'alarme

Abstract: Defensive strategies in *Globitermes sulphureus*

Globitermes sulphureus Haviland (Termitidae, Termitinae) is an economically important termite very common in Southeast Asia, which builds a protective epigeous dome-like nest. Soldiers represent 5 to 10 percent of the colonies which may comprize several ten thousand of individuals. Soldiers possess both mechanical and chemical weapons, they have two well developed mandibles of the slashing-piercing type and they can entangle their enemies in a sticky defensive secretion which is emitted after the rupture of the thoracic sternal membrane, just behind the forecoxae. This secretion also may act as an alarm pheromone.

Key words: Isoptera, frontal gland, alarm pheromone

INTRODUCTION

Les soldats de *Globitermes sulphureus* Haviland sont connus depuis Bathellier (1927) pour leur comportement suicidaire altruiste. Exposés à des prédateurs, ils "explosent" et meurent avec leurs victimes, englués dans une sécrétion défensive jaune devenant rapidement visqueuse à l'air libre. Pour cette raison, ils ont parfois été qualifiés de véritables bombes chimiques vivantes (Oster and Wilson 1978), mais Sands (1982) estima excessive cette expression et préfera parler de l'effet "poupée-goudron du lapin Brer", selon le récit de l'Américain Chandler Harris. Bordereau *et al.* (1994) ont récemment signalé que la sécrétion défensive considérée jusqu'ici comme une sécrétion salivaire, est en réalité élaborée dans une glande frontale très transformée, se différenciant au cours de la morphogénèse du soldat. Nous relatons ici les résultats d'une étude sur les stratégies de défense utilisées par cette espèce de termite dont la biologie reste fort mal connue.

MATERIEL ET METHODES

Globitermes sulphureus Haviland (Termitidae, Termitinae) est une espèce très commune dans le Sud-Est asiatique.

Les observations comportementales ont été réalisées sur des colonies naturelles aux alentours de Ban May Thuot, au Centre Vietnam.

Les observations histologiques ont été réalisées sur des individus fixés au Bouin alcoolique, provenant d'une colonie élevée au laboratoire à Dijon (température : 29° C, humidité relative : 95 %). Les coupes ont été colorées à l'azan de Heidenhain.

La recherche sur la phéromone d'alarme a été effectuée au laboratoire. Les tests biologiques se font dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre dans laquelle on dispose, à équidistance l'un de l'autre et des bords de la boîte, 2 morceaux de papier filtre pliés ($1cm^2$). L'un de ces papiers est imprégné de la sécrétion pure ou diluée dans un solvant (pentane, méthanol) l'autre sert de témoin et est imprégné de solvant seul. Le test dure 3 minutes et l'on compare le temps passé sur l'un ou l'autre des papiers par au moins un individu sur les 5 mis en présence de la substance testée.

RESULTATS

Comportement de défense

La protection des populations de *G. sulphureus* est tout d'abord assurée par la structure même du nid, décrite par Noirot (1959). C'est un dôme épigé pouvant atteindre 1,5 m de hauteur et 0,8 m de diamètre. Une fine enveloppe de quelques mm d'épaisseur recouvrant une paroi compacte de 20 à 25 cm d'épaisseur, faite d'un réseau dense de fines galeries, rend très difficile l'accès aux parties internes du nid pour les prédateurs.

Nous avons observé le comportement de défense de cette espèce après avoir pratiqué une ouverture artificielle dans l'enveloppe superficielle d'un nid au moment où des fourmis oecophylles se trouvaient à proximité. L'arrivée des fourmis déclenche une apparition massive de soldats au niveau de la brèche du nid. Dans un premier temps, ces derniers se défendent à l'aide de leurs mandibules, un grand nombre d'entre eux peuvent alors barrer la route aux assaillants et continuer le combat, mais d'autres laissent sourdre un liquide jaune, qui devient rapidement visqueux et dans lequel s'engluent fourmis et termites. Cette glu défensive est émise au cours des combats, ou même avant tout contact avec l'adversaire, elle n'est pas projetée en tous sens, mais s'écoule et se rassemble sous forme d'une gouttelette à la face interne du cou et de la capsule céphalique donnant l'impression d'une sécrétion salivaire.

Origine de la sécrétion défensive

La dissection montre que les soldats de *G. sulphureus* possèdent une paire de glandes salivaires avec réservoirs et acini normaux. Leur glande défensive est une glande impaire située dorsalement par rapport au tube digestif. L'observation de coupes histologiques à différents stades de la morphogénèse du soldat révèle que cette glande défensive est en réalité une glande frontale très transformée (fig.1). Chez l'ouvrier qui prépare une mue de soldat, on observe un épaississement ectodermique sous forme d'un coussinet épithélial au niveau de la fontanelle où se forme normalement la glande frontale. Le jeune soldat blanc possède une glande frontale sphérique tout à fait reconnaissable et reliée à l'épiderme par un canal vestigial, mais il n'y a pas de pore frontal. Au cours du stade soldat blanc, cette glande frontale augmente de volume tout en migrant dans le thorax et l'abdomen. Chez le soldat, elle occupe une grande partie de la cavité thoracique et abdominale. C'est une glande aveugle sans relation avec l'extérieur. Son contenu ne peut être déversé qu'après rupture de la paroi glandulaire et de la paroi tégumentaire. Ceci s'effectue le plus souvent au niveau de la paroi sternale, juste en arrière des coxae des pattes prothoraciques, à l'endroit où la glande est en contact étroit avec le tégument. On a pu cependant parfois observer l'écoulement au niveau du cou, face tergale.

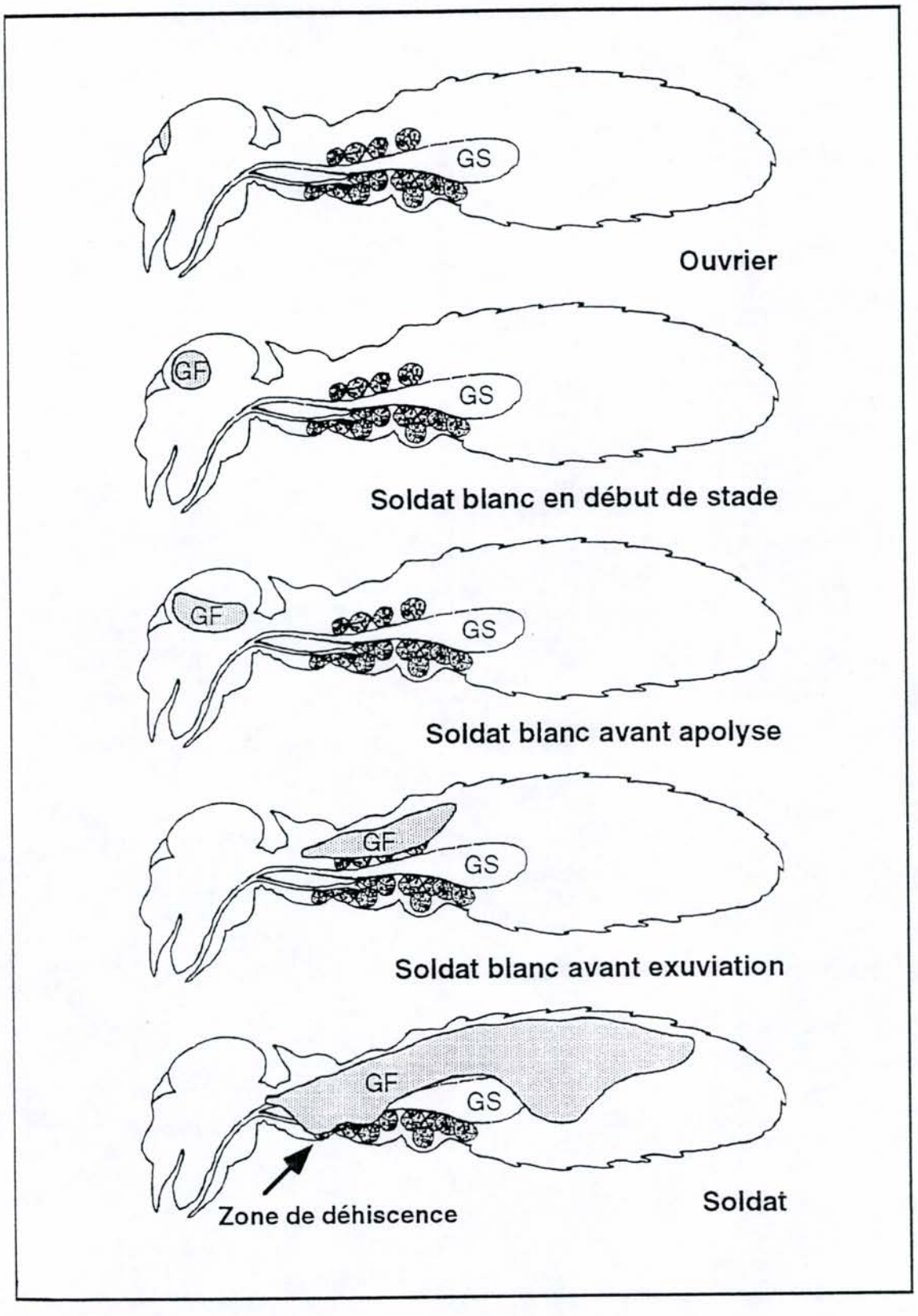


Fig. 1 : Evolution de la glande frontale (GF) au cours de la morphogénèse du soldat chez *Globitermes sulphureus* (GS : glandes salivaires)
Fig.1 : Evolution of the frontal gland (GF) during soldier morphogenesis in *Globitermes sulphureus* (GS : salivary glands)

Sécrétion défensive et phéromone d'alarme

La sécrétion défensive frontale agit avant tout comme une glu immobilisant l'adversaire et paraît donc avoir un rôle essentiellement mécanique. Mais, une fois libérée, elle attire également d'autres soldats sur les lieux du combat et agit donc comme une phéromone d'alarme. Cela a pu être mis en évidence au laboratoire au moyen de tests biologiques d'attraction. La sécrétion pure ou la sécrétion dissoute dans le pentane attirent significativement les soldats, tandis que les extraits méthanoliques ne sont pas actifs (tableau 1). Les ouvriers ne sont pas du tout attirés par la sécrétion de soldats.

sécrétion pure	**sécrétion (pentane)**	**sécrétion (méthanol)**
(n=30)	(n=30)	(n=14)
t = 32 ± 24 (t = 7 ± 5)	t = 48 ± 18 (t = 3 ± 3)	t = 14 ± 18 (t = 12 ± 21)

Tableau 1 : Attraction exercée par la sécrétion défensive de soldats (t = temps en secondes passé par les soldats sur le papier extrait ou, entre parenthèses, sur le témoin)
(n = nombre de répétitions)
Table 1 : Attraction exerted by soldier defensive secretion (t = time in seconds spent by soldiers on extracts or in brackets on controls) (n = number of repetitions)

DISCUSSION

Les soldats de termites sont sans équivalent chez les autres insectes. Le stade soldat blanc est comparable à la nymphe des insectes holométaboles (Deligne 1970). Les transformations observées au cours de cette véritable métamorphose et qui sont particulièrement importantes chez *G. sulphureus* peuvent être considérées comme des adaptations à la défense, fonction essentielle des soldats de termites. Ce type d'adaptation à la défense par rupture de la glande frontale du soldat n'a pas eu beaucoup de succès au cours de l'évolution des termites, car seuls deux exemples sont connus, celui de *Serritermes serrifer* (Costa-Leonardo et Kityama, 1991) et celui de *G. sulphureus*. En revanche, l'autothysis des ouvriers qui est considérée d'une grande efficacité défensive par Sands (1982) s'observe chez de nombreuses espèces.

REFERENCES

Bathellier J., 1927. Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indo-Chine. Faune colonies françaises *1* : 125-365.

Bordereau C., Vu van Tuyen and Robert A., 1994. Self sacrifice in *Globitermes sulphureus* Haviland soldiers : frontal gland dehiscence. Proc. 12 th Congress IUSSI, Paris, A. Lenoir, G. Arnold and M. Lepage eds. Univ. Paris Nord, 224.

Costa-Leonardo A.M and Kityama K., 1991. Frontal gland dehiscence in the brazilian termite *Serritermes serrifer* (Isoptera : Serritermitidae). Sociobiol. *19* : 333-338.

Deligne J., 1970. Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de termites (Insectes, Isoptères). Thèse Univ. Bruxelles, 424 p.

Noirot C., 1959. Les nids de *Globitermes sulphureus* Haviland au Cambodge. Insectes Soc. *6* : 259-268.

Oster G.F. and Wilson E.O., 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, New Jersey, USA, pp 352.

Sands W.A., 1982. Agonistic behavior of african soldierless Apicotermitinae (Isoptera : Termitidae). Sociobiol. *7* : 61-71.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 169-173 (1996)

EXISTENCE DE MICROGYNES CHEZ LA FOURMI PONÉRINE *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER

SCHATZ B.[1,2], LACHAUD J.-P.[1,2], PEETERS C.[3], PÉREZ-LACHAUD G.[2] & BEUGNON G.[1]

[1]LEPA, URA-CNRS 1837, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France)
[2]ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)
[3]LEEC, URA-CNRS 667, Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse (France)

Résumé: Connue jusqu'à présent uniquement chez les Myrmicinae, Pseudomyrmecinae et Formicinae, nous rapportons ici pour la première fois la coexistence de deux formes de femelles reproductrices (microgynes et macrogynes) chez une Ponerinae : *Ectatomma ruidum* Roger. L'étude morphologique indique l'absence d'intermédiaire entre ces deux types de femelles. En conditions naturelles comme au laboratoire, les deux formes sont capables de fonder une colonie suivant le mode semi-claustral typique de la plupart Ponerinae. Cependant, la fécondité des microgynes est plus faible que celle des macrogynes et leur chance de succès pour mener à bien la fondation d'une nouvelle colonie paraît limitée. La présence de microgynes semble être associée à une taille plus réduite de la colonie mais il n'existe apparemment aucune relation directe avec la densité de population ou la disponibilité en source alimentaires. Présentes dans un peu moins de 20% des nids d'*E. ruidum* récoltés au Mexique dans la zone de Rosario Izapa (Chiapas), la fonction biologique des microgynes (en tant que stratégie de reproduction adaptée) n'apparaît pas encore de façon bien claire.

Mots-clés: *Microgynes, reproduction, morphologie, fondation, ponérines,* Ectatomma ruidum.

Abstract: Existence of microgynes in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger.

Well known till now only in Myrmicinae, Pseudomyrmecinae and Formicinae, this is the first report of the coexistence of two forms of reproductive females (microgynes and macrogynes) in a ponerine ant: *Ectatomma ruidum* Roger. The morphological study indicates the absence of intermediates between both forms. In natural conditions as in laboratory, both forms are able to iniciate a new colony using the semi-claustral mode of colony foundation typical for ponerine ant species. Nevertheless, the fecundity of microgynes is less than macrogynes and the success rate of colony foundation by microgynes more limited. The presence of microgynes seems to be associated with a reduced size of the colony, but there is not any evidence of a direct relationship with a variation of the population density or with the availability of food sources. The biological function (like an adapted strategy of reproduction) of the microgynes, present in about 20% of the nests of *E. ruidum* collected in Mexico in the Rosario Izapa zone (Chiapas), does not yet appear very clear.

Key words: *Microgynes, reproduction, morphology, colony foundation, ponerine ants,* Ectatomma ruidum.

INTRODUCTION

La coexistence, au sein d'une même société, de deux types distincts de femelles reproductrices (macrogynes et microgynes) est un phénomène connu chez quelques rares espèces comme *Myrmica rubra* (Brian & Brian, 1955), *Pseudomyrmex venefica* (Janzen, 1973), *Polyrhachis (Cyrtomyrma) ? doddi* (Bellas & Hölldobler, 1985) ou *Solenopsis geminata* (McInnes & Tschinkel, 1995). L'observation du même phénomène chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, dans des nids maintenus en élevage au laboratoire, et

la confirmation de ces observations sur des nids récoltés directement sur le terrain, nous ont incité à étudier ce phénomène de plus près.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La fourmi *Ectatomma ruidum* Roger est une ponérine monogyne, à tendance oligogyne (Lachaud, 1990. Les colonies adultes, très communes depuis le Sud du Mexique jusqu'au Nord du Brésil (Weber, 1946), comptent généralement environ 80 à 90 individus, mais peuvent dépasser parfois 300 individus.

Au total, 175 colonies d'*E. ruidum*, ont été récoltées à Izapa et Rosario Izapa près de Tapachula (Chiapas, Mexique) sur une période de 1 an, et leur population a été analysée immédiatement. Environ 40 de ces colonies ont été ramenées au Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, à Toulouse, et placées dans une pièce expérimentale en conditions contrôlées de température (25±1 °C), d'humidité (60±5 %) et de photopériode (12h de lumière / 12h d'obscurité). Les colonies ont été maintenues dans des nids en plâtre connectés à des aires de chasse, où les ouvrières avaient libre accès à leur nourriture (solution de miel, pulpe de pomme, grillons, vers de farine et drosophiles).

Notre étude a porté sur l'analyse biométrique comparée des microgynes par rapport aux ouvrières et aux macrogynes, sur le relevé de leur fréquence d'apparition (en laboratoire et sur le terrain), ainsi que sur l'analyse de leur capacité reproductrice (développement ovarien et vitesse de développement colonial).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'analyse détaillée de la population des 175 colonies récoltées au Mexique nous a permis de localiser la présence de microgynes dans près de 20% des colonies.

La comparaison des poids frais des deux types de femelles (Fig. 1) met clairement en évidence la différence entre microgynes et macrogynes et suggère qu'il n'existe pas d'intermédiaire entre ces deux formes.

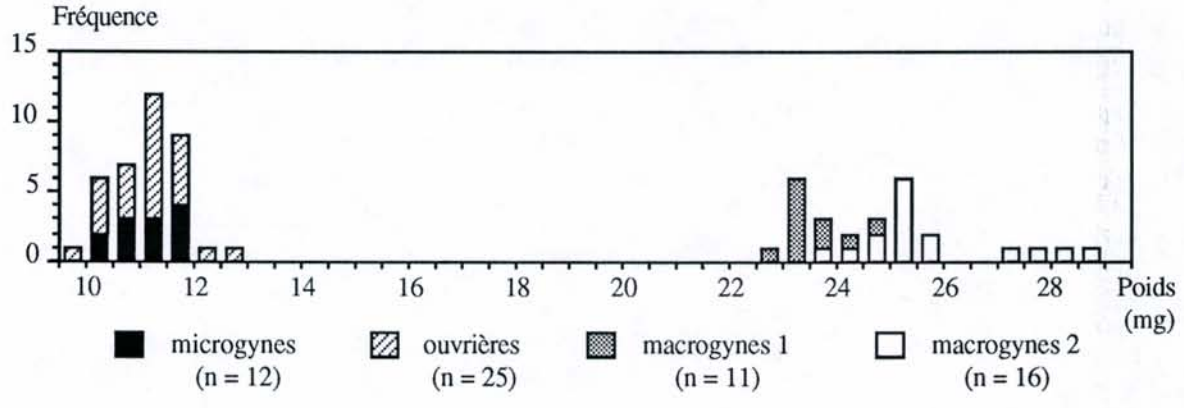


Figure 1. *Poids des ouvrières et des reines d'*Ectatomma ruidum. *Macrogynes 1: issues de colonies où coexistent microgynes et macrogynes. Macrogynes 2: issues de colonies où n'existent que des macrogynes.*
Ectatomma ruidum *workers and queens weights. Macrogynes 1: belonging to colonies containing both microgynes and macrogynes. Macrogynes 2: belonging to colonies containing only macrogynes.*

Par ailleurs, il est intéressant de noter que, comme chez les *Myrmica* (Elmes, 1976), le poids des macrogynes des colonies mixtes (c'est-à-dire contenant à la fois macrogynes et microgynes) est inférieur à celui des macrogynes issues de colonies comprenant uniquement des macrogynes (Test de Student; $p < 0.001$; ddl = 25).

L'absence d'intermédiaires entre microgynes et macrogynes est confirmée par l'analyse biométrique (Tableau 1). Quel que soit le paramètre considéré, la différence entre macrogynes et ouvrières est toujours hautement significative alors qu'il n'en va pas de même

entre microgynes et ouvrières, au moins en ce qui concerne la longueur de la tête et celle du scape. Les microgynes ont un thorax plus large et plus long que les ouvrières, et une distance inter-oculaire plus grande. Toutefois, tout comme les ouvrières, elles ne représentent environ que 75 % de la taille d'une macrogyne. Les microgynes se caractérisent également par la présence de 3 ocelles (comme les macrogynes), ainsi que par la présence d'ailes fonctionnelles.

	Ouvrières (n = 352)	Microgynes (n = 44)	Macrogynes (n = 61)	Différence ouvr./microg.	Différence micro./macro.
Longueur de la tête sans mandibules	1.855 ± 0,078	1.853 ± 0,010	2.138 ± 0,010	n.s.	t: 19.6; p< 0.001
Longueur de la tête avec mandibules	2.450 ± 0,119	2.462 ± 0,140	3.321 ± 0,015	n.s.	t: 38.3; p< 0.001
Longueur du scape	1.801 ± 0,093	1.790 ± 0,011	1.855 ± 0,010	n.s.	t: 3.3; p< 0.001
Distance inter-oculaire	1.190 ± 0,064	1.214 ± 0,045	1.549 ± 0,009	t: 3.5; p< 0.001	t: 29.6; p< 0.001
Largeur du thorax	1.223 ± 0,049	1.355 ± 0,052	1.815 ± 0,013	t: 16.0; p< 0.001	t: 30.4; p< 0.001
Longueur du thorax	2.578 ± 0,164	3.023 ± 0,226	3.722 ± 0,018	t: 12.7; p< 0.001	t: 15.8; p< 0.001

Tableau 1: *Comparaisons morphologiques entre ouvrières, microgynes et macrogynes provenant de nids en élevage. (moyenne et déviation standard; comparaison par test de Student)*

Table 1: *Morphological comparisons among workers, microgynes and macrogynes from laboratory colonies. (average and standard deviation; comparison with Student-test)*

La taille des colonies renfermant des microgynes est inférieure à celle des colonies ne possédant que des macrogynes, et ceci aussi bien en laboratoire que sur le terrain (Tableau 2). La taille des colonies où apparaissent les microgynes et les macrogynes (colonies mixtes) est significativement intermédiaire mais uniquement en laboratoire.

	Microgynes	Microgynes + Macrogynes	Macrogynes	Comparaison entre micr./micr.+macr.	Comparaison entre micr.+macr./macr.
Taille des colonies en conditions de laboratoire	26.6 ± 15.6 n = 11	62.3 ± 20.4 n = 10	186.6 ± 86.6 n = 6	t = 4,46 p < 0.001	t = 3,44 p < 0.01
Taille des colonies en conditions naturelles	20.3 ± 15.6 n = 3	89.0 ± 46.7 n = 13	108.6 ± 28.3 n = 7	t = 4,13 p < 0.002	n.s.

Tableau 2. *Relation entre le type de femelles produites et la taille de la colonie. Taille des colonies à l'apparition de la première femelle en conditions de laboratoire, ou taille des colonies comportant au moins une femelle au moment de la récolte en conditions naturelles. (Moyenne et déviation standard, comparaison par test de Student)*

Table 2. *Relationship between the type of female produced and the colony size. Size of colonies at the emergence of the first female in laboratory conditions, or size of colonies with at least one female at the time of collection in natural conditions. (Average and standard deviation, comparison with Student-test)*

L'appareil génital des microgynes présente des différences notables par rapport à celui des macrogynes (Tableau 3): la longueur des ovarioles est très inférieure chez les microgynes (test de Student: $p < 0.0001$; ddl = 37), de même que le nombre d'ovarioles qui varie entre 2 et 4 (médiane 3) chez les microgynes et entre 3 et 12 (médiane 6) chez les macrogynes.

Par contre, le mécanisme propre de la reproduction semble assez comparable chez les deux formes de femelles dans la mesure où, dans les colonies possédant plusieurs femelles toutes macrogynes ou toutes microgynes, seule une femelle pond et présente des corps jaunes au niveau des ovaires alors que toutes les femelles sont fécondées et possèdent une spermathèque pleine.

	Nombre d'ovarioles	Longueur maximale des ovarioles (en mm)	Nombre d'ovocytes (taille > 0.2mm)	Longueur maximale de l'ovocyte basal (en mm)
Macrogynes (n = 27)	3 à 12	3.115 ± 0.288	7.074 ± 1.999	0.318 ± 0.192
Microgynes (n = 12)	2 à 4	1.878 ± 0.214	6.750 ± 0.866	0.371 ± 0.200

Tableau 3. *Comparaison des développements ovariens. (Moyenne et déviation standard)*
Table 3. *Comparison of ovarian developments. (Average and standard deviation)*

Les microgynes se révèlent capables de fonder une colonie. Néanmoins, dès les premiers stades, le développement d'une colonie à reine microgyne est plus lent (Fig. 4). La période critique semble se situer après l'apparition des ouvrières de première génération, c'est-à-dire entre les stades à 2 et à 5 ouvrières. Ainsi, 380 jours sont nécessaires à une reine microgyne pour atteindre le stade à 7 ouvrières, alors que 170 jours suffisent à une reine macrogyne pour atteindre ce même stade.

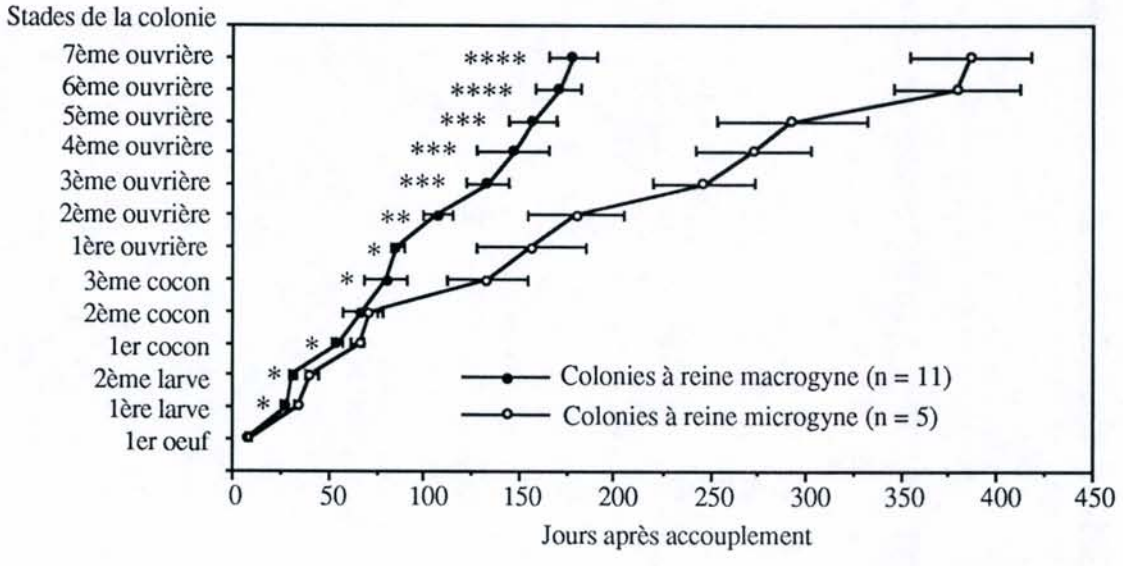


Figure 4. *Comparaison des vitesses de développement colonial durant les premiers stades chez les colonies à fondatrice macrogyne ou microgyne. (Moyennes et écart-types, et tests de Student: *: $p < 0.05$; **: $p < 0.02$; ***: $p < 0.001$; ****: $p < 0.0001$)*
*Comparison of the rates of colonial development during the first stages of colonies with a macrogyne or a microgyne foundress. (Averages and standard error, and Student-tests : *: $p < 0.05$; **: $p < 0.02$; ***: $p < 0.001$; ****: $p < 0.0001$)*

Cette différence s'accentue par la suite puisque, au bout d'une période pouvant varier de 50 à environ 200 jours après l'apparition de la première ouvrière, les colonies fondées par une macrogyne connaissent une phase de développement de type exponentiel qui, à l'heure actuelle (c'est-à-dire après plus de 300 jours d'observation), n'a toujours pas été observée pour les colonies fondées par une microgyne. Néanmoins, il est important de signaler que 3 des colonies fondées par des microgynes sont parvenues au stade

reproductif puisqu'elles sont arrivées à produire des sexués, c'est-à-dire non seulement des mâles mais également et surtout des femelles (microgynes en l'occurrence).

CONCLUSION

Sur la base des différences morphologiques et physiologiques (développement ovarien) mises en évidence, l'existence d'un dimorphisme au sein des femelles reproductrices d'*Ectatomma ruidum* est bien établie et constitue le premier exemple de ce type pour la sous-famille des Ponerinae. Malgré une taille similaire à celle des ouvrières et un développement ovarien plus réduit que celui des macrogynes, les microgynes sont capables de fonder une société suivant le mode semi-claustral propre à la plupart des ponérines et de la conduire au stade reproductif. L'analyse des résultats obtenus sur le terrain ne permettent pas, actuellement, d'associer la fréquence d'apparition de ces microgynes avec une quelconque variation de densité de population (Lachaud, non publié). La présence de microgynes semble être associée à une taille plus réduite de la colonie mais ne s'explique apparemment pas par un déficit trophique, que celui-ci soit dû à une pénurie en proies ou à une trop forte densité en nids, compte tenu du fait que, en conditions naturelles (Lachaud, 1990) aussi bien qu'au laboratoire, la nourriture est disponible en surabondance. Si la fonction biologique des microgynes d'*E. ruidum*, en tant que stratégie de reproduction adaptée, n'apparaît pas encore de façon bien claire, il n'en reste pas moins que, rencontrées dans près de 20% des colonies en conditions naturelles, ces microgynes semblent devoir jouer un rôle dans la reproduction de cette espèce, rôle que nous tenterons de mieux appréhender à travers l'étude des relations microgyne-macrogyne au sein d'une même colonie.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des financements émanants du M.E.S.R. "Sciences de la Cognition", du programme Cognisciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT et du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

REFERENCES

BELLAS T., HÖLLDOBLER B., 1985. Constituents of mandibular and Dufour's glands of an Australian *Polyrhachis* weaver ant. *J. Chem. Ecol.*, **11**, 525-538.

BRIAN M.V., BRIAN A.D., 1955. On the two forms *macrogyna* and *microgyna* of the ant *Myrmica rubra* L. *Evolution*, **9**, 280-290.

ELMES G.W., 1976. Some observations on the microgyne form of Myrmica rubra L. (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.*, **23**, 3-22.

JANZEN D.H., 1973. Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 727-750.

LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, **78**, 241-256.

McINNES D.A., TSCHINKEL W.R., 1995. Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Behev. Ecol. Sociobiol.*, **36**, 367-375.

WEBER N.A, 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 175-178 (1996)

DYNAMIQUE DE FORMATION DES GRAPPES ET DES CHAÎNES CHEZ LA FOURMI D'ARGENTINE *LINEPITHEMA HUMILE* (= *IRIDOMYRMEX HUMILIS*)

Theraulaz G.[1], Lioni A.[1], Libert F.[1], Bonabeau E.[2] et Deneubourg J.L.[3]

[1] CNRS - URA 1837, Laboratoire d'Ethologie et psychologie animale, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France

[2] FRANCE TÉLÉCOM, CNET Lannion B - RIO / TNT, route de Trégastel, 22301 Lannion Cédex, France

[3] Unit of Theoretical Behavioral Ecology, Service de Chimie-Physique, CP 231, Université Libre de Bruxelles, Boulevard du triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique

Résumé : Le phénomène d'agrégation et de formation de chaînes, n'avait jamais été observé jusqu'alors chez la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*). Cette étude montre que le processus conduisant à l'agrégation des individus résulte de l'encombrement et des fluctuations affectant les flux d'individus, et qu'il peut être renforcé par la présence de substances chimiques libérées losque l'on écrase le corps de quelaques individus à l'extrémité du dispositif. Le processus global de chute des grappes comprend une forte composante déterministe en dépit d'une forte composante aléatoire dans le comportement individuel des fourmis. La fonction de telles structures demeure hypothétique.

Mots-clefs : *Fourmi d'Argentine, agrégation, chaînes, grappes, auto-assemblage, auto-organisation*

Abstract : The aggregative phenomenon leading to chains formation, had never been observed since now in the Argentine ant (*Linepithema humile*). This study shows that the process leading to the aggregation of ants, results from the congestion and fluctuations controling the flow of individuals; moreover, this process can be increased by the presence of chemical substances released by individuals being squashed. The driping cluster process as a whole diplays a strong deterministic component in spite of a strong random component in the individual behaviour of ants. The function of these structures remains hypothetical.

Key-words : *Argentine ant, aggregation, chains, cluster, self-assembling, self-organisation*

INTRODUCTION

La formation de ponts vivants chez certaines espèces de fourmis constitue sans doute l'une des structures collectives les plus frappantes que l'on puisse rencontrer dans le règne animal. De telles structures ont été décrites chez les fourmis légionnaires *Eciton* (Schneirla, 1971 ; Wilson, 1975), la fourmi fileuse africaine *Œcophylla longinoda* (Ledoux, 1950 ; Hölldobler & Wilson, 1977), mais aussi chez l'abeille *Apis mellifica* (Darchen, 1959, 1962) : les ouvrières forment des ponts et des chaînes en s'accrochant les unes aux autres, lorsqu'elles explorent un nouvel espace ou lorsqu'elles construisent leur nid. Chez les fourmis légionnaires, ces structures sont liées au développement et à la forme parfaitement adaptée des griffes tarsales des ouvrières, et elles apparaîssent essentiellement lors de la formation du bivouac. Les œcophylles sont également capables, à l'instar des fourmis légionnaires, de former des chaînes destinées à leur permettre l'accès à un point situé quelques dizaines de cm en contrebas. L'étude de la formation de ces structures de base que l'on observe chez la fourmi d'Argentine peut apporter des informations essentielles sur la dynamique de formation des ponts et des chaînes chez les fourmis dans leur milieu naturel. Il s'agit de déterminer les conditions dans lesquelles de telles structures auto-assemblées se produisent à partir d'un processus plus élémentaire d'agrégation. Dans cette étude, nous nous sommes plus particulièrement attachés à répondre aux questions suivantes: comment les fourmis forment-elles ces agrégats compacts et ces

chaînes, quelle est la structure de ces chaînes, et quel type de dynamique, la chute des grappes à l'extrémité du dispositif suit-elle? La première phase de cette étude reste centrée sur le niveau individuel et l'identification des mécanismes proximaux conduisant à la formation de ces structures.

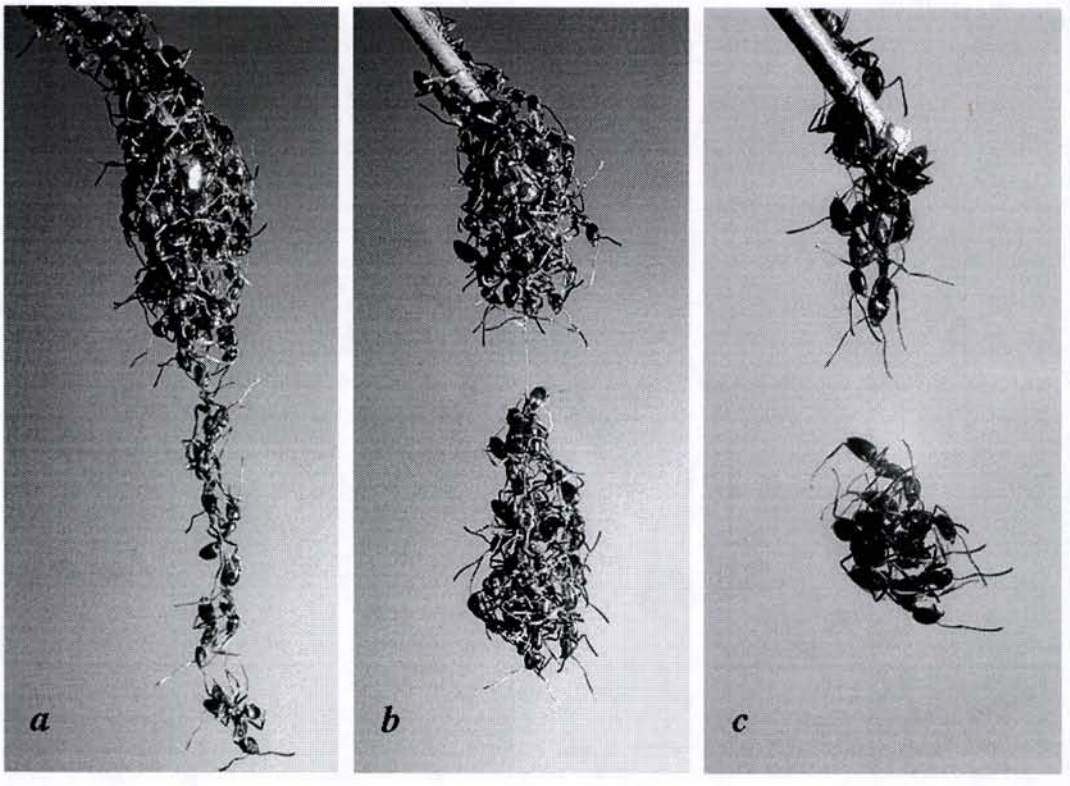


Figure 1. Formation d'une chaîne, élongation et chute d'une grappe chez Linepithema humile : les fourmis effectuent d'incessantes allées et venues dans la chaîne qui s'étire. a. Les contacts entre les individus varient suivant le niveau de la grappe, et sont continuellement réajustés par la circulation des fourmis. b. Phase ultime de la formation de la grappe; à ce stade, la "goutte" n'est plus retenue que par une patte ou deux d'un seul individu. c. Chute.

Figure 1. Formation of an ants' chain, elongation and fall of a cluster in Linepithema humile ants: individuals execute multiple coming and going inside the chain. a. Contacts between individuals vary along the level of the cluster and they are continually readjusted by the ants' traffic. b. Final phase of the process of cluster formation. Here the "drop" is about to fall and is no more held except by one or two individual's legs to the rest of the cluster. c. The cluster is falling down.

MATERIEL ET METHODES

Le matériel biologique utilisé est la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Mayr). Elle est de petite taille (moins de 3 mm pour les ouvrières monomorphes) et appartient à la sous-famille des Dolichoderinae. Le mécanisme d'accrochage des individus de *L. humile* au sein de la grappe repose uniquement sur la structure des tarses pourvus de pulvilli relativement développés. Ces derniers sont accompagnés de griffes qui, si elles sont loin d'équivaloir celles des *Eciton*, sont néanmoins assez recourbées pour permettre un accrochage à ce niveau. Afin de déterminer les conditions de formation d'une grappe puis d'une chaîne, on dispose au contact du nid un dispositif constitué d'un fil de fer en arc de cercle. Les fourmis l'explorent très

rapidement, et lorsque l'une d'entre elles arrive au bout du fil, elle s'en retourne en direction du nid. Très rapidement, un encombrement se produit à l'extrémité et une agrégation de fourmis se forme. Lorsque la grappe ainsi constituée atteint une taille critique, elle forme une chaîne de laquelle se détachent des amas de fourmis. Le recueil de données a porté sur le nombre d'ouvrières présentes dans chaque grappe, ainsi que la fréquence temporelle des chutes.

RESULTATS

Distribution de la taille des grappes et organisation temporelle des chutes

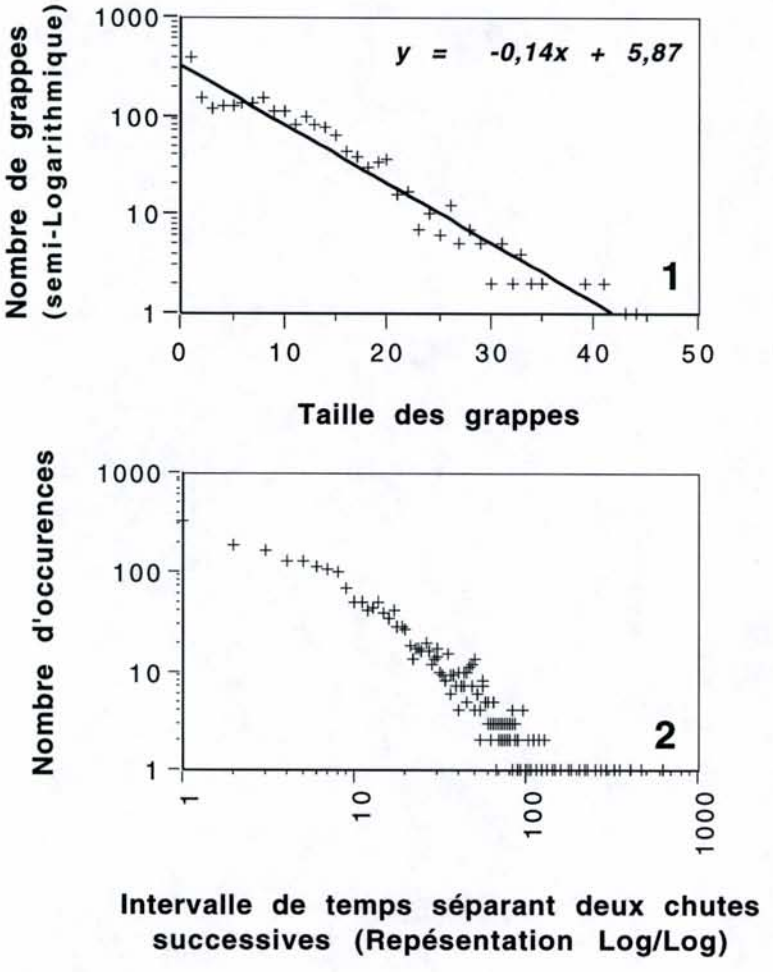


Figure 2. (1) Distribution de la taille des grappes. (2) Distribution des intervalles de temps séparant deux chutes successives.
Figure 2. (1) Distribution of sizes of ants' clusters. (2) Distribution of time-periods between two successive falls.

La distribution des tailles de grappe est de type exponentielle (cf. fig. 2.1). La pente de la droite de régression ajustée sur la distribution exponentielle ayant pour valeur p = 0,14, la taille moyenne des grappes a donc pour valeur : 1/p = 7,14. La distribution suit une loi puissance : le nombre de grappes recueilli est d'autant plus important que l'intervalle séparant leur chute est réduit (cf. fig. 2.2). La probabilité que deux chutes soient séparées par un intervalle de temps long est par conséquent beaucoup plus faible que celle d'avoir un intervalle réduit et celle-ci décroît de manière exponentielle en fonction de la durée de l'intervalle de temps.

Analyse des flux et de la dynamique de chute

On observe que le nombre de chutes augmente linéairement avec le flux résultant (nombre d'allers-nombre de retours) moyen. Le phénomène global d'agrégation des fourmis à l'extrémité de la tige en partie contrôlé chimiquement, est fondamentalement un phénomène collectif, impliquant par conséquent un grand nombre de degrés de liberté: le résultat que nous avons obtenu montre que ces degrés de liberté (correspondant aux comportements des individus) sont pour une grande part interdépendants, et conduisent à un processus dynamique n'impliquant qu'un petit nombre de variables effectives. Afin d'évaluer la présence d'un attracteur potentiel déterministe et de faible dimension contrôlant la dynamique d'une série temporelle expérimentale donnée, nous avons utilisé l'algorithme de Grassberger-Procaccia. Nous avons trouvé que les séries temporelles de chute des grappes conduisaient à une petite valeur de la dimension de l'attracteur, (entre 2.7 et 2.6), avec un très bon intervalle de confiance (entre 86% et 91%), indiquant très fortement que la dynamique est déterministe et prend place sur un attracteur chaotique de faible dimension.

CONCLUSION

Une grappe ne peut se former que si un nombre critique d'individus est atteint à l'extrémité de la tige constituant le dispositif expérimental. Ce nombre d'individus résulte d'un processus d'agrégation, qui détermine également le moment auquel une grappe se détache et tombe. Nous avons montré que le processus conduisant à l'agrégation des individus résultait de l'encombrement et des fluctuations affectant les flux d'individus. La densité locale d'individus peut elle-même favoriser l'agrégation selon un processus de type feed-back positif. Le processus de chute des grappes comprend en outre une forte composante déterministe. Au cours du temps, un état stationnaire est atteint, avant lequel aucune grappe ne peut se former, et après lequel le processus d'agrégation et de chute demeure sur un attracteur chaotique déterministe de faible dimension. Nous avons vu alors que le flux résultant d'individus à l'extrémité du dispositif contrôlait en partie l'apparition des chutes de grappes.

La fonction de telles structures chez *Linepithema humile*, demeure hypothétique; elle joue probablement un rôle dans le déplacement de la colonie mais constitue sans doute un stade primitif de l'aptitude à constituer des chaînes rencontrée chez de nombreux hyménoptères.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Pr. Luc PASSERA pour l'aide technique qu'il nous a apportée, ainsi que pour nous avoir mentionné l'existence de ce phénomène.

REFERENCES

Darchen, R. 1959. Un des rôles des chaînes d'abeilles: la torsion des rayons pour les rendre parallèles entre eux. *Ann. Abeille*, 3: 193-209.

Darchen, R. 1962. Observation directe du développement d'un rayon de cire. Le rôle des chaînes d'abeilles. *Ins. Soc.*, 9: 103-120.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1977. Weaver ants. *Scientific American* , 237: 146-154.

Ledoux, A. 1950. Etude du comportement et de la biologie de la fourmi fileuse (*Œcophylla longinoda* Latr.). *Ann. Sc. Nat.*, 11, 12: 313-461.

Schneirla, T. C. 1971. *Army ants. A study in social organization*. W. H. Freeman & Co., San Francisco, 349pp.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 697 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 179-184 (1996)

VIBRATIONS ABDOMINALES CHEZ *BELONOGASTER JUNCEA JUNCEA* (VESPIDAE: POLISTINAE)

M. TINDO[1] et A. DEJEAN[2]

[1] *Laboratoire de Zoologie, Université de Yaoundé I, B.P. 812 Yaoundé, Cameroun*
[2] *Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS N° 667), Université Paris Nord, 93430, Villetaneuse, France*

RÉSUMÉ: Des mouvements oscillatoires de l'abdomen, semblables à ceux déjà connus chez plusieurs Polistinae, sont décrits pour la première fois dans le genre *Belonogaster*. Une étude menée sur des colonies de pré- et de post-émergence permet de distinguer deux types de mouvements appelés "Vibrations abdominales" et "Vibrations de sollicitation".

Les "Vibrations abdominales" sont des mouvements dorso-ventraux de l'abdomen de la guêpe en position stationnaire au dessus du rayon du nid (colonie de pré-émergence) ou en se déplaçant sur le nid (colonie de post-émergence). Une forte vibration peut entraîner le mouvement de tout le corps de la guêpe.

Les "Vibrations de sollicitation" sont des mouvements dorso-ventraux de l'abdomen de la guêpe dont la tête est enfoncée dans une cellule contenant une larve. Ce comportement est adopté par tous les individus et jouerait un rôle dans la communication adulte-larve.

L'enregistrement individuel de la fréquence des "Vibrations abdominales" montre que les femelles dominantes font vibrer leur abdomen plus fréquemment que les autres ou sont les seules à le faire. Ce comportement se présente donc comme un excellent indicateur de la femelle dominante et jouerait un rôle dans la hiérarchie de dominance.

Mots clés: Vibrations abdominales, Vespidae, *Belonogaster*, rang hiérarchique.

Abstract: **Abdominal vibrations in a primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae).**

Abdominal oscillations such as those described in several polistine wasps are described for the first time in the genus *Belonogaster*. A field study conducted at both pre- and post-emergence stages enabled us to distinguish two types of abdominal movements namely "abdominal wagging" and "longitudinal vibrations".

"Abdominal wagging" is the dorso-ventral movement of the abdomen when the wasp is either stationary at the top of the nest (pre-emergence colonies) or while walking over cells (post-emergence colonies). A hard vibration could bring about the vibration of the entire body.

"Longitudinal vibrations" are also dorso-ventral movements of the abdomen with the head positioned in a cell containing a larva. This behaviour is performed by all females on the nest and may have a role in adult-larvae communication. By recording for each individual the frequency of "abdominal wagging", it was shown that dominant females wag their abdomen significantly more often than other females on the nest. Thus, "abdominal wagging" is a good indicator of the dominant individual in the colony.

Key words: abdominal wagging, Vespidae, *Belonogaster*, hierarchical rank.

INTRODUCTION

Des mouvements oscillatoires de l'abdomen, dont le rôle est très discuté, sont largement décrits chez les *Polistes* (Pardi 1942; Morimoto 1961; Esch 1971; West-Eberhard 1969; Itô 1986; Gamboa *et al.* 1978) et les *Mischocyttarus* (Jeanne 1972). Des comportements similaires appelés "*Dominance displays*" ont été signalés chez les *Ropalidia* (Gadagkar et Joshi 1984). Chez *P. metricus*, trois types de mouvements sont distingués par Gamboa et Dew (1981): "*Abdominal wagging*", "*Lateral vibration*" et "*longitudinal vibration*".

Jusqu'à lors, ces mouvements de l'abdomen n'étaient pas connus chez les guêpes eusociales primitives du genre *Belonogaster*. En étudiant des colonies de pré- et de post-émergence nous avons observé de tels mouvements chez *Belonogaster j. juncea*. Nous nous proposons de les décrire, de déterminer les individus qui font vibrer leur abdomen et de définir le rôle de ces comportements.

MÉTHODES

Nos observations ont été effectuées dans les conditions naturelles, sur des colonies installées entre 1,5 et 2m de hauteur dans divers bâtiments de l'Université de Yaoundé I.

Nous avons réalisé 30 min de film avec un camescope compact 8 mm sur deux colonies, l'une au stade de pré-émergence, l'autre au stade de post-émergence. L'analyse du film nous a permis de donner une description précise des comportements étudiés.

Des observations directes ont été effectuées sur 2 fondatrices isolées, sur 8 associations de deux fondatrices; 15 associations de trois; 5 associations de plus de trois fondatrices et sur 4 colonies de post-émergence. Les guêpes sont identifiées individuellement grâce à un marquage.

Dans ces sociétés, qui sont régies par une hiérarchie de dominance linéaire, les individus sont classés par rang hiérarchique. La technique dite "*animal focal*" (Altmann 1974) a été utilisée pour enregistrer la fréquence des vibrations de chaque guêpe, en tenant compte du nombre de femelles présentes sur le nid. La position des guêpes sur le rayon est notée. Par la méthode de relevé ponctuel, nous avons enregistré les occupations des autres guêpes pendant le frétillement. Le contenu du nid (couvain) est également noté.

RÉSULTATS

Description des comportements

-Vibrations abdominales: mouvements dorso-ventraux de l'abdomen soit en position stationnaire, prenant alors appui sur les pattes, soit en se déplaçant sur le nid. Une forte intensité des mouvements peut entraîner la vibration de tout le corps de la guêpe.

-Vibrations de sollicitation: mouvements dorso-ventraux de l'abdomen avec la tête enfoncée dans une cellule contenant une larve. Ce comportement est adopté par toutes les femelles lorsqu'elles sollicitent une trophallaxie avec une larve.

Les données analysées ci-dessous portent uniquement sur le premier type de mouvement ("Vibrations abdominales") qui est plus caractéristique.

Quel individu fait vibrer son abdomen dans la colonie ?

Après rangement des individus par rang hiérachique, nous avons enregistré la fréquence des vibrations abdominales pour chaque rang. Le tableau I présente la variation de la fréquence

cumulée des vibrations abdominales en fonction du rang hiérarchique enregistrées dans quatre associations de trois fondatrices. La femelle du premier rang (R1) fait vibrer plus fréquemment son abdomen que les femelles des rangs R2 et R3. Sur les 189 séquences observées en 60 minutes, trois seulement appartiennent aux femelles subordonnées (R2 et R3). Elles ont fait vibrer leur abdomen uniquement quand la femelle dominante était absente.

Dans les colonies de post-émergence, en dehors de la femelle dominante, nous n'avons jamais observé des vibrations abdominales chez une autre femelle.

Rang hiérarchique	Nb. / vibrations abdominales
R1	186
R2	2
R3	1

***Tableau I**: Variation du nombre de cas de présence de vibrations abdominales en fonction du rang hiérarchique enregistrés dans quatre associations de trois fondatrices de* B. j. juncea *en 60 minutes d'observation.*

***Table I**: Variation in the number of cases of abdominal wagging as a function of hierarchical rank recorded in four associations of three foundress of* B. j. juncea *in 60 minutes of observation.*

Contexte des "vibrations abdominales"

Chez les fondatrices, les femelles qui font vibrer leur abdomen se placent généralement en position stationnaire, au dessus du rayon de cellules. Par contre dans les colonies de post-émergence, la femelle qui frétille peut être stationnaire ou peut se déplacer rapidement sur le rayon de cellules en même temps qu'elle fait vibrer son abdomen.

La femelle dominante fait vibrer son abdomen plus fréquemment en présence des autres femelles que lorsqu'elle est seule (Fig. 1).

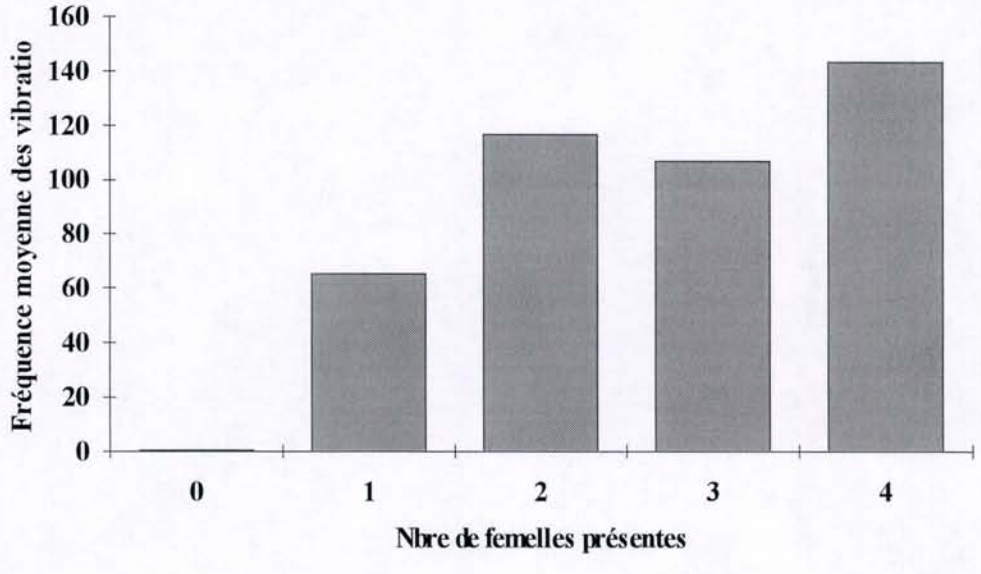


***Figure 1**: Histogramme illustrant la variation de la fréquence moyenne des vibrations abdominales en fonction du nombre de femelles présentes sur le nid dans les colonies de pré-émergence.*

***Figure 1**: Histogram illustrating the variation in the average frequency of abdominal wagging as a function of the number of females present on the nest in pre-emergence colonies.*

Les fondatrices isolées présentent des séquences de vibrations lors du passage d'une autre guêpe ou d'une mouche dans les environs du nid.

Le comportement des subordonnées a un rôle important dans le déclenchement des vibrations abdominales de la dominante. Par exemple, la femelle dominante de la fondation numéro 7 (FN7) a adopté ce comportement 115 fois en 10 minutes en présence d'une subordonnée qui sollicite une trophallaxie aux larves ou allonge une cellule, alors qu'en présence de 3 femelles qui se reposent elle ne fait pas vibrer son abdomen.

Comportement	Nb. de cas
Trophallaxie avec une larve	13
Inspection des cellules	13
Allongement des cellules	6
Nettoiement	3
Garde	0
Repos	4

***Tableau II**: Comportement des subordonnées pendant le comportement de frétillement de la dominante dans deux colonies de pré-émergence. L'enregistrement utilise la méthode de relevé ponctuel pendant deux heures par fondation.*

***Table II**: Activities of the subordinate females during abdominal wagging of the dominant female in two pre-emergence colonies. Data were recorded intermittently during two hours for each foundation.*

La femelle dominante fait vibrer son abdomen généralement lorsque les autres femelles manifestent des comportements en relation avec le couvain (sollicitation de trophallaxie aux larves; inspection des larves ou des oeufs) et l'allongement des cellules (Tableau II). La vibration de l'abdomen peut aussi intervenir dans d'autres contextes comme le retour au nid d'une subalterne et, plus rarement encore, quand les subalternes sont en position de repos. Les subalternes n'interrompent pas leur activité en réponse aux vibrations abdominales de la dominante. Parfois, les vibrations abdominales sont suivies d'un acte de domination et/ou de l'envol de la subordonnée.

Le stade de développement du couvain n'a pas d'influence sur le nombre de vibrations abdominales. Une comparaison du nombre moyen de vibrations par heure entre des nids au stade oeuf (95,66±53,37; N = 11) et au stade larve (93,11±56,70; N = 8) ne donne pas de différence significative (test t; $P > 0,05$).

DISCUSSION

Les deux types de mouvements oscillatoires de l'abdomen, appelés "Vibrations abdominales" et "Vibrations de sollicitation", connus chez les *Polistes* (Pardi 1942; Morimoto 1961; West Eberhard 1969; Gamboa et coll. 1978; Gamboa et Dew 1981; Strassmann 1981; Downing et Jeanne 1985), les *Mischocyttarus* (Jeanne 1972) et les *Ropalidia* (Gadagkar et Joshi 1984) sont donc décrits pour la première fois dans le genre *Belonogaster*.

Gamboa et Dew (1981) distinguent trois types de mouvements oscillatoires de l'abdomen chez *P. metricus*. (1) *"Abdominal wagging"*: la femelle se déplace sur le nid en effectuant des mouvements latéraux de l'abdomen contre le rayon de cellules contenant les larves. (2) *"Lateral vibration"*: mouvements latéraux, rapides, vigoureux et audibles de tout le corps de la guêpe en position stationnaire sur le rayon. (3) *"Longitudinal vibration"*: mouvements rapide du corps le long de l'axe longitudinal, la tête étant généralement dans une cellule contenant une larve.

Les vibrations dorsoventrales de l'abdomen (vibrations de sollicitation) chez *B. j. juncea* correspondent aux "*longitudinal vibration*" et se rapprochent de celles décrites par Jeanne (1972) chez *Mischocyttarus drewseni*.

La distinction entre "*abdominal wagging*" et "*lateral vibration*" (Gamboa et Dew 1981) est difficile à établir chez *B. j. juncea* car les "vibrations abdominales" sont très fortes, de sorte que tout le corps de la guêpe vibre aussi. D'ailleurs d'autres auteurs (Strassmann 1981; Downing et Jeanne 1985) ne font pas de distinction entre ces deux comportements.

Jusqu'à présent, le rôle des "vibrations abdominales" n'a pas été déterminé de manière certaine. Pour certains auteurs, elles peuvent jouer un rôle dans la communication adulte-couvain car leur fréquence est positivement correlée au nombre des larves que contient le nid, mais pas au nombre de femelles présentes, certaines femelles isolées pouvant aussi faire vibrer leur abdomen (Gamboa et Dew 1981; Downing et Jeanne 1985). Pour d'autres auteurs, il s'agirait d'un signal de dominance car leur fréquence est corrélée avec le nombre de femelles présentes sur le nid et leur apparition précède celle des premières larves (Hughes *et al.* 1987; West-Eberhard 1969). Selon Reeve (1991), "*abdominal wagging*" et "*lateral vibration*" auraient des rôles dans la communication adulte-adulte et adulte-couvain; ceci en fonction des espèces et du contexte.

Chez *B. j. juncea* seules les femelles dominantes effectuent des "Vibrations abdominales" dans les colonies en post-émergence. Les subordonnées n'adoptent ce comportement qu'en absence de la dominante dans les colonie en pré-émergence. La femelle dominante présente ce comportement significativement plus souvent en présence qu'en absence d'autres femelles sur le nid. Les femelles isolées ne font vibrer leur abdomen que lors du passage d'une autre guêpe ou d'une mouche. Chez les fondatrices, la fréquence des "vibrations abdominales" est aussi forte quand le nid ne possède que des oeufs ou quand il contient des larves. Les activités des autres femelles jouent un rôle sur la fréquence des "vibrations abdominales", elle est élevée quand elles effectuent des activités en relation avec le couvain.

Nous avons donc réuni un faisceau d'arguments permettant de dire que ce comportement est impliqué dans les interactions de dominance entre adultes chez *B. j. juncea*. Ces "vibrations abdominales" peuvent donc être considérées comme un bon indicateur permettant de reconnaître la femelle dominante. Elles auraient en outre un rôle dans la protection du couvain, les subalternes étant friandes de la sécrétion buccale produite par les larves (Roubaud 1916) et présentant souvent un comportement d'oophagie (Gervet 1964).

Chez les autres espèces de *Belonogaster* les vibrations de l'abdomen ont été peu étudiées. Chez *B. petiolata* Keeping (1990) fait bien allusion aux mouvements de l'abdomen des femelles pendant la sollicitation de trophallaxie aux larves mais jamais aux "vibrations abdominales". De même, certaines vibrations de l'abdomen sont soulignées par Marino Piccioli et Pardi (1970) chez *B. grisea* et classées parmi les comportements de dominance, mais aucune étude spécifique n'a été effectuée.

RÉFÉRENCES

DOWNING, H. A. et R. L. JEANNE, 1985. Communication of status in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* **67**, 78-96.

ESCH, H., 1971. Wagging movements in the wasp *Polistes vesicolor vulgaris* Bequart. *Z. Vergl. Physiol.* 72, 221-225.

GADAGKAR, R. et N. V. JOSHI, 1984. Social organisation in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* **64**, 15-32.

GAMBOA, G. J., B. D. HEACOCK et S. L. WILTJER, 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **51**, 343-352.

GAMBOA, G. J. et H. E. DEW, 1981. Intracolonial communication by body oscillations in the paper wasp, *Polistes metricus*. *Ins. Soc.* **28**, 13-26.

GERVET, J., 1964. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Ins. Soc.* **11**, 343-382.

HUGHES, C. R., M. O. BECK et J. E. STRASSMANN, 1987. Queen succession in the social wasp, *Polistes annularis*. *Ethology* **16**, 124-132.

ITO, Y., 1986. Social behaviour of *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera: Vespidae) females on satellite nests and on a nest with multiple combs. *J. Ethol.* **4**, 73-80.

JEANNE, R. L., 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* **144**, 63-150.

KEEPING, M. G., 1990. Colony foundation and nestmate recognition in the social wasp, *Belonogaster petiolata*. *Ethology*, **85**, 1-12.

MARINO PICCIOLI, M. T. et L. PARDI, 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'ethogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.]. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **3**, 197-225.

MORIMOTO, R., 1961. On the dominance order in *Polistes* wasps. I. (studies of the social Hymenoptera of Japan, XII). *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.* **18**, 339-351.

PARDI, L., 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **14**, 1-106.

REEVE, H. K., 1991. Polistes. In: *The social Biology of wasps*. K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates: A division of Cornell University Press, Ithaca, London. pp 99-148.

ROUBAUD, E., 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. *Ann. Sci. Nat. Zool. (Ser. 10)* **1**, 1-160.

STRASSMANN, J. E., 1981. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. *Florida Entomol.* **64**, 74-88.

WEST EBERHARD, M. J., 1969. The social biology of Polistine wasps. *Musc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* **140**, 1-101.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 185-188 (1996)

RECONNAISSANCE COLONIALE DU CHAMPIGNON CHEZ *Acromyrmex subterraneus subterraneus*

VIANA A. M. M. et LENOIR A.
LEEC, URA CNRS 667, Université Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France.

Résumé : Pour vérifier la spécificité de l'association fourmi/champignon, nous avons comparé la capacité des ouvrières d'*Acromyrmex subterraneus* Forel, 1893 à discriminer le champignon et le couvain. Les tests consistaient à observer le transport par les ouvrières de différents types de couvain et de champignon découverts hors du nid : larves, nymphes et champignon homocoloniaux, hétérocoloniaux et hétérospécifiques. Nous avons vérifié que les ouvrières discriminent très bien le couvain et le champignon homocolonial, qui sont transportés directement au nid, en contraste avec les éléments hétérocoloniaux et hétérospécifiques qui sont toujours rejetés. Nous avons découvert que le champignon est caractéristique de la colonie et rejeté ou accepté comme le couvain. L'identité coloniale s'étend donc à la symbiose avec le champignon.

Mots-clés : reconnaissance coloniale, champignon, coévolution, *Acromyrmex subterraneus*

Abstract : Fungus recognition of the ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*

This work investigated the specificity of the ant/fungus association and the capacity of *Acromyrmex subterraneus* Forel, 1893 workers to recognize nestmate or non-nestmate brood and fungus. The different behavioural steps leading from discovery to transport into the colony of items encountered outside the nest were used to characterize the recognition by workers. Tests were performed with larvae, pupae and fungus either homocolonial, heterocolonial and heterospecific. Workers can discriminate exactly between the nestmates and non nestmates. Homocolonial items were readily picked up and carried back into the fungus garden. The alien brood and fungus were always rejected. The fungus is colonial characteristic, accepted or rejected like the brood. The colonial identity extends to the symbiosis with the fungus.

Key words : colonial recognition, fungus ant, coevolution, *Acromyrmex subterraneus*

INTRODUCTION

Les fourmis champignonnistes de la tribu Attini sont connues pour leur mutualisme obligatoire avec le champignon qu'elles cultivent (Weber, 1972). Le champignon sert comme unique aliment des larves et probablement comme régime principal des adultes chez les attines primitives. Cependant chez *Atta* et *Acromyrmex* Cherrett (1980) a constaté que seulement 5% des besoins énergétiques des adultes proviennent de la consommation du champignon, les ouvrières se nourrissant de la sève des feuilles. Stradling (1991) suggère que la culture du champignon confère aux attines la capacité d'exploiter une très large variété de plantes de différentes qualités chimiques présentes dans l'écosystème tropical, ce qui permet d'être une espèce polyphage dans une flore de haut diversité, où normalement d'autres

insectes sont monophages. D'autre part, le champignon ne peut pas vivre très longtemps sans les fourmis qui le protègent contre les contaminations des bactéries et d'autres champignons (Bass et Cherrett, 1994).

Il semble qu'il y ait plusieurs espèces de champignon cultivées par les attines. Les basiodiomycètes *Leucocoprinus* (= *Lepiota*) sont présentes dans les jardins des attines primitives *Cryphomyrmex costatus*, *Myrmicocrypta buenzlii*, *Mycetophylax confromis*, *Apterostigma auriculatum* et chez l'attine plus évoluée *Acromyrmex* (Hervey et coll., 1977; Hölldobler et Wilson, 1990). Parmi les grands problèmes de la biologie des Attini, l'identité et les qualités biologiques du champignon symbiotique restent encore inconnues (Hölldobler et Wilson, 1990). Des études sont encore nécessaires pour déterminer la spécificité de l'association fourmis/champignon (Waller, 1988). Dans ce contexte, le but de notre travail était de tester l'existence d'une reconnaissance coloniale du champignon chez la fourmi *Acromyrmex subterraneus subterraneus* afin de comprendre un peu mieux la coévolution entre les attines et les champignons.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons étudié l'Attini *Acromyrmex subterraneus subterraneus* et, pour les tests de comparaison hétérospecifique, le couvain et le champignon d'*Acromyrmex crassispinus*. Les colonies ont été récoltées dans la région « Sudeste » du Brésil, en janvier 1993. Les conditions d'élevage étaient les suivantes : température de 25±2 C°, humidité de 75%, photopériode de 12/12 heures. Les observations étaient réalisées dans ces mêmes conditions, pendant la période d'obscurité, avec lumière rouge (fourmis essentiellement nocturnes).

Le test comportemental retenu pour cette étude est l'observation du transport par les ouvrières de différents types de couvain et de petites boules de champignon (de la taille d'une larve pour être transportées d'une seule fois) découverts hors du nid. Les tests consistaient à offrir des larves, nymphes et champignon homocoloniaux, hétérocoloniaux et hétérospecifiques (*Acromyrmex crassispinus*) dans une arène éloignée de 60 cm de l'entrée du nid et reliée à l'aire du nid par un pont. Pendant 30 minutes nous avons observé les comportements suivants des ouvrières : a) le transport au nid (**acceptation**); b) le transport à la décharge (**rejet**).

Trois colonies étaient étudiées et 10 répétitions par colonie et par item étaient réalisées. Nous avons analysé les données à l'aide du test χ^2.

RESULTATS

Nous avons vérifié que les ouvrières discriminent très bien les items présentés : le couvain et le champignon homocoloniaaux étaient transportés directement au nid, par contre les éléments hétérocoloniaux et hétérospécifiques étaient rejetés (Tableau 1, Figure 1). Bien que les larves hétérocoloniales soient ramenée au nid de manière équivalente aux larves homocoloniales, cette acceptation n'est pas définitive, car à peu près 5 minutes après l'entrée dans la colonie, 50% sont rejetées à la décharge. Avec les nymphes et champignon hétérocoloniaux les ouvrières étaient plus sélectives : seulement 7% des nymphes et 3% du champignon étaient transportés au nid. Tous les éléments hétérospécifiques étaient rejetés (Figure 1). Aussi pour les nymphes et le champignon hétérospécifiques l'acceptation n'est pas définitive, après l'entrée au nid, la totalité des ces deux éléments étaient rejetés.

Nous avons vérifié qu'il n'existe pas de différences dans le comportement des ouvrières envers le couvain et le champignon.

Tableau 1. Comparaison entre larves, nymphes et boulettes de champignon homocoloniaux (Homoc.), hétérocoloniaux (Hétéroc.) et hétérospécifiques (Hétérosp.) d'*Acromyrmex subterraneus*. (**): différence significative ($p < 0,001$); (NS): différence non significative (Test Khi carré), (n = 30).

Table 1. Relationship between homocolonial (Homoc.); heterocolonial ("Hétéroc.") and heterospecific ("Hétérosp.") larvae, pupae and pellets of fungus of *Acromyrmex subterraneus*. (**): significant difference ($p < 0,001$); (NS): non significant difference; (Chi-square test), (n = 30).

	Larves	**Nymphes**	**Boulettes de Champignon**
Homoc. x Hétéroc.	NS	$\chi^2 = 45,11$ **	$\chi^2 = 56,06$ **
Homoc. x Hétérosp.	$\chi^2 = 56,06$ **	$\chi^2 = 41,85$ **	$\chi^2 = 39,49$ **
Hétéroc. x Hétérosp.	$\chi^2 = 45,52$ **	NS	NS

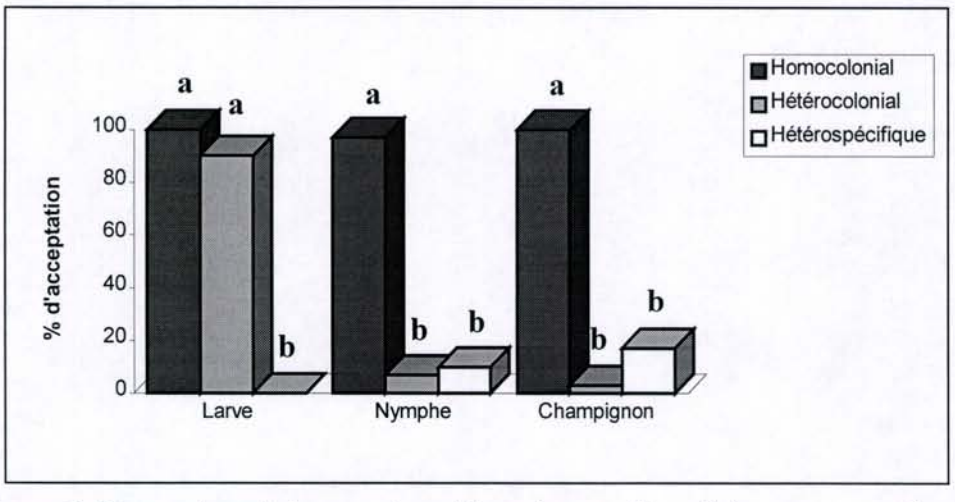


Figure 1. Pourcentage de transport au nid par les ouvrières d'*Acromyrmex subterraneus* à la présentation des larves, nymphes et boulettes de champignon homocoloniaux, hétérocoloniaux et hétérospécifiques. Les différents letres (a vs b) réprésentent les groupes avec différences significatives (Test Khi carré), (n = 30).

Figure 1. Percentages of transport into the nest of homospecific (own nest and other nest) and heterospecific larvae, pupae and pellets of fungus *of Acromyrmex subterraneus* workers. Different letters (a vs b) represent the groups which differed significantly (Chi-square test), (n =30).

DISCUSSION

L'étude comportementale du transport du couvain et champignon de différentes origines nous a permis de constater que le champignon est caractéristique de la colonie. Il est rejeté ou accepté comme le couvain. Cette discrimination très fine du champignon, identique à

celle des nymphes, semble démontrer que le champignon possède une signature chimique comparable à celle de l'odeur de la colonie. L'identité coloniale s'étend donc à la symbiose avec le champignon. On suppose qu'il existe une similarité entre le profil cuticulaire du couvain et les substances que l'on trouve sur le champignon. Cette similarité des profils entre une fourmi et le végétal qui abrite le nid a été constatée chez *Pseudomyrmex ferrugineus* et son hôte *Acacia collinsii* (Espelie et Hermann, 1988). Pour ces auteurs la similarité chimique entre la surface des épines des acacias et la cuticule des fourmis pourrait résulter de la coévolution de *Ps. ferrugineus* et *A. collinsii* et jouerait un rôle très important dans la reconnaissance de la plante hôte.

Les hypothèses sur l'origine de la coévolution entre les attines et le champignon considèrent que les fourmis se nourrissaient des champignons qui se développent soi sur les graines récoltés par les ouvrières, sur les excréments des insectes ou sur les racines des plantes (Garling, 1979).

Les modalités de passage à la culture du champignon restent non élucidées (Della Lúcia et Araújo, 1993). Des études plus approfondies sur les similitudes chimiques des Attini et de leur champignon pourrait apporter de nouvelles hypothèses sur l'origine de leur coévolution. Il reste, en particulier, à élucider les déterminismes de ce mimétisme chimique : l'odeur est-elle transmise par les ouvrières, liée au métabolisme du champignon, ou les deux?

REMERCIEMENTS

A Marco A. Oliveira pour la récolte de l'espèce *A. crassispinus*, à Evaldo F. Vilela et Terezinha M. Della Lucia pour avoir facilité le travail dans le laboratoire de l'Université Fédérale de Viçosa, à la CAPES (gouvernement brésilien) pour l'assistance financière à Ana M. M. Viana.

REFERENCES

Bass, M. et J.M. Cherrett, 1994. The role of leaf-cutting ant workers (Hymenoptera: Formicidae) in fungus garden maintenance. *Ecol. Entomol. 19*:215-220.

Cherrett, J. M., 1980. Possible reasons for the mutualism between leaf-cutting ants (Hymenoptera, Formicidae) and their fungus. *Biol. Ecol. Méditer.*, 7:113-122.

Della Lúcia, T.M.C. et M.S. Araújo, 1993. Fundação e estabelecimento de formigueiros. *In: As formigas cortadeiras*. (T.M.C. Della Lúcia, ed.) pp. 60-83, Ed. Folha de Viçosa, Viçosa.

Espelie, K.E. et H.R. Hermann, 1988. Congruent cuticular hydrocarbons: biochemical convergence of a social wasp, an ant and a host plant. *Bioch. System. Ecol. 5*:505-508.

Garling, L., 1979. Origin of ant-fungus mutualism: a new hypothesis. *Biotropica 4*:284-291.

Hervey, A., C.T. Rogerson et I. Long, 1977. Studies on fungi cultivated by ants. *Brittonia 29*:226-236.

Hölldobler, B. et E.O. Wilson, 1990. *The ants*. 732 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Stradling, D.J., 1991. An introduction to the fungus-growing ants, Attini *In: Ant-plant interactions*. (C.R. Huxley and D.F. Cutler, eds.), pp. 15-18, Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto.

Waller, D.A., 1988. Ecological similarities of fungus-growing ants (Attini) ant termites (Macrotermitinae). *In: Advances in Myrmecology*. (J.C. Trager, ed.) pp. 337-345, E.J.Bill, Leiden, New York, Kobenhavn-Köln.

Weber, N.A., 1972. The fungus-culturing behavior of ants. *Am. Zoologist, 12*: 77-587.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 189-194 (1996)

MORPHOLOGIE ET ULTRASTRUCTURE DE LA GLANDE CLOACALE CHEZ *CATAGLYPHIS NIGER*

WENSELEERS T.[1], SCHOETERS E.[1], BILLEN J.[1] ET HEFETZ A.[2]

[1]*Laboratoire d'Entomologie, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, Belgique*
[2]*Laboratory of Zoology, University of Tel Aviv, 69978 Israel*

Résumé: Les ouvrières du genre *Cataglyphis* sont caractérisées par la présence d'une glande cloacale qui n'est décrite que chez quelques espèces du genre *Camponotus* (Hölldobler 1982) et chez les *Cataglyphis* (Billen 1989, Wenseleers 1995). La présente étude de la glande cloacale chez *Cataglyphis niger* démontre que sa présence n'est pas restreinte à la caste ouvrière: la reine possède une glande cloacale développée de façon comparable. Nous décrivons dans ce travail la morphologie et l'ultrastructure détaillées de la glande et faisons une comparaison entre la taille de la glande chez les ouvrières nourrices et les ouvrières fourrageuses. Ainsi, notre étude donne quelques indications sur la fonction sociale possible de cette glande.

Mots-clés: *Cataglyphis, glande cloacale, morphologie, ultrastructure, Formicidae*

Abstract: Morphology and ultrastructure of the cloacal gland in *Cataglyphis niger*
Ants of the genus *Cataglyphis* are characterised by the presence of a cloacal gland - an abdominal gland which was first described by Hölldobler (1982) in *Camponotus,* but which was later on also found to be present in *Cataglyphis* (Billen 1989, Wenseleers 1995). The present study of the cloacal gland of *Cataglyphis niger* shows that its occurrence is not limited to the worker caste - the queen has an equally well developed cloacal gland. Additionally, the morphology and ultrastructure of the gland are given including a comparison of its size in nurses and foragers. This gave us some useful information about its possible social function.

Key words: *Cataglyphis, cloacal gland, morphology, ultrastructure, Formicidae*

INTRODUCTION

A cause d'une communication surtout phéromonale, les fourmis possèdent un système exocrine très étendu. Les ouvrières du genre *Cataglyphis* sont caractérisées par la présence d'une glande cloacale qui n'est décrite que chez quelques espèces du genre *Camponotus* (Hölldobler 1982) et chez les *Cataglyphis* (Billen 1989, Wenseleers 1995). Jusqu'à présent on ne savait rien de la présence ou développement de la glande cloacale chez la reine, ni d'une éventuelle évolution morphologique de la glande en fonction de l'âge des ouvrières. De données pareilles ont en effet à plusieurs reprises pu fournir des informations très utiles sur la fonction sociale d'une glande exocrine (par exemple chez la glande postpharyngienne: Soroker *et al.* 1996) et pourraient être liées aux premiers résultats préliminaires d'expériences éthologiques concernant la glande cloacale. C'est pourquoi la morphologie détaillée, basée sur

la microscopie électronique à balayage, et l'ultrastructure de la glande cloacale ont été examinées, tandis qu'une comparaison a été faite entre les tailles de la glande chez les ouvrières nourrices et les ouvrières fourrageuses.

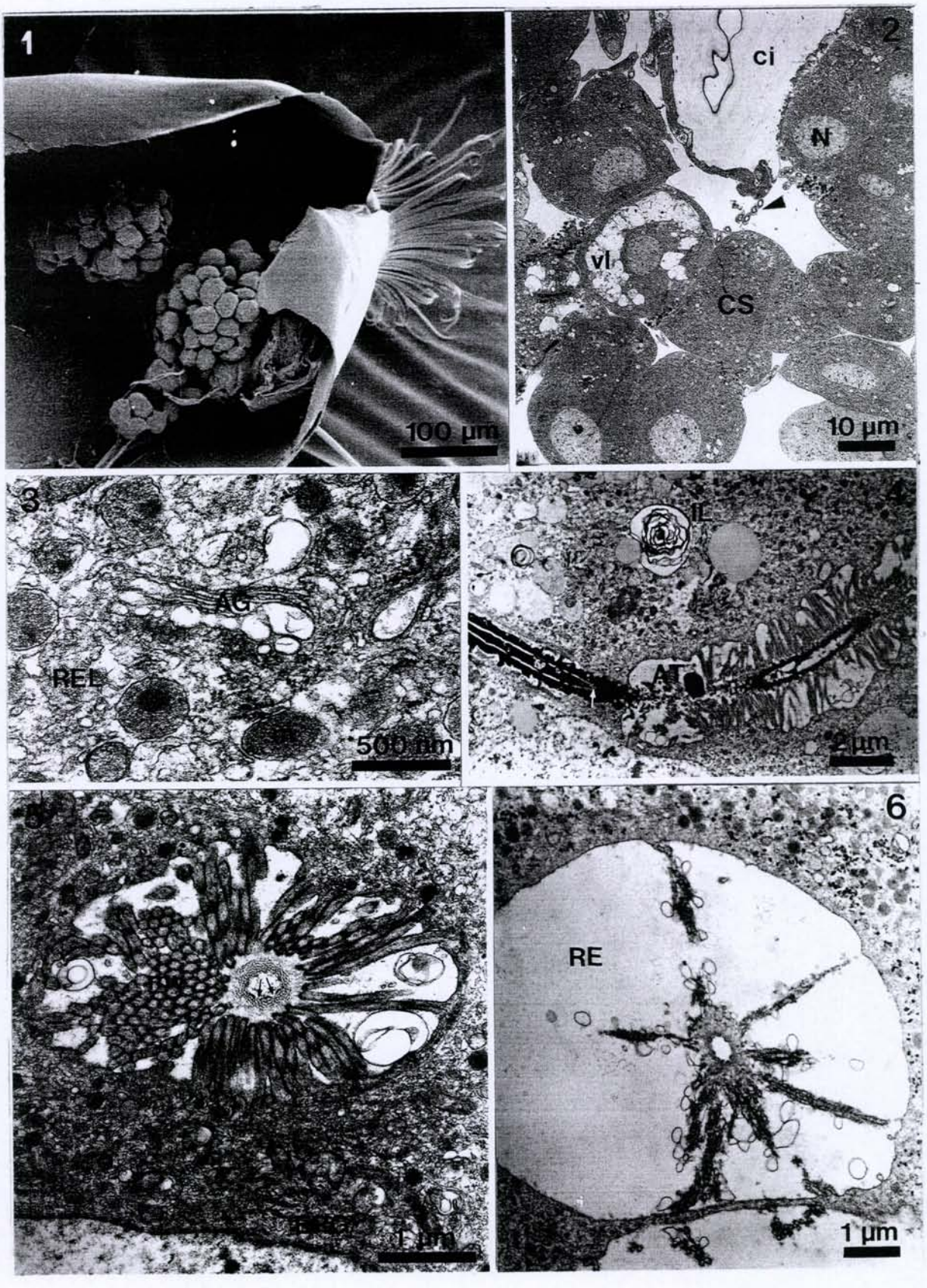
MATERIEL ET METHODES

Des ouvrières de *Cataglyphis niger* ont été récoltées à Shefaim (Israël). Pour mesurer les glandes, une dissection soigneuse a été faite en éloignant les tissus environnants. Pour chaque individu, le diamètre maximal (ci-dessous nommé la longueur) de chaque amas de cellules sécrétrices a été mesuré à l'aide d'un système d'analyse d'images Vidas®. La largeur pronotale et la largeur du septième sternite ont été mesurées pour pouvoir corriger les différences entre les tailles des ouvrières. Les sternites 7 avec les glandes cloacales ont été fixés par le glutaraldéhyde froid à 2 % dans un tampon de cacodylate à 0,05 M (pH 7,3; additionné de saccharose 0,15 M) et postfixés par le tétroxyde d'osmium à 2 % dans le même tampon. L'inclusion a été faite dans l'Araldite. Les coupes contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, ont été observées au microscope électronique Zeiss EM900. Les échantillons pour la microscopie électronique à balayage ont été séchés au CO_2 et observés au microscope électronique Philips EM515.

RESULTATS

La microscopie électronique à balayage a permis de montrer une image très claire de la glande cloacale (Fig. 1). La glande est formée d'unités bicellulaires (type 3 selon la classification de Noirot et Quennedey 1974), où la cellule sécrétrice décharge sa sécrétion à l'extérieur par l'intermédiaire d'un canalicule conducteur qui est associé à la cellule du canalicule. La glande cloacale est constituée de deux amas de 25 à 45 cellules sécrétrices dans la partie postério-ventrale de l'abdomen qui débouchent par des cellules du canalicule à travers la cuticule membraneuse intersegmentaire, latéralement des deux côtés au dessous de l'orifice de la glande de Dufour et de la glande à venin (Fig. 2). Les cellules sécrétrices ont une forme arrondie à la base et se rétrécissent en forme de pointe vers la partie apicale qui se joint à la cellule du canalicule. Elles ont un diamètre de 40 à 60 µm. Les cellules du canalicule quittent les cellules sécrétrices le plus souvent sous un angle aigu. Selon la taille de la fourmi et la position de la cellule sécrétrice correspondante, les cellules du canalicule ont une longueur de 60 à 120 µm. Le noyau des cellules du canalicule forme une saillie dans l'alignement membraneuse des cellules du canalicule.

Fig. 1: *Image en microscopie à balayage des deux amas de cellules sécrétrices de la glande cloacale (échelle: 100 µm).* **Fig. 2**: *Image en microscopie électronique de la glande cloacale (échelle: 10 µm).* **Fig. 3**: *Cytoplasme d'une cellule sécrétrice montrant l'appareil de Golgi et le réticulum endoplasmique lisse (échelle: 1 µm).* **Fig. 4**: *Appareil terminal intracellulaire d'une unité sécrétrice de la glande cloacale (section longitudinale, échelle: 1 µm).* **Fig. 5, 6**: *L'appareil terminal intracellulaire d'une cellule sécrétrice de la glande cloacale d'une ouvrière nourrice* (**5**) *respectivement d'une ouvrière fourrageuse* (**6**) *(échelles: 1 µm). (→= fénestrations épicuticulaires, ►=cellules du canalicule, +=lumière, AG=l'appareil de Golgi, AT=appareil terminal intracellulaire, ci=cuticule intersegmentaire, CS=cellules sécrétrices, ERG=ergastoplasme, il=inclusions lamellaires, m=mitochondries, mv=microvillosités, N=noyau, REL=réticulum endoplasmique lisse, RSE=réservoir extracellulaire, vl=vésicules lipidiques)*


1
100 µm
2
ci
N
vl
CS
10 µm
3
AG
REL
500 nm
4
IL
AT
2 µm
5
1 µm
6
RE
1 µm

La microscopie électronique à transmission montre des cellules sécrétrices sphériques ou en forme de gouttes avec un noyau basal légèrement excentrique (Fig. 2). Les cellules sécrétrices sont en contact direct avec l'hémolymphe, mais peuvent être entourées surtout ventralement, d'adipocytes. Une membrane basale mince de 10 nm entoure la membrane plasmique de la cellule sécrétrice entière sauf dans la partie apicale où elle est en contact avec la cellule du canalicule. L'appareil de Golgi (Fig. 3) et le réticulum endoplasmique lisse tubulaire sont à la base du processus de sécrétion. L'ergastoplasme est très fortement réduit bien que des ribosomes libres - le plus souvent associés en polysomes - soient fréquemment présents. Dans le cytoplasme on peut distinguer en plus des vésicules pinocytotiques basales (diamètre 0,25 µm), qui fusionnent avec des vésicules provenant de l'appareil de Golgi en lysosomes primaires. Ceux-ci fusionnent à leur tour en lysosomes secondaires se composant d'un mélange hétérogène d'inclusions lamellaires et de vésicules lipidiques. Ces vésicules lipidiques, aussi bien que les inclusions lamellaires sont sécrétées apicalement vers une couche microvilleuse très longue et tortueuse. Cette couche de microvillositées entoure le canalicule récepteur cuticulaire - la réunion de ces deux structures constitue l'appareil terminal intracellulaire (Fig. 4, 5, 6). Ils sont séparés par un espace extracellulaire qui a une fonction de réservoir de la sécrétion (Bazire-Bénazet et Zylberberg 1979).

Le cytoplasme de la cellule sécrétrice aussi bien que celui de l'appareil intracellulaire subissent des changements très distincts en fonction de l'âge des ouvrières. Chez les ouvrières nourrices, le cytoplasme contient un nombre moyen de petites mitochondries (longueur 1,1 µm, diamètre 0,3 µm) distribuées d'une manière uniforme dans le cytoplasme et caractérisées par une matrice opaque aux électrons (Fig. 3). L'appareil de Golgi (diamètre 0,8 µm) et le réticulum endoplasmique lisse sont peu développés. Le réservoir extracellulaire est bordé de microvillosités courtes (longueur 0,9-1,2 µm, diamètre 0,1 µm) dans la partie proximale et de microvillosités plus longues (1,7 µm) dans la partie distale où elles sont groupés en un système hexagonal (Fig. 5). Chez les ouvrières fourrageuses, plusieurs granulations cytoplasmiques subissent des changements. Les mitochondries sont plus grandes et leur matrice devient moins opaque aux électrons. Basalement, la surface entière de la cellule est couverte de vésicules pinocytotiques. L'appareil de Golgi aussi bien que le réticulum endoplasmique lisse se développent beaucoup plus fortement. Finalement, le cytoplasme des cellules sécrétrices des ouvrières fourrageuses est, contrairement à celui des ouvrières nourrices, rempli de vésicules lipidiques. Cette montée de la capacité de sécrétion se rencontre aussi quand on observe l'appareil terminal des cellules sécrétrices. Chez les ouvrières nourrices, la couche microvilleuse est assez dense, tandis que chez les ouvrières fourrageuses elle apparaît sous un aspect irrégulier avec de grands espaces qui fonctionnent comme réservoir de la sécrétion extracellulaire et qui s'intercalent entre les villosités (Fig. 6). Finalement, la présence des vacuoles lipidiques dans le cytoplasme des cellules sécrétrices de la glande cloacale des ouvrières fourrageuses se traduit par une augmentation de la taille de ces cellules comme on rend compte de l'augmentation globale de la glande elle-même, quand on la rapporte à la largeur du pronotum et du sternite 7 (Fig. 7). On peut pourtant remarquer que ce cycle de sécrétion ne s'effectue pas de manière synchrone dans toutes les cellules sécrétrices - on voit parfois dans la même ouvrière quelques cellules sécrétrices avec un niveau de sécrétion clairement plus élevé que celui des autres (Fig. 2). De plus, la dissection d'une reine montre qu'elle aussi possède une glande cloacale bien développée (Fig. 7). Malheureusement il n'a pas été possible d'obtenir plus d'informations sur l'ultrastructure de sa glande.

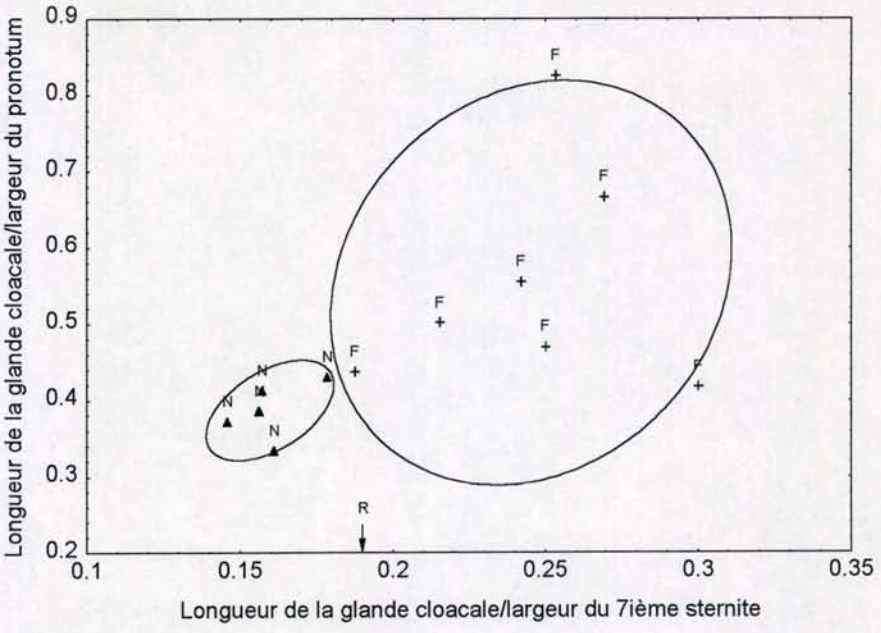


Fig. 7: L'augmentation de la taille de la glande cloacale chez les ouvrières fourrageuses (N= ouvrières nourrices, F= ouvrières fourrageuses, ↓=valeur de la glande cloacale chez la reine. Longueur et largeur de la glande sont respectivement rapportées à la largeur du pronotum et à celle du 7ème sternite. Le niveau de confiance à 95% est indiqué.

La sécrétion provenant de la cellule sécrétrice est evacuée dans le canalicule récepteur qui est en contact direct avec le canalicule conducteur de la cellule du canalicule correspondant. Ce sont ces cellules allongées du canalicule qui effectuent la jonction entre le canalicule récepteur et l'extérieur. Le canalicule récepteur est caractérisée par une procuticule basale et une épicuticule apicale qui est fenestrée sauf dans la partie distale (diamètre des pores: 50 nm). La procuticule est formée d'une endocuticule basale transparente aux électrons (épaisseur: 150 à 200 nm) et d'une exocuticule apicale fibrillaire (épaisseur: 150 nm, diamètre des fibrilles: 20 nm). Enfin, l'épicuticule a une épaisseur de 30 nm. La lumière a un diamètre constant de 0,3 µm dans l'appareil terminal. Au niveau de la transition du canalicule récepteur au canalicule conducteur, l'épaisseur de la cuticule double et les fibrilles endocuticulaires et les fénestrations épicuticulaires disparaissent. Les cellules du canalicule s'élargissent au niveau du noyau de forme irréguliere (longueur: 7 µm, largeur: 3 µm). Dans le noyau on peut distinguer le plus souvent un nucléole associé à des particules de chromatine. Le cytoplasme est moins transparent aux électrons que celui de la cellule sécrétrice. L'ergastoplasme est fortement réduit mais contient un nombre moyen de ribosomes libres. Les petites mitochondries opaques aux électrons (diamètre: 0,1 µm, longueur maximale: 0,5 µm) ne sont pas abondantes. La cellule du canalicule est limitée par une membrane basale massive (épaisseur 80 nm) qui est en continuité avec celle de la cellule sécrétrice. Finalement, on peut remarquer que dans une même cellule sécrétrice, on observe souvent plusieurs (jusqu'à 10) sections de la cellule du canalicule, ce qui indique que ou bien les cellules sécrétrices sont associées avec plusieurs cellules du canalicule ou bien que la cellule du canalicule est de nature très tortueuse. D'autres recherches seront nécessaire pour révéler l'organisation exacte des cellules glandulaires, du type-3.

DISCUSSION

Puisque la division des tâches est fonction de l'âge des ouvrières de *Cataglyphis* (Mayade et Suzzoni 1990), le processus de sécrétion est vraisemblablement fonction du même paramètre. Cette évolution du processus de sécrétion en fonction de l'âge des ouvrières est complètement analogue à celle décrite par Bazire-Bénazet et Zylberberg (1979) pour une glande tégumentaire chez *Atta.* Ainsi, la morphologie de la glande cloacale indique une fonction sociale qui pourrait être le marquage du territoire ou des environs du nid. En fait, les résultats préliminaires d'expériences comportementales réalisées chez *C. niger* montrent une fonction territoriale (Wenseleers 1995). La présence d'une glande cloacale bien développée chez la reine peut s'expliquer de la même maniere. On sait que la fondation claustrale peut être partielle chez les *Cataglyphis* (Fridman et Avital 1983). Sa reine pourraît alors bénéficier d'un marquage territorial à ce moment de la fondation. Mais il se pourrait aussi que la nature chimique de la sécrétion et sa fonction soient totalement différents chez la reine et les ouvrières. Des experiences concernant le comportement seront nécessaire pour élucider le phénomène.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Dirk Corstjens pour la préparation technique des coupes microscopiques et Julien Cillis pour les photos de microscopie électronique à balayage. Je remercie également le Prof. L. Passera pour la lecture du manuscrit. ES est Chargé de Recherche au 'Nationaal Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek, N.F.W.O.'.

REFERENCES

BAZIRE-BÉNAZET, M. and L. ZYLBERBERG, 1979 - An integumentary gland secreting a territorial marking pheromone in *Atta* sp.: detailed structure and histochemistry. *J. Insect Physiol., 25*: 751-765.

BILLEN, J., 1989 - Morphology of the cloacal gland in the ant *Cataglyphis savignyi*. *Actes Coll. Ins. Soc., 5*: 301-306.

FRIDMAN, S. and AVITAL, E., 1983 - Foraging by queens of *Cataglyphis bicolor nigra* (Hymenoptera: Formicidae): an unusual phenomenon among the Formicinae. *Isr. J. Zool., 32*: 229-230.

HÖLLDOBLER, B., 1982 - The cloacal gland, a new pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften, 69*: 50.

MAYADE, S. et SUZZONI, J.-P., 1990 - Le polyéthisme chez *Cataglyphis cursor*. *Actes Coll. Ins. Soc., 6*: 123-130.

NOIROT, CH. and QUENNEDEY, A., 1974 - Fine structure of insect epidermal glands. *Annu. Rev. Entomol., 19*: 61-80.

SOROKER, V., HEFETZ, A., COJOCARU, M., BILLEN, J., FRANCKE, S. and FRANCKE, W., 1996 - Structural and chemical ontogeny of the postpharyngeal gland of the desert ant *Cataglyphis niger*. *Physiol. Entomol.*, sous presse.

WENSELEERS, T., 1995 - Exocriene klieren als gedragsmodulatoren bij mieren: de ecologie van het markeren van een territorium bij de woestijnmier *Cataglyphis niger* (André, 1881) (Hymenoptera, Formicidae). Mémoire KU Leuven, Belgique, 1995.

INDEX DES AUTEURS
INDEX TO AUTHORS

Aron S. ..... pp. 31-39
Bailez O. ..... pp. 153
Beugnon G. ..... pp. 47-67-161-169
Billen J. ..... pp. 189
Bonabeau E. ..... pp. 175
Bordereau C. ..... pp. 165
Corbara B. ..... pp. 143
De Carli P. ..... pp. 67-125
Dejean A. ..... pp. 11-21-75-179
Deneubourg J.-L. ..... pp. 57-175
Detrain C. ..... pp. 57-157
Errard C. ..... pp. 11
Fanfani A. ..... pp. 125
Garnier-Sillam E. ..... pp. 85
Giovannotti M. ..... pp. 125
Grech-Mora I. ..... pp. 85
Han S.H. ..... pp. 111
Hefetz A. ..... pp. 189
Ikhouane A. ..... pp. 101
Keller L. ..... pp. 31
Lachaud J.-P. ..... pp. 47-67-125-169
Lebrun D. ..... pp. 119
Lenoir A. ..... pp. 75-185
Libert F. ..... pp. 175
Lioni A. ..... pp. 175
López Méndez J.A. ..... pp. 67
Matoub M. ..... pp. 93
McKey D. ..... pp. 1
Mercier J.-L. ..... pp. 75
Meunier L. ..... pp. 1
Ndiaye A.B. ..... pp. 111
Orivel J. ..... pp. 11
Passera L. ..... pp. 31-39
Pasteels J.M. ..... pp. 157
Pastergue-Ruiz I. ..... pp. 161
Pavan G. ..... pp. 125

Peeters C. ..... pp. 169
Pérez-Lachaud G. ..... pp. 169
Pham-Delegue M.-A. ..... pp. 153
Priano M. ..... pp. 125
Robert A. ..... pp. 165
Rouland C. ..... pp. 93-101
Schatz B. ..... pp. 47-67-169
Schoeters E. ..... pp. 189
Sennepin A. ..... pp. 133
Théraulaz G. ..... pp. 175
Tindo M. ..... pp. 21-179
Tuyen V.V. ..... pp. 165
Versaen M. ..... pp. 157
Viana A.M.M. ..... pp. 185
Wenseleers T. ..... pp. 189

INDEX DES MOTS-CLES

Acacia collinsii, 185
Acacia, 1
Achras sapota, 111
Acromyrmex crassispinus, *subterraneus subterraneus*, 185
Aechmea mertensii, 11
Afrique de l'Ouest, 111
Agrégation, 175
Agroécosystème, 67
Agrostis sp., 157
Ahamitermes, 133
Aïra caryophyllea, 157
Allium sp., 157
Amitermes, 133, *evuncifer*, 111
Anacardium occidentale, 111
Anaérobiose, 85
Ancistrotermes, 111, 133, *guineensis*, 101
Andropogon sp., 157
Aneuretus simoni, 133
Angulitermes nilensis, 111
Annona muricata, *squamosa*, 111
Anochetus emarginatus, 11
Anthurium gracile, 11
Aphaenogaster fulva, 133
Aphomomyrmex afer, 1
Apidae, 153
Apis mellifera mellifera, 153
Apis mellifica, 175
Apterostigma auriculatum, 185
Arbres fruitiers, 111
Arbres support, 11
Asterolinum sp., 157
Atta, 67, 133, 185, 189
Attaques, 111
Auto-assemblage, 175
Auto-organisation, 175
Avena fatua, 157
Barteria fistosula, 1
Belonogaster grisea, *juncea juncea*, *petiolata*, 21, 179
Belutia grossuleroides, 11
Biodégradation: fungique, 101, microbienne, 85
Brachypodium ramosum, 157
Brassica sp., 153
Briza sp., 157
Bromus sp., 157
Butinage, 153
Camponotus, 133, 189, *americanus*, *brutus*, 75, *femoratus*, 11, *floridanus*, 39, *socius*, *sericeus*, 75
Casuarina equisetifolia, 111
Cataglyphis cursor, 161, *niger*, 189

Cataulacus mckeyi, 1
Cecropia, 1, spp., 11
Centaurea paniculata, 157
Cerastium sp., 157
Chaînes, 175
Champignon, 185
Cistus monspeliensis, 157
Citrus spp., 111
Cladomyrma, 1
Clusia spp., 11
Co-évolution, 1, 85, 185
Cochenilles, 1
Cocos nucifera, 111
Codonanthe calcarata, 11
Colza, 153
Commensalisme, 133
Commiphora africana, 111
Communication acoustiques, 125
Compétition: interspécifique, 67, 75, intraspécifique, 75
Comportement, 21, 47, 57, 75, 143, 153, 157, 161, 165, 169, 175, 179, 185
Composeae sp., 157
Conflits reines-ouvrières, 31, 39
Contrôle biologique, 47, 67
Coptotermes intermedius, 111
Cornitermes, 133
Crematogaster limata parabiotica, 11
Croton spp., 11
Cryphomyrmex costatus, 185
Cryptotermes havilandi, 111
Cubitermes, 133, *speciosus*, 85
Cycle annuel, 119
Daucus carota, 157
Davilia rugosa, 11
Décision individuelle, 57
Digitaria sanguinalis, 157
Discupiditermes, 133
Disponibilité en graines, 157
Diversitermes, 133
Division du travail, 143
Dolichoderus bispinosus, *debilis*, 11
Dominance, 21, 179
Dorylus (Typhlopone) dentifrons, 133
Drosophila melanogaster, 57
Eciton, 175
Ectatomma quadridens, 125, *ruidum*, 47, 67, 125, 143, 169, *tuberculatum*, 67, 125
Endocellulases, 93
Epidendrum schomburgkii, 11
Epiphytes, 11
Erodium circutarium, 157
Eucalyptus canaldulensis, 111
Euphorbia exigua, 157
Evolution, 1, 133
Filago sp., 157
Flexibilité comportementale, 47, 67
Fondation, 169

Formica exectoides, *fusca* var. *subsericea*, *integra*, *nigra*, *obscuripes*, *pallidefulva*
fuscata, 133, *rufa*, 75, 133
Formicidae, 1, 11, 31, 39, 47, 57, 67, 75, 125, 133, 143, 157, 161, 169, 185, 189
Formicinae, 75
Formicoxenus, 11
Fourmis d'Argentine, 31, 39, 175, moissonneuses, 157
Fourragement, 75
Glande(s): cloacale, 189, frontale, 165
Globitermes sulphureus, 165
Grappes, 175
Grewia bicolor, 111
Guiera senegalensis, 111
Haplodiploïdie, 31
Helichrysum stoechas, 157
Heterotermes ceylonicus, *ferox*, 133
Hiérarchies, 21
Hodotermitidae, 133
Holcus lanatus, 157
Homo sapiens, 133
Hutchinsia petraea, 157
Hymenoptera, 47, 125, 133, 161
Icertia coccinea, 11
Imagos, 119
Incolitermes, 133
Inga spp., 11
Inquilitermes, 133
Interactions, 133
Investissement énergétique, 31
Iridomyrmex detectus, 133, *humilis*, 39, 175, *purpureus*, 75, 133, *sanguineus*, 133
Isoptera, 85, 93, 101, 111, 119, 133, 165
Jardins de fourmis, 11
Jeunes ouvrières, 143
Juncus capitatis, 157
Juniperus oxycedrus, 157
Kalotermitidae, 111, 133
Lasius claviger, *flavus*, *niger*, 133
Lavendula stoechas, 157
Leonardoxa africana, 1
Leucocoprinus (= *Lepiota*), 185
Linepithema humile, 31, 39, 133, 175
Lolium rigidum, 157
Macrotermes, 133, *bellicosus*, 93, 101, *muelleri*, *natalensis*, 101, *subhyalinus*, 101, 111
Mahurea palustris, 11
Mangifera indica, 11, 111
Marchea formicarum, 11
Mastotermitidae, 133
Megaponera foetens, 133
Messor aciculatus, 75, barbarus, 157
Microcerotermes sp., *solidius*, 111
Microtermes hollandei, 111
Moenschia erecta, 157
Monomères aromatiques méthoxylés, 85
Monomorium pharaonis, 39
Morphologie, 125, 169, 189
Mutualisme, 133

Mutualismes plantes-fourmis, 1
Mycetophylax conformis, 185
Mycrogynes, 169
Myrmecia pyriformis, *simillima*, 133
Myrmecocystus mimicus, 75
Myrmelachista, 1
Myrmica, 11, *rubra*, 57, 169
Myrmicocrypta buenzlii, 185
Myschocyttarus, 21, 179, *drewseni*, 179
Nasutitermes, 133, *exitiosus*, *lujae*, 85
Neotermes camerunensis, 111
Nymphes, 119
Odontomachus haematodes, *mayi*, 11, *troglodytes*, 47
Odontotermes nilensis, 111
Odontotermes, 133
Oecophylla longinoda, 11, 175
Orientation spatiale, 161
Osidases, 101
Pachycondyla apicalis, 125, *commutata*, 133, *goeldii*, 11, *marginata*, 133, *villosa*, 11, 47
Paltothyreus tarsatus, 47
Parabioses, 11
Paraponera clavata, 47
Parasites, 1
Peperomia macrostachya, 11
Periplaneta americana, 57
Petalomyrmex phylax, 1
Pheidole sp., 1, *megacephala*, 133, *pallidula*, 31, 57
Phéromone d'alarme,165
Philodendron myrmecophilum, 11
Phyllanthus acidus, 111
Pinus pinaster, 119, *pinea*, 157
Piper sp., 1
Plantago bellardi, 157
Pogonomyrmex occidentalis, 133
Polistes, 21, 179, *metricus*, 179
Polistinae, 21, 179
Pollinisation, 153
Polyéthisme, 143
Polyrachis (*Cyrtomyrma*) *? doddi*, 169
Polyrachys laboriosa, 75
Ponerinae, 11, 47, 67, 125, 143, 169
Prédation, 47, 57, 67
Proies: poids, 47, taille, 57
Promirotermes holmgreni, 111
Psammotermes hybostoma, 111
Pseudacanthotermes spiniger, 101
Pseudomyrmex ferrugineus, 185, *nigropilosa*, 1, *venefica*, 169
Psidium guajava, 111
Punica granatum, 111
Purification, 93
Quercus ilex, 119, *pubescens*, *suber*, 157
Radiola linoïdes, 157
Récolte de graines, 157, de proies, 57
Reconnaissance: coloniale, 185, du couvain, 39
Recrutement, 47, 57

Régime alimentaire, 67, 157
Relations plantes-fourmis, 1, 11
Repères visuels, 161
Reproduction, 31, 169
Réseau de pistes, 157
Reticulitermes (= *Termes frontalis*), 133, *flavipes*, 133, *lucifugus*, *santonensis*, 119
Retour au nid, 161
Rhynotermitidae, 111, 133
Ritualisation, 75
Ropalidia, 21, 179
Rythme d'activité, 75
Sagina sabulata, 157
Sanguisorba minor, 157
Sapindaceae, 11
Sedum album, 157
Sénégal, 111
Séquence comportementale, 47, 153
Serritermes, 133, *serrifer*, 165
Serritermitidae, 133
Serviformica, 133
Sex-ratio, 31
Sexués néoténiques, 119
Sideritis sp., 157
Silene gallica, 157
Solenopsis geminata, 133, 169, *invicta*, 31, *parabiotica*, 11, *saevissima*, 133
Stratégie: défensive, 165, individuelle/collective, 47, 57
Stridulations, 125
Symbiose, 93, 101
Synergie, 133
Syntermes, 133
Taille des graines, 157
Tapinoma, 133
Tenebrio molitor, 47
Termitidae, 93, 101, 111, 133, 165
Termitobacter aceticus, 85
Termitomyces sp., 93, 101, sp. *bellicosus*, *eurhizus*, *medius*, 101
Tetramorium aculeatum, 11
Tetraponera aethiops, *tessmannii*, 1
Théorie de la "sexual deception", 39
Thymus vulgaris, 157
Tracé de piste, 57
Trifolium angustifolium, *arvense*, *campestre*, *guttata*, 157
Ultrasons, 125
Ultrastructure, 189
Velocitermes, 133
Vespidae, 11, 179
Vibrations abdominales, 179
Vismia guyanensis, *latifolia*, *sessilifolia*, 11
Zootermopsidae, 133

KEY WORDS INDEX

Abdominal vibrations, 179
Acacia collinsii, 185
Acacia, 1
Achras sapota, 111
Acoustic communication, 125
Acromyrmex crassispinus, *subterraneus subterraneus*, 185
Activity rhythm, 75
Aechmea mertensii, 11
Aggregation, 175
Agroecosystem, 67
Agrostis sp., 157
Ahamitermes, 133
Aïra caryophyllea, 157
Alarm pheromone,165
Allium sp., 157
Amitermes, 133, *evuncifer*, 111
Anacardium occidentale, 111
Anaerobic, 85
Ancistrotermes, 111, 133, *guineensis*, 101
Andropogon sp., 157
Aneuretus simoni, 133
Angulitermes nilensis, 111
Annona muricata, *squamosa*, 111
Annual cycle, 119
Anochetus emarginatus, 11
Ant-gardens, 11
Ant-plant mutualism, 1
Ant-plant relationships, 1, 11
Anthurium gracile, 11
Aphaenogaster fulva, 133
Aphomomyrmex afer, 1
Apidae, 153
Apis mellifera mellifera, 153
Apis mellifica, 175
Apterostigma auriculatum, 185
Argentine ant, 31, 39, 175
Asterolinum sp., 157
Atta, 67, 133, 185, 189
Attacks, 111
Avena fatua, 157
Barteria fistosula, 1
Behaviour, 21, 47, 57, 75, 143, 153, 157, 161, 165, 169, 175, 179, 185
Behavioural flexibility, 47, 67
Behavioural sequence, 47, 153
Belonogaster grisea, *juncea juncea*, *petiolata*, 21, 179
Belutia grossuleroides, 11
Biodegradation: bacterial, 85, fungic, 101
Biological control, 47, 67
Brachypodium ramosum, 157

Brassica sp., 153
Briza sp., 157
Bromus sp., 157
Callow workers, 143
Camponotus, 133, 189, *americanus*, *brutus*, 75, *femoratus*, 11, *floridanus*, 39, *socius*, *sericeus*, 75
Casuarina equisetifolia, 111
Cataglyphis cursor, 161, *niger*, 189
Cataulacus mckeyi, 1
Cecropia, 1, spp., 11
Centaurea paniculata, 157
Cerastium sp., 157
Chains, 175
Cistus monspeliensis, 157
Citrus spp., 111
Cladomyrma, 1
Clusia spp., 11
Clusters, 175
Co-evolution, 1, 85, 185
Cocos nucifera, 111
Codonanthe calcarata, 11
Colony foundation, 169
Commensalism, 133
Commiphora africana, 111
Competition: interspecific, 67, 75, intraspecific, 75
Composeae sp., 157
Coptotermes intermedius, 111
Cornitermes, 133
Crematogaster limata parabiotica, 11
Croton spp., 11
Cryphomyrmex costatus, 185
Cryptotermes havilandi, 111
Cubitermes, 133, *speciosus*, 85
Daucus carota, 157
Davilia rugosa, 11
Diet, 67, 157
Digitaria sanguinalis, 157
Discupiditermes, 133
Diversitermes, 133
Division of labour, 143
Dolichoderus bispinosus, *debilis*, 11
Dominance, 21, 179
Dorylus (Typhlopone) dentifrons, 133
Drosophila melanogaster, 57
Eciton, 175
Ectatomma quadridens, 125, *ruidum*, 47, 67, 125, 143, 169, *tuberculatum*, 67, 125
Endocellulases, 93
Epidendrum schomburgkii, 11
Epiphytes, 11
Erodium circutarium, 157
Eucalyptus canaldulensis, 111
Euphorbia exigua, 157
Evolution, 1, 133
Filago sp., 157
Foraging, 75, 153

Formica exectoides, *fusca* var. *subsericea*, *integra*, *nigra*, *obscuripes*, *pallidefulva fuscata*, 133, *rufa*, 75, 133
Formicidae, 1, 11, 31, 39, 47, 57, 67, 75, 125, 133, 143, 157, 161, 169, 185, 189
Formicinae, 75
Formicoxenus, 11
Fruit-trees, 111
Fungus, 185
Gland(s): cloacal, 189, frontal, 165
Globitermes sulphureus, 165
Grewia bicolor, 111
Guiera senegalensis, 111
Haplodiploidy, 31
Harvesting ants, 157
Helichrysum stoechas, 157
Heterotermes ceylonicus, *ferox*, 133
Hierarchy, 21
Hodotermitidae, 133
Holcus lanatus, 157
Homing, 161
Homo sapiens, 133
Homoptera, 1
Hutchinsia petraea, 157
Hymenoptera, 47, 125, 133, 161
Icertia coccinea, 11
Imagos, 119
Incolitermes, 133
Individual decision, 57
Inga spp., 11
Inquilitermes, 133
Interactions, 133
Iridomyrmex detectus, 133, *humilis*, 39, 175, *purpureus*, 75, 133, *sanguineus*, 133
Isoptera, 85, 93, 101, 111, 119, 133, 165
Juncus capitatis, 157
Juniperus oxycedrus, 157
Kalotermitidae, 111, 133
Lasius claviger, *flavus*, *niger*, 133
Lavendula stoechas, 157
Leonardoxa africana, 1
Leucocoprinus (= *Lepiota*), 185
Linepithema humile, 31, 39, 133, 175
Lolium rigidum, 157
Macrotermes, 133, *bellicosus*, 93, 101, *muelleri*, *natalensis*, 101, *subhyalinus*, 101, 111
Mahurea palustris, 11
Mangifera indica, 11, 111
Marchea formicarum, 11
Mastotermitidae, 133
Megaponera foetens, 133
Messor aciculatus, 75, barbarus, 157
Methoxylated aromatic monomers, 85
Microcerotermes sp., *solidius*, 111
Microtermes hollandei, 111
Moenschia erecta, 157
Monomorium pharaonis, 39
Morphology, 125, 169, 189
Mutualism, 133

Mycetophylax conformis, 185
Mycrogynes, 169
Myrmecia pyriformis, *simillima*, 133
Myrmecocystus mimicus, 75
Myrmelachista, 1
Myrmica, 11, *rubra*, 57, 169
Myrmicocrypta buenzlii, 185
Myschocyttarus, 21, 179, *drewseni*, 179
Nasutitermes, 133, *exitiosus*, *lujae*, 85
Neotenic reproductives, 119
Neotermes camerunensis, 111
Nymphs, 119
Odontomachus haematodes, *mayi*, 11, *troglodytes*, 47
Odontotermes nilensis, 111
Odontotermes, 133
Oecophylla longinoda, 11, 175
Oilsee rape, 153
Osidases, 101
Pachycondyla apicalis, 125, *commutata*, 133, *goeldii*, 11, *marginata*, 133, *villosa*, 11, 47
Paltothyreus tarsatus, 47
Parabiosis, 11
Paraponera clavata, 47
Parasites, 1
Peperomia macrostachya, 11
Periplaneta americana, 57
Petalomyrmex phylax, 1
Pheidole sp., 1, *megacephala*, 133, *pallidula*, 31, 57
Philodendron myrmecophilum, 11
Phyllanthus acidus, 111
Pinus pinaster, 119, *pinea*, 157
Piper sp., 1
Plantago bellardi, 157
Pogonomyrmex occidentalis, 133
Polistes, 21, 179, *metricus*, 179
Polistinae, 21, 179
Pollination, 153
Polyethism, 143
Polyrachis (*Cyrtomyrma*) *? doddi*, 169
Polyrachys laboriosa, 75
Ponerinae, 11, 47, 67, 125, 143, 169
Predation, 47, 57, 67
Prey foraging, 57
Prey: size, 57, weight, 47
Promirotermes holmgreni, 111
Psammotermes hybostoma, 111
Pseudacanthotermes spiniger, 101
Pseudomyrmex ferrugineus, 185, *nigropilosa*, 1, *venefica*, 169
Psidium guajava, 111
Punica granatum, 111
Purification, 93
Queen-worker conflict, 31, 39
Quercus ilex, 119, *pubescens*, *suber*, 157
Radiola linoïdes, 157
Recognition: brood, 39, colony, 185
Recruitment, 47, 57

Reproduction, 31, 169
Reticulitermes (= *Termes frontalis*), 133, *flavipes*, 133, *lucifugus*, *santonensis*, 119
Rhynotermitidae, 111, 133
Ritualisation, 75
Ropalidia, 21, 179
Sagina sabulata, 157
Sanguisorba minor, 157
Sapindaceae, 11
Sedum album, 157
Seed availability, 157
Seed harvesting, 157
Seed size, 157
Self-assembling, 175
Self-organisation, 175
Senegal, 111
Serritermes, 133, *serrifer*, 165
Serritermitidae, 133
Serviformica, 133
Sex allocation, 31
Sex-ratio, 31
Sexual deception theory, 39
Sideritis sp., 157
Silene gallica, 157
Solenopsis geminata, 133, 169, *invicta*, 31, *parabiotica*, 11, *saevissima*, 133
Spatial orientation, 161
Strategies: defensive, 165, individual/collective, 47, 57
Stridulations, 125
Supporting trees, 11
Symbiosis, 93, 101
Synergy, 133
Syntermes, 133
Tapinoma, 133
Tenebrio molitor, 47
Termitidae, 93, 101, 111, 133, 165
Termitobacter aceticus, 85
Termitomyces sp., 93, 101, sp. *bellicosus*, *eurhizus*, *medius*, 101
Tetramorium aculeatum, 11
Tetraponera aethiops, *tessmannii*, 1
Thymus vulgaris, 157
Trail-laying behaviour, 57
Trifolium angustifolium, *arvense*, *campestre*, *guttata*, 157
Trunk trails, 157
Ultrasounds, 125
Ultrastructure, 189
Velocitermes, 133
Vespidae, 11, 179
Vismia guyanensis, *latifolia*, *sessilifolia*, 11
Visual landmarks, 161
West Africa, 111
Zootermopsidae, 133

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce volume n° 10 des "*Actes des Colloques Insectes Sociaux*" a été rendue possible grâce à la collaboration de Bruno CORBARA, Alain DEJEAN, Claire DETRAIN, Christine ERRARD, Jacques GERVET, Alain LENOIR, Luc PASSERA, Michel PRATTE et Yves ROISIN, qui ont accepté de relire un certain nombre de manuscrits. Nous les en remercions vivement.

Nous tenons également à remercier le Fonds National Belge de la Recherche Scientifique ainsi que la Communauté Française de Belgique pour leur contribution à l'organisation du Colloque de Bruxelles.

(Dessin de couverture : Gravure sur bois tirée de l'édition de 1943 de "*La Vie des Fourmis*" par Maurice Maeterlinck)
(Dessin de page 4 : Page de couverture de la même édition de 1943 de "*La Vie des Fourmis*" par Maurice Maeterlinck)

ACTES DES
COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Vincent FOURCASSIÉ)

VOL.10 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, BRUXELLES 28-30 Août 1995

(d'après M. Maeterlinck, 1943)

ACTES DES
COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Vincent FOURCASSIÉ)

**VOL.10 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
BRUXELLES 28-30 Août 1995**

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-09-0

Dépôt légal : 2ème trimestre 1996
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

Vincent FOURCASSIÉ
Laboratoire d'**E**thologie et **P**sychologie **A**nimale
URA CNRS 1837
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex

Prix : 100 Francs

Jean-Paul LACHAUD : **L**aboratoire d'**E**thologie et **P**sychologie **A**nimale (LEPA)
UMR CNRS 5550
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex (France)
et
El **CO**legio de la Frontera **SUR** (ECOSUR)
Apdo. Postal 36
Carretera Antiguo Aeropuerto Km 2.5
30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

Vincent FOURCASSIÉ : **L**aboratoire d'**E**thologie et **P**sychologie **A**nimale (LEPA)
UMR CNRS 5550
Université Paul-Sabatier
118 Route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex (France)

COLLOQUE INSECTES SOCIAUX
BRUXELLES - 28 au 30 Août 1995

LISTE DES PARTICIPANTS

-=-=-=-=-=-=-

ARON Serge (Toulouse, France)
ASTRUC Cyril (Villetaneuse, France)
BAILEZ Omar Eduardo (Bures sur Yvette, France)
BILLEN Johan (Louvain, Belgique)
BORDEREAU Christian (Dijon, France)
CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique)
CAMMAERTS Roger (Bruxelles, Belgique)
CHRÉTIEN Léticia (Bruxelles, Belgique)
CORBARA Bruno (Paris, France)
DAHBI Abdallah (Villetaneuse, France)
DE BISEAU Jean-Christophe (Bruxelles, Belgique)
DE CARLI Paola (Toulouse, France)
DELIGNE Jean (Bruxelles, Belgique)
DENEUBOURG Jean-Louis (Bruxelles, Belgique)
DETRAIN Claire (Bruxelles, Belgique)
DIETEMANN Vincent (Villetaneuse, France)
ERRARD Christine (Villetaneuse, France)
FOURCASSIÉ Vincent (Toulouse, France)
FREITAG Anne (Lausanne, Suisse)
GARNIER-ZARLI Evelyne (Créteil, France)
GOBIN Bruno (Louvain, Belgique)
GRECH-MORA Isabelle (Créteil, France)
HAN Sun Heat (Dakar, Sénégal)
HEREDIA Ana (Bruxelles, Belgique)
IKHOUANE Ahmed (Créteil, France)
JAISSON Pierre (Villetaneuse, France)
JOSENS Guy (Bruxelles, Belgique)
LACAU Sébastien (Gagny, France)
LACHAUD Jean-Paul (Toulouse, France et Tapachula, Mexique)
LAVAL Jean-Christophe (Villetaneuse, France)
LEBRUN Daniel (Nantes, France)
LENOIR Alain (Villetaneuse, France)
LEPAGE Michel (Paris, France)
LEPONCE Maurice (Bruxelles, Belgique)
LIONI Arnaud (Toulouse, France)
MATOSO-VIANA Ana Maria (Villetaneuse, France)
MATOUB Mustapha (Créteil, France)
MCKEY Doyle (Montpellier, France)
MERCIER Jean-Luc (Villetaneuse, France)
MEUNIER Loïc (Montpellier, France
MONNIN Thibaud (Villetaneuse, France)
MORA Philippe (Créteil, France)
NOWBAHARI Elise (Villetaneuse, France)
ORIVEL Jerôme (Villetaneuse, France)
PASSERA Luc (Toulouse, France)
PASTEELS Jacques (Bruxelles, Belgique)
PEETERS Christian (Villetaneuse, France)
QUINET Yves (Bruxelles, Belgique)
ROBERT Alain (Dijon, France)
ROISIN Yves (Bruxelles, Belgique)
RONCIN Eric (Toulouse, France)
ROULAND Corinne (Créteil, France)
RUELLE Jean (Namur, Belgique)
SAFFRE Fabrice (Bruxelles, Belgique)
SCHATZ Bertrand (Toulouse, France)
SCHNEIDER Marc-André (Lausanne, Suisse)
SCHOETERS E. (Leuven, Belgique)
SENNEPIN Alain (Sain-Priest La Prugne, France)
TINDO Maurice (Yaoundé, Cameroun)
VERCAUTEREN Mercedes (Bruxelles, Belgique)
VERHAEGHE Jean-Claude (Treignes, Belgique)
VERSAEN Misha (Bruxelles, Belgique)
WENSELEERS Tom (Louvain, Belgique)
WHEELER Diana (Tucson, AZ, USA)

TABLE DES MATIERES

1. Evolution des mutualismes plantes-fourmis : quelques éléments de réflexion.
par D. McKey & L. Meunier ..... p. 1

2. La parabiose dans les jardins de fourmis.
par J. Orivel, C. Errard & A. Dejean ..... p. 11

3. Structure de la hiérarchie de dominance chez *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae : Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 21

4. Conflits reines-ouvrières et variations de la sex-ratio chez *Pheidole pallidula.*
par S. Aron, L. Passera & L. Keller ..... p. 31

5. La reconnaissance du sexe larvaire chez les fourmis : la fourmi d'Argentine et les larves mâles.
par L. Passera & S. Aron ..... p. 39

6. Flexibilité du comportement de prédation en fonction du poids des proies chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).
par B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 47

7. Origine de la diversité des réponses collectives des fourmis lors de la récolte de proies.
par C. Detrain & J.-L. Deneubourg ..... p. 57

8. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical.
par J.-P. Lachaud, J.A. López Méndez, B. Schatz, P. De Carli & G. Beugnon ..... p. 67

9. Compétition trophique entre fourmis arboricoles : mise en évidence de comportements ritualisés.
par J.-L. Mercier, A. Dejean & A. Lenoir ..... p. 75

10. Mise en évidence de la dégradation microbienne de monomères aromatiques méthoxylés en anaérobiose chez *Nasutitermes lujae.*
par I. Grech-Mora & E. Garnier-Sillam ..... p. 85

11. Purification d'une endocellulase chez *Macrotermes bellicosus* (Termitidae - Macrotermitinae) et chez son champignon symbiotique *Termitomyces* sp.
par M. Matoub & C. Rouland ..... p. 93

12. Etude de la biodégradation, *in vivo* et *in vitro*, de polymères glucidiques par trois champignons du genre *Termitomyces*.
par A. Ikhouane & C. Rouland ..... p. 101

13. Dégâts causés par les termites (Isoptera) sur les arbres fruitiers dans la région de Dakar (Sénégal).
par S.H. Han & A.B. Ndiaye ..... p. 111

14. Le cycle annuel de développement de *Reticulitermes santonensis* Feytaud dans l'Ouest de la France.
par D. Lebrun ..... p. 119

15. Analyse comparative des stridulations émises par 4 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae).
par P. De Carli, G. Pavan, M. Priano, J.-P. Lachaud, A. Fanfani & Giovannotti ..... p. 125

16. Fonction synergique des interactions termites / fourmis.
par A. Sennepin ..... p. 133

17. La division du travail dans un groupe de jeunes ouvrières chez la fourmi *Ectatomma ruidum* (Ponerinae).
par B. Corbara ..... p. 143

18. Analyse de la structure du comportement de butinage de l'abeille *Apis mellifera* L. sur colza.
par O. Bailez & M.-H. Pham Delegue ..... p. 153

19. Récolte de graines et dynamique du réseau de pistes chez la fourmi moissonneuse *Messor barbarus*.
par C. Detrain, M. Versaen & J.M. Pasteels ..... p. 157

20. Le retour au nid et l'utilisation des repères visuels terrestres chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae).
par I. Pastergue-Ruiz & G. Beugnon ..... p. 161

21. Stratégies défensives chez *Globitermes sulphureus*.
par A. Robert, V.V. Tuyen & C. Bordereau ..... p. 165

22. Existence de microgynes chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger.
par B. Schatz, J.-P. Lachaud, C. Peeters, G. Pérez-Lachaud & G. Beugnon ..... p. 169

23. Dynamique de formation des grappes et des chaînes chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*).
par G. Théraulaz, A. Lioni, F. Libert, E. Bonabeau & J.-L. Deneubourg ..... p. 175

24. Vibrations abdominales chez *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae : Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 179

25. Reconnaissance coloniale du champignon chez *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.
par A.M. M. Viana & A. Lenoir ..... p. 185

26. Morphologie et ultrastructure de la glande cloacale chez *Cataglyphis niger*.
par T. Wenseleers, E. Schoeters, J. Billen & A. Hefetz ..... p. 189

INDEX DES AUTEURS ..... p. 195

INDEX DES MOTS-CLÉS ..... p. 197

CONTENTS

1. The evolution of ant-plant mutualism: some elements.
par D. McKey & L. Meunier ..... p. 1

2. Parabiosis in ant gardens.
par J. Orivel, C. Errard & A. Dejean ..... p. 11

3. Structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 21

4. Queen-worker conflict and inter-nest sex-ratio variation in the ant *Pheidole pallidula*.
par S. Aron, L. Passera & L. Keller ..... p. 31

5. Sex brood recognition in ants: the Argentine ant and the male larvae.
par L. Passera & S. Aron ..... p. 39

6. Flexibility of predatory behavior according to the weight of prey in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).
par B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 47

7. Origin of multiple collective strategies in ants during prey scavenging.
par C. Detrain & J.-L. Deneubourg ..... p. 57

8. Comparison of the predatory impact of two ponerine ant species of the genus *Ectatomma* in a neotropical agroecosystem.
par J.-P. Lachaud, J.A. López Méndez, B. Schatz, P. De Carli & G. Beugnon ..... p. 67

9. Trophic competition between arboreal ants: emergence of ritualized behavior.
par J.-L. Mercier, A. Dejean & A. Lenoir ..... p. 75

10. Degradation of methoxylated aromatic monomers by the strict anaerobic bacterium from the digestive tract of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae*.
par I. Grech-Mora & E. Garnier-Sillam ..... p. 85

11. Purification of an endocellulase from *Macrotermes bellicosus* (Termitidae, Macrotermitinae) and from its symbiotic fungus *Termitomyces* sp.
par M. Matoub & C. Rouland ..... p. 93

12. Glucidic polymers biodegradation, *in vivo* and *in vitro*, by three termites symbiotic fungi *Termitomyces*.
par A. Ikhouane & C. Rouland ..... p. 101

13. Damage caused by termites (Isoptera) on fruit-trees in the Dakar region (Sénégal).
par S.H. Han & A.B. Ndiaye ..... p. 111

14. The annual cycle of *Reticulitermes santonensis* Feytaud in the West of France.
par D. Lebrun ..... p. 119

15. Comparative analysis of the stridulations from 4 ponerine ant species (Hymenoptera, Formicidae).
par P. De Carli, G. Pavan, M. Priano, J.-P. Lachaud, A. Fanfani & Giovannotti ..... p. 125

16. Synergic function of termites / ants interactions.
par A. Sennepin ..... p. 133

17. The division of labour in a group of callow workers of the ant *Ectatomma ruidum* (Ponerinae).
par B. Corbara ..... p. 143

18. Analysis of the structure of foraging behaviour in the honeybee *Apis mellifera* L. on oilseed rape.
par O. Bailez & M.-H. Pham Delegue ..... p. 153

19. Seed harvesting and dynamics of trunk trail system of the Mediterranean ant *Messor barbarus*.
par C. Detrain, M. Versaen & J.M. Pasteels ..... p. 157

20. The homing and the use of visual landmarks by the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae).
par I. Pastergue-Ruiz & G. Beugnon ..... p. 161

21. Defensive strategies in *Globitermes sulphureus*.
par A. Robert, V.V. Tuyen & C. Bordereau ..... p. 165

22. Existence of microgynes in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger.
par B. Schatz, J.-P. Lachaud, C. Peeters, G. Pérez-Lachaud & G. Beugnon ..... p. 169

23. Dynamics of clusters and chains formation in the Argentine ant *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*).
par G. Théraulaz, A. Lioni, F. Libert, E. Bonabeau & J.-L. Deneubourg ..... p. 175

24. Abdominal vibrations in *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae).
par M. Tindo & A. Dejean ..... p. 179

25. Fungus recognition of the ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.
par A.M. M. Viana & A. Lenoir ..... p. 185

26. Morphology and ultrastructure of the cloacal gland in *Cataglyphis niger*.
par T. Wenseleers, E. Schoeters, J. Billen & A. Hefetz ..... p. 189

INDEX TO AUTHORS ..... p. 195

INDEX DES MOTS-CLÉS ..... p. 197

KEY WORDS INDEX ..... p. 203

ACKNOWLEDGMENTS ..... p. 209

KEY WORDS INDEX ..... p. 203

REMERCIEMENTS ..... p. 209

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 1-9 (1996)

ÉVOLUTION DES MUTUALISMES PLANTES-FOURMIS - QUELQUES ÉLÉMENTS DE RÉFLEXION -

McKey D. et Meunier L.

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive CNRS-UPR 8481
B.P. 5051 34033 Montpellier Cedex 01
et
Institut des Sciences de l'Évolution CNRS-URA 327
Université Montpellier II 34000 Montpellier

Résumé : Dans l'un des types de mutualismes plantes-fourmis, une plante est protégée par une colonie de fourmis, en échange de nourriture et d'un site de nidification. Nous montrons ici que l'étude de l'évolution de ces systèmes doit tenir compte non seulement de la compétition entre espèces de fourmis associées aux mêmes plantes, mais aussi de l'existence de conflits entre fourmis et plantes, de stratégies parasites, ainsi que du rôle des cochenilles élevées par certaines espèces de fourmis. Ces considérations soulignent l'importance et la nécessité d'études approfondies sur la biologie des fourmis associées aux plantes.

Mots-clés : *Mutualisme plantes-fourmis, évolution, coévolution, parasites, cochenilles.*

Abstract : The evolution of ant-plant mutualism : some elements.
In one of the types of ant-plant mutualisms, ants protect the host plant in exchange for resources and nest sites. We show here that the evolution of these systems can only be studied by taking into account competition between ant species for host plants, potential conflicts between the ant colony and the host plant, parasitic strategies of some ants, and the role of homoptera tended by some ant species. These considerations emphasize the need for thorough studies of these plant-ants.

Key-words : Ant-plant mutualisms, evolution, coevolution, parasites, homoptera.

INTRODUCTION

Trente ans se sont écoulés maintenant depuis la parution des travaux pionniers de Janzen (1966, 1967) sur les *Acacia* à fourmis d'Amérique centrale. Ces travaux ont ramené les symbioses plantes-fourmis, sujet fascinant pour de nombreux naturalistes du siècle dernier, dans le cadre de la biologie évolutive moderne.

La grande question - les fourmis de ces systèmes sont-elles des parasites, comme le pensait Wheeler (1942), ou bien des mutualistes ? - semble bien être résolue en faveur du mutualisme. Dans des systèmes différents, des travaux de terrain ont montré que les fourmis protègent effectivement les plantes contre les herbivores, en échange de cavités pour se loger et de nourriture (voir Fonseca, 1994). Ainsi en Afrique les énormes *Tetraponera aethiops* qui vivent dans *Barteria fistulosa* font-elles fuir les singes (McKey, 1974) et même les éléphants (Janzen, 1972). Cependant la protection est aussi efficace dans le cas de petites fourmis peu agressives comme *Pheidole* sp. (Letourneau, 1983) qui habitent les poches pétiolaires de *Piper* sp. en Amérique centrale, ou *Petalomyrmex phylax* vivant dans les tiges creuses de *Leonardoxa africana* dans le sous-bois des forêts camerounaises (McKey, 1984).

Néanmoins, si une biologie comparée des mutualismes plantes-fourmis est aujourd'hui amorcée (Davidson et McKey, 1993a, b) la mise en place et l'évolution de ces systèmes restent des domaines encore très mal connus. En effet, bien que beaucoup d'efforts aient été réalisés

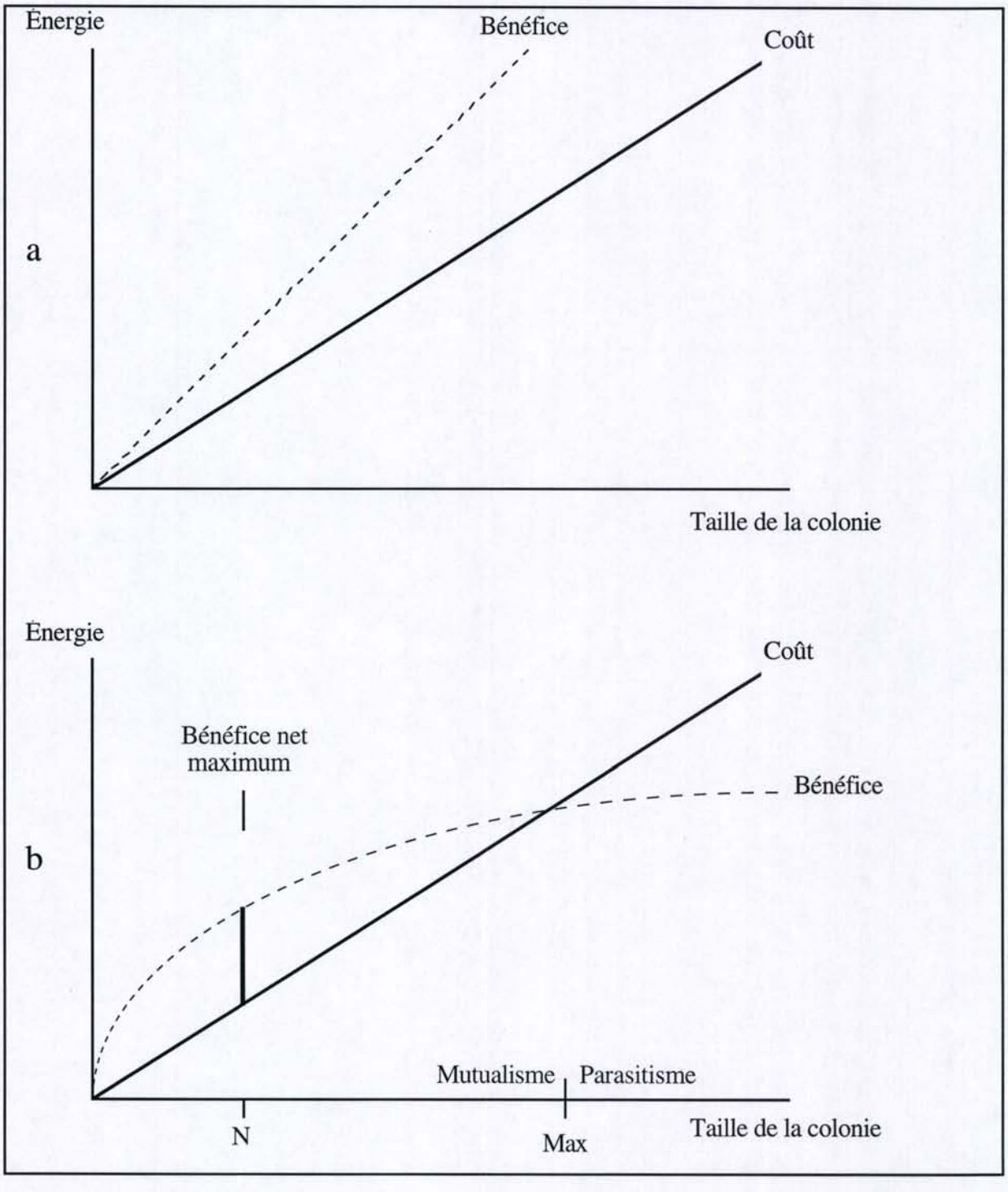


Figure 1 : *Modèle graphique des coûts et bénéfices du maintien d'une colonie de taille croissante (nombre d'ouvrières) pour une plante myrmécophyte. (a) Hypothèse simple d'un bénéfice à croissance linéaire. (b) Le bénéfice atteint un plateau lorsque la taille de la colonie augmente; 'N' est la taille de la colonie pour laquelle le bénéfice net est maximal; 'Max' est la taille de la colonie pour laquelle le bénéfice net est nul; au-delà de ce point, il s'agit d'un parasitisme. (d'après Fonseca, 1993).*

Graphic models of cost and benefit to a myrmecophyte of maintaining increasing ant colony size. (a) Simple hypothesis in which the increase of the benefit is linear. (b) The benefit reaches a limit with colony growth; N is the colony size that produces the greatest net benefit to the plant; Max is the colony size with zero net benefit. (from Fonseca, 1993).

sur le partenaire végétal de l'association, où l'on voit les adaptations les plus spectaculaires comme les corps nourriciers ou les domaties, l'étude des fourmis a bien souvent été abordée de façon superficielle, comme si leur biologie se réduisait à leur fonction de protection. Or, pour comprendre les mutualismes et leur évolution, il est indispensable de tenir compte des deux partenaires à la fois. C'est pourquoi nous invitons à l'étude des fourmis associées aux plantes, afin de rétablir un équilibre nécessaire pour élucider l'évolution des associations plantes-fourmis.

Nous présentons ici quelques réflexions ayant pour but, d'une part de montrer qu'il y a encore beaucoup de découvertes importantes à faire dans ces systèmes pour peu que l'on tienne compte de la biologie des fourmis impliquées, et d'autre part que ces systèmes peuvent être de bons modèles d'étude pour aborder des questions d'importance générale dans l'étude des insectes sociaux.

I- Quelques modèles coûts-bénéfices et leurs implications évolutives.

Dans un premier modèle, les plantes qui offrent le plus de ressources aux fourmis, comme la nourriture ou le site de nidification, auront une force d'ouvrières plus grande ou plus active, et bénéficieront donc de plus de protection. Les fourmis qui protègent plus efficacement la plante auront elles-mêmes un plus grand taux de croissance ou de survie. Par analogie avec la "course aux armements", nous pouvons appeler ce modèle "course aux bénéfices". Cependant il ne permet pas de dire quand ce processus va s'arrêter : il est nécessaire pour cela de tenir compte des coûts et bénéfices de l'association. La défense biotique contre les herbivores coûte cher à la plante (construction des domaties, apport de nourriture, etc.) et on peut supposer que le coût du maintien des fourmis est une fonction linéaire croissante de la taille de la colonie en nombre d'ouvrières (Fig. 1a). Chaque individu supplémentaire ajoute un coût constant et prévisible. On peut également supposer que le bénéfice pour la plante est aussi une fonction linéaire croissante de la taille de la colonie (Fig. 1a). Quand le bénéfice est supérieur au coût, il s'agit d'un mutualisme. Pourtant les bénéfices ne continuent pas d'augmenter indéfiniment de façon linéaire (Fig. 1b) : à partir d'un nombre seuil de fourmis, le bénéfice marginal par fourmi supplémentaire commence à diminuer. La courbe de bénéfice prend une forme asymptotique, et tend vers une valeur correspondant à une taille de colonie assurant une protection quasiment maximale. Au-delà de cette taille le rapport bénéfice/coût diminue.

Ce modèle montre bien qu'il existe dans ces sytèmes un continuum entre mutualisme et parasitisme, néanmoins il présente une lacune importante : il ne tient pas compte de la reproduction des fourmis. En effet, plus les fourmis investiront l'énergie que leur offre la plante dans la production de sexués (une des composantes de la valeur adaptative) plus le rapport bénéfice/coût sera faible puisque les individus sexués ne participent pas à la fonction de protection de la plante. Il existe donc un potentiel pour des conflits entre plantes et fourmis. La résolution de ces conflits devrait être l'un des résultats majeurs de la coévolution. Dans les cas où une protection efficace se traduit par une durée de vie prolongée de la plante et de sa colonie de fourmis, et où les opportunités de colonisation sont peu fréquentes, la solution du mutualisme est probable. En effet, dans ces conditions, la meilleure stratégie pour la fourmi est de protéger l'hôte qu'elle a déjà. Les intérêts de la plante et de la fourmi tendent alors à converger. Il s'agit d'une situation analogue à celle de pathogènes devenant moins virulents quand la probabilité de transmission est faible.

Selon ce point de vue, les paramètres démographiques des espèces (taux de croissance de la colonie, taux de production de sexués, durée de vie, etc.) pourraient avoir joué un rôle crucial dans la mise en place des associations et/ou avoir subi de fortes pressions de sélection lors de leur évolution. Toutefois un manque de données concernant les espèces mutualistes et leurs espèces soeurs non mutualistes ne permet pas de conclure. Compte tenu de l'importance

évolutive des paramètres démographiques des fourmis en relation avec la plante hôte, nous considérons les recherches en ce domaine comme une priorité.

Ces modèles simples sont utiles pour aider à définir ou préciser les règles de base du fonctionnement et de l'évolution de ces systèmes, mais passent sous silence la diversité des associations plantes-fourmis.

II- Éléments de diversité écologique des associations plantes-fourmis.

Les *Acacia*, qui restent les mieux étudiés, ont beaucoup influencé notre image de "la plante à fourmis" : investissement important dans la colonie de fourmis agressives qui patrouillent les feuilles de toute classe d'âge ; perte des défenses chimiques et structurelles des feuilles, et remplacement par la défense biotique (Janzen, 1966, 1967). Pourtant, beaucoup de symbioses plante-fourmis ne correspondent pas à cette image : chez *Leonardoxa*, arbre de sous-bois, la plante investit peu dans le maintien des fourmis. Les colonies ont une petite biomasse par rapport à la surface foliaire, et les ouvrières sont petites et peu agressives. Les feuilles adultes sont bien protégées par des défenses chimiques et mécaniques : Seules les jeunes feuilles doivent être protégées par les fourmis contre des herbivores spécialisés de petite taille (McKey, 1984). Ainsi, il existe différentes stratégies de défense chez les plantes myrmécophytes, en fonction de la quantité relative d'énergie investie dans les défenses biotiques et abiotiques.

La répartition de la biomasse des fourmis peut aussi varier d'un système à l'autre. Par exemple, les individus de *Tetraponera aethiops* sont très grands, mais leurs colonies sont peu populeuses (Janzen, 1972), à l'inverse de *Petalomyrmex phylax*. Ce caractère est bien évidemment à mettre en correspondance avec le type de prédateur principal de la plante : animaux de grande taille pour les premiers, et petits insectes pour les seconds.

Une autre source de diversité dans les symbioses plantes-fourmis provient du fait que bien souvent plusieurs espèces de plantes et de fourmis peuvent être impliquées dans un même système. Il s'agit là d'un point qu'il est important de souligner, puisque trop souvent, par souci de simplification, l'association est présentée comme étant le fait d'une seule espèce de plante interagissant avec une seule espèce de fourmis. Ainsi chez *Cecropia*, au moins trois espèces de plantes hébergent localement des fourmis spécialisées appartenant à cinq genres différents. Comme chaque arbre adulte est habité par une espèce de fourmis en exclusivité, et que les arbres juvéniles sont souvent habités par plusieurs colonies en fondation, on peut supposer qu'il existe entre ces espèces une forte compétition interspécifique pour les arbres. Des observations directes de combats aboutissant à une exclusion compétitive, accompagnées d'expériences, ont confirmé cette hypothèse (Davidson et McKey, 1993a, b).

Pour élucider l'évolution de ces systèmes, il est donc nécessaire d'étudier la compétition inter- et intraspécifique afin de comprendre l'organisation des communautés de fourmis. Des recherches récentes ont montré que l'un des facteurs clés responsables du succès ou de l'échec d'une espèce de fourmis au cours de la compétition interspécifique est lié à l'écologie de la plante-hôte. En effet, c'est la quantité de ressources disponibles pour les fourmis par unité de temps qui semble le facteur le plus important (Davidson et Fisher, 1991). L'activité intense de patrouille, les agressions, la croissance rapide de la colonie nécessitent de l'énergie. Si la plante-hôte pousse dans un habitat pauvre en ressources, le coût du maintien de fourmis très actives est insoutenable. Dans de telles conditions, une coexistence stable n'est possible que pour des fourmis moins exigeantes en ressources. La conséquence est double : premièrement il existe une correspondance entre la biologie des fourmis (fourmis agressives à croissance rapide *vs.* fourmis peu agressives à croissance lente) et les types écologiques de plantes (plantes de chablis *vs.* plantes de sous-bois), et deuxièmement il en résulte une structuration particulière des communautés, dans laquelle certaines espèces de plantes sont plus fréquemment associées à

certaines espèces de fourmis, sans qu'il y ait nécessairement eu évolution d'une spécificité des associations (Jordano, 1987). Ainsi, il est probable que la compétition interspécifique entre fourmis ait créé les conditions propices à l'évolution de la spécificité, qui est nécessaire pour une coévolution stricte entre plantes et fourmis.

Par ailleurs, beaucoup de caractères coévolués des fourmis et des plantes peuvent prendre un sens dans le contexte de la compétition. Les poils raides, par exemple, caractère convergent de beaucoup de myrmécophytes à poches foliaires cantonnées dans les sous-bois de toutes les régions tropicales (Davidson et McKey, 1993a), pourraient favoriser les espèces de fourmis de petite taille, qui seules peuvent passer entre les poils pour utiliser les ressources offertes par la plante et qui sont suffisamment peu exigeantes pour être des mutualistes efficaces de ces plantes des habitats pauvres en lumière. De même, le comportement 'allélopathique' de certaines fourmis associées aux plantes, qui attaquent la végétation autour de leur hôte, pourrait être interprété comme un moyen d'éviter les invasions par d'autres espèces de fourmis qui utilisent la végétation environnante comme pont pour accéder à l'arbre (Davidson *et al.*, 1988).

Les systèmes plantes-fourmis varient aussi selon le nombre de partenaires en jeu : lorsque les fourmis élèvent des cochenilles à l'intérieur des domaties il y a trois partenaires, contrairement aux associations n'incluant que la plante et les fourmis.

Un point très important de la biologie des fourmis à plante est le nombre de reines par colonie. Certaines espèces sont monogynes, d'autres deviennent polygynes secondairement. Par ailleurs, des variations intraspécifiques spatiales ou temporelles dans le degré de polygynie pourraient exister chez *Petalomyrmex phylax* (Meunier, Gaume et McKey, obs. non publiées). Comprendre les causes et les conséquences de ces différences, en tenant compte de l'association avec la plante, est l'un des enjeux majeurs de l'étude des fourmis associées aux plantes.

Enfin, une autre source de diversité des associations réside dans le fait qu'une même plante offre un environnement différent selon son stade de développement. Un arbre juvénile n'a pas la même taille, ni la même vitesse de croissance, et n'offre pas la même quantité de ressources qu'un arbre plus âgé. D'autre part, la probabilité de survie de l'arbre, et donc de la colonie, diffère selon l'âge de la plante. Ces différences peuvent conduire à une spécialisation sur un des stades de vie de l'arbre et à une succession d'espèces de fourmis sur l'hôte.

C'est cet aspect de l'organisation des communautés de fourmis qui ouvre la voie à des stratégies parasites. En effet, si le seul habitant de la plante devenait parasite, la plante perdrait ses caractères de myrmécophyte. En revanche, si ces caractères sont maintenus par l'interaction avec au moins une espèce mutualiste, des stratégies de fourmis parasites peuvent être évolutivement stables, en particulier lors du stade juvénile de la plante, pendant lequel la probabilité de survie est la plus faible et les opportunités de colonisation les plus fréquentes, ce qui constitue des conditions favorables à une divergence d'intérêts entre la plante et les fourmis.

III- Des parasites et des cochenilles

On peut envisager plusieurs types de parasites, nous allons en présenter trois. D'abord, il peut y avoir des 'parasites permanents', c'est-à-dire des espèces qui sont parasites dans toute la gamme de conditions, parce que le bénéfice qu'elles apportent est toujours inférieur au coût (fig. 2a). Ainsi, *Pseudomyrmex nigropilosa*, une espèce de fourmis spécialisées sur les *Acacia*, ne protège pas du tout et convertit les ressources des plantes juvéniles non occupées par d'autres espèces en une production précoce et importante d'individus ailés (Janzen, 1975). Ce type de parasites ne peut persister que lorsque les opportunités de colonisation sont très fréquentes.

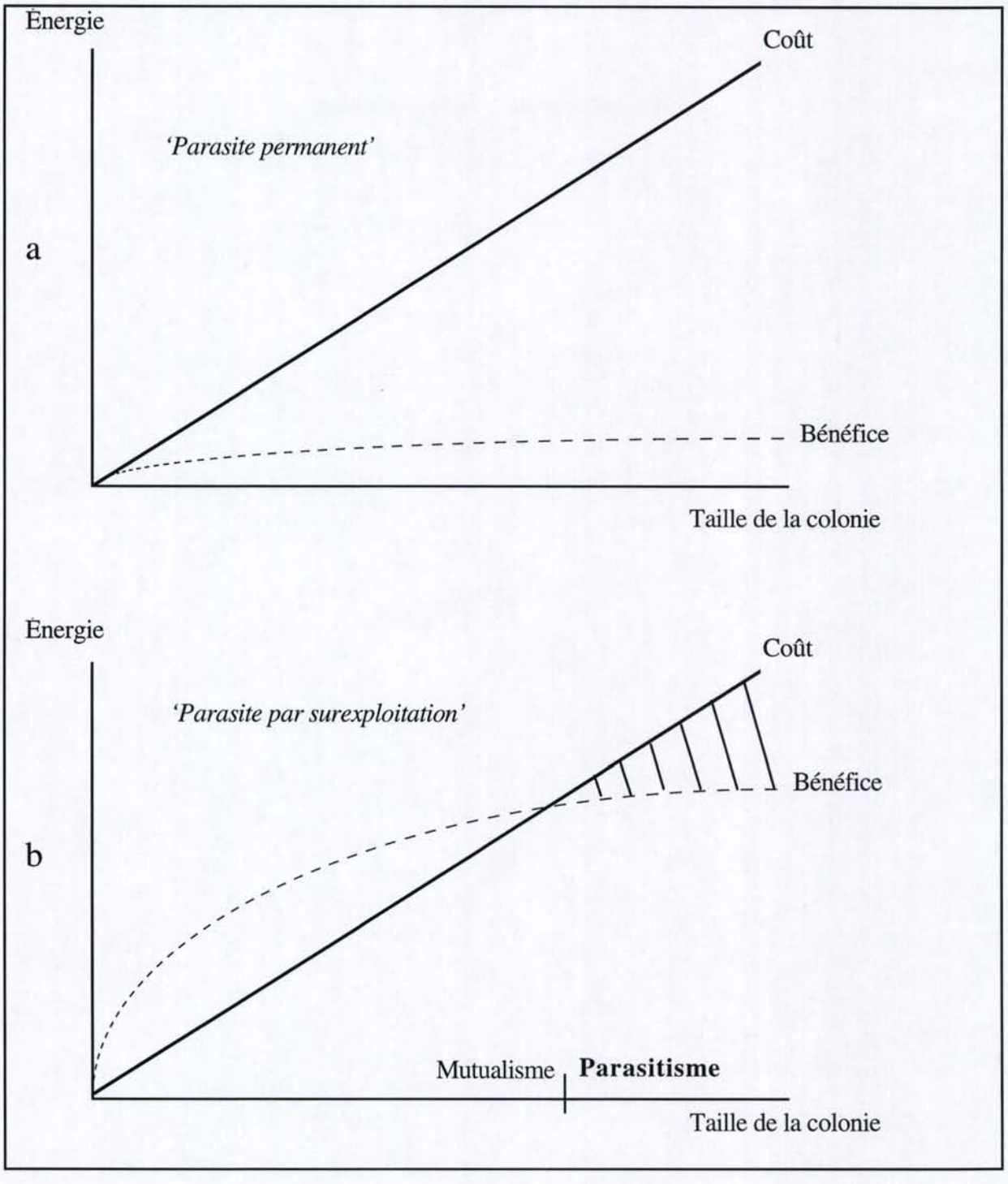


Figure 2 : Modèle graphique des coûts et bénéfices du maintien d'une taille de colonie croissante (nombre d'ouvrières) pour une plante myrmécophyte, selon le type de stratégie parasite. (a) 'Parasite permanent': le bénéfice est toujours inférieur au coût. (b) 'Parasite par surexploitation'. Les fourmis protègent la plante, mais prélèvent trop de ressources : le coût devient supérieur au bénéfice.

Graphic models of cost and benefit to a myrmecophyte of maintaining increasing ant colony size, for parasitic ant strategies. (a) 'Permanent parasite' : the benefit is always lower than the cost. (b) 'Parasite by overexploitation'. The ants protect the plant, but take too many resources from the plant: the cost becomes greater than the benefit.

Un deuxième type de parasite est un 'mauvais mutualiste' qui protège un peu la plante, mais exclut un 'bon mutualiste' qui pourrait assurer une protection beaucoup plus efficace. Par exemple, la fourmi *Cataulacus mckeyi*, obligatoirement associée à *Leonardoxa africana*, ne protège pas beaucoup la plante (qui survit néanmoins quelques années), et occupe une proportion importante des arbres juvéniles tout en empêchant *Petalomyrmex phylax*, qui protège bien la plante, de les coloniser (McKey, 1984).

Un troisième type de parasite est le 'parasite par surexploitation'. Une espèce peut être un bon mutualiste, mais peut aussi surexploiter la plante (fig. 2b). Les exemples les plus facilement concevables sont les systèmes à trois partenaires : plante, fourmis, homoptères. Dans ces associations, la plante ne contrôle pas directement la quantité de ressources offertes aux fourmis, et celles-ci peuvent très bien faire un élevage de cochenilles qui dépasse l'investissement optimal pour la plante, voire qui conduit à un parasitisme.

Il est probable que ce type de conflits soit fréquent car environ 89 genres de myrmécophytes sont impliquées dans des interactions à trois partenaires, contre seulement 29 environ pour les associations à deux partenaires (Davidson et McKey, 1993a). L'hypothèse est qu'au départ les plantes n'offraient pas directement de nourriture aux fourmis, ou ne produisaient que du nectar extrafloral, et ne pouvaient pas assurer la présence de fourmis protectrices sans un apport supplémentaire d'azote. Ainsi, il y aurait eu perte des cochenilles lors de l'évolution d'un grand nombre de systèmes. Pour essayer de comprendre cette tendance, il est nécessaire de préciser les conséquences de la présence et de l'absence de cochenilles dans le fonctionnement de ces associations.

Pour les fourmis, les cochenilles représentent une source d'azote et un apport de glucides moins sujet aux fluctuations saisonnières que les ressources offertes sur les feuilles, qui peuvent être caduques. Les cochenilles élevées dans les domaties se distinguent de la plupart des ressources offertes par la plante en n'étant pas disponibles pour toutes les espèces de fourmis à la surface, mais à accès exclusif. Cela peut être particulièrement important dans un contexte de compétition interspécifique. Pour la plante, il n'y a pas toujours de ressources alternatives qui peuvent attirer et maintenir les fourmis.

Cependant, les cochenilles montrent aussi des inconvénients par rapport à la production directe de ressources. Pour la plante, elles représentent une perte d'énergie en raison d'un niveau trophique supplémentaire et restreignent la possibilité de contrôle des ressources allouées aux fourmis. Elles peuvent aussi transmettre des maladies virales à la plante. Pour les fourmis, le fait d'élever des cochenilles limite la place disponible pour la colonie et a des conséquences importantes lors de la fondation. D'une part, il faut que la reine fondatrice apporte des cochenilles (comportement attendu mais non encore démontré chez les fourmis associées aux plantes). D'autre part il faut du temps pour que les cochenilles grandissent et se reproduisent de manière à pouvoir supporter une exploitation. Par conséquent, la période pendant laquelle la jeune colonie ne peut pas protéger sa plante-hôte, et ainsi augmenter ses propres chances de survie, est beaucoup plus longue que dans le cas d'une production directe de ressources. Ce dernier point pourrait constituer dans certaines conditions un désavantage suffisant pour conduire à la perte des cochenilles.

Plusieurs exemples de systèmes suggèrent une telle perte. La formicine *Aphomomyrmex afer*, qui habite les tiges creuses d'une espèce de *Leonardoxa* au Cameroun, est associée à des cochenilles, comme d'autres genres de la même tribu, tels que *Cladomyrma* et *Myrmelachista.* En revanche, *Petalomyrmex phylax*, voisine d'*Aphomomyrmex afer,* et habitant une espèce très proche de *Leonardoxa*, est très spécialisée du point de vue morphologique ainsi que dans ses relations avec la plante, mais n'élève pas de cochenilles. L'interprétation la plus parcimonieuse est la perte de ce comportement chez *Petalomyrmex phylax*. Cette perte est à mettre en relation avec le fait que la plante-hôte de *Petalomyrmex phylax*, elle aussi très spécialisée, possède des nectaires foliaires beaucoup plus nombreux et productifs que la plante hôte d'*Aphomomyrmex phylax* (McKey, 1991). Un autre exemple est *Tetraponera tessmannii*, espèce complètement

inféodée aux lianes myrmécophytes du genre *Vitex* dans les forêts d'Afrique Centrale. Beaucoup d'espèces de *Tetraponera* non spécialisées font un élevage de cochenilles, et - comme d'autres espèces de fourmis qui élèvent des homoptères - creusent des dépressions dans la paroi intérieure de la tige. Ces dépressions permettent aux cochenilles d'accéder facilement au phloème, car la croissance secondaire de la tige augmente la distance entre la paroi intérieure et les tissus vasculaires. *Tetraponera tessmannii* a gardé ce comportement mais n'élève pas de cochenilles. La plante-hôte répond à la blessure en produisant une sorte de cal nutritif qui est consommé par les fourmis (Bailey, 1922). Ainsi, un comportement initialement associé à l'élevage des cochenilles aurait provoqué, de façon fortuite, la production directe de nourriture par la plante, favorisant ainsi la perte des cochenilles.

CONCLUSION

Nous espérons avoir donné une impression juste de la grande diversité des mutualismes plantes-fourmis et de l'intérêt qu'ils peuvent susciter d'un point de vue fonctionnel et évolutif. Bien souvent il s'agit d'une communauté de fourmis associées à quelques espèces de plantes, qui interagissent localement, laissant place à des stratégies parasites. Nous avons vu aussi comment, dans certaines conditions, les intérêts entre les plantes et les fourmis peuvent diverger et conduire à des conflits. La biologie évolutive comparée des systèmes plantes-fourmis est un domaine en développement, où beaucoup de découvertes importantes restent encore à faire. Néanmoins, le manque de données sur la biologie des fourmis associées à des plantes rend nécessaire de futures études myrmécologiques approfondies que nous encourageons vivement.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Marie-Charlotte Anstett, Martine Hossaert-McKey, et Finn Kjellberg pour leur discussions stimulantes, ainsi que tous ceux qui ont contribué à l'élaboration de ces idées.

RÉFÉRENCES

Bailey, I. W., 1922. The anatomy of certain plants from the Belgian Congo, with special reference to myrmecophytism. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 45: 585-621.

Davidson, D.W., J.T. Longino and R.R. Snelling, 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology* 69: 801-808.

Davidson, D.W. and B.L. Fisher 1991, Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of the light regime, *In Ant-plant Interactions*. (C. Huxley, and D. Cutler eds.), Oxford Univrsity Press, Oxford. pp. 289-309

Davidson, D.W. and McKey D., 1993a. The evolutionary ecology of ant-plant symbioses. *Journal of Hymenoptera Research* 2: 13-83.

Davidson, D.W. and McKey D., 1993b. Ant-plant symbioses: stalking the Chuyachaqui *Trends in Ecology and Evolution* 8: 326-332.

Fonseca, C.R., 1993. Nesting space limits colony colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor. Oikos* 67: 473-482

Fonseca, C.R., 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.

Janzen, D.H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in central America. *Evolution* 20: 249-275.

Janzen, D.H., 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Kansas University Scientific Bulletin* 47: 315-558.

Janzen, D.H., 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology* 53: 885-892.

Janzen, D.H., 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 936-937.

Jordano, P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.

Letourneau, D.K., 1983. Passive aggression: an alternative hypothesis for the *Piper-Pheidole* association. *Oecologia* 60: 122-126.

McKey, D., 1974. Ant-Plants: Selective eating of an unoccupied *Barteria* by a colobus monkey. *Biotropica* 6: 269-270.

McKey, D., 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.

McKey, D., 1991. Phylogenetic analysis of the evolution of a mutualism: Leonardoxa (Leguminosae: Caesalpinioideae), *In Ant-plant Interactions*. (C. Huxley, and D. Cutler eds.), Oxford Univrsity Press, Oxford. pp. 310-334.

Wheeler, W.M., 1942. Studies of the neotropical ant-plants and their ants. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 90: 1-262, 57 pls.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 11-20 (1996)

LA PARABIOSE DANS LES JARDINS DE FOURMIS.

ORIVEL J., ERRARD C. & DEJEAN A.

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667, Université Paris-Nord, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse.

Résumé: L'analyse de 324 jardins de fourmis dans une zone de lisière en Guyane française a permis de déterminer deux nouveaux cas de parabiose. La Myrmicinae *Crematogaster limata parabiotica*, fréquemment associée à *Camponotus femoratus* (Formicinae), a été trouvée avec deux Ponerinae: *Pachycondyla goeldii* et *Odontomachus mayi*. L'étude des relations entre arbres support et fourmis montre que l'installation des jardins ne se fait pas au hasard pour la majorité des espèces. De même, la composition floristique en épiphytes varie en fonction de l'espèce de fourmi. L'influence de chacune des espèces de fourmis montre que les jardins résultent d'une action combinée. La capacité des deux Ponerinae à transporter et à planter les graines d'épiphytes révèle également leur implication dans la construction des jardins parabiotiques. La parabiose s'apparente donc plutôt à un mutualisme qu'à un parasitisme.

Mots-clés: *jardins de fourmis, parabiose, épiphytes, arbres support, Ponerinae.*

Abstract: Parabiosis in ant gardens.
The analysis of 324 ant gardens in an area of forest edge in French Guiana enabled the determination of two new cases of parabiosis. The myrmicine ant *Crematogaster limata parabiotica*, frequently associated with *Camponotus femoratus* (Formicinae), was found with two ponerines: *Pachycondyla goeldii* and *Odontomachus mayi*. A study of the relationship between supporting trees and ants showed that the installation of the gardens on supporting bushes is not random for most of the ant species. In the same way, the presence of each epiphyte species varied as a function of the ant species. The two ponerine ants are able to transport and plant the epiphyte seeds. So, parabiosis is more a mutualistic than parasitic relationship.

Key words: *ant-gardens, parabiosis, epiphytes, supporting trees, Ponerinae.*

INTRODUCTION

Les jardins de fourmis constituent l'une des plus complexes associations plantes - fourmis (Buckley, 1982). Découverts par Ule (1901) en Amérique tropicale, ils résultent d'un mutualisme entre des fourmis arboricoles et des épiphytes. Leur structure caractéristique est un nid en carton sur lequel se développent les épiphytes. Les espèces d'épiphytes et de fourmis

recensées dans les jardins sont peu nombreuses en comparaison avec le nombre d'espèces néotropicales.
L'origine des jardins a très tôt été l'objet de controverses. Pour Ule (1905, 1906), ce sont les fourmis qui induisent les jardins en ramenant les graines d'épiphytes dans leur nid, alors que pour Wheeler (1921), l'épiphyte précède les fourmis. Cependant, la forte attirance des fourmis envers les fruits et surtout les graines des épiphytes (Madison, 1979; Davidson, 1988), due à des composés attractifs présents sur les graines (Seidel *et al*, 1990; Davidson *et al*, 1990) sont en faveur de l'hypothèse d'Ule.
Dans les jardins, deux, voire trois espèces de fourmis peuvent vivre en association. Ces associations, ou parabioses, correspondent à un type de colonie mixte naturelle où les espèces partagent le même nid, mais gardent leur couvain séparé (Forel, 1898). Toutes les parties du nid sont accessibles aux deux espèces, qui cohabitent généralement sans agressivité, mais chacune peut aussi vivre seule.
D'après les premiers auteurs ayant étudié la parabiose, cette relation est mutualiste. Les deux espèces peuvent partager les mêmes pistes chimiques (Forel, 1898), exploiter les mêmes sources de nourriture et effectuer des trophallaxies interspécifiques (Wheeler, 1921). Toutefois, selon Swain (1980) les relations ne sont pas totalement amicales. Ainsi, durant le fourragement, une compétition existe, aboutissant à l'exclusion de l'espèce de petite taille. Le bénéfice de l'association résiderait pour cette dernière dans la protection apportée par l'autre espèce (Wheeler, 1921; Weber, 1943).
Le but de cette recherche a été de déterminer l'influence respective de chaque espèce de fourmi sur la composition floristique des jardins lors des associations parabiotiques.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été réalisé durant une mission à Petit Saut en Guyane française dans une zone de lisière de forêt, pendant le mois de Fevrier 1995. Les relevés de tous les jardins de fourmis ont été accompagnés de l'identification des arbres supports, des épiphytes et des fourmis habitant les jardins. Les données ont été regroupées avec celles recueillies par A. Dejean et B. Corbara en juillet 1994 dans la même zone et sur la piste de Saint Elie à Sinnamary. Cette étude porte donc au total sur 324 jardins de fourmis.

Relations arbres support-fourmis et épiphytes-fourmis

Nous avons comparé à l'aide d'un test du χ^2, la fréquence des arbustes qui constituent la lisière de forêt sur 2600 mètres (contrôle) avec la fréquence d'arbustes sur lesquels les jardins de fourmis sont installés.
D'autre part, afin de mettre en évidence de possibles différences dans la composition floristique des jardins et de voir l'influence de la parabiose, les fréquences des quatre principales espèces d'épiphyte (*Codonanthe calcarata, Aechmea mertensii, Anthurium gracile et Peperomia macrostachya*) ont été comparées en fonction de l'espèce de fourmi.

Transport de graines

Ce test a été réalisé sur 10 sociétés de *Pachycondyla goeldii* et 2 de *Odontomachus mayi*, élevées dans des nids artificiels en plâtre, communiquant avec une aire de chasse de 30 x 25

cm. Outre l'alimentation classique (miel et proies), les graines de deux espèces d'épiphytes (*Aechmea mertensii* et *Anthurium gracile*) ont été proposées dans ces aires de chasse. Les expériences ont été réalisées en fonction de la disponibilité des graines, c'est à dire en fonction de la fructification des épiphytes au laboratoire.

RESULTATS

Espèces de fourmis

Quatre espèces de fourmis habitent les jardins dans la zone d'étude (Tableau 1). La Myrmicinae *Crematogaster limata parabiotica* est la plus fréquente. Le plus souvent elle vit en parabiose avec l'une des trois autres espèces recensées (86% des nids qu'elle occupe). Il s'agit d'une espèce polygyne, à nids polycaliques construits en carton et correspondant à la définition de "dominante" (i.e., espèce dont les sociétés de forts effectifs sont territoriales aux niveaux intra- et interspécifique) (Davidson, 1988; Davidson *et al*, 1988).

Camponotus femoratus est également assez fréquente et se trouve en parabiose avec *Cr. l. parabiotica* dans 76.6% des nids qu'elle habite. Elle est aussi polygyne, polycalique et capable de construire des nids en carton.

Les deux autres espèces sont des Ponerinae dont les sociétés, de taille moyenne, peuvent être polycaliques. *Pachycondyla goeldii*, qui niche le plus souvent seule, vit en parabiose avec *Cr. l. parabiotica* dans 1.9% des cas, alors qu' *Odontomachus mayi* a toujours été trouvée en parabiose.

Espèce seule	% de jardins	Parabioses	% de jardins
Cr. l. parabiotica	7.1	*Cr. l. parabiotica + C. femoratus*	37.3
C. femoratus	11.4	*Cr. l. parabiotica + P. goeldii*	1.9
P. goeldii	38	*Cr. l. parabiotica + O. mayi*	4.3

***Tableau 1** : Principales espèces de fourmis habitant les jardins.*
(nombre total de jardins = 324).

***Table 1:** Principal ant species living in the ant gardens.*
(total number of gardens = 324).

Relations arbres support - fourmis

L'installation des jardins sur les arbres support n'est pas aléatoire pour trois espèces de fourmis sur quatre (Fig. 1) : *P. goeldii, Cr. l. parabiotica* et l'association *C. femoratus / Cr; l; parabiotica*. Chaque espèce de fourmi est associée préférentiellement à certaines essences d'arbre, plutôt qu'à d'autres. Seule *C. femoratus* semblerait s'installer indifféremment sur les arbres disponibles.

Le *Vismia sessilifolia*, qui ne représente que 7 % des arbres de lisière, supporte 25.6% des jardins de fourmis. Il vient en tête dans trois cas sur quatre.

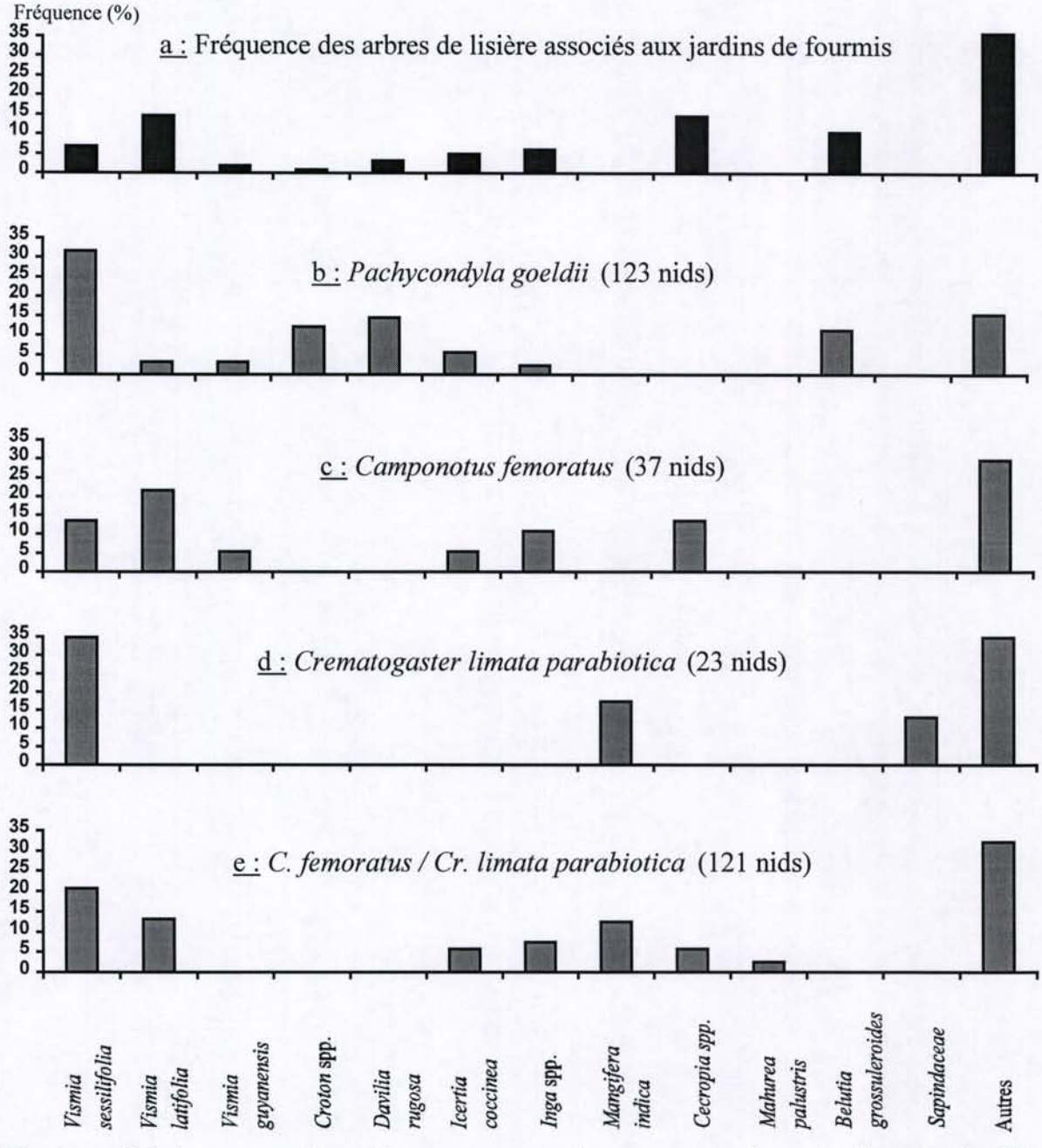


Fig. 1 *: Relation entre les arbres support et les quatre espèces de fourmis étudiées. Comparaisons statistiques avec une série contrôle (a) correspondant à la distribution des arbustes le long d'un échantillon de 2600m de lisière : P. goeldii : $\chi^2 = 412.18$; 8 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. Cr. l. parabiotica : $\chi^2 = 19.7$; $P < 9.10^{-4}$. C. femoratus / Cr. l. parabiotica : $\chi^2 = 44.57$; 5 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. C. femoratus : $\chi^2 = 9.5$; 6 d.d.l.; $P < 0.15$; N.S.*

Fig. 1*: Relation between supporting trees and the four species of ants. Statistical comparisons with a control series (a) corresponding to the distribution of bushes along a sample of 2600m of forest edge: P. goeldii: $\chi^2 = 412.18$; 8 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. Cr. l. parabiotica: $\chi^2 = 19.7$; $P < 9.10^{-4}$. C. femoratus / Cr. l. parabiotica: $\chi^2 = 44.57$; 5 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. C. femoratus : $\chi^2 = 9.5$; 6 d.d.l.; $P < 0.15$; N.S.*

Relations épiphytes - fourmis

L'analyse de 272 jardins de fourmis a permis de recenser 15 espèces d'épiphytes (Tableau 2). Quatre espèces (*C. calcarata*, *A. mertensii*, *A. gracile* et *P. macrostachya*) représentent 82% des épiphytes. Les trois premières espèces, connues comme étant les plus fréquentes dans les jardins de fourmis (Madison, 1979; Kleinfeldt, 1986) sont associées à toutes les espèces de fourmis recensées dans les jardins. Une étude de l'influence des fourmis sur la composition floristique des jardins qu'elles occupent a été effectuée à partir de ces quatre espèces d'épiphyte.

	Pourcentage de chaque épiphyte						
	P. goeldii	*C. femoratus*	*Cr. l. para*	*P. goel./ Cr. l. para*	*C. femo./ Cr. l. para*	*O. mayi/ Cr. l. para*	TOTAL
Codonanthe calcarata	19.6	33.3	26.4	25	37.2	22.8	30.9
Aechmea mertensii	59.8	13.3	18.4	41.7	14.6	20	25.4
Peperomia macrostachia	2.8	35	15.8		23.3		17.6
Anthurium gracile	14.9	3.3	10.5	8.3	5.9	8.6	8.1
Philodendron myrmecophyllum		13.4	7.9	25	7.9	14.3	7.7
Clusia sp.			10.5		2.8	8.6	2.8
Epidendrum schomburgkii	1.9					14.3	1.4
Marchea formicarum		1.7			1.2		0.8
Autres	1		10.5		7.1	11.4	5.3
Nb de jardins	79	32	20	6	121	14	272

Tableau 2 *: Composition floristique des jardins en fonction de l'espèce de fourmi.*
Table 2: *Floristic composition of the gardens in terms of the ant species.*

Comparaison des jardins habités par une seule espèce de fourmi :

La composition floristique des jardins dépend de l'espèce de fourmi (Fig. 2).

C. calcarata et *P. macrostachya* sont plutôt associés à *C. femoratus* (63 et 66%) (ce dernier est pratiquement absent des jardins de *P. goeldii*); *A. mertensii* à *P. goeldii* (96%); *A. gracile* n'est pas associé préférentiellement à l'une des trois espèces de fourmis.

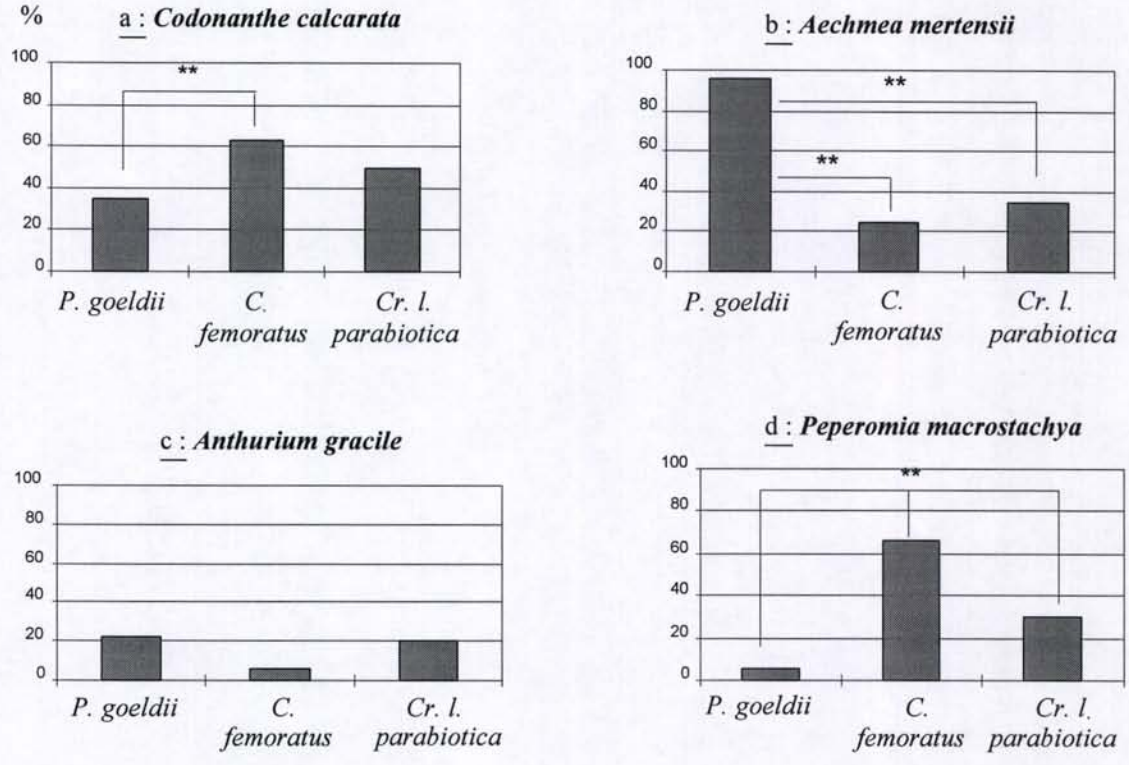


Fig. 2 *: Fréquences des quatre principales espèces d'épiphyte dans les jardins habités par une seule espèce de fourmi. Nombre de jardins : P. goeldii = 79; C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20.*

Fig 2: *Frequences of the four principal epiphyte species in the gardens inhabited by one ant species. Number of gardens: P. goeldii = 79; C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20.*

Comparaisons statistiques significatives : Significant statisticals comparisons:

C. calcarata : P. goeldii vs C. femoratus $\chi^2 = 11.12$; $P = 9.10^{-4}$.

A. mertensii : P. goeldii vs C. femoratus $\chi^2 = 28.94$; $P < 10^{-4}$.

P. goeldii vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 14.47$; $P = 10^{-4}$.

P. macrostachya : P. goeldii vs C. femoratus $\chi^2 = 47.79$; $P < 10^{-4}$.

P. goeldii vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 10.28$; $P = 0.0013$.

C. femoratus vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 6.2$; $P = 0.013$.

Parabiose entre *C. femoratus* et *Cr. l. parabiotica* :

Cette parabiose est fréquente (121 nids, soit 37.3% des jardins), *C. femoratus* et *Cr. l. parabiotica* nichant seules dans respectivement 32 (11.4%) et 20 (7.1%) jardins.

En comparant le taux de présence des quatre épiphytes les plus fréquents entre les jardins où *C. femoratus* et *Cr. l. parabiotica* vivent seules ou en parabiose, on constate les faits suivants. *C. calcarata* est plus fréquent lors des parabioses que lorsque l'une ou l'autre espèce de fourmi occupe seule un jardin. Par contre, pour les trois autres épiphytes, le taux de présence dans les jardins en parabiose est intermédiaire par rapport à ceux des jardins de chaque espèce de fourmi seule.

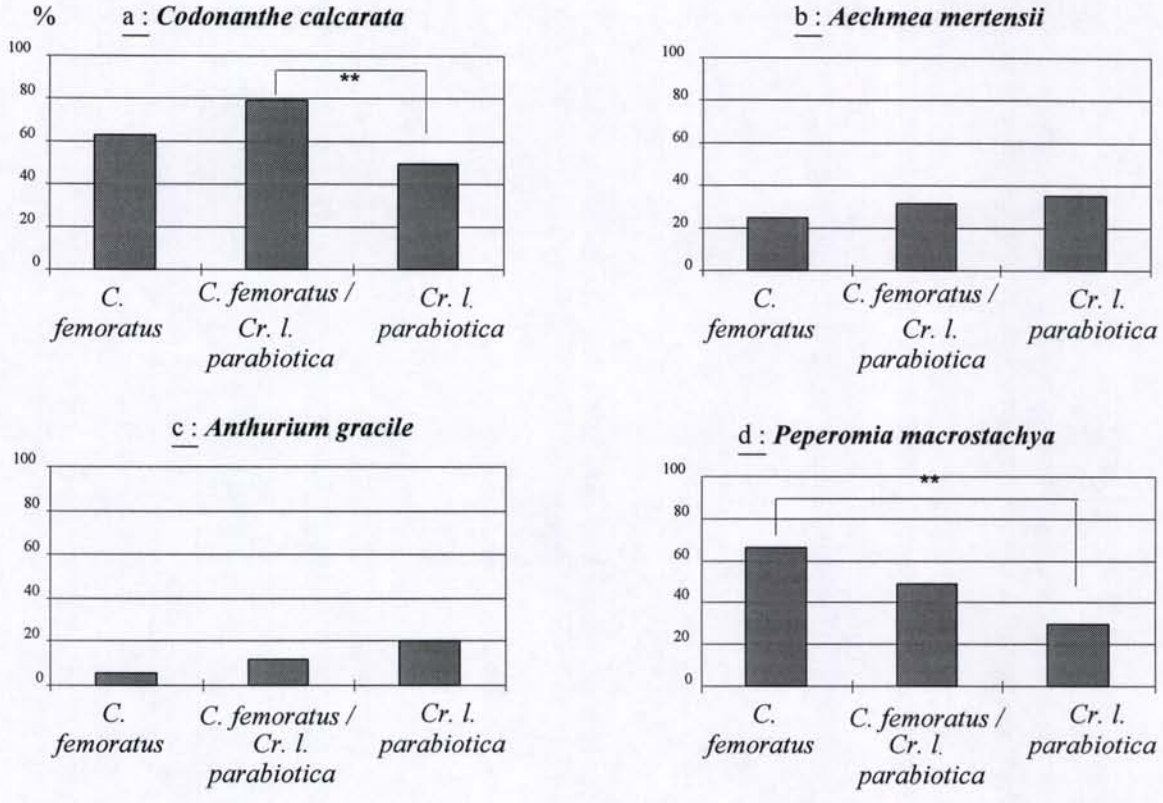


Fig. 3 *: Comparaison de la fréquence des quatre principales espèces d'épiphyte entre les jardins parabiotiques à C. femoratus et Cr. l. parabiotica et ceux de chaque espèce seule.*
Nombre de jardins : C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20; C. femoratus / Cr. l. parabiotica = 121.
Fig 3: *Comparison of the frequence of the four principals epiphytes species between the gardens inhabited by C. femoratus and Cr. l. parabiotica and those by this species alone.*
Number of gardens: C. femoratus = 32; Cr. l. parabiotica = 20; C. femoratus / Cr. l. parabiotica = 121.
Comparaisons statistiques significatives : Significant statisticals comparisons:

C. calcarata : C. femoratus vs C. femoratus/Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 5.44$, $P=0.019$.

P. macrostachya : C. femoratus vs Cr. l. parabiotica $\chi^2 = 6.2$; $P = 0.013$.

Les autres cas de parabioses entre *Cr. l. parabiotica* et les deux Ponerinae, *P. goeldii* et *O. mayi*, sont nouveaux. Cependant, leurs faibles fréquences (respectivement 1.9 et 4.3%) ne permettent pas d'émettre de conclusions quant à l'influence de chaque espèce sur la composition floristique des jardins. De plus *O. mayi* n'a pas été trouvée seule.
Toutefois, il est intéressant de constater que dans les jardins occupés par *Cr. l. parabiotica* et *P. goeldii* en parabiose, la fréquence des épiphytes est intermédiaire par rapport aux cas où ces fourmis vivent seules.

Transport de graines

La capacité des deux ponerines à transporter et à planter les graines d'épiphytes dans leurs jardins montre qu'il ne s'agît pas d'espèces qui habitent des jardins conquis comme c'est le cas

des autres Ponerinae qui peuvent y être rencontrées. Les graines transportées sont intégrées au carton construit par les fourmis, où elles germent rapidement ensuite.
O. mayi, bien que n'ayant pas été trouvée seule, est donc capable d'induire des jardins.

Fourmi	Graines	Nombre	% de transport	P
P. goeldii	*Aech. mertensii*	130	**61**	$< 10^{-4}$
P. goeldii	*Anth. gracile*	182	**66**	$< 10^{-4}$
O. mayi	*Aech. mertensii*	12	**100**	0.0025
O. mayi	*Anth. gracile*	22	**68**	4.10^{-4}

Tableau 3 *: Pourcentages de transport de graines.*
Table 3: *Percentages of seeds transport.*

DISCUSSION

L'étude des relations arbres support - fourmis montre que certaines essences sont attractives pour les fourmis et en particulier *V. sessilifolia*. L'hypothèse de produits attractifs est envisageable. Dejean (1990) et Dejean *et al* (1992) ont démontré que l'installation des fourmis arboricoles (*Oecophylla longinoda*, *Tetramorium aculeatum* et *Pachycondyla villosa*) ne se fait pas au hasard sur les plantes support, mais que deux facteurs interviennent. D'une part, une attraction génétiquement déterminée des reines fondatrices et des ouvrières vers certaines plantes plutôt que vers d'autres et d'autre part, un facteur dépendant de l'environnement dans lequel les individus se sont développés, c'est à dire la plante support.
L'application d'un tel système aux fourmis habitant les jardins pourrait permettre d'expliquer en partie la formation des sociétés en parabiose. Cependant, à part le *V. sessilifolia*, les arbres supportant les jardins de fourmis diffèrent en fonction de l'espèce de fourmi. L'hypothèse de la formation des sociétés parabiotiques sur la base d'une attraction vers certaines essences d'arbres identiques plutôt que vers d'autres, ne peut donc pas être validée.

L'influence de la parabiose sur la composition floristique des jardins, montre qu'ils ne sont pas l'oeuvre d'une seule des deux espèces de fourmis, mais qu'ils résultent d'une action combinée. En effet, les principaux épiphytes ont une fréquence intermédiaire à celle des jardins habités par l'une et l'autre espèce de fourmi. L'hypothèse de Davidson (1988), (*Cr. l. parabiotica* pourrait être un parasite persistant de *C. femoratus*) ne se confirme pas. Son influence sur la composition floristique et sa capacité à vivre seule montrent qu'elle participe à la "plantation" du nid, voire à sa construction.

Cette étude met en évidence un phénomène nouveau, des Ponerinae peuvent vivre en parabiose avec *Cr. l. parabiotica*. En 1912, Mann avait déjà observé une association entre *O. mayi* et *Dolichoderus debilis* (que l'on retrouve aussi en parabiose avec *Cr. l. parabiotica*). Malheureusement son observation ne portait que sur un seul nid et n'a jamais été confirmée.

La capacité des deux Ponerinae à transporter et planter des graines dans leurs jardins constitue une vérification expérimentale des observations de Dejean *et al* (1995) qui ont noté que toutes les étapes entre nid en carton et jardin de fourmi bien développé se rencontrent chez *P. goeldii* (avec une étape où de nombreuses plantules d'épiphytes émergent du carton constituant le nid initial). D'autres Ponerinae (*Odontomachus haematodus*, *Anochetus emarginata*) sont connues pour habiter des jardins de fourmis, mais il s'agit de jardins conquis et non construits (Kleinfeldt, 1986; Davidson, 1988).

La Myrmicinae *Cr. l. parabiotica* se trouve au centre d'un système où elle s'associe avec plusieurs espèces ne s'associant pas entre elles (ou très rarement), il s'agit de *C. femoratus* (Formicinae), *Solenopsis parabiotica* (Myrmicinae), *Dolichoderus debilis* et *D. bispinosus* (Dolichoderinae) (Forel, 1898; Mann, 1912; Wheeler, 1921; Weber, 1943; Dejean *et al*, 1995a). D'après nos résultats, cette fourmi semble donc être une spécialiste de la vie en parabiose puisqu'elle peut aussi s'associer avec des Ponerinae.
Dans les sociétés mixtes naturelles, la parabiose constitue un stade intermédiaire entre la plésiobiose (nids juxtaposés sans communications entre les chambres et les individus) et la xénobiose (une espèce vivant dans le nid de l'autre se déplaçe librement et sollicite des trophallaxies de l'hôte; exemple : *Formicoxenus / Myrmica* (Lenoir *et al*, 1992). Elle diffère de la plésiobiose par la possibilité qu'ont les deux espèces d'accéder à toutes les parties du nid. Il ne s'agit pas non plus d'une association obligatoire telle que la xénobiose, chaque espèce gardant son odeur spécifique (Orivel, 1995) et ayant la capacité de vivre seule.

REFERENCES

BUCKLEY, R.C.,1982. Ant-plant interactions: a world review. In: *Ant-plant interactions in Australia* (R.C. Buckley, Ed.), Dr W. JUNK publishers, The Hague, pp. 111-141.

DAVIDSON, D.W., 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology. 69*:1138-1152.

DAVIDSON, D.W., LONGINO, J.T., SNELLING, R.R., 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology. 69*:801-808.

DAVIDSON, D.W., SEIDEL, J.L., EPSTEIN, W.W., 1990. Neotropical ant gardens II. Bioassays of seed compounds. *J. Chem. Ecol. 16*:2993-3013.

DEJEAN, A., 1990. Influence de l'environnement pré-imaginal et précoce dans le choix du site de nidification de *Pachycondyla (=Neoponera) villosa* (Fabr.) (Formicidae, Ponerinae). *Behav. Proc. 21*:107-125.

DEJEAN, A., CORBARA, B., SNELLING, R.R., BELIN, M., 1995. Les jardins de fourmis de Guyane française: relations entre arbres supports, épiphytes et fourmis. *Acta Bot. Gall. Sous presse.*

DEJEAN, A., DJIETO LORDON, C., NGNOKAM, S., 1992. Les relations plantes-fourmis : nouvel aperçu. *Mém. Soc. R. Belge Ent. 35*:563-567.

FOREL, A., 1898. La parabiose chez les fourmis. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 34*:380-384.

KLEINFELDT, S.E., 1986. Ant-gardens: mutual exploitation. In: *Insects and the plants surface* (B. Juniper & T.R.E. Southwood, Eds.), Edward Arnold, London, pp. 283-294.

LENOIR, A., ERRARD, C., FRANCOEUR, A., LOISELLE, R., 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hym. Formicidae). *Ins. Soc. 39*:81-97.

MADISON, M., 1979. Additional observations on ant gardens in Amazonas. *Selbyana. 5*:107-115.

MANN, W.M., 1912. Parabiosis in Brazilian ants. *Psyche. 19*:36-41.

ORIVEL, J., 1995. La parabiose dans les jardins de fourmis : relations plantes - fourmis et reconnaissance coloniale. *Mémoire D.E.A.* Univ. Paris XIII. 25 pp.

SEIDEL, J.L., EPSTEIN, W.W., DAVIDSON, D.W., 1990. Neotropical ant gardens I. Chemical constituents. *J. Chem. Ecol. 16*:1791-1816.

SWAIN, R.B., 1980. Trophic competition among parabiotic ants. *Ins. Soc. 27*:377-390.

ULE, E., 1901. Ameisengärten in amazonasgebiet. *Engler's Bot. Jahrb. 30*:45-52.

ULE, E., 1905. Wechselbeziehungen zwischen ameisen und pflanzen: nach einer arbeit von A. Forel über die von mir im amazonas-gebiet gesammelten ameisen. *Flora. 94*:491-497.

ULE, E., 1906. Ameisenpflanzen. *Engler's Bot. Jahrb. 37*:335-352.

WEBER, N.A., 1943. Parabiosis in neotropical "ant gardens". *Ecology. 24*:400-404.

WHEELER, W.M., 1921. A new case of parabiosis and the "ant gardens" of British Guiana. *Ecology. 2*:89-103.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 21-29 (1996)

STRUCTURE DE LA HIERARCHIE DE DOMINANCE CHEZ *BELONOGASTER JUNCEA JUNCEA* (VESPIDAE: POLISTINAE)

TINDO M.[1] et DEJEAN A.[2]

[1] *Laboratoire de Zoologie, Université de Yaoundé I, B.P. 812 Yaoundé, Cameroun*
[2] *Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS N° 667), Université Paris Nord, 93430, Villetaneuse, France*

Résumé: Les comportements rentrant en jeu lors de l'établissement de la hiérarchie de dominance qui régit les colonies de la guêpe eusociale primitive *Belonogaster juncea juncea* sont décrits. La fréquence des comportements a été enregistrée individuellement pour chaque guêpe par la méthode de "notation de l'apparition des comportements rares". L'agrippement qui représente 69,8% de tous les actes de dominance observés est le comportement le plus fréquent. La hiérarchie présente une linéarité hautement significative (application du test de linéarité). La femelle dominante initie 81,5% des actes de dominance observés dans les colonies en pré-émergence; 48,8% dans les colonies en post-émergence. L'enregistrement des fréquences hebdomadaires des actes de dominance tout au long du cycle biologique montre que la hiérarchie est stable, tout au moins au premier rang.

Mots clés: Vespidae, *Belonogaster*, hiérarchie, dominance.

Abstract: **Structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Hymenoptera: Vespidae).**

Dominance behaviours and the structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* are described. Among the dominance behaviours recorded, the most frequent is "grappling" which represents 69.8% of the total number of dominance interactions observed. The frequency of these behaviours is recorded for each individual by noting "all occurrences of rare behaviour". The data were submitted to a test that shows the hierarchy's highly significant level of linearity. The α female shows a higher frequency of dominance interactions and initiates 81.5% and 48.8% of the total dominance interactions observed in pre- and post-emergence colonies, respectively. A weekly record of the frequency of dominance interactions throughout the biological cycle shows that this hierarchy is stable at least at its highest level.

Key words: Vespidae, *Belonogaster*, hierarchy, dominance.

INTRODUCTION

Le rangement de tous les individus d'une colonie selon une échelle de dominance linéaire est couramment pratiqué par les éthologistes pour décrire les relations hiérarchiques dans les groupes. Pour le justifier, ces auteurs soulignent la remarquable linéarité (transitivité) de la hiérarchie de dominance dans les groupes observés. Selon Appleby (1983), cette méthode inflige une distorsion dans les données de départ à cause d'une simplification poussée des

relations de dominance entre les individus. Elle montre seulement l'asymétrie entre les individus, ignorant complètement les interactions inverses et la variation de la fréquence de ces interactions entre les individus pris deux à deux. Il s'impose alors une nécessité d'apprécier à chaque fois la linéarité de la hiérarchie de dominance d'une manière objective avant de conclure à une transitivité quelconque.

La hiérarchie de dominance joue un rôle important dans l'organisation sociale des guêpes. Chez les *Polistes*, il s'établit une hiérarchie de dominance linéaire entre fondatrices associées (Pardi 1948). Il en résulte une division du travail (Gamboa *et al.* 1978; Pratte 1989). Les femelles du premier rang monopolisent la ponte alors que les autres s'occupent du couvain. Dans les colonies en post-émergence, il existe également une hiérarchie linéaire déterminée par l'âge ou l'ordre d'émergence des individus (Litte 1977; Dew et Michener 1981; Hughes et Strassmann 1988, Theraulaz *et al.* 1990, 1992).

Les *Belonogaster* ont également une fondation par association de femelles (Buysson 1909; Roubaud 1916; Pardi et Marino Piccioli 1981; Keeping 1990). Seuls les travaux de Marino Piccioli et Pardi (1970) sur *B. grisea* et de Keeping (1992) sur *B. petiolata* portent sur les interactions entre les fondatrices associées et sur les individus des colonies en post-émergence.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations faites dans les conditions naturelles, portent sur huit associations de deux fondatrices, quinze associations de trois, cinq associations de plus de trois et dix colonies en post-émergence dont le nombre d'individus variait de 9 à 16. Les colonies étudiées étaient fixées sur un mur ou un plafond dans les bâtiments de l'Université de Yaoundé I. Les guêpes reçoivent un marquage de peinture à séchage rapide soit sur le thorax, soit sur les ailes afin d'être reconnues individuellement.

La technique de "notation de l'apparition des comportements rares" (Altmann 1974) est utilisée pour enregistrer les comportements sous forme de fréquence. La session d'observation est de 2 heures par individu.

Nous avons utilisé le test de la linéarité de la hiérarchie proposé par Appleby (1983) pour vérifier la linéarité hiérarchique dans les colonies. Après le test, la méthode de linéarisation de Premnath *et al.* (1990) est utilisée pour attribuer le rang hiérarchique à chaque individu. Cette méthode permet de calculer l'indice de dominance ($\mathbf{I_d}$) de chaque membre de la colonie selon la formule suivante:

$$I_d = \frac{\sum_{i=1}^{n} B_i + \sum_{j=1}^{m} \sum_{i=1}^{n} b_{ji} + 1}{\sum_{i=1}^{n} L_i + \sum_{j=1}^{p} \sum_{i=1}^{n} l_{ji} + 1}$$

$\sum B_i$ correspond à la somme des fréquences auxquelles le sujet domine les autres membres de la colonie; $\sum b_{ji}$ est la somme des fréquences auxquelles les individus dominés par le sujet dominent à leur tour les autres membres de la colonie; 1 à m: le nombre total d'individus dominés par le sujet; $\sum L_i$ est la somme des fréquences auxquelles le sujet est dominé par les autres membres de la colonie; $\sum l_{ji}$ est la somme des fréquences auxquelles les individus qui dominent le sujet sont à leur tour dominés par les autres membres de la colonie, 1 à p : le nombre total d'individus qui dominent le sujet.

Les travaux de Appleby (1983) dénotent une probabilité élevée de la linéarité de la hiérarchie de dominance dans les petits groupes, sur la base du seul hasard. Un classement strictement linéaire entre 3, 4 et 5 individus a respectivement 75%, 37,5% et 11,7% de chance d'apparaître par hasard. Par conséquent aucun test de linéarité ne sera significatif dans ces groupes. Selon cet auteur, on ne peut tester la significativité statistique de la linéarité (au seuil 5%) que pour des groupes de 6 individus et plus. En conséquence, nous n'avons effectué des tests que pour les colonies en post-émergence, en classant les fondatrices selon une échelle de dominance linéaire, sur la base des séquences d'actes de domination observées.

RÉSULTATS

Description des comportements

Nous avons retenu les comportements suivants pour notre analyse de la dominance chez *B. j. juncea*.

Comportements de dominance.

-Combat-chute ou "*falling figths*": combat entre deux adultes sur le nid entraînant une chute jusqu'au sol; les deux guêpes se séparent, reviennent sur le nid, reprennent le combat jusqu'à ce que l'une prenne le dessus (West-Eberhard 1969).

-Agrippement: deux guêpes s'agrippent tout en se mordant et tentent de se piquer (Marino Piccioli et Pardi 1970).

-Morsure d'une congénère: utilisation des pièces buccales pour lécher ou mordre une autre femelle sur la tête, le thorax, l'abdomen ou les ailes (West-Eberhard 1969).

-Chasse d'une congénère: déplacement rapide vers une autre femelle, ailes bien dressées.

-Palpation antennaire d'une congénère: palpation antennaire de la tête, du thorax, de l'abdomen ou des ailes d'une autre femelle.

Comportements de subordination.

-Soumission: subir un agrippement.

-Acinésie: posture avec antennes et corps plaqués sur le nid après avoir subi un comportement de dominance tel que morsure, chasse ou palpation antennaire (Marino Piccioli et Pardi 1970).

-Evitement: évitement d'une congénère après avoir subi un comportement de dominance (morsure, chasse ou palpation antennaire).

Fréquence d'apparition des comportements

Ces différents comportements sont adoptés à des fréquences variables. Pour 755 séquences observées, le combat-chute représente 0,9%, l'agrippement 69,8%, la morsure 25,2%, la chasse 1,4% et la palpation antennaire 2,7%.

Pour 18,4% des cas d'agrippement (N = 555) les deux individus impliqués sont présents sur le nid (comme dans tous les cas pour les autres comportements), alors que pour les 81,6% des cas restants, une des deux femelles est sur le nid, l'autre arrive chargée de substances liquides. Les femelles chargée d'autres provisions sont rarement agrippées.

La compilation des séquences de ces différents comportements donne la fréquence de domination ou de subordination pour chaque individu.

Structure de la hiérarchie de dominance dans les colonies en pré-émergence

La fréquence des actes de domination va de 0 à 2,5 avec une moyenne de 0,4±0,35 par heure et par guêpe (N = 28). Toutes les séquences d'interactions observées montrent une nette asymétrie avec la même femelle qui reste dominante (38 cas).

Dans les associations de plus de 3 femelles, certaines femelles ne montrent pas d'interactions avec les autres, rendant ainsi leur rang hiérarchique difficile à définir. L'illustration de la dynamique des interactions individuelles dans les colonies en pré-émergence est basée sur l'analyse des fréquences d'actes de domination et subordination dans les associations trigynes uniquement.

La figure 1 présente la variation des fréquences moyennes d'actes de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique dans ces associations. Les femelles du premier rang initient 81,5% de toutes les séquences de dominations observées. Les femelles du second rang reçoivent toutes leurs dominations de celles du premier rang. Les femelles du troisième rang reçoivent plus de dominations de celles du second (65%) que de celles du premier rang (35%).

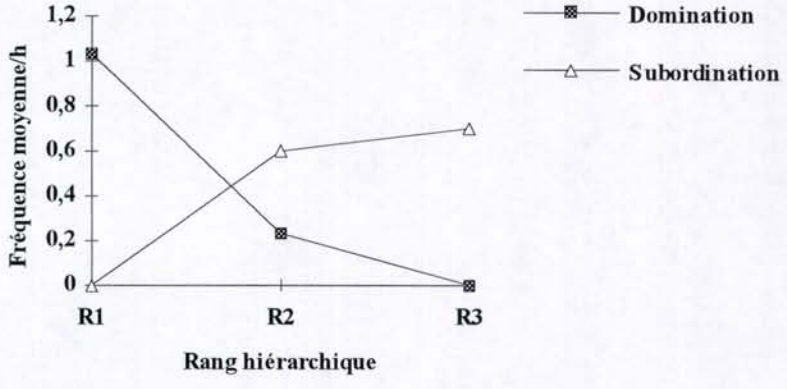


***Figure 1**: Distribution des fréquences moyennes d'actes de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique, dans les fondations trigynes de B. j. juncea. La femelle du premier rang initie 81,5% de toutes les séquences de domination observées.*
***Figure 1**: The average frequency distributions of dominant and subordinate interactions as a function of hierarchical rank in trigynous foundations of B. j. juncea. The highest ranking female initiates 81.5% of all of the domination sequences observed.*

Structure de la hiérarchie dans les colonies en post-émergence

La fréquence moyenne d'actes de domination par heure et par guêpe est de 2,99±1,97 (allant de 0 à 32,5; N = 35 individus). A l'exception de 7 cas sur 530 les interactions observées sont asymétriques, la femelle dominante gardant sa position, de sorte qu'il n'y a pas d'ambiguité dans le statut de dominante ou de subordonnée d'une femelle par rapport à une autre. Nous avons néanmoins appliqué le test d'Appleby à nos résultats, ce qui permet de montrer que pour toutes les colonies testées les triades circulaires (non transitives) ont une probabilité $P < 10^{-9}$ d'apparaître. Il y a donc une linéarité de la hiérarchie très hautement significative dans les colonies de *B. j. juncea*. Les individus du groupe peuvent donc être classés selon une échelle de dominance linéaire.

Après le classement des individus, pour illustrer la dynamique de la dominance dans les colonies étudiées, nous avons calculé la fréquence moyenne des actes de domination et de subordination pour chaque rang hiérarchique. La figure 2 illustre la variation des fréquences

moyennes de ces actes en fonction du rang hiérarchique. Les femelles des 3 premiers rangs initient 82,6% de toutes les séquences de domination observées, celles du premier rang en initient 48,8% à elles seules. La figure 3 donne la distribution des fréquences moyennes d'actes de domination adressés aux femelles des rangs sous-jacents par la femelle du premier rang. Les femelles du second rang ne sont dominées que par celles du premier rang. Les individus du troisième rang subissent moins d'actes de domination provenant de ceux du premier rang que de ceux du second rang. Ils reçoivent au total plus d'actes de domination que ceux du

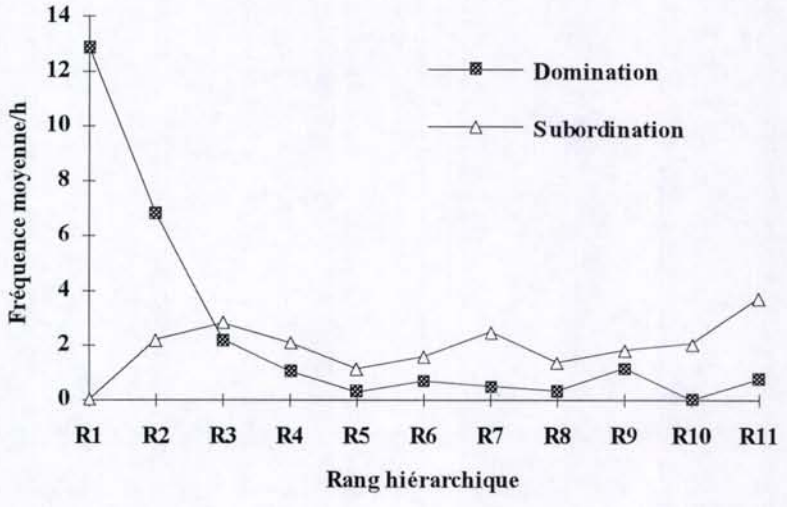


***Figure 2**: Distribution des fréquences moyennes de comportements de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique, dans les colonies en post-émergence. La femelle du premier rang initie 48,7% de toutes les séquences d'actes de domination observées. Celles des 3 premiers rangs en initient 82,6%.*

***Figure 2**: The average frequency distributions of dominant and subordinate interactions as a function of hierarchical rank in post-emergence colonies. The highest ranking female initiates 48. 7 of all of the sequences of dominance interactions observed. Those from the three highest ranks initiate 82.6%.*

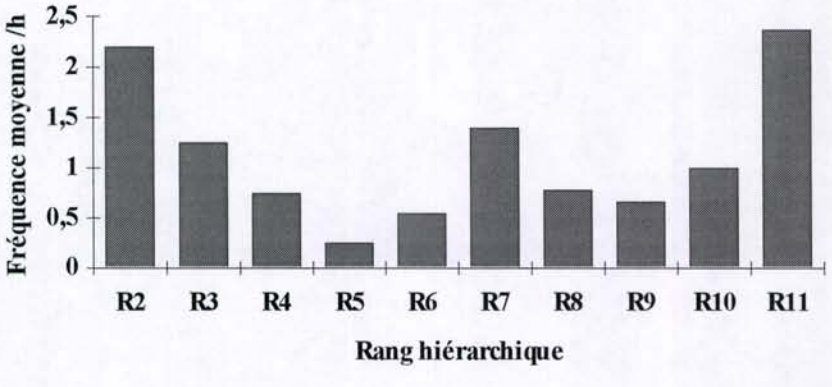


***Figure 3:** Distribution des fréquences moyennes des actes de domination attribués aux individus de rang sous-jacent par la femelle du premier rang. La femelle du second rand reçoit plus que celle du troisième rang qui reçoit à son tour plus que celle du quatrième rang. Cependant les femelle de rang inférieur en reçoivent aussi considérablement.*

Figure 3: *The average frequency distributions of dominance interactions attributed to individuals from the next-lowest rank by the highest ranking female. The second-highest ranking female received more interactions than the third highest ranking female who, in her turn, receives more than the fourth highest-ranking female. Nonetheless, lower-ranking females also receive a considerable number.*

quatrième rang. Cependant les femelles de rang inférieur peuvent reçevoir de nombreux actes de domination provenant de celles du premier rang (exemple: R7 et R11; Fig. 3).

Stabilité de la hiérarchie

Pour l'étude de la variation du comportement des individus avec l'âge, la fréquence des actes de domination adoptés par les femelles dominantes et les ouvrières a été enregistrée dans 4 colonies durant 29 semaines.

La figure 4 présente la variation hebdomadaire de la fréquence de ces actes observés dans la colonie N° FN00. La femelle dominante commence à dominer les ouvrières 2 jours après leur émergence (premier pic). La fréquence des actes de domination initiés par la dominante est presque toujours supérieure à celle des actes inités par les ouvrières (Fig. 4, une exception: semaine 10). Cette fréquence augmente considérablement pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage ($17^{ème}$ et $19^{ème}$ semaines) et chute immédiatement après ($20^{ème}$ semaine). C'est pendant cette période que nous avons observé le comportement de "combat-chute".

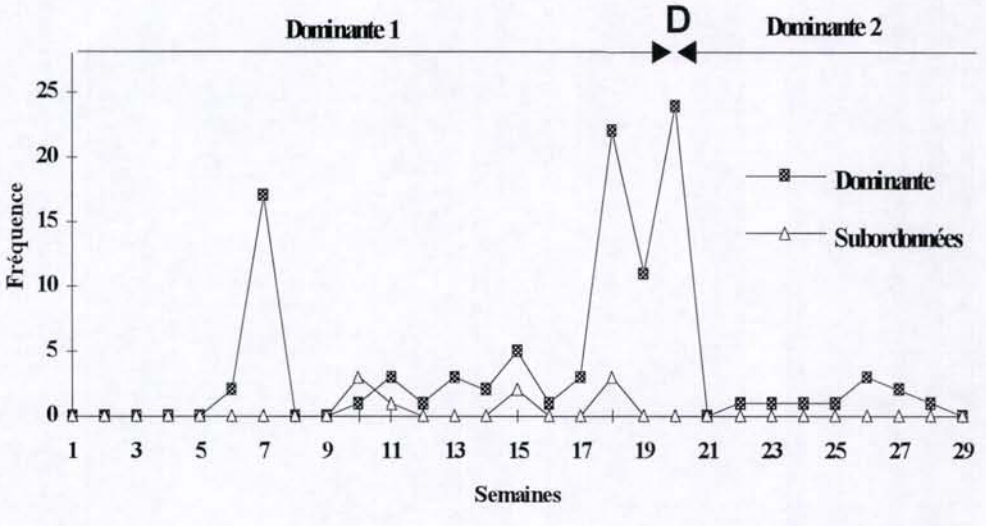


Figure 4: *Variation hebdomadaire de la fréquence des comportements d'agressivité au cours du développement de la colonie N° FN00. La fondatrice dominante commence à dominer les ouvrières environ 2 jours après leur émergence ($5^{ème}$semaine). Cette fréquence s'accroît considérablement pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage de la colonie ($17^{ème}$ et $19^{ème}$semaines) et chute immédiatement après.*

Figure 4: *Weekly variation in the frequency of aggressive behaviours during the development of Colony N° FN00. The dominant foundress begins to dominate workers some two days after their emergence (fifth week). This frequency increases considerably during the weeks preceeding the queen's departure from the colony (seventeenth and nineteenth weeks) and decreases sharply immediately thereafter.*

DISCUSSION

Les comportements d'agressivité sont fréquents chez les guêpes sociales et forment une partie importante de leur organisation sociale. Ces comportements largement décrits, sont moins agressifs chez les Stenogastrinae (Turillazzi et Pardi 1982; Turillazzi 1986) et les *Ropalidia* (Gadagkar et Joshi 1982, Darchen 1986) que chez les *Mischocyttarus* (Litte 1979; Gorton 1978) et les *Polistes* (Pardi 1942; 1946; 1948; West-Eberhard 1969) chez qui ils peuvent être très agressifs entraînant des "combat-chutes" ("*falling figths*").

Chez les *Belonogaster* (Marino Piccioli et Pardi 1970, Keeping 1992) ces comportements sont globalement identiques à ceux des *Polistes*. Les comportements de dominance définis par ces auteurs sont identiques à ceux que nous avons observés chez *B. j. juncea*, mais le "combat-chute", qui peut conduire parfois à la mort d'une des deux adversaires (obs. pers.), n'est signalé ni chez *B. grisea* ni chez *B. petiolata*.

Ce comportement n'est observé que pendant les semaines qui précèdent la disparition de la femelle dominante ou juste après, lorsque les autres femelles se battent pour la remplacer. Il serait donc impliqué dans l'établissement de la hiérachie et non dans son maintien qui fait appel aux autres types de comportements, moins agressifs.

Contrairement à *B. petiolata* chez qui le comportement d'agrippement n'intervient que dans 6,2% des cas dans la définition de la structure de la hiérarchie (Marino Piccioli et Pardi 1970), chez *B. j. juncea* il représente 69,6% des cas. Le maintien de la hiérarchie chez *B. j. juncea* serait plus fort que chez les autres *Belonogaster* car ce comportement est le plus agressif après le combat-chute. Toutefois, nous avons vu que 81,6% des 555 cas d'agrippement correspondent à l'arrivée d'une ouvrière approvisionneuse chargée de substances sucrées. Il pourrait s'agir de trophallaxies (comportement de "kiss") dont Itô (1985) souligne l'ambiguité.

Dans les associations de 3 fondatrices de *B. j. juncea*, les femelles peuvent être classées selon une échelle de dominance linéaire (α, ß, γ,...) comme celle définie par Pardi (1942). Mais dans les associations de plus de 3 femelles cette structure est difficile à définir à cause de la passivité de certaines d'entre elles. Chez *B. petiolata* les associations peuvent atteindre 16 femelles. La hiérarchie linéaire n'est observable qu'entre les 3 ou 4 premières femelles de l'association (Keeping 1992).

Dans les colonies en post-émergence la hiérarchie de dominance est significativement linéaire (test de Appleby 1983), c'est à dire qu'il y a une faible probabilité d'avoir des triades circulaires. Ce résultat est en parfait accord avec ceux de Marino Piccioli et Pardi (1970) chez *B. grisea* et de Keeping (1992) chez *B. petiolata*.

La correlation entre l'ordre d'émergence des femelles et leur rang hiérachique a été établie chez plusieurs espèces de *Polistes* (Litte 1977; Theraulaz *et al.* 1990, 1992). Ainsi l'ordre d'émergence est utilisé par ces auteurs pour attribuer le rang hiérarchique aux individus. Nos observations ayant porté sur des colonies préalablement établies (individus d'âge non connu), ce paramètre n'a pas été testé et nous avons utilisé l'indice de dominance pour classer les individus (cela évite en outre les invertions assez fréquentes entre la hiérarchie et l'ordre d'apparition des individus).

Nos résultats sont voisins de ceux de Marino Piccioli et Pardi (1970) qui montrent que chez *B. grisea*, la fréquence d'actes de domination adressée par la femelle α aux subordonnées décroît avec le rang hiérarchique, la femelle ß recevant plus d'actes que les autres. Les femelles α de *B. j. juncea* adressent elles aussi plus d'actes de dominance vers les femelles de deuxième rang qu'à celles du troisième rang etc., mais les femelles des rangs inférieurs peuvent également recevoir beaucoup d'actes de domination de la part de la femelle α (Fig. 3).

Chez *B. grisea* la hiérarchie est instable, les femelles changent de position hiérarchique avec le temps (Marino Piccioli et Pardi 1970). Ce n'est pas le cas chez *B. petiolata* où la hiérarchie est stable une fois établie (Keeping 1992).

Chez *B. j. juncea* des observations tout au long du cycle biologique montrent que la hiérarchie est stable, tout au moins au premier rang. L'augmentation de la fréquence des comportements d'agressivité pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage pourrait déclencher le départ de la dominante. Des travaux futurs permettront de chercher le devenir des dominantes, car nous avons observé 2 cas où la dominante a fait plusieurs tentatives de retour, sans succès.

RÉFÉRENCES

ALTMANN, J., 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-265.

APPLEBY, M. C., 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* **31**, 600-608.

BUYSSON R. DU, 1909. Monographie des Vespides du genre *Belonogaster*. *Ann. Soc. Entomol. France* **78**, 199-270.

DARCHEN, R., 1986. La hiérarchie chez les *Ropalidia* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) *Actes Coll. Ins. Soc.* **3**, 33-50.

DEW, H. E. et C. D. MICHENER, 1981. Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae): laboratory foraging activities. *Ins. Soc.* **28**, 87-101.

GADAGKAR, R. et N. V. JOSHI, 1982. Behaviour of the Indian social wasp *Ropalidia cyathiformis* on a nest of separate combs (Hymenoptera: Vespidae). *J. Zool., London* **198**, 27-37.

GAMBOA, G. J., B. D. HEACOCK et S. L. WILTJER, 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kans. Ent. Soc.* **51**, 343-352.

GORTON, R. E., 1978. Observations on the nesting behaviour of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae, Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. *Ins. Soc.* **25**, 197-204.

HUGHES, C. R. et J. E. STRASSMANN, 1988. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour* **107**, 1-14.

ITÔ, Y., 1985. A comparison of intracolonial aggressive behaviours among five species of polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* **68**, 152-167.

KEEPING, M. G., 1990. Colony foundation and Nestmate recognition in the social wasp, *Belonogaster petiolata*. *Ethology*, **85**, 1-12.

KEEPING, M. G., 1992. Social organisation and division of labour in colonies of the polistine wasp, *Belonogaster petiolata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **31**, 211-224.

LITTE, M., 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **2**, 229-246.

LITTE, M., 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a Polistine wasp. *Z. Tierpsychol.* **50**, 282-312.

MARINO PICCIOLI, M. T. et L. PARDI, 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.]. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **3**, 197-225.

PARDI, L., 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **14**, 1-106.

PARDI, L., 1946. Ricerche sui Polistini. VII. La "dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **15**, 25-84.

PARDI L., 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* **21** : 1-13.

PARDI, L. et M. T. MARINO PICCIOLI, 1981. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.] and the position of this genus among social wasps. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **14**, 131-146.

PRATTE, M., 1989. Foundress association in the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ.) (Hymenoptera: Vespidae). Effects of dominance hierarchy on the division of labour. *Behaviour* **111**, 208-219.

PREMNATH, S., K. CHANDRASHEKARA, S. CHANDRAN et P. GADAGKAR, 1990. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In *Social Ins. and the Environment* proc. XIth Internat. congr. I.U.S.S.I. Bangalore. G. K. Veeresh, B. Mallik and C. A. Viraktamath (eds.) Oxford and I.B.H. publishing C.O., New Dehli. pp.80.

ROUBAUD, E., 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. *Ann. Sci. Nat. Zool.* (*Ser.* 10) **1**, 1-160.

THERAULAZ, G., M. PRATTE et J. GERVET, 1990. Behavioural profiles in *Polistes dominulus* (Christ.) wasp societies: a quantitative study. *Behaviour* **113**, 223-250.

THERAULAZ, G., J. GERVET, B. THON, M. PRATTE et S. SEMENOFF-TIAN-CHANSKI, 1992. The dynamics of colony organisation in the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* Christ. *Ethology*, **91**, 177-202.

TURILLAZZI, S., 1986. Colony composition and social behaviour of *Parischnogaster alternata* Sakagami (Hymenoptera: Stenogastrinae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* **20**, 333-347.

TURILLAZZI, S. et L. PARDI, 1982. Social behaviour of *Parischnogaster nigricans serrei* (Hymenoptera: vespoidea) in Java. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **75**, 657-664.

WEST-EBERHARD, M. J., 1969. The social biology of Polistine wasps. *Musc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* **140**, 1-101.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 31-38 (1196)

CONFLITS REINES - OUVRIÈRES ET VARIATIONS DE LA SEX - RATIO CHEZ *PHEIDOLE PALLIDULA* *

ARON S.[1], PASSERA L.[1], KELLER L.[2]

[1] *Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, Université Paul*-Sabatier *31062 Toulouse Cédex, France*

[2] *Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, 1015 Lausanne et Zoologisches Institut, Bern Universität, 3032 Hinterkappelen, Suisse*

Résumé: La comparaison de la sex-ratio primaire (définie comme la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines) et de la sex-ratio secondaire (correspondant à la proportion de mâles atteignant effectivement le stade adulte) est étudiée chez la fourmi *Pheidole pallidula*. Nos résultats indiquent que la majorité des colonies se spécialisent dans la production quasi-exclusive de sexués appartenant à l'un ou l'autre sexe. Cette spécialisation sexuelle des colonies conduit à une sex-ratio secondaire très fortement bimodale: plus de 90% des colonies ont une sex-ratio biaisée à plus de 80% en faveur d'un sexe. La sex-ratio primaire ne semble pas impliquée dans cette distribution des sexes. En effet, les reines des deux types de colonies produisent 35% d'oeufs haploïdes à la sortie d'hibernation; cette proportion chute à 10% le reste de l'année. Bien que des oeufs haploïdes soient pondus pendant toute l'année par les reines, aucun mâle n'est élevé en dehors de la saison de reproduction. L'intégralité du couvain mâle est donc sélectivement éliminé par les ouvrières pendant la majeure partie du cycle annuel. Le calcul de l'investissement énergétique relatif dans les deux sexes indique qu'il est fortement biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population. La sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula* apparaît donc sous le contrôle déterminant des ouvrières, lesquelles éliminent le couvain mâle dans la moitié des colonies, peut-être en fonction du degré des asymétries de parenté ouvrières-sexués au sein de chacune d'entre elles.

Mots-clés: sex-ratio, haplodiploïdie, investissement énergétique, Formicidae, *Pheidole*

Abstract: Queen-worker conflict and inter-nest sex-ratio variation in the ant *Pheidole pallidula*

We compared the primary sex-ratio (defined here as the proportion of haploid eggs laid by queens) and the secondary sex-ratio (the proportion of males reared among reproductives) in the ant *Pheidole pallidula*. Most colonies have a strongly biased secondary sex-ratio, with more than 90% of the colonies showing a secondary sex-ratio biased at 80% in one sex. There is no evidence of a bimodal distribution of the primary sex-ratio. All queens lay about 35% haploid eggs in early spring; this proportion deacreases to about 10% the rest of the year. Although haploid eggs are laid all the year long by the queens, no male is reared outside the period of sexual production. All male brood is therefore selectively eliminated by the workers from July. Moreover, the population sex-ratio investment is female-biased. Overall, workers exert a strong influence over the control of the secondary sex-ratio in *Pheidole pallidula*, by selectively eliminating male brood in about half the colonies, perhaps those with high relatedness asymetry.

Key words: sex-ratio, haplodiploidy, sex allocation, Formicidae, *Pheidole*

---

* Cette communication est issue d'un article original de Keller et al. (sous presse)

INTRODUCTION

Les conflits d'intérêts opposant reines et ouvrières quant à l'énergie à investir dans l'élevage des sexués mâles et femelles chez les hyménoptères sociaux constituent de remarquables modèles d'études permettant de mettre à l'épreuve la théorie de la sex-ratio (Fisher, 1930), la théorie du succès reproductif (*inclusive fitness theory,* Hamilton, 1964) et la théorie des conflits parents-descendants (Trivers, 1974). Ces conflits d'intérêts ont principalement pour origine le système de détermination du sexe par haplodiploïdie caractéristique des hyménoptères. Un tel système de détermination sexuelle entraîne des asymétries de parenté entre les membres d'une même colonie, induisant des intérêts génétiques différents selon les individus (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986). Dans la mesure où leur degré de parenté est identique avec leurs filles et leurs fils (coefficient de parenté r= 1/2), le succès reproductif des reines est optimisé par un investissement énergétique équivalent dans les deux sexes de la descendance. A l'inverse, les ouvrières filles étant en moyenne beaucoup plus proches génétiquement de leurs soeurs (r= 1/4 + 1/2n; n= nombre d'accouplements de la mère) que de leurs frères (r= 1/4), leur intérêt génétique est maximisé lorsque l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle. Par conséquent, on doit s'attendre à ce que l'investissement relatif dans les deux sexes de la descendance soit équilibré lorsqu'il est sous le contrôle des reines, ou biaisé en faveur du sexe femelle lorsqu'il est sous celui des ouvrières. Ce biais se traduirait alors par un investissement 3 fois supérieur en faveur du sexe femelle dans les colonies possédant une seule reine reproductrice (monogynie) dont l'accouplement est unique (monoandrie : n= 1). Plusieurs travaux ont montré qu'en situation de monogynie l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population, confortant l'hypothèse d'un contrôle ouvrière sur la sex-ratio (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986; Boomsma , 1989; Mueller, 1991, 1994).

Ces prédictions théoriques s'adressent évidemment à de grandes populations et on peut donc s'attendre à ce que, à l'échelle des colonies, l'énergie relative investie dans les deux sexes de la descendance suive une distribution de type unimodale, variant autour d'une moyenne calculée sur la population (Bourke et Chan, 1994; Hasegawa, 1994). Plusieurs travaux ont cependant montré que la sex-ratio des colonies est souvent bimodale : certaines colonies sont spécialisées dans l'élevage quasi exclusif de mâles, les autres dans celui de femelles reproductrices (Pamilo et Rosengren, 1983; Nonacs, 1986; Aron et al., 1995).

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour rendre compte de la variation inter-coloniale de la sex-ratio chez les hyménoptères eusociaux (revues dans Nonacs, 1986; Crozier et Pamilo, 1992; Boomsma, 1993). Elles tiennent compte : 1) de variations dans la qualité et/ou la quantité des ressources disponibles, et de la taille des colonies (Nonacs, 1986); 2) de la compétition sexuelle (Hamilton, 1967; Frank, 1987); 3) de différences intercoloniales dans les asymétries de parentés, variations dues à divers facteurs tels le nombre d'accouplements des reines (Boomsma et Grafen, 1990; Sundström, 1994), le nombre de reines dans les sociétés (Nonacs, 1986, Boomsma, 1993), le degré de stérilité des ouvrières (Boomsma et Grafen, 1990), et l'origine de la reine (Boomsma, 1991; Mueller, 1991).

Selon cette dernière hypothèse, les ouvrières évalueraient leur apparentement au couvain mâle et au couvain femelle, et ajusteraient la sex-ratio selon leur propre intérêt génétique (Boomsma et Grafen, 1990) :

. en élevant principalement des femelles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté (ouvrières-soeurs vs ouvrières-frères) sont supérieures à l'asymétrie de parenté moyenne à l'échelle de la population;

. en élevant préférentiellement des mâles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté sont inférieures à l'asymétrie de parenté moyenne à l'échelle de la population.

Bien que l'hypothèse des asymétries relatives ait reçu un premier soutien expérimental chez quelques espèces d'hyménoptères eusociaux (Mueller, 1991; Queller et al., 1993; Sundström, 1994), elle soulève encore un grand nombre de questions quant à ses mécanismes proximaux. Par exemple, cette hypothèse postule implicitement que les ouvrières sont à même de discriminer le sexe du couvain, et d'élever - ou d'éliminer - sélectivement le sexe mâle en fonction de leur propre intérêt génétique.

Une des voies les plus précises permettant d'évaluer la contribution respective des reines et des ouvrières dans le contrôle de la sex-ratio au sein des sociétés repose sur la comparaison entre la sex-ratio primaire, considérée ici comme la proportion d'oeufs haploïdes et diploïdes initialement pondus par les reines, et la sex-ratio secondaire correspondant à la proportion de mâles élevés jusqu'au stade adulte. Une telle comparaison précédemment effectuée chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* a montré que la sex-ratio primaire est significativement plus biaisée en faveur du sexe mâle (haploïde) que la sex-ratio secondaire (Aron et al., 1994). Un résultat similaire a été obtenu chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, quoique chez cette espèce, les mâles sont sélectivement et systématiquement éliminés dans certaines colonies (Aron et al., 1995).

Dans ce travail, nous avons comparé la sex-ratio primaire et la sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula*. Cette espèce présente 4 caractéristiques biologiques intéressantes : 1) les ouvrières sont complètement stériles (Passera, 1978), et tous les oeufs sont donc issus des reines; 2) cette espèce essentiellement monogyne peut se présenter sous forme digyne ou polygyne (8.2% des colonies, n= 71; Passera, non publié); 3) les sexués se développent exclusivement à partir des oeufs pondus par les reines immédiatement après la sortie d'hibernation (Passera, 1980). Cette période très brève ne dure que 2 à 3 semaines, et tous les oeufs pondus par la suite donnent naissance à des ouvrières; 4) cette espèce présente une distribution de la sex-ratio secondaire de type bimodale (voir résultats).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sex-ratio primaire

8 colonies ont été récoltées le 22 mars 1993 à proximité du Frau (Tarn-et-Garonne, France). A cette période de l'année, les reines de ces colonies n'ont pas encore repris leur activité de ponte. Chaque société est scindée en 4 sous-unités de taille identique, dont une seule contient la reine. Les 32 sous-unités ainsi constituées sont maintenues à 12 ± 2 °C. Le 30 mars (jour 0) les 8 sous-unités contenant chacune une reine sont placées dans des conditions d'élevage standard, à 27°C (voir Passera 1980). Après 4 jours, les oeufs pondus dans chaque sous-unité sont prélevés pour l'analyse de la sex-ratio primaire. Les 8 sous-unités suivantes sont alors placées à 27°C, et reçoivent les reines qui leur correspondent. Cette procédure est répétée 4 fois. Ensuite, 4 des 8 dernières sous-unités ont été maintenues avec leur reine dans les conditions standard de laboratoire pendant 4 mois, et les oeufs prélevés après 70 et 120 jours.

Ce dispositif expérimental a permis d'obtenir des oeufs pondus 4, 8, 12, 16, 70, et 120 jours après la reprise de la ponte suivant l'hibernation. En outre, dans la mesure où toutes les sous-unités sont maintenues à 12 ± 2°C jusqu'à ce qu'elles reçoivent une reine, cette procédure permet de minimiser un effet saisonnier potentiel sur l'élimination sélective des oeufs par les ouvrières (ceci au moins pour les 4 premiers relevés de la sex-ratio primaire).

9 colonies complémentaires ont été récoltées le 7 juillet 1993. La sex-ratio primaire et la sex-ratio secondaire ont été déterminé pour chacune d'entre elles.

Les oeufs sont sexés (n = 12, $2n$ = 24, Hauschteck, 1961) selon une technique décrite précédemment (Aron et al., 1994, 1995).

Sex-ratio secondaire

La sex-ratio secondaire numérique a été déterminée pour 49 colonies récoltées en juillet 1993, dans les jours précédant le vol nuptial. Le nombre de mâles et de femelles reproductrices (nymphes et adultes) a été comptabilisé pour chaque colonie.

L'investissement énergétique relatif dans chaque sexe de la descendance est estimé selon l'équation de base :

$$PM = \frac{N_m\ W_m}{N_m\ W_m + N_f\ W_f} \qquad (1)$$

où PM est la proportion d'énergie investie dans le sexe mâle, N_m et N_f respectivement le nombre de mâles et de femelles reproductrices, et, W_m et W_f respectivement le poids sec des mâles et des femelles reproductrices (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986).

RÉSULTATS

Sex-ratio primaire

Le figure 1a montre l'existence d'une très forte variation temporelle de la sex-ratio primaire ($F_{6,44}$= 25,38, p< 0,001, Test F de Scheffé - valeurs transformées en arc-sinus des racines carrées). Alors que la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines immédiatement à la sortie d'hibernation est supérieure à 35%, elle chute brutalement dans les 2 semaines qui suivent et se stabilise à une valeur proche de 10% pendant le reste de l'année. L'analyse de la sex-ratio primaire d'oeufs prélevés sur le terrain en juillet confirme ce résultat.

Cette dynamique de la sex-ratio primaire s'observe pour chaque reine évaluée individuellement. Lors de chaque relevé (après 4, 8, 12, 16, 70, 120 jours) toutes les reines produisent une proportion identique d'oeufs haploïdes (p> 0,44 pour toutes les comparaisons, Test $\chi^2_{(2)}$).

Ce pattern de la sex-ratio primaire correspond étroitement à celui de la période de production des sexués, laquelle n'a lieu que pendant une période très brève et très délimitée dans le temps (figure 1b). Seuls les oeufs pondus pendant les deux premières semaines après la reprise de la ponte, suivant la sortie d'hibernation, donnent des individus sexués. Le couvain pondu en dehors de cette période ne donne jamais d'ailés.

Sex-ratio secondaire

La sex-ratio secondaire présente une distribution de type bimodale, avec un mode de colonies produisant principalement - ou exclusivement - des individus mâles et un autre mode produisant des femelles reproductrices (figure 2). 45 sociétés sur les 49 récoltées (92%) ont une sex-ratio biaisée à plus de 80% en faveur d'un sexe. En outre, 17 colonies (35%) produisent uniquement des femelles reproductrices et 5 colonies (10%) exclusivement des mâles.

Le calcul de l'investissement énergétique relatif dans les deux sexes indique qu'il est fortement biaisé en faveur du sexe femelle. Selon l'équation (1), la proportion d'énergie investie dans le sexe mâle est égale à 0,24, ce qui correspond à un rapport énergétique

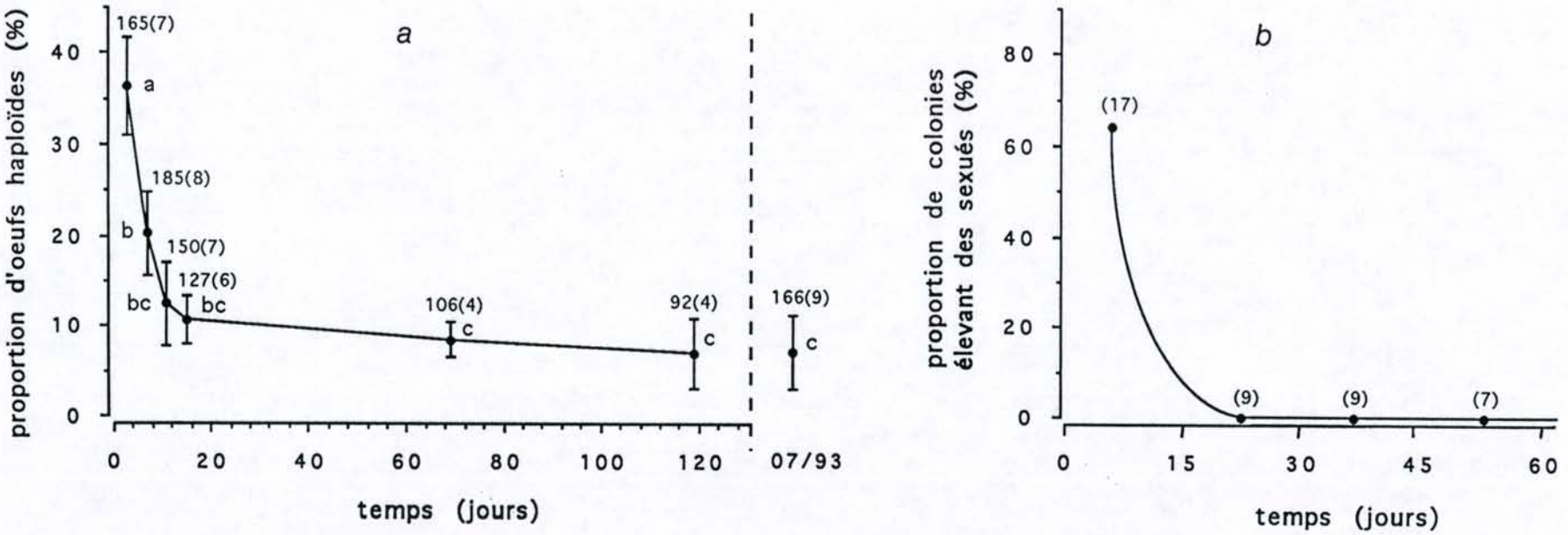


Figure 1: *a) Évolution temporelle ($\bar{x} \pm$ s.e.) de la sex-ratio primaire (proportion d'oeufs haploïdes) au laboratoire et en milieu naturel. Les relevés sont effectués 4, 8, 12, 16, 70, et 120 jours après la reprise de la ponte suivant la période d'hibernation. Le nombre d'oeufs analysés et le nombre de colonies dont ils sont issus (entre parenthèses) sont indiqués pour chaque relevé. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (ANOVA et Test F de Scheffé, $p < 0,05$); b) Proportion de colonies élevant du couvain sexué à partir d'oeufs pondus à différentes périodes (jours) après la sortie d'hibernation. Le jour 0 correspond à la reprise de la ponte. Les relevés ont été effectués pour des colonies élevant des oeufs pondus pendant les 2 premières semaines, et entre la troisième et la quatrième semaine, la quatrième et la sixième semaine, la sixième et la huitième semaine, après la reprise de la ponte. Le nombre de colonies observées est indiqué entre parenthèses (d'après Passera, 1980).*

Figure 1: *a) Changes over time ($\bar{x} \pm$ s.e.) in the primary sex-ratio (proportion of haploid eggs) in laboratory and field colonies. Primary sex-ratio is given 4, 8, 12, 16, 70, et 120 days after queens resumed egg-laying. The number of eggs and the number of colonies from which they were collected (parentheses) are reported for each sample. Treatments with lower case letters differed significantly (ANOVA and Scheffé F-test, $p < 0.05$); b) Proportion of colonies rearing sexual brood from eggs laid at different times (days) after queens resumed egg-laying (day 0). Colonies reared eggs laid during the first 2 weeks, and between the 3-4 weeks, the 4-6 weeks, the 6-8 weeks, after queens resumed egg laying. The number of colonies censused is indicated between brackets (from Passera, 1980).*

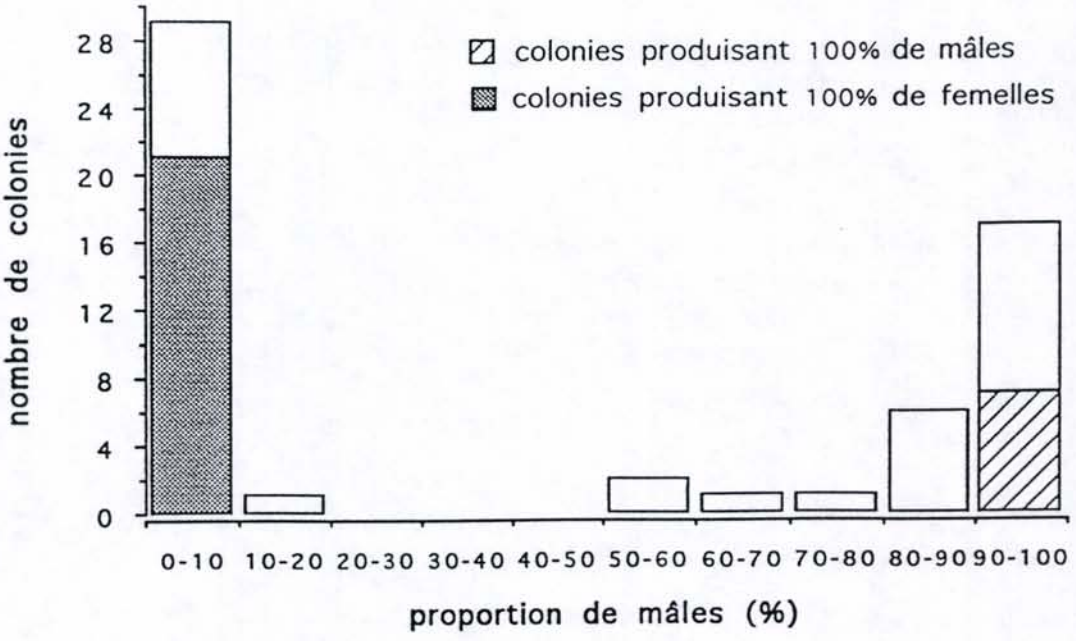


***Figure 2** : Distribution de la proportion de mâles (nymphes et adultes) dans les 49 colonies échantillonnées (N= 5329 sexués).*
***Figure 2** : Distribution of the proportion of males (pupae and adults) in the 49 colonies sampled (N= 5329 sexuals).*

femelles : mâles de 3,2 : 1 (n= 49 colonies, N= 5329 sexués). Néanmoins, les mâles ayant un taux métabolique plus élevé que les femelles, ce qui leur donne un "coût de production" supérieur à celui estimé par leur poids sec, il convient de corriger ce résultat en convertissant le rapport des poids secs femelles/mâles (Wf/Wm) par le coût énergétique C, où $C= (W_f/W_m)^{0.7}$ (Boomsma, 1989).

La proportion d'énergie investie dans le sexe mâles PM équivaut alors à:

$$PM= \frac{N_m}{N_f\ C} \cdot \frac{1}{1+\frac{N_m}{N_f\ C}}$$

ce qui se traduit par une sex-ratio secondaire sensiblement moins biaisée en faveur du sexe femelle, avec un investissement proportionnel dans le sexe mâle de 0,36, soit un rapport énergétique femelles : mâles de 1,8 : 1.

DISCUSSION

La comparaison de la sex-ratio primaire et de la sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula* suggère fortement que les ouvrières exercent un contrôle déterminant sur la sex-ratio numérique et l'investissement énergétique dans les deux sexes de la descendance.

Nos résultats montrent qu'une majorité des colonies se spécialisent dans la production quasi-exclusive de l'un ou l'autre sexe, ce qui conduit à une sex-ratio secondaire fortement bimodale. A l'inverse, il n'apparaît pas de distribution bimodale de la sex-ratio primaire. En effet, les reines des deux types de colonies produisent une

proportion identique d'oeufs haploïdes, de l'ordre de 35% à la sortie d'hibernation, et qui chute ultérieurement pour se stabiliser à une valeur proche de 10% le reste de l'année. En d'autres termes, alors que toutes les colonies contiennent des oeufs haploïdes, un grand nombre d'entre elles n'élèvent aucun mâle. Cette variation inter-coloniale de l'espérance de vie des mâles est manifestement un facteur prépondérant à l'origine de la sex-ratio bimodale des colonies.

Cette variation de l'espérance de vie du sexe mâle entre les colonies n'est pas compatible avec 2 des trois hypothèses proposées pour rendre compte du phénomène de bimodalité. La première hypothèse considère la disponibilité en ressources (*"Resource Level Hypothesis"*), et prédit que les colonies ayant un apport énergétique important (colonies de grand effectif, et/ou environnement riche) orienteraient une plus grande proportion du couvain femelle vers la voie sexuée (Nonacs, 1986; Deslippe et Savolainen, 1995). Cependant, de telles conditions favorables ne limitent en rien l'élevage de mâles. Or, nos résultats montrent que 35% des colonies récoltées produisent exclusivement des femelles reproductrices et aucun mâle; ce qui ne peut être interprété en tenant uniquement compte des conditions de l'environnement. La grande proportion de colonies spécialisées dans l'élevage exclusif de femelles reproductrices n'est pas non plus en accord avec l'hypothèse selon laquelle une compétition sexuelle (même très faible) induirait les colonies à produire des mâles jusqu'à un certain seuil, et ensuite, si les ressources le permettent, uniquement des femelles reproductrices (*"Constant Male Hypothesis"* - Frank, 1987). L'explication la plus probable permettant d'expliquer l'élimination sélective du sexe mâle dans certaines colonies est donc l'existence d'un conflit entre la reine et les ouvrières concernant la sex-ratio des colonies. L'hypothèse des asymétries relatives (*"Relative Relatedness Hypothesis"* - Boomsma et Grafen, 1990) tient compte des variations dans les asymétries de parenté, variations issues de divers paramètres comme le nombre de reines [près de 8,2% des colonies de *P. pallidula* possèdent plus d'une reine (Passera, non publié); cette proportion est sans doute supérieure compte tenu de la difficulté de capturer des reines chez cette espèce] ou encore le nombre d'accouplements de celles-ci. Selon l'hypothèse des asymétries relatives, on devrait s'attendre à ce que l'élimination sélective des mâles s'observe dans les colonies présentant les asymétries de parenté les plus importantes. Des analyses génétiques en cours devraient confirmer - ou infirmer - cette hypothèse pour rendre compte de la bimodalité chez *Pheidole pallidula.*

Un second aspect intéressant est la présence d'oeufs mâles (10%) dans toutes les colonies en juillet, alors que les oeufs pondus à cette saison ne donnent jamais d'individus reproducteurs, mais uniquement des ouvrières. Ces oeufs haploïdes sont donc invariablement éliminés par les ouvrières. Un résultat similaire a été obtenu chez deux autres espèces de fourmis. Chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines est toujours supérieure à 25% (Aron et al., 1994), alors que chez *Solenopsis invicta* toutes les reines en produisent au minimum 10% (Aron et al., 1995).

Enfin, il apparaît que l'investissement énergétique est fortement biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population.

L'ensemble de ces résultats suggèrent donc que les ouvrières de *Pheidole pallidula* sont à même de distinguer le couvain mâle du couvain femelle, et, fort de cette capacité, d'exercer un contrôle déterminant sur la sex-ratio des colonies. Une telle capacité à distinguer le sexe du couvain est une supposition implicite propre à toutes les hypothèses relatives aux conflits reines-ouvrières chez les hyménoptères eusociaux.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé avec le soutien financier de la Fondation Nationale Scientifique Suisse (n° 31-35584.92, 31-36907.93 et 3100-040828.94 - L.K.), le

Ministère français de l'Environnement (L.P.) et la Société Entomologique de France (S.A.)

RÉFÉRENCES

Aron, S., L. Passera et L. Keller, 1994. Queen worker conflict over sex ratio : A comparison of the primary and the secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. evol. Biol. 7 :* 403-418.

Aron, S, E. L. Vargo et L. Passera, 1995. Primary and secondary sex ratios in monogyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav. 49 :* 749-757

Boomsma, J. J., 1989. Sex-investment ratios in ants : has female bias been systematically overestimated? *Am. Nat. 133 :* 517-532.

Boomsma, J. J., 1991. Adaptive colony sex ratios in primitively eusocial bees. *TREE 6 :* 92-95.

Boomsma, J. J., 1993. Sex ratio variation in polygynous ants. In : *Queen Number and Sociality in Insects* (Keller, L., Ed.), Oxford University Press, Oxford, pp. 86-109.

Boomsma, J.J. et A. Grafen, 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution 44 :* 1026-1034

Bourke, A. F. G. et G. L. Chan, 1994. Split sex ratios in ants with multiple mating. *TREE 9 :* 120-122.

Crozier, R. H. et P. Pamilo, 1993. Sex allocation in social insects : problems in prediction and estimation. In : *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (Wrensch, D.L. et M. Ebberts, Eds), Chapman and Hall, New York, pp. 369-383.

Deslippe, R.J. et R. Savolainen, 1995. Sex investment in a social insect : the proximate role of food. *Ecology 76 :* 375-382.

Fisher, R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon.

Frank, S. A., 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. and Sociobiol. 20 :* 195-201.

Hamilton, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior. I & II. *J. Theor. Biol. 7 :* 1-52.

Hasegawa, E., 1994. Sex allocation in the ant *Colobopsis nipponicus* (Wheeler). I. Population sex-ratio. *Evolution 48 :* 1121-1129.

Hauschteck, E., 1961. Die Chromosomen von fünf Ameisenarten. *Revue Suisse de Zoologie 68 :* 218-223.

Keller, L., S. Aron et L. Passera. Inter-nest sex ratio variation and male brood survival in the ant *Pheidole pallidula*. *Behav. Ecol., sous presse.*

Mueller, U. G., 1991. Haplodiploidy and the evolution of facultative sex ratios in a primitively eusocial bee. *Science 254 :* 442-444.

Mueller, U. G., 1994. DNA fingerprinting analysis of parent-offspring conflict in a bee. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA 91 :* 5143-5147.

Nonacs, P., 1986. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Quart. Rev. Biol. 61 :* 1-21.

Pamilo, P., et R. Rosengren, 1983. Sex ratio strategies in *Formica* ants. *Oikos 40 :* 24-35.

Passera, L., 1978. Une nouvelle catégorie d'oeufs alimentaires : Les oeufs alimentaires émis par les reines vierges de *Pheidole pallidula* (Nyl.). *Ins. Soc. 25 :* 117-126.

Passera, L., 1980. La ponte d'oeufs préorientés chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.). *Ins. Soc. 27 :* 79-95.

Queller, D. C., J. E. Strassmann, C. R. Solis, C. R. Hughes et D. M. Deloach, 1993. A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. *Nature 365 :* 639-641.

Sundström, L., 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature 367 :* 266-268.

Trivers, R. L., 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool. 14 :* 249-264.

Trivers, R. L. et H. Hare 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science 191 :* 249-263.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 39-45 (1996)

LA RECONNAISSANCE DU SEXE LARVAIRE CHEZ LES FOURMIS : LA FOURMI D'ARGENTINE ET LES LARVES MALES

PASSERA L. et ARON S.

Laboratoire d'Ethologie & Psychologie Animale, URA 1837,
Université Paul-Sabatier, 118 route de Narbonne,
31062 Toulouse Cedex, (France)

Résumé : L'attribution des ressources énergétiques au couvain mâle et femelle implique que les ouvrières sont capables de reconnaître le sexe des larves afin de contrôler la proportion des sexes élevés. La fourmi d'Argentine est un bon modèle pour ce type d'étude car on sait que les ouvrières d'une colonie avec reines éliminent les larves mâles. Dans ce travail, nous avons déterminé à quels moments le couvain mâle est reconnu et détruit. Les oeufs haploïdes sont épargnés, ce qui pourrait signifier qu'ils ne sont pas identifiés. Par contre environ la moitié du couvain mâle est éliminée juste après l'éclosion quand les jeunes larves mâles ne sont pas encore identifiables par l'expérimentateur. Le restant du couvain mâle sera dévoré plus tard quand les larves prennent un phénotype mâle. Ces données montrent que les ouvrières sont donc capables de reconnaître les sexes et les stades du couvain. Ces résultats sont discutés dans la cadre de la théorie de la "sexual deception" et de la théorie du conflit parents - descendants.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, conflit reine-ouvrières, reconnaissance du couvain, théorie de la "sexual deception".*

Abstract : Sex brood recognition in ants : the Argentine ant and the male larvae.
The allocation of resources to the female and male brood in social hymenoptera suggests that workers recognise the sex larvae in order to control the sex ratio. The Argentine ant is a good candidate to investigate this behaviour because workers of queenright colonies eliminate male larvae. In this paper we investigated the stages at which workers distinguished and destroyed male brood. Haploid eggs were spared indicating that they may be not identified. By contrast, approximately half of the male brood was eliminated at an early stage, just after hatching, when it is impossible for an observer to identify the sex of the larvae. The other half was cannibalised when the male larvae grew up and reached a phenotypic male appearance. Our data demonstrate that workers are able to discriminate between the different sexes and classes of brood. These results are discussed with regards to the "sexual deception" and the parent - offspring conflict theories.

Key words : *Argentine ant, queen-worker conflict, brood recognition, sexual deception theory.*

INTRODUCTION

Les sociétés d'Hyménoptères constituent depuis les travaux d'Hamilton (1964) un matériel privilégié pour l'étude de la sélection de parentèle. L'attention s'est ensuite portée sur les conflits génétiques entre castes femelles d'une même société grâce par exemple aux travaux de Trivers et Hare (1976), Charnov (1982), Franks (1987) puis plus récemment ceux de Pamilo (1990) ou de Boomsma (1993). Ces études montrent que les reines investissent à part égale dans les deux sexes alors que les ouvrières, quand elles sont fertiles, cherchent à privilégier leurs propres fils et quand elles sont

stériles donnent la préférence à l'élevage de leurs soeurs aux dépens de celui de leurs frères.

Ces résultats impliquent la reconnaissance par les ouvrières du sexe du couvain afin qu'elles puissent lui faire subir des traitements différenciés. Or de telles études relatives à l'identification du sexe du couvain par les ouvrières, malgré leur importance théorique considérable, n'ont été abordées qu'une fois par Nonacs et Carlin (1990): les ouvrières de *Camponotus floridanus* semblent incapables de distiguer les larves mâles des larves femelles. La fourmi d'Argentine *Linepithema humile* = *Iridomyrmex humilis* nous a semblé constituer un bon matériel d'étude car dans un précédent travail nous avons établi que les ouvrières sont capables de distinguer les deux phénotypes ouvrière et reine au sein des larves femelles (Passera *et al.*, 1995).

Nous nous proposons ici de montrer que la capacité à distinguer des phénotypes larvaires s'étend à celle des génotypes. Chez la fourmi d'Argentine, les reines pondent pendant toute la période de ponte des oeufs haploïdes dont la proportion varie de 30 à presque 50% selon la saison (Passera *et al.*, 1988a; Aron *et al.*, 1994). Pourtant on ne trouve des nymphes mâles qu'à la fin du printemps, lorsque les colonies qui ont éliminé la plupart des reines adultes élèvent une nouvelle génération de sexués (Passera *et al.*, 1988a; Keller *et al.*, 1989; Vargo et Passera, 1991; Aron *et al.*, 1994). Dès la mi-juin il n'y a plus aucun sexué mâle sur le terrain alors même que les reines de la nouvelle génération pondent des oeufs haploïdes. On peut supposer que les formes mâles sont éliminées par cannibalisme à un stade inconnu lorsque le couvain est élevé en présence de reines fécondées.

MATERIEL ET METHODES

La morphologie des jeunes larves mâles ne permet pas de les séparer des larves ouvrières. Par contre les larves dépassant une taille de 1,8 mm sont à coup sûr des larves mâles, cette taille étant celle à laquelle les larves ouvrières se nymphosent (Passera *et al.*, 1988a). L'expérimentation a été réalisée à partir de 8 sociétés stocks comptant des milliers d'ouvrières, récoltées en hiver et élevées en conditions estivales standardisées au laboratoire (Passera *et al.*, 1988a). Dans ces conditions on sait qu'environ 47 % de leurs oeufs sont haploïdes (Aron *et al.*, 1994). Trois de ces sociétés stocks conservent leurs très nombreuses reines (plusieurs dizaines). Les 5 autres sont orphelinées après avoir permis aux reines de pondre. Elles sont regardées comme des élevages témoins dont le grand nombre d'ouvrières les rapproche des sociétés naturelles dont on sait qu'elles ne conservent que très peu de reines au printemps (Keller *et al.* 1989). Pour ce qui concerne les oeufs et les larves à phénotype non identifiable, nous avons puisé du couvain dans les 3 sociétés stocks avec reines. Nous avons ainsi constitué quatre types de lots formés d'une seule catégorie de couvain :

- une centaine d'oeufs;
- 10 à 20 petites larves inférieures à 1,1 mm;
- 10 à 20 larves moyennes de1,1 à 1,4 mm;
- 10 à 20 grandes larves de 1,4 à 1,8 mm.

Ces lots de couvain sont confiés à des élevages formés d'environ 1000 ouvrières orphelines provenant des mêmes sociétés stocks avec reines (élevages traités). D'autres lots de couvain sont confiés à des unités de 1000 ouvrières plus 4 reines fécondées (élevages témoins).

Concernant les grandes larves à phénotype identifiable et les nymphes ouvrières et mâles, elles ont été prélevées dans les élevages stocks les uns dépourvus de reines et produisant donc des formes sexuées, les autres pourvus de reines et ne produisant que des phénotypes ouvrières. Larves identifiables et nymphes des 2 sexes ont été confiées par lots de 5 à 10 à des unités formées de 5 reines fécondes et environ 1000 ouvrières. Ouvrières éleveuses et reines proviennent des sociétés stocks.

RESULTATS

1. Oeufs et larves à phénotype non identifiable

Concernant l'élevage des oeufs et des larves à phénotype non identifiable, nous avons obtenu les résultats suivants (fig.1) :

- à partir des oeufs, obtention de 40,7% de nymphes mâles
- à partir de petites larves, obtention de 19,0% de nymphes mâles
- à partir de larves moyennes, obtention de 19,6% de nymphes mâles
- à partir de grandes larves, obtention de 16,9% de nymphes mâles.

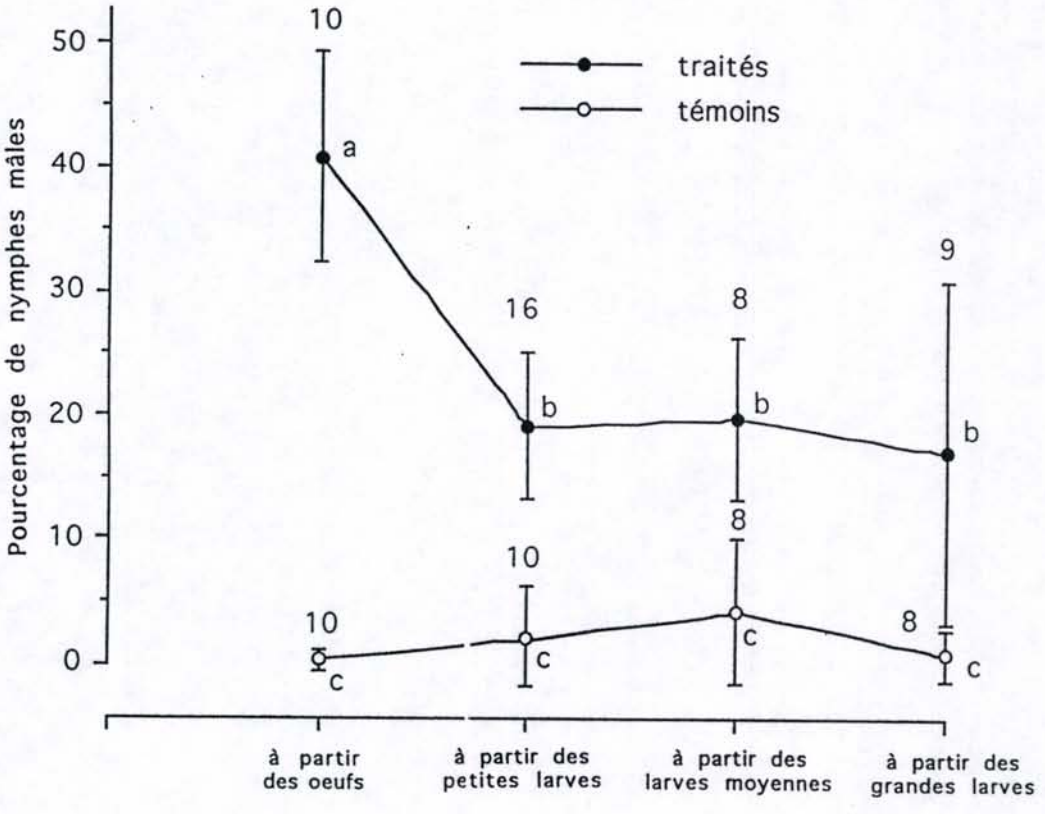


Fig.1. *Pourcentage de nymphes mâles obtenues en élevant des oeufs ou des larves à phénotype non identifiable prélevés dans des élevages stocks avec reines. Les larves ont été triées en 3 catégories : petites larves (moins de 1,1 mm); larves moyennes (de 1,1 à 1,4 mm); grandes larves (de 1,4 à 1,8 mm). Les unités expérimentales possèdent environ 1000 ouvrières orphelines. Les unités témoins possèdent environ 1000 ouvrières et 4 reines fécondées. Chaque point représente la moyenne ± SD. Le nombre d'expériences réalisées figure au-dessus de chaque barre. Les traitements affectés d'une lettre différente sont significativement différents (ANOVA et Scheffé F-tests $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).*

Fig.1. *Percentage of male pupae obtained from the rearing of eggs, and unidentified larvae originating from stock queenright colonies. The larvae were sorted into 3 categories according to their size : small (less than 1.1 mm), medium (from 1.1 to 1.4 mm) and large (from 1.4 to 1.8 mm). Experimental units were given about 1000 queenless workers. Control units were given about 1000 workers and 4 inseminated queens. Data points are means ± SD. Number of replicates is given above each bar. Treatments with different lower case letters differed significantly (ANOVA and Scheffé F-tests $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).*

L'analyse de variance (après transformation des données en arcsinus des racines carrées) appliquée à l'ensemble des lots traités donne une valeur $F_{3, 39} = 11,43$ hautement significative ($p = 0,0001$). Mais le test de Scheffé montre qu'il n' y a pas de différences significatives entre les trois groupes expérimentaux impliquant des larves. Nous avons comparé le pourcentage de nymphes mâles obtenues à partir de l'élevage d'oeufs dans les élevages traités (40,7% ± 8,5) à celui relevé dans les 5 sociétés stocks orphelines (42,8% ± 9,4) et au pourcentage d'oeufs haploïdes pondus par les reines dans la nature tel qu'il a été établi dans le travail d'Aron *et al.*, 1994 (46,9 % ± 9,4). Il n'y a pas de différence significative : $F_{2, 16} = 0,471$, $p = 0,63$ NS (transformation des données en arcsinus des racines carrées). En clair, l'élevage des oeufs prélevés dans un nid pourvu de reines conduit les ouvrières orphelines à élever un nombre de mâles correspondant au nombre d'oeufs haploïdes présents dans le couvain. Il n'y a donc pas eu élimination des oeufs haploïdes dans les nids à reines. Par contre, l'élevage dans les mêmes conditions des petites larves conduit à obtenir deux fois moins de nymphes mâles. Il y a donc eu élimination d'environ la moitié des larves mâles juste après l'éclosion. Les larves mâles qui ont été épargnées à ce stade continuent sont élevées jusqu'au stade grandes larves.

2. Larves à phénotype mâle

Seulement 5,4% des larves à phénotype mâle parviennent à la nymphose alors que les larves à phénotype ouvrière se nymphosent dans la proportion de 67,6% (t = 12,2; p = 0,0001; transformation des données en arcsinus des racines carrées) (fig.2).

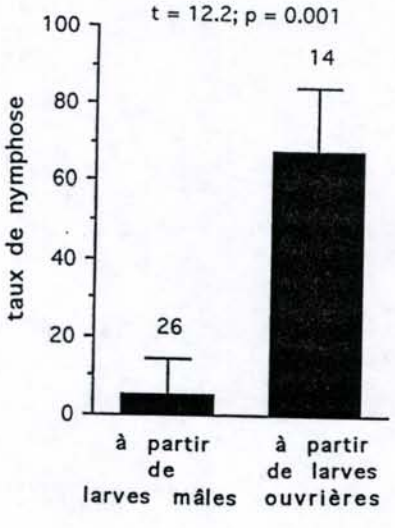


Fig.2. *Taux de nymphoses obtenues en faisant élever des larves à phénotype mâle ou ouvrière par des unités formées d'environ 1000 ouvrières et 5 reines fécondées. Moyennes ± SD. Le nombre d'essais figure au-dessus de chaque barre (t-test $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).*

Fig.2. *Rate of nymphosis obtained from larvae exhibiting male or worker phenotype, reared by units consisting of about 1000 workers and 5 inseminated queens. Means ± SD. Number of replicates is given above each bar (t-test $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).*

Les larves mâles qui ont échappé au massacre au moment de l'éclosion de l'oeuf sont donc éliminées à ce stade. Un examen attentif des élevages permet d'ailleurs de repérer les larves en cours de destruction : elles apparaissent de plus en plus ratatinées jusqu'à disparaître totalement.

3. Nymphes mâles

Quatre-vingt-sept pour cent des nymphes ouvrières atteignent le stade adulte, ce qui est tout à fait comparable au pourcentage de 78 % observé pour les nymphes mâles. (t =1,4; p = 0,19 NS; transformation des données en arcsinus des racines carrées) (fig.3). Les ouvrières ne font donc aucune différence dans le traitement des deux types de nymphes.

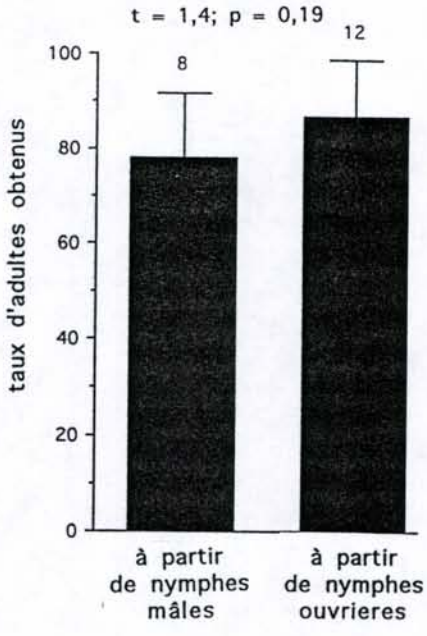


Fig.3. *Taux d'adultes obtenus à partir de nymphes mâles et ouvrières élevées par des unités formées d'environ 1000 ouvrières et 5 reines fécondées. Moyennes ± SD. Le nombre d'essais figure au-dessus de chaque barre (t-test $p < 0,05$; données transformées en arcsinus des racines carrées).*

Fig.3. *Rate of adults obtained from male and worker pupae reared by units consisting of about 1000 workers and 5 inseminated queens. Means ± SD. Number of replicates is given above each bar (t-test $p < 0.05$; square root arcsine transformed data).*

DISCUSSION

Nos résultats montrent que les ouvrières de la fourmi d'Argentine savent parfaitement identifier le sexe du couvain et identifier les larves mâles puisqu'elles les détruisent sélectivement en présence de reines fécondées. C'est un argument qui va à l'appui de la théorie qui traite du conflit reine - ouvrière chez les Hyménoptères sociaux (Trivers et Hare, 1976) et qui suppose des traitements différenciés des larves des deux sexes.

La reconnaissance des formes mâles est très précoce bien qu'elle ne puisse se faire au stade oeuf. C'est juste après l'éclosion qu'environ la moitié des larves mâles sont éliminées dans les élevages ayant conservé des reines. Les larves épargnées seront éliminées à leur tour, lorsqu'elles approcheront du moment de la nymphose en prenant un phénotype mâle identifiable. Par contre les nymphes mâles sont épargnées. Ces résultats renforcent ceux concernant les larves royales qui elles aussi sont précocement détectées et éliminées en présence de reines fécondées (Passera *et al.*, 1995). Il est donc clair que les ouvrières de la fourmi d'Argentine savent discriminer le sexe des larves.

Il est intéressant d'étudier la valeur de ce phénomène dans le cadre de l'hypothèse de la "sexual deception" développée par Nonacs (1990). Selon cet auteur, en cas de conflit reine - ouvrières sur la paternité des mâles de la société, les reines auraient intérêt à masquer le sexe des larves haploïdes dont elles sont la mère afin que leurs ouvrières ne les détruisent point pour les remplacer par leurs propres fils. C'est en effet ce qui se passe chez *Camponotus floridanus* où les ouvrières traitent de manière comparable des larves des deux sexes mais font la distinction entre nymphes mâles et femelles (Nonacs et Carlin, 1990). Bien sûr cette hypothèse n'est applicable que si les ouvrières sont fertiles et peuvent pondre des oeufs à devenir mâle. Ce n'est pas le cas de *Linepithema humile* dont les ouvrières sont stériles en toutes circonstances (Passera *et al.*, 1988 a). Il est alors inutile pour les reines de cacher leurs descendants mâles puisqu'il n'y a pas de conflit concernant l'origine de ce sexe. On peut citer aussi le cas de *Monomorium pharaonis*, une espèce dont la biologie est très semblable à celle de la fourmi d'Argentine et où il y a destruction, donc identification, des larves sexuées (Edwards, 1991). Dans ce dernier cas on ne sait pas toutefois si les ouvrières différencient les larves royales des larves mâles.

On peut s'étonner que la reconnaissance ne se manifeste pas dès le stade oeuf ce qui serait plus économique en terme de coût énergétique. Il faut remarquer toutefois que le stade oeuf ne nécessite pas de dépense alimentaire comme l'exigent les jeunes larves. Autre point d'interrogation : pourquoi les ouvrières épargnent-elles environ la moitié des jeunes larves mâles pour les exécuter plus tard ? Il s'agit peut-être là d'une stratégie permettant à une espèce très mobile comme la fourmi d'Argentine, susceptible de perdre ses reines lors de déménagements, de retrouver rapidement des femelles reproductrices en élevant des reines à partir du couvain femelle et des mâles à partir des larves mâles épargnées. Nous avons montré que ce mécanisme de secours fonctionne très efficacement (Passera *et al.*, 1988b). Quant aux nymphes mâles qui sont épargnées on peut estimer que leur destruction n'est plus indispensable puisque leur coût énergétique est quasi-nul de même d'ailleurs que les mâles auxquels elles donnent naissance et qui ne sont presque pas nourris.

Nos résultats montrent donc qu'il pourrait y avoir chez les Hyménoptères sociaux utilisation deux stratégies possibles dans le cadre de la gestion des conflits reines - ouvrières: emploi de la "sexual deception" chez les espèces où les ouvrières sont fertiles et à l'inverse identification précoce des formes mâles quant les ouvrières sont stériles. Cette faculté s'avère adaptative quand la reine, comme c'est le cas chez la fourmi d'Argentine, pond des oeufs mâles en permanence (Aron *et al.*, 1994). Les ouvrières peuvent alors détruire sélectivement une partie des larves mâles pendant la saison de reproduction afin de privilégier l'élevage des reines avec lesquelles elles ont plus de gènes en commun. Elles détruiront enfin totalement les formes mâles devenues inutiles après la saison de la reproduction.

Quant aux signaux qui permettent aux ouvrières d'identifier les larves sexuées on peut penser bien sûr à des marqueurs chimiques mais les données manquent encore totalement.

Références

ARON, S., L. PASSERA & L. KELLER, 1994. Queen-worker conflict over sex ratio. A comparison of primary and secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis. J.Evol. Biol. 7:* 403-418.

BOOMSMA, J.J., 1993. Sex ratio variation in polygynous ants. In : L. Keller ed. *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 86-109.

CHARNOV, E. L., 1982. Parent offspring conflict over reproductive effort. *Am. Nat. 119:* 736-737.

EDWARDS, J.P., 1991. Caste regulation in the pharaoh's ant *Monomorium pharaonis:* recognition and cannibalism of sexual brood by workers. *Physiol. Entomol. 16:* 263-271.

FRANKS, S.A., 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. Sociobiol. 20:* 195-201.

HAMILTON, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior. I & II. *J. Theor. Biol. 7:* 1-52.

KELLER, L., L. PASSERA & J.P. SUZZONI, 1989. Queen execution in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Physiol. Entomol. 14:* 157-163.

NONACS, P., 1990. Male parentage and sexual deception in social insects. In : G.K. Veeresh, B. Mallick & C.A. Viraktamath eds. *Social Insects and the Environment (Proc. 11th Intern. Congr. IUSSI, Bangalore, India)* Oxford & IBH Publishing Co. (PVT.) Ltd., New Delhi, Bombay, Calcutta, pp.351-352.

NONACS, P. & N.F. CARLIN, 1990. When can ants discriminate the sex of brood; a new aspect of queen-worker conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87:* 9670-9673.

PAMILO, P., 1990. Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behav. Ecol. Sociobiol. 27:* 31-36.

PASSERA L., S. ARON & D. BACH , 1995. Elimination of sexual brood in the Argentine ant *Linepithema humile* : queen effect and brood recognition. *Entomol. Exp. Appl. 75:* 203-212.

PASSERA, L., L. KELLER & J.P. SUZZONI, 1988a. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ins. Soc. 35:* 19-33.

PASSERA, L., L. KELLER & J.P. SUZZONI, 1988b. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche 95:* 59-66.

TRIVERS, R. L. & H. HARE, 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science 191:* 249-263.

VARGO, E.L. & L. PASSERA, 1991. Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behav. Ecol. Sociobiol. 28:* 161-169.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 47-55 (1996)

FLEXIBILITÉ DU COMPORTEMENT DE PRÉDATION EN FONCTION DU POIDS DES PROIES CHEZ LA FOURMI *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

SCHATZ B.[1,2], LACHAUD J.-P.[1,2] & BEUGNON G.[1]

[1]LEPA, URA-CNRS 1837, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France)
[2]ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)

Résumé: La fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger est une espèce néotropicale, chassant ses proies au sol. Afin d'étudier la gamme des stratégies prédatrices de cette espèce, nous avons offert des larves de vers de farine, dont le poids s'échelonnait de 4 à 204 mg. Trois types de stratégies prédatrices ont été utilisées en fonction de la taille de la proie: la chasse solitaire, le recrutement local ou le recrutement au nid. Après une séquence initiale commune (recherche de la proie, détection, localisation), la séquence de prédation présente des différences, en fonction du poids de la proie, en ce qui concerne: le type d'approche, le lieu de saisie de la proie, le comportement après piqûre de la proie et le type de transport. Néanmoins, toutes les proies ont été piquées et les prédatrices ont toujours respecté une phase d'attente d'immobilisation de la proie entre la piqûre et la phase de transport, excepté pour les proies très petites. Le temps de capture et de transport des proies, et le nombre d'individus impliqués dans chaque séquence de prédation sont corrélés positivement au poids de la proie, et ceci même à l'intérieur de chaque stratégie collective suggérant l'intervention d'un recrutement gradué. Cette flexibilité prédatrice a sans doute contribué au succès de cette espèce en milieu néotropical, et confirme son rôle en tant qu'agent potentiel de contrôle biologique.

Mots-clés: *Prédation, flexibilité comportementale, recrutement, ponérine,* Ectatomma ruidum

Abstract: Flexibility of predatory behaviour according to the weight of prey in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

The ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger is a neotropical species, hunting on the ground. In order to study the range of predatory strategies, hunters of this species were offered larvae of *Tenebrio molitor*, which weights extended from 4 to 204 mg. Three types of predatory strategies were defined following increase in the size of prey, i.e. respectively solitary hunting, cooperative hunting and group hunting with recruitment. After a common initial sequence (search for prey, detection, localization), the following predatory sequence have varied concerning the type of approach, the site of seizure, the reaction after stinging and the type of transport. Nevertheless, all prey were always stung and all hunters always respected a waiting phase until the immobilization of the prey, except in the case of very small prey. The time of capture and the number of individuals involved in each predatory sequence were positively correlated with the weight of the prey. Moreover, the number of hunters was correlated with the weight of the prey within each strategy with recruitment, illustrating a typical graded recruitment. This predatory flexibility certainly contributed to the development of this species in neotropical biotopes, and sustains its efficiency as a potential agent of biological control.

Key words: *Predation, behavioural flexibility, recruitement, ponerine,* Ectatomma ruidum

INTRODUCTION

Comme toutes les Ponerinae (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), les fourmis du genre *Ectatomma* sont essentiellement carnivores et leur importance comme agents potentiels de contrôle biologique a été soulevée par divers auteurs (COOK, 1905; WEBER, 1946; DEJEAN & LACHAUD, 1992). C'est le cas notamment d'*Ectatomma ruidum* qui constitue

un élément important de contrôle biologique dans les plantations de café-cacao au Mexique (LACHAUD, 1990; LACHAUD et coll., 1995a) et de maïs au Nicaragua (PERFECTO, 1990, 1991). Malgré la taille relativement faible de ses colonies (en moyenne 80 à 90 ouvrières pour une société adulte), cette espèce est dominante dans les plantations de caféiers de la zone agricole du Soconusco (état du Chiapas, Mexique) du fait de sa densité de population qui peut dépasser 11000 nids à l'hectare (LACHAUD et coll., 1995a).

Bien que l'analyse des stratégies prédatrices employées par *E. ruidum* en conditions naturelles montre que la prédation est solitaire dans 96% des cas (LACHAUD & SCHATZ, non publié), les ouvrières sont également capables de recruter occasionnellement des congénères (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). Le poids des proies apparaissant, *a priori*, comme un facteur-clé dans l'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies, nous avons voulu étudier dans quelle mesure des variations au niveau de ce paramètre pouvaient se répercuter sur le comportement prédateur des chasseuses.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cinq colonies d'*E. ruidum*, récoltées à Izapa près de Tapachula (Chiapas, Mexique) et renfermant entre 70 et 350 ouvrières, ont été placées dans une pièce expérimentale en conditions contrôlées de température (25±1 °C), d'humidité (60±5 %) et de photopériode (12h de lumière / 12h d'obscurité). Les colonies ont été maintenues dans des nids en plâtre connectés à des aires de chasse, où les ouvrières avaient libre accès à leur nourriture (solution de miel et pulpe de pomme).

Pendant toute la durée de cette étude, les proies, offertes tous les 3 ou 4 jours, ont consisté uniquement en larves vivantes de *Tenebrio molitor* dont le poids s'échelonnait entre 4 et 204 mg. Dans cette gamme de poids, le poids des proies utilisées à chaque test est aléatoire, chaque proie étant pesée juste avant d'être déposée au centre des aires de chasse, c'est-à-dire à environ 20 cm de l'entrée du nid.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Nous avons distingué trois stratégies générales: la chasse en solitaire, la stratégie coopérative et le recrutement au nid (les stratégies de chasse en solitaire et de recrutement au nid ayant chacune deux variantes).

Stratégies en solitaires

Il existe deux variantes de la chasse en solitaire. La première se rencontre lors de la confrontation avec les plus petites larves de *Tenebrio molitor* (4 à 12 mg).

La séquence prédatrice débute classiquement (Fig. 1) par la succession des phases de détection, de localisation, d'approche et d'antennation déjà décrites chez cette espèce (LACHAUD, 1990) et aboutit à la saisie de la proie. Après la piqûre, les proies immobiles sont transportées directement au nid. Les proies mobiles, elles, sont piquées à nouveau et une période d'attente d'immobilisation de la proie est alors respectée avant le transport au nid. L'entrée dans le tube d'accès au nid se fait directement, c'est-à-dire par devant.

Dans cette première variante, il n'y a pas de direction préférentielle pendant l'approche de la proie, et la saisie s'effectue le plus souvent au niveau de la partie médiane de la proie. Par contre, à partir de la seconde variante, et ceci jusqu'à la dernière stratégie collective, l'approche est préférentiellement orientée vers la partie médiane de la proie et la saisie s'effectue au niveau de la tête, juste en arrière de celle-ci.

Cette seconde variante de la chasse en solitaire s'observe pour des proies relativement plus grosses (9 à 30 mg). L'attente de l'immobilisation de la proie est toujours respectée (Fig. 2) et l'entrée au nid s'effectue presque exclusivement de manière indirecte, c'est-à-dire que l'ouvrière rentre à reculons avec sa proie dans le tube de connexion au nid (voir LACHAUD, 1990).

D'une manière générale, 85% environ des individus ayant débuté une séquence en solitaire ramènent leur proie au nid.

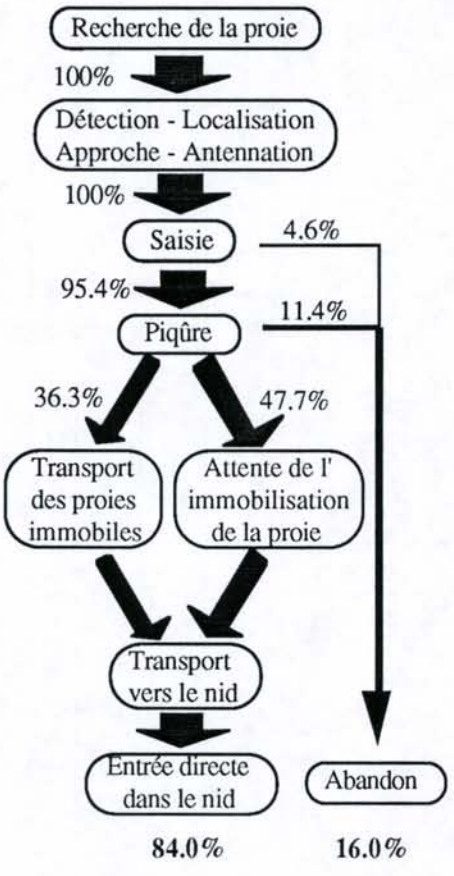


Figure 1. *Diagramme séquentiel de la stratégie en solitaire de type 1 (n = 44). Flow diagram of the solitary strategy type 1 (n = 44).*

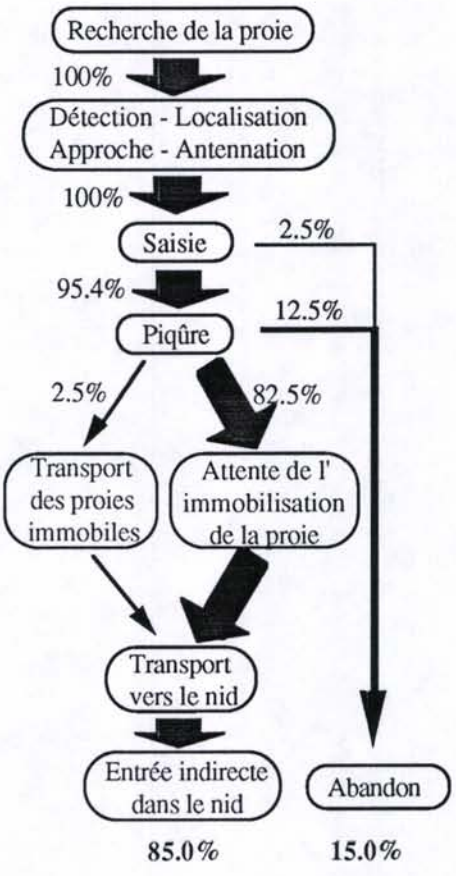


Figure 2. *Diagramme séquentiel de la stratégie en solitaire de type 2 (n = 40). Flow diagram of the solitary strategy type 2 (n = 40).*

La stratégie coopérative ou recrutement local

Cette stratégie a été utilisée pour des proies pesant de 13 à 98 mg. Nous retrouvons ici (Fig. 3) les phases d'approche aboutissant à la saisie. C'est au niveau de la saisie que débute le recrutement local d'individus qui se poursuit pendant les piqûres successives de la proie. Ce recrutement s'effectue sur place (sans retour au nid) et utilise un ou plusieurs canaux sensoriels (qui restent à déterminer), comme c'est le cas chez *Odontomachus troglodytes* (DEJEAN, 1988).

Certaines piqûres s'effectuent dans une posture que nous avons qualifiée de "prudente", et qui consiste, pour l'ouvrière, à relever ses pattes au moment de la piqûre. Un tel comportement se retrouve chez d'autres ponérines, notamment chez *Palthothyreus tarsatus* (DEJEAN, 1988; DEJEAN et coll., 1993) et *Pachycondyla villosa* (DEJEAN et coll., 1990) confrontées à des proies de grande taille. Ce type de piqûre est parfois suivi d'une attente prolongée de l'immobilisation de la proie, qui dure au moins deux minutes et demi (alors que l'attente classique dure entre 20 et 40 secondes). Au moment de la phase de transport, deux nouveaux types d'abandon apparaissent: des abandons "avant" et d'autres "pendant" la phase de transport.

Environ 71% des ouvrières impliquées dans la séquence après recrutement local, ont ramené la proie jusqu'au nid.

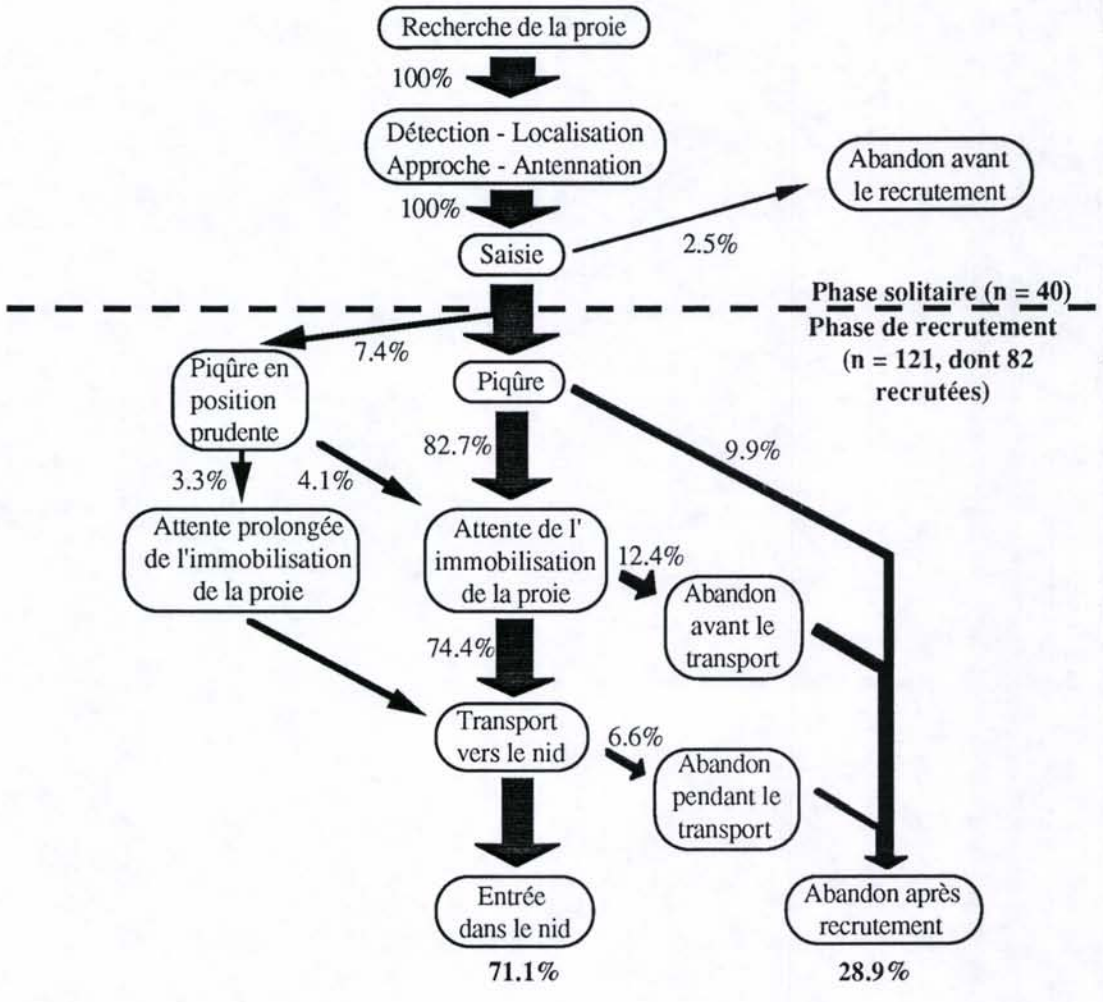


Figure 3. *Diagramme séquentiel de la stratégie avec recrutement local. Flow diagram of the strategy with local recruitment.*

Le recrutement au nid

Nous avons distingué ici deux variantes: le recrutement au nid suivi du transport au nid et le recrutement suivi du découpage de la proie et du transport des morceaux.

La première variante (Fig. 4) apparaît pour des proies pesant de 61 à 155 mg. Nous retrouvons ici la phase d'approche aboutissant à la saisie, puis à la piqûre. A ce moment, l'ouvrière quitte sa proie, se dirige vers son nid et en ressort avec une démarche saccadée, typique du recrutement de masse archaïque employé par cette espèce (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). Après avoir retrouvé la proie, les ouvrières la saisissent et la piquent plusieurs fois. Elles attendent ensuite l'immobilisation de la proie avant de la transporter au nid. La piqûre en position prudente est ici plus fréquente et très nettement associée à une attente prolongée de l'immobilisation de la proie. On retrouve les abandons avant et pendant la phase de transport, mais la proie peut également être abandonnée au cours de cette derniere phase.

Au total, 59% des ouvrières impliquées dans cette séquence de prédation après recrutement au nid, ont ramené la proie jusqu'au nid.

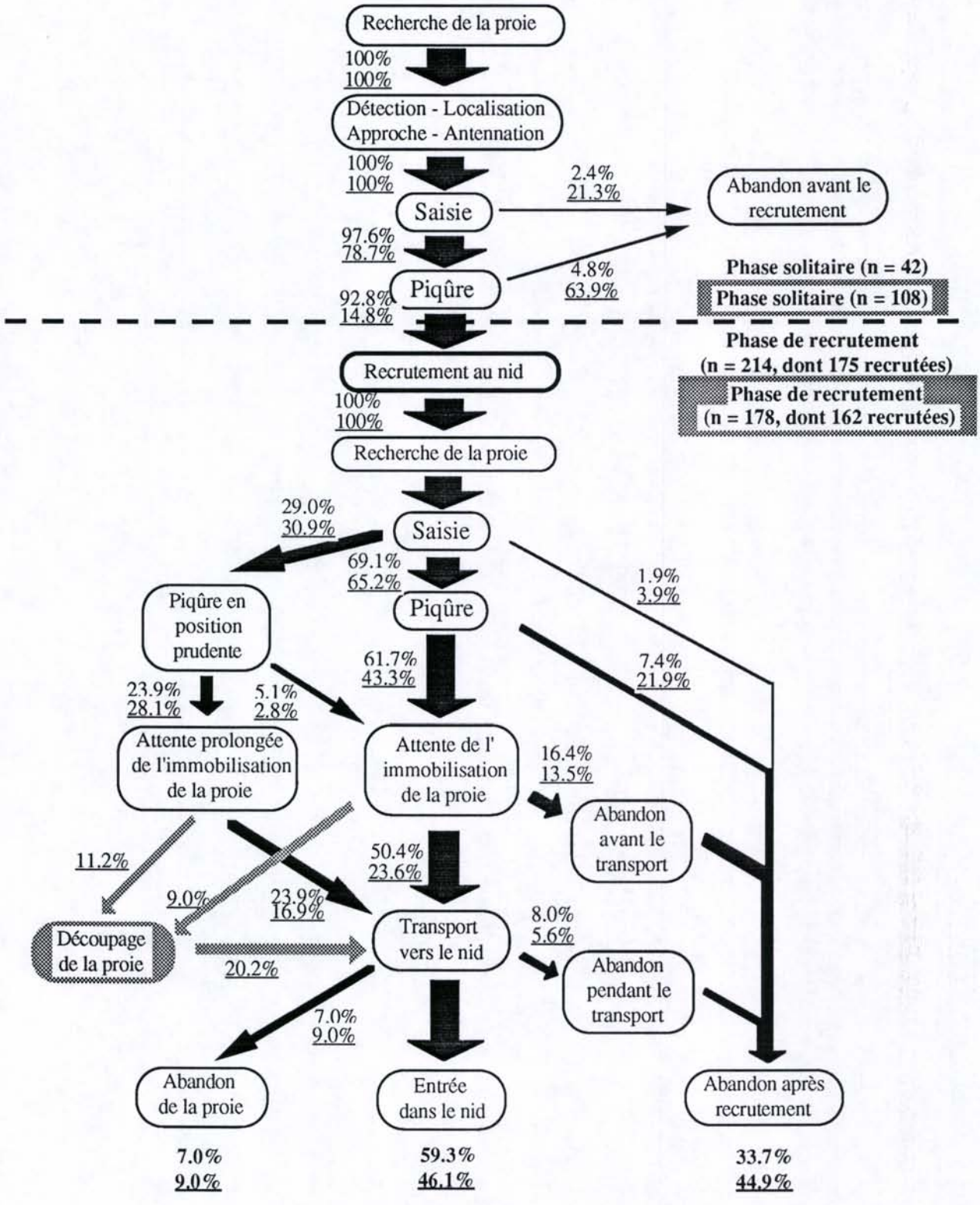


Figure 4. *Diagramme séquentiel de la stratégie avec recrutement au nid "sans" ou "avec" découpage de la proie (pourcentages soulignés ainsi que flèches et textes hachurés correspondent à la stratégie "avec" découpage de la proie).*
Flow diagram of the strategy with recruitment in the nest "without" or "with" cutting of prey (underlined percentages, and hatched arrows and text correspond to the strategy "with" cutting of prey).

La seconde variante (Fig. 4) se rencontre face à des proies pesant de 152 à 204 mg. On retrouve une séquence similaire à la précédente, mis à part deux points importants: d'une part une fréquence d'abandons nettement plus importante avant le recrutement, et d'autre part l'apparition du comportement de découpage de la proie, réalisé par des individus ayant piqué la proie en position prudente ou non.

Ici, seulement 46% des ouvrières impliquées dans la séquence après recrutement au nid, ont ramené la proie au nid.

Flexibilité comportementale.

La relation existant entre le poids de la proie et la stratégie prédatrice employée par les chasseuses d'*E. ruidum*, apparaît clairement dans la Figure 5.

L'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies est directement liée à la gamme de poids des proies présentées. Il existe cependant une certaine souplesse dans le choix de la stratégie à utiliser puisque pour un même poids de proie, situé dans les limites de variation de chaque gamme, deux stratégies proches peuvent généralement être utilisées.

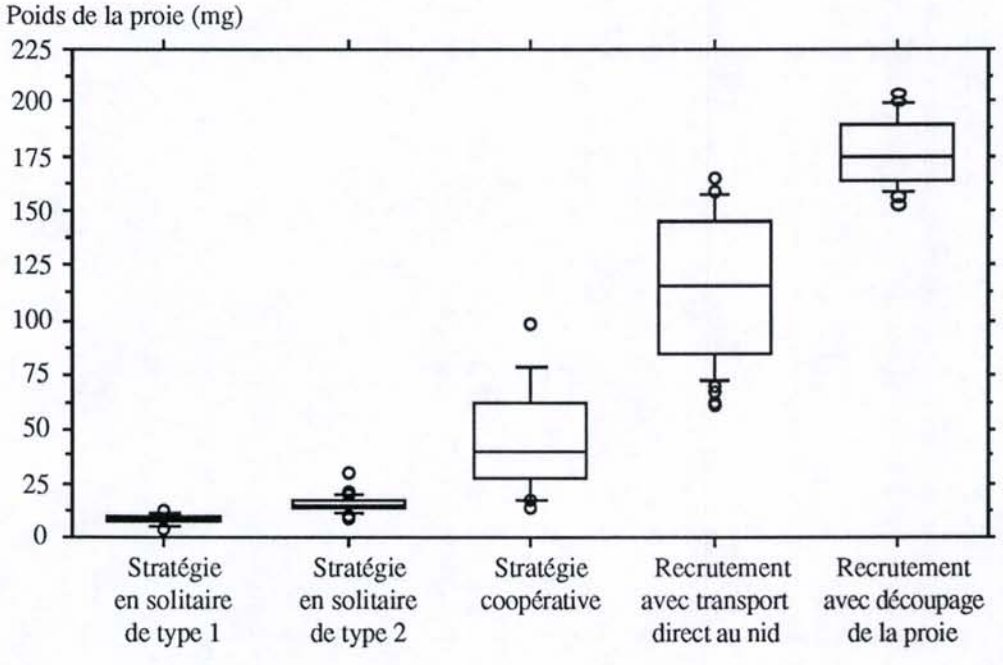


Figure 5. *Gamme des stratégies prédatrices utilisées par* E. ruidum *en fonction du poids de la proie.*
Predatory strategies used by E. ruidum *according to the weight of the prey.*

La mise en corrélation, avec le poids de la proie, de quelques caractéristiques des séquences comportementales précédemment décrites, permet d'illustrer d'une façon plus globale la flexibilité comportementale mise en oeuvre par les ouvrières d'*E. ruidum* au cours de la prédation.

Rapportée au type de stratégie employée (c'est-à-dire, indirectement, au poids de la proie), l'association entre la piqûre en position prudente et l'attente prolongée de l'immobilisation de la proie (Fig. 6) indique que, pour les prédatrices, plus une proie est lourde plus elle est potentiellement dangereuse. Dans le cas des larves de *T. molitor*, plus la larve est lourde plus sa stratégie de défense, consistant à se tortiller violemment et à rouler sur elle-même quasi convulsivement, devient efficace et dangereuse pour la fourmi prédatrice.

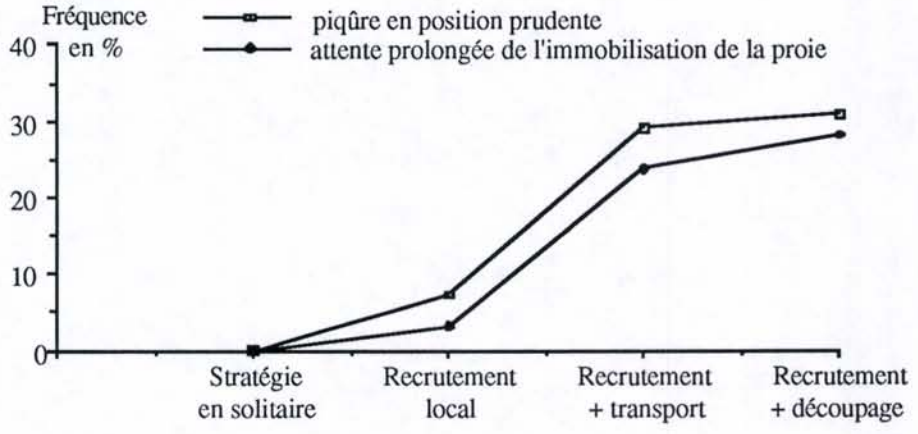


Figure 6. *Type de piqûre et d'attente selon la stratégie prédatrice utilisée.*
Stinging and waiting type according to the predatory strategy used.

En ce qui concerne l'intensité du recrutement (Fig. 7), le nombre d'ouvrières recrutées par recruteuse est de plus en plus important depuis la stratégie en solitaire la plus simple jusqu'à la stratégie collective la plus élaborée, ce qui suggère que l'ouvrière recruteuse a la capacité d'ajuster l'intensité de son recrutement au poids de la proie. Cette espèce apparaît donc capable d'effectuer un recrutement gradué, comme cela a déjà été montré chez une autre ponérine de la tribu des Ectatommini, *Paraponera clavata* (BREED et coll., 1987).

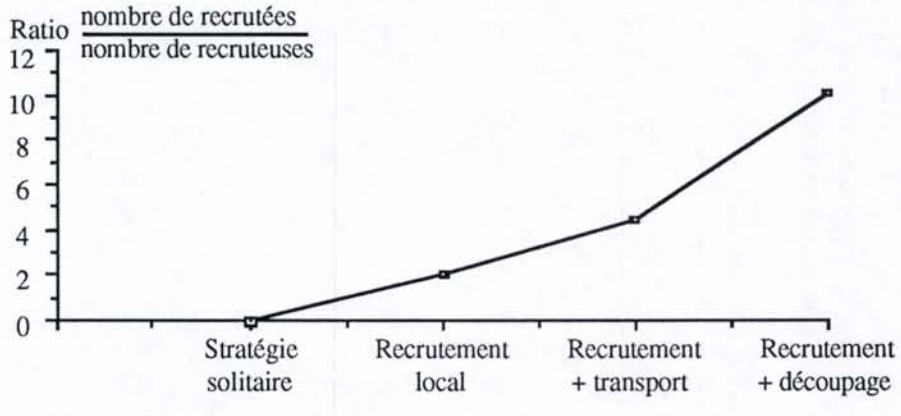


Figure 7. *Nombre d'ouvrières recrutées par recruteuse selon la stratégie prédatrice utilisée.*
Number of recruited workers per recruiter according to the predatory strategy used.

Par ailleurs, le temps de capture et de transport de la proie est positivement corrélé au poids de la proie (Fig. 8A).

De la même façon, le nombre d'individus impliqués dans la séquence prédatrice est également corrélé positivement au poids de la proie (Figure 8B). Cette dernière corrélation persiste même à l'intérieur de chaque stratégie collective, renforçant le caractère gradué du recrutement.

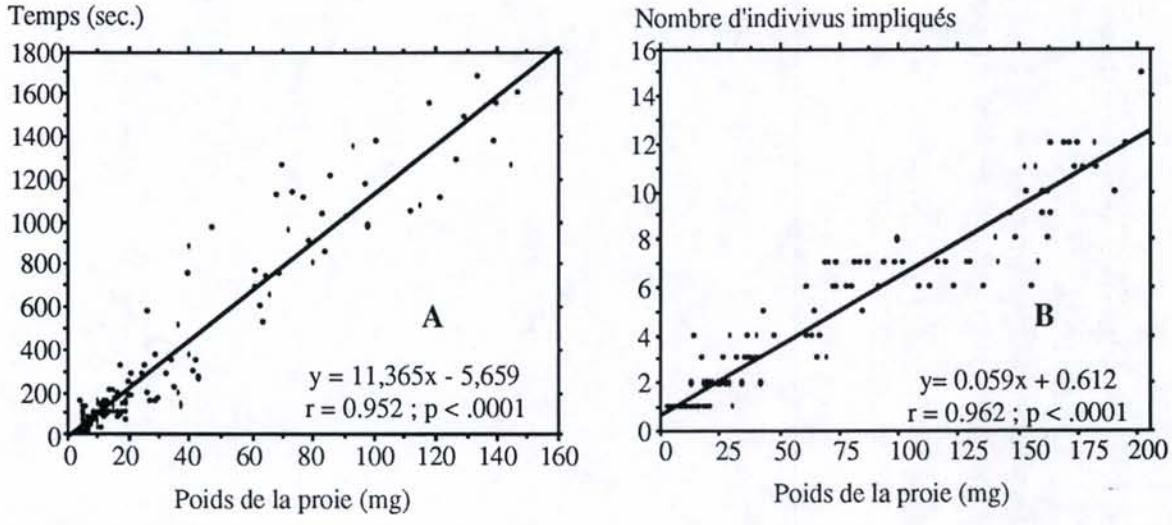


Figure 8. *Relations entre le poids de la proie et la durée de la séquence prédatrice (A) ou le nombre d'individus impliqués (B).*
Relationships between the weight of the prey and the duration of the predatory sequence (A) or the number of hunters involved (B).

Ces deux dernières corrélations sont d'autant plus fortes si l'on considère l'importante variabilité dans l'intensité de la réponse défensive des larves de vers de farine.

CONCLUSION

Les ouvrières d'*E. ruidum* possèdent plusieurs stratégies ajustées au poids de la proie, comme c'est le cas chez d'autres prédatrices généralistes (DEJEAN, 1988; DEJEAN et coll., 1993). Après une séquence initiale commune (recherche de la proie, détection, localisation), la séquence de prédation présente des différences, en fonction du poids de la proie. Ces différences concernent: le type d'approche (orientée ou non), le niveau de saisie de la proie (zone médiane ou juste derrière la tête), le comportement après piqûre de la proie (attente plus ou moins prolongée de l'immobilisation de la proie) et le type de transport (avec découpage préalable de la proie ou sans). Néanmoins, toutes les proies ont été piquées et les prédatrices ont toujours respecté une phase d'attente d'immobilisation de la proie entre la piqûre et la phase de transport, excepté pour les proies très petites. Cette large gamme de stratégies permet aux chasseuses d'*E. ruidum* de capturer des proies jusqu'à 20 fois plus lourdes qu'elles, contribuant pour une part essentielle de l'apport énergétique à la colonie.

Cette flexibilité au niveau du comportement de prédation a très certainement contribué au succès de cette espèce en milieu néotropical (LACHAUD, 1990; PASSERA et coll., 1994; SCHATZ et coll., 1994, 1995), et confirme son importance en tant qu'agent potentiel de contrôle biologique dans les agroécosystèmes néotropicaux (LACHAUD et coll., 1990, 1995a, 1995b).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des financements émanants du M.E.S.R. "Sciences de la Cognition", du programme Cognisciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT et du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

REFERENCES

BREED M.D., FEWELL J.H., MOORE A.J., WILLIAMS K.R., 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20**, 407-411.

COOK O.F., 1905. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting kelep of Guatemala. *USDA Technical series*, n°**10**, pp. 1-55.

DEJEAN A., 1988. Les économies impliquées dans la prédation chez les fourmis. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **39**, p. 456.

DEJEAN A., CORBARA B., OLIVA-RIVERA J., 1990. Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachychondyla* (= *Neoponera) villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, **115**, 175-187.

DEJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.

DEJEAN A., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1993. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.*, **11**, 43-53.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*. 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

LACHAUD J.-P., 1985. Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum*). *Sociobiology*, **11**, 133-142.

LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, **78**, 241-256.

LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., 1995a. Eficiencia de depredación de la hormiga *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) en plantaciones de café. *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 6-7, Tapachula (Mexique).

LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., DE CARLI P., BEUGNON G., 1995b. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Soc.*, **10**, 67-74.

LACHAUD J.-P., VALENZUELA J., CORBARA B., DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.

PASSERA L., LACHAUD J.-P., GOMEL L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**, 13-21.

PERFECTO I., 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology*, **71**, 2125-2134.

PERFECTO I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.*, **84**, 65-70.

PRATT S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P., 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.*, **48**, 236-238.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Sociobiology*, **26**, 269-282.

WEBER N.A, 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 57-65 (1996)

ORIGINE DE LA DIVERSITE DES REPONSES COLLECTIVES DES FOURMIS LORS DE LA RECOLTE DE PROIES.

DETRAIN C.[1] ET DENEUBOURG J.L.[2]

1. Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique-
Laboratoire de biologie animale et cellulaire C.P. 160/12, Université libre de Bruxelles
50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles (Belgique)
2. Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique-
Service de Chimie-physique CP231, Université Libre de Bruxelles
Boulevard du triomphe, 1050 Bruxelles (Belgique)

Résumé: Placés dans une perspective évolutive d'optimalisation, les comportements collectifs des fourmis ont suscité de nombreuses recherches sur leur valeur adaptative et leur fonctionnalité. Par contre, les mécanismes d'émergence de structures sociales restent souvent méconnus. Des stratégies collectives complexes peuvent résulter de règles simples de décision au niveau individuel. Ceci est illustré par les multiples stratégies de la fourmi *Pheidole pallidula* allant d'une récolte individuelle de petites proies mortes à un recrutement massif de minors et de majors vers des proies de grande taille. L'analyse détaillée des comportements individuels de dépôt de piste est effectuée pour des proies de taille et/ou de transportabilité variable. Le recrutement et le tracé individuel de piste sont faibles lorsque de petites proies (drosophiles) sont offertes. Par contre, un recrutement intense et un dépôt individuel important de la piste sont observés lorsque la société exploite soit une proie de grande taille (blatte) soit une proie de petite taille rendue expérimentalement intransportable (drosophile sous filet). Sur base de ces expériences, un algorithme est proposé où des règles de décision élémentaires au niveau de l'individu rendent compte des multiples stratégies de récolte au niveau de la société.

Mots-clés: Récolte de proies, décision individuelle, tracé de piste, taille de proies, *Pheidole pallidula.*

Abstract: Origin of multiple collective strategies in ants during prey scavenging.
Many researches have been carried out on optimality and adaptive value of foraging strategies. But, little is known about mechanisms and decision-making systems leading to adaptive patterns of food exploitation. The latter approach is used to account for the scavenging behaviour of the dimorphic ant *Pheidole pallidula* whose strategies range from individual retrieval to collective trail recruitment according to prey size. Individual trail-laying behaviour is quantified for prey of different sizes (fruit flies versus cockroaches) or of the same size but with different retrievability (fruit flies free versus covered by a net). The slow recruitment to free flies is linked to the weak intensity of the individual trail-laying behaviour. On the contrary, a strong recruitment and an intense trail-laying behaviour are observed to both cockroaches and small prey made experimentally unretrievable (covered by a net). Resistance of the prey to traction controls the decision of scouts to exploit it individually or collectively through chemical recruitment. These data allow us to generate a

model where simple rules at the individual level account for the high diversity of scavenging strategies.

Key words: Prey foraging, decision rules, trail-laying behaviour, prey size, *Pheidole pallidula.*

INTRODUCTION

Ces dernières années, la "Behavioural Ecology" a tenté d'estimer la valeur adaptative de stratégies lors de récolte de la nourriture. Les modèles d'optimalisation et les expériences qui en découlent sont légion en ce domaine. Dans cette optique interprétant chaque stratégie en termes de bilan coût-bénéfice, tout comportement augmentant l'apport d'énergie est sélectionné, comme l'exploitation préférentielle de la source la plus riche, la plus proche ou la moins exposée à la compétition. Confondant l'évidence fonctionnaliste avec la complexité de ces stratégies, de nombreux auteurs ont quelque peu délaissé l'étude des mécanismes sous-jacents. En d'autres termes , si l'on s'est interrogé sur le POURQUOI évolutif de ces stratégies, on possède peu d'informations sur le COMMENT, à savoir sur les comportements manifestés par les ouvrières à la base des réponses collectives de la société. En outre, l'étude de ces mécanismes peut nous apporter une vision enrichie de leur valeur adaptative.

Cette problématique sera abordée et illustrée par les comportements multiples de récolte de proies observés dans les sociétés de la fourmi dimorphique *Pheidole pallidula.* En fonction des contraintes et des stimuli qu'une ouvrière perçoit, elle modulera son comportement individuel. On peut ainsi imaginer que la fourmi mesure plusieurs paramètres pertinents au niveau de la source de nourriture selon un programme d'évaluation plus ou moins sophistiqué avant de moduler sa piste. Ceci pose la question du nombre de règles de décision individuelles nécessaires et suffisantes pour rendre compte de la diversité des réponses collectives (Detrain *et al.*, 1990).

Pheidole pallidula est une fourmi du bassin méditerranéen au régime alimentaire généraliste (insectes, graines,...). Les insectes récoltés sont très diversifiés par la taille et le poids. Les petites proies (poids moyen: 0.9 mg) sont transportées individuellement. Les grandes proies de poids plus important (poids moyen: 3.5mg) sont ramenées coopérativement par 2 à 5 ouvrières, parfois suite à un recrutement massif de minors et de majors (Detrain 1990). Le large éventail de comportements exprimés fait de cette espèce un modèle idéal pour la compréhension des mécanismes de prises de décision individuelle et d'émergence de stratégies de récolte appropriées au niveau collectif.

MATERIEL ET METHODES

Conditions d'élevage

Des sociétés (1 reine, 2000- 3000 minors, 70-100 majors) de l'espèce *Ph. pallidula* récoltées dans la région des Pyrénées-Orientales sont placées dans des nids en plâtre de type

Janet, maintenues à 22°C ± 1° C, avec une hygrométrie suffisante. Avant chaque expérience de recrutement alimentaire, la société est privée de nourriture pendant 3 jours.

Dispositif expérimental - type de proies testées

Afin de décrypter les lois qui régissent les stratégies de récolte, nous avons comparé les réponses individuelles et collectives vers des proies de taille et/ou de transportabilité variable. Ces proies sont tuées par congélation à -8°C. 300 drosophiles (*Drosophila melanogaster*) d'un poids (environ 1mg) comparable à celui des proies individuellement transportées en nature sont disposées sur une cupule de 3 cm de diamètre. Une blatte (*Periplaneta americana*) de poids nettement plus important (environ 1g) rendant impossible tout transport individuel est également offerte à la société. Enfin, pour éviter d'éventuels biais dus à des préférences alimentaires, nous avons conservé le même type de proies (drosophiles) mais en altérant artificiellement leur transportabilité. Ainsi, outre les drosophiles libres, nous avons présenté le même tas mais cette fois couvert d'un filet. La taille (1mm) des mailles de ce filet est choisie de manière telle qu'elle autorise l'accès d'ouvrières mais empêche l'extraction de drosophiles. Sans aucune modification de leur taille absolue, les proies sont donc rendues intransportables.

Dynamique du recrutement et tracé de piste

Pour chaque type de proie, la dynamique globale de recrutement sur l'aire est suivie pendant les deux heures suivant l'introduction de nourriture. Les flux d'aller et de retour sont quantifiés toutes les minutes. Toutes les 3 minutes, on compte également le nombre de fourmis présentes autour des proies déposées à 60 cm du pont reliant l'aire de récolte au nid. Cinq répétitions sont effectuées pour les blattes et les drosophiles sous filet. Huit répétitions sont réalisées pour les drosophiles libres d'accès. Parallèlement, pour chaque expérience, nous avons quantifié le comportement individuel de dépôt de piste par des ouvrières prises au hasard. Leur comportement est filmé de profil lorsqu'elles passent sur le pont très étroit (7 mm) reliant l'aire au nid. On évalue ensuite l'intensité du dépôt individuel de la phéromone de piste en estimant le pourcentage d'images où l'abdomen et l'aiguillon sont observés en contact avec le substrat.

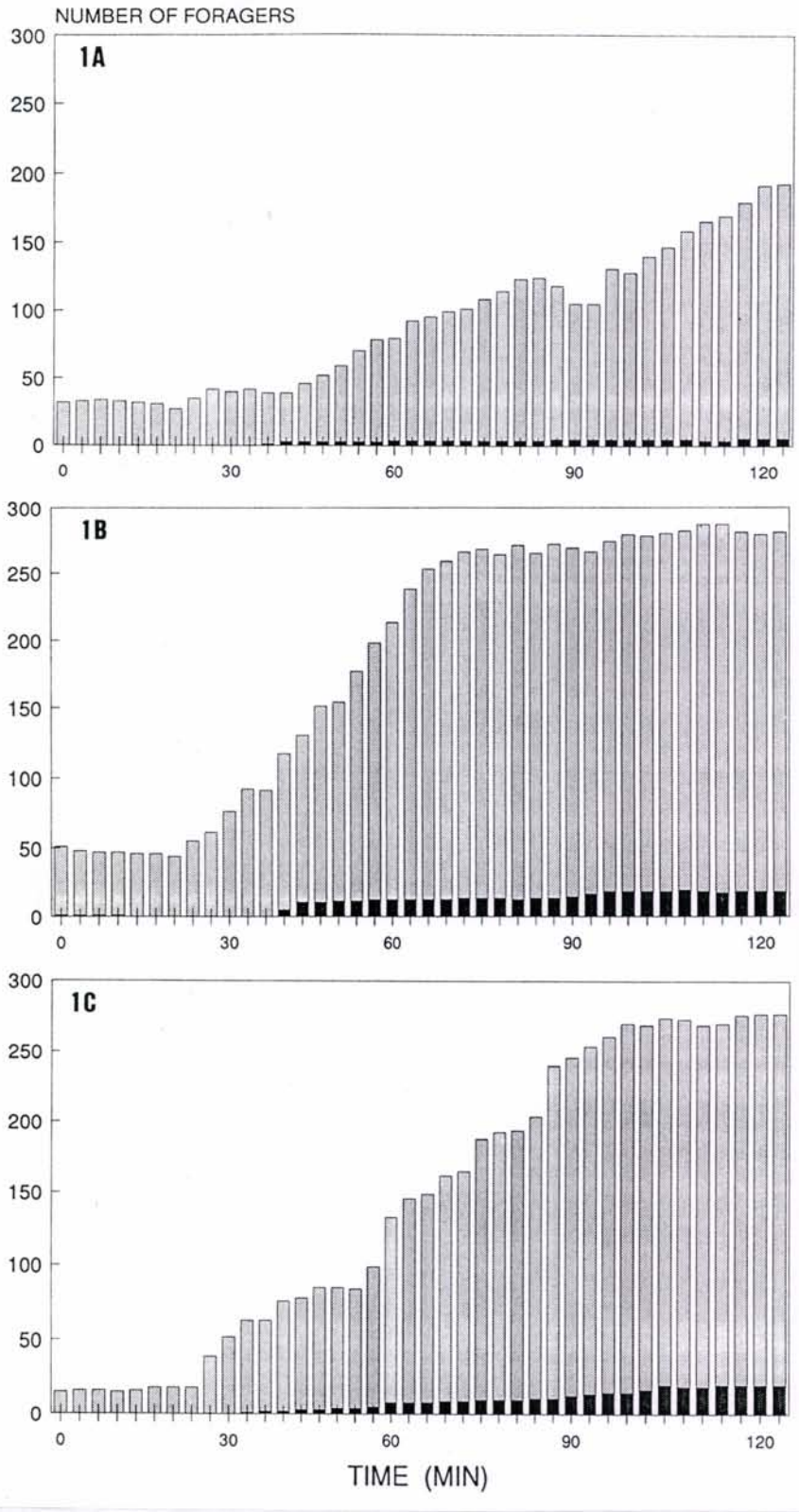
Corrélation entre le dépôt de piste et l'effort individuel de la recruteuse

Dans cette dernière expérience, les ouvrières exploitent des drosophiles mortes épinglées au substrat par les ailes. Ces proies restent transportables mais l'arrachage de leurs ailes nécessite un effort plus ou moins soutenu des ouvrières. Ce modèle permet de savoir si une relation précise linéaire ou autre lie l'intensité du pistage individuel à l'effort individuel nécessaire à l'extraction d'une proie.

RESULTATS

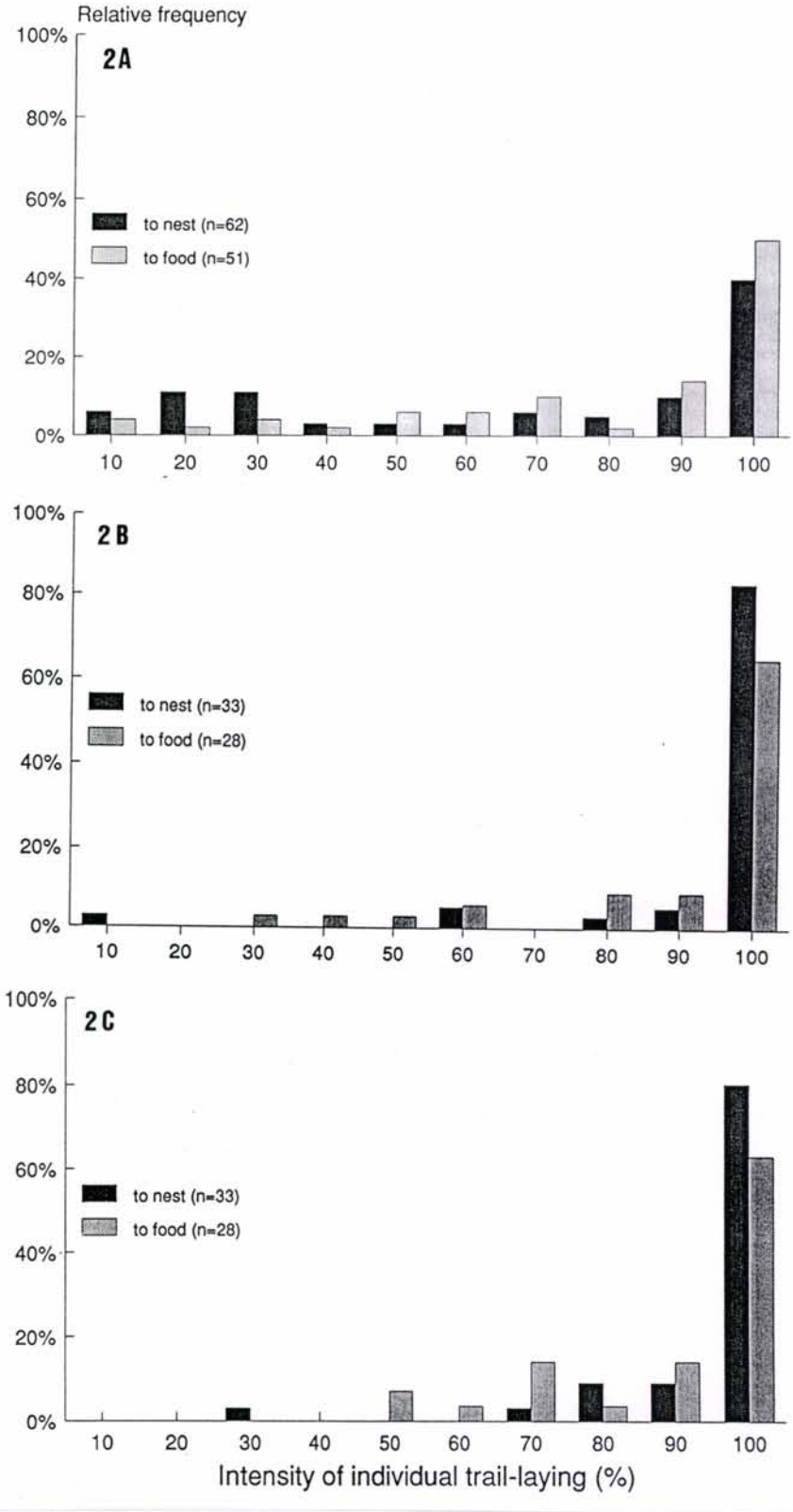
Dynamiques de recrutement (figures 1a à 1c)

Pour un même nombre d'exploratrices, la dynamique globale de recrutement diffère fortement selon la taille de la proie (drosophile (fig.1a) versus blatte (fig 1b)). Chaque fourmi ayant découvert une drosophile est apte à la ramener seule au nid. La croissance sur l'aire est



Figures 1a à 1c: Dynamiques de croissance sur l'aire des minors (grisé) et des majors (noir) de Ph. pallidula, lors de l'exploitation de drosophiles libres (fig.1a), d'une blatte (fig.1b) ou de drosophiles sous filet (fig.1c).

Figures 1a to 1c: Recruitment dynamics of Ph. pallidula. minors (grey bars) and majors (black bars) to free fruit flies (fig.1a), to a cockroach (fig. 1b) and to flies covered with a net (fig. 1c).



Figures 2a à 2c: Distributions de fréquence des intensités de dépôt individuel de piste lors de l'exploitation de drosophiles libres (fig.2a), d'une blatte (fig.2b) ou de drosophiles maintenues par un filet (fig.2c).

Figures 2a to 2c: Frequency distributions of individual trail-laying intensities during scavenging of free fruit flies (fig.2a), cockroach (fig.2b) or flies covered with a net (fig. 2c).

alors lente et monotone avec une moyenne de 5.8 fourmis / 3 minutes. (fig. 1a). Par contre, lorsqu'une blatte est exploitée (fig. 1b), dès les premières minutes, la croissance est intense (en moyenne 12.4 fourmis/ 3 min) et atteint une valeur de plateau de 250 fourmis sur l'aire. Vers cette proie de grande taille, un nombre non négligeable (20) de majors sont également mobilisées. Leur rôle est important dans la mesure où elles assurent le découpage des sclérites de la blatte et permettent ainsi aux ouvrières d'en sucer l'hémolymphe. Les drosophiles libres qui ne mobilisaient que faiblement les ouvrières, une fois maintenues sous un filet (fig. 1c), suscitent au sein de la société un recrutement massif de minors. En quelques minutes, la population sur l'aire croît exponentiellement selon une dynamique comparable à celle observée pour les blattes. De façon similaire, une vingtaine de majors sont également présentes sur l'aire en fin d'expérience.

Tracé de piste individuel (figs. 2a à 2c)

Au niveau collectif, les dynamiques de recrutement sont donc fort différentes selon la taille de la proie et/ou sa transportabilité. Ces différences se retrouvent au niveau des comportements individuels de dépôt de piste. La présence de drosophiles libres (fig 2a) suscite toute une gamme d'intensité de pistage, depuis des ouvrières ne déposant jamais de phéromone jusqu'à des fourmis pistant sur la totalité de leur trajet. Par contre, en présence de blattes, la distribution de fréquence de ces intensités est asymétrique, la majorité des ouvrières déposant une piste continue (fig. 2b). Enfin, malgré qu'il s'agisse de proies de même taille et de même qualité que les drosophiles libres, le simple fait d'empêcher par un filet leur transport vers le nid suscite parmi les recruteuses potentielles un pistage plus continu (fig 2c) proche de celui observé vers des blattes. On peut en déduire que les comportements de dépôt de piste et les décisions individuelles ne résultent pas d'une mesure

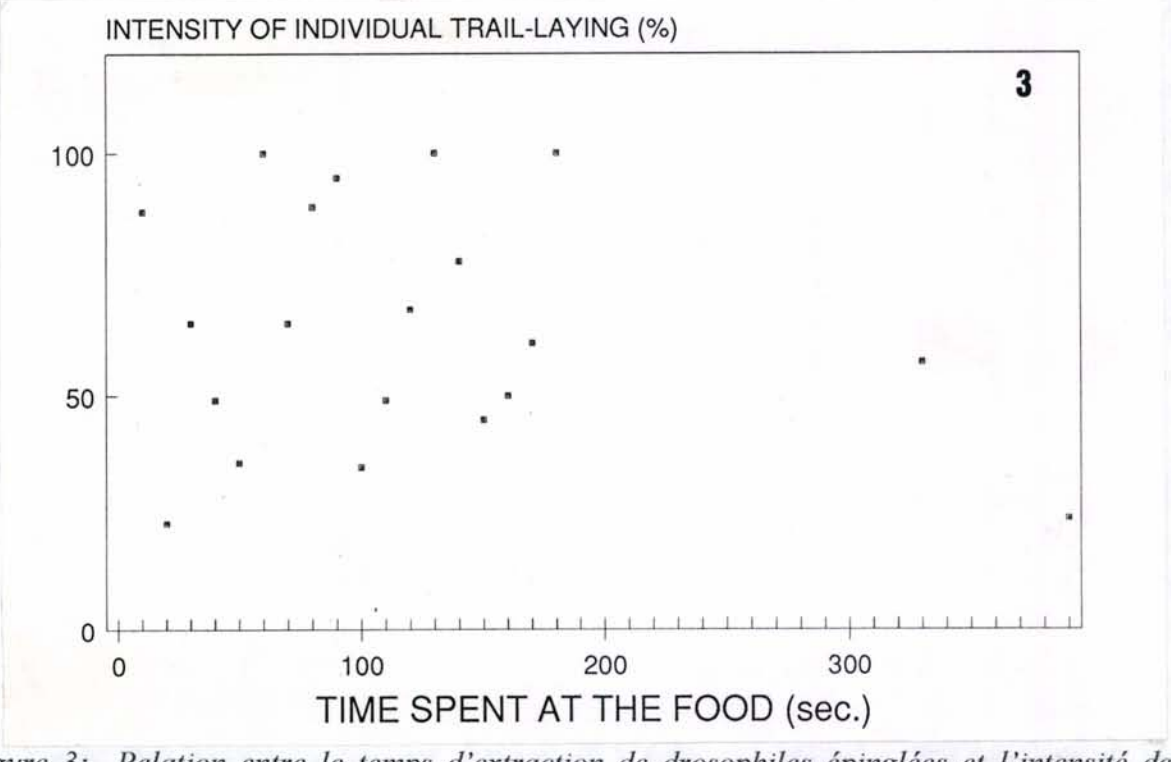


Figure 3: Relation entre le temps d'extraction de drosophiles épinglées et l'intensité de dépôt individuel de piste par chaque recruteuse.
Figure 3: Relation between the time spent by ants to extract a fly pinned down to the substrate and the individual trail-laying intensity.

absolue de la taille des proies mais d'une mesure fonctionnelle relative à savoir leur transportabilité individuelle. La décision de recruter est ainsi liée à un paramètre simple et universel, intrinsèque à la proie.

Corrélation entre le dépôt de piste et l'effort individuel de la recruteuse (fig. 3)

L'intensité du dépôt individuel de la piste augmente avec l'impossibilité d'un transport de la proie. La nature et le degré de précision de la relation existant entre ce dépôt et l'effort d'extraction fourni par la recruteuse nous sont cependant inconnus. Si l'on considère que le temps d'extraction de drosophiles épinglées reflète cet effort, on constate qu'aucune relation clairement définie n'existe entre l'effort, la difficulté d'extraction éprouvée par la recruteuse et son dépôt individuel de piste (fig. 3).

DISCUSSION

Au vu de nos expériences sur l'espèce *Ph. pallidula*, nous pouvons proposer

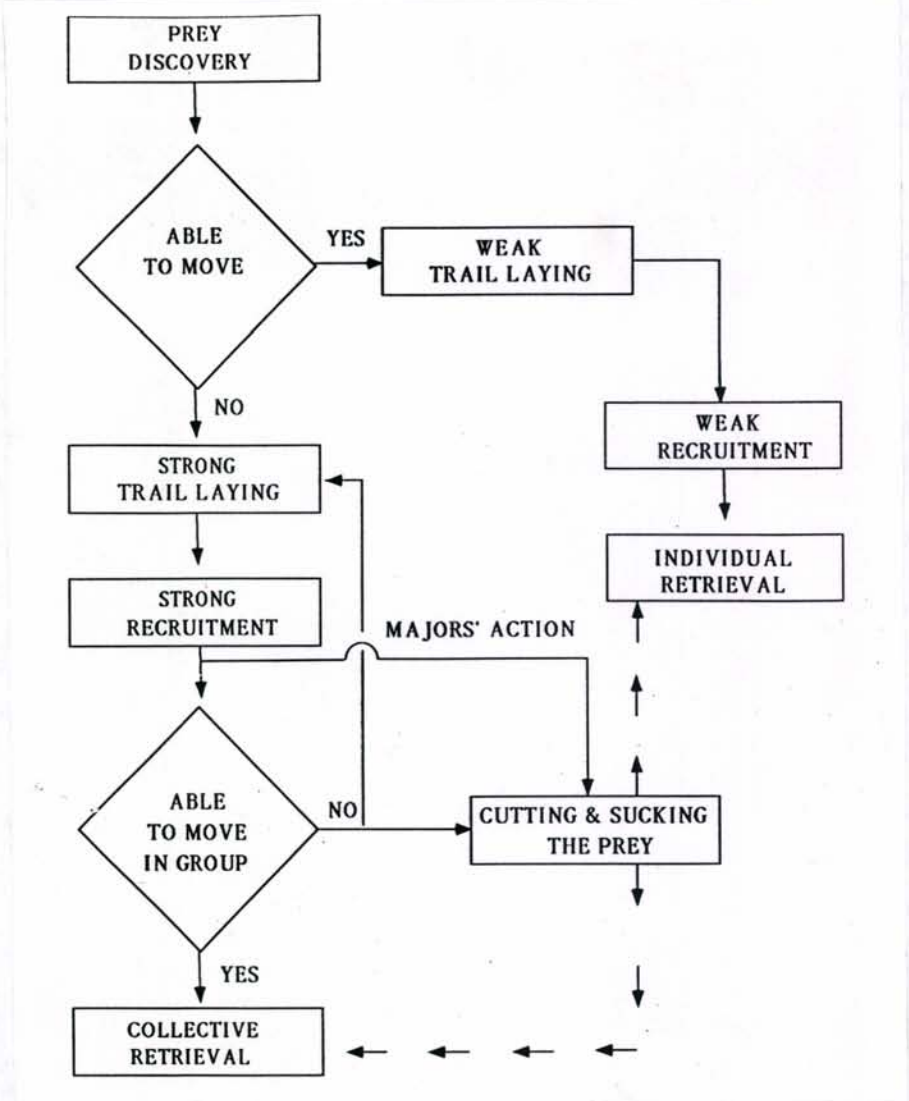


Figure 4: Algorithme des multiples stratégies de récolte de proies chez Ph. pallidula .
Figure 4: Algorithm accounting for multiple scavenging strategies in the ant Ph. pallidula.

l'algorithme suivant qui rend compte de l'ensemble des stratégies de récolte de proies chez les fourmis (fig 4). La fourmi découvre la proie et tente de la transporter seule au nid. Si elle y réussit, elle ne dépose que faiblement sa phéromone de piste et ne suscite qu'une faible mobilisation de congénères. Pour de petites proies, la société présente une stratégie de récolte individuelle qui, lorsque les proies sont offertes en grand nombre, peut déboucher par renforcements successifs de la piste sur une concentration progressive d'ouvrières à la nourriture . Si la proie de grande taille s'avère impossible à déplacer, la décision individuelle de l'ouvrière consiste dans le dépôt d'une piste de forte intensité. Cette piste assure dès lors le recrutement d'ouvrières supplémentaires. Grâce à l'action conjuguée des ouvrières recrutées, le transport coopératif de la proie peut être assuré. Si cette coopération n'est pas suffisante pour la mobilisation de la proie, les recruteuses s'engagent dans un nouveau cycle de retour au nid avec dépôt marqué d'une piste chimique. Ces renforcements successifs rendent la piste très concentrée et, dès lors, attractive même pour la caste major au seuil de réponse plus élevé (Detrain et Pasteels, 1990). Cette stratégie de recrutement de masse des minors et majors débouche sur l'exploitation sur place de proies de grande taille. Les majors recrutées vers la source assurent le découpage des sclérites et permettent ainsi de ramener, soit individuellement, soit collectivement, des morceaux d'insectes au nid. Ainsi, avec une simple règle de décision basée sur une mesure sommaire mais fonctionnelle de la taille des proies à savoir leur transportabilité, cet algorithme rend compte de l'ensemble des stratégies adaptatives de récolte de proies par les fourmis.

L'étude des mécanismes qui permettent de passer du comportement individuel à un comportement collectif efficace, est loin d'être épuisée. Dans le cas d'une solution sucrée, des expériences sur *Paraponera clavata* (Breed *et al,* 1987) *et Myrmica rubra* (de Biseau & Pasteels, 1994) suggèrent qu'il existe une mesure de la taille de la source par la recruteuse. La probabilité qu'une ouvrière retourne au nid et recrute, augmente nettement pour un volume critique de la source semblant correspondre à la charge maximale d'une ouvrière. La capacité de remplir ou non son jabot pourrait être ici le critère utilisé par l'ouvrière "décidant" de recruter ou non.

De nombreuses décisions seraient ainsi inhérentes au système et ne nécessiteraient aucun codage particulier. Des stratégies complexes au niveau collectif peuvent ainsi émerger de l'interaction entre des règles de décision élémentaires , des processus d'amplification et de rétrocontrôle. Ces principes ne se limitent pas aux sociétés d'insectes mais peuvent sans nul doute être appliqués à toute autre structure ou organisation biologique.

REFERENCES

Breed, M.D., J.H. Fewell, A.J. Moore & K.R. Williams, 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol., 20:* 407-411.

de Biseau, J.C. & J.M. Pasteels, 1994. Regulated food recruitment through individual behavior of scouts in the ant, *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Ins. Behav., 7:* 767-777.

Detrain, C., 1990. Field study on foraging by the polymorphic ant *Pheidole pallidula. Insectes Sociaux, 37*: 315-332.

Detrain, C. & J.M. Pasteels, 1990. Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant *Pheidole pallidula*. *J. Insect Behaviour*, *4:* 157-177.

Detrain, C., J.M. Pasteels, J.L. Deneubourg & S. Goss, 1990. Prey foraging by the ant *Pheidole pallidula*: decision-making systems in food recruitment. In: *Social Insects and the Environment* (Veeresh, Mallik and Viraktamah, eds), Oxford & IBH Publishing , New Delhi . pp. 500-501.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 67-74 (1996)

COMPARAISON DE L'IMPACT DE PRÉDATION DE DEUX PONÉRINES DU GENRE *ECTATOMMA* DANS UN AGROÉCOSYSTÈME NÉOTROPICAL

LACHAUD J.-P.[1,2], LÓPEZ MÉNDEZ J.A.[2], SCHATZ B.[1], DE CARLI P.[1] & BEUGNON G.[1]

[1] Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale (URA n° 1837), Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France) et [2] El Colegio de la Frontera Sur, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula Chiapas (Mexique)

Résumé: L'étude du niveau de prédation exercé en conditions naturelles par deux ponérines néotropicales, *Ectatomma ruidum* Roger et *E. tuberculatum* Olivier, a été réalisée en saison sèche et en saison des pluies au Mexique, dans des plantations de café et café-cacao. En ce qui concerne l'approvisionnement, le rendement général (proies, liquides/fruits et matériel végétal) est pratiquement le même pour les deux espèces: très bas en saison sèche, il double en saison des pluies. Par contre, le rendement de prédation en saison des pluies est deux fois plus important pour *E. ruidum* que pour *E. tuberculatum*. De plus, pendant cette période, alors que l'approvisionnement d'*E. tuberculatum* porte essentiellement sur des liquides sucrés (57.1%), *E. ruidum* concentre son activité sur la récolte de proies (79.7%). D'une façon générale, le régime alimentaire des deux espèces est beaucoup plus varié pendant cette saison humide du fait d'une disponibilité plus grande en proies potentielles qui se traduit par une très forte augmentation de la chasse active au détriment du comportement nécrophagique, qui lui dominait en saison sèche. Les deux espèces sont de forts prédateurs d'autres fourmis, notamment d'*Atta* dans le cas d'*E. tuberculatum*, mais également d'hémiptères, homoptères, diptères et lépidoptères. Bien que la population des colonies des deux espèces soit relativement faible, la densité de nids peut permettre de compenser plus ou moins ce déficit. Dans le cas d'*E. ruidum*, où cette densité peut dépasser 11000 nids à l'hectare, on peut estimer que l'impact de prédation moyen est de l'ordre de 260 millions de proies récoltées à l'hectare par an, ce qui fait de cette espèce l'un des plus importants agents de contrôle biologique, sur le plan économique, dans les agroécosystèmes néotropicaux.

Mots-clés: *Ponerinae, prédation, contrôle biologique, densité en nids, estimation d'impact.*

Abstract: Comparison of the predatory impact of two ponerine ant species of the genus *Ectatomma* in a neotropical agroecosystem.

The study of the level of predation performed by two species of neotropical ponerine ants, *Ectatomma ruidum* Roger and *E. tuberculatum* Olivier, was conducted in the field during the rainy and the dry seasons in plantations of coffee and coffee-cocoa in Mexico. As regards to foraging, the overall efficiency for retrieving prey, liquids/fruits and vegetal material is about the same for both species: very low during the dry season and about twice during the rainy season. In contrast, the efficiency of predation during the rainy season is two times higher in *E. ruidum* than in *E. tuberculatum*. Moreover, at this period of time, when foraging in *E. tuberculatum* mainly concerns sugar liquids (51.1%), *E. ruidum* workers rather forage on prey (79.7%). Broadly speaking, the food diet of both species is far more varied during the rainy season because of a larger amount of potential prey inducing a very high increase of active hunting linked to a decrease of scavenging which is mainly observed during the dry season. Both species of *Ectatomma* prey on other ant species, as *Atta* species hunted by *E. tuberculatum*, but also on hemipteran, homopteran, dipteran and lepidopteran species. Although the population of colonies of both species is relatively low, the density of the nests can more or less overcome this deficit. This density can overpass 11000 nests per hectare in *E. ruidum*, indicating a predatory impact of an average of about 260 millions of prey captured by hectare by year. From an economical viewpoint, this makes this species one of the most important agent of biological control in the neotropical agroecosystems.

Key words: *Ponerinae, predation, biological control, nests density, impact estimation.*

INTRODUCTION

Malgré l'intérêt croissant manifesté depuis plusieurs années par de nombreux entomologistes pour l'utilisation de diverses espèces de fourmis carnivores afin de contrôler les insectes ravageurs (PAVAN, 1950; ADLUNG, 1966; FINNEGAN, 1975, 1977; CARROLL & RISCH, 1990; DEJEAN et coll., 1991; WAY & KHOO, 1992), on ne dispose encore actuellement que de très peu d'informations sur le réel impact de prédation, en con-ditions naturelles, exercé par les fourmis de la sous-famille des Ponerinae, pourtant con-nues pour être toutes des prédatrices d'arthropodes (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Afin d'essayer de combler cette lacune, des études de terrain ont été entreprises au Mexique sur plusieurs espèces de ponérines de la zone du Soconusco (état du Chiapas), et notamment sur deux espèces du genre *Ectatomma* (*E. tuberculatum* et *E. ruidum*), très communes dans cette région. Les résultats rapportés ici concernent, plus particulièrement, la variation saisonnière de l'impact de prédation de ces deux espèces sur les populations d'arthropodes présents dans les agroécosystèmes de café ou ceux, mixtes, de café-cacao, cultures qui constituent deux des principales ressources de la région du Soconusco sur le plan économique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur les 12 espèces d'*Ectatomma* actuellement connues (KUGLER & BROWN, 1982), *E. tuberculatum* et *E. ruidum* sont les 2 espèces qui présentent la distribution la plus large depuis le Sud du Mexique jusqu'au Brésil pour *E. ruidum* et depuis le Centre du Mexique jusqu'au Nord de l'Argentine pour *E. tuberculatum* (WEBER, 1946; KUGLER & BROWN, 1982). De plus, toutes deux ont déjà été signalées à plusieurs reprises comme d'éventuels agents de contrôle biologique vis-à-vis de ravageurs tels que le charançon du coton (COOK, 1905) ou divers parasites des cultures de cacao (WEBER, 1946; YOUNG & PLATT, 1989) et de maïs (PERFECTO, 1990, 1991).

Les deux espèces nidifient dans le sol et présentent un régime alimentaire de prédateur généraliste (LACHAUD et coll., 1982, 1984; LACHAUD, 1990; VALENZUELA-GONZÁLEZ et coll., 1995). Les fourrageuses des deux espèces chassent en solitaires mais sont occasionnellement capables, dans le cas d'*E. ruidum*, d'utiliser une forme primitive de recrutement de masse dont l'efficacité est relative (LACHAUD, 1985; PRATT, 1989). L'essentiel de l'activité d'approvisionnement des fourrageuses d'*E. ruidum* se réalise sur le sol et durant la journée, entre 07h00 et 19h00 (LACHAUD, 1990), alors que dans le cas d'*E. tuberculatum* cette activité se manifeste surtout au niveau de l'arbre ou de l'arbuste à la base duquel est construit le nid et peut s'effectuer autant de jour que de nuit (LACHAUD et coll., 1982; VALENZUELA-GONZÁLEZ et coll., 1995).

Au cours de différentes périodes d'observations, réalisées dans des plantations de café et de café-cacao dans la région du Soconusco (Chiapas, Mexique) et échelonnées de 1981 à 1995, de nombreuses données ont été recueillies concernant le rythme d'activité de ces deux espèces (suivis par échantillonnage semi-continu durant 3 à 4 périodes de 24 heures) et leur rythme d'approvisionnement, leur densité de population (recensement de toutes les colonies présentes dans des cadrats de taille donnée) et la dimension de leurs aires de fourragement (sommation des territoires individuels des différentes fourrageuses marquées d'une société donnée sur une période de 4 à 6 jours). Parallèlement, divers échantillonnages des matériaux et proies récoltés en conditions naturelles par les fourrageuses ont été réalisés. Les proies ont été déterminées au laboratoire jusqu'au niveau de leur famille taxinomique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Bilan de l'approvisionnement des nids

Le produit de l'approvisionnement réalisé par les fourrageuses peut être regroupé globalement en trois catégories: 1) les liquides (sève, jus de fruit, sécrétions de nectaires extra floraux, miellat d'homoptères, ... etc., transportés de manière bien visible entre les

mandibules) ainsi que les fruits, qui constituent les sources de sucres; 2) les proies, qui constituent les sources de protéines et de lipides; et 3) les matériaux végétaux (morceaux de feuilles, d'écorce ou d'herbe le plus souvent secs, résine, débris de graines, ... etc.), qui interviennent essentiellement dans la construction et les modifications apportées aux nids et, occasionnellement, comme éléments de support lors du tissage du cocon par les larves.

Pendant la saison sèche, la distribution de ces différents articles récoltés est très semblable entre les deux espèces avec près de 55% du total de leur récolte constitués par des proies, 30% par des liquides et des fruits et environ 15% par des matériaux d'origine végétale. Par contre, en saison des pluies, la différence entre les deux espèces devient très nette: alors que l'approvisionnement des fourrageuses d'*E. tuberculatum* se concentre sur la récolte de liquides (57.1%), celui réalisé par *E. ruidum* concerne essentiellement des proies (79.7%).

Rendement de la prédation

Au cours de l'étude du rythme d'activité des deux espèces, le nombre d'ouvrières entrant au nid en transportant quelque chose entre les mandibules a été relevé.

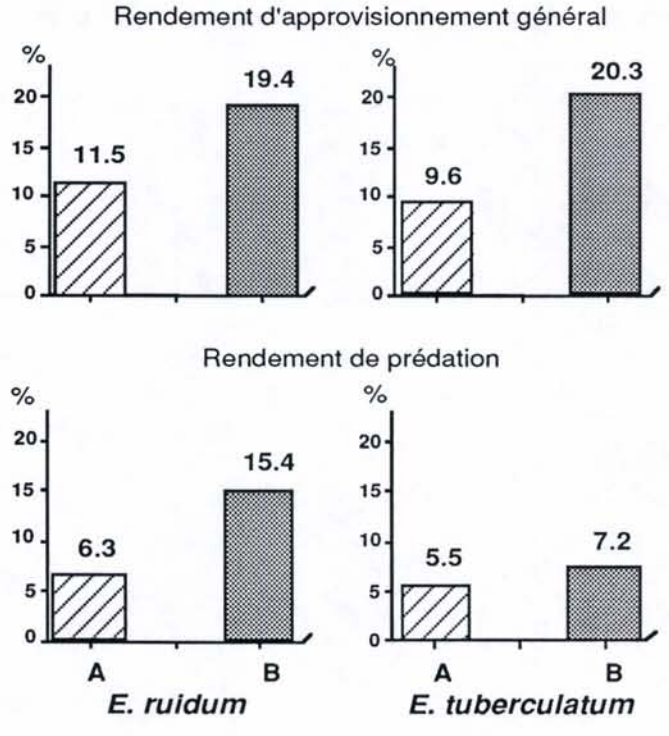


Figure 1. *Evolution des rendements d'approvisionnement général et de prédation d'E. ruidum et E. tuberculatum en fonction de la saison (A: saison sèche; B: saison des pluies).*
Evolution of the general supply and predatory rates of E. ruidum and E. tuberculatum according to the season (A: dry season; B: rainy season).

En divisant ce nombre par le nombre total de sorties enregistrées journalièrement, on a pu calculer le niveau de rendement de cet approvisionnement, autrement dit son efficacité. Cette efficacité est très similaire entre les deux espèces (Fig. 1): très basse pendant la saison sèche, avec une moyenne qui s'établit entre 9.6% et 11.5%, elle est pratiquement multipliée par deux au cours de la saison des pluies avec une moyenne de 19.4% à 20.3%.

Néanmoins, lorsqu'on considère cette efficacité non pas tant au niveau de l'approvisionnement général mais, plus spécifiquement, au niveau de la prédation proprement dite, on peut observer une différence importante au cours de la saison des pluies où l'efficacité de prédation d'*E. ruidum* apparaît plus de deux fois plus importante que celle enregistrée pour *E. tuberculatum*.

Bilan de la prédation

Au cours des échantillonnages de proies réalisés sur les deux espèces, l'état de ces proies ("sèche" par opposition à "souple ou encore vivante") a été noté permettant ainsi de différencier assez grossièrement la part due à la prédation réelle par rapport à la nécrophagie. Une telle distinction apparaît, en effet, tout à fait essentielle lorsqu'il s'agit de déterminer l'impact d'un agent potentiel de contrôle biologique dont seule l'activité prédatrice présente un intérêt réel.

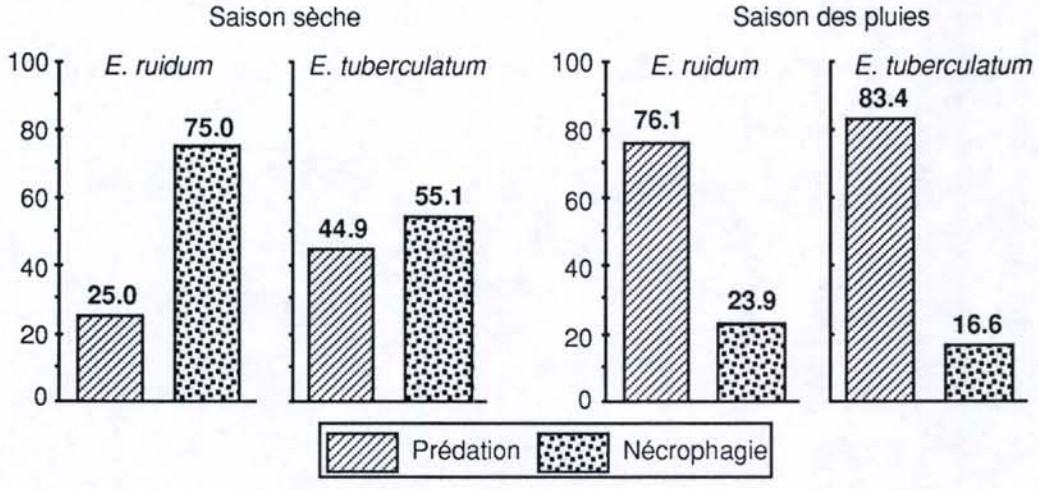


Figure 2. *Comparaison des résultats dûs à l'activité prédatrice directe par rapport à la nécrophagie chez E. ruidum et E. tuberculatum, en fonction de la saison.*
Comparison of the results of the predatory behavior vs scavenging in E. ruidum and E. tuberculatum, according to the season.

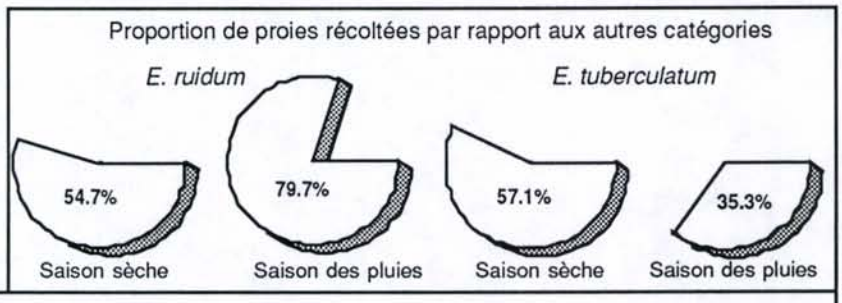
La comparaison des résultats obtenus (Fig. 2) montre clairement que, pour les deux espèces, les proies récoltées au cours de la saison des pluies sont essentiellement le résultat d'une chasse active (83.4% de proies souples ou encore vivantes dans le cas d'*E. tuberculatum* et 76.1% dans le cas d'*E. ruidum*) alors qu'en saison sèche c'est le comportement nécrophagique qui domine (surtout dans le cas d'*E. ruidum*).

Distribution des proies récoltées

Le régime alimentaire des deux espèces, en plantation de café, est très large: au total, 55 familles réparties en 16 ordres d'arthropodes, mollusques et annélidés dans le cas d'*E. ruidum* et 49 familles réparties en 14 ordres dans le cas d'*E. tuberculatum*.

Le type de proies ramenées au nid et la quantité relative de chaque type varient, de façon plus ou moins importante suivant le cas, en fonction de la saison et en fonction de l'espèce (Tableau 1). Ainsi, si l'action d'*E. tuberculatum* apparaît plus importante sur les populations de lépidoptères et d'hémiptères, celle d'*E. ruidum* se fait davantage sentir sur les populations de diptères et d'homoptères. Pour les deux espèces, néanmoins, et quelle que soit la saison, la majeure partie de l'approvisionnement est constitué par des hyménoptères et, plus particulièrement, par d'autres fourmis qui, dans le cas d'*E. tuberculatum* et en saison des pluies, peuvent représenter jusqu'à près de 80% du total d'hyménoptères ramenés au nid. Il est d'ailleurs intéressant de signaler que dans ce dernier cas, près de 20% sont constitués par des fourmis du genre *Atta*, très communes dans les plantations de café et de cacao et bien connues comme le principal défoliateur en zone néotropicale.

L'analyse plus fine de ces proies (jusqu'au niveau de leur famille d'appartenance) montre que leur diversité est plus importante en saison des pluies qu'en saison sèche: 47 familles contre 22 dans le cas d'*E. ruidum* et 39 familles contre 23 dans le cas d'*E. tuberculatum*, ce qui semble être le reflet d'une disponibilité beaucoup plus importante en proies durant la saison des pluies que lors de la saison sèche.



	%	%	%	%
Hymenoptera	35.5	30.8	33.0	39.4
Hemiptera	4.3	1.6	14.4	2.3
Orthoptera	2.2	2.2	1.0	1.4
Homoptera	14.0	8.8	11.9	3.2
Thysanoptera	----	----	1.0	1.8
Coleoptera	6.5	5.5	1.5	7.3
Diptera	10.8	14.3	2.1	13.3
Lepidoptera	3.2	9.9	22.7	12.8
Neuroptera	1.1	0.5	0.5	1.4
Isoptera	----	1.1	----	3.2
Psocoptera	----	1.6	----	0.9
Dictyoptera	3.2	0.5	----	----
Zoraptera	1.1	----	----	----
Diplopoda	----	0.5	----	----
Araneae	4.3	2.7	3.6	1.4
Annelidae	----	11.0	----	0.5
Molusca	----	0.5	----	1.4
Restes d'Arthropodes indéterminés	14.0	8.8	8.2	10.1

Tableau 1. *Comparaison des types de proies ramenées au nid par les fourrageuses d'E. ruidum et d'E. tuberculatum en plantation de café, en fonction de la saison.*

Table 1. *Comparison of the prey items collected by the foragers of E. ruidum and E. tuberculatum in coffee plantation, according to the season.*

Cette hypothèse apparaît d'ailleurs en parfait accord avec les résultats concernant la prédominance, en saison des pluies, du comportement prédateur direct par rapport à la nécrophagie. En effet, compte tenu du fait que dans la majorité des cas la fréquence de capture d'une proie donnée semble proportionnelle à la quantité de cette proie présente dans le milieu exploité (LACHAUD et coll, 1995a), il est vraisemblable que la plus grande disponibilité en proies en saison des pluies permette une capture plus facile. En saison sèche, la stratégie très opportuniste qui caractérise *E. ruidum* (LACHAUD, 1990) lui permettrait de compenser la relative raréfaction en proies fraîches par une augmentation de l'utilisation des cadavres, plus nombreux en cette saison du fait de la très forte dessication due aux températures élevées (température généralement supérieure à 35 °C à partir de 10h00 et pouvant aller jusqu'à 55 °C aux heures les plus chaudes). L'atténuation de cet effet dans le cas d'*E. tuberculatum* pourrait s'expliquer par le fait que l'essentiel de l'approvisionnement s'effectue sur les arbres de cacao ou les plants de café, et donc sur un support beaucoup plus protégé des effets de la dessication que dans le cas d'*E. ruidum* qui exploite essentiellement le sol. De plus, en général, lorsqu'une proie présente sur les caféiers ou les cacaoyers meurt, elle tombe et augmente la quantité de cadavres disponibles au sol, favorisant ainsi la nécrophagie exercée par *E. ruidum*, et ceci au détriment d'*E. tuberculatum*.

Estimation de l'impact de prédation

En se basant sur les densités de population minimales et maximales enregistrées pour chacune de deux espèces dans les plantations étudiées, et sur les valeurs minimales et maximales du nombre de proies capturées chaque jour par leurs sociétés (qui dépendent de la saison considérée), nous avons pu réaliser une estimation de l'impact de prédation de ces deux espèces en calculant la quantité de proies récoltées chaque année à l'hectare (Tableau 2).

Espèces	Taille des colonies	Densité en nids / ha	Nombre de proies / nid / jour	Nombre de proies / jour / ha	Nombre de proies / ha / an
Ectatomma ruidum	20-330 (moyenne: 87)	1800-11300	30-130	54-1339 (x 10^3)	≈ 20-500 (x 10^6)
Ectatomma tuberculatum	50-1200 (moyenne: 470)	70-300	60-300	4.2-90 (x 10^3)	≈ 1.5-33 (x 10^6)

Tableau 2. *Comparaison de l'impact de prédation, en conditions naturelles, des deux espèces d'Ectatomma. Le nombre de nids utilisés pour évaluer les tailles des nids d'E. ruidum et d'E. tuberculatum a été respectivement de 149 et 29. L'estimation du nombre de proies récoltées / nid / jour a été réalisée à partir de 12 et 5 nids respectivement. La densité a été obtenue à partir de l'analyse, pour chaque espèce, de 3 à 5 quadrats de 10 x 10 m ou de 50 x 50 m selon les cas.*

Table 2. *Comparison of the predatory impact of both species of Ectatomma in natural conditions. The number of nests used to determine the average size of the nests of E. ruidum and E. tuberculatum was 149 and 29 respectively. The estimated number of prey collected / nest / day was obtained from 12 and 5 nests respectively. For each species, the nests densities were obtained from the analysis of 3 to 5 squares 10 x 10 m or 50 x 50 m according to the situation.*

Les chiffres obtenus d'après cette estimation indiquent un niveau global de prédation élevé pour les deux espèces, surtout dans le cas d'*E. ruidum*. Compte tenu du fait que dans la zone néotropicale étudiée ici, la saison sèche et la saison des pluies durent approximativement 6 mois chacune, on peut considérer que les valeurs moyennes de l'impact de prédation annuel se situent à environ 17 millions de proies par hectare pour *E. tuberculatum* et 260 millions pour *E. ruidum*.

CONCLUSION

Bien que la taille des nids d'*Ectatomma* soit relativement faible et que donc l'activité prédatrice de chaque nid ne soit pas très importante si on la compare par exemple avec l'impact de prédation d'une colonie moyenne de *Formica polyctena*, estimé à près de 8 millions d'insectes capturés par an (WELLENSTEIN, 1952), l'impact global de ces fourmis est plus ou moins compensé par la densité en nids de ces deux espèces. Ceci est particulièrement net dans le cas d'*E. ruidum* dont la densité en nids, estimée selon les auteurs et les zones d'étude entre 1800 et 6100 à l'hectare (LEVINGS & FRANKS, 1982; LACHAUD et coll., 1990), peut atteindre plus de 11000 nids à l'hectare dans les plantations de café étudiées ici. De plus il convient de noter que l'action prédatrice d'*E. tuberculatum* et *E. ruidum* ne se situe pas dans le cadre d'une compétition mais plutôt d'une synergie puisque les strates écologiques exploitées sont différentes: tronc, branches et feuillage des cacao-

yers et des caféiers dans le cas d'*E. tuberculatum*; sol, litière et occasionnellement strate arbustive basse (< 2 m) dans le cas d'*E. ruidum*.

Au total, l'impact de prédation de ces deux espèces apparaît très important dans le type de plantation étudié ici, et se trouve apparemment renforcé par leur capacité d'adaptation aux modifications de leur environnement. Cette capacité, manifestée par les fourmis du genre *Ectatomma* en fonction des caractéristiques particulières de leur environnement tant physique que social, a été signalée par divers auteurs (COOK, 1905; LACHAUD, 1990; CHAMPALBERT & LACHAUD, 1990; CORBARA, 1991; DEJEAN ET LACHAUD, 1992). Elle est tout particulièrement évidente dans le cas d'*E. ruidum* qui, parallèlement à la gran-de souplesse qui la caractérise quant à la division du travail au sein de la sous-caste comportementale des fourrageuses (SCHATZ et coll., 1995, 1996) et à sa capacité à modifier sa stratégie d'approvisionnement en fonction de la taille de la source de nourriture et de sa distance par rapport au nid (LACHAUD et coll., 1990, 1995b), se montre également capable d'adapter son rythme d'activité de fourragement en fonction du temps de disponibilité de ses sources de nourriture (PASSERA et coll., 1994; SCHATZ et coll., 1994). Cette flexibilité comportementale est à nouveau confirmée par les résultats obtenus ici, concernant le glissement très net, chez cette espèce, d'un comportement prédateur direct en saison des pluies à un comportement nécrophagique en saison sèche, en réponse à une modification de la disponibilité en proies.

Le niveau d'activité et l'efficacité de la prédation réalisés par *E. ruidum* sur des surfaces restreintes (de l'ordre de 3.5 m² à 7.2 m²) exploitées de façon intensive (LACHAUD et coll., 1984, 1990, 1995b), combinés à la quantité impressionnante de ses nids, à l'absence d'aggressivité intra-spécifique et à la flexibilité comportementale manifestée par ses ouvrières, fait de cette espèce un des agents de contrôle biologique les plus importants et les plus efficaces pour la zone du Soconusco et, vraisemblablement, d'une manière plus générale pour l'ensemble des agroécosystèmes néotropicaux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain Dejean pour ses commentaires et encouragements lors de la rédaction de la version finale de ce texte. Ce travail a été réalisé en partie grâce à des financements émanants du M.R.E. "Sciences de la Cognition", du programme Cognisciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT, du Conseil Régional Midi-Pyrénées et du programme de la Communauté Européenne "Human Capital and Mobility".

REFERENCES

ADLUNG K.G., 1966. A critical evaluation of the European research on the use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Z. angew. Ent.*, **57**, 167-189.

CARROLL C.R., RISCH S.J., 1990. An evaluation of ants as possible candidates for biological control in tropical annual agroecosystems. In: Gliessman S.R. (Ed.), *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture. Ecological Studies and Synthesis*, vol. **78**, pp. 30-46. Springer-Verlag, New York.

CHAMPALBERT A., LACHAUD J.-P., 1990. Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant. *Anim. Behav.*, **39**, 850-859.

COOK O.F., 1905. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting kelep of Guatemala. *USDA Technical series*, n°**10**, pp. 1-55.

CORBARA B., 1991. L'orgnisation sociale et sa genèse chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse Doct. Univ. Paris XIII*, Paris, 150 p.

DEJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.

DEJEAN A., NKONGMENECK B., CORBARA B., DJIETO-LORDON C., 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d'*Achea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans les plantations de cacaoyers du Cameroun, et étude de leurs Homoptères associés. *Acta Oecologica*, **12**, 471-488.

FINNEGAN R.J., 1975. Introduction of a predacious red wood ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae), from Italy to Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **107**, 1271-1274.

FINNEGAN R.J., 1977. Establishment of a predacious red wood ant, *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae), from Manitoba to Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **109**, 1145-1148.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*. 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

KUGLER C. & BROWN W.L. JR., 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search: Agriculture, Ithaca*, **24**, 1-7.

LACHAUD J.-P., 1985. Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a ponerine ant (*Ectatomma ruidum*). *Sociobiology*, **11**, 133-142.

LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidæ). *Folia Entomol. Méx.*, **78**, 241-256.

LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., GARCÍA-PÉREZ J., 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines. *Folia Entomol. Méx.*, **61**, 159-177.

LACHAUD J.-P., IBARRA NÚÑEZ G., GARCÍA BALLINAS J.A., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., MORENO PRÓSPERO M.A., 1995a. Impacto de depredación de dos hormigas ponerinas y de al-gunas arañas tejedoras en los agroecosistemas de café en el Soconusco, Chiapas, México *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 105-106, Tapachula (Mexique).

LACHAUD J.-P., LÓPEZ MÉNDEZ J.A., SCHATZ B., 1995b. Eficiencia de depredación de la hormiga *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) en plantaciones de café. *Mem. XVIII Congr. Nac. Contr. Biol.*, pp. 6-7, Tapachula (Mexique).

LACHAUD J.-P., VALENZUELA J., CORBARA B., DEJEAN A., 1990. La prédation chez *Ectatomma ruidum*: étude de quelques paramètres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 151-155.

LACHAUD J.-P., VALENZUELA-GONZÁLEZ J., LÓPEZ A., 1982. Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidæ) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el Soconusco. *Proc. 10 Reun. Nac. Contr. Biol.*, pp. 76-81, Durango, Mexico.

LEVINGS S.C., FRANKS N.R., 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, **63**, 338-344.

PASSERA L., LACHAUD J.-P., GOMEL L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidæ). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**, 13-21.

PAVAN M., 1950. Sugli inizi d'un esperimento practico di lotta biologica con *Formica rufa* L. contro la processionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Sch.). *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, **89**, 195-201.

PERFECTO I., 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology*, **71**, 2125-2134.

PERFECTO I., 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.*, **84**, 65-70.

PRATT S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81**, 313-331.

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P., 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.*, **48**, 236-238.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **43**, sous presse.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P., BEUGNON G., 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Sociobiology*, **26**, 269-282.

VALENZUELA-GONZÁLEZ J., LÓPEZ-MÉNDEZ A., LACHAUD J.-P., 1995. Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. *Southwest. Entomol.*, **20**, 507-515.

WAY M.J., KHOO K.C., 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, **37**, 479-503.

WEBER N.A, 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.

WELLENSTEIN G., 1952. Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Pflanzenkr.*, **59**, 430-451.

YOUNG A.M., PLATT M.E., 1989. Leaf damage from herbivory in relation to extrafloral nectaries and ant activity in *Davilla nitida* (Vahl) Kubitzki (Dilleniaceae) in Costa Rica. *Carrib. J. Sci.*, **25**, 230-233.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 75-83 (1996)

COMPETITION TROPHIQUE ENTRE FOURMIS ARBORICOLES: MISE EN EVIDENCE DE COMPORTEMENTS RITUALISES.

Jean-Luc Mercier, Alain Dejean et Alain Lenoir.

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667, Université Paris-nord, av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France.

Résumé: Chez les fourmis, les combats intraspécifiques sont généralement très violents et se terminent souvent par la mort de l'une des protagonistes. Les ouvrières de *Polyrhachis laboriosa* ont recours, selon la situation, aux morsures, à la projection de venin ou à l'écartèlement. Dans un contexte de compétition interspécifique, chez les fourmis arboricoles tropicales, l'exploitation d'une source de nourriture est conditionnée par le statut des espèces en présence (dominante, sub-dominante ou non-dominante). *P. laboriosa* et *Camponotus brutus* sont deux espèces syntopiques sub-dominantes de la forêt équatoriale Africaine. Lors des interactions entre *P. laboriosa* et *C. brutus* sur une source sucrée, les ouvrières présentent des comportements ritualisés. Ces comportements limitent l'agressivité des ouvrières en présence et permettent l'exploitation simultanée des sources de nourriture par les deux espèces.

Mots-clés: Formicinae, *Polyrhachis laboriosa*, *Camponotus brutus*, compétition interspécifique, compétition intraspécifique, ritualisation, fourragement, rythme d'activité.

Abstract: Trophic competition between arboreal ants: emergence of ritualized behaviour.

In ants, interspecific fighting is generally extremely violent and often ends in the death of one of the protagonists. The workers of *Polyrhachis laboriosa* can resort to biting, projecting venom, or quartering depending on the situation. Interspecific competition is entirely different. The exploitation of a food source in tropical, arboreal ants is conditioned by the status of the ants present (i.e. dominant, subdominant or nondominant). *P. laboriosa* and *Camponotus brutus* are two subdominant, syntopic species from the African equatorial forest. During the interactions between *P. laboriosa* and *C. brutus* on a on food source, workers demonstrate ritualised behaviour. This behaviour, that limits aggressiveness in the workers, permits each species to exploit sugary food sources in the presence of the other.

Key Words: Formicinae, *Polyrhachis laboriosa*, *Camponotus brutus*, interspecific competition, intraspecific competition, ritualization, foraging, rhythm of activity.

INTRODUCTION

La compétition trophique est une composante fondamentale dans l'exploitation des ressources du milieu. Elle implique la capacité pour chaque espèce de modifier sa distribution spatio-temporelle, son régime alimentaire ou son comportement, en fonction de la ou des espèces avec lesquelles elle est en compétition.

Les interactions intraspécifiques sont en général plus agressives que les interactions interspécifiques. Pxaradoxalement, l'agressivité intraspécifique induit souvent des

comportements ritualisés dont la fonction principale est de diminuer le coût de cette agressivité.

Mc Farland (1981) définit la ritualisation comme étant un processus évolutif par lequel des patterns comportementaux sont modifiés. Ils perdent alors leur fonction première au profit d'un rôle de communication. Ces comportements ritualisés sont caractérisés comme suit: (1) ils sont souvent stéréotypés dans leur forme; (2) ils sont souvent incomplets dans leur exécution; (3) ils peuvent impliquer un changement de fonction; (4) ils peuvent impliquer un changement de motivation; (5) ils peuvent être accompagnés de marquages spéciaux.

Chez les fourmis, de nombreux cas de ritualisation intraspécifique ont été étudiés. Hölldobler (1971) considère par exemple le comportement de "back and forth jerking of the body" de *Camponotus socius* comme étant la ritualisation du comportement de transport le plus primitif, ou "mandible pulling", visible chez *C. sericeus.* De même, les ouvrières d'espèces appartenant au groupe *Formica rufa*, ainsi que *C. americanus*, adoptent des postures de projection d'acide formique au cours de combats ritualisés intraspécifiques (Le Moli et Parmigiani, 1982; Carlin et Hölldobler, 1983). Mais l'un des cas les plus spectaculaires de comportements ritualisés intraspécifiques demeure sans conteste celui des confrontations entre colonies voisines de *Myrmecocystus mimicus*; plus de 400 ouvrières peuvent être engagées dans des tournois ritualisés au cours desquels chacune tente d'intimider l'adversaire en se haussant sur ses pattes, en relevant le gastre vers l'arrière ou en grimpant sur un caillou (Hölldobler, 1981). Les ouvrières d'*Iridomyrmex purpureus* ou de *Messor aciculatus* pratiquent quant à elles une sorte de combat ritualisé intraspécifique consistant à boxer l'adversaire à l'aide des pattes antérieures (Ettershank et Ettershank, 1982; Yamaguchi, 1995).

Au niveau interspécifique, seules quelques observations d'échanges trophallactiques entre deux espèces différentes ont été réalisées au laboratoire par Bhaktar (1983) et par Kloft (1983); elles n'ont jamais été reproduites en milieu naturel. L'étude de la compétition trophique dans des conditions naturelles entre certaines fourmis arboricoles de la forêt Equatoriale Africaine, a révélé l'émergence de comportements ritualisés parfois présents lors de la compétition intraspécifique.

MATERIELS ET METHODES

Polyrhachis laboriosa et *Camponotus brutus* appartiennent à la sous-famille des Formicinae et à la tribu des Camponotini. Ce sont deux espèces sub-dominantes de la forêt équatoriale Africaine, fréquentes dans les formations pionnières. Elles vivent en lisière de forêt, en bordure de piste ou de rivière ou dans les plantations d'arbres fruitiers et forment des sociétés polycaliques peu populeuses (1 000 à 10 000 ouvrières).

Les ouvrières de *P. laboriosa* construisent leurs nids dans le feuillage à l'aide de débris végétaux agglomérés avec de la salive et de la soie d'araignée. Elles sont diurnes, fourragent seules, exploitent les nectaires extrafloraux et le miellat des Homoptères, mais pratiquent aussi un recrutement de groupe lors de l'exploitation de grosses sources sucrées (Mercier, 1992). Elles sont aussi prédatrices (Dejean et al., 1994).

C. brutus est le plus souvent terricole, mais peut installer ses nids dans des souches ou de vieilles branches creuses. Elle est nocturne, mais peut modifier son rythme d'activité journalière en fonction des conditions environnementales (Dejean, pers.com.). Elle est polyphage, mais élève principalement des Homoptères.

L'espèce *P. laboriosa* fait à l'heure actuelle l'objet d'études approfondies au Cameroun et à l'Université Paris-Nord en vue de son éventuelle utilisation dans la protection des plantes présentant un intérêt économique. Dans un premier temps, nous avons mis *P. laboriosa* en situation de compétition avec des congénères de sociétés différentes. Nous avons analysé les

comportements observés au cours d'interactions intraspécifiques en laboratoire ou en milieu naturel.

Dans un deuxième temps, nous avons étudié les interactions comportementales entre *P. laboriosa* et *C. brutus* lors de la compétition trophique, dans des conditions semi-naturelles.

Les modalités des rencontres ont été décrites dans un précédent article (Mercier et Dejean, sous presse).

RESULTATS

I. Compétition intraspécifique chez *P. laboriosa* (Tab. 1).

Lors des rencontres dyadiques en laboratoire ou en milieu naturel, la projection d'acide est utilisée par les antagonistes au cours d'attaques réciproques où l'agressivité est très forte (96,5%). Ces combats peuvent durer longtemps (15 à 30 min).et leur issue naturelle est presque toujours la mort d'au moins une des deux ouvrières. En fait, dans les cinq premières minutes du combat, l'ouvrière qui est tenue par l'autre fléchit le gastre entre ses pattes et met son extrémité au contact d'une partie du corps de l'adversaire, sans projeter d'acide. Ce n'est que lorsque l'agressivité augmente et que le combat dure que les antagonistes y ont recours.

Lorsque plusieurs ouvrières se liguent contre l'intruse, celle-ci est complètement immobilisée et écartelée jusqu'à la mort sans aucun recours à l'acide formique (98,4%).

En revanche, le comportement des ouvrières de *P. laboriosa* est très différent lorsqu'elles sont confrontées à une reine hétérocoloniale: elles font preuve de moins d'agressivité, laissant fourrager la reine étrangère sur leur propre territoire (100%). Mais lorsque celle-ci s'approche de leur nid, les ouvrières relèvent alors le gastre à l'horizontale (57,2%), ce qui a pour effet de détourner la reine de sa trajectoire initiale.

Les interactions intraspécifiques chez *P. laboriosa* montrent donc quelques comportements ritualisés de flexion ou de relèvement du gastre.

	rencontres dyadiques	1 ouvrière vs plusieurs	1 ouvrière vs 1 reine les deux fourragent	1 ouvrière vs 1 reine près du nid
Evitement réciproque	-	-	100 %	-
Ouverture des mandibules	-	-	-	42,8 %
Relèvement du gastre	-	-	-	57,2 %
Fuite	3,5 %	1,6 %	-	-
Attaque réciproque	96,5 %	-	-	-
Recrutement puis écartèlement	-	98,4 %	-	-
Nombre de cas	170	62	44	28
0 ouvrière tuée	3,5 %	1,6 %	100 %	100 %
1 ouvrière tuée	12,9 %	98,4 %	-	-
2 ouvrières tuées	83,5 %	-	-	-

Table I.: Agressivité intraspécifique chez P. laboriosa.
Table I.: Intraspecific aggressivity of P. laboriosa.

II. Compétition interspécifique entre *P. laboriosa* et *C. brutus*.

Lors des interactions entre *P. laboriosa* et *C. brutus* sur une source de nourriture, les deux espèces réagissent au même problème de compétition de manière différente, mais développent toutes deux des comportements ritualisés qui s'intègrent totalement dans les séquences comportementales observées.

Analyse des rythmes d'activité des deux espèces (Fig. 1)

La compétition entre deux espèces sur une même source de nourriture engendre généralement une modification du rythme d'activité journalière de l'une des deux espèces. L'espèce la plus agressée finit par décaler sa période d'exploitation de la source sur une période durant laquelle l'espèce en compétition est absente.

En dehors de toute compétition, *P. laboriosa* présente un rythme d'activité journalière diurne et bimodal, la période de moindre activité correspondant aux heures les plus chaudes de la journée. *C. brutus* a un rythme d'activité journalière typiquement nocturne unimodal.

Dans le cas présent, malgré la compétition, le rythme d'activité journalière de *P. laboriosa* ne varie pas. Tout semble se passer comme si elle était seule sur la source. Par contre, *C. brutus* modifie son rythme d'activité journalière et occupe la source de façon permanente.

Dans la journée, les deux espèces se retrouvent donc en présence l'une de l'autre, ce qui a pour effet d'augmenter les interactions.

Analyse des comportements.

Les séquences comportementales les plus fréquentes laissent apparaître un certain nombre de comportements ritualisés chez l'une ou l'autre des deux espèces:

Back and Forth Jerking of the Body de *C. brutus* (BFJB): chez *C. socius*, ce comportement correspond à une invitation au transport, ou à une tentative de transport non terminée (Hölldobler, 1971). Chez *C. brutus*, ce comportement est dirigé vers le gastre ou vers une patte plutôt que vers la tête; il correspond alors plutôt à une tentative d'intimidation.

Série de Morsures Légères d'une Patte (SMLP): *C. brutus* saisit une patte de *P. laboriosa* et la relâche immédiatement, ceci à plusieurs reprises. Cette séquence peut être considérée comme la ritualisation d'une morsure incomplète, dont la fonction est modifiée dans le sens d'une tentative d'intimidation de l'adversaire.

Relèvement du Gastre de *P. laboriosa* (RG): le gastre est relevé vers l'arrière, à l'horizontale, en réponse au "Back and forth jerking of the body" de *C. brutus*. *C. brutus* stoppe son attaque après quelques secondes. Ce même comportement a été observé chez les ouvrières de *P. laboriosa* lorsqu'elles sont confrontées à une reine conspécifique. Il est comparable à ce qu'a décrit Hölldobler (1981) lors des combats ritualisés chez *Myrmecocystus mimicus*. Il peut être aussi considéré comme une version incomplète du comportement d'apaisement de *Formicoxenus provancheri* face à son hôte *Myrmica incompleta* (Lenoir et al, 1992).

Flexion du Gastre de *P. laboriosa* (FG): ce comportement a déjà été décrit dans le cadre de la compétition intraspécifique chez les ouvrières de *P. laboriosa*, mais aussi dans le groupe *F. rufa* (Le Moli et Parmigiani, 1982), et chez *C. americanus* (Carlin et Hölldobler, 1983). Elle est considérée comme étant une version ritualisée du comportement de projection de venin.

Stratégie de "Flee-Return" de *P. laboriosa* (F/RS): lorsque *C. brutus* attaque, les ouvrières de *P. laboriosa* s'échappent; cette rupture de contact leur permet d'éviter une confrontation directe avec l'adversaire. En fait, elles ne quittent pas la source et effectuent rapidement une boucle qui les met hors de portée de *C. brutus*. Ce comportement peut être considéré comme une ritualisation du comportement de fuite, puisqu'en dépit de l'agression subie et de la rupture de contact, *P. laboriosa* exploite la source jusqu'à la prochaine rencontre.

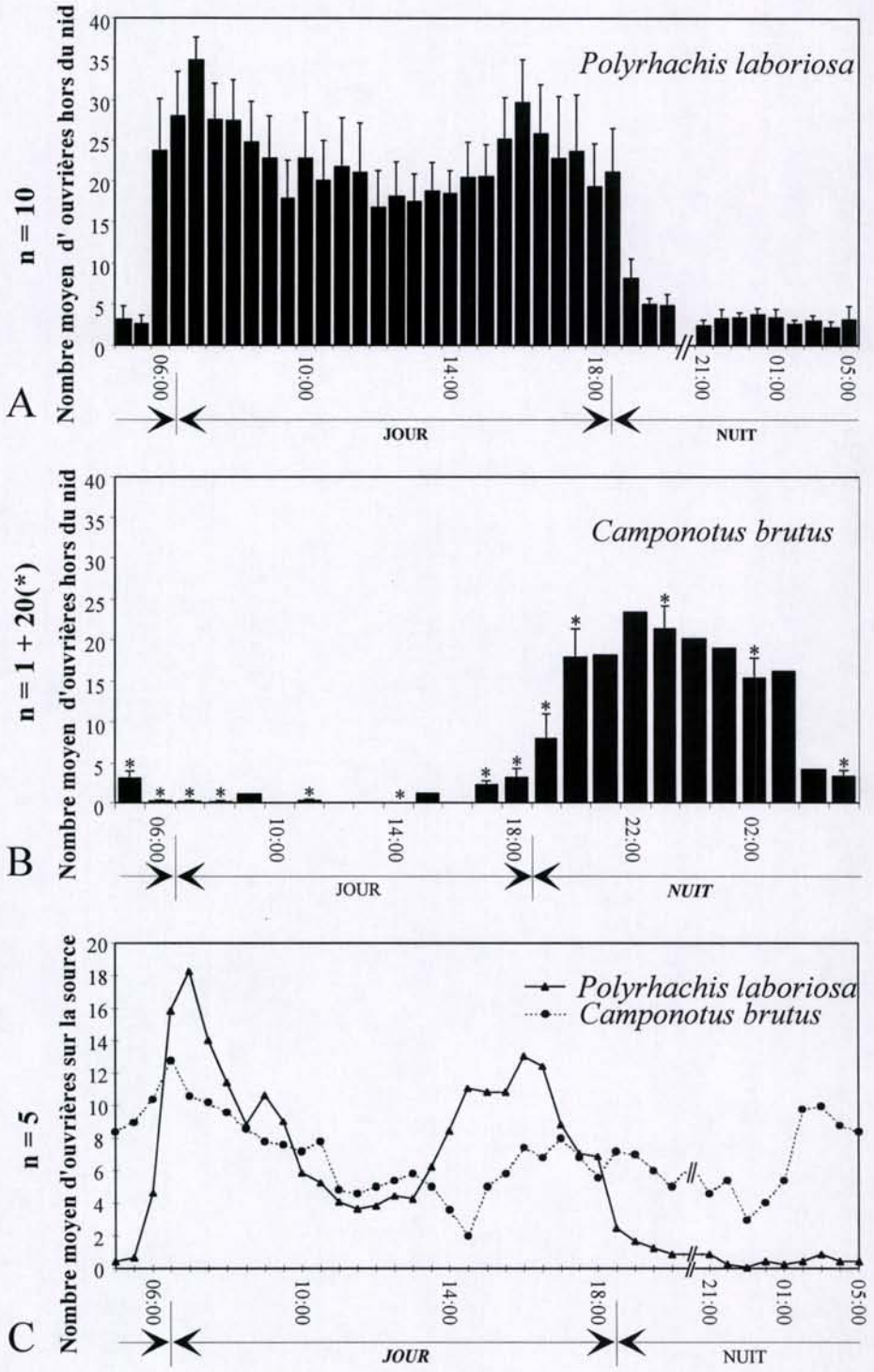


Fig.1: Rythme d'activité journalière de P. laboriosa *and* C. brutus *(heure locale).*
A: Rythme contrôle de P. laboriosa *(n = 10). B: Rythme contrôle de* C. brutus *(n = 1 + 20*).*
C: Rythme de P. laboriosa *et* C. brutus *sur la même source (n = 5).*
**: L'erreur standard est basée sur les données prises durant 20 jours non consécutifs.*
Fig.1: Rhythm of daily activity of P. laboriosa *and* C. brutus *(local time).*
A: Control rhythm of P. laboriosa *(n = 10). B: Control rhythm of* C. brutus *(n = 1 + 20*).*
C: Rhythm of P. laboriosa *and* C. brutus *on the same source (n = 5).*
**: The standard error is based on the data taken over 20 non-successive days.*

Analyse des séquences comportementales (Fig.2).

Les séquences initiées par le mouvement de *C. brutus* vers *P. laboriosa* représentent 81,4% des séquences totales, contre 18,6% pour *P. laboriosa.*

Une bonne proportion des rencontres ne présentent aucune agressivité de la part des deux ouvrières, *P. laboriosa* évitant spontanément *C. brutus*: Evitement avant Contact (EAVTC) et Evitement au Contact (EAUC) représentent 18,2% des séquences initiées par *P. laboriosa* et 18,1% (12,2% + 5,9%) des séquences initiées par *C. brutus*, soit 36,3% des séquences totales.

L'agressivité de *C. brutus* débute le plus souvent par le comportement de "Back and Forth Jerking of the Body" (BFJB; 43,4%) et est suivie soit par la "Fuite-Retour" (F/RS; 13,7%) de *P. laboriosa*, soit par le relèvement du gastre de celle-ci (RG; 19,4%). Dans ce dernier cas, l'agressivité de *C. brutus* est complètement inhibée.

Mais si *P. laboriosa* ne lève pas le gastre et reste sur place et avance (R/A; 10,3%), l'agressivité de *C. brutus* augmente en fonction de l'intensité de la réponse de *P. laboriosa*; elle reste toutefois relativement faible, puisque l'on observe ni mutilations ni morts.

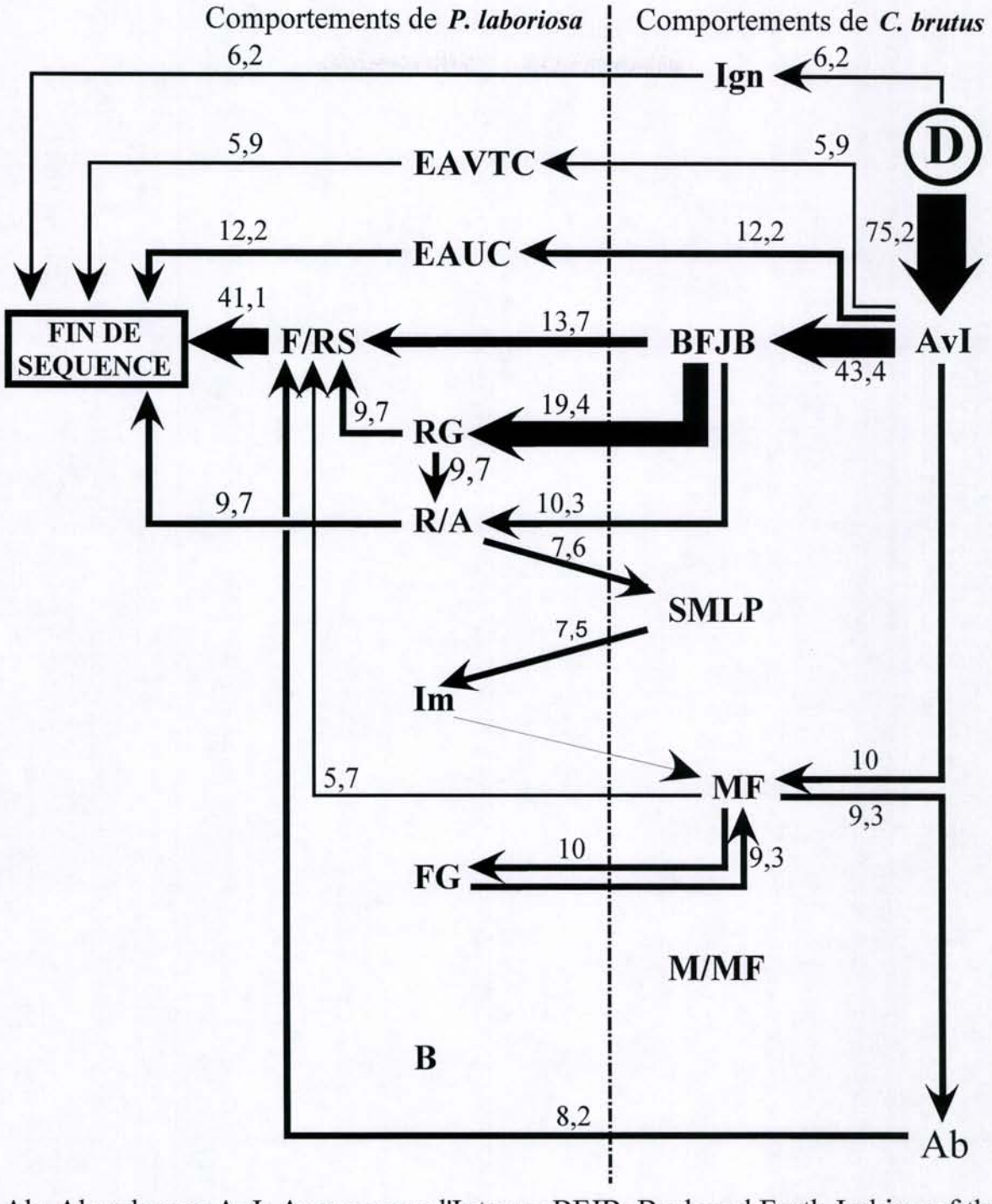
Lorsque l'agressivité de *C. brutus* est tout de suite forte (MF; 10%), *P. laboriosa* répond par une flexion du gastre (FG; 10%) qui suffit à stopper l'attaque de *C. brutus.*

DISCUSSION

Un certain nombre de comportements ritualisés ont pu être observés au niveau intraspécifique chez *P. laboriosa*, mais aussi lors de rencontres interspécifiques entre *P. laboriosa* et *C. brutus*. De telles observations soulèvent quelques interrogations quant à l'émergence de ces comportements.

- Quels sont les avantages de la ritualisation interspécifique des comportements agressifs ?

La ritualisation des comportements donne la possibilité à l'espèce de gérer au mieux la compétition trophique en diminuant les coûts d'exploitation des ressources du milieu, et par là-même, d'améliorer l'investissement reproducteur de l'espèce. Pour les espèces à effectifs réduits, la perte de fourrageuses au cours de combats interspécifiques peut avoir de lourdes conséquences sur la survie de la colonie. L'émergence de comportements ritualisés au cours de rencontres interspécifiques entre fourrageuses d'espèces non dominantes a pour avantage direct d'économiser à celles-ci la perte d'une ou plusieurs ouvrières au cours d'un combat dont l'issue reste incertaine. Ainsi dans notre étude, en rompant le contact ou en apaisant l'agresseur, *P. laboriosa* peut exploiter une source de nourriture constamment occupée par une autre espèce. De plus, même si dans la journée *C. brutus* passe plus de temps à chasser *P. laboriosa* qu'à s'alimenter, le succès à cours terme de ses tentatives d'intimidation lui est bénéfique par le fait qu'il lui évite d'affronter *P. laboriosa* dans un combat où la projection de venin serait utilisée. Or le venin de *P. laboriosa* s'avère très efficace lors de la capture de grosses proies (Dejean et al, 1994).



Ab: Abandonne; AvI: Avance vers l'Intruse; BFJB: Back and Forth Jerking of the Body; B: se Bat; D: se Déplace; EAVTC(EAUC): Evite AVanT (AU) Contact; FG: Fléchit le Gastre; F/RS: Fuit et Revient à la Source; Ign: Ignore; Im: Immobile; MF: Mord Franchement; M/MF: Monte sur l'Intruse et Mord Franchement; R/A: Résiste et Avance; RG: Relève le Gastre; SMLP: Série de Morsures Légères aux Pattes; (43,4) : % de cas observés.

Fig.2: Diagramme des principales séquences comportementales initiées par C. brutus *lors de la compétition interspécifique avec* P. laboriosa..

Fig.2: Diagram of the main behavioural sequences initiated by C. brutus *during interspecific competition with* P. laboriosa..

Comment la ritualisation interspécifique a-t-elle été sélectionnée? (Fig.3)

La ritualisation des comportements nécessite un investissement à la fois dans le codage et le décodage de l'information. Elle émerge d'autant plus difficilement qu'elle apparaît ici au niveau interspécifique. Dans le cadre de nos travaux, deux scénarios sont possibles. Ils mettent en évidence l'importance de la proximité géographique des deux espèces ainsi que l'émergence de la ritualisation intraspécifique avant la ritualisation interspécifique:

Le premier scénario (A) suppose l'existence d'un ancêtre commun qui serait à l'origine d'un « langage » de base. A partir de ce « langage » de base, une ségrégation des comportements se serait produite dans chaque espèce indépendamment l'une de l'autre, les espèces pouvant être allopatriques ou sympatriques. Au cours de l'évolution serait alors apparue la ritualisation intraspécifique de certains comportements agressifs, chaque espèce développant ses propres comportements ritualisés. Puis, après le passage de l'allopatrie (ou de la sympatrie) à la syntopie, les comportements ritualisés se seraient exprimés au niveau interspécifique, ceci d'autant plus facilement que les deux espèces génétiquement proches auraient gardé un « langage » de base commun.

Le deuxième scénario (B) repose sur une convergence évolutive des comportements agressifs entre deux espèces pas forcément génétiquement proches. Après une évolution parallèle et indépendante des deux espèces et la ritualisation intraspécifique de certains de leurs comportements, elles seraient devenues syntopiques. La communication se serait alors établie entre elles par la sélection respective du comportement ritualisé le mieux approprié au comportement de l'espèce en compétition.

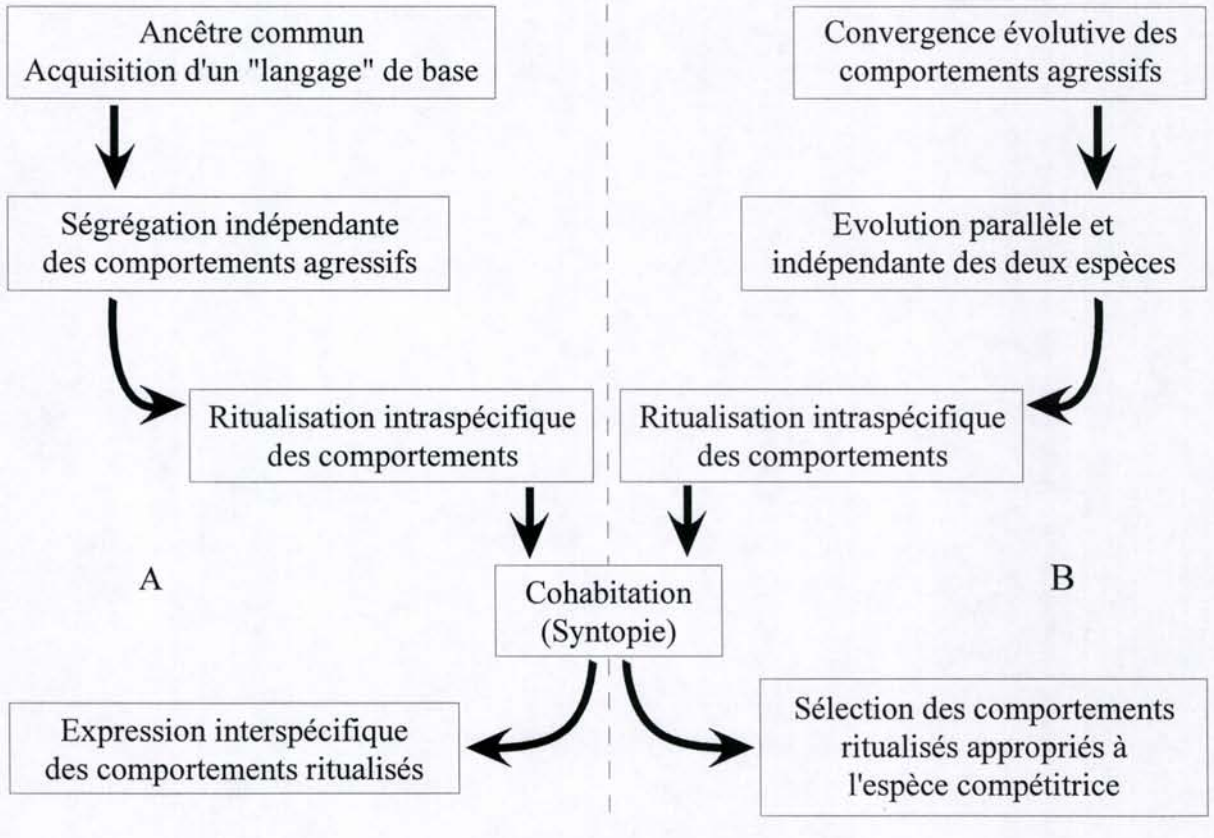


Fig.3: Mécanismes possibles de l'émergence de la ritualisation interspécifique.
Fig.3: Possible mecanisms of the emergence of interspecific ritualization.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'un projet Campus du Ministère Français de la Coopération (108/CD/90).

REFERENCES

Bhatkar, A.P., 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance. In: *Social insects in the tropics*. P. Jaisson, ed., Presses de l'Université Paris XIII, Villetaneuse, *2*: 105-123.

Carlin, N.F. and B. Hölldobler. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science 222*: 1027-1029.

Dejean, A., Lenoir, A. and E.J. Godzinska, 1994. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology 23*: 293-313.

Ettershank, G. and J.A. Ettershank, 1982. Ritualized fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Austr. Entomol. Soc. 21*: 97-102.

Hölldobler, B., 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie, 75*: 123-142.

Hölldobler, B., 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol. 9*: 301-314.

Kloft, W.J., 1983. Interspecific trophallactic relations between ants of different species, genera and subfamilies - an important strategy in population ecology. *Annals of Entomology* (India), *1*:85-86.

Le Moli, F. and S. Parmigiani, 1982. Intraspecific combat in the red-wood ant (*Formica lugubris*, Zett.). *Aggr. Behav. 8*: 145-148.

Lenoir, A., Errard, C., Francoeur, A. and R. Loiselle, 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc. 39*: 81-97.

Mc Farland, D., 1981. The Oxford companion to Animal Behaviour. Oxford University Press, Oxford. 657 pp.

Mercier, J.L., 1992. Structure sociale et organisation du milieu chez *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera: Formicidae). DEA Thesis, *Université Paris-Nord.* 22 pp.

Mercier, J.L. and A. Dejean, 1996. Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Ins. Soc*. (sous presse).

Yamaguchi, T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the Harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Ins. Soc. 42*: 89-101.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 85-92 (1996)

MISE EN EVIDENCE DE LA DEGRADATION MICROBIENNE DE MONOMERES AROMATIQUES METHOXYLES EN ANAEROBIOSE CHEZ *NASUTITERMES LUJAE*

GRECH-MORA I. et GARNIER-SILLAM E.

Laboratoire de Biologie des Sols et des Eaux, Université Paris XII Val de Marne, Av. Général de Gaulle, 94010 Créteil cedex France

Résumé: Au cours de cette étude, une bactérie anaérobie stricte, dégradant des monomères aromatiques méthoxylés, a été isolée du tube digestif du termite xylophage *Nasutitermes lujae*. Cette bactérie dégrade complètement des acides aromatiques méthoxylés trisubstitués en acétate et elle utilise le soufre d'origine minérale et organique comme accepteurs de méthyl pour produire des composés soufrés volatils méthylés. Les acides cinnamiques méthoxylés disubstitués sont partiellement dégradés en catéchol et acétate sans ouverture du noyau aromatique. Les voies métaboliques impliquées dans ce processus sont inconnues. L'importance et le rôle de cette bactérie constituant le genre *Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov., dans le métabolisme du termite xylophage sont discutés.

Mots-clés: *Termite, Nasutitermes lujae, bactérie anaérobie, aromatiques méthoxylés.*

Abstract: Degradation of methoxylated aromatic monomers by the strict anaerobic bacterium from the digestive tract of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae*.

In this study, an anaerobic bacterium which degrades some methoxylated monoaromatic compounds has been isolated from the hindgut of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae*. The isolate converted the trisubstituted methoxylated aromatic acids into acetate. Moreover, this homoacetogenic bacterium used sulfide (mineral) or cysteine (organic) as a methyl acceptor thereby forming gaseous sulfur compounds including dimethylsulfide. In case of the disubstituted methoxylated cinnamic acids, the strain only demethylated and oxidized the lateral aliphatic chain, forming catechol and acetate as end-products. The biochemical pathway remains unknown. The importance and the role of this bacterium considered as the new genus (*Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov) in the metabolism of *Nasutitermes lujae* are discussed.

Key words: *Termite, Nasutitermes lujae, anaerobic bacterium, methoxylated aromatics.*

INTRODUCTION

Les termites présentent l'originalité d'une co-évolution avec des micro-organismes contenus dans leur intestin postérieur (bactéries chez les termites supérieurs; bactéries et protozoaires chez les termites inférieurs) leur permettant de jouer un rôle significatif dans le recyclage de la matière organique par l'intermédiaire de phénomènes biochimiques de cellulolyse voire de ligninolyse (Garnier-Sillam, 1987). Ces insectes sont en effet en mesure de dégrader les nombreux polymères de la matière végétale en monomères indispensables à leur métabolisme énergétique. Toutefois, le rôle des termites dans la dégradation de la lignine est peu connu. Des études effectuées depuis une quinzaine d'années (Butler et Buckerfield, 1979; Cookson, 1987 a, b) ont permis de mettre en évidence chez *Nasutitermes exitiosus,* espèce de termite supérieur xylophage, des possibilités de déméthylation, de dépolymérisation et d'ouverture des cycles aromatiques (émission de $^{14}CO_2$ à partir de la ^{14}C-lignine ingérée). Compte tenu des particularités digestives des termites, la microflore symbiotique intestinale pourrait jouer un rôle important dans la digestion des composés lignocellulosiques-et dans les

processus ligninolytiques. Grech-Mora *et al.* (1995) ont isolé une bactérie homoacétogène anaérobie stricte issue du tube digestif du termite xylophage *Nasutitermes lujae* capable de dégrader spécifiquement des monomères aromatiques méthoxylés. La caractérisation de cette bactérie montre qu'elle constitue un nouveau genre du domaine bactérien: *Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov. Ce travail a pour but d'étudier le métabolisme des acides aromatiques dégradés par cette bactérie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Termites
L'espèce de termites supérieurs xylophages, *Nasutitermes lujae* (Wasmann) est utilisée pour nos expériences. Cette espèce, arboricole, est abondante en forêt où elle se nourrit de bois mort faiblement biodégradé. *N. lujae* a été récoltée avec son nid dans la forêt de Mbalmayo près de Yaoundé (Cameroun). Elle est maintenue au laboratoire dans une étuve thermostatée à 27±1°C.

Culture
Les techniques ayant permis l'obtention de l'inoculum bactérien puis de la souche en culture pure ont été décrites (Grech-Mora *et al.*, 1995). La souche bactérienne est maintenue par repiquage sur 3,4,5-triméthoxycinnamate (TMC). Afin d'étudier la dégradation des différents substrats, chaque substrat aromatique est ajouté au milieu de culture, sous forme de sel de sodium à partir de solutions stocks filtrées (filtre millipore stérile de 0,22µm), à différentes concentrations. Le milieu est ensemencé avec une culture en phase exponentielle de croissance, à raison de 10% d'inoculum. L'étude cinétique est effectuée au troisième repiquage.

Techniques d'analyse
Les techniques analytiques utilisées pour l'étude de la dégradation des composés aromatiques (mesure de la densité optique (DO); dosage des produits formés au cours du métabolisme) sont les mêmes que celle employées par Grech-Mora *et al.* (1995). En ce qui concerne le dosage des composés aromatiques, la composition de l'éluant est la seule modification apportée aux conditions opératoires: acétonitrile: eau, 60:40 (v/v).
Le sulfure de diméthyle (DMS) et le méthanethiol (CH_4SH) n'ont pu être quantifiés au cours de l'expérimentation. Ils ont toutefois pu être détectés par chromatographie en phase gazeuse (CPG) avec un chromatographe Chrompack CP 9000 (Chrompack, Les Ulis, France) équipé d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne capillaire Poraplot Q (25 m x 0,53 mm). Les conditions opératoires sont les suivantes: température du four: 170 °C, température de l'injecteur: 240 °C, température du détecteur: 200 °C, gaz vecteur: azote, pression : 100 kPa. 0,1 ml d'échantillon gazeux est injecté. La surface des pics est mesurée à l'aide d'un intégrateur Spectra-Physics.

RESULTATS

Métabolisme des substrats aromatiques méthoxylés trisubstitués

Dégradation du sinapate (4-hydroxy-3,5-diméthoxycinnamate)

L'étude de la dégradation de ce substrat montre que les seuls métabolites produits sont, comme lors de la dégradation du TMC (Grech-Mora *et al.*, 1995), l'acétate, le méthanethiol (CH_4SH) et le sulfure de diméthyle (DMS).
L'effet de différentes concentrations en sinapate (tableau 1) montre que pour des concentrations initiales ≤ 4,21mM, le substrat est intégralement consommé alors que pour des teneurs de l'ordre de 8 à 10mM, 75 à 80% du substrat est utilisé. A l'exception de la concentration la plus élevée (10,45mM) où le rendement [Acétate produit/Sinapate consommé] diminue, 1 mole de substrat produit environ 4 moles d'acétate.

Concentration initiale en sinapate (mM)	Concentration en sinapate dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Acétate formé/ sinapate dégradé
1,73	1,73	6,75	3,9
3,36	3,36	12,97	3,86
4,21	4,21	15,91	3,78
8,46	6,73	25,80	3,83
10,45	7,89	28,70	3,63

Résultats après 4 jours d'incubation à 37°C

Tableau 1 : Effet de la concentration initiale en sinapate sur la production d'acétate par la souche bactérienne
Table 1 : Bacterial strain growth at different sinapate concentrations

Dégradation du 3,4,5-triméthoxybenzoate (TMB)

L'effet de la concentration en TMB a été étudié pour des valeurs comprises entre 2 et 11,25mM (tableau 2).

Concentration initiale en TMB (mM)	Concentration en TMB dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Acétate formé/ TMB dégradé
2,1	2,1	5,94	2,82
4,12	4,12	12,44	3,02
8,37	8,2	21	2,56
11,25	10,1	24,74	2,45

Résultats après 21 jours d'incubation à 37°C

Tableau 2 : Effet de la concentration initiale en TMB sur la production d'acétate par la souche bactérienne
Table 2 : Bacterial strain growth at different TMB concentrations

Comme dans le cas des composés aromatiques de structure cinnamique, la culture bactérienne produit lors de la dégradation du substrat de l'acétate et des composés soufrés gazeux: DMS et CH_4SH. Par contre, 3 moles d'acétate sont produites par mole de substrat consommée pour les concentrations testées ≤ 4,12mM. Au delà, le rendement est de 2,5 bien que 90% du substrat soit encore consommé pour une concentration de 11,25mM.

Dégradation du syringate (4-hydroxy-3,5-diméthoxybenzoate)

Le syringate est plus difficilement dégradable par la souche bactérienne comparé au TMB. Néanmoins, pour des concentrations < 2-3mM, tout le substrat est dégradé en 3 semaines. Lorsque les concentrations sont supérieures à 3mM, nous observons des phases de latence plus longues et une dégradation incomplète. L'étude de la croissance de la souche bactérienne, effectuée en présence de 4,3mM de substrat, indique qu'après trois semaines d'incubation, plus d'un tiers du composé se trouve présent dans le milieu de culture (tableau 3).
Les métabolites formés lors de la dégradation du syringate sont l'acétate, le DMS et le CH_4SH. La consommation de 1 mole de syringate donne 3 moles d'acétate.

Concentration initiale en syringate (mM)	Concentration en syringate dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Acétate formé/ syringate dégradé
1,9	1,9	5,35	2,81
4,3	3	8,95	2,98

Incubation après 21 jours à 37°C

Tableau 3: Effet de la concentration initiale en syringate sur la production d'acétate par la souche bactérienne
Table 3 : Bacterial strain growth at different syringate concentrations

Métabolisme des substrats aromatiques méthoxylés disubstitués

Dégradation du 3,4-diméthoxycinnamate (DMC)

Production transitoire de vanillate (4-hydroxy-3-méthoxybenzoate)
Le comportement de la souche bactérienne a été étudiée pour une plage de concentrations allant de 2,45 à 28,4mM (concentration des dérivés trisubstitués inhibant totalement la croissance). Au bout de 29 jours d'incubation, seuls les tubes où la concentration initiale est inférieure à 16,25mM ont été testés, au delà la croissance apparaît inhibée. Dans ce cas, l'oxydation de 1 mol de DMC conduit à 1 mol d'acétate et 1 mol de vanillate à l'exception des résultats obtenus pour une concentration en DMC de 8,05 où la teneur en vanillate obtenue reste faible (tableau 4; figure 1). Le DMS est également mesuré dans la phase gazeuse.

Concentration initiale en DMC (mM)	Concentration en DMC dégradé (mM)	Concentration en acétate formé (mM)	Concentration en vanillate formé (mM)
2,45	2,45	2,47	2,47
4,29	4,29	4,41	3,9
8,05	8,05	7,8	5,67
12,3	12,1	11,2	12,25

Résultats après 29 jours d'incubation à 37°C

Tableau 4: Effet de la concentration initiale en DMC sur la production d'acétate et de vanillate par la souche bactérienne
Table 4 : Bacterial strain growth at different DMC concentrations with effect on vanillate and acetate production

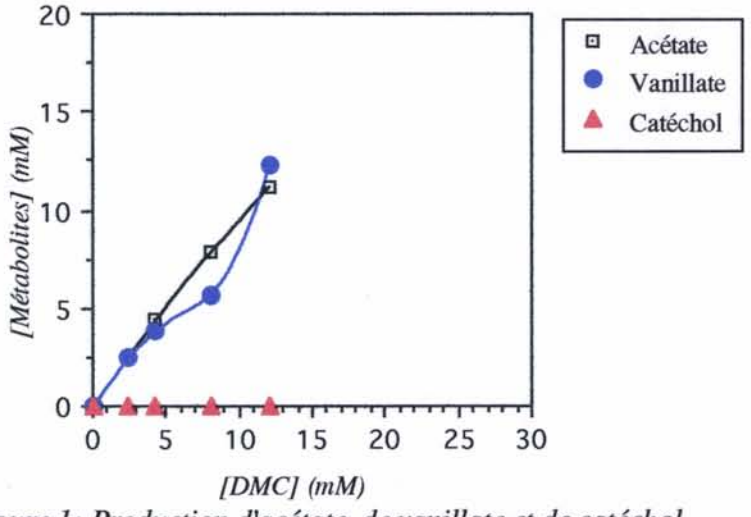


Figure 1: Production d'acétate, de vanillate et de catéchol en fonction de la concentration initiale en DMC
Effect of initial DMC concentration on the production of vanillate, catechol and acetate

Résultats après 29 jours d'incubtion

Dégradation du vanillate

Le suivi de la croissance au delà de 29 jours montre que le vanillate, précédemment mesuré, est transformé en catéchol (1,2-dihydroxybenzène) et acétate pour les concentrations initiales en DMC de l'ordre de 7 à 8mM maximum. Pour les concentrations initiales en DMC supérieures, le vanillate s'accumule. La quantité de catéchol produite ne dépasse pas 5 à 6mM (tableau 5; figure 2).

Concentration initiale en DMC (mM)	**Concentration en DMC dégradé (mM)**	**Concentration en acétate formé (mM)**	**Concentration en vanillate restant (mM)**	**Concentration en catéchol formé (mM)**
2,45	2,45	3	0	2,45
4,29	4,29	5	0	3,2
8,05	8,05	9	0,7	5,4
12,3	12,1	non mesuré	non mesuré	non mesuré
16,25	14,04	13,06	8,25	5,64
23,78	20,07	17,6	14,71	5,30
28,4	25,15	24	22,05	0

Résultats après 62 jours d'incubation à 37°C

Tableau 5: Effet de la concentration initiale en DMC sur la production d'acétate, de vanillate et de catéchol par la souche bactérienne
Table 5 : Bacterial strain growth at different DMC concentrations with effect on vanillate, acetate and catechol production

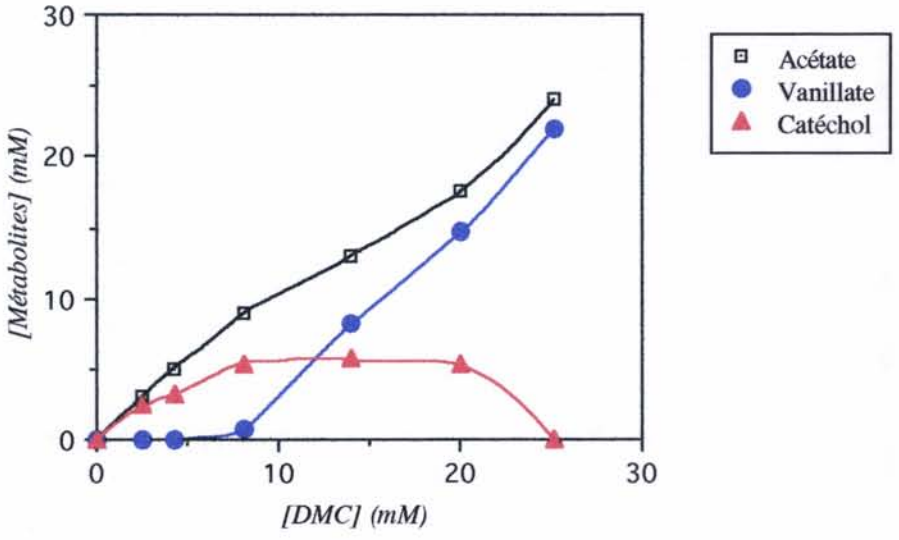


Figure 2: Production d'acétate, de vanillate et de catéchol en fonction de la concentration initiale en DMC
Effet of initial DMC concentration on the production of vanillate, catechol and acetate

Résultats après 62 jours d'incubation

Dégradation du férulate (4-hydroxy-3-méthoxycinnamate)
La dégradation de ce composé aromatique est incomplète et la croissance bactérienne est très faible. La dégradation de 4,55mM de férulate a montré qu'après 7 semaines d'incubation seul 1,4mM du substrat est catabolisé et 1mM d'acétate et 1,2mM de vanillate sont produites. Le vanillate est ensuite dégradé comme démontré précédemment.

DISCUSSION-CONCLUSION

Termitobacter aceticus, souche bactérienne anaérobie stricte, isolée du tube digestif du termite xylophage *Nasutitermes lujae* (Grech-Mora, 1994; Grech-Mora *et al.*, 1995), fermente spécifiquement des composés aromatiques méthoxylés monomères de la lignine (3,4,5-triméthoxycinnamate, sinapate, 3,4,5-triméthoxybenzoate, syringate, 3,4-diméthoxycinnamate, férulate et vanillate). Toutefois, le nombre et la position des substituants méthoxylés du noyau benzénique sont déterminants pour la croissance de la souche et l'ouverture du cycle aromatique.
Outre le 3,4,5-triméthoxycinnamate déjà étudié (Grech-Mora *et al.*, 1995), les substrats méthoxylés trisubstitués (sinapate, 3,4,5-triméthoxybenzoate, syringate) sont intégralement dégradés en acétate et en composés soufrés volatils méthylés (grâce à la présence de sulfures dans le milieu de culture). Aucun produit organique intermédiaire n'a pu être détecté. Les produits de dégradation sont identiques et, dans tous les cas, la croissance bactérienne n'est inhibée qu'à partir de concentrations supérieures à 10 mM. La capacité de la bactérie à oxyder le sinapate, s'est avérée particulièrement intéressante. Le sinapate est un dérivé de l'alcool sinapylique ($C_{11}H_{14}O_4$), unité monomérique de la lignine. L'ensemble de ces résultats mettent en évidence le rôle que peut jouer la bactérie dans la dégradation de certains monolignols.
Les substrats méthoxylés disubstitués (3,4-diméthoxycinnamate, férulate et vanillate) sont transformés en catéchol avec production concomitante d'acétate, l'ouverture du cycle n'ayant

pas lieu. La bactérie est capable d'hydrolyser la chaîne latérale des composés en C_9 (3,4-diméthoxycinnamate et férulate) avec production d'acétate et de vanillate. Ce dernier s'accumule dans le milieu et est à son tour partiellement oxydé en catéchol par la bactérie. Cette oxydation entraîne une faible production d'acétate laissant supposer un processus de déméthylation et d'une décarboxylation. La production de sulfure de diméthyle n'est obtenue qu'en présence du composé diméthoxylé (3,4-diméthoxycinnamate). Il est à noter que la dégradation du férulate, dérivé de l'alcool coniférylique ($C_{10}H_{12}O_3$) et autre unité monomérique de la lignine, est très lente indiquant une moindre efficacité de la souche vis à vis de ce type de substrat.
Dans la mesure où cette souche ne dégrade aucun autre substrat (corps aromatiques non méthoxylés, oses...; Grech-Mora *et al.*, 1995), les composés précédemment cités constituent probablement la seule source d'énergie de la souche bactérienne ce qui montre une grande spécificité métabolique.

Importance écologique du métabolisme des corps aromatiques méthoxylés chez le termite

En général, le rôle des symbiontes bactériens des termites dans le processus de délignification est un sujet controversé compte tenu des travaux sporadiques et contradictoires réalisés sur la dégradation des monomères issus de la dégradation des lignines (Breznak et Brune, 1994). Ce type de dégradation n'a jusqu'à présent donné aucun résultat convaincant, ce d'autant que les conditions rédox régnant dans le proctodéum sont mal perçues excepté pour certaines espèces de termites xylophages inférieurs et termites humivores où il a été montré que le proctodéum était un milieu anaérobie (Grassé, 1982; Bignell, 1984) ainsi que chez *Nasutitermes exitiosus*, termite xylophage supérieur appartenant au même genre que *N. lujae* (Veivers *et al.*, 1979). Seule la souche BT, bactérie anaérobie stricte isolée du termite humivore *Cubitermes speciosus* (Brauman, 1989), est capable d'ouvrir le noyau aromatique d'un composé benzoïque hydroxylé. Breznak et Brune (1994) signalent la présence chez *Nasutitermes lujae* d'importantes populations bactériennes capables de dégrader complètement des monomères aromatiques dérivés de la lignine, phénomène uniquement observé en aérobiose. Selon ces auteurs, le clivage du noyau aromatique pourrait avoir lieu en aérobiose.
L'importance de la bactérie *Termitobacter aceticus* dans la physiologie digestive du termite *Nasutitermes lujae* ne peut être parfaitement appréhendée du fait de l'incertitude au niveau du dénombrement de cette bactérie dans le tube digestif du termite (Grech-Mora, 1994). La souche bactérienne montrerait une certaine précarité culturale en dehors de son habitat naturel ce qui expliquerait les faibles résultats obenus. Aussi, les difficultés rencontrées lors de sa culture et de son isolement pourraient faire émerger une mauvaise représentation de la bactérie par la méthode du nombre le plus probable (MPN). En effet, elle présente une adaptation particulière et possède des caractéristiques spécifiquement liées au tube digestif de *Nasutitermes lujae* (température, pH, salinité, temps de dégradation des substrats; Grech-Mora, 1994). De plus, la dégradation des monomères aromatiques méthoxylés conduit à la production d'acétate, la principale source énergétique des termites xylophages (Odelson et Breznak, 1983). D'après Breznak et Brune (1994), la production d'acétate à partir du glucose et d'autres intermédiaires de la dégradation de la lignocellulose serait le rôle majeur des micro-organismes du tube digestif. En effet, les termites sont déficients en pyruvate déshydrogénase, enzyme clé dans le processus d'acétogénèse (O'Brien et Breznak, 1984) et les bactéries endogènes leur seraient indispensables pour effectuer cette conversion.
Par ailleurs, le catéchol, issu de la dégradation des structures aromatiques disubstituées, pourrait participer à la formation des composés humiques servant à l'élaboration de la muraille du nid, particulièrement résistante (l'assemblage élémentaire du nid du termite est constitué de déjections et de boulettes cibariales agglomérées), (Garnier-Sillam, 1987). Enfin, la présence de sulfure de diméthyle pourrait jouer un rôle dans la formation du méthane chez les termites ou dans les sols avoisinant les termitières en particulier, par un mécanisme similaire à ce qui a été démontré dans les sédiments d'estuaires (Oremland *et al.*, 1989).
Bien qu'il ne soit pas possible d'affirmer que cette bactérie soit un symbionte du termite, la spécificité de cette souche à utiliser des composés aromatiques dérivés de la lignine pourrait

contribuer à l'amélioration de la digestibilité de la lignocellulose, en particulier pour la dégradation des polysaccharides, chez *Nasutitermes lujae*.

REFERENCES

Bignell, D.E., 1984. Direct potentiometric determination of redox potentials of the gut contents in the termites *Zootermopsis nevadensis* and *Cubitermes severus* and in three other arthropods. *J. Insect. Physiol. 30*: 169-174.

Brauman, A., 1989. Etude du métabolisme bactérien de termites supérieurs à régimes alimentaires différenciés. Mise en évidence d'une nouvelle voie de dégradation du benzoate et du 3-hydroxybenzoate. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II, 168 pp.

Breznak, J.A. & A. Brune, 1994. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Ann. Rev. Entomol. 39*: 453-487.

Butler, J.H. & J.C. Buckerfield, 1979. Digestion of lignin by termites. *Soil. Biol. Biochem. 11* : 507-513.

Cookson, L.J., 1987 a. ^{14}C-lignin degradation by three Australian termites species. *Wood Sci. Technol. 21*: 11-25.

Cookson, L.J., 1987 b. Influence of laboratory maintenance, relative humidity and coprophagy on ^{14}C-lignin degradation by *Nasutitermes exitiosus. J. Insect. Physiol. 33*: 683-687.

Garnier-Sillam, E., 1987. Biologie et rôle des termites dans les processus d'humification des sols forestiers tropicaux du Congo. Thèse d'état, Université Paris XII Val de Marne, 276 pp.

Grassé, P.P., 1982. Anatomie - Physiologie - Reproduction des termites. In: Masson (Ed) *Termitologia Tome I.* 676 pp.

Grech-Mora, I., 1994. Biodégradation des parois végétales ligninfiées par deux espèces de termites xylophages. Mise en évidence de la dégradation microbienne de monomères aromatiques méthoxylés en anaérobiose chez *Nasutitermes lujae*. Thèse de l'Université Paris XII-Val de Marne, 172 pp.

Grech-Mora, I., M-L. Fardeau, B.K.C. Patel, B. Ollivier, A. Rimbault, G. Prensier, J-L. Garcia & E. Garnier-Zarli, 1995. Isolation and characterization of *Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov. from the digestive tract of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae. Int. J.Syst. Bacteriol.* Soumis.

O'Brien, R.W. & J.A. Breznak, 1984. Enzymes of acetate and glucose metabolism in termites. *Insect. Biochem. 14*: 639-643.

Odelson, D.A. & J.A. Breznak, 1983. Volatile fatty acid production by the hindgut microbiota of xylophagous termites. *Appl. Environ. Microbiol. 45*: 1602-1613.

Oremland, R.S., R.P. Kiene, I. Mathrani, M.J. Whiticar & D.R. Boone, 1989. Description of an estuarine methylotrophic methanogen which grows on dimethyl sulfide. *Appl. Environ. Microbiol. 55*: 994-1004.

Veivers, P.C., R.W. O'Brien & M. Slaytor, 1979. The redox state of the gut of termites. *J. Insect. Physiol. 26*: 75-77.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 93-99 (1996)

PURIFICATION D'UNE ENDOCELLULASE CHEZ *MACROTERMES BELLICOSUS* (TERMITIDAE - MACROTERMITINAE) ET CHEZ SON CHAMPIGNON SYMBIOTIQUE *TERMITOMYCES SP.*

MATOUB M. ET ROULAND C.

Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII Val de Marne, avenue du Général de Gaulle, 94010 Créteil Cédex (France)

Résumé : Deux endocellulases ont été purifiées. La première, à partir du tube digestif des ouvriers de *Macrotermes bellicosus.* La seconde, à partir des mycotêtes du champignon symbiotique *Termitomyces sp.* La comparaison de quelques propriétés biochimiques et structurales indiquerait que ces deux enzymes sont en fait identiques. L'acquisition de cellulase à partir du champignon serait donc possible chez un *Macrotermes* de savane.

Mots clés : Termite, *Termitomyces*, Macrotermitinae, endocellulases, symbiose

Abstract : Purification of an endocellulase from *Macrotermes bellicosus* (Termitidae, Macrotermitinae) and from its symbiotic fungus *Termitomyces sp.* Two endocellulases were purified. One from the digesive tract of the savanna termite *Macrotermes bellicosus* and one from the mycotetes of its symbiotic fungus *Termitomyces sp.* Characterization and comparison of some biochemical and structural properties indicate that these two enzymes are indeed the same. For the first time, acquiered cellulase is demonstrated for a savana *Macrotermes.*

Key words : Termite, *Termitomyces*, Macrotermitinae, endocellulase, symbiosis.

INTRODUCTION

Les termites champignonnistes ont la particularité de cultiver à l'intérieur de leur nid un champignon symbiotique basidiomycète du genre *Termitomyces*. Les premiers travaux concernant le rôle de ce champignon dans la physiologie digestive ont été réalisés chez deux espèces de termite de savane *Macrotermes natalensis* (Martin and Martin, 1978) et *Macrotermes subhyalinus* (Abo Khatwa 1978).

Les dosages d'activité cellulolytique des mycotêtes et des ouvriers de *Macrotermes natalensis* (Martin and Martin, 1978) et *Macrotermes subhyalinus* (Abo Khatwa 1978) ont montré que les champignons apportent aux termites les enzymes nécessaires à la digestion de la cellulose. Martin et Martin émettent donc l'hypothèse de l'acquisition de ces enzymes par ingestion de fragments de meule. Les termites possèderaient, alors, le système multienzymatique nécessaire à la dégradation de la cellulose. Cette hypothèse confirme celle de Sands qui, déjà, en 1956, l'avait sous-entendue sans pouvoir la démontrer.

Toutefois, malgré ces premiers résultats, il faut attendre les travaux de Rouland et *al.* (1988a) pour comprendre chez *Macrotermes muelleri*, le mécanisme de la symbiose termite/champignon. Ces auteurs réalisent pour la première fois une comparaison biochimique des différentes composantes du complexe cellulolytique purifiées à partir du tube digestif des ouvriers de cette espèce et des mycotêtes de son champignon symbiotique, *Termitomyces sp.* Ce premier travail, démontre sans ambiguité, l'origine fongique de l'endocellulase présente dans le tube digestif des ouvriers. Par ailleurs, leurs expériences d'élevage d'ouvriers dans différentes conditions alimentaires montrent qu'ils ne peuvent digérer la cellulose en absence de mycotêtes et que les mycotêtes seules ou la cellulose seule n'augmente pas leur durée de vie. Celle-ci , d'environ 4 jours, est similaire à celle des ouvriers non alimentés (Rouland et *al,* 1988b). Enfin, ces auteurs démontrent qu'une exocellulase absente chez le champignon, donc spécifique du termite, et qu'une ß-glucosidase différente de celle du champignon, agissent en synergie avec l'endocellulase du champignon pour dégrader avec efficacité la cellulose (Rouland et *al*, 1988c).

Macrotermes bellicosus, termite de savane, et son champignon symbiotique *Termitomyces sp.*, ont la particularité d'être, contrairement à *Macrotermes muelleri* , termite de forêt, beaucoup plus xylanolytiques que cellulolytiques (Rouland et *al.*, 1991 ; Matoub, 1993). Des résultats antérieurs ont montré que, dans cette espèce, l'endoxylanase présente dans le tube digestif des ouvriers est d'origine fongique et acquise lorsqu'ils consomment de la meule et/ou des mycotêtes (Matoub et Rouland, 1995).

A titre comparatif, il était donc intéressant de voir si le termite de savane, *Macrotermes bellicosus*, pouvait, comme le termite de forêt, *Macrotermes muelleri* (Rouland *et al.*, 1988 d) acquérir, non seulement une xylanase mais également une cellulase.

MATERIEL ET METHODES

Obtention des extraits bruts

Les extraits bruts provenant de 30 g d'ouvriers de *M. bellicosus* ou de 12g de mycotêtes du champignon symbiotique sont obtenus selon un protocole déjà décrit (Matoub et Rouland, 1995)

Technique de dosages

- L'activité cellulasique a été dosée en utilisant la CMC comme substrat et en déterminant, par la microméthode de Somogyi (1945) Nelson (1944) modifiée par Williams (1968), la quantité de sucres réducteurs libérée par l'hydrolyse enzymatique.

- Les protéines sont dosées par le réactif de Bradford (1976) selon la méthode de Sedmak et Grossberg (1977), la sérum albumine bovine servant de standard.

Les activités enzymatiques sont exprimées en unités (µmoles d'équivalent glucose par minute) par mg de protéines

Techniques électrophorétiques

Les différentes étapes de purification sont suivies sur des gels de polyacrylamide à 7,5% selon le protocole de Maizel (1964).

Les poids moléculaires sont déterminés en condition native selon la méthode d'Hedrick et Smith (1968), la sérum albumine bovine servant de standard, et en condition dénaturante selon le principe de Laëmmli (1970), la phosphorylase A (94 kd), le monomère de la sérum albumine bovine (68kd), l'ovalbumine (45kd), la pepsine (35 kd)et la trypsine (23kd) servant de références.

Techniques chromatographiques

- Chromatographies liquides

L'hydroxyapatite est fabriquée au laboratoire selon la méthode Tisselius *et al.* (1956) modifiée par Levin (1962). Les échangeurs d'ions utilisés (DEAE Sépharose et SP Séphadex) sont précyclés selon les protocoles préconisés par la firme (Pharmacia).

- Chromatographies sur couches minces de silice

La quantité d'enzymes correspondant à environ 1 unité est incubée pendant 12 heures à 37°C en présence de cellulose microcristalline. Le milieu réactionnel est ensuite centrifugé pendant 3 minutes. 1 à 2 gouttes de cet hydrolysat sont déposées sur un gel de silice (F 1500) le glucose, le cellobiose et le cellotriose servant de marqueurs. La migration se déroule dans les conditions décrites par Rouland *et al.* (1988a). Les plaques sont révélées selon la méthode de Petek (1962).

RESULTATS

Purification de la cellulace Cm présente dans les mycotêtes du champignon symbiotique Termitomyces sp.

L'électrophorèse, suivie d'un découpage du gel et d'un dosage de chaque tranche, d'extrait brut de mycotêtes du champignon symbiotique a permis de mettre en évidence une seule activité cellulasique correspondant à une protéine de Rm 0,15.

L'extrait brut obtenu à partir de 12g de mycotêtes est déposé sur une colonne d'hydroxyapatite prééquilibrée par un tampon phosphate de potassium pH 5,3 - 2 mM (2,5 x 10 cm).L'élution est réalisée en augmentant la molarité de ce tampon. Une fraction active représentant 74% de l'activité totale déposée n'est pas retenue sur la colonne. Après dialyse contre un tampon Tris HC1, pH7,6 - 10mM pendant 12 heures à 4°C, elle est déposée sur un colonne de DEAE Sépharose (1,8 x 20cm) prééquilibrée par un tampon identique. La fraction active sur CMC est éluée par 25mM NaC1. A ce stade de la purification, l'electrophorèse sur gel de polyacrylamide colorée au bleu de Coomassie met en évidence deux bandes protéiques. L'activité cellulasique est associée à la bande majeure. Cette fraction, dialysée pendant 12 heures à 4°C contre un tampon acétate de sodium pH 3 -10 mM, est déposée sur une colonne de SP Séphadex (108 x 8 cm) prééquilibrée par ce même tampon. La fraction active sur CMC est éluée par 100 mM NaC1.

L'électrophorèse sur gel de polyacrylamide de cette dernière fraction ne met en évidence qu'une seule bande protéique à laquelle est associée l'activité CMCase (fig 1). Cette fraction purifiée 335 fois par rapport à l'extrait brut avec un rendement de 15% possède une activité spécifique de 94 ± 2 unités par mg de protéines (tableau 1).

Purification d'une cellulase Ct présente dans le tube digestif des ouvriers de *Macrotermes bellicosus*

Deux activités cellulasiques de Rm respectif 0,15 et 0,3 sont mises en évidence sur gel d'électrophorèse d'un extrait brut. L'activité cellulasique que nous avons purifiée est celle présentant un Rm de 0,15.

L'extrait brut provenant de 30g d'ouvriers est déposé sur une colonne d'hydroxyapatite (2,5cm x 10 cm) prééquilibrée par un tampon phosphate de potassium pH 5,3 - 2mM. L'élution, réalisée dans les mêmes conditions que précédemment, permet l'obtention de deux fractions actives sur CMC. Une première fraction, non retenue, de Rm 0,15 représente 18% de l'activité totale déposée. Une deuxième fraction, représentant 20% de l'activité cellulasique est éluée par 10 mM de ce tampon. La fraction non retenue, dialysée pendant 12 heures à 4°C contre un tampon Tris HC1, pH 7,6 - 10 mM, est déposée sur une colonne de DEAE Sépharose (1,8 cm x 20 cm) prééquilibrée par ce même tampon. La fraction active sur CMC est éluée par 25 mM NaC1. Cette fraction est alors dialysée contre un tampon acétate de sodium pH 3, 10 mM pendant 12 heures à 4°C. Elle est ensuite déposée sur une colonne de SP Séphadex (1,8 cm x 8 cm) prééquilibrée par un tampon identique au tampon de dialyse. Dans ces conditions, la fraction active sur CMC est éluée par ce tampon contenant 100 mM NaC1.

L'électrophorèse sur gel de polyacrylamide colorée au bleu de Coomassie de cette fraction (fig 1) ne met en évidence qu'une seule bande protéique à laquelle est associée l'activité CMCase. Ce protocole de purification permet d'obtenir une fraction active, purifiée 28 fois avec un rendement de 20% par rapport à l'hydroxyapatite. L'activité spécifique de cette fraction est de 97±4 unités par mg de protéines (tableau 1).

Etapes	Volumes (ml)	Activité totale unités	Protéines totales (mg)	Activité spécifique (unités/mg protéines	purification	rendement (%)
Cellulase Cm						
extrait brut	43	710	2576	0.28	1	100
hydroxyapatite	119	524	100	5.24	19	74
DEAE Sépharose	84	215	2.4	90	320	30
SP Séphadex	15	106	1.13	94	335	15
Cellulase Ct						
extrait brut	44	93	49.5	1.9	1	100
hydroxyapatite	90	17	5	3.5	1.8	18
DEAE Sépharose	52	7	0.14	50	1	100
SP Séphadex	27	3.5	0.036	97	15	42
					28	20

Tableau 1 : Purification des cellulases Cm et Ct.
Purification of the cellulases Cm and Ct

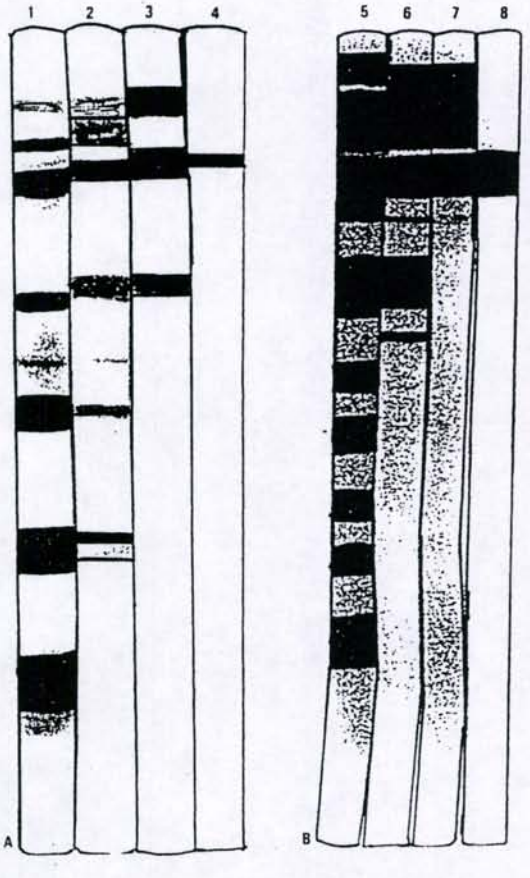


Fig. 1 : Electrophorèse des différentes étapes de purification de la cellulase Ct (A) et de la cellulase Cm(B); 1-5 : extraits bruts, 2-6 : hydroxyapatite, 3-7 : DEAE Sépharose, 4-8 : SP Séphadex.

Electrophoresis of the different purification steps of cellulase Ct (A) and cellulase Cm (B); 1-5 : crude extracts, 2-6 : hydroxyapaptite, 3-7 : DEAE - Sepharose, 4-8 : SP-Sephadex.

Propriétés de Ct et Cm

Mode d'action

Les cellulases Ct et Cm sont incubées sur cellulose microcristalline. La chromatographie sur couche mince de silice des surnageants des milieux d'incubation révèle pour les deux cellulases une succession de taches correspondant à la présence de plusieurs oligosaccharides de degrés de polymérisation supérieur ou égal à 2 dont le principal est le cellotétraose. Ces enzymes sont donc des 1,4-ß-glucan 4 -glucanhydrolase (EC 3.2.1.4).

Poids moléculaires

Les poids moléculaires déterminés par la méthode d'Hedrick et Smith sont respectivement de 40±4 et 41±4 kDa pour la cellulase du champignon et la cellulase du termite. Les poids moléculaires établis selon la méthode de Laëmmli sont de 37 et 38 kDa respectivement pour la cellulase du champignon et la cellulase du termite.

Effet de la concentration en substrat

L'enzyme du termite ou du champignon est incubée en présence de quantité croissante de CMC (0,8 à 1,6% final). La représentation de Lineweaver et Burk (1934) montre que le Km de ces deux enzymes est de 0,5% (fig 2).

DISCUSSION

Une cellulase de Rm 0,15 a été purifiée à partir du tube digestif des ouvriers de *Macrotermes bellicosus* et une cellulase , de même Rm, à partir des mycotêtes de son champignon symbiotique *Termitomyces sp.* Ces deux enzymes ont été purifiées selon un protocole faisant intervenir les mêmes échangeurs d'ions. Les profils d'élutions de ces deux cellulases, pour chacun des supports de chromatographie testés, sont similaires. L'activité spécifique de ces deux enzymes est de 95 unités par mg de protéines. Elles dégradent la cellulose pour produire essentiellement du cellotétraose. Ces deux cellulases sont donc des endocellulases (1-->4 ß-glucan 4-glucanhydrolase, E.C : 3.2.1.4). Leur poids moléculaire en condition native (40 kDa), confirmé en condition dénaturante indique une structure monomérique pour ces deux endocellulases. L'effet de la concentration en substrat a également été étudié et leur Km déterminé (0,5% pour ces deux enzymes).

Ces deux endocellulases présentant des propriétés très voisines pourraient être en fait une seule et même enzyme. La cellulase présente dans le tractus digestif du termite serait, comme l'endoxylanase (Matoub *et al.*, 1995), une enzyme acquise. La comparaison de l'équipement cellulolytique d'animaux élevés sur cellulose en absence ou en présence de mycotêtes, comme cela a été fait dans cette espèce sur xylane (Matoub, 1993), devrait nous permettre de confirmer cette hypothèse ou de mettre en évidence un phénomène, nouveau pour les enzymes digestives, de convergence évolutive.

La purification et la caractérisation des autres composantes du complexe cellulolytique de *Macrotermes bellicosus*, à savoir la deuxième cellulase de Rm 0,3 et la ß-glucosidase ainsi que l'étude de la production de glucose par l'action concertée de ces trois enzymes devrait permettre de préciser le rôle de ces enzymes, acquises ou non, dans la physiologie digestive des Macrotermitinae.

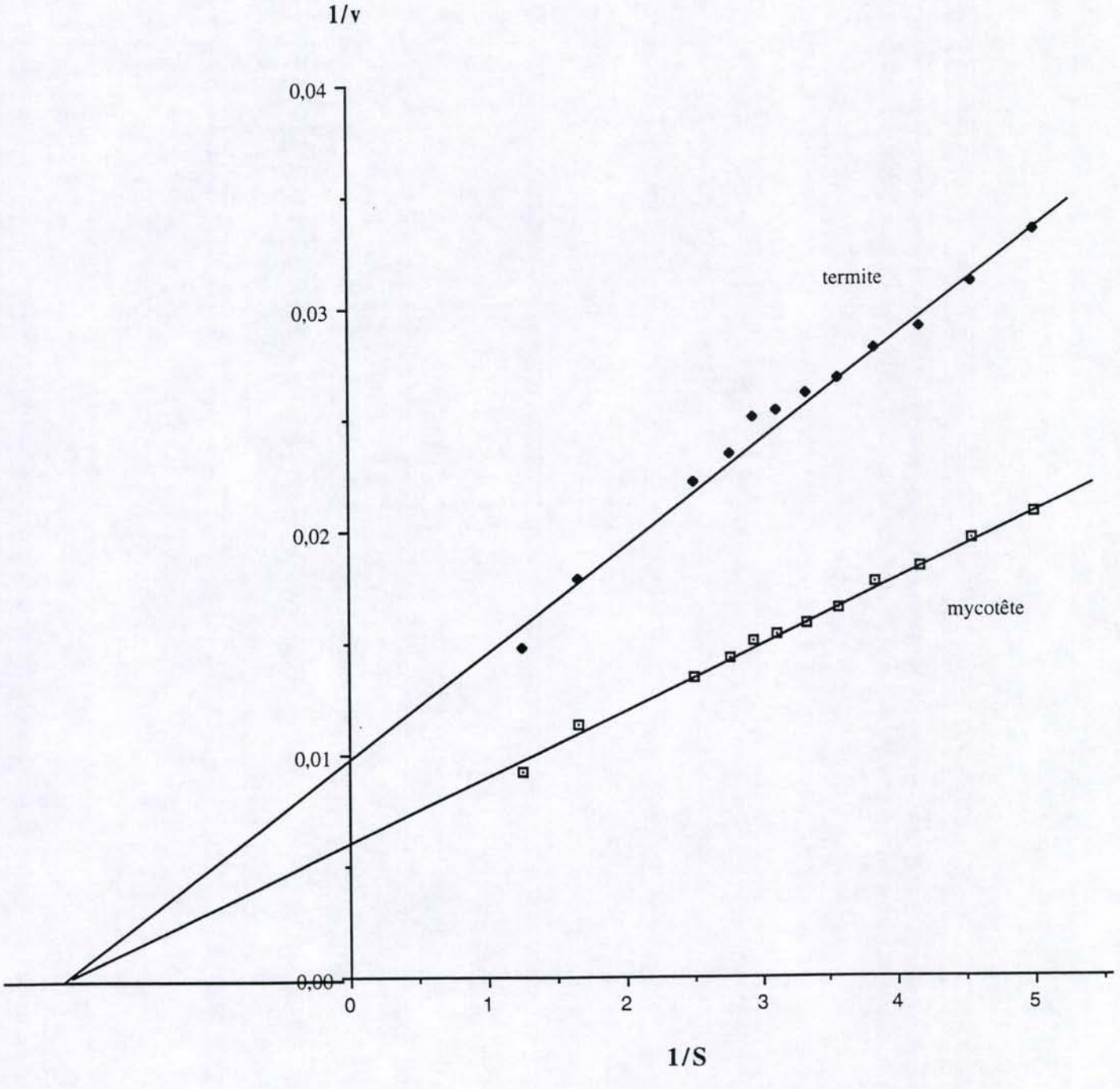


Fig 2 : Effect de la concentration en substrat sur l'activité des deux cellulases purifiées.
Substrate concentration effect on the activity of the purified cellulases.

BIBLIOGRAPHIE

Abo Khatwa, N., 1978. Cellulase of fungus growing termite : a new hypothesis on its origin. *Experientia, 34/5* : 559-560.

Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of mg quantities of protein utilizing the princip of protein dye binding. *Analtic. Chem., 72* : 248-254.

Hedrick, J.L. et Smith, A., 1968. Size and charge separation of molecular weight of protein by disk gel electrophoresis. *Arch. Biochem. Biophys., 126* : 155-165.

Laëmmli, U.K., 1970. Cleavage of structural proteins during assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature , 227* : 680-685.

Levin, O., 1962. Protein chromatography on calcium phosphate columns. *Methods Enzymol., 5* : 27-32.

Lineweaver, H, et Burk, K., 1934. The determination of enzyme dissociation constant. *J. Am. Chem. Soc., 56* : 658-666.

Maizel, J.V. Jr., 1964. Preparative electrophoresis in acrylamide gels. Ann. N.Y. *Acad. Sc. 121* : 381-390.

Martin, M.M. et Martin, J.S., 1978. Cellulose digestion in the midgut of the fungus growing termite *Macrotermes natalensis* : the role of acquired digestive enzymes. *Science, 199* : 1453-1455.

Matoub, M., 1993. La symbiose termite champignon chez *Macrotermes bellicosus* (Termitidae, Macrotermitinae). Thèse de Doctorat de l'Université Paris XII Val de Marne ;

Matoub, M., et Rouland, C., 1995. Characterization and comparison of the xylanolytic complex purified from the termite *Macrotermes bellicosus* (Ttermitidae, Macrotermitinae) digestive tract and its symbiotic fungus *Termitomyces sp.. Comp. Biochem. Physiol., 112 - 3* : sous presse

Nelson, N., 1944. Photometric adaptation of Somogyi method for determination of glucose. *J. Biol. Chem., 131* : 123-128.

Rouland, C., Civas, C., Renoux, J., et Petek, F., 1988a. Purification and properties of cellulases from the termite *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae) and its symbiotic fungus *Termitomyces sp. Comp. Biochem. Physiol., 198* : 440-458.

Rouland, C., Civas, C., Renoux, J., et Petek, F., 1988b. Synergistic activities of the enzymes involved in cellulose degradation purified from *Macrotermes muelleri* and its symbiotic fungus *Termitomyces sp. Comp. Biochem. Physiol., 91B* : 459-465.

Rouland, C., Mora, P., et Renoux, J., 1988c. Essai d'interprétation de la symbiose digestive chez *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux, 4* : 111-118.

Rouland, C., Renoux, J., et Petek, F., 1988d. Purification and properties of two xylanases from *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae) and its symbioc fungus *Termitomyces sp. Comp. Insect Biochem., 18* : 709-715.

Rouland, C., Lenoir, F., et Lepage, M., 1991. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several species of fungus growing termite. *Comp. Biochem. Physiol., 99A* : 657-663.

Sands, W.A., 1956. Some factors affecting the survival of *Odontotermes badius. Insectes Sociaux , 3* : 531-536.

Somogyi, M., 1945. Determination of blood sugar. *J. Biol. Chem., 160* : 61-68.

Tisselius, A., Hjerten, S. and Levin, O., 1956. Protein chromatography on calcium phosphate columns. *Ann. Biochem. Biophys., 65* : 132-155.

Williams, J., Villaroya, H, et Petek, F., 1968. α-galactosidase II, III and IV from seed of *Trifolium repens. Biochem J., 175* : 1069-1077.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 101-109 (1996)

ETUDE DE LA BIODEGRADATION, *IN VIVO* ET *IN VITRO*, DE POLYMERES GLUCIDIQUES PAR TROIS CHAMPIGNONS DU GENRE *TERMITOMYCES*

IKHOUANE A. et ROULAND C.

Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII Val de Marne, Av. Général de Gaulle, 94010 Créteil cedex, France

Résumé : Trois espèces de*Termitomyces*, *T. eurhizus, T. sp.bellicosus, T. medius,* ont été selectionnées en fonction de leur importance écologique. Leurs termites hôtes (*Pseudacanthotermes spiniger, Macrotermes bellicosus* et *Ancistrotermes guineensis)* contribuent activement dans leur biotope au recyclage des principaux constituants de la matière végétale. Les capacités d'hydrolyse des polysaccharides par ces *Termitomyces* ont été étudiées *in vivo* dans des broyats de mycotêtes et *in-vitro* dans des milieux de culture. Les résultats obtenus montrent que chez *T. eurhizus* et *T. medius*, les activités osidasiques sont induites par les conditions de culture alors que*T. sp.bellicosus* est xylanolytique quelque soit les conditions de culture.

Mots-clés : *Macrotermitinae,* Termitomyces, *symbiose, osidases.*

Abstract : Glucidic polymers biodegradation, *in vivo and invitro*, by three termites symbiotic fungi*Termitomyces.* Three*Termitomyces* species, *T. eurhizus, T. sp. bellicosus, T. medius* were studied in the present work. These strains were selected mainly because there respective host termites (*Pseudacanthotermes spiniger, Macrotermes bellicosus* and *Ancistrotermes guineensis)* contribute to the degradation of principal components of vegetal material and thus they play an important role in tropical biotopes. The capacity of fungi to degrade different polysaccharides (cellulose, xylan, starch....) was tested in nodule homogenates and in culture medium. The metabolism of these components was induced by natural conditions growing in fungal comb.

Key words: *Macrotermitinae,* Termitomyces, *symbiosis, osidases.*

INTRODUCTION

En Afrique intertropicale, les termites qui représentent la biomasse la plus importante des sols ont une influence considérable aussi bien écologique qu'économique par leur régime alimentaire et leur opportunisme. Cette importance dans les processus de décomposition et de recyclage de la matière organique est due à une distribution des espèces dans des biotopes variés qu'ils ont pu coloniser grâce à une diversification de leur régime alimentaire (Woods et Sands, 1978).

L'établissement des équipements enzymatiques de plusieurs espèces de termites africains à régime alimentaire différent a permis de montrer que la plupart de ces insectes ne sont capables de dégrader les différents composés complexes de la matière végétale qu'en faisant appel à des microorganismes symbiotiques (protozoaires, bactéries, champignons) spécialistes de leur dégradation (Abo Katwa, 1978 ; Martin and Martin, 1979 ; Rouland *et al.*, 1986 ; 1989; Lebrun *et al.*, 1990).

La symbiose la plus performante est réalisée par les termites Macrotermitinae. Ces termites sont capables de recycler 95% de la production annuelle de litière (Collins, 1981)

grâce aux activités enzymatiques exceptionnelles de leur champignon symbionte (Rouland *et al.*, 1991).

S'il est admis maintenant que la relation termite/champignon est essentiellement nutritionnelle, le champignon permettant au termite d'utiliser un certain nombre de composés végétaux pour son alimentation, la spécificité de cette association n'est pas encore clairement établie. Ainsi, un même *Termitomyces* pourrait être cultivé par plusieurs espèces, voire plusieurs genres, de termites et une même espèce de termites pourrait, en fonction de sa distribution géographique, être associée à des *Termitomyces* différents (Heim, 1977 ; Wood et Thomas, 1989). De plus, bien que cette symbiose soit obligatoire (Sands, 1956 ; Rouland *et al.*, 1987 ; Matoub, 1993), il semble que son importance dans la physiologie du termite puisse être différente (Rouland *et al.*, 1991).

C'est pourquoi, nous avons entrepris d'étudier *in vivo* et *in vitro*, le métabolisme osidasique de trois espèces de *Termitomyces* afin d'une part de préciser leur rôle dans la nutrition de leur termite symbionte, d'autre part de préciser l'origine, génétique ou environnementale, de leurs capacités enzymatiques.

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique

Les solutions enzymatiques et les cultures ont été réalisées à partir des mycotêtes de trois souches de *Termitomyces* : *T. medius* champignon symbionte d'*Ancistrotermes guineensis*, *T. eurhizus,* symbionte de *Pseudacanthotermes spiniger* et *T. sp.*, champignon symbionte du termite *Macrotermes bellicosus*, ce champignon ne présentant jamais de carpophore, n'a pas de nom d'espèce, c'est pourquoi pour notre étude nous avons choisi de le désigner sous le nom de *T. sp. bellicosus* .

Isolement et culture des Termitomyces

Les mycotêtes, prélevées stérilement dans les termitières, sont lavées dans trois bains d'eau distillée stérile afin de les débarasser d'impuretés éventuelles. Elles sont ensuites utilisées pour ensemencer des fioles de milieu de Raulin additionné d'un bactéricide, le chloramphénicol (0,5g/l) et d'un fongicide, le benzylpénicilline sodique à cinq cent mille unités. La composition du milieu de Raulin ainsi que le protocole d'isolement des *Termitomyces* ont été décrits par Mora et Rouland (1994).

Les inductions enzymatiques sont réalisées dans des fioles de 100 ml contenant 50 ml de milieu de Raulin additionné de 0,5% d'un des substrats suivants : extraits de meule des trois *Termitomyces*, cellulose, xylane ou amidon. Sur ces différents substrats, la détermination des osidases a été limitée à l'analyse des trois complexes enzymatiques principaux chez ces champignons : cellulolytique, xylanolytique et amylolytique. Les fioles sont incubées à 29°C sous agitation (150 rpm).

Préparation des extraits enzymatiques

La détection des activités enzymatiques *in vivo* est réalisée à partir des mycotêtes des trois souches de *Termitomyces* selon le protocole décrit par Rouland *et al.* (1991).

Pour l'étude du métabolisme *in vitro,* après sept jours de croissance, les milieux de culture sont filtrés et centrifugés à +4°C pendant 20 mn à 15 000 t/mn. Le surnageant constitue la solution enzymatique.

Techniques de dosages enzymatiques

La recherche des activités enzymatique est effectuée selon des techniques de dosage déjà décrites (Rouland *et al.*, 1991). Les sucres réducteurs produits par l'hydrolyse des polysaccharides sont dosés par la microméthode de Somogyi et Nelson (Williams *et al.*, 1978).

Le dosage des protéines est réalisé selon la méthode de Sedmark et Crossberg (1977).

Les activités enzymatiques sont exprimées en unités (µmoles d'équivalent glucose par minute) par mg de protéines.

RESULTATS

Activités osidasiques présentes dans les mycotêtes des trois espèces de *Termitomyces*

+ Activités oligosaccharidases (Fig.1a)

Termitomyces eurhizus : Ce champignon se caractérise par une forte activité maltase qui représente plus de 50% des activités oligosaccharidasiques présentes dans les extraits de mycotêtes. Ces extraits sont également actifs sur le cellobiose et le gentobiose alors que le saccharose n'est que très peu hydrolysé. Aucune activité d'hydrolyse du lactose n'a été relevée chez ce champignon.

Termitomyces sp bellicosus : Tous les oligosaccharides testés sont dégradés par l'extrait enzymatique de ce broyat. Le champignon présente trois fortes activités, détectées sur maltose, gentiobiose et cellobiose à un pourcentage d'environ 30% de l'activité totale sur oligosaccharides. Chez ce champignon, le saccharose est peu hydrolysé par les extraits enzymatiques de mycotêtes alors que l'hydrolyse du lactose représente 9% de l'activité totale oligosaccharidase.

Termitomyces medius : Parmi tous les subtrats testés seul le gentiobiose et le cellobiose sont fortement hydrolysés par les extraits enzymatiques. Les activités relevées sur ces deux substrats représentent respectivement 65% et 34% de l'activité totale sur oligosaccharides. Le maltose est lui aussi hydrolysé mais dans de très faibles proportions.

+ Activités hétérosidasiques (Fig.1b)

Termitomyces eurhizus : L'activité ß-glucosidase est particulièrement forte puisqu'elle représente plus de 70% des activités hétérosidasiques. Ces extraits de mycotêtes sont également actifs sur le ß-xyloside. D' autres activités mais beaucoup plus faibles, ont été observées sur N-acétylglucosamine et ß-galactoside.

Termitomyces sp bellicosus : 4 substrats sont hydrolysés par les extraits de mycotêtes de ce champignon : le ß-xyloside, le ß-galactoside, l'α-galactoside et avec une beaucoup plus faible activité le ß-glucoside.

Termitomyces medius : Le champignon présente l'essentiel de son activité sur le ß-glucoside (plus de 60% de l'activité totale sur hétérosides). Deux autres activités assez fortes sont relevées sur ß-xyloside et ß-galactoside. L'hydrolyse de ces deux substrats représente près de 20% des activités hétérosidasiques. De très faibles activités sur N-acétylglucosamine et sur α-galactoside sont également détectées.

+ Activités polysaccharidasiques (Fig.1c)

Termitomyces eurhizus : Ce champignon se caractérise par une activité amylase exceptionnellement élevée. Elle représente plus de 60% de l'activité totale sur polysaccharides. De fortes activités sont également notées sur xylane et sur CMC (15% et 13%). La plupart des autres polysaccharides (laminarine, lichénine, galactomannane, glucomannane) sont également hydrolysés mais dans des proportions bien moindres.

Termitomyces sp bellicosus : Ce champignon présente une activité xylanasique importante. Cette activité constitue à elle seule 51% de l'activité totale détectée sur polysaccharides. L'hydrolyse de la CMC et de la lichénine est également importante de l'ordre de 20% de l'activité totale. Les autres polysaccharides comme la laminarine et le glucomannane sont faiblement hydrolysés. La dégradation du galactomannane est pratiquement nulle.

Termitomyces medius : Pratiquement tous les polysaccharides testés sont degradés par l'extrait de mycotêtes de ce champignon. Cependant les activités relevées dans ces extraits sont beaucoup plus faibles comparées à ceux des deux autres souches de champignons. L'activité xylanasique est la plus importante (26%), l'hydrolyse de l'arabinogalactane et de l'amidon représentent encore respectivement 19% et 17% des activités totales. Le champignon hydrolyse également la laminarine, le galactomannane et la CMC. Seul le glucomannane n'est pas dégradé.

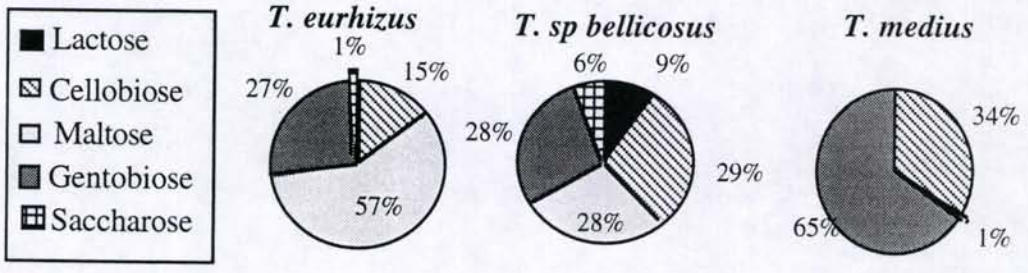


Fig. 1a : activités oligosaccharidasiques

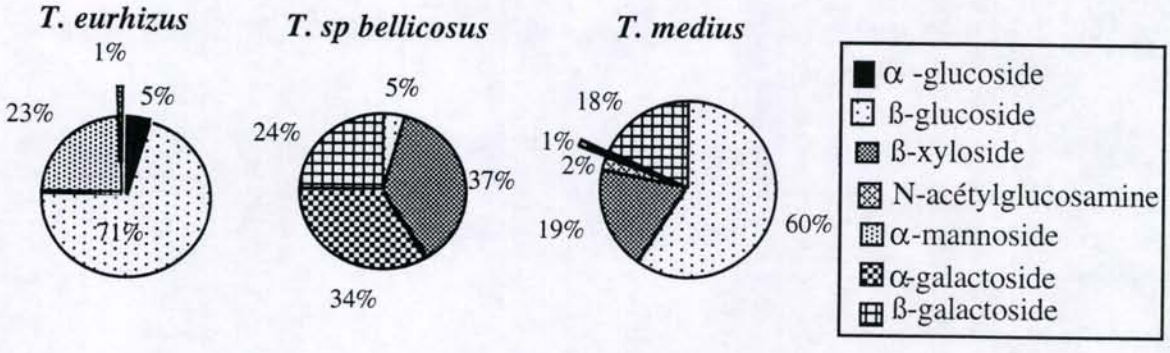


Fig. 1b: activités hétérosidasiques

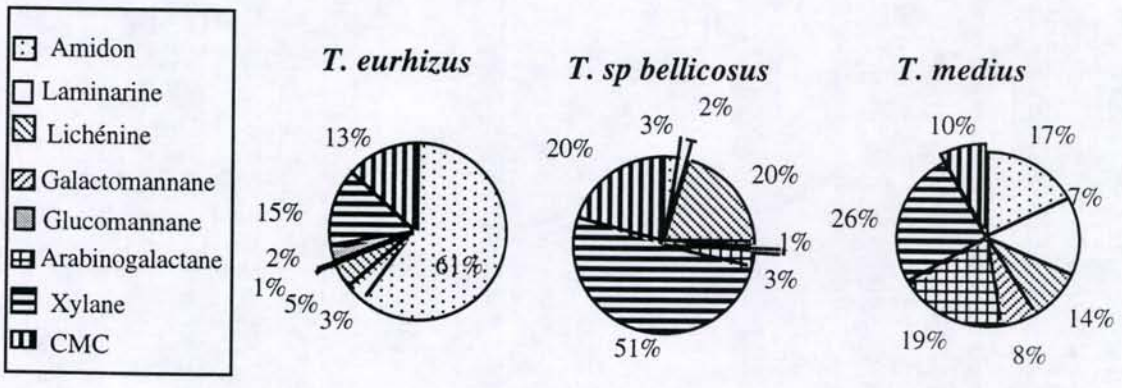


Fig. 1c : activités polysaccharidasiques

Fig 1 : a) oligosaccharidasic activities ; b) heterosidasic activities ;
c) polysaccharidasic activities

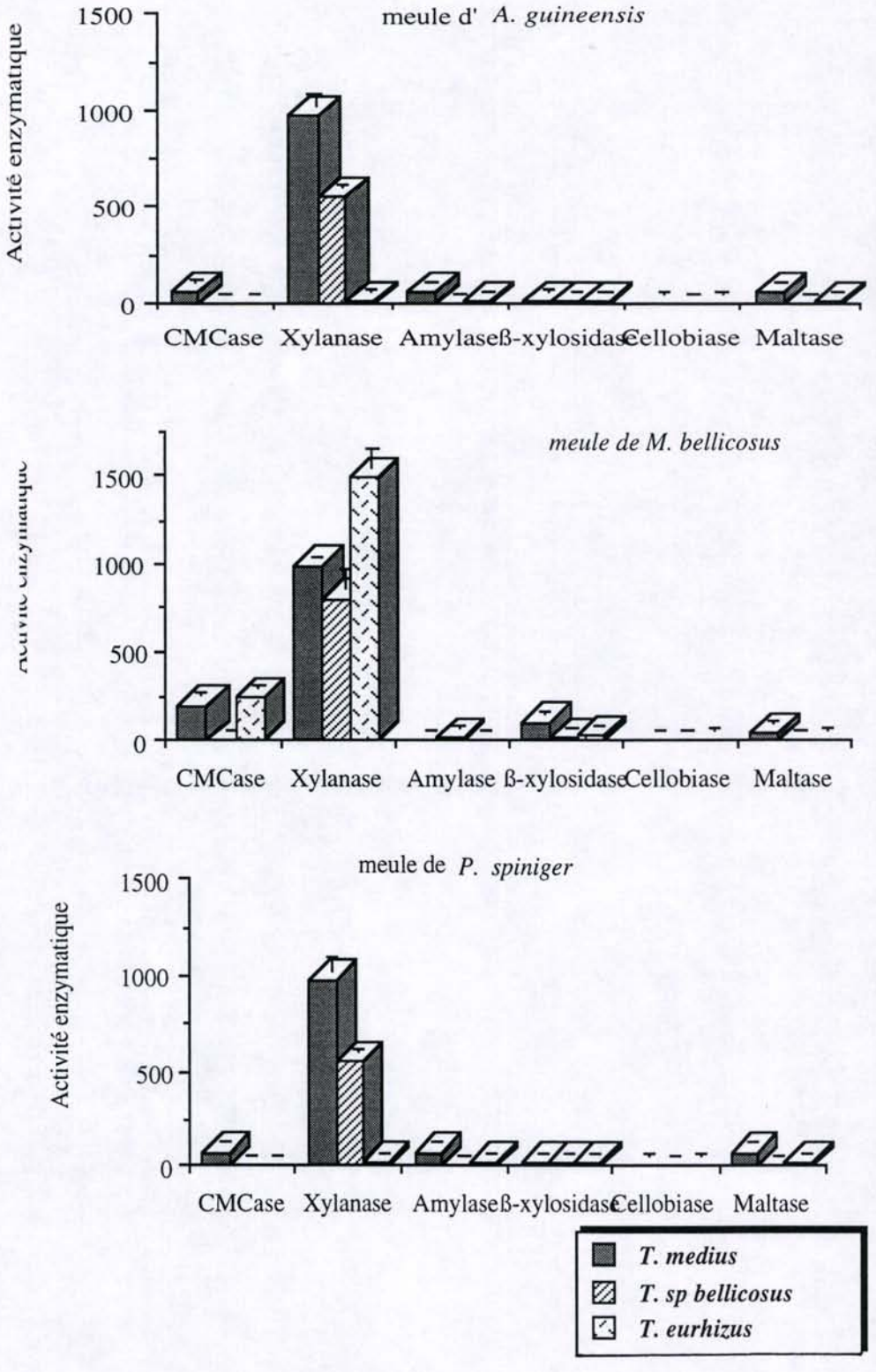


Fig. 2 : Production d'osidases par les Termitomyces *en culture sur des extraits de meules.*
Osidases production by the three Termitomyces *cultivated on fungus combs.*

Induction de la production d'osidases par les *Termitomyces* en culture sur meule

L'utilisation d'extrait de meules comme source de carbone dans les milieux de culture permet la croissance et la production enzymatique des trois souches de *Termitomyces*. (Fig.2). Les différences métaboliques qui apparaissent sont extrêmement faibles puisque, dans tous les cas, c'est la xylanase qui est produite en majorité. Quelque soit l'espèce et le type de meule la production d'oligosaccharidases est très faible. Enfin, *T. eurhizus* se distingue des deux autres souches par les productions enzymatiques beaucoup moins élevées que celles observées avec les deux autres souches.

Induction de la production d'osidases par les *Termitomyces* en culture sur polysaccharides

+ Sur cellulose microcristalline (Fig.3) les productions d'osidases sont peu importantes pour les trois *Termitomyces* et toujours inférieures à 15 x 10^{-3} µmoles/mn/ml. Bien que présentant une faible activité, les enzymes du complexe cellulolytique sont induites dans ce milieu chez les trois espèces. Les autres activités osidasiques en particulier les activité xylanolytiques (xylanase et ß-xylosidase) sont également présentes dans les 3 milieux de culture à l'exception du *T. eurhizus* qui ne produit pas de ß-xylosidase.

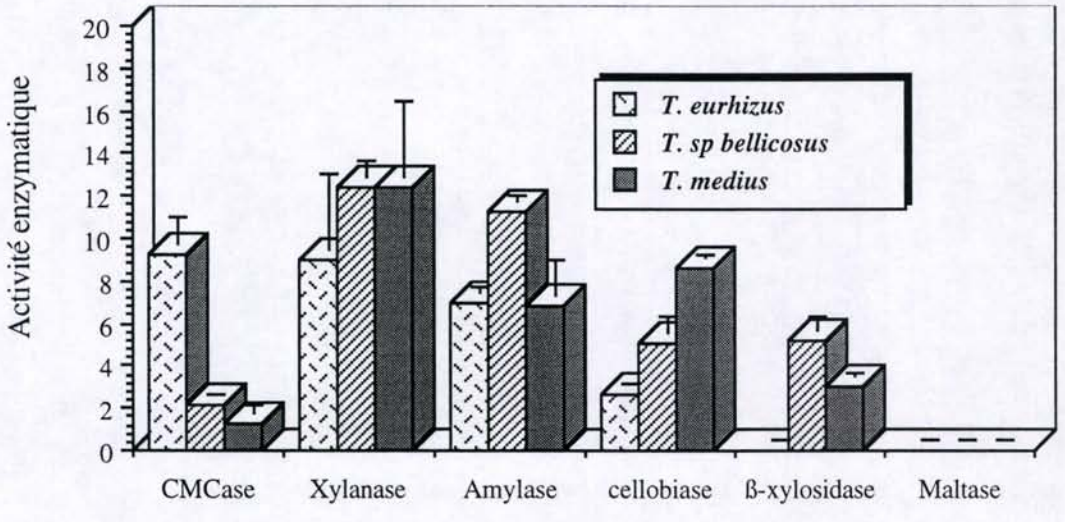


Fig. 3 : Production d'osidases par les trois champignons en culture sur cellulose. Osidases production by the fungi cultivated on cellulose

+ Sur xylane les champignons présentent de fortes productions enzymatiques (Fig.4). Chez *T. sp bellicosus*, seules les enzymes du complexe xylanolytique (xylanase et ß-xylosidase) présentent de fortes activités (± 50 x 10^{-3} µmoles/mn/ml). En plus de ces fortes activités xylanolytiques, les deux autres espèces de champignon produisent également en très fortes proportions de l'amylase et de la cellobiase.

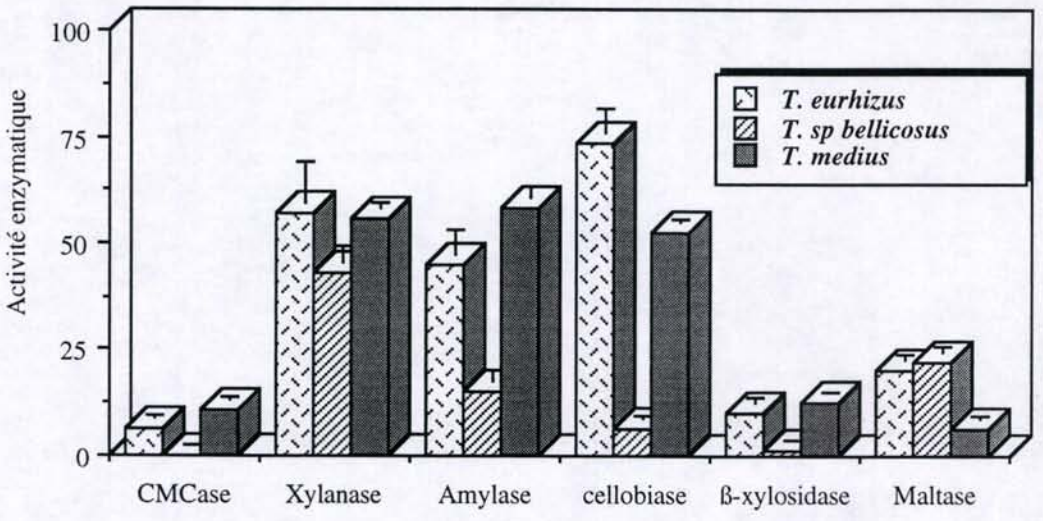


Fig. 4: Production d'osidases par les trois champignons en culture sur xylane. Osidases production by the fungi cultivated on xylane.

+ Dans le milieu de culture contenant de l'amidon (Fig. 5), toutes les enzymes recherchées ont été détectées quelque soit la souche considérée. Les enzymes du complexe amylolytique sont particulièrement abondants mais on note également de fortes activités sur xylane et cellobiose chez *T. sp bellicosus* et *T. medius* Chez *T. eurhizus* , par contre, seuls l'amidon et le maltose sont fortement hydrolysés.

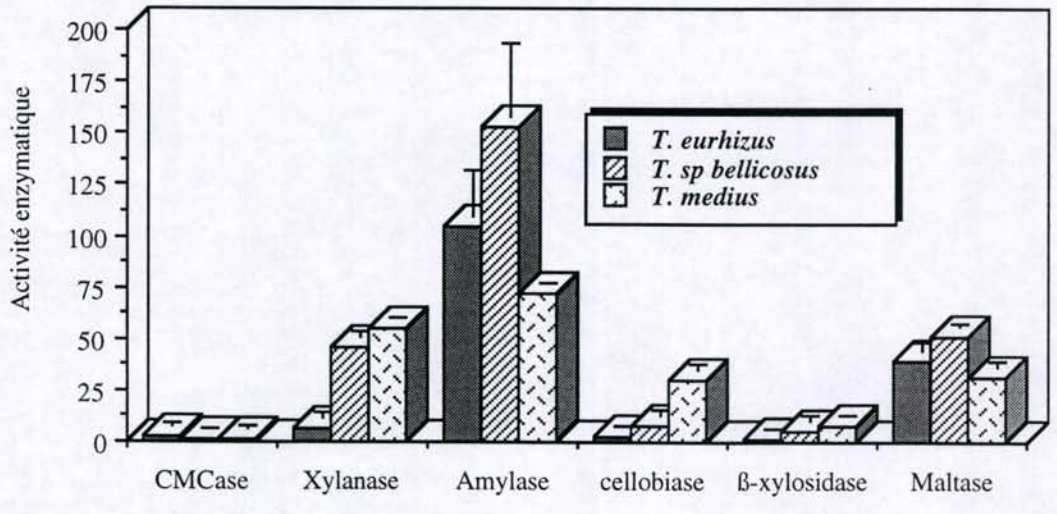


Fig. 5: Production d'osidases par les trois champignons en culture sur amidon. Osidases production by the fungi cultivated on starch.

CONCLUSION

Les résultats du criblage osidasique sur les mycotêtes des trois *Termitomyces* montrent que ces trois espèces sont actives sur la plupart des substrats testés, mais elles présentent des spécialisations différentes :

- *T.eurhizus* se caractérise par un très fort complexe amylolytique constitué d'une amylase représentant plus de 60% de l'ensemble des activités polysaccharidases, d'une forte maltase ainsi que d'une α-glucosidase.

-*T. sp bellicosus* est particulièrement actif sur xylane avec de fortes activités xylanasiques et ß-xylosidasiques. Il possède également un complexe cellulolytique efficace (CMCase et cellobiase).

- *T. medius* présente des activités beaucoup plus faibles que celles observées chez les deux autres souches mais plus diversifiées. Les enzymes nécessaires à la dégradation de l'amidon (maltase + amylase), de la cellulose (cellobiase + CMCase) et du xylane (xylanase + ß-xylosidase) sont présentes en proportions voisines, indiquant une spécificité beaucoup moins grande de ce champignon.

Ainsi il apparaît que les trois espèces présentent un équipement enzymatique en relation avec le régime alimentaire de leur termite symbiote. *T. eurhizus* dont le termite symbiote consomme, dans le biotope où nous avons travaillé, les bouts blancs des cannes très riches en amidon, est fortement amylolytique, alors que *T. sp bellicosus*, dont le termite symbiote récolte essentiellement du bois sec, est xylanolytique. *T. medius* présente lui des activités enzymatiques faibles mais variées, il dégrade en particulier certains acides aminés présents dans l'humus (Ikhouane, 1995), ceci pourrait être mis en relation avec le fait que les ouvriers d'*A. guineensis* se nourrissent de débris végétaux souterrains.

Finalement l'ensemble de ces résultats sur les activités *in vivo* montrent que ces trois champignons ne dégradent pas les mêmes substrats. Afin de préciser si les différences enzymatiques observées entre ces espèces sont dues à un équipement génétique spécifique et/ou à leurs biotopes différents, nous avons entrepris de comparer leur production osidasique lorsqu'ils sont cultivés dans les mêmes conditions sur différentes sources de carbone.

Il ressort de cette étude qu'il y a une grande similitude entre le comportement du *T. eurhizus* et du *T. medius* en culture ce qui n'apparaissait pas lors de notre étude *in vivo*. En particulier, dans ces deux espèces, l'amylase et la xylanase, produites indépendamment du substrat de croissance utilisé, seraient des enzymes constitutives alors que la CMCase ne serait induite que lors des cultures sur broyats de meules. Les différences enzymatiques, principalement quantitatives, observées *in vivo* entre ces deux espèces, seraient donc dues essentiellement à leurs conditions de croissance.

Le *T. sp bellicosus* se distingue nettement des deux autres espèces par l'absence apparente de toute osidase constitutive et par le fait que la plupart des substrats testés ne sont pas inducteurs. En effet, bien que présentant sur la plupart des substrats testés une bonne croissance, *T. sp bellicosus* ne produit que peu d'enzymes différentes dans le même milieu, l'amidon étant le seul substrat qui permet la sécrétion de l'ensemble des enzymes recherchées. Chez ce champignon, seule la présence dans le milieu de culture d'extraits de meules (riches en lignine et en tannins) entraîne une forte sécrétion de xylanase.

Les champignons étudiés peuvent donc se diviser en deux groupes :

- *T. eurhizus* et *T. medius* qui présentent *in vivo* des activités enzymatiques nettement différenciées, ont un métabolisme très voisin lorsqu'ils sont cultivés dans les mêmes conditions. Leurs différences de capacité enzymatique seraient donc essentiellement liées à leurs conditions de croissance.

- *T. sp. bellicosus* diffère des deux autres espèces *in vivo* et *in vitro*, il présente donc un équipement osidasique qui lui est spécifique.

Ces deux groupes coïncident avec les deux groupes biologiques des ces champignons : *T. eurhizus* et *T. medius* sont des champignons produisant des carpophores ce qui n'est pas le cas du *T. sp. bellicosus*. Les différences biologiques et biochimiques observées entre ses champignons pourraient donc traduire leur appartenance à des groupes évolutifs différents.

REFERENCES

Abo-Khatwa, N., 1978. Cellulase of fungus growing termites : a new hypothesis on its origine. *Experientia 34* : 559-560.

Collins, N.M., 1981. Consumption of wood by artificialy isolated colonies of the fungus growing termites *Macrotermes bellicosus. Entomol. Exp. Appl.. 29* : 313-320.

Heim, R., 1977. Termites et champignons, Ed Boubée, 205 pp.
Ikhouane, A., 1995. Etude de la biodégradation de polymères végétaux par des champignons du genre*Termitomyces* symbiontes de termites. Thèse d'Université, Paris XII, 170p.
Lebrun, D., Rouland C. et Chararas C., 1990. Influence de la défaunation sur la survie de *Kalotermes flavicollis. Material und Organismen 25 :* 11-14.
Martin, M.M., Martin J.S., 1979. The distribution and origins of the cellulolytic enzymes of the higher termite *Macrotermes natalensis. Physiol. Zool. 52 :* 11-21.
Matoub, M., 1993. La symbiose termite-champignon chez *Macrotermes bellicosus* (Termitidae Macrotermitinae). Rôle des enzymes acquises dans la xylanolyse. Thèsed'université, Univ. Paris XII-Val de Marne 187p.
Mora, P., Rouland C., 1994. Comparison of hydrolytic enzymes produced during growth on carbohydrate substrates by *Termitomyces* associated with *Pseudacanthotermes spiniger* and *Microtermes subhyalinus. Sociobiology 26 :* 1-15.
Rouland, C., Chararas C., Renoux J., 1986. Etude comparée des osidases digestives de trois espèces de termites africains à régime alimentaire différent. *C.R. Acad. Sci. Paris 292* : 677-680.
Rouland, C., Mora P., Renoux J., 1987. Essai d'interprétation de la symbiose digestive chez *Macrotermes muelleri* (Termitidae, Macrotermitinae). *Act. Coll. U.I.E.I.S., 4 :* 111-118.
Rouland, C., Brauman A., Keleke S., Labat M., Mora P., Renoux J., 1989. Endosymbiosis and ectosymbiosis in the fungus growing termites. *In Microbiol.Poeci.*, R. Lésel (Ed), Elsevier science, Amsterdam, 79-82.
Rouland, C., Lenoir F., Lepage M., 1991. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several specis of fungus-growing termites. *Comp. Biochem. Physiol. 99 A (4)* : 657-663.
Sands, W.A., 1956. Some factors affecting the survival of *Odontotermes badius. Insectes Sociaux 3* : 531-536.
Williams, J., Villaroya H., Petek F., 1978. Galactosidase II, II and IV from seeds of *Trifolium repens . Biochem. J. 175* : 1069-1077.
Wood, T.G., Sands W.A., 1978. The role of termites in ecosystems. *In* "Production Ecology of Ants and Termites" (M.V. Brian, ed.), pp. 245-292. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 111-117 (1996)

DEGÂTS CAUSES PAR LES TERMITES (ISOPTERA) SUR LES ARBRES FRUITIERS DANS LA REGION DE DAKAR (SENEGAL)

HAN Sun Heat et NDIAYE Abdoulaye B.

Laboratoire de Zoologie des Invertébrés Terrestres, IFAN/Ch. A.DIOP, BP 206 et Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences Université Ch. A.DIOP, Dakar, SENEGAL.

Resumé: Il a été fait un premier travail d'estimation de l'importance des attaques de Termites et d'inventaire des différentes espèces.Treize vergers occupant 113175 m^2 et comprenant 1999 pieds répartis entre 10 essences ont été prospectés. Parmi les essences abritant le plus d'espèces de termites, on note le manguier (jusqu'à 11) et l'anacardier (8). Il est apparu que deux espèces du genre *Microcerotermes* sont les plus fréquentes sur les arbres.

Mots clés: Termites, Attaques, Arbres fruitiers, Sénégal, Afrique de l'Ouest.

Summary : Damage caused by Termites (ISOPTERA) on Fruit-trees in the Dakar Region , Senegal .

A first assessment of the impact of termites on trees and an inventory of various species found have been carried out.Thirteen orchards representing a surface area of 113175 m^2 and a total of 1999 trees have been prospected. These include 10 tree species among which the mango tree. It has been noted that the most concerned with termite attacks are mango trees (11 species) and cashew-trees (8 species). It appears that two species of the genus *Microcerotermes* are the most represented .

Key words: Termites, Attacks, Fruit-trees, Senegal, West-Africa.

INTRODUCTION

De nombreuses études ont été faites sur les dégâts causés par les termites dans le monde. D'après Logan *et al.* (1990), sur les 2500 espèces de termites décrites, environ 300 sont reconnues comme nuisibles aux végétaux vivants et aux bâtiments.

Diverses études ont été menées en Afrique sur l'attaque des cultures et des arbres par les termites. Parmi celles-ci, nous pouvons citer les travaux de Wood & Pearce (1991) qui estiment les pertes dues aux termites souvent supérieures à 15%, atteignant même parfois 90% .

Au Sénégal, les études menées sur l'attaque des végétaux vivants par les termites sont peu nombreuses et ne concernent pas les arbres fruitiers à l'exception de l'anacardier qui est une essence fruitière à valeur nutritionnelle reconnue. Parmi ces travaux, nous pouvons citer ceux sur le filao, *Casuarina equisetifolia* L. de Roy-Noël & Wane (1977), sur l'anacardier, *Anacardium occidentale* L., l'Eucalyptus, *Eucalyptus canaldulensis* Mehn. et le filao, *Casuarina equisetifolia* L. de Agbogba & Roy-Noël (1982) et de Roy-Noël (1982), sur *Commiphora africana* , *Grewia bicolor* et *Guiera senegalensis* de Lepage (1974) et enfin sur l'Eucalyptus de Guèye & Lepage (1988) .

A cause de l'absence presque totale de travaux sur l'attaque des arbres fruitiers par les termites au Sénégal et du fait que les fruits jouent un rôle important dans l'économie du pays , il est indispensable d'entreprendre cette étude.

MATERIEL ET METHODES

L'attaque des arbres fruitiers a été étudiée dans 5 localités du Sénégal (Ouakam, Yeumbeul, Keur Massar, Mbao, Bargny). Au total, l'observation a porté sur 13 vergers occupant 113175 m^2 et comptant 1999 pieds répartis entre 10 essences. Dans deux des vergers, ceux de Bargny, était pratiquée la culture irriguée. (Fig. 1).

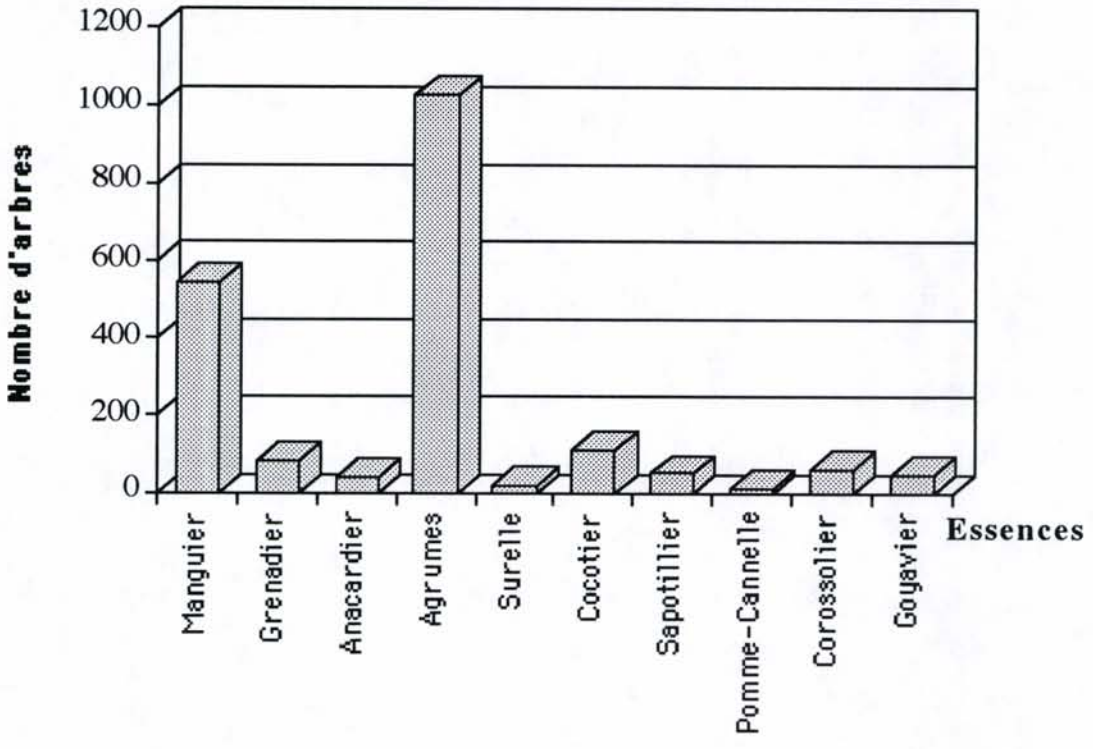


Fig. 1 : Nombre de pieds de chaque essence.
Number of trees by species.

Nous avons utilisé les ouvrages de Berhaut (1967) pour la détermination des essences :

- Manguier : *Mangifera indica* L. (Anacardiacées)
- Anacardier : *Anacardium occidentale* L. (Anacardiacées)
- Agrumes : *Citrus spp* (Rutacées)
- Cocotier : *Cocos nucifera* L. (Palmées)
- Grenadier : *Punica granatum* L. (Punicacées)
- Corossolier : *Annona muricata* L. (Annonacées)
- Pomme-cannelle : *Annona squamosa* L. (Annonacées)
- Sapotillier : *Achras sapota* L. (Sapotacées)
- Goyavier : *Psidium guajava* Radd. (Myrtacées)
- Phyllanthus acide ou Surelle : *Phyllanthus acidus* (Linn.) skeel (Euphorbiacées)

L'observation consiste d'abord à déterminer si l'arbre est en bon état, en mauvais état (défoliation anormale, forte exudation, creux au niveau du tronc) ou mort. La recherche des termites se fait de la surface du sol à environ 1m 50 de hauteur dans les placages et les galeries au dessus et à l'intérieur du tronc et des branches. Les racines et le collet des jeunes pieds morts sont enlevés et examinés si nécessaire.

Nous considérons comme attaqués tous les arbres présentant des galeries ou placages avec ou sans termites.

RESULTATS

Espèces de termites récoltées

Dans les 5 localités prospectées, les espèces de termites qui s'attaquent aux arbres sont au nombre de 11:

Kalotermitidae
- Kalotermitinae
  - *Neotermes camerunensis* (Sjöstedt, 1897)
  - *Cryptotermes havilandi* (Sjöstedt,1897)

Rhinotermitidae
- Psammotermitinae
  - *Psammotermes hybostoma* Desneux, 1902
- Coptotermitinae
  - *Coptotermes intermedius* Silvestri, 1912

Termitidae
- Termitinae
  - *Amitermes evuncifer* Silvestri, 1912
  - *Microcerotermes solidius* Silvestri, 1912
  - *Microcerotermes sp.*
  - *Angulitermes nilensis* Harris, 1962
  - *Promirotermes holmgreni infera* Silvestri, 1914-15
- Macrotermitinae
  - *Odontotermes nilensis* Emerson
  - *Microtermes hollandei* Grassé, 1937

Constance des espèces (Fig. 2)

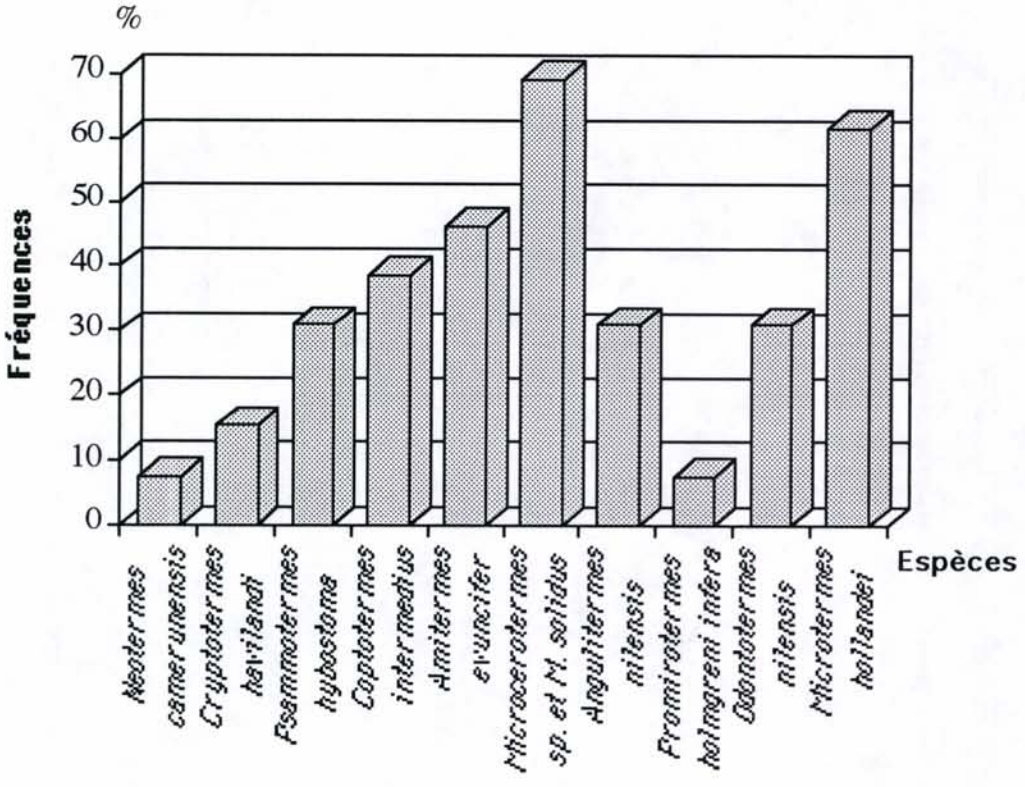


Fig. 2 : Constance des espèces de Termites dans 13 vergers.
Termite species constancy in 13 orchards.

Selon la classification de Dajoz (1971), les espèces de termites récoltées peuvent être réparties en 3 groupes :

-espèces accidentelles : *Neotermes camerunensis* (7,7%), *Cryptotermes havilandi* (7,7%), *Promirotermes holmgreni infera* (15,4%);

-espèces accessoires : *Psammotermes hybostoma* (30,8%), *Angulitermes nilensis* (30,8%), *Odontotermes nilensis* (30,8%), *Coptotermes intermedius* (38,5%) et *Amitermes evuncifer* (46,2%);

-espèces constantes : *Microtermes hollandei* (61,5%), *Microcerotermes solidus et Microcerotermes sp* (69,2%).

Taux d'attaques

Les taux d'attaques des différentes essences étudiées sont représentés sur la figure 3. L'anacardier, le manguier et le cocotier sont les essences les plus attaquées avec des taux respectifs de 76,2%, 66,8% et 60% . Viennent ensuite le grenadier 42%, le sapotillier 25%, l'agrume 21,4%, le corossolier 15%, la surelle 8,7% et le goyavier 4,3% . Quant à la pomme-canelle, nous n'avons pas observé de cas d'attaques.

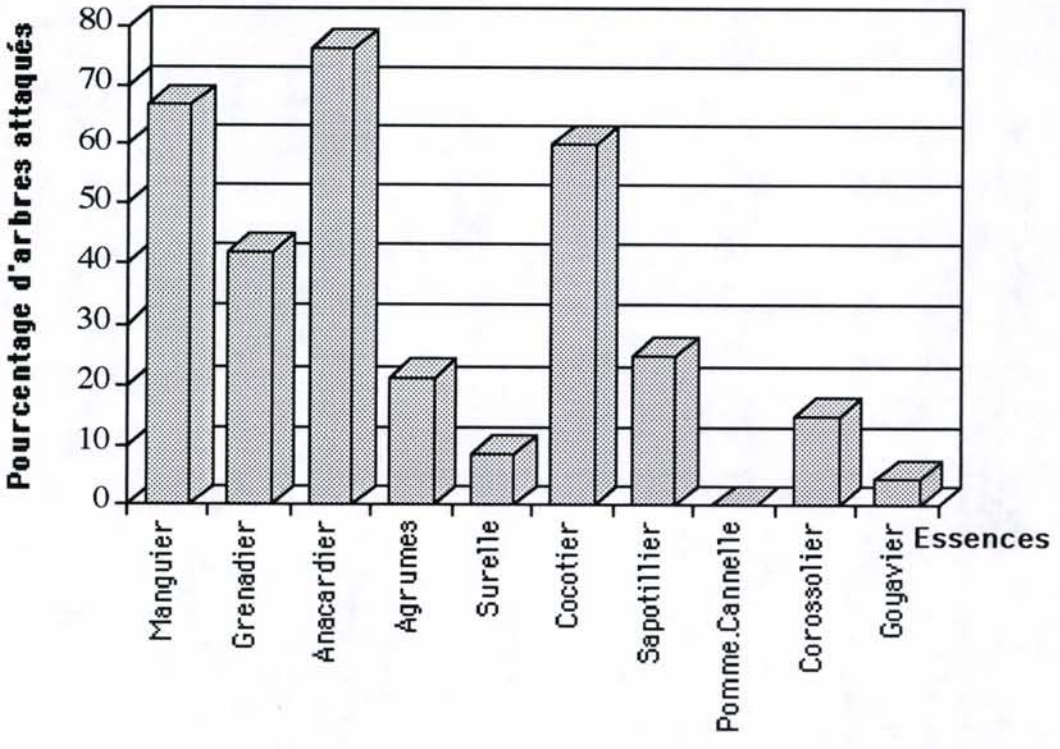


Fig. 3 : Taux d'attaque des différentes essences par les termites.
Rates of termite attacks on different fruit-trees.

La variation des taux d'attaques d'une essence à une autre pourrait être due à la diversité des pratiques culturales dans les vergers. Ainsi, dans les 2 parcelles irriguées comptant 56 pieds répartis en 3 essences (goyavier, grenadier, corossolier), nous avons noté une absence totale d'attaques des termites.

Dégâts

Chez la surelle et le goyavier, malgré la présence de galeries et/ou de placages, l'ouverture de ceux-ci ne révèle pas la présence de termites. Quant aux autres essences, les espèces de termites rencontrées diffèrent quantitativement et parfois qualitativement (Tableau).

ESSENCES	ESPÈCES DE TERMITES
Manguier	*Neotermes camerunensis, Cryptotermes havilandi, Psammotermes hybostoma, Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Odontotermes nilensis, Microtermes hollandei*
Agrumes (Citrus spp.)	*Psammotermes hybostoma, Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Promirotermes holmgreni infera* et *Microtermes hollandei*
Anacardier	*Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Odontotermes nilensis, Microtermes hollandei*
Grenadier	*Coptotermes intermedius, Amitermes evuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis, Odontotermes nilensis, Microtermes hollandei*
Cocotier	*Amitermes envuncifer, Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Angulitermes nilensis , Microtermes hollandei*
Sapotillier	*Microcerotermes solidus , Microcerotermes sp., Microtermes hollandei*
Corossolier	*Microcerotermes solidus, Microcerotermes sp., Microtermes hollandei*
Surelle	*Absence de termites*
Goyavier	*Absence de termites*

Tableau : Espèces de termites attaquant les différents arbres fruitiers.
Termite species attacking the different species of fruit-trees.

Le manguier est attaqué par 10 espèces de termites, l'agrume 8, le grenadier et l'anacardier 7, le cocotier 5, le corossolier et le sapotillier 3.

Les essences pouvant être endommagées et tuées par l'attaque de termites sont : le cocotier (95,8% sur les 24 arbres morts) et les agrumes (48,6% sur les 37 arbres morts). Celles endommagées sont : le manguier, l'anacardier, le grenadier et le corossolier. Celles ne subissant aucun dommage sont la surelle et le goyavier.

DISCUSSION

Roy-Noël & Wane (1977), Roy-Noël (1982), Agbogba & Roy-Noël (1982), Guèye & Lepage (1988) ont recensé 21 espèces de termites. Toutes les 11 espèces de termites que nous avons récoltées ont été signalées par ces auteurs à l'exception de *Cryptotermes havilandi* .

Les auteurs Butani (1973), Agodan (1980), Aisagbonhi (1989), Mariau *et al.* (1992) et Han *et al.* (1996) qui ont travaillé sur le citrus, le cocotier et le palmier à huile, ont signalé les espèces nuisibles appartenant aux genres *Amitermes, Coptotermes, Odontotermes, Microtermes, Ancistrotermes* et *Macrotermes*. Nous n'avons pas rencontré le genre *Ancistrotermes* dans nos récoltes à Dakar; par contre le genre *Macrotermes*, précisément *M. subhyalinus,* a été récolté dans une des parcelles sur une branche morte à terre.

Chez l'anacardier, le taux d'attaque que nous avons observé (76,2%) est supérieur à ceux rapportés par Roy-Noël (1982) et Agbogba & Roy-Noël (1982) et qui varient de 33 à 44,3% .

Nous avons essayé de combattre ce fléau en utilisant des méthodes de lutte autres que l'utilisation d'insecticides. L'une d'elles, que nous appelons "traitement alimentaire", consiste à déposer de la nourriture (branches mortes) à la périphérie de la plantation et entre les arbres pour attirer les populations récoltantes de termites. Ensuite, on procède au nettoyage systématique des arbres contenant des galeries et des placages. A l'issue de cette étude préliminaire sur 117 manguiers dans la région de Dakar, nous avons constaté une diminution des attaques de plus de 50% à moins de 10% et du nombre d'espèces de 5 à 2.

Cette méthode de traitement alimentaire est en accord avec l'idée de Josens (1972) qui préconise l'utilisation de la litière en grande quantité pour limiter les attaques de termites sur les cultures. Par contre, Mariau *et al.* (1992) suggèrent l'élimination de la plus grande quantité de bois sur la nouvelle terre destinée à la plantation de cocotiers.

Logan *et al* (1990) ont fait un travail de synthèse sur l'utilisation des résidus de cultures et autres matières organiques dans la lutte contre les termites. Il ressort de ce travail que l'efficacité de l'une ou l'autre de ces méthodes est fonction des sites, des cultures et des espèces de termites.

La deuxième méthode consiste à irriguer les plantations. Comme nous l'avons noté plus haut, les 2 parcelles irriguées ne présentent pas de cas d'attaques. Ces résultats confirment les observations faites dans la région nord du Sénégal, Richard Toll. Suite à l'irrigation 2 à 4 fois par mois de 10 vergers d'une superficie de 8 ha totalisant 1098 pieds répartis en 6 essences (manguier, goyavier, grenadier, citronnier, corossolier, sapotillier), seuls deux arbres ont été attaqués par les termites.

Cette méthode est en adéquation avec l'idée de Mariau *et al* (1992) qui suggèrent une double irrigation des nouvelles terres destinées à la plantation de cocotiers afin d'éliminer une grande partie de la population de termites.

Ces résultats obtenus étant très encourageants, nous nous proposons d'étendre ces méthodes de lutte à des superficies de plantations plus grandes.

REFERENCES

AGBOGBA C., ROY-NOËL J., 1982. - L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). III. Cas du parc forestier de Dakar-Hann sur sables ogoliens. *Bull . IFAN*, t . 44, sér. A, n^{os} **3-4**, 341-364.

AGODAN A., 1980. - Les ravageurs et maladies du palmier à huile et du cocotier. Nouvelles méthodes de lutte contre les termites nuisibles au cocotier en Afrique de l'Ouest. *Oléagineux*, **35**(3), 145-146.

AISAGBONHI C.I., 1989. - A survey of the destructive effect of *Macrotermes bellicosus* Smeathman (Isoptera : Termitidae- Macrotermitinae) on coconut seednuts at NIFOR, Benin, Nigeria. *Tropical Pest Management,* **35**(4), 380-381.

BERHAUT J., 1967. - Flore du Sénégal. éd. Clairafrique Dakar, 487 pp.

BUTANI D.K., 1973. - Les ravageurs et les maladies des Citrus en Inde. *Fruits* , **28**(12), 851-856.

DAJOZ R., 1971. - Précis d'écologie. éd. Dunod Paris , 434 pp.

GUEYE N., LEPAGE M., 1988. - Rôle des termites dans de jeunes plantations d'Eucalyptus du Cap-Vert (Sénégal). *Actes Coll. Ins. Soc.* , **4** , 345-352.

HAN S.H., TOKRO G.L., TANO Y., LEPAGE M., 1996. - Etude préliminaire de l'attaque des termites dans les plantations de palmier à huile de la Région de Dabou : Evaluation des dégâts et élaboration de méthode de lutte. (Sous presse).

JOSENS G., 1972. - Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Thèse Doc. Sci. Univ. Libre de Bruxelles, 285 pp.

LEPAGE M., 1974. - Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : Peuplement, Population, Consommation, Rôle dans l'Ecosystème. Thèse Doc. Sci. Univ. Dijon, 356 pp.

LOGAN J.W.M., COWIE R.H., WOOD T.G., 1990. - Termite (Isoptera) control in agriculture and forestry by non-chemical methods : a review. *Bull. Entomol. Res.*, **80**, 309-330.

MARIAU D., RENOUX J., DESMIER de CHENON R., 1992. - *Coptotermes curvignathus* Holmgren Rhinotermitidae, principal ravageur du cocotier planté sur tourbe à Sumatra. *Oléagineux*, **47**(10), 561-568.

ROY-NOËL J., 1982. - L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). II. Cas du reboisement sur dunes fixées de Mbao. *Bull. IFAN*, t. 44, sér. A, n^{os} **1-2**, 115-145.

ROY-NOËL J., WANE C., 1977. - L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). I. Cas du reboisement sur dunes vives de Malika. *Bull. IFAN*, t. 39, sér. A, n^{o} **1**, 124-141.

WOOD T.G., PEARCE M.J., 1991. - Termites in Africa : The Environmental Impact of Control Measures and Damage to Crops, Trees, Rangeland and Rural Buildings. *Sociobiol.*, **19**, 221-234.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 119-123 (1996)

LE CYCLE ANNUEL DE DÉVELOPPEMENT DE *Reticulitermes santonensis* Feytaud DANS L'OUEST DE LA FRANCE

LEBRUN D.

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

Résumé: *Reticulitermes santonensis* Feytaud présente un cycle annuel de 11 mois qui débute en mai. Les nymphes parviennent aux stades VII et VIII en septembre et octobre. Elles sont déterminées; les nymphes VII se transforment en néoténiques brachyptères et les nymphes VIII donnent des imagos ailés l'année suivante, en avril généralement.

Mots-clés: *Reticulitermes santonensis* , nymphes, cycle annuel, imagos, sexués néoténiques.

THE ANNUAL CYCLE OF *Reticulitermes santonensis* Feytaud IN THE WEST OF FRANCE

Abstract: In the West of France, *Reticulitermes santonensis* Feytaud has an annual cycle which lasts 11 months from may to april of the following year. The nymphs reach the VII th and the VIII th instar in september and october. They are determined; the VII th will give neotenic reproductives and the VIII th nymphs will change into alate imagoes, the following year, generally in april.

Key words: *Reticulitermes santonensis* , nymphs, annual cycle, imagoes, neotenic reproductives.

INTRODUCTION

Les Termites en France sont essentiellement représentés par *Reticulitermes lucifugus* Rossi, le termite lucifuge, qui s'est installé, en se diversifiant, dans le Sud et le Sud-Ouest du pays (Clément & Plateaux, 1984). Dans cette dernière région, il se rencontre depuis le Massif Central jusqu'au Littoral atlantique, dans les départements de la Dordogne, de la Gironde et des Landes notamment. Une espèce très voisine, *Reticulitermes santonensis* Feytaud occupe une zone beaucoup plus restreinte, à l'ouest de la précédente, en bordure de l'Océan. L'implantation de cette espèce qui est maximale en Charente-Maritime s'étend en décroissant vers le Centre en direction de la Charente et des Deux-Sèvres, ainsi qu'au Nord, en Vendée, où elle est est encore fort implantée notamment dans la partie littorale de ce département et selon trois grandes lignes directrices, dans l'intérieur. L'extension a gagné la Loire-Atlantique où les foyers moins nombreux qu'en Vendée y sont plus sporadiques et souvent littoraux. Cette espèce est très présente dans les principales villes et stations balnéaires du Département: Nantes, Saint-Nazaire, la Baule-les-Pins, Saint-Brévins-les-Pins.

En remontant le fleuve, vers l'Est, diverses cités telles qu'Angers et Saumur sont contaminées. L'espèce a nettement franchi la Loire, vers le Nord-Ouest, et toujours en secteur littoral puisque deux foyers viennent d'être récemment découverts à Sarzeau en 1990, et à Lorient en 1993 dans le Morbihan.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons choisi d'étudier l'évolution annuelle des colonies de *Reticulitermes santonensis* Feytaud à La Baule-les-Pins (Loire-Atlantique) dans un site bien exposé au Sud-Ouest, en milieu dunaire où la densité du boisement en pins maritimes, *Pinus pinaster* , et en arbustes de chênes verts, *Quercus ilex* , est faible. Ce petit secteur apparaît presque à découvert dans un environnement immédiat nettement plus boisé. Il bénéficie d'un micro-climat privilégié qui s'insère dans une région dont la température minimale annuelle est en moyenne de 8,5°.

Les termites occupent un vaste réseau de galeries souterraines donnant lieu au niveau des arbres et des souches contaminées à des concentrations fortes de plusieurs milliers d'individus. Nos observations s'étendent de 1991 à 1994. Les prélèvements sur le terrain effectués à diverses périodes au cours de ces quatre années ont permis de reconstituer l'évolution mensuelle des colonies.

Nous rappellerons brièvement les voies possibles de développement des individus d'une colonie de *Reticulitermes* conduisant à la formation des diverses castes. Après éclosion, les jeunes termites du premier stade ou larves 1 muent en petits individus du 2ème stade ou larve 2. Deux voies distinctes sont alors possibles. L'une d'elle conduit à la formation d'ouvriers qui grandissent par mues successives, traversant jusqu'à 9 stades. De cette voie sont issus les soldats. D'autres larves s'engagent dans la lignée nymphale qui conduit aux imagos ailés et nécessite 6 stades. Les fourreaux alaires s'accroissent nettement chez les nymphes des deux derniers stades, appelées nymphes à courts fourreaux alaires (N VII) et à longs fourreaux alaires (NVIII). De ces deux voies essentielles peuvent se détacher un autre type de sexués reproducteurs, qualifiés de substitution, ou néoténiques (Fig. 1).

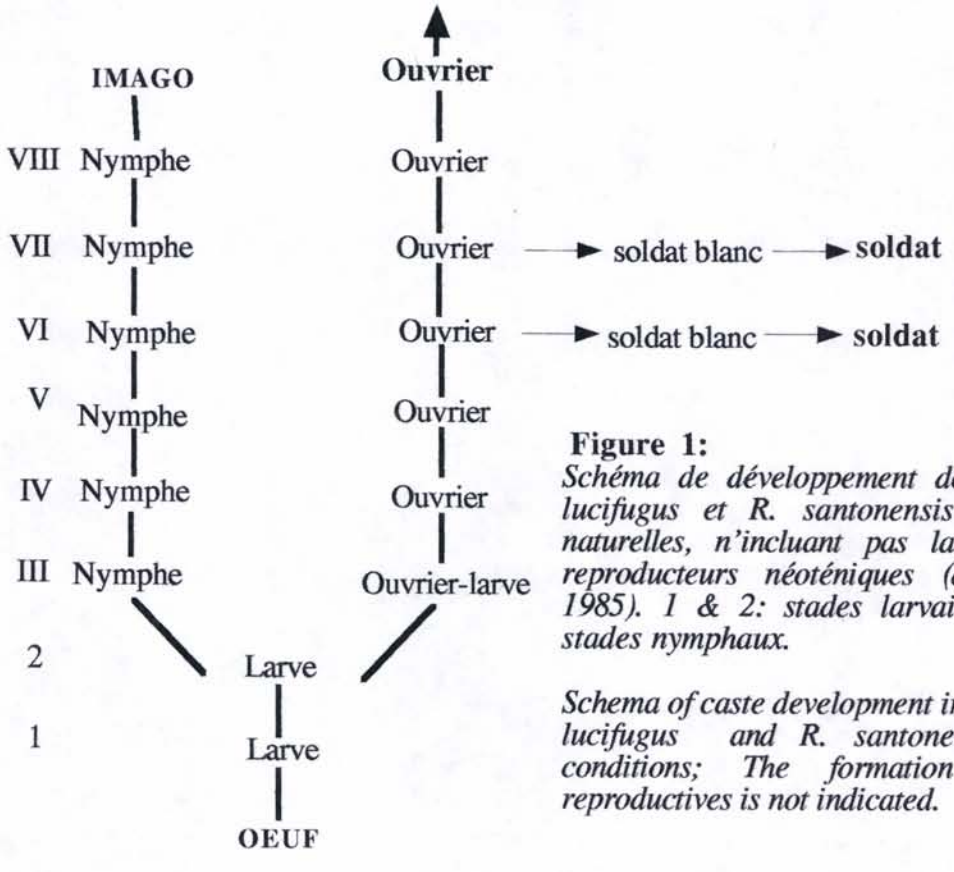


Figure 1:
Schéma de développement de Reticulitermes lucifugus et R. santonensis en conditions naturelles, n'incluant pas la formation des reproducteurs néoténiques (d'après Noirot, 1985). 1 & 2: stades larvaires, III à VIII, stades nymphaux.

Schema of caste development in Reticulitermes lucifugus and R. santonensis in natural conditions; The formation of neotenic reproductives is not indicated.

Notre étude a porté uniquement sur les stades nymphaux. Les pourcentages respectifs des différents stades nymphaux donnent lieu à une représentation graphique sous forme d'histogrammes. Chaque période mentionnée correspond à l'inventaire de trois colonies

distinctes au minimum. Le dénombrement des colonies s'est effectué au stéréomicroscope, après séjour dans le liquide fixateur de Pampel.

RÉSULTATS

Ils traduisent l'évolution mensuelle des stades nymphaux (Fig.2).

Mai:

En mai et au début de juin, les souches ouvertes abritent des sociétés populeuses avec d'énormes quantités d'oeufs groupés en amas localisés dans certains secteurs et issus de grosses femelles néoténiques plus ou moins physogastres. A cette époque, ouvriers et larves se forment en grand nombre. Les nymphes sont déjà parvenues au stade VI pour 44,5 % d'entre elles et se mêlent aux stades antérieurs qui constituent 52,7 % de la population nymphale. Seules quelques nymphes (2 %) atteignent le stade VII.

Juin - juillet:

A la fin de juin et au début de juillet, les colonies se sont accrues. L'augmentation des populations est due à la formation massive de larves, et surtout d'ouvriers. Les colonies renferment 53,5 % de Nymphes VI et 44,2 % de nymphes des stades antérieurs. Peu de nymphes sont, à cette époque, parvenues au stade VII (2 %) et ne s'observent que dans une des trois colonies dénombrées

Septembre:

Au début de septembre, des nymphes VIII se mêlent aux nymphes VII. A la fin de ce mois, les nymphes de ces deux stades représentent 78,8 % de la population nymphale. Les nymphes VII sont les plus représentées, 49,6 % contre 29,2 % de nymphes VIII. Les nymphes VI sont beaucoup moins nombreuses (8,9 %) et les nymphes plus jeunes figurent encore pour 12,1 % de la population nymphale.

Octobre:

Dans les souches d'octobre, la plupart des nymphes sont parvenues aux 7ème et 8 ème stades, les nymphes VII (71,6 %) dominent nettement les nymphes VIII (28,3 %), tandis que les Nymphes VI sont devenues très rares ou absentes.

Novembre:

L'évolution des nymphes vers les stades terminaux constatée en octobre se poursuit en novembre dont les colonies possèdent 70,6 % de N VII et 29,3 % de N VIII.

Décembre:

Les nymphes des stades VII et VIII représentent seules la population nymphale. Les N VII avec 77,1 % de l'effectif nymphal contre 22,8 % de N VIII sont nettement majoritaires. Cette physionomie des colonies se prolonge pendant le mois de janvier.

Février:

Toutes les nymphes récoltées appartiennent encore aux stades VII et VIII déjà observés

en décembre. Les N VII sont toujours en plus grand nombre que les N VIII; l'on en compte 69,6 % contre 30,1 % du stade plus avancé. Toutefois quelques nymphes VI réapparaissent (0,25 %). Cette configuration persiste, globalement, pendant le mois de mars

Avril:

Les premiers ailés se forment au début d'avril; leur apparition, à des dates variables selon les colonies se poursuit jusqu'en mai. Les colonies de termites sont alors en mesure de produire, pendant cette période, plusieurs vagues d'essaimants.

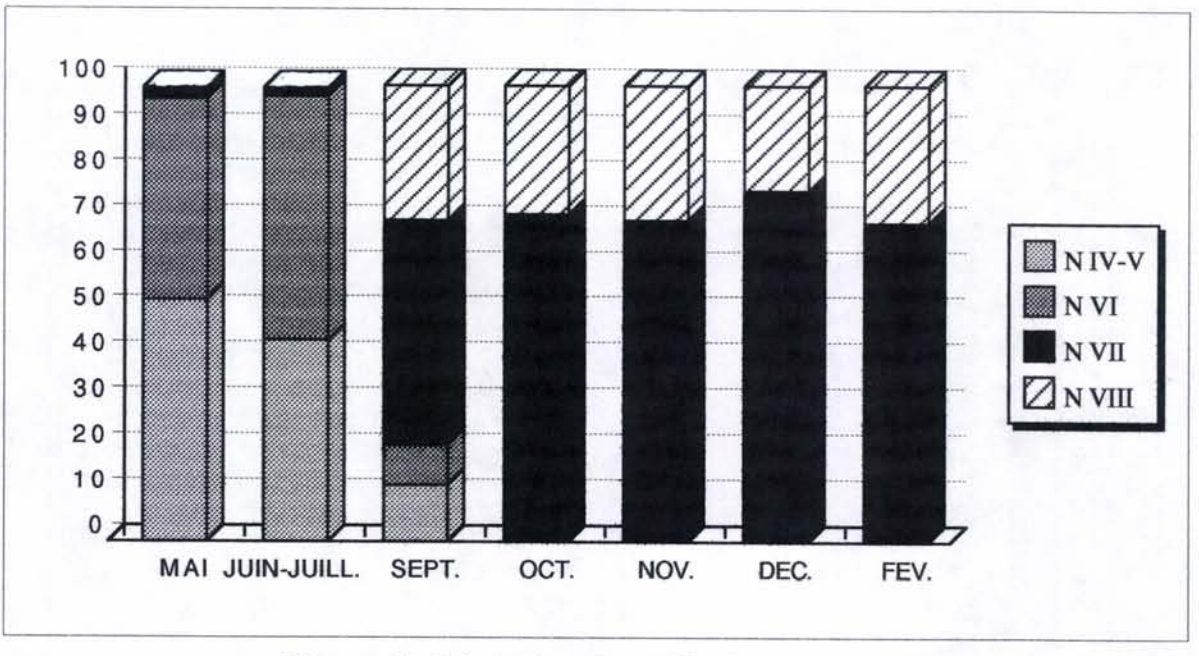


Figure 2. *Répartition mensuelle des stades nymphaux*
Monthly repartition of nympal instars

DISCUSSION

A La Baule-les-Pins, en site bien exposé, une intense activité reproductrice débute en mai avec les pontes nombreuses suivies de l'apparition des premières larves. Les éclosions se poursuivent pendant la belle saison, donnant lieu à une multitude de larves, ouvriers, nymphes, d'âges et de stades des plus variés. Les conditions climatiques favorables, telle l'élévation de la température estivale, accélèrent certainement le développement. Ainsi, en laboratoire, à une température constante de 25°, le développement complet de la larve à l'imago demande-t-il 6 mois seulement (H. Buchli, 1958). En septembre, les nymphes VII et VIII apparaissent; les transformations se poursuivent en octobre; à partir de là, la population nymphale ne comprend plus que des nymphes à courts fourreaux alaires (N VII) et à longs fourreaux alaires N VIII. Les premières (N VII) sont toujours les plus nombreuses. Pendant la période hivernale, l'évolution des colonies subit un net ralentissement qui concerne plus particulièrement les populations situées à une faible profondeur. Les nymphes notamment vont conserver le statut nymphal acquis en septembre et octobre.

Destinée des N VII et des N VIII

La répartition des N VII et des N VIII de *Février* est globalement identique à celle du

mois d'*octobre* ; leurs effectifs restent stables pendant la période hivernale. Nos recherches confirment les conclusions de Vieau selon lesquelles, à la fin de l'hiver et au début du printemps, il n'y a pas transformation de N VII en N VIII (Vieau, 1990).

La voie reproductrice est la destinée des N VII et des N VIII qui, en février, cohabitent dans les souches. La tendance des N VII à se transformer en néoténiques brachyptères a été signalée par Buchli (1968) et se réaliserait lorsque les colonies sont perturbées. Mais Vieau a démontré que dans les *colonies naturelles*, les N VII se transformaient en sexués néoténiques tandis que les N VIII évoluaient vers la forme imaginale (Vieau, 1994). Dans une première série d'expériences, nous avons pu montrer que cette orientation des N VII et des N VIII était acquise dès le mois d'*octobre*. En effet, nous avons isolé et mis en élevage en laboratoire, à la température de 20-21°, des groupes homogènes de N VII et de N VIII prélevées dans les colonies naturelles d'octobre. Au début de mars, soit cinq mois après le début de l'expérience, les N VIII avaient pour la plupart donné des imagos et seulement quelques néoténiques, très caractéristiques de stade IX. Par contre, les N VII avaient évolué pour la plupart en sexués néoténiques.

CONCLUSION

Dans l'ouest de la France et plus précisément en Loire-Atlantique, les colonies de *Reticulitermes santonensis* ont un cycle de développement annuel de 11 mois. Il débute dès le mois de mai par les pontes massives d'oeufs suivies des éclosions des jeunes larves. En octobre, toutes les nymphes sont parvenues aux stades 7 (N VII) et 8 (N VIII) et leur destinée est déterminée. Au début du printemps de l'année suivante, les N VII se transforment en sexués néoténiques brachyptères tandis que les N VIII deviennent des imagos ailés. La formation massive de sexués reproducteurs néoténiques que l'on peut qualifier de naturelle, pourrait expliquer l'étonnante prolificité des colonies de *Reticulitermes santonensis*.

RÉFÉRENCES

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

CLEMENT J.L. & PLATEAUX L., 1984. La spéciation récente des Termites *Reticulitermes* du complexe *lucifugus*. *Rev. Fac. Sc. Tunis*, *3*, 179-206.

NOIROT Ch., 1985. Pathways of caste developement in the lower termites. In: *Caste Differenciation in Social Insects* (Watson J.A.L., Okot-Kotber B.M. & Noirot Ch. eds) Pergamon Press, Oxford, pp 41-57.

VIEAU F. 1990. Contribution à l'étude des sexués mâles dans les mécanismes reproducteurs des termites inférieurs: *Kalotermes flavicollis* Fabricius, *Reticulitermes lucifugus* Rossi, *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Thèse Doct. Univ. Nantes*. 144 pp.

VIEAU F. 1994. Les stades nymphaux 7 et 8 chez *Reticulitermes santonensis* Feytaud (*Isoptera, Rhinotermitidae*). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, *9*, 61-66.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10:125-131 (1996)

ANALYSE COMPARATIVE DES STRIDULATIONS ÉMISES PAR 4 ESPÈCES DE FOURMIS PONÉRINES (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

DE CARLI P.[1], PAVAN G.[2], PRIANO M.[2], LACHAUD J.-P.[1,3], FANFANI A.[4] & GIOVANNOTTI M.[4]

[1]L.E.P.A., URA CNRS 1837, Université-Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France) ; [2]Centro Interdisciplinare di Bioacustica, Via Taramelli 24, 27100 Pavia (Italie) ; [3]ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique) et [4]Dipartimento di Biologia Animale e dell'uomo, Università "La Sapienza", Roma (Italie)

Résumé: Des observations sur le terrain et en laboratoire révèlent l'existence d'une possible modalité de communication acoustique chez plusieurs fourmis ponérines néotropicales. Toutes les émissions sonores enregistrées chez les quatre espèces étudiées (*Ectatomma quadridens, E. ruidum, E. tuberculatum* et *Pachycondyla apicalis*) présentent des fréquences d'émission très élevées, pouvant atteindre 70-80 kHz, dans la gamme de fréquences des ultrasons. Les stridulations sont typiquement émises en longues séquences, constituées de trains d'impulsions, composées d'une (*P. apicalis*) ou deux (*Ectatomma* spp.) sous-unités. L'étude au microscope électronique montre que la *pars stridens* de l'appareil stridulatoire est localisée dans la région médio-dorsale du deuxième tergite du gastre. Différentes hypothèses sur le rôle de ce type de signaux sont discutées dans une perspective de comparaison phylogénétique.

Mots-clés: Ponerinae, *Ectatomma*, *Pachycondyla*, stridulations, ultrasons, communication acoustique.

Abstract: Comparative analysis of the stridulations from 4 ponerine ant species (Hymenoptera, Formicidae).

Four species of neotropical ponerine ants (*Ectatomma quadridens, E. ruidum, E. tuberculatum* and *Pachycondyla apicalis*) were examined to verify their ability to produce sounds. Digital recordings revealed the emission of stridulations consisting in long sequences, made by monosyllabic (*P. apicalis*) or disyllabic (*Ectatomma* spp.) pulse-trains. All sounds recorded were characterized by very high frequencies, extending up to 70-80kHz, in the range of ultrasounds. By means of scanning electron microscopy, the *pars stridens* of the stridulatory apparata were located on the central dorsal face of the second segment of the gaster and described in the four species. Different hypotheses are discussed about the signification of this kind of signals in ant communication.

Key-words: Ponerinae, *Ectatomma*, *Pachycondyla*, stridulations, ultrasounds, acoustic communication.

INTRODUCTION

Des systèmes complexes et différenciés de communication sont à la base de l'organisation des colonies d'insectes sociaux. Chez les fourmis, la modalité la plus largement utilisée est celle de la production de phéromones, mais le canal acoustique est également exploité, souvent conjointement avec des signaux chimiques. La plupart des signaux acoustiques sont transmis essentiellement par des substrats solides (sol, parois du nid) plutôt que par l'air (HÖLLDOBLER &WILSON, 1990).

Deux types de signaux sonores sont connus, résultant soit de la percussion du substrat par une partie du corps, soit de véritables stridulations. Ce dernier type représente le système le plus sophistiqué, compte tenu de la différenciation anatomique nécessaire à l'émission des sons (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

En général, l'appareil stridulatoire est constitué d'une crête de frottement, le *plectrum*, et d'une plaque à reliefs réguliers, la *pars stridens*. Selon MARKL (1973), cet organe est présent chez toutes les Pseudomyrmicinae, les Nothomyrmicinae, chez 83 % des Myrmicinae et chez 48 % des Ponerinae. Chez pratiquement toutes les espèces étudiées, la *pars stridens* est localisée dans la portion médiane du quatrième tergite abdominal (premier ou deuxième tergite du gastre, selon les sous-familles), le *plectrum* étant constitué par la bordure du postpétiole (troisième tergite abdominal).

L'étude qui a été réalisée a porté sur quatre espèces appartenant à deux genres de Ponerinae: *Ectatomma* et *Pachycondyla*.

Le genre *Ectatomma*, qui comprend 12 espèces réparties en Amérique Centrale et Amérique du Sud (KUGLER & BROWN, 1982), est considéré comme le plus "évolué" parmi les Ponerinae, du fait (entre autres) de l'effectif relativement élevé de ses colonies par rapport aux autres genres de cette sous-famille, et du polymorphisme marqué entre la reine et la caste ouvrière (BROWN, 1958; FRESNEAU et coll., 1982; DÉJEAN & LACHAUD, 1992). La présence d'organes stridulatoires abdominaux chez les fourmis de ce genre a déjà été signalée dans la littérature, en particulier chez *E. quadridens* qui a fait l'objet d'une des premières descriptions d'appareil stridulatoire chez les fourmis (LANDOIS, 1874). Le mécanisme de production de sons n'a cependant jamais été étudié de façon systématique chez ces espèces.

Pachycondyla apicalis est une ponérine relativement bien connue à la suite de nombreuses études comportementales sur son organisation sociale et ses stratégies de fourragement (LACHAUD et coll;, 1984, 1994; FRESNEAU, 1985, 1994; LACHAUD & FRESNEAU, 1987; FRESNEAU & DUPUY, 1988; GOSS et coll, 1989; OLIVEIRA & HÖLLDOBLER, 1990), mais sa capacité à striduler n'a jamais fait l'objet d'une recherche approfondie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus utilisés pour nos expériences sont des ouvrières issues de colonies récoltées au Mexique (*E. ruidum, E. tuberculatum* et *P. apicalis*) et au Brésil (*E. quadridens*). Les colonies ont été élevées en laboratoire dans des nids en plâtre, en conditions tropicales artificielles (25±1 °C; 60±5 % HR).

Les signaux sont enregistrés avec un phonomètre (Bruel & Kjaer® 2231), équipé d'un transducteur pour les ultrasons, jusqu'à 100 kHz (Bruel & Kjaer® 4135), et d'un filtre passe-haut. Ils sont ensuite amplifiés et filtrés à nouveau (filtre passe-bas) et enfin codés sous forme numérique sur un système PC (Digital Signal Processing Workstation) (Fig. 1). Différentes fréquences d'échantillonnage ont été utilisées en relation avec la fenêtre de fréquence des signaux (PAVAN, 1994).

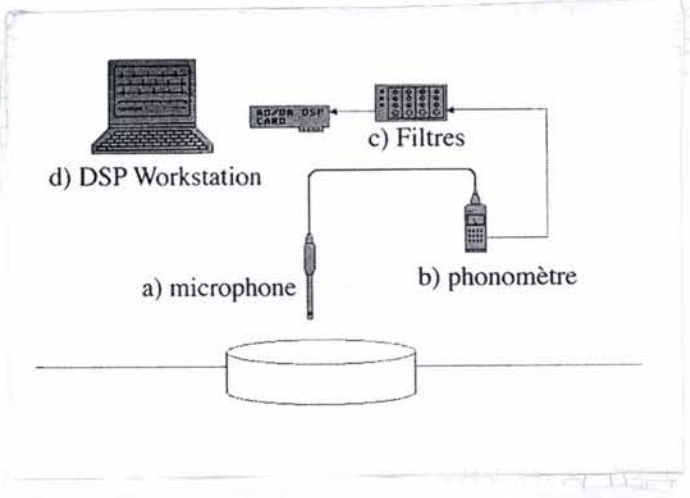


Figure 1. *Dispositif expérimental pour l'enregistrement des sons: a) microphone, b) phonomètre, c) filtres, d) système de codage numérique sur PC.*
Experimental set-up for sound recording: a) microphone, b) phonometer, c) filtres, d) DSP Workstation.

Les enregistrements ont été réalisés dans des conditions standardisées de température (22±2 °C), d'humidité (65±5 % HR) et de lumière. Le microphone est maintenu à une distance d'environ 1 cm de l'abdomen de la fourmi. Celle-ci produit des stridulations lorsqu'on l'empêche de bouger librement au moyen d'une pince molle.

Une fois enregistrés, les signaux sont stockés sur disque optique et ensuite reproduits avec une fréquence d'échantillonnage réduite, afin qu'ils soient audibles et enregistrables sur des cassettes Audio.

Afin d'établir la localisation exacte des organes stridulatoires des différentes espèces étudiées, ainsi que leur structure et leur dimension réelle, nous avons prélevé les abdomens des fourmis utilisées pour l'analyse des sons. La préparation des parties anatomiques pour l'observation en microscopie électronique à balayage (Cambridge S 250 TP) se fait par nettoyage aux ultrasons et déshydratation à l'éthanol, à concentrations croissantes (70°, 80°, 90°, 95° et éthanol absolu). Les échantillons sont ensuite métallisés à l'or pour être enfin observés et photographiés.

RÉSULTATS

Analyse bioacoustique

Tous les sons analysés pour les trois espèces du genre *Ectatomma*, montrent une structure globalement homogène (Fig. 2). Les signaux sont typiquement émis en longues séquences, constituées de trains d'impulsions (pulse-trains), composés de deux sous-unités (disyllabic chirps). Ces dernières sont caractérisées par des impulsions de phase opposée, dont la structure alternée démontre que l'émission du signal est due au mouvement d'aller-retour de deux structures anatomiques.

Dans le cas de *P. apicalis*, les séquences enregistrées révèlent un pattern différent des impulsions: en sous-unités simples, monosyllabiques (Fig. 3).

D'une façon générale, les fréquences d'émission sont très élevées, souvent bien au delà de la limite de l'audible (20 kHz), dans la gamme de fréquence des ultrasons (Tab. 1). Les sons produits par *P. apicalis*, en particulier, peuvent atteindre des fréquences de 70-80 kHz.

Espèce	Nombre de syllabes	Fréquences max. (kHz)
Ectatomma quadridens	2	70
Ectatomma ruidum	2	78
Ectatomma tuberculatum	2	72
Pachycondyla apicalis	1	84

Tableau 1. *Données préliminaires sur les émissions sonores produites par les quatre espèces de ponérines étudiées.*

Table 1. *Preliminary data about the sounds recorded from the four ponerine ant species studied.*

Analyse anatomique

Chez les quatre ponérines étudiées la *pars stridens* de l'appareil stidulatoire est située en position médiane dans la partie antérieure du deuxième segment du gastre (quatrième tergite de l'abdomen). La fonction active de *plectrum* semble attribuable à la marge postérieure du premier segment du gastre (le post pétiole, chez les ponérines), cependant l'observation au microscope électronique n'a mis en évidence aucune spécialisation anatomique particulière.

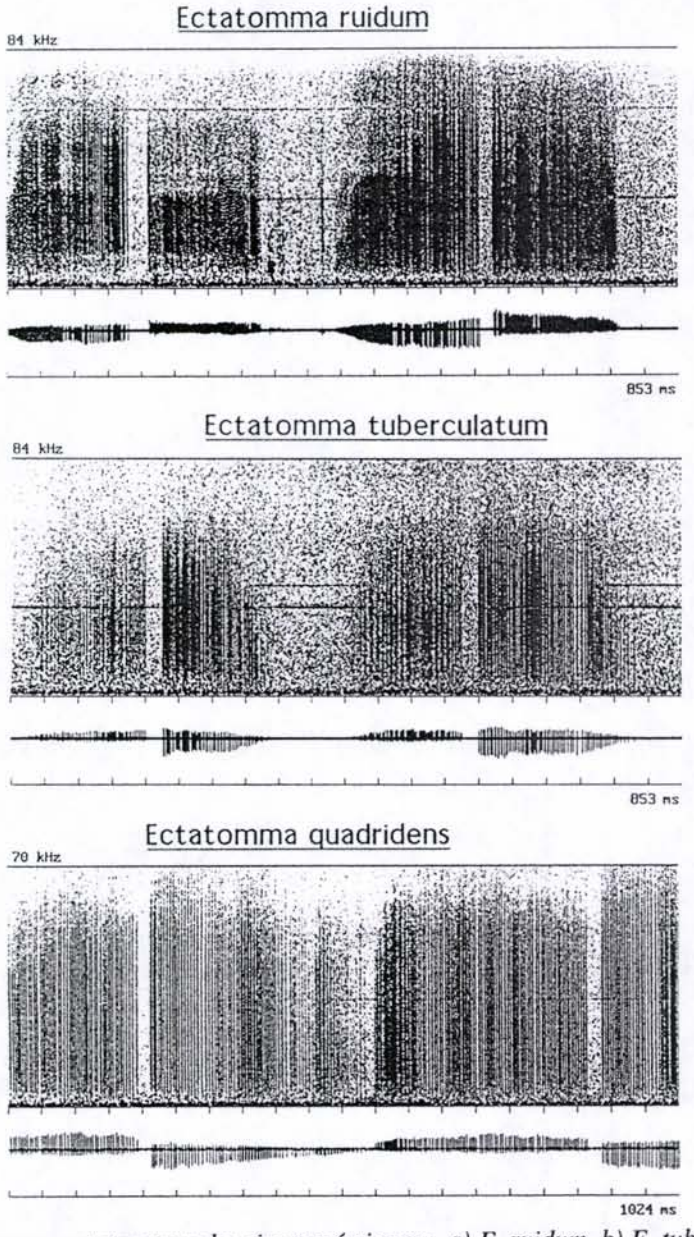


Figure 2. *Sonogrammes et structure des signaux émis par: a) E. ruidum, b) E. tuberculatum, c) E. quadridens.*
Spectrogram and envelope display of signals emitted by: a) E. ruidum, b) E. tuberculatum, c) E. quadridens.

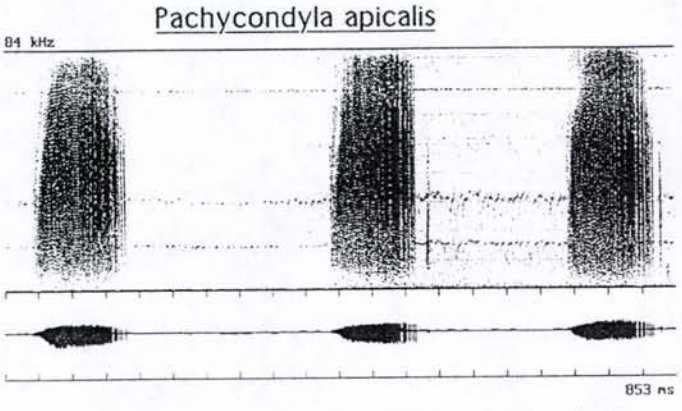


Figure 3. *Sonogramme et structure des signaux émis par P. apicalis.*
Spectrogram and envelope display of signals emitted by P. apicalis.

Chez *E. ruidum* (Fig. 4a) la plaque stridulatoire a une forme ovale à circulaire. Les crêtes tégumentaires sont très régulières et la distance entre deux crêtes contiguës varie de 1.8 à 2.6 µm dans la région centrale de la plaque. Un certain nombre de poils sont présents aux côtés de l'appareil stridulatoire. L'extension antéro-postérieure de celui-ci est de 310 à 395 µm, la largeur pouvant varier entre 305 et 415 µm (Tab. 2).

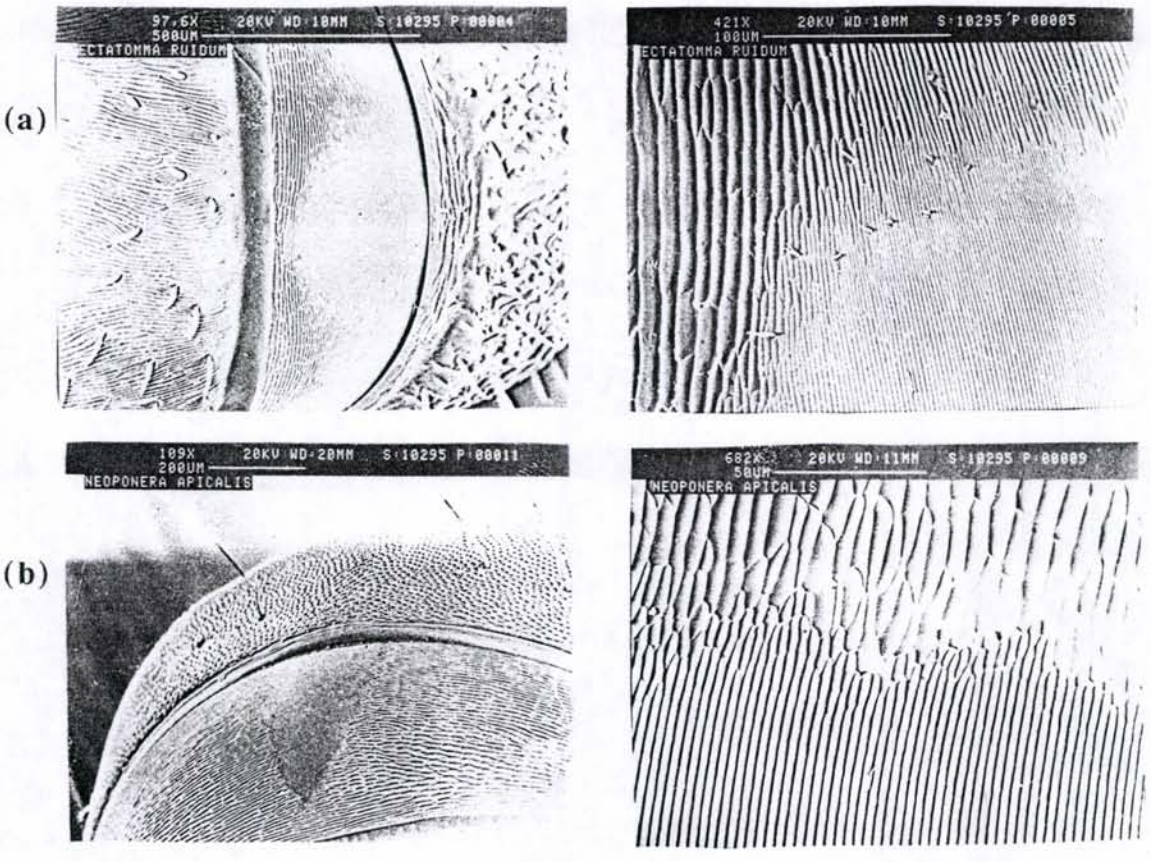


Figure 4. *Plaque stridulatoire de: a) E. ruidum; b) P. apicalis.*
Pars stridens of: a) E. ruidum; b) P. apicalis.

Pour les deux autres espèces d'*Ectatomma* étudiées, la structure de la *pars stridens* est semblable à celle de *E. ruidum*, mais une variabilité interspécifique dans la forme, les dimensions et la distance entre les crêtes tégumentaires a été mise en évidence (Tab. 2).

Espèce	Forme	Longueur (µm)	Largeur max. (µm)	Distance entre crêtes (µm)
Ectatomma quadridens (1 exemplaire)	piriforme	450	270	2.5
Ectatomma ruidum (7 exemplaires)	ovale-circulaire	310-395	415	1.8-2.6
Ectatomma tuberculatum (6 exemplaires)	ovoïdale (irrégulière)	320-355	290	1.5-2.2
Pachycondyla apicalis (3 exemplaires)	en languette	630-730	235	2.6-2.9

Tableau 2. *Caractéristiques morphologiques de la plaque stridulatoire chez les quatre espèces de ponérines étudiées.*
Table 2. *Morfological features of pars stridens for the four ponerine ant species studied.*

Enfin, chez *P. apicalis* (Fig.4b), la plaque stridulatoire apparaît comme une aire dont les côtés, parallèles au départ, convergent ensuite pour former une extrémité pointue. L'extension totale antéro-postérieure de l'appareil stridulatoire varie de 630 à 730 µm; la largeur varie de 160 à 235 µm, dans la partie à marges parallèles. Cette surface, délimitée par des bordures très nettes, est constituée de crêtes tégumentaires parfaitement rectilignes et parallèles. La distance entre deux crêtes contiguës est de 2.6-2.9 µm, dans la portion centrale de la plaque (Tab. 2).

DISCUSSION

L'analyse des paramètres caractéristiques des sonogrammes nous a permis de définir la structure de base des signaux émis par les fourmis des quatre espèces de ponérines étudiées. L'observation d'un mouvement de l'abdomen typiquement associé aux stridulations et la régularité des séries d'impulsions confirment l'hypothèse que les émissions sonores sont le produit du frottement de deux parties opposées de segments abdominaux. Cependant, le mécanisme de la stridulation pourrait être différent entre les deux genres *Ectatomma* et *Pachycondyla*, en raison de la structure des trains d'impulsions respectivement disyllabique et monosyllabique.

L'analyse en microscopie électronique à balayage a permis de préciser l'emplacement de l'appareil stridulatoire et de donner une description de la structure fine de la *pars stridens*. D'une façon générale, la forme de la plaque stridulatoire, ses dimensions, le nombre et la distance entre les crêtes tégumentaires qui la composent, varient d'une espèce à l'autre.

La véritable originalité de nos résultats réside dans le fait que les fréquences des émissions sonores, mises en évidence chez les quatre espèces étudiées, appartiennent toutes essentiellement à la gamme des ultrasons. La difficulté technique de ce type d'étude explique sûrement, au moins en partie, la pauvreté des données dont on dispose encore actuellement sur un phénomène connu pourtant depuis plus d'un siècle (LANDOIS, 1874). Le monde sensoriel des ultrasons pourrait nous réserver des surprises, pour ce qui est de la signification fonctionnelle des stridulations.

La communication acoustique chez les fourmis semble en effet avoir des significations multiples et hétérogènes. Selon les espèces, les signaux sonores peuvent avoir différentes fonctions: alarme, recrutement, reproduction ou modulation comportementale, en association avec d'autres modalités de communication et d'autres comportements. Ces vibrations stridulatoires fonctionnent apparemment comme un signal qui module le seuil de réaction à d'autres stimuli chez l'individu récepteur (MARKL, 1983; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

L'analyse fine des stridulations (notamment dans la gamme de fréquences des ultrasons), associée à l'étude du contexte comportemental dans lequel les sons sont produits (alarme, défense ou même, éventuellement, recrutement alimentaire), devrait permettre une meilleure appréhension de la signification et du rôle de la communication acoustique au sein des sociétés de fourmis et de sa valeur adaptative au cours de la phylogenèse.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé en partie dans le cadre du programme de la Communauté Européenne "Human Capital and Mobility".

RÉFÉRENCES

BROWN W.L. Jr., 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommi-ni (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **118**, 173-362.

DÉJEAN A., LACHAUD J.-P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Soc.*, **39**, 129-143.

FRESNEAU D., 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Sociaux*, **32**, 109-116.

FRESNEAU D., 1994. Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). *Thèse de Doctorat d'Etat*, 331 pp. Université Paris-Nord, Paris.

FRESNEAU D., DUPUY P., 1988. A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, **36**, 1389-1399.

FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSON P., 1982. Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. *In*: *Social Insects in the Tropics* (P. Jaisson, Ed.), pp. 129-155. Presse de l'Université Paris-Nord, Paris.

GOSS S., FRESNEAU D., DENEUBOURG J.-L., LACHAUD J.-P., VALENZUELA GONZÁLEZ J., 1989. Individual foraging in the ant *Pachycondyla apicalis*. *Oecologia*, **80**, 65-69.

HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The Ants*, 732 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

KUGLER C., BROWN W.L. Jr, 1982. Revisionary & other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search-Agriculture, Ithaca, New York*, **n° 24**, 1-8.

LACHAUD J.-P., BEUGNON G., FRESNEAU, D., 1994. Coopération chez les insectes sociaux: la division du travail et sa régulation chez les fourmis. *In*: *Systèmes Coopératifs: de la Modélisation à la Conception* (B. Pavard, Dir.), pp. 207-236. Edit. "Atelier Cognition Partagée-PRESCOT-Toulouse", Coll. Travail, OCTARES edn., Toulouse.

LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., 1987. Social regulation in ponerine ants. *In*: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.-L. Deneubourg, Eds), *Experientia Suppl.*, **54**, pp. 197-217. Birkhäuser Verlag, Basel.

LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., GARCIA-PEREZ J., 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomologica Mexicana*, **61**, 159-177.

LANDOIS H., 1874. Stridulationsapparat bei Ameisen. *31 General Versamml. Nat. Ver. Preuss. Rheinl.*, p. 820.

MARKL H., 1973. The evolution of stridulatory communication in ants. *Proc. 7th Congr. IUSSI*, pp. 258-265. London.

MARKL H., 1983. Vibrational communication. *In:* Neuroethology and Behavioral Physiology (F. Huber & H. Markl, Eds), pp. 332-353. Springer-Verlag, Heidelberg.

OLIVEIRA P.S., HÖLLDOBLER B., 1990. Dominance order in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27**, 385-393

PAVAN G., 1994. A digital signal procesing workstation for bioacoustical research. *Atti VI Convegno Italiano di Ornitologia*, pp. 227-234. Torino.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 133-142 (1996)

FONCTION SYNERGIQUE DES INTERACTIONS TERMITES / FOURMIS

SENNEPIN A.

Rathier, 42830 Saint Priest La Prugne, FRANCE.

Résumé: Traditionnellement considérées comme très conflictuelles, avec des conséquences essentiellement antinergiques, les relations entre formicides et isoptères font ici l'objet d'une réévaluation. Cette dernière s'appuie sur des publications récentes ou peu connues et des témoignages de chercheurs non publiés. Il apparaît que, dans la plupart des cas, il y a commensalisme non ou faiblement conflictuel. Cette contiguïté généralisée induit majoritairement des formes de mutualisme. Ce phénomène mérite d' être considéré comme un élément pivot des associations entre ces deux groupes d'insectes. Par contre, des phénomènes à caractère fréquemment conflictuel, tels que l'inquilinisme, la compétition et la prédation interviennent beaucoup plus au sein de chaque groupe qu'entre termites et fourmis. Dans ce second cas, ils opèrent dans les deux sens, à des degrés d'asymétrie variables à l'avantage des fourmis. L'approche traditionnelle met la prédation au centre des interactions. Tout au contraire, une approche rénovée y placera la protection réciproque. Cette faible proportion de relations conflictuelles dans les rapports entre ces insectes sous-tend que l'évolution des deux groupes s'est déroulée en parallèle, par le jeu de processus internes. Mais, vivant dans les mêmes milieux, ils ont réalisé progressivement, par l'établissement de seuils catalytiques consécutifs aux mécanismes mutualistes, un complexe entomocoenotique au sein duquel les interactions ont souvent sinon toujours des conséquences synergiques.

Mots - clés: *Isoptera, Hymenoptera, Formicidae, commensalisme, mutualisme, synergie, evolution.*

Summary: Synergic function of termites / ants interactions
Traditionnally presented with a highly conflictual status and essentially antinergic consequences, relationships between isopterans and formicides are here reevaluated. This has been realized from recent or poorly known publications, as well as non published observations of a number of researchers. In most cases, a non or poorly conflictual commensalism occurs. This dominant contiguity state primarily induces mutualistic types of relation. This phenomenon might be considered as a key element of associations between these two insect groups. On the contrary, more or less antagonistic interaction mechanisms like inquilinism, competition and predation occur much more heavily within each group than between termites and ants. In this second case, they operate in the two directions, with different degrees of asymmetry at the advantage of ants. Predation, usually considered as the center of relations, might be replaced by reciprocal protection. This weak proportions of antagonistic relations strengthens the hypothesis that there has been independent evolutive ways, by internal processes. Thus, as they live in the same areas, these insects have built, because of mutualism operating as a catalytic factor, a synergic entomocoenotic complex.

Key words: *Isoptera, Hymenoptera, Formicidae, commensalism, mutualism, synergy, evolution.*

INTRODUCTION

Depuis que l'homme observe et étudie les fourmis et les termites, les relations entre ces insectes ont été considérées comme essentiellement antagonistes. Les hyménoptères

maintiendraient les populations d'isoptères dans un état d'alarme permanent, étant leurs ennemis les plus formidables, selon Wheeler (1936). Les ouvrages de synthèse les plus récents en termitologie (Grassé 1986) et en myrmécologie (Hölldobler and Wilson 1990) abondent totalement dans ce sens. L' inquilinisme et la compétition déboucheraient presque toujours sur la prédation, élément pivot des rapports. La part laissée au commensalisme indifférent, dans l'interprétation classique, est faible, et celle à la protection et à la symbiose est négligeable, voire nulle. Les interactions auraient des conséquences très majoritairement antinergiques. Toutefois, la situation actuelle de prospérité parallèle des deux groupes, aussi bien en richesse taxonomique qu'en dominance écologique, dans les mêmes zones, est difficilement explicable à partir d'un tel constat relationnel. Néammoins, Hölldobler and Wilson (1990) n'hésitent pas à comparer ce qu'ils prétendent être une coévolution antagoniste à une course aux armements entre les deux super-puissances du monde des insectes sociaux: le système défensif des termites aurait été élaboré, selon eux, en réponse à la pression ("furious onslaught ") des fourmis. La présente étude vise à répondre à ce hiatus, en proposant une approche alternative à celle proposée jusqu'alors.

MATERIEL ET METHODES

Ils ont consisté en une étude systématique des documents de la littérature scientifique qui pouvaient, directement ou indirectement, mettre en lumière la réalité des rapports existant entre formicides et isoptères.

RESULTATS

Non corrélation entre distribution géographique des termites et importance de la présence des fourmis.

L' apparition successive des familles d'isoptères s'est étalée du Mésozoïque (il y a environ 220 millions d'années) pour la plus ancienne d'entre elles: les Mastotermitidae, jusqu'au milieu du Crétacé, pour la plus récente: les Termitidae (Emerson and Krishna 1975). Pour aucune d'entre elles, par conséquent, les dispositifs défensifs divers mis en place ne peuvent être une réponse à la pression myrmécéenne: les fourmis n'ont effectué une radiation évolutive leur donnant accès à la dominance qu'au début du Tertiaire, il y a 65 millions d'années (Hölldobler and Wilson 1990), soit 15 millions d'années après que le même palier ait été franchi par les Termitidae les plus récents (Emerson and Krishna 1975).

Par contre, il apparaît clairement que tous les termites non termitides ont subi une sévère compétition de la part de ces derniers. A l'exception des Serritermitidae, parasites sociaux de Nasutitermitinae du genre *Cornitermes* (Mill 1983), tous les autres (Mastotermitidae, Zootermopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae) occupent à l'heure actuelle des zones périphériques de leur berceau tropical: ils en ont probablement été expulsés par les Termitidae (Emerson 1955). Ceux - ci ont eu en effet un avantage décisif dans trois domaines essentiels: les choix de nidification, la physiologie trophique et les techniques défensives . Ils ont réalisé des innovations radicales à ces trois niveaux, qui toutes ont apporté des "gains de productivité" considérables par rapport à celles des autres termites. Les Termitidae ont donc acquis une dominance absolue dans les zones tropicales et subtropicales. Sur environ 380 genres répertoriés actuellement dans l'ordre des isoptères, plus de 250 appartiennent aux Termitidae (Pearce and al. 1993). Parmi ceux-ci, ceux n'ayant pas effectué de modification notable dans le système défensif (les Macrotermitinae) par rapport aux termites plus anciens, ne comptent qu'une quinzaine de genres (Pearce and al. 1993).

Les véritables superpuissances chez les insectes sociaux, au niveau des sous - familles, se révèlent être, d'une part, les Termitinae / Apicotermitinae (147 genres vivants) et les Nasutitermitinae (94 genres vivants) - selon Pearce and al. 1993 -, et d'autre part les

Myrmicinae, avec 160 genres répertoriés, dont 145 vivants (Hölldobler and Wilson 1990) . Ces dernières atteignent leur développement maximal (66 genres) dans la même zone que les Nasutitermitinae: la Région Néotropicale (Araujo 1970) ce qui exclut toute forme de compétition significative entre ces deux groupes. Par contre, il y a corrélation négative entre Termitinae / Apicotermitinae et Nasutitermitinae: le rapport moyen du nombre de genres (T-A / N) est de 5/3. Il passe à 4 en zone Ethiopienne, berceau des Termitinae, et se réduit à 4/5 en zone Néotropicale (calculs effectués d'après les données fournies dans Emerson (1955), Mill (1983), Grassé (1986)) . La compétition réciproque, supposée par Emerson (1955) est donc tout à fait crédible.
Enfin, le nombre de genres myrmécéens suivant les régions biogéographiques est presque uniforme (de 90 genres dans les régions Holarctiques à 120 en régions Néotropicale et Orientale). En revanche, celle des Termitinae / Apicotermitinae et des Nasutitermitinae est soumise à de très fortes fluctuations: aussi richement représentés que l'ensemble des fourmis en zone Ethiopienne, ils le sont pour moitié en zone Orientale, et pour le tiers en zone Néotropicale. La proportion tombe à 1/7 dans une zone marginale pour eux comme l'Australie, et à 1/30 en régions Holarctiques, pour des raisons climatiques, donc abiotiques. On ne peut trouver nulle part la trace d'une influence quelconque de la présence des fourmis sur la distribution des isoptères . L'évolution de ces derniers est donc quasi-certainement le fruit de processus internes.

Des comportements conflictuels très surévalués.

Des recherches bibliographiques approfondies montrent de façon décisive que les phénomènes d'inquilinisme, de compétition et de prédation sont beaucoup moins conflictuels qu' habituellement présentés. En premier lieu, ils interviennent de façon beaucoup plus systématique au sein de chaque groupe qu'entre fourmis et termites (Emerson 1955, Lee and Wood 1971). Ces interactions entre formicides et isoptères peuvent être aussi moins fréquentes que des phénomènes homologues intervenant entre termites ou fourmis d'une part, et organismes associés biocoenotiquement d'autre part, tels que champignons xylophages ou pathogènes, coléoptères xylophages ou commensaux, acariens, collemboles.
En second lieu, le caractère conflictuel de ces phénomènes n'est pas général: la prédation s'exprime la plupart du temps par un combat, mais non toujours. Les mécanismes de déguisement chimique du prédateur évite parfois celui-ci (Longhurst and al. 1979, Lemaire et al. 1986). La somme des motifs autres qu'agressifs poussant une fourmi à s'installer chez un termite représente sans doute une proportion supérieure à la moitié des cas (Wasmann 1915, Holt and Greenslade 1979, Mill 1984b, Higashi and Ito 1989) . La compétition par l'exploitation d'un territoire n'est jamais belliqueuse, puisque s'effectuant sans contact. Celle avec interférence peut aboutir à un déplacement de population, sans destruction de celle-ci (Whitford and Gentry 1981, Mill 1984b).
Par ailleurs, les fourmis n'ont pas systématiquement l'initiative: nous reviendrons sur la présence de termites dans des fourmilières dans les paragraphes suivants. On trouve des mentions explicites de pression compétitive de termites sur des fourmis dans Wilson and al. 1956, Ackonor (1983), Jayasuriya and Traniello (1985), et on peut la déduire logiquement de nombreuses autres publications. Il en va de même pour la prédation (Smythe and Coppel 1964) ou la consommation (Jaffe and al. 1995), aisément déductible de Bennett (1964), Goldberg (1971), Batra (1980) , Thorne and Kimsey (1983) entre autres auteurs . Une synthèse rapide sur différents aspects du comportement prédateur chez les isoptères peut être trouvée dans Sennepin (1995) .
Enfin, le terme de " prédation " est trop souvent employé à tort et à travers: toute fourmi présente dans une termitière est abusivement assimilée à une prédatrice, alors que dans une majorité de cas, elle est "vidangeuse" et de ce fait consomme des termites morts, "parasite" d'oeufs ou de très jeune couvain de son hôte (et pas forcément à temps plein) ou simplement commensale en quête d'un refuge commode .
Le système prédateur-proie impliquant des fourmis termitophages strictes représente en réalité moins de 1/20 des cas réunis sous le vocable de "prédation" dans la littérature scientifique. La prédation opportuniste, ainsi qu'une consommation consécutive à une

pression compétitive, toutes deux beaucoup moins destructrices, sont 6 fois plus fréquentes. Les artefacts expérimentaux, tels que la destruction d'une colonie d'isoptères par des fourmis non prédatrices (!) (Mill 1981), du fait de la brisure du nid par l' observateur avoisinent le 1/8 des cas!
Il y a manifestement, en outre, un véritable "phénomène d'édition", qui pousse les chercheurs à multiplier les études sur les prédateurs inféodés aux termites, tels que *Megaponera foetens* en Afrique (Lepage 1981, entre autres auteurs) ou *Pachycondyla commutata* et *P. marginata* (Wheeler 1936, Mill 1984a, entre autres auteurs) en région Néotropicale: ces animaux sont spectaculaires par la taille et la technique de chasse, leur observation est aisée. Il y a donc un surdimensionnement inévitable du phénomène dû à la disproportion du nombre de publications qui lui sont consacrées.

Espèces "clés-de-voûte" chez les fourmis

Les termitières de *Macrotermes* et *Cubitermes* en Afrique, d' *Odontotermes* et *Macrotermes* en zone Orientale, de *Syntermes* et *Cornitermes* en zone Néotropicale , d' *Amitermes* , de *Coptotermes* et de *Nasutitermes* en Australie hébergent, le fait est bien connu, des organismes très différents, les plus nombreux étant d'autres arthropodes, au premier rang desquels d'autres termites et des fourmis. Des représentants de ces deux groupes peuvent parfois être représentés par des dizaines d'espèces dans une seule structure (Mill 1984b), et même plus d'une centaine (Grassé 1986). Pour cette raison, ces espèces hospitalières sont qualifiées de clés-de-voûte écologiques (Redford 1984) .
Il en va de même pour certaines fourmis, qui hébergent - beaucoup moins fréquemment mais parfois tout de même - des termites, aux côtés d'autres organismes. Les études mettant en évidence la structure de leurs nids et leur dominance écologique sont nombreuses et ne peuvent être citées ici sans alourdir notre propos à l' excès. Nous reportons simplement ici les documents (publiés ou non) faisant mention de la présence de colonies d'isoptères dans leurs structures:
FORMICA (nombreuses espèces concernées): Fitch 1858, Mc Cook 1877 / 1879, King 1897 (4 espèces)
LASIUS : Forbes 1879 (" *Formica nigra* " = *Lasius niger*)
King 1897 (*Lasius flavus* , *L. "claviger" (?)*)
Smythe and Coppel 1964, Maistrella - com. pers. - (*Lasius* sp.)
MYRMECIA (nombreuses espèces concernées): Wheeler 1933, Douglas and Mc Kenna 1970 , Gray 1974 (2 espèces), Higashi and Peeters 1990
ATTA : Emerson 1952, Araujo 1970, Weber 1972, Heleva and al. 1985, Bazire - Benazet 1993 (com. pers.)
SOLENOPSIS (groupe des fourmis de feu) : Collins & Markin 1971 (*S . saevissima*), Trager 1991 (*S . geminata*)
IRIDOMYRMEX (groupe des fourmis à viande) : Hill 1941 (*I . sanguineus* , *I . detectus*) Greaves & Hugues 1974, Greenslade 1975 (*I . purpureus*)
CAMPONOTUS : Silvestri 1903, Wasmann 1915, Josens 1972
FOURMIS GRANIVORES : Mc Cook 1882 (*Pogonomyrmex occidentalis*) et vraisemblablement d'autres cas (Darlington com. pers.).

Tendances inquilines chez des termites.

Que certains termites aient une propension naturelle à s'installer dans les structures d'autres isoptères est un phénomène parfaitement connu. Grassé (1984) dit que le termite attire le termite. Certains d'entre eux sont de véritables parasites sociaux: *Incolitermes* et *Ahamitermes* en Australie (Calaby 1956), *Inquilitermes* et *Serritermes* en zone tropicale (Araujo 1970), au moins un *Ancistrotermes* (*A . crucifer*) en Afrique (Grassé 1984), des *Discupiditermes* et d'autres genres moins connus en zone Orientale (Roonwal 1970). Des Termitidae s'installent parfois dans des fourmilières .
Voici des documents faisant mention de tels cas :

MACROTERMITINAE: Ackonor (1983) -*Microtermes*- , Bagine (com. pers.)-*Ancistrotermes* - .
TERMITINAE: Gray 1974 (*Protocapritermes krisiformis*), Hill 1941
(*Microcerotermes fugax*)
APICOTERMITINAE : Wasmann 1915, Weber 1943, Josens 1972, Fontes 1986
NASUTITERMITINAE : Silvestri 1903, Emerson 1952, Araujo 1970, Fontes 1986

Au sein de la famille des Rhinotermitidae, les Heterotermitinae sont très fréquemment trouvés dans des fourmilières; qu' on en juge à travers les références suivantes:
Heterotermes :*H.ceylonicus* chez *Aneuretus simoni* (Jayasuriya and Traniello 1985)
H . ferox chez : -*Iridomyrmex detectus* -fréquemment-(Hill 1941)
-*Iridomyrmex purpureus* -2 cas - (Greaves & Hugues 1974)
- *Myrmecia simillima* - 2 cas - (Gray 1974)
- *Myrmecia pyriformis* (Gray 1974)
Reticulitermes :" *Termes frontalis* " - donc à glande frontale avec canule bien visible, ce qui ne peut appartenir, en région Néarctique, qu' à un Rhinotermitidae *Reticulitermes* sp. - chez *Formica rufa* (Fitch 1858)
Reticulitermes sp. chez *Solenopsis saevissima* (Collins and Markin 1971)
R . lucifugus chez: *Lasius niger (Formica nigra)* (Forbes 1879)
Lasius sp. - régulièrement - (Maistrella com. pers.)
R . flavipes chez : *Aphaenogaster fulva* (Adams 1915),
Pogonomyrmex occidentalis (Mc Cook 1882)
Lasius sp. - fréquemment - (Smythe and Coppel 1964 / 1976)
L . "claviger" (?) (King 1897)
L . flavus (King 1897)
Formica rufa (Mc Cook 1877)
F . exsectoides (Mc Cook 1879)
F . fusca var . *subscericea* (King 1897)
F . integra (King 1897)
F . pallidefulva fuscata (King 1897)
F . obscuripes (King 1897)
De nouvelles recherches s'imposent pour éclaircir la nature réelle des rapports que des représentants de cette dernière espèce lient avec des fourmis très diverses (car des associations pacifiques existent également dans le nid du termite, avec des fourmis de genres différents de ceux précédemment cités, comme *Camponotus* et *Tapinoma* - Smythe and Coppel 1976).
Notons aussi que *R . flavipes* possède le même composé attractif: une citone insaturée (2-méthyle-2-heptène-6-one) que la fourmi *Iridomyrmex detectus* (Smythe 1966) . Cette citone mériterait donc d'être recherchée chez *Heterotermes ferox* , fréquemment présent dans les structures de cette fourmi, comme il a été mentionné plus haut (Hill 1941).

Mutualisme: un phénomène pivot négligé et sous-évalué .

Forts peu observés, les mécanismes mutualistes constituent pourtant des éléments absolument déterminants dans les rapports entre insectes sociaux terricoles. Ils peuvent s'exprimer essentiellement à travers 3 "modalités" principales, les deux premières pouvant être regroupées sous le terme de "mutualisme" sans nécessité de rapports continus et harmonieux entre les colonies concernées .

1. Utilisation réciproque des produits du voisin . Ce phénomène a une fréquence d'occurence extrêmement élevée, du fait de la généralité des associations termites-fourmis dans des complexes de nids. Il peut concerner les constructions, les galeries, les oeufs, les fluides corporels, les cadavres, et le transfert d'un groupe à l'autre de pucerons et de leur miellat, ainsi que d'acariens et de collemboles associés. Dans ce dernier cas, la conséquence peut être parfois négative pour le récepteur (parasitisme direct ou compétition trophique) mais se révèle bénéfique dans certains cas

(prédation des acariens parasites et des nématodes, prédation de champignons compétiteurs voire pathogènes, de collemboles pilleurs de réserves alimentaires) . Le transfert concerne, dans certains cas, d'autres espèces de termites ou de fourmis, étroitement commensales des colonies principales (Smythe and Coppel 1976, Wasmann 1915, Ettershank 1965, Jaffe and al. 1995.).

2.Protection. Un insecte social terricole aux capacités de combat particulièrement développées, peut jouer le rôle de véritable protecteur d'un complexe de nids, lorsqu'il est associé à de nombreuses autres espèces. Ceci peut intervenir même s'il a des tendances initiales agressives, car il s'avère que la situation se stabilise progressivement (Mill 1984b, Holt 1990). Certaines observations particulièrement détaillées peuvent être trouvées dans Coles (1980) et Redford (1984) . On peut trouver plusieurs fois des *Camponotus* supposées protectrices, toujours de termites: dans leur propre nid (Silvestri 1903, Wasmann 1915) ou dans celui des isoptères (Wasmann 1915, Higashiand and Ito 1989). Les effets de la présence de fourmis appartenant à ce genre dans les nids de *Cubitermes* (Williams 1959), soigneusement évitées par des *Dorylus* quand ces dernières attaquent les termites (Dejean et Ruelle 1995), mériteraient une étude particulière. Par ailleurs, des fourmis non spécifiées par les auteurs, mais dont la description évoque beaucoup des *Camponotus* , sont trouvées régulièrement dans diverses termitières, en contact direct avec les constructeurs du nid, et sans rapport prédationnel avec eux (Hubbard 1877, Marais 1938).
On peut trouver d'autres exemples concernant des fourmis à viande -*Iridomyrmex* - (Wheeler 1936, Hill 1941, Greaves and Hugues 1974), des fourmis de feu - *Solenopsis* - (Weber 1972, Collins & Markin 1971, Trager 1991) des Nasutitermitinae - *Nasutitermes, Velocitermes, Diversitermes* - (Wasmann 1915, Coles 1980, Redford 1984, Fontes 1986).
Dans les trois derniers cas, les protecteurs interviennent parfois dans des nids appartenant à d'autres espèces, mais beaucoup plus souvent dans le leur: ils réunissent alors les statuts de protecteur actif et de clé-de-voûte écologique.
Les ennemis visés par ce type d'association sont en premier lieu des vertébrés myrmécophages: leur pouvoir destructeur sur les nids est important ; dans ce cadre, les Nasutitermitinae font jouer à leur sécrétion frontale le rôle d'un véritable tanin animal. Intervenant en premier lieu contre les destructeurs les plus redoutables (*Homo sapiens* excepté), ils sont indiscutablement les premiers défenseurs de complexes fourmis - termites. En second lieu seulement, interviennent des arthropodes prédateurs: des myriapodes (les termites étant aussi bien placés que les fourmis pour leur faire face - Goldberg 1971 -) des araignées, des coléoptères carabiques. Des fourmis telles que *Dorylus (Typhlopone) , Linepithema humile , Pheidole megacephala* sont bien sûr largement concernées. Les "protecteurs / clés-de-voûte" - fourmis de feu, fourmis à viande, *Nasutitermes* - peuvent parfois être les agresseurs vis-à-vis desquels le complexe cherche à s'abriter (Silvestri 1903, Hill 1922, Araujo 1970, Higashi and Ito 1989, Porter and Savignano 1990).D'autres termites agresseurs peuvent être concernés , notamment différents Termitinae.
3.Symbiose. Un rapport détaillé sur la question fera l'objet d'une future communication. Par conséquent, nous nous tiendrons ici aux éléments généraux.
Contrairement aux hypothèses présentées dans le passé (Wheeler 1936), la symbiose n'a pas de caractère spécifique: elle répond simplement à des conditions écologiques nécessaires et suffisantes : - Usurpation partielle d'un réseau-nid
- Temps de présence suffisamment long pour permettre une harmonisation chimique avec la colonie hôtesse
- Usurpateurs en très petit nombre

Il y a alors établissement d'une harmonie symphile . Les insectes des mêmes espèces peuvent très bien entretenir des relations antagonistes, dans la même région, si les conditions de mise en contact sont différentes.
Par ailleurs, certains éléments peuvent parfois intervenir comme médiateurs et catalyseurs dans la mise en place de telles relations, comme les oeufs et leur stockage (Smythe and Coppel 1976), la présence d'aphides (King 1897).

D'autres ont même des potentialités d'induction évolutive (transfert du termite d'une *Serviformica* vers une fourmi dulotique lors d'un raid de cette dernière - déduit des cas d'inquilinisme d'un isoptère observés par King 1897-) ; utilisation directe du commensal comme auxiliaire dans les conflits (Swartz com. pers.).

DISCUSSION

Indépendamment de la forte présence du prédateur *Megaponera foetens* , en dépit des assauts des*Dorylus* souterraines, les seuls Termitinae, Apicotermitinae et Nasutitermitinae sont aussi richement représentés, en Afrique, que l'ensemble des Formicidae (Pearce and al. 1993, Hölldobler and Wilson 1990). Comme le dit très judicieusement J.B Cragg, dans sa préface à l'ouvrage de Brian (1978): "There *(en Afrique)* and in many other parts of the world, their *(aux termites)* only serious competitor is *Homo sapiens* ."

Quant à leurs rapports avec l'autre groupe d'insectes sociaux terricoles dominants, les fourmis, il ne débouche jamais sur une antinergie dans des conditions non perturbées par l'homme.

Il a été démontré dans la présente étude que prédation et compétition avaient des répercussions bien moindres que précédemment envisagées. De plus, on peut constater, à partir des observations de terrain de Room (1972) aussi bien que d'un travail d'écologie théorique de Bodini (1991) que les éléments de la triade Mutualisme - Compétition - Prédation deviennent successivement interchangeables , si l'on prend en compte l'inclusion des biocoenoses à petit nombre d'intervenants dans des écosystèmes plus vastes, à interactions multiples , qui modifient les profils des conséquences de tel ou tel mécanisme.

Les seuls cas d'antibiose (disparition des populations consécutivement à une dissociation du complexe) résulte toujours d'une intervention destructrice de l'être humain sur le milieu , à l'échelle individuelle (brisure du nid) avec les termites comme victimes dans 99, 9 % des cas, et collective .

On peut citer, pour le second cas, les disparitions massives de *Macrotermes* , massacrés sur des étendues considérables, par des *Dorylus (Typhlopone) dentifrons* , pendant 4 ans, consécutivement à des modifications fondamentales dans les pratiques culturales (Bodot 1967), ou celle de populations de fourmis, au Sri-Lanka, du fait de la surdominance des termites dans un milieu totalement perturbé par la destruction de la forêt ombrophile (Wilson and al. 1956, Jayasuriya 1980).

De ce point de vue, il est certain que la qualité des rapports entre termites et fourmis se dégrade sensiblement à l'heure actuelle. Les conséquences sont gigantesques, concernant des organismes à l'impact décisif sur la nature des sols, donc de la flore et de la faune . Certaines d'entre elles prendront probablement l'aspect du "retour de baton" comme c'est déjà le cas avec les souches virales des forêts tropicales.

L'essentiel des relations repose toujours, néanmoins, sur des associations non ou très faiblement conflictuelles. La fréquence élevée de simultanéité des essaimages de fourmis et de termites (Wynne-Edwards 1962, avec un exemple précis dans Weesner 1970) suivie du choix de sites de nidification homologues (Nutting 1969, Hölldobler and Wilson 1990) laisse supposer que dans de très nombreux cas, le commensalisme débute très précocément, peut-être dès la fondation des sociétées ou immédiatement après celle - ci . La synthèse des signaux de reconnaissance sociale des commensaux peut s'effectuer très aisément dans cette situation (par exemple après habituation à " l'odeur " des voisins à travers une mince cloison de terre).

Le véritable élément central, qui donne sa forme générale à l'écosystème des insectes eusociaux terricoles, est le mutualisme, et non pas l'antagonisme en général et la prédation en particulier.

REMERCIEMENTS

Je remercie le Dr Alain Dejean, des Universités de Toulouse et de Yaoundé, pour m'avoir incité à "passer à l'acte" de recherche et de production personnelle, le Pr Daniel Lebrun, de l'Université de Nantes, pour son indulgence, sa gentillesse et ses encouragements constants dans cette besogne incertaine, et bien sûr, mon épouse Isabelle, pour sa compréhension et sa patience.

REFERENCES

Ackonor , J. B., 1983. The nest and nesting habits of the ant *Cataulacus guineensis* F. Smith (Hymenoptera , Formicidae) in a ghanaian cocoa farm. *Insect Sci. Appli. ,4 (3)* : 267-283.

Adams , C. C., 1915. Ecologically annotated list. II. Forest invertebrates. Termites. *Bull . Illinois State Lab . Natur . Hist . , 11* : 208 - 209.

Araujo , R. L., 1970 . Termites in the Neotropical Region , 527 - 576 , dans : *Biology of termites II* , Krishna , K. et F. M. Weesner eds. , Academic Press, New York et Londres : 643 pages.

Batra, S. W. T. , 1980. Nests of the solitary bee, *Anthophora antiope* , in Punjab, India. *J. Kans. entomol. Soc., 53* : 112 - 114.

Bennett, F. D., 1964. Notes on the nesting site of *Centris derasa*. *Pan - Pacific Entomologist, 40* : 125 - 128.

Bodini, A., 1991. What is the role of predation on stability of natural communities? A theoretical investigation .*Biosystems, 26* : 21 - 30.

Bodot, P., 1967. Etudes écologiques et biologiques des termites des savanes de basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc., 14* : 229 - 258.

Brian, M. V., 1978. *Production ecology of ants and termites. International Biological Program 13* . Cambridge University Press. 409 pages.

Calaby, J. H., 1956. The distribution and biology of the genus *Ahamitermes* (Isoptera). *Aust. J. Zool., 4* : 111 - 124 .

Coles, H., 1980. Defensive strategies in the ecology of Neotropical termites. *Thèse non publiée,* Université de Southampton : 243 pages.

Collins, H. L. et G. P. Markin, 1971. Inquilines and other arthropods collected from nests of the imported fire ants, *Solenopsis saevissima* Richteri. *Ann. Ent. Soc. Amer., 64 (6)* : 1376 - 1380.

Dejean, A. et J. E. Ruelle, 1995. Importance of *Cubitermes* termitaries as shelter for incipient termite colonies. *Ins. Soc., 42 (2)* : 129 - 136.

Douglas, A. M. et L. N. Mc Kenna, 1970. Observations on the bull - dog ant, *Myrmecia vindex*. *West. Aust. Nat., 11 (6)* : 125 - 127.

Emerson, A. E., 1952. The Neotropical genera *Procornitermes* and *Cornitermes* (Isoptera, Termitidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 99 (8)* : 475 - 540.

Emerson, A. E., 1955. Geographical origins and dispersions of termite genera. *Fieldiana Zool., 37* : 465 - 521.

Emerson, A. E. et K. Krishna, 1975. The termite family Serritermitidae (Isoptera). *Amer. Mus. Novitates, 2570* : 1 - 31.

Ettershank, G., 1965. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera, Formicidae). *Aust. J. Zool., 14* : 73 - 171.

Fitch, A., 1858. Fourth Report on the noxious and other insects of the State of New-York. *Trans. New -York State Agr. Soc., 17* : 688 - 814.

Fontes, L. R., 1986. Two new genera of soldierless Apicotermitinae from the Neotropical Region (Isoptera, Termitidae). *Sociobiology, 12* : 285 - 297.

Forbes, H. O., 1879. Termites kept in captivity by ants. *Nature, 19* : 4 - 5.

Goldberg, J., 1971. Comportement agressif du termite de Saintonge (*Reticulitermes santonensis*) envers deux espèces de myriapodes. *Revue du comportement animal, 5* : 141 - 142.

Grassé, P. P., 1982, 1984, 1986. *Termitologia*. 3 tomes.
Tome 1: *Anatomie, physiologie, reproduction des termites* : 676 pages, 1982.
Tome 2:*Fondation des sociétés, construction* : 613 pages, 1984.
Tome 3: *Comportement, socialité, écologie, évolution, systématique* : 715 pages, 1986.

Fondation Singer - Polignac, éditions Masson .

Gray, B., 1974. Associated fauna found in nests of *Myrmecia* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc., 21* : 289 - 300.

Greaves, J. et R. D. Hugues, 1974. The population biology of the meat ant. *J. Aust. Ent. Soc.,13* : 329 - 351 .

Greenslade, P. J. M., 1975. Short- term change in a population of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera, Formicidae). *Aust. J. Zool., 23* : 511 - 522.

Heleva, J. V. T., H. F. Howden et A. J. Ritchie, 1985. A review of the new world genera of the myrmecophilous and termitophilous subfamily Hetaeriinae (Coleoptera, Histeridae). *Sociobiology, 10* : 127 - 386.

Higashi, S. et F. Ito, 1989. Defense of termitaria by termitophilous ants. *Oecologia, 80* : 145 - 147.

Higashi, S. et C. P. Peeters, 1990. Worker polymorphism and nest structure in *Myrmecia brevinoda* Forel (Hymenoptera, Formicidae). *J. Aust. Entom. Soc., 29* : 327 - 331.

Hill, G.F., 1922. Description and biology of some north australian termites. *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, 47* : 142 - 160.

Hill, G. F., 1941.*Termites (Isoptera) from the Australian Region* . Government Printer, Melbourne: 479 pages.

Hölldobler,B. et E.O.Wilson, 1990. *The ants.* Harvard University Press, Cambridge (U. S. A.): 732 pages .

Holt, J. A., 1990. Observations between meat ants and termites in tropical Australia. *J. Trop. Ecol., 6* : 379 - 382 .

Holt, J. A. et P. J. M. Greenslade, 1979. Ants in mounds of *Amitermes laurensis. J. Aust. Entom. Soc., 18* : 349 - 361.

Hubbard, H. G., 1877. Notes on the tree nests of termites in Jamaica. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 19* : 267 - 274.

Jaffe, K., C. Ramos et S. Issa, 1995. Trophic interactions between ants and termites sharing common nests. *Ann. Entom. Soc. Amer., 88 (0)* : 6 pages.

Jayasuriya, A. K., 1980. The behavior and ecology of *Aneuretus simoni* Emery. *Thèse non publiée,* Harvard University, Cambridge, Mas.

Jayasuriya, A. K. et J. F. A. Traniello, 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae, Aneuretinae). I. Distribution, abundance, colony structure and foraging ecology. *Ins. Soc., 32 (4)* : 363 - 374.

Josens, G., 1972. Etudes biologiques et écologiques des termites (Isoptera) de la savane de Lamto Pakabo (Côte d'Ivoire). *Thèse non publiée,* Université libre de Bruxelles.

King, G. B., 1897. *Termes flavipes* Kollar and its association with ants. *Ent. News, 8* : 193 - 196.

Lee, K. E. et T. G. Wood, 1971. *Termites and soils.* Academic Press, Lond., N - Y. : 251 pages.

Lemaire, M., C. Lange, J. Lefebvre et J-L Clément, 1986. Stratégie de camouflage du prédateur *Hypoponera eduardi* dans les sociétés de *Reticulitermes* européens. Actes Coll. *Ins. Soc., 3* : 97 - 101.

Lepage, M., 1981. Etude de la prédation de *Megaponera foetens* (F.) sur les populations récoltantes de Macrotermitinae dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). *Ins. Soc., 28 (3)* : 247 - 262.

Lepage, M. et J. P. E. C. Darlington, 1984. Observations on the ant *Carebara vidua* F. Smith preying on termites in Kenya. *J. Nat. Hist., 18* : 293 - 302.

Longhurst, C., Johnson, R. A. et T. C. Wood, 1979. Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Santschi) (Formicidae, Myrmicinae) on termites in southern Guinea savanna, Nigeria.*Oecologia, 38* : 83 - 91.

Marais, E., 1938. *Moeurs et coutumes des termites. Etude de la fourmi blanche de l'Afrique du Sud* . Editions Payot: 196 pages.

Mc Cook, H. C., 1877. Mound - making ants of the Alleghenies, their architecture and habits. *Trans. Amer. Ent. Soc., 6* : 253 - 296.

Mc Cook, H. C., 1879. Note on mound-making ants. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.,* 154 - 156.

Mc Cook, H.C., 1882. *The honey ants of the Garden of the Gods, and the occident ants of the american plains.* J. B. Lippincott & Co., Philadelphia : 188 pages.

Mill, A. E., 1981. Observations on the ecology of *Pseudomyrmex termitarius* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae) in brazilian savannas. *Rev. Bras. Entomol., 25* : 271 - 274.

Mill, A. E., 1983. Foraging and defensive behaviour in Neotropical termites. *Thèse non publiée,* Université de Southampton: 264 pages.

Mill, A. E., 1984a. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *J. Nat. Hist., 12* : 405 - 410.

Mill, A. E., 1984b. Termitarium cohabitation in Amazonia: 129 - 137, dans:*Tropical Rain forest,* Chadwick, A. C., et S. L. Sutton eds. The Leeds Symposium.

Nutting, W. L., 1969. Flight and colony foundation : 233 - 282, dans: *Biology of termites I,* Krishna, K. et F. M. Weesner eds., Academic Press (N-Y. and Lond.): 598 pages.

Pearce, M.J., S. Bacchus et J. W. M. logan, 1993. What termite ? A guide to identification of termite pest genera in Africa. *N.R.I. Technical Leaflet 4* : 19 pages.

Porter, S. D. et D. E. Savignano, 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology, 71* : 2095 - 2106.

Redford, K. H., 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera,Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica, 16* : 112 - 119.

Room, P. M., 1972. The constitution and natural history of the fauna of the Mistletoe *Tapinanthus bangwensis* (Engl.& K. Krause) growing on cocoa in Ghana. *J. Anim. Ecol., 41* : 519-535.

Roonwal, M. L., 1970. Termites of the Oriental Region: 315 - 392, dans : *Biology of termites II,* Krishna, K. et F.M. Weesner eds. Academic Press (N-Y. and Lond.): 643 pages.

Sennepin, A., 1995. Relations entre fourmis et termites. Des termites assaillants, fiction ou réalité ? *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France, 17 (3)* : 121-124.

Silvestri, F., 1903. Contribuzione alla conoscenza dei termitidi e termitofili dell' America meridionale. *Redia, 1* : 1 - 234.

Smythe, R.V., 1966. The behavior of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar) with notes on other species. *Thèse non publiée,* Université du Wisconsin : 206 pages.

Smythe, R.V. et H.C. Coppel, 1964. Preliminary studies on ant - termite relationships in Wisconsin. *Ent. Soc. Amer., Proc. North. Centr. Br., 19* : 133 - 135.

Smythe, R.V. et H.C. Coppel, 1976. The eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar), and the common thief ant *Solenopsis molesta* (Say), in the laboratory, with notes on other associated species. *Wisc. Acad. Sci. Lett., 61* : 95 - 102.

Thorne, B. L. et R.B. Kimsey, 1983. Attraction of Neotropical *Nasutitermes* termites to carrion. *Biotropica, 15* : 295 - 296.

Trager, J.C., 1991. A revision of the fire ants *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *J. N-Y. Entom. Soc., 99 (2)* : 141 - 198.

Wasmann, E., 1915. *Das Gesellschaftsleben der Ameisen . Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten* . Münster : 413 pages.

Weber, N.A., 1943. The ants of Imatong mountains, Anglo - Egyptian Sudan. *Bull. Mus. Comp. Zool., 93* : 264 - 389.

Weber, N.A., 1944. The Neotropical Coccid - tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Ann. Entomol. Soc. Am., 37* : 89 - 122.

Weber, N.A., 1972. Gardening ants, the Attines. *Memoirs of the American Philosophical Society, 92* : 146 pages.

Weesner, F.M., 1970. Termites of the Nearctic Region : 477 - 526, dans: *Biology of termites II,* Krishna K. et F.M. Weesner eds. Academic Press (N-Y. , Lond.) : 643 pages.

Wheeler, W.M., 1933 . *Colony founding among ants, with an account of some australian species* . Harvard University Press Publications, Cambridge, Mas. : 179 pages.

Wheeler, W.M., 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci., 71* : 159 - 243.

Whitford, W.G. et J.B. Gentry, 1981. Ant communities of south longleaf pine plantations. *Environ. Entomol., 10* : 183 - 185.

Williams, R. M. C., 1959. Colony development in *Cubitermes ugandensis* Fuller (Isoptera, Termitidae). *Ins. Soc., 6* : 291 - 304.

Wilson, E. O., T. Eisner, C. Wheeler et J. Wheeler, 1956. *Aneuretus simoni* Emery, a major link in ant evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool., 115* : 81 - 99.

Wynne - Edwards, V.C., 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour* . Hafner, New - York.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 143-152 (1996)

LA DIVISION DU TRAVAIL DANS UN GROUPE DE JEUNES OUVRIERES CHEZ LA FOURMI *ECTATOMMA RUIDUM* (PONERINAE)

Bruno CORBARA*

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667, Université Paris XIII, Av. J.-B. Clément, F- 93430 Villetaneuse, France

Résumé : Dans des travaux antérieurs, réalisés sur des sociétés naturelles de la Ponerinae *Ectatomma ruidum*, nous avions mis en évidence la grande flexibilité comportementale des ouvrières de cette espèce. Pour affiner ce résultat, obtenu à l'issue d'études descriptives, nous nous intéressons ici à l'organisation sociale dans des groupes expérimentaux d'ouvrières sans reine formés : (1) de 30 fourmis représentatives des ouvrières constituant une société naturelle et (2) de 30 très jeunes ouvrières. Nous y avons mis en évidence, comme dans le cas des sociétés naturelles, une division du travail, avec, en particulier, des ouvrières spécialisées sur les soins au jeune couvain et d'autres sur le fourragement.

Mots-clés : Polyéthisme, Ponerinae, *Ectatomma ruidum.*

Summary : Division of labour in a group of callow workers of the ant *Ectatomma ruidum* (Ponerinae).
In a previous study of the division of labour within natural colonies of the Ponerinae *Ectatomma ruidum*, we demonstrated a high level of behavioural flexibility in the workers of this species. To improve this result, obtained by means of descriptive studies, we study here the social organization in queenless groups of ants constituted (1) of 30 workers representative of a natural colony, and (2) of 30 callow workers. We show that a division of labour does exist in these groups which include nurses and foragers, as it is the case for natural colonies.

Key-words : Polyethism, Ponerinae, *Ectatomma ruidum.*

INTRODUCTION

A la vision consistant à considérer qu'il existe, chez les fourmis, une division du travail liée à l'âge et que certains individus s'écartent de ce schéma en fonction d'une certaine dose de "variabilité individuelle", nos travaux antérieurs, effectués sur la Ponerinae *Ectatomma ruidum*, (voir en particulier : CORBARA, 1996 *sous presse*), nous ont amené à substituer une vision émergentielle du polyéthisme d'âge. Selon cette dernière, les ouvrières qui font preuve d'une grande flexibilité comportementale, sont soumises à un environnement social (et non social) qui détermine leur spécialisation. Les phénomènes de régulation comportementale et sociale, loin d'être exceptionnels et limités à des conditions particulières, seraient la manifestation d'un processus permanent. En d'autres termes, dans la fourmilière, la régulation est la règle. Une des façons de tester la validité de cette hypothèse consiste à étudier l'organisation sociale dans des groupes d'ouvrières du même âge : nous nous intéressons ci-dessous à la division du travail dans un tel groupe expérimental, constitué de très jeunes ouvrières.

---

* Adresse actuelle : LAPSCO (URA CNRS 1719)
Université Blaise Pascal, 34 Avenue Carnot, 63037 Clermont-Ferrand Cédex

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis utilisées dans ce travail proviennent de différentes sociétés d'*E.ruidum* élevées au laboratoire et originaires de la région du Soconusco (Etat du Chiapas, Mexique). Pour cette étude, nous avons utilisé un dispositif expérimental permettant de transformer 30 nids individuels en un nid collectif unique. Ce dispositif (voir Figure 1), conçu par ailleurs pour l'étude des phénomènes d'agrégation de couvain, permet une mise en contact quasi-instantanée et sans manipulation directe, de fourmis préalablement isolées. Il est formé d'une partie fixe et de pièces mobiles. La partie fixe est constituée d'une boîte rectangulaire en plexiglass, divisée dans sa longueur en trois zones. La zone centrale, dont le fond est en plâtre (2cm d'épaisseur), couvre la moitié de la surface totale; elle correspond à la partie "nid" du dipositif (en blanc sur la Figure 1). Son humidification est assurée à l'aide d'un tube en plastique scellé dans le plâtre et percé de nombreux trous. La disposition de ce tube permet une humidification homogène des différentes parties du nid, l'alimentation en eau étant assurée aux deux extrémités du tube. Les deux zones périphériques (en grisé sur la Figure 1) qui correspondent au "monde extérieur", sont en plexiglass granuleux et mat, adapté à la photographie au flash (surface anti-reflets). La zone "nid" est séparée des deux zones "monde extérieur" par deux cloisons fixes en plastique (notées **1** sur la Figure 1.**A**) percées, chaque centimètre, de trous circulaires de 4 mm de diamètre (notés **2**) qui permettent aisément le passage d'une fourmi. La zone "nid" est séparée en deux, dans sa largeur, par une barre amovible en plastique de 1,5mm d'épaisseur (notée **3**) et qui divise donc l'ensemble du dispositif en deux parties symétriques. Chacune de ces dernières est divisée en 15 parties, dans le sens de la longueur, par un ensemble de cloisons amovibles en plastique de 0,8mm d'épaisseur (notées **4** sur la Figure). Ces dernières sont reliées entre elles, à leur extrémités externes, par une barre ou par un fil de nylon (noté **5**) permettant de les faire coulisser simultanément. Toutes les cloisons amovibles (**3** et **4**) sont percées de trous (0,5 mm de diamètre) disposés régulièrement, qui favorisent la circulation de l'air entre les loges et permettent d'éventuels contacts antennaires entre ouvrières de loges voisines. L'ensemble du dispositif est recouvert d'une vitre pouvant glisser. Lorsque toutes les cloisons amovibles sont en place (Figure 1.**A**), le dispositif expérimental est donc constitué de 30 unités indépendantes ("nid"+"monde extérieur") de 10 cm^2 (5 cm^2 pour la partie "nid" et 5 cm^2 pour la partie "monde extérieur"). Lorsqu'on enlève les cloisons amovibles (voir Figure 1.**B**), le dispositif se transforme en une seule unité présentant une zone "nid" de 150 cm^2 encadrée de deux zones "monde extérieur" de 75 cm^2 (Figure 1.**C**). Toutes les expérimentations utilisant ce dispositif ont été effectuées sans que les zones "nid" ne soient maintenues à l'obscurité. La différence de nature du plancher (plâtre humidifié *vs* plexiglass) suffit à ce que les fourmis opèrent la distinction : le couvain est systématiquement déposé dans la zone "nid" en plâtre.

Pour les deux expériences présentées ici, nous avons procédé comme suit : 30 fourmis ont été prélévées dans leur(s) société(s) d'origine, puis marquées individuellement à l'aide d'une pastille numérotée (voir FRESNEAU & CHARPIN, 1977). Une goutte de mélange miel-pomme et un fragment d'insecte, disposés sur un petit morceau de papier, ont été déposés dans chaque petit "monde extérieur". Le couvain dans un premier temps, puis les ouvrières, ont été introduits dans les parties "nid" du dispositif expérimental (en position A), chacune en présence de deux oeufs, de deux larves (une petite et une grande) et d'un cocon. Les ouvrières ont été maintenues séparées pendant une période de 48 heures (période d'isolement, voir Figure 2). Les cloisons amovibles ont alors été enlevées. Après la réunion des ouvrières, la structuration spatiale du nid est toujours très rapide, le couvain étant agrégé au bout de 15 minutes environ. Les ouvrières ont été maintenues regroupées pendant quatre jours (période de regroupement, voir Figure 2). Leur comportement a été enregistré toutes les 30 minutes, pendant les périodes d'isolement et de regroupement, à l'aide d'une technique photographique automatisée (CORBARA et coll., 1986). Les données que nous présentons ici concernent exclusivement 100 relevés successifs obtenus 24 heures après le regroupement (période d'étude, voir Figure 2). De la nourriture fraiche a été déposée dans les deux "mondes extérieurs", juste avant le début de la période d'étude.

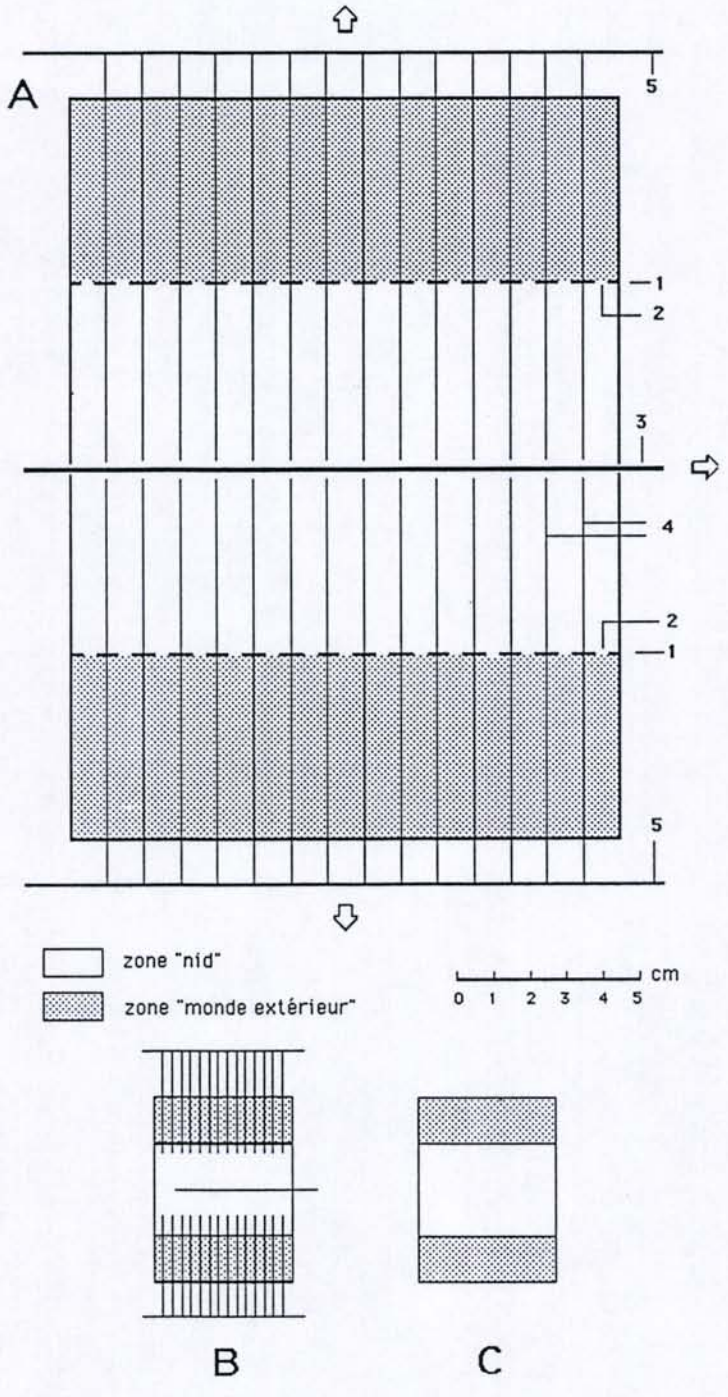


Figure 1.
Schéma du dispositif expérimental.
1 : Cloison fixe séparant la zone nid des deux zones "monde extérieur'. 2 : Trous circulaires faisant communiquer la zone nid et les deux zones "monde extérieur". 3 : Barre amovible séparant le dispositif en deux parties symétriques. 4 : Cloisons amovibles séparant les ouvrières isolées. 5 : Barres permettant de retirer les cloisons amovibles. A : Le dispositif permet d'isoler 30 ouvrières. B : Ouverture des parties amovibles. C : Le dispositif comporte une partie nid et deux parties "monde extérieur".

Experimental device.
1 : Immobile partition that keep the "nest area" separated from the two "external areas". 2 : Circular holes linkng the nest area and the two external areas. 3 : Movable wall separating the device into two symetrical parts. 4 : Movable walls. 5 : Movable walls opener. A : The device allows to isolate 30 workers. B : Opening of the walls. C : The device is made of a nest area and two external areas.

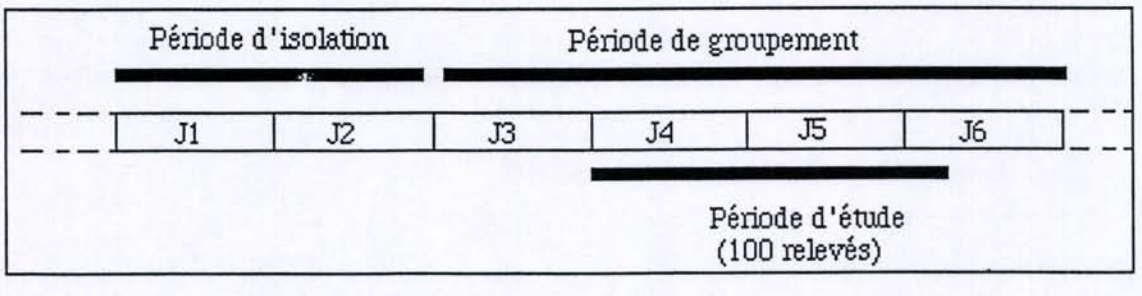


Figure 2. *Protocole expérimental.*
Experimental protocol

1ère Expérience (EREX1)

Son objectif est d'étudier les caractéristiques de la division du travail au sein d'un groupe d'ouvrières sans reine qui est maintenu dans le dispositif expérimental. Les 30 ouvrières constituant le groupe EREX1 (pour : **E**ctatomma **R**uidum groupe **EX**périmental n° 1) ont été prélevées dans une même société-mère comprenant 230 ouvrières, selon le protocole suivant : trois ouvrières provenaient du "monde extérieur", trois du tunnel de sortie et trois de chacune des huit chambres successives du nid. Nous basant sur les corrélations existant entre organisation spatiale et organisation sociale (voir FRESNEAU et coll., 1989), nous avons ainsi maximisé les chances d'obtenir un groupe d'ouvrières représentatives, en termes de profil comportemental, de celles qui composent la société-mère.

2ème Expérience (EREX2)

Cette expérience a pour objectif de rechercher en évidence s'il existe une division du travail dans un groupe sans reine, constitué exclusivement d'ouvrières âgées de quelques jours.

Comme chez la plupart des Ponerinae, l'évolution démographique dans les sociétés d'*E.ruidum* est très lente. Dans les cas les plus favorables, nous avons pu obtenir, au laboratoire, des sociétés à fort effectif (approchant les 1000 ouvrières) et produisant à certaines périodes de l'année, cinq, six, exceptionnellement sept ouvrières dans une journée. Il n'a jamais été possible d'obtenir 30 ouvrières d'une même société en moins de six jours. Pour constituer des groupes de jeunes ouvrières, nous avions deux solutions : la première consistant à regrouper des individus provenant de sociétés différentes, et la seconde à augmenter l'écart d'âge entre ouvrières ; dans le cas d'EREX2 nous les avons utilisé conjointement. Les 30 ouvrières ont été prélevées dans deux sociétés-mères A et B, à cinq jours d'intervalle :

- six ouvrières ont été prélevées le 1er jour (leurs numéros d'identification commencent par un "1"). Ce sont, avec entre parenthèses leur colonie d'origine : la 12 (A), la 15 (A), la 16 (A), la 17 (B), la 18 (B) et la 19 (B);
- cinq ouvrières ont été prélevées le 2ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 2) : la 20 (A), la 21 (A), la 23 (A), la 24 (B) et la 26 (B);
- six ouvrières ont été prélevées le 3ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 3) : la 30 (A), la 31 (A), la 32 (A), la 33 (B), la 34 (B) et la 35 (B).
- cinq ouvrières ont été prélevées le 4ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 4) : la 40 (B), la 42 (B), la 44 (B), la 46 (A) et la 48 (A);
- six ouvrières ont été prélevées le 5ème jour (leurs numéros d'identification commencent par 5) : la 52 (B), la 53 (B), la 54 (B), la 55 (B), la 56 (A) et la 59 (A).

Les ouvrières prélevées le 1er jour ont été marquées puis rassemblées dans une même boîte avec de la nourriture et un coton humide, mais sans couvain. Les ouvrières prélevées le 2ème jour ont été marquées puis réunies avec les précédentes et ainsi de suite jusqu'au 5ème jour. Les 30 ouvrières ont ensuite été isolées dans le dispositif expérimental en présence chacune de deux oeufs, de deux larves et d'un cocon.

RESULTATS

La particularité du dispositif expérimental (en position C) par rapport au matériel d'observation que nous utilisons habituellement (voir CORBARA et coll., 1986) est liée à l'absence de chambres dans la partie nid et au grand nombre (n = 30) de liaisons entre le "nid" et le "monde extérieur". Ceci n'est pas sans conséquence sur les profils comportementaux obtenus. Ainsi, le comportement de garde, qui se manifeste de façon stéréotypée dans les nids pourvus d'un tube de sortie unique, et que nous considérons habituellement comme un bon indicateur pour différencier les individus (CORBARA et coll., 1989), est beaucoup plus difficile à caractériser dans le second cas. Nous avons choisi ici de ne pas le prendre en compte. Les catégories comportementales sur lesquelles sont basés les résultats sont les suivantes : soins aux oeufs (SO), soins aux larves (SL), soins aux cocons (SC), activités non spécifiques dans le nid (NN) et EE (activités à l'extérieur).

1ère Expérience (EREX1)

Sur les 30 ouvrières présentes au début de la période d'isolement, une est morte avant la période d'étude. Les résultats portent donc sur 2900 pointages. La matrice de données individus/comportements relative aux SO, SL, SC, NN et EE totalise 2317 pointages, soient 79,9% des données totales. Elle a été traitée à l'aide d'un algorithme de classification ascendante hiérarchique (CAH) et d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) (voir CORBARA et coll., 1986, 1989). Les résultats obtenus à l'issue de ces analyses multivariées sont résumés dans la Figure 3 : les deux axes de l'AFC y sont reproduits en 3.A, le dendrogramme résultant de la CAH en 3.B.

L'axe 1 de l'AFC (44,9 % de la variance totale) sépare les SO et SL des EE. L'axe 2 de l'AFC (25,9% de la variance) sépare les NN des autres catégories comportementales. Les groupes distingués par la CAH, dont les contours sont reportés sur la carte factorielle, sont désignés sur le principe suivant : GR1 est le groupe qui se rapproche le plus des SO et GR4 est celui qui est situé le plus près du pôle des EE. Les quatres groupes se composent comme suit :

- GR1 est constitué des 11 ouvrières les plus liées aux soins au couvain : SO, SL et SC;
- GR2 est constitué de quatre ouvrières liées aux SC et aux NN;
- GR3 est constitué de six ouvrières surtout liées aux NN;
- GR4 est constitué des huit ouvrières les plus proches des EE.

Ces premières indications peuvent être précisées par le sociogramme "éclaté-regroupé" (voir CORBARA et coll., 1989), construit sur la base des groupes déterminés par la CAH et à partir des profils comportementaux individuels (Figure 3.C). Les quatre groupes présentent les caractéristiques suivantes :

- GR1 : Toutes les ouvrières de ce groupe participent aux SL selon un taux d'activité supérieur à la moyenne globale, les SO et les SC étant également bien représentés. Le taux de NN est généralement inférieur à la moyenne collective. Pour de nombreuses ouvrières de ce groupe, la quantité de EE n'est pas négligeable et peut parfois être supérieure à la moyenne collective (ouvrières 55, 47 et 57).
- GR2 : Les ouvrières de ce groupe sont caractérisées par un taux de SC égal ou supérieur à la moyenne collective, par un taux de NN égal ou supérieur à la moyenne collective et par un taux de SO qui, à l'exception de l'ouvrière 8, est égal au double de la moyenne collective. Les SL et les EE sont toujours à un niveau inférieur à la moyenne.
- GR3 : Les ouvrières de ce groupe sont toutes caractérisées par un taux de NN supérieur à la moyenne et par une performance sur toutes les autres catégories comportementales systématiquement inférieure aux moyennes collectives.
- GR4 : Les ouvrières de ce groupe sont toutes caractérisées par l'importance de leur activité sur les EE. Trois d'entre elles, la 36, la 23 et la 6, présentent un fort taux de NN. Si on considère un niveau de précision plus important sur le dendrogramme, ces trois ouvrières constituent un sous-groupe GR4A nettement séparable au niveau de l'AFC.

Pour ce qui concerne le profil collectif, notons l'importance des EE (13% des relevés) par rapport à ce que nous avons obtenu sur les sociétés étudiées ailleurs (CORBARA, 1991) : ce score est sans doute lié à la nature du dispositif expérimental (voir *supra*). Parmi les soins au couvain, les SL sont les mieux représentés (14% de l'activité totale), les ouvrières leur consacrent autant de temps qu'aux SO et SC cumulés (respectivement 6,0 et 7,7% de l'activité totale). En l'absence de reine, les SO sont répartis entre un certain nombre d'ouvrières qui sont, par ailleurs, soigneuses de larve ou de cocon.

2ème Expérience (EREX2)

Parmi les 30 ouvrières présentes au début de la période d'isolement, deux d'entre elles, la 48 et la 54, sont mortes avant le début de l'enregistrement photographique ou pendant celui-ci. Les résultats portent donc sur 2800 pointages. La matrice de données relative aux SO, SL, SC, NN et EE correspond à 2184 pointages, soient 78,8% des données totales. Les résultats des analyses multivariées sont résumés dans la Figure 4. Les résultats de l'AFC (Figure 4.A) et de la

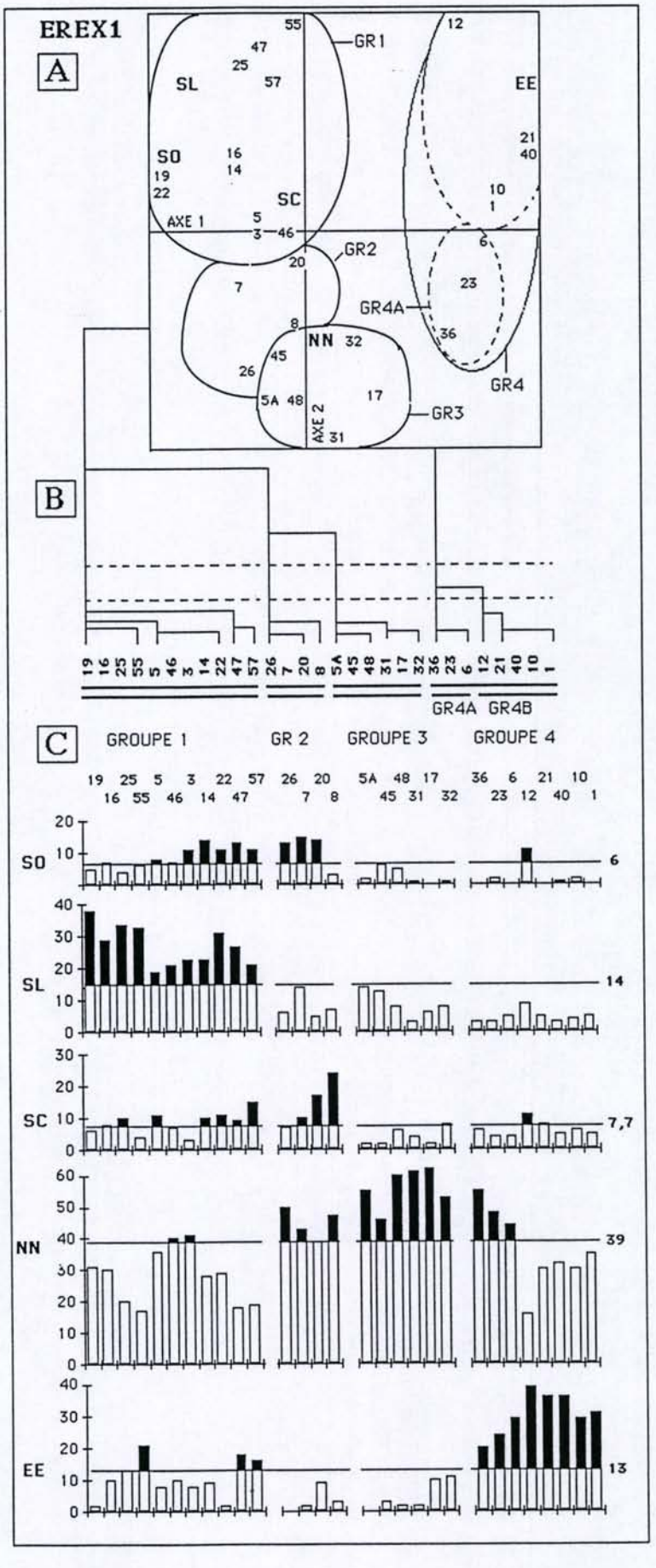


Figure 3.
La division du travail dans le groupe d'ouvrières EREX 1.
A. *Résultats de l'AFC. Les positions des cinq catégories comportementales (SO : soins aux oeufs; SL : soins aux larves; SC : soins aux cocons; NN : activités non spécifiques; EE : activités à l'extérieur) et des 29 ouvrières, ainsi que les limites des groupes obtenus à l'aide de la CAH (voir B) sont reportées sur les deux premiers axes factoriels.*
B. *Dendrogramme obtenu à l'issue de la CAH. Deux niveaux de précision différents sont présentés.*
C. *Sociogramme "éclaté-regroupé" relatif à EREX1. Ce sociogramme permet de visualiser le profil comportemental de chacune des 29 ouvrières d'EREX1, sur la base des cinq catégories comportementales retenues. Pour chaque catégorie comportementale est indiqué le niveau de performance moyen. Les parties des histogrammes supérieures à la moyenne sont représentées en noir, inférieures à la moyenne en blanc.*

Dvision of labour in the group EREX1.
A. *Factorial analysis : the positions of the five behavioural categories (SO : care of eggs; SL : care of larvae; SC : care of cocoons; NN : non-specific activities in the nest; EE : external activities) and of the 29 workers, as well as the limits of the groups obtained by means of the clustering (see B) are represented on the first two factorial axes.*
B. *Dendrogram. Two distinct level of precision are represented*
C. *Individual-group based sociogram. This sociogram aims to visualize the behavioural profiles of the 29 workers of EREX1 . For each behavioural category, the mean level is represented. The part of the histograms over the mean are figured in black, under the mean in white .*

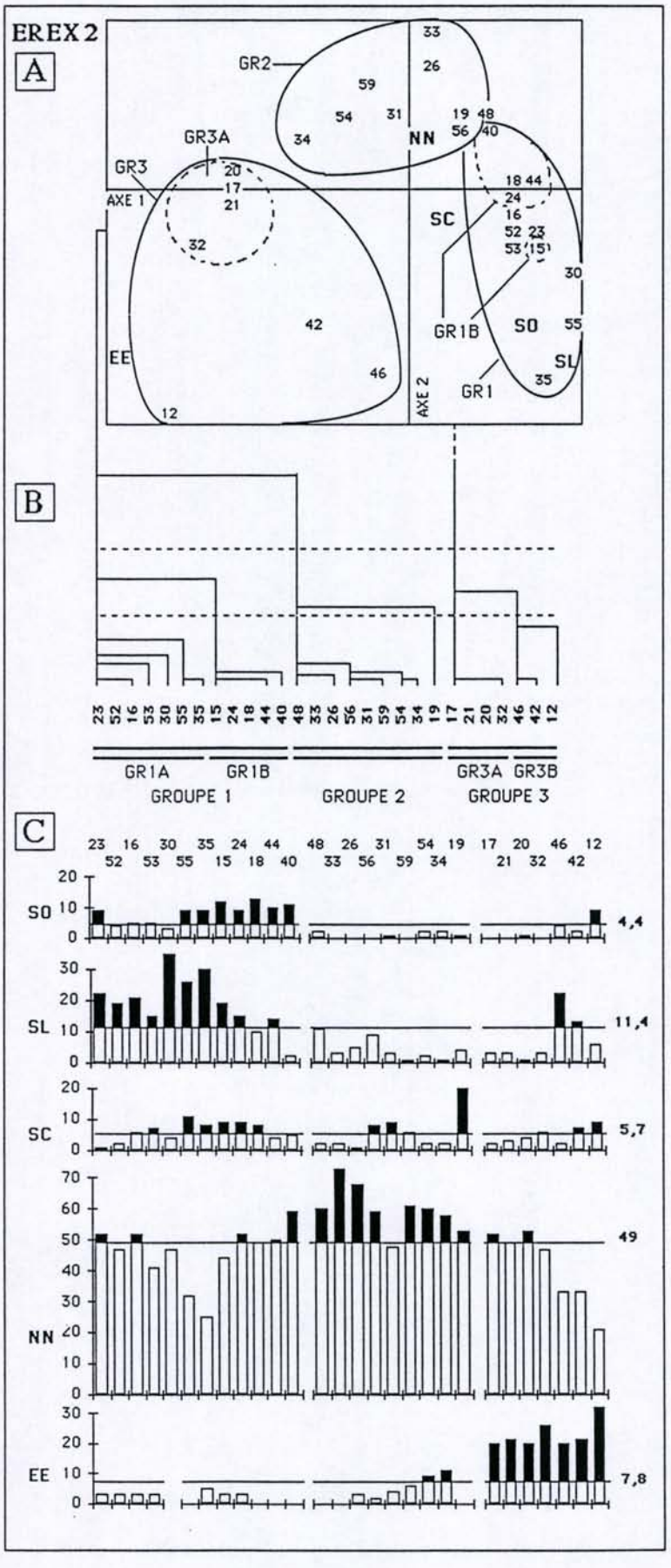


Figure 4.

La division du travail dans le groupe d'ouvrières EREX 2. (voir Figure 3)
A. *Résultats de l'AFC. Les positions des cinq catégories comportementales et des 28 ouvrières, ainsi que les limites des groupes obtenus à l'aide de la CAH (voir B), sont reportées sur les deux premiers axes factoriels.*
B. *Dendrogramme obtenu à l'issue de la CAH. Deux niveaux de précision différents sont présentés.*
C. *Sociogramme "éclaté-regroupé" relatif à EREX2. Ce sociogramme permet de visualiser le profil comportemental de chacune des 28 ouvrières d'EREX2, sur la base des cinq catégories comportementales retenues.*

Division of labour in the group EREX12
A. *Factorial analysis : the positions of the five behavioural categories and of the 28 workers, as well as the limits of the groups obtained by means of the clustering (see B) are represented on the first two factorial axes.*
B. *Dendrogram. Two distinct level of precision are represented*
C. *Individual-group based sociogram. This sociogram aims to visualize the behavioural profiles of the 28 workers of EREX2 . For each behavioural category, the mean level is represented. The part of the histograms over the mean are figured in black, under the mean in white .*

CAH (Figure 4.B) ainsi que le sociogramme éclaté-regroupé (Figure 3.C) relatifs à EREX2 permettent de décrire les groupes et sous-groupes fonctionnels suivants :

- GR1 : Il est constitué des 12 individus les plus liés, sur l'AFC, aux soins au couvain : SO, SL et SC. Les profils individuels montrent effectivement que les performances sur ces trois catégories comportementales sont le plus souvent égales ou supérieures à la moyenne coloniale. GR1 peut se décomposer en deux sous-groupes, GR1A (ouvrières 23, 52, 16, 53, 30, 55 et 35) plutôt orienté vers les SO et les SL, et GR1B (ouvrières 15, 24, 18, 44 et 40) plutôt orienté vers les SC;
- GR2 : Il est constitué de neuf individus liés aux NN. Le niveau de performance sur cette catégorie comportementale est toujours supérieur à la moyenne coloniale, à l'exception de l'ouvrière 31 qui se situe très légèrement en deçà de celle-ci. Si on se base sur le même niveau de précision qui a permis de déterminer deux sous-groupes au sein de GR1, l'ouvrière 19, dont le profil se caractérise par le plus fort taux de SC de la société, se différencie du reste des individus constituant GR2;
- GR3 : Il est constitué de sept individus surtout liés aux EE. Les scores individuels sur cette catégorie comportementale sont toujours supérieurs au double de la moyenne coloniale. Si on se base sur le second niveau de précision, on distingue un sous-groupe GR3A constitué de quatre individus (17, 21, 20 et 32) dont les profils comportementaux se différencient des autres ouvrières de GR3 par un taux plus important de NN et par une participation moins importante que ces dernières sur les soins au couvain.

Pour ce qui concerne le profil collectif, les EE sont bien représentés (7,8% de l'activité totale), toutes les ouvrières étant âgées au plus de sept jours au début de l'enregistrement. Parmi les soins au couvain, les SL sont les mieux représentés (11,4% de l'activité totale), la société leur consacre autant de temps qu'aux SO et SC cumulés (respectivement 4,4% et 5,7% de l'activité totale). En l'absence de reine, les SO sont répartis entre un certain nombre d'ouvrières qui appartiennent essentiellement à GR1.

Influence du facteur âge.

Les ouvrières que nous avons utilisées dans EREX2 ne sont pas rigoureusement du même âge (voir *supra*). Au début de la période d'étude l'âge variait de quatre à huit jours. Nous avons voulu vérifier si le profil comportemental était corrélé à ce facteur.

Les ouvrières constituant GR1 étaient âgées de quatre jours (3 cas), cinq jours (2 cas), six jours (2 cas), sept jours (2 cas) et huit jours (3 cas) (moyenne : m = 6,0 jours).

Les ouvrières constituant GR2 étaient âgées de quatre jours (1 cas), cinq jours (1 cas), six jours (3 cas), sept jours (1 cas) et huit jours (3 cas) (m = 6,4 jours).

Les ouvrières constituant GR3 étaient âgées de quatre jours (2 cas), cinq jours (2 cas), six jours (1 cas) et sept jours (2 cas) (m = 5,4 jours).

L'âge n'apparait donc pas ici comme un facteur déterminant, ce que confirme l'analyse du Tableau I, dans lequel nous avons reporté les profils comportementaux moyens de chaque groupe d'âge.

Influence du facteur colonie d'origine.

Nous avons également voulu vérifier si les profils comportementaux étaient corrélés à la colonie-mère d'origine.

Au sein de GR1, cinq ouvrières provenaient de la colonie-mère A et sept de la colonie-mère B. Au sein de GR2, quatre ouvrières provenaient de A et cinq de B. Au sein de GR3, cinq ouvrières provenaient de A et deux de B. Les ouvrières se répartissent donc dans les trois groupes, avec une tendance pour celles provenant de la colonie-mère A, à s'investir sur les EE, comme le montre le Tableau I. Dans ce dernier, nous avons représenté les profils comportementaux des deux groupes de fourmis d'origine génétique différente. Le U de Mann et Whitney appliqué aux deux séries de résultats donne une différence non significative (la différence est également non significative si l'on ne tient compte que des SO,SL,SC et EE).

Age :	4J	5J	6J	7J	8J	MOY
SO	6,7	4,7	2,5	5,8	3,3	4,4
SL	10,5	10,2	12,5	12,4	12,0	11,4
SC	9,0	4,2	5,2	4,0	6,0	5,7
NN	45,2	51,5	49,7	47,0	50	49,2
EE	9,7	11,8	7,7	8,2	3,8	7,8

Colonie :	A	B	MOY
SO	4,0	4,8	4,4
SL	12,1	10,6	11,4
SC	5,2	6,1	5,7
NN	48,3	50,1	49,2
EE	10,0	5,6	7,8

Tableau I. *Influence de l'âge et de la colonie d'origine sur les profils comportementaux.*
Table I.*Influence of age and mother-colony on the behavioural profiles.*

DISCUSSION

Les résultats de l'expérience EREX2 montrent qu'une division du travail, proche de celle existant dans les sociétés naturelles, peut se mettre en place très précocément dans un groupe de jeunes fourmis. De très jeunes ouvrières sont donc capables de présenter des profils comportementaux très différenciés, ce qui permet à la colonie, au niveau global, d'assurer toutes ses fonctions. Ce resultat va dans le sens de ce que nous avons obtenu, chez la même espèce, en étudiant les stades précoces (CORBARA, 1996 *sous presse*) ou plus tardifs (CORBARA et coll., 1991) et confirme que les jeunes ouvrières de la Ponerinae *E. ruidum* présentent une grande flexibilité comportementale. Ce phénomène semble exister chez de nombreuses fourmis : LENOIR (1979) sur *Tapinoma erraticum*, ERRARD (1985) sur *Camponotus abdominalis* et Mc DONALD & TOPOFF (1985) sur *Novomessor albisetosus*, avaient également mis en évidence l'existence d'une division du travail dans des sociétés composées expérimentalement d'ouvrières de même âge. Nous avons nous même retrouvé ce résultat chez les très jeunes ouvrières de *Formica selysi* (Formicinae) et de *Manica rubida* (Myrmicinae) (CORBARA & ERRARD, 1991).

Du fait d'une telle flexibilité, pendant la sociogenèse, une jeune ouvrière d'*E. ruidum* qui nait dans une jeune société pourra devenir soit approvisioneuse, soit soigneuse, ou bien présenter un profil mixte, en fonction des stimuli qu'elle recevra. Par contre, la jeune ouvrière qui émerge dans une société populeuse se trouve dans un environnement social où la plupart des tâches sont déjà assurées par des individus plus ou moins spécialisés. Les premiers stimuli auxquels elle se trouve confrontée sont intra-nidaux et il y aura de fortes probabilités pour qu'elle devienne progressivement une soigneuse de couvain. La disparition progressive des approvisionneuses, soumises aux aléas de l'extérieur, implique que progressivement d'autres ouvrières rempliront ce rôle : plus elles seront âgées plus les ouvrières auront la probabilité de s'orienter vers les tâches de garde et d'approvisionnement.

Remerciements : Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide d'Yvonick Leclerc pour l'élevage des fourmis. Un grand merci à Pascal Quijoux qui a construit le dispositif experimental.

REFERENCES

CORBARA B., 1991. L'organisation sociale et sa genèse chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). Thèse de Doctorat de l'Université Paris XIII, 125 pp. (Microfiche ANRT/Grenoble : 91/PA13/1007).

CORBARA B., 1996, *sous presse* - Self-organization in the division of labour in incipient colonies of the ant *Ectatomma ruidum* (Formicidae : Ponerinae) : Emergence of an age polyethism. *Ins. Soc.*

CORBARA B. & C. ERRARD, 1991. - The organization of artificial heterospecific ant colonies. The case of *Manica rubida/Formica selysi* (Myrmicinae/ Formicinae) associations : mixed colony or parallel colonies ? *Behavioural Processes, 23*, 75-87.

CORBARA B., LACHAUD J.-P.& FRESNEAU D., 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology, 82*, 89-100.

CORBARA, B., D. FRESNEAU, J.-P. LACHAUD & LECLERC Y., 1991. Evolution de la division du travail dans les jeunes sociétés de *Neoponera apicalis* et d'*Ectatomma ruidum* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.* , *7*, 189-194.

CORBARA, B., D. FRESNEAU, J.-P. LACHAUD, Y. LECLERC & GOODALL G., 1986. An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Proc.*, *13*, 237-249.

ERRARD C., 1985. - Influence des facteurs de parentèle dans la reconnaissance inter-individuelle chez l'adulte de *Camponotus abdominalis* (Hymenoptera : Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, *2*, 177-184.

FRESNEAU D., CORBARA B. & LACHAUD J.-P., 1989. Organisation sociale et structuration spatiale autour du couvain chez *Pachycondyla apicalis* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, *5*, 83-92.

FRESNEAU, D. & CHARPIN A., 1977. Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* , *13*, 1-5.

LENOIR A., 1979. - Feeding behaviour in young societies of the ant *Tapinomma erraticum* : trophallaxis and polyethism. *Ins. Soc.* , *26*, 19-37.

Mac DONALD P. & TOPOFF H., 1985. - Social regulation of behavioral development in the ant *Novomessor albisetosus* (Mayr). *J. Comp. Psychol.*, *99* , 3-14.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 153-156 (1996)

ANALYSE DE LA STRUCTURE DU COMPORTEMENT DE BUTINAGE DE L'ABEILLE *APIS MELLIFERA L.* SUR COLZA

BAILEZ O.[1,2] **et PHAM DELEGUE M-H.**[2]

[1] *Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, CC 276, 7620, Balcarce, Argentina.*

[2] *Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, INRA-CNRS (URA 1190), BP 23, 91440 Bures Sur Yvette, France.*

Résumé: Le comportement de butinage de l'abeille *Apis mellifera L.* sur des plantes de colza *Brassica napus L.* a été analysé à partir d'enregistrements vidéo effectués en cage de vol. Des diagrammes de flux ont été élaborés à partir de la fréquence d'apparition des différents actes comportementaux ainsi que de leurs successions, qui ont été déterminées grâce à une analyse informatisée. Deux séquences bien identifiées ont pu être mises en évidence, liées, l'une à la récolte du pollen et l'autre à celle du nectar.

Mots-clés: *Abeille, Apis mellifera, colza, Brassica sp., pollinisation, butinage, séquence comportementale.*

Abstract: Analysis of the structure of foraging behaviour in the honeybee *Apis mellifera L.* on oilseed rape

Foraging behaviour of honeybees *Apis mellifera L.* on oilseed rape plants B*rassica napus L.*, was analysed from video recorded observations in a flight room. The flow charts were built from the frequence of behavioural items and their succession, determined by a computerised analysis. Two distinct behavioural sequences were shown, one related to pollen collection and the other to nectar foraging.

Key words: *Honeybee, Apis mellifera, oilsee rape, Brassica sp., pollination, foraging, behavioural sequence.*

INTRODUCTION

L'abeille *Apis mellifera* est une espèce généraliste, les butineuses récoltant le nectar et le pollen d'une grande variété de sources florales. Bien que dans la recherche de nourriture les abeilles présentent un comportement inné qui détermine des préférences florales (GOULD, 1984), l'expérience individuelle et le transfert et l'intégration d'informations dans la colonie leur sont indispensables (GREGGERS et MENZEL, 1993).

C'est dans le cadre de la théorie de la maximisation énergétique (*Optimal Foraging),* décrite pour la première fois par Mc ARTHUR et PIANKA (1966), que des études sur des insectes pollinisateurs visant à l'élaboration de modèles mathématiques explicatifs et prédictifs du comportement de butinage ont été effectuées. Ainsi, ZIMMERMAN (1983) en conditions naturelles et SCHMID-HEMPEL et SCHMID-HEMPEL (1987) en conditions contrôlées, ont pris en compte certains paramètres comportementaux, tels que le nombre de

fleurs visitées, le temps de visite ou la succession de fleurs visitées, afin de les mettre en relation avec les ressources énergétiques de la fleur.

Pour contribuer à de telles approches théoriques, nous avons développé une analyse descriptive du comportement de butinage, selon deux étapes comme le proposent PIERRE et KASPER, (1990), d'abord en répertoriant les différents actes comportementaux et ensuite en déterminant leur enchaînement.

MATERIELS ET METHODES

a) Matériel biologique: Les expériences ont été menées avec des plantes de colza d'une variété commerciale (PROTA-BRUTOR) fournies par l'INRA de Rennes, et une colonie d'abeilles *Apis mellifera mellifera L.*, maintenue en permanence dans une cage en conditions contrôlées.

b*) Protocole:* A chaque séance expérimentale, une plante en floraison est placée à l'intérieur de la cage de vol. Afin de faciliter le suivi des déplacements des individus, seules les fleurs correspondant à la hampe principale sont accessibles aux insectes. Dès l'arrivée du premier individu, des enregistrements vidéo sont effectués avec un camescope placé à 1 m environ de la hampe florale. Après l'enregistrement des visites de 3 individus sur une plante, celle-ci est remplacée.

c)Procédure d'analyse: Les bandes vidéo sont lues sur un magnétoscope et visionnées sur moniteur grand écran. Sur la base des descriptions de HODGES (1952) et d'observations préalables, un ensemble d'actes comportementaux (Tableau 1) est défini et enregistré sur ordinateur à l'aide du logiciel OBSERVER (*Noldus Information Technology)*. L'utilisation d'une interface électronique reliée à l'ordinateur, assure l'intégration d'un code temps sur la bande vidéo et permet un traitement image par image.

• **Vol**	• **Brossage** = ramassage du pollen sur le corps
• **Arrivée** = l'abeille accède à la fleur	• **Remplissage** = confection de pelotes
• **Positionnement** = mise en place pour prise de nourriture	• **Remplissage en vol**
• **Exploration** = recherche de nourriture	• **Toilettage** = élimination du pollen
• **Butinage** = prise de nourriture	• **Nettoyage antenne et/ou proboscis**
• **Grattage** = contact actif avec étamines	• **Marche**

Tableau 1. Description des actes comportementaux pris en compte.
Table 1*. Description of the behavioural items considered in the analysis.*

RESULTATS

Le diagramme de succession prenant en compte l'ensemble des individus observés (n=55) montre d'une part qu'après **l'arrivée,** une grande proportion des actes (42 %) relèvent de **l'exploration** et du **positionnement**, que l'activité de **butinage** alterne avec l'**exploration et positionnement** (59 %), mais se produit aussi sans **exploration** préalable après **l'arrivée** sur la fleur (26 %) . Le passage d'une fleur à l'autre se fait de manière équivalente soit par la **marche** soit par **vol.**

En outre, après **l'arrivée**, les abeilles présentent un comportement de **grattage** (24 %) pour ensuite **brosser** leur corps et parallèlement **remplir** la corbeille, après quoi, il y a le plus

souvent **vol** ((58 %) et **remplissage en vol** (22 %), pour enfin se poser sur une autre fleur.

Deux diagrammes distincts ont été élaborés, l'un avec les individus qui réalisent au moins un essai de butinage de nectar en moyenne sur chaque fleur visitée (*récolteuses de nectar*, n = 35) et l'autre avec ceux qui effectuent moins d'un essai de butinage par fleur (*récolteuses de pollen, n=20).*

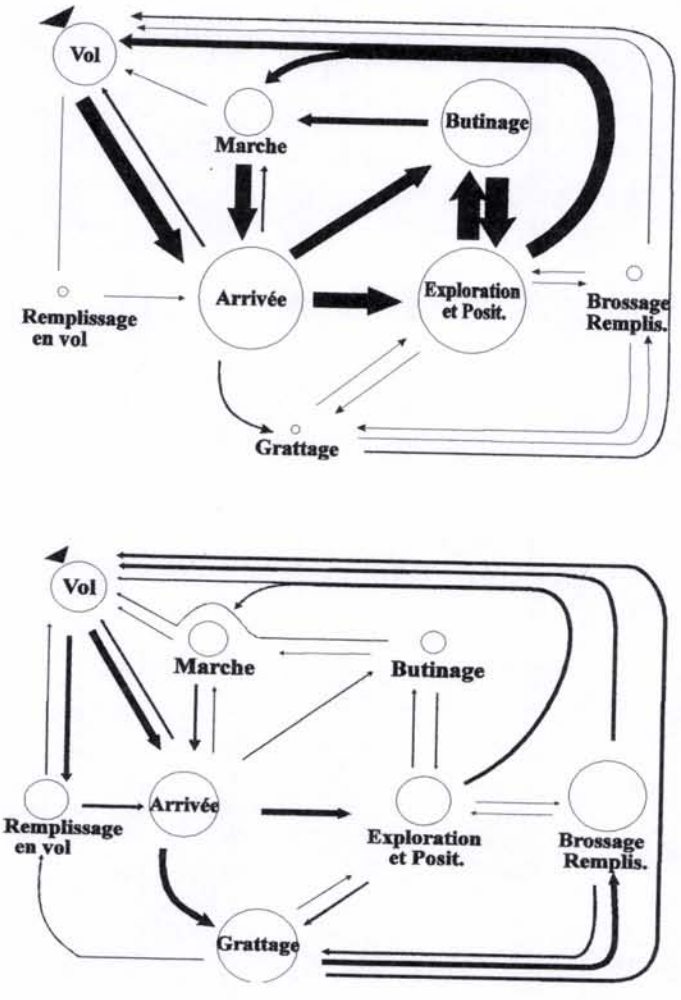


Fig. 1. Diagramme de flux des événements comportementaux des abeilles récolteuses de nectar *(en haut)* et des récolteuses de pollen *(en bas)*. La taille des circonférences est proportionnelle à la fréquence des actes et la largeur des flèches à la fréquence de succession.

Fig. 1. *Flow chart of behavioural items in nectar (top) and pollen (bottom) foragers. The size of circle is proportional to the frequence of the behavioural items and the thickness of the arrows to the frequence of succession.*

La séquence comportementale des *récolteuses de nectar* (Fig. 1, *en haut*) comprend principalement 5 événements avec la succession suivante:

arrivée $\xrightarrow{42\ \%}$ **exploration/positionnement** $\underset{57\ \%}{\overset{44\ \%}{\Leftrightarrow}}$ **butinage** $\xrightarrow{15\ \%}$ **marche**

cette succession est très différente de celle correspondant aux *récolteuses de pollen* (Fig. 1, *en bas*) où prédomine:

arrivée $\xrightarrow{37\ \%}$ **grattage** $\underset{38\ \%}{\overset{44\ \%}{\Leftrightarrow}}$ **brossage/remplissage** $\xrightarrow{55\ \%}$ **vol** $\xrightarrow{38\ \%}$ **remplissage en vol**

De plus, si on considère les durées de chaque acte, de façon concordante avec la fréquence d'apparition des actes comportementaux, les récolteuses de nectar passent plus de 60 % de

leur temps de visite à la recherche et au prélèvement de nectar, tandis que chez le récolteuses de pollen 70 % du temps est employé à la récolte du pollen.

DISCUSSION

Parmi les actes comportementaux observés, huit peuvent être considérés comme significatifs de l'activité de récolte de l'abeille. Leur apparition diffère en fréquence et en durée en fonction du type d'abeilles, les événements liés à la récolte de pollen chez les butineuses de nectar n'etant qu'occasionnels, comme ceux correspondant à la récolte de nectar chez les récolteuses de pollen. Ces résultats montrent que les unités motrices impliquées dans le comportement de butinage sont conditionnées à la spécialisation de récolte indiquée par FREE et NUTALL (1968).

La technique d'enregistrements filmés déjà utiliséé pour étudier l'écologie de la pollinisation chez des bourdons (MACIOR, 1967), associée à une analyse informatisée, s'avère être performante pour approfondir les études visant à vérifier des modèles prédictifs, explicatifs ou comparatifs, car elle permet de réduire une éventuelle source d'erreur due à l'hétérogénéité comportementale des abeilles.

De plus la méthodologie décrite pourrait permettre de comparer le comportement de butinage d'abeilles naïves ou expérimentées, de différentes espèces d'insectes pollinisateurs, ou d'abeilles visitant différentes ressources florales.

REMERCIEMENTS

A Mme J. Pierre pour ses conseils scientifiques, à Mme L. Kaiser pour son aide dans la mise à point du système d'analyse, à MM. R. Marilleau, B. Roger et J. Costa pour leur assistance technique.

REFERENCES

Free, J., Nuttall, P. 1968. The pollination of oilseed rape (*Brassica napus*) and the behaviour of bees on the crop. *J. agric. Sci. Camb.* 71, 91-94.

Gould, J., 1984. Natural history of honey bee learning. In: *The Biology of learning.* (Eds. P. Marler & Terrance) Springer -Verlag, Berlin, New York, Tokio, pp. 149 -180.

Greggers, U. et Menzel, R. 1993. Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32:17-29.

Hodges, D. 1952. The pollen loads of the honeybees. *Ed. Bee Res. Assoc.* , pp. 47.

Macior, L., 1967. Pollen foraging behavior of *bombus* in relation to pollination of nototribic flowers. *Amer. J. Bot.* 54 (3): 359-364.

Mc Arthur, R. et, Pianka, E. 1966. An optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603-609.

Pierre, J-S. et Kasper, C. 1990. La représentation des diagrammes de flux sur plans factoriels. Application à l'étude de la parade sexuelle du mâle de la courtilière (*Gryllotalpa grillotalpa L*). *Biology of behaviour*, 15, 125-151.

Schmid-Hempel, P. et Schmid-Hempel, R. 1987. Efficient nectar collecting by honeybees. II. Response to factors determining nectar availability. *J. Anim Ecol.* 56:219-227.

Zimmerman, M. 1983. The effect of nectar production on neighborhood size. *Oecologia*, 52, 104-108.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 157-160 (1996)

RECOLTE DE GRAINES ET DYNAMIQUE DU RESEAU DE PISTES CHEZ LA FOURMI MOISSONNEUSE *MESSOR BARBARUS.*

DETRAIN C.*, VERSAEN M. ET PASTEELS J.M.

Laboratoire de biologie animale et cellulaire C.P. 160/12, Université libre de Bruxelles
50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles (Belgique)
**Chercheur qualifié au Fonds National de la Recherche Scientifique*

Résumé: *Messor barbarus* exploite les graines de la moitié des espèces de plantes annuelles et pérennes répertoriées sur le site. La gamme de poids des graines récoltées s'échelonne entre 60 mg et 0,2 mg. En dessous de ce poids de 0,2 mg, les graines ne semblent plus intéresser les ouvrières de *M. barbarus*. En outre, certaines plantes comme *Thymus vulgaris* , *Sedum album, Helichrysum stoechas* et *Euphorbia exigua* ne sont pas exploitées. Une densité croissante en graines disponibles sur le site favorise le développement dendritique du réseau de pistes alimentaires. En été, pendant la journée, cette expansion est limitée par la faible tolérance des ouvrières aux températures diurnes parfois très élevées.

Mots-clés: fourmi moissonneuse, régime alimentaire, taille des graines, disponibilité en graines, réseau de pistes

Abstract: Seed harvesting and dynamics of trunk trail system of the Mediterranean ant *Messor barbarus* .
Seeds harvested by *M. barbarus* belonged to half of plants' species encountered in the study area. Their weight ranges from 60 mg to 0.2 mg. Available seeds lighter than 0.2 mg as well as seeds from *Thymus vulgaris* , *Sedum album, Helichrysum stoechas* and *Euphorbia exigua* were never harvested by *M. barbarus* workers. Seed availability in the foraging area was positively related to the growth and rate of branching of trunk trails. However, during summer daytime, this trails' expansion was limited by the weak tolerance of ants to high ambient temperature.

Key words: harvester ant, diet, seed availability , seed size, trunk trails

INTRODUCTION

Le genre *Messor* est commun dans toute la région méditerranéenne surtout sur les faibles pentes, à végétation clairsemée, abritées des vents froids. Sous un climat méditerranéen semi-aride où la production en graines est importante, les fourmis moissonneuses jouent un rôle essentiel dans les réseaux trophiques. Actuellement, leur impact sur la biodiversité locale et sur le potentiel de dissémination des plantes est sujet à discussion. Les ouvrières de *M. barbarus* sont-elles de parfaites généralistes ou manifestent-elles , dans le vaste choix de graines disponibles, certaines préférences alimentaires? La dynamique et la structure du réseau de pistes alimentaires sont-elles liées à la disponibilité en

graines du milieu? Les réponses préliminaires apportées ici visent "in fine" à mieux comprendre la relation complexe liant la biologie des plantes à celle des fourmis moissonneuses.

MATERIEL ET METHODES

Cette recherche sur les fourmis moissonneuses a été menée dans le massif des Maures sur la commune de Vidauban (Département du Var, France), pendant l'été - début de l'automne 1994 et le printemps- moitié de l'été 1995. Il s'agit d'une pelouse à végétation rase, d'une grande richesse spécifique en plantes annuelles. De vastes dalles de grès rouge y affleurent et rendent aisée l'observation des pistes de récolte. Une cartographie précise de ces pistes et un relevé systématique de toutes les plantes phanérogames sont réalisés de façon journalière, dans un rectangle de 32 m X 40 m de côté.

L'inventaire des espèces récoltées par la société au cours de la saison est effectué par prélèvement journalier de 100 graines sur les pistes à 2 m de l'entrée du nid. Le terme "graine" est utilisé , pour des raisons de facilité, pour désigner la graine, le fruit entier ou tout autre organe floral fructifère. Pour les plantes fréquemment récoltées (représentant plus de 3% de la récolte) et/ou abondantes du site (représentant plus de 3% des graines disponibles), le poids sec de 30 graines est mesuré à l'aide d'une balance de précision (10^{-4}g). Tous les quinze jours, la densité en graines du site est estimée en identifiant et en dénombrant les graines présentes, au niveau du sol et des plantes, dans 30 prélèvements aléatoires de 340 cm^2. L'évolution saisonnière de la disponibilité en graines du site est mise en relation avec la structure et la dynamique du réseau de pistes alimentaires. Pour ce faire, toutes les pistes empruntées pendant la journée, au cours d'une période de quinze jours sont reportées sur une même carte. L'évolution temporelle des pistes peut ainsi être suivie en comparant ces cartographies successives, depuis début mai jusqu'à la mi-juillet 95.

RESULTATS

La société de *Messor barbarus* se trouve dans une pinède clairsemée de pins parasols *(Pinus pinea)*. La strate arbustive se compose essentiellement de cistes (*Cistus monspeliensis*) et de genévriers (*Juniperus oxycedrus*). L'association végétale d'une grande diversité spécifique (78 espèces différentes) est caractérisée par un grand nombre de plantes pyrophytes (ex: *Quercus suber)* et par l'abondance de graminées (18 espèces différentes). Sur les 78 phanérogames recensées, 38 espèces se retrouvent au moins une fois dans la récolte de *M. barbarus*. Les ouvrières récoltent des graines entières avec leurs enveloppes (ex. glumes pour les poacées), des fruits entiers (ex: silicule de brassicacées) ou encore des capitules entiers (ex: les asteracées). L'absence de récolte de graines de *Pinus pinea, Quercus suber, Q. pubescens* se comprend aisément par la taille des fruits intransportables ni individuellement ni coopérativement, par les ouvrières de *M. barbarus*. Pour les arbustes et plantes herbacées (tableau 1), aucune limite supérieure de taille ou de poids n'est détectable, une ouvrière major étant capable de transporter seule des graines pesant jusqu'à 60 mg. Par contre, il semble exister une limite inférieure de poids (0.2 mg) en dessous duquel les graines sont ignorées par les *Messor*. Ainsi, de par leur taille, les graines d'une poacée (*Agrostis sp.*), d'une géraniacée (*Radiola linoïdes*) et d'une primulacée (*Asterolinon sp*) échappent à la récolte des fourmis moissonneuses. Il est intéressant de noter que quelques espèces ne sont jamais récoltées malgré la taille satisfaisante de leur graines, leur abondance et leur proximité au nid. Il s'agit d'*Helichrysum stoechas* (asteracée), de *Sedum album* (crassulacée), d'*Euphorbia exigua* (euphorbiacée) et de *Thymus vulgaris* (lamiacée).

Poids des graines ou infrutescences	Espèce récoltée par *M. barbarus*	Espèce non récoltée
51-60 mg	*Juniperus oxycedrus, Plantago bellardi*	----
41-50 mg	----	----
31-40 mg	----	----
21-30 mg	*Centaurea paniculata*	----
11-20 mg	*Cistus monspelliensis, Sanguisorba minor,*	----
6-10 mg	*Filago sp., Silene gallica, Allium sp.*	*Helichrysum stoechas*
2-5mg	*Avena fatua, Tuberaria guttata, Trifolium angustifolium, Moenschia erecta, Erodium cicutarium, Bromus sp., Andropogon sp.*	----
1-1,9 mg	*Briza sp., Lavendula stoechas, Cerastium sp., Sideritis sp.*	----
0,5-0,9 mg	*Centaurea paniculata, Digitaria sanguinalis, Daucus carota, Juncus capitatis, Lolium rigidum, Holcus lanatus, Hutchinsia petraea*	*Euphorbia exigua, Thymus vulgaris, Sedum album*
0,2-0,4 mg	*Brachypodium ramosum, Trifolium arvense, Composeae sp., Trifolium campestre, Aïra caryophyllea, Sagina subulata*	----
moins de 0,2 mg	----	*Agrostis sp., Radiola linoïdes, Asterolinon sp..*

Tableau 1: Espèce et poids des principales infrutescences récoltées par M. barbarus et/ou présentes sur le site (représentant au moins 3% des graines récoltées et/ou disponibles sur le site).
Table 1: Species identification and weight of "seeds" numerically abundant in M. barbarus diet and/or in the study site (accounting for more than 3% of harvested and /or of available seeds)

La récolte de graines par les ouvrières de *M. barbarus* peut être individuelle mais s'effectue le plus souvent par le biais de pistes collectives de récolte. Lorsque la société de *M. barbarus* exploite simultanément plusieurs zones, les pistes se divisent et le réseau acquiert une structure dendritique. L'évolution de ce réseau de pistes peut être mise en relation avec la disponibilité en graines du site (tableau 2). Du début du mois de mai à la mi-juillet, la densité en graines du site décuple (de 1.488 à près de 14.000 graines/ m^2). Si le nombre d'entrées du nid reste faible (3 au maximum) et indépendant de la richesse du milieu en ressources alimentaires, par contre, la longueur totale des pistes empruntées par *M. barbarus* tend à tripler (de 24m à 83m) jusqu'au début du mois de juillet. Parallèlement à une disponibilité croissante en ressources alimentaires, la structure dendritique du réseau se développe également: les ramifications (noeuds) se multiplient (de 2 à 10) tandis que la longueur des segments entre noeuds diminue légèrement. Une densité croissante en graines

Période d'observation	Densité des graines disponibles / m^2	Nombre d'entrées du nid	Longueur totale des pistes (m)	Nombre de noeuds du réseau de pistes	Longueur (x±erreur std) entre noeuds du réseau (m)
10 au 23 mai	1.488	2	24	2	5,5 (± 1,0)
24 mai au 6 juin	3.638	3	70	6	5,4 (± 0,9)
7 au 20 juin	4.161	2	54	8	3,0 (±0,6)
21 juin au 4 juillet	3.950	3	83	10	3,8 (± 0,5)
5 au 18 juillet	13.792	2	39	3	4,8 (± 1,9)

Tableau 2: Evolution de la disponibilité en graines du site et des caractéristiques du réseau de pistes.
Table 2: Evolution of seed availability and parameters of trunk-trails' network (number of nest entrances, number of nodes, total length of trails, mean length of internodes) over successive harvesting forthnights.

favorise donc le développement d'un réseau de pistes dense et ramifié de début mai à début juillet. Vers la mi-juillet, l'activité de récolte devient essentiellement nocturne. Ainsi, pendant la journée, malgré l'extrême abondance en graines, la longueur des pistes empruntées et le nombre de ramifications se réduisent de façon drastique, à des valeurs proches de celles observées au début mai (tableau 2). Cette décroissance s'explique par la baisse d'activité de la colonie, lorsque la température diurne atteint plus de 30°C.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Loin d'être spécialisée dans la récolte de graminées, *M. barbarus* est généraliste et exploite presque toutes les plantes majoritairement présentes sur le site. Les graines récoltées sont de taille très variable allant de 0,2 à 60 mg. Si le poids de la graine semble être un critère essentiel de sélection, il ne suffit pas à expliquer le "désintérêt" des fourmis pour certaines plantes. Ainsi, les graines de *Thymus vulgaris* ne sont jamais exploitées. Ces résultats sont en contradiction avec la récolte massive de thym par les *Messor* en Crau (Cerdan 1989). Cette discordance pourrait résulter de l'existence sur notre site de chémotypes de thym mieux protégés chimiquement contre l'action des *Messor*. A cet égard, la détection d'huiles essentielles dans les graines et l'éventuel impact de ces substances sur la récolte des fourmis moissonneuses seraient intéressants à étudier. Les stratégies de récolte des fourmis moissonneuses et la structure des pistes sont en relation directe avec la disponibilité en graines du milieu. Lorsque les ressources alimentaires abondent, le réseau de pistes présente une structure plus densément ramifiée. Ce résultat confirme les observations de Lopez *et al.* (1994) sur des sociétés de *Messor* vivant en Espagne dans des milieux de richesse différente. Nous en divergeons cependant sur les points suivants: une disponibilité croissante en graines n'induit pas de multiplication du nombre d'entrées de nid et se traduit par une augmentation significative de la longueur totale des pistes empruntées. Le suivi saisonnier de ce réseau a permis en outre de rappeler le rôle limitant des facteurs climatiques (Delalande, 1984). La température estivale peut ainsi "forcer" la société à une récolte restreinte pendant la journée, alors que les ressources alimentaires sont particulièrement riches.

REMERCIEMENTS

Les Dr Brisse et Rasmont nous ont apporté une aide précieuse pour l'identification des plantes du site d'études. Cette recherche a bénéficié du soutien du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique (Projet FRFC n°2451393)

REFERENCES

Cerdan, P., 1989. *Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre Messor (Hymenoptera, Formicidae) en Crau.* Thèse de doctorat. Université de Provence (Aix-Marseille 1). 257 pp.

Delalande, C., 1984. Rythmes d'activité de quelques espèces de fourmis en région méditerranéenne (Hym. Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc., 2*: 303-318.

Lopez, F., Acosta, F.J. & Serrano, J.M., 1994. Guerilla vs. phalanx strategies of resource capture: growth and structural plasticity in the trunk trail system of the harvester ant *Messor barbarus. J. Animal Ecol., 63:* 127-138.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 161-164 (1996)

LE RETOUR AU NID ET L'UTILISATION DES REPERES VISUELS TERRESTRES CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).

PASTERGUE-RUIZ I. et BEUGNON G.

L.E.P.A.,URA-CNRS 1837,
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse cedex, France.

Résumé : Les fourmis de l'espèce *Cataglyphis cursor* s'orientent en utilisant des repères visuels terrestres qui leur permettent, dans leur milieu naturel, de retourner directement au nid après un déplacement passif. En laboratoire et après une période d'apprentissage spatial de plusieurs mois, ces fourmis sont capables de rejoindre le nid selon un nouveau trajet lorsque leur environnement est partiellement modifié. Les fourmis *Cataglyphis cursor* ne sont donc pas obligées de se déplacer de façon stéréotypée puisqu'elles peuvent parcourir des "raccourcis" en se servant de repères visuels terrestres.

Mots-clés : *Fourmis, Cataglyphis cursor, orientation spatiale, repères visuels.*

Abstract: The homing and the use of visual landmarks by the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae)

To orientate within their environment, the ants *Cataglyphis cursor* use visual landmarks which, in the field, allow them to directly go home after a passive displacement. In a laboratory setting and after several months of free access, those ants are able to reach the nest following a new route when their environment is partly modified. So the ants *Cataglyphis cursor* are not contrained to move following a stereotyped way since they can take a short cut using visual landmarks.

Key words: *Ants, Cataglyphis cursor, spatial orientation, visual cues.*

INTRODUCTION

Nous avons montré dans des travaux antérieurs que les ouvrières de *Cataglyphis cursor* sont capables de différencier des repères visuels et de les utiliser pour retrouver la position spatiale du nid (Pastergue-Ruiz et coll., 1995). Mais la reconnaissance de ces repères nécessite-t-elle obligatoirement le passage par les mêmes points de l'espace comme le suggère le modèle du *snapshot* proposé par Cartwright & Collett (1982, 1983) ? En effet, selon ce modèle l'insecte se dirige vers les différents emplacements où coïncident les informations mémorisées et celles perçues sur la rétine. Un animal s'orientant de cette façon limite donc ses déplacements à des chemins stéréotypés. Des observations sur le terrain nous ont permis de vérifier la capacité d'utilisation des repères visuels terrestres en conditions naturelles et une expérience a été menée en laboratoire afin de tester la plasticité du comportement d'orientation de ces fourmis.

MATERIEL ET METHODES

• Expérience menée sur le terrain :

Le nid de fourmis de l'espèce *Cataglyphis cursor* est situé dans la plaine de Callian (Var). Les observations sont effectuées entre 13h et 15h un jour de beau temps (soleil et ciel bleu) et en l'absence de vent. Des cubes de fromage sont placés à 50 cm de l'entrée du nid. Lorsqu'une ouvrière s'empare d'un morceau de fromage elle est capturée, déplacée passivement dans une boîte opaque et libérée à une distance de 50 cm ou 3 m du nid. Ce point de libération est situé de l'autre côté du nid par rapport au lieu de capture et au moment où l'ouvrière est libérée, on relève la direction de déplacement à 5 cm du point de lâché. Cinq fourmis ont été testées à 50 cm du nid et 5 autres fourmis à 3 m du nid.

• Expérience menée en laboratoire :

Les déplacements des fourmis ont lieu sous un dôme en plexiglas opaque (fig. 1), ce qui permet de supprimer les repères visuels extérieurs au dispositif et d'homogénéiser la lumière provenant d'un tube au néon circulaire. Durant la phase d'apprentissage, on place verticalement sur l'aire de déplacement, constituée d'une surface blanche lessivable, deux cylindres blancs et fluonés, l'un de 40 cm de diamètre l'autre de 80 cm. Deux formes géométriques noires sont fixées sur les parois de chaque cylindre. Les formes géométriques (croix et rond) placées sur le cylindre extérieur ne sont pas visibles par les fourmis depuis la partie centrale, la paroi du petit cylindre ayant une hauteur de 20 cm (et 10 cm de hauteur pour le plus grand cylindre). Les fourmis situées dans le nid accèdent au cylidre extérieur via un tube en plastique dont la sortie est diamétralement opposée à l'orifice permettant l'accès au petit cylindre. Pour se nourrir, les ouvrières doivent trouver l'entrée d'un second tube qui va du centre de l'arène jusqu'à une boîte remplie de miel. Après une phase d'apprentissage qui a duré 10 mois en accès libre, nous avons noté, tous les 5 cm depuis le centre, les orientations de retour au nid prises par 24 ouvrières en l'absence du cylindre central.

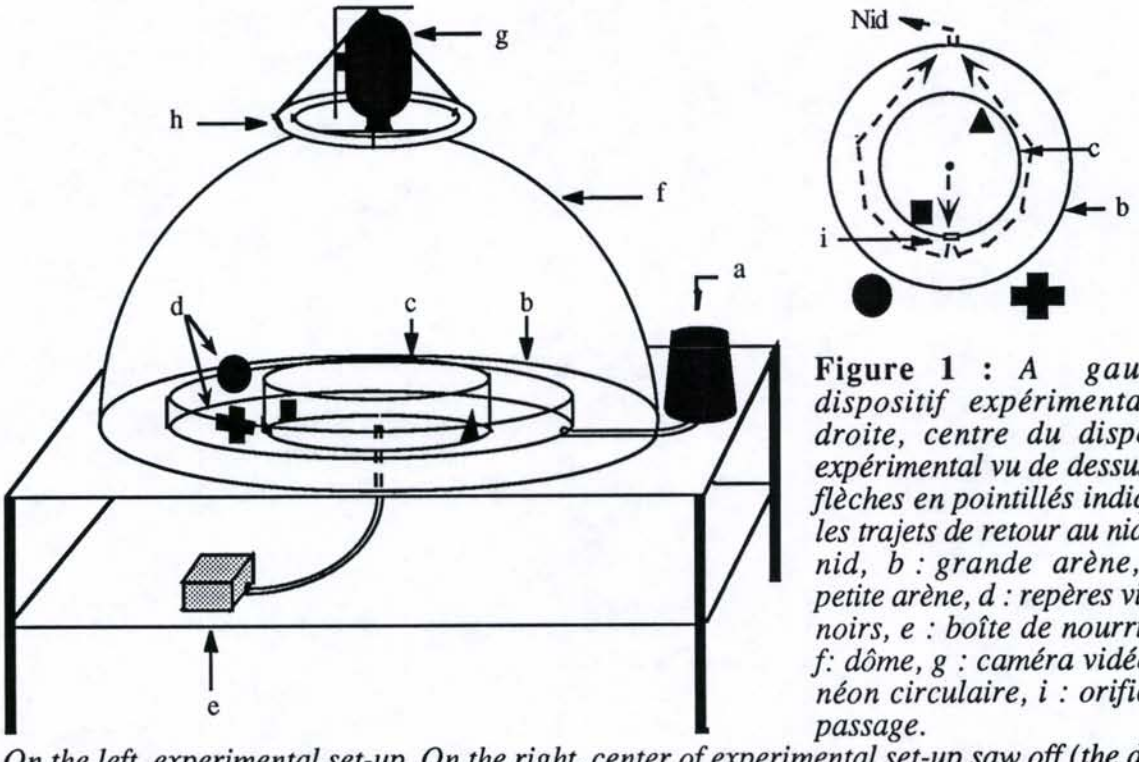


Figure 1 : *A gauche, dispositif expérimental. A droite, centre du dispositif expérimental vu de dessus (les flèches en pointillés indiquent les trajets de retour au nid). a : nid, b : grande arène, c : petite arène, d : repères visuels noirs, e : boîte de nourriture, f: dôme, g : caméra vidéo, h : néon circulaire, i : orifice de passage.*

On the left, experimental set-up. On the right, center of experimental set-up saw off (the dotted arrows point the homing ways). a: nest, b: large arena (diameter = 80 cm), c: little arena (diameter = 40 cm), d: black visual targets, e: food-box, f: dome, g: video-camera, h: circular light, i: way out.

RESULTATS

Expérience menée sur le terrain :
Quelle que soit la distance de libération par rapport à l'entrée du nid (0,5 ou 3 mètres), les ouvrières ne se déplacent pas au hasard (test de Rayleigh, $p < 0,05$) mais en direction du nid (fig.2).

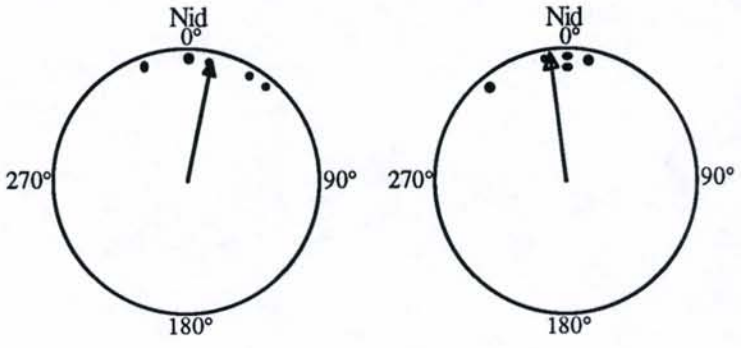


Figure 2 : *Orientation initiale des ouvrières après transport passif. Les points représentent les directions d'orientation. Le vecteur placé au centre de chaque graphique indique par sa direction la valeur moyenne de la direction du déplacement de l'échantillon et par sa longueur la concentration des valeurs autour de la moyenne (la longueur pouvant varier de 0 pour une dispersion totale à 1 pour des valeurs toutes identiques).*

Initial orientation of the workers after a passive displacement. The points represent the directions of orientation. The vector at the center of each graphic indicates the mean direction of orientation and the concentration of the orientations around this mean. The more concentrated the orientations are, the longer the vector is.

Expérience en laboratoire :
Pour toutes les distances de relevés à partir du centre du dispositif jusqu'à la périphérie, les orientations des 24 ouvrières de fourmis sont significativement différentes d'une répartition aléatoire (Test de Rayleigh, $p < 0,05$) (fig. 3). De plus on peut dire que les déplacements sont orientés vers le nid car la direction de celui-çi est incluse dans tous les intervalles de confiance centrés sur les orientations moyennes indiquées par les vecteurs.

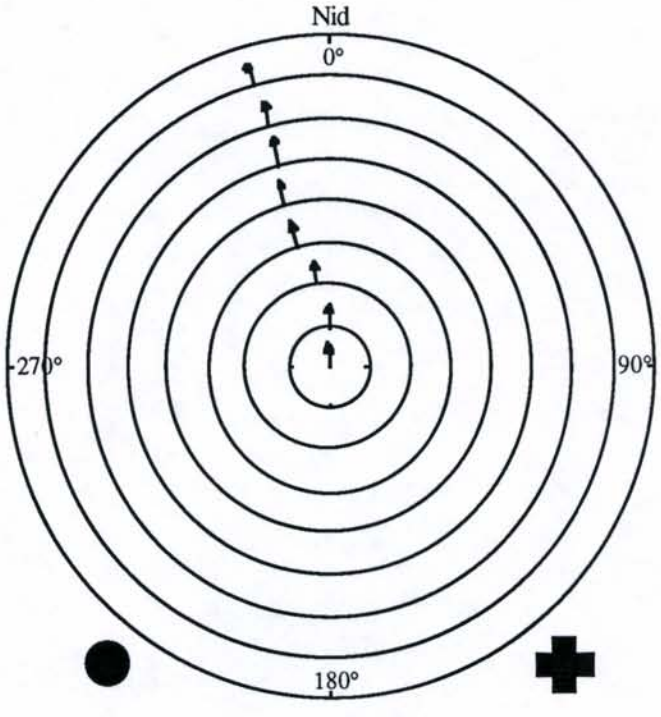


Figure 3 : *Représentation des vecteurs moyens pour les 24 orientations relevées tous les 5 cm depuis le centre du dispositif dans la situation test en l'absence du cylindre central et en présence uniquement des deux formes géométriques placées sur le cylindre extérieur.*

Mean vectors of the 24 orientations picked up each 5 cm from the center of the experimental set-up in the test situation which is characterized by the presence of only two cues sticked on the external cylinder while the central cylinder is missing.

DISCUSSION

En conditions naturelles et après un transport passif, les fourmis de l'espèce *C. cursor* retrouvent la direction du nid sans difficulté. A moins d'envisager l'hypothèse peu vraisemblable d'une intégration des trajets effectués dans l'obscurité en transport passif, tout laisse à penser que ces fourmis s'orientent dans leur biotope à l'aide de repères visuels terrestres et ceci dans un rayon d'au moins 3 mètres autour du nid. En effet, si elles avaient utilisé pour s'orienter des informations visuelles célestes perçues durant le trajet aller, la direction de déplacement aurait dû être à 180° par rapport à la direction du nid. Quant à l'implication d'informations chimiques dans l'orientation (Mayade et coll. 1993), elle semble improbable chez cette espèce à une telle distance du nid.

L'expérience menée en laboratoire montre qu'en l'absence du cylindre central et donc des repères visuels qui y étaient fixés, les fourmis peuvent s'orienter directement vers le nid. Pour cela elles utilisent les formes géométriques collées sur la paroi du grand cylindre et situées à l'opposé de la direction du déplacement. Les ouvrières de l'espèce *Cataglyphis cursor* sont donc capables de trouver le chemin direct vers le nid après une modification de leur environnement qui affecte une partie des informations visuelles à leur disposition. Ainsi, ces fourmis ne sont pas obligées de se déplacer selon un trajet stéréotypé, comme le propose le modèle du *snapshot* (Cartwright & Collett, 1982, 1983), et elles peuvent même s'orienter à l'aide de repères visuels en effectuant des "raccourcis".

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre du Programme En Sciences COgnitives de Toulouse, grâce à l'attribution d'une allocation "Sciences de la Cognition" du Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur ainsi que d'une aide financière du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

REFERENCES

Cartwright, B.A. & Collett, T.S., 1982. How honey bees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature*, 295: 560-564.

Cartwright, B.A. & Collett, T.S., 1983. Landmarks learning in Bees. Experiments and models. *J. Comp. Physiol.*, 151: 521-543.

Mayade, S., Cammaerts, M.-C. & Suzzoni, J.-P., 1993. Home-range marking and territorial marking in *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Proc.*, 30: 131-142.

Pastergue-Ruiz, I., Beugnon, G. & Lachaud, J.-P., 1995. Can the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae) encode global landmark-landmark relationships in addition to isolated landmark-goal relationships? *J. Insect Behav.*, 8: 115-132.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 165-168 (1996)

STRATEGIES DEFENSIVES CHEZ *GLOBITERMES SULPHUREUS*

Alain ROBERT [1], Vu Van TUYEN[2] et Christian BORDEREAU[1]

1 *Université de Bourgogne, URA-CNRS 674, 6, Bd Gabriel, 21000 Dijon, France*
2 *Centre de Recherche Anti-Termite, 2 rue Chua Boc, Hanoï, Vietnam*

Résumé: *Globitermes sulphureus* Haviland (Termitidae, Termitinae) est une espèce de termite économiquement importante, très commune dans le Sud-Est asiatique. Elle construit un nid en forme de dôme épigé muni d'une épaisse paroi protectrice. Les soldats représentent 5 à 10 % de la colonie qui peut contenir plusieurs dizaines de milliers d'individus. Pour lutter contre leurs adversaires, les soldats se servent en premier lieu de leurs longues mandibules de type faucheur-perceur, mais ils peuvent également se sacrifier en engluant leurs ennemis dans une sécrétion défensive qui est libérée juste en arrière des pattes prothoraciques, après rupture du tégument sternal. Cette sécrétion joue aussi un rôle de phéromone d'alarme en attirant sur le lieu des combats d'autres congénères.

Mots-clés: Isoptera, glande frontale, phéromone d'alarme

Abstract: Defensive strategies in *Globitermes sulphureus*

Globitermes sulphureus Haviland (Termitidae, Termitinae) is an economically important termite very common in Southeast Asia, which builds a protective epigeous dome-like nest. Soldiers represent 5 to 10 percent of the colonies which may comprize several ten thousand of individuals. Soldiers possess both mechanical and chemical weapons, they have two well developed mandibles of the slashing-piercing type and they can entangle their enemies in a sticky defensive secretion which is emitted after the rupture of the thoracic sternal membrane, just behind the forecoxae. This secretion also may act as an alarm pheromone.

Key words: Isoptera, frontal gland, alarm pheromone

INTRODUCTION

Les soldats de *Globitermes sulphureus* Haviland sont connus depuis Bathellier (1927) pour leur comportement suicidaire altruiste. Exposés à des prédateurs, ils "explosent" et meurent avec leurs victimes, englués dans une sécrétion défensive jaune devenant rapidement visqueuse à l'air libre. Pour cette raison, ils ont parfois été qualifiés de véritables bombes chimiques vivantes (Oster and Wilson 1978), mais Sands (1982) estima excessive cette expression et préfera parler de l'effet "poupée-goudron du lapin Brer", selon le récit de l'Américain Chandler Harris. Bordereau *et al.* (1994) ont récemment signalé que la sécrétion défensive considérée jusqu'ici comme une sécrétion salivaire, est en réalité élaborée dans une glande frontale très transformée, se différenciant au cours de la morphogénèse du soldat. Nous relatons ici les résultats d'une étude sur les stratégies de défense utilisées par cette espèce de termite dont la biologie reste fort mal connue.

MATERIEL ET METHODES

Globitermes sulphureus Haviland (Termitidae, Termitinae) est une espèce très commune dans le Sud-Est asiatique.

Les observations comportementales ont été réalisées sur des colonies naturelles aux alentours de Ban May Thuot, au Centre Vietnam.

Les observations histologiques ont été réalisées sur des individus fixés au Bouin alcoolique, provenant d'une colonie élevée au laboratoire à Dijon (température : 29° C, humidité relative : 95 %). Les coupes ont été colorées à l'azan de Heidenhain.

La recherche sur la phéromone d'alarme a été effectuée au laboratoire. Les tests biologiques se font dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre dans laquelle on dispose, à équidistance l'un de l'autre et des bords de la boîte, 2 morceaux de papier filtre pliés ($1cm^2$). L'un de ces papiers est imprégné de la sécrétion pure ou diluée dans un solvant (pentane, méthanol) l'autre sert de témoin et est imprégné de solvant seul. Le test dure 3 minutes et l'on compare le temps passé sur l'un ou l'autre des papiers par au moins un individu sur les 5 mis en présence de la substance testée.

RESULTATS

Comportement de défense

La protection des populations de *G. sulphureus* est tout d'abord assurée par la structure même du nid, décrite par Noirot (1959). C'est un dôme épigé pouvant atteindre 1,5 m de hauteur et 0,8 m de diamètre. Une fine enveloppe de quelques mm d'épaisseur recouvrant une paroi compacte de 20 à 25 cm d'épaisseur, faite d'un réseau dense de fines galeries, rend très difficile l'accès aux parties internes du nid pour les prédateurs.

Nous avons observé le comportement de défense de cette espèce après avoir pratiqué une ouverture artificielle dans l'enveloppe superficielle d'un nid au moment où des fourmis oecophylles se trouvaient à proximité. L'arrivée des fourmis déclenche une apparition massive de soldats au niveau de la brèche du nid. Dans un premier temps, ces derniers se défendent à l'aide de leurs mandibules, un grand nombre d'entre eux peuvent alors barrer la route aux assaillants et continuer le combat, mais d'autres laissent sourdre un liquide jaune, qui devient rapidement visqueux et dans lequel s'engluent fourmis et termites. Cette glu défensive est émise au cours des combats, ou même avant tout contact avec l'adversaire, elle n'est pas projetée en tous sens, mais s'écoule et se rassemble sous forme d'une gouttelette à la face interne du cou et de la capsule céphalique donnant l'impression d'une sécrétion salivaire.

Origine de la sécrétion défensive

La dissection montre que les soldats de *G. sulphureus* possèdent une paire de glandes salivaires avec réservoirs et acini normaux. Leur glande défensive est une glande impaire située dorsalement par rapport au tube digestif. L'observation de coupes histologiques à différents stades de la morphogénèse du soldat révèle que cette glande défensive est en réalité une glande frontale très transformée (fig.1). Chez l'ouvrier qui prépare une mue de soldat, on observe un épaississement ectodermique sous forme d'un coussinet épithélial au niveau de la fontanelle où se forme normalement la glande frontale. Le jeune soldat blanc possède une glande frontale sphérique tout à fait reconnaissable et reliée à l'épiderme par un canal vestigial, mais il n'y a pas de pore frontal. Au cours du stade soldat blanc, cette glande frontale augmente de volume tout en migrant dans le thorax et l'abdomen. Chez le soldat, elle occupe une grande partie de la cavité thoracique et abdominale. C'est une glande aveugle sans relation avec l'extérieur. Son contenu ne peut être déversé qu'après rupture de la paroi glandulaire et de la paroi tégumentaire. Ceci s'effectue le plus souvent au niveau de la paroi sternale, juste en arrière des coxae des pattes prothoraciques, à l'endroit où la glande est en contact étroit avec le tégument. On a pu cependant parfois observer l'écoulement au niveau du cou, face tergale.

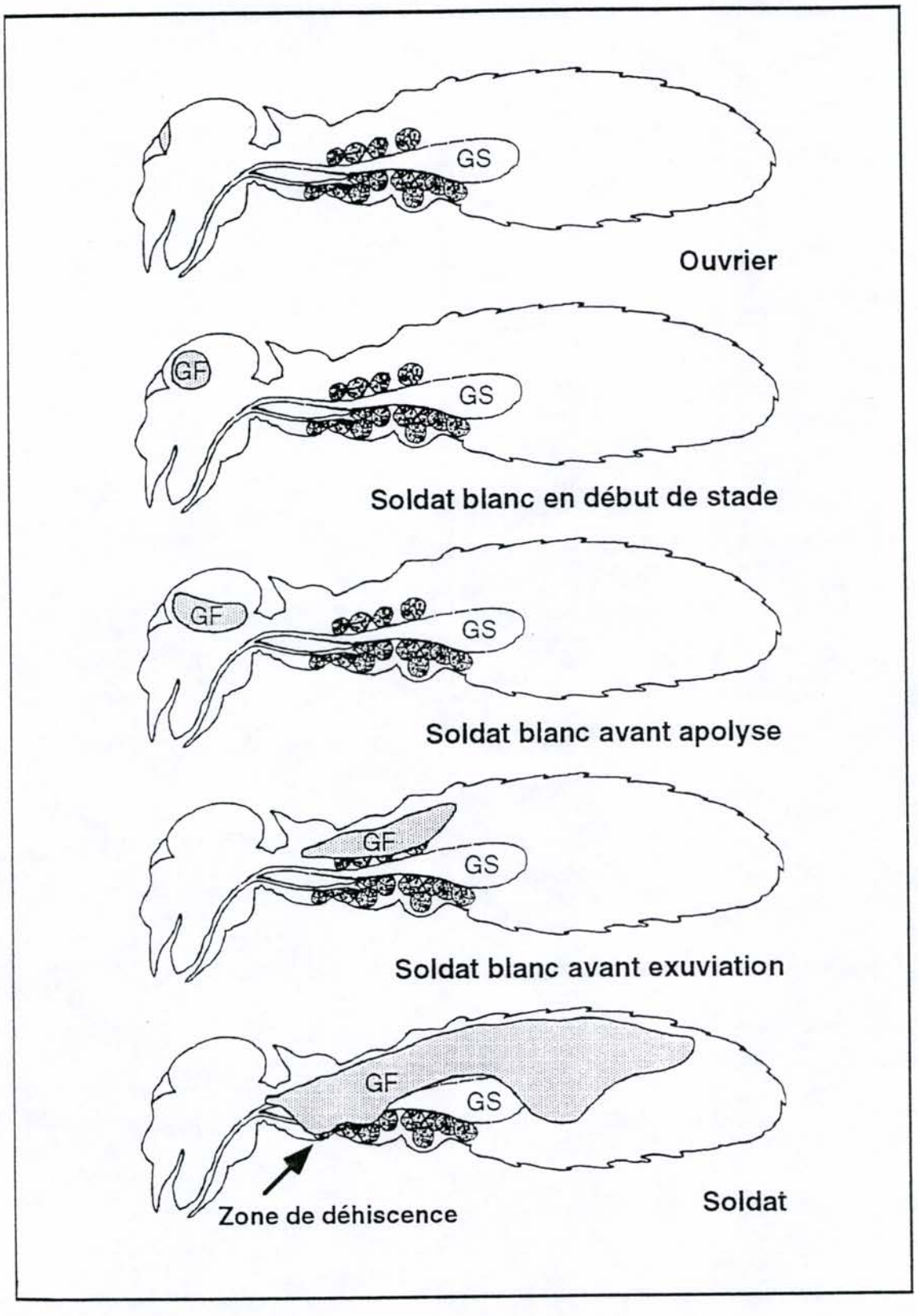


Fig. 1 : Evolution de la glande frontale (GF) au cours de la morphogénèse du soldat chez *Globitermes sulphureus* (GS : glandes salivaires)
Fig.1 : Evolution of the frontal gland (GF) during soldier morphogenesis in *Globitermes sulphureus* (GS : salivary glands)

Sécrétion défensive et phéromone d'alarme

La sécrétion défensive frontale agit avant tout comme une glu immobilisant l'adversaire et paraît donc avoir un rôle essentiellement mécanique. Mais, une fois libérée, elle attire également d'autres soldats sur les lieux du combat et agit donc comme une phéromone d'alarme. Cela a pu être mis en évidence au laboratoire au moyen de tests biologiques d'attraction. La sécrétion pure ou la sécrétion dissoute dans le pentane attirent significativement les soldats, tandis que les extraits méthanoliques ne sont pas actifs (tableau 1). Les ouvriers ne sont pas du tout attirés par la sécrétion de soldats.

sécrétion pure	**sécrétion (pentane)**	**sécrétion (méthanol)**
(n=30)	(n=30)	(n=14)
t = 32 ± 24 (t = 7 ± 5)	t = 48 ± 18 (t = 3 ± 3)	t = 14 ± 18 (t = 12 ± 21)

Tableau 1 : Attraction exercée par la sécrétion défensive de soldats (t = temps en secondes passé par les soldats sur le papier extrait ou, entre parenthèses, sur le témoin)
(n = nombre de répétitions)
Table 1 : Attraction exerted by soldier defensive secretion (t = time in seconds spent by soldiers on extracts or in brackets on controls) (n = number of repetitions)

DISCUSSION

Les soldats de termites sont sans équivalent chez les autres insectes. Le stade soldat blanc est comparable à la nymphe des insectes holométaboles (Deligne 1970). Les transformations observées au cours de cette véritable métamorphose et qui sont particulièrement importantes chez *G. sulphureus* peuvent être considérées comme des adaptations à la défense, fonction essentielle des soldats de termites. Ce type d'adaptation à la défense par rupture de la glande frontale du soldat n'a pas eu beaucoup de succès au cours de l'évolution des termites, car seuls deux exemples sont connus, celui de *Serritermes serrifer* (Costa-Leonardo et Kityama, 1991) et celui de *G. sulphureus*. En revanche, l'autothysis des ouvriers qui est considérée d'une grande efficacité défensive par Sands (1982) s'observe chez de nombreuses espèces.

REFERENCES

Bathellier J., 1927. Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indo-Chine. Faune colonies françaises *1* : 125-365.

Bordereau C., Vu van Tuyen and Robert A., 1994. Self sacrifice in *Globitermes sulphureus* Haviland soldiers : frontal gland dehiscence. Proc. 12 th Congress IUSSI, Paris, A. Lenoir, G. Arnold and M. Lepage eds. Univ. Paris Nord, 224.

Costa-Leonardo A.M and Kityama K., 1991. Frontal gland dehiscence in the brazilian termite *Serritermes serrifer* (Isoptera : Serritermitidae). Sociobiol. *19* : 333-338.

Deligne J., 1970. Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de termites (Insectes, Isoptères). Thèse Univ. Bruxelles, 424 p.

Noirot C., 1959. Les nids de *Globitermes sulphureus* Haviland au Cambodge. Insectes Soc. *6* : 259-268.

Oster G.F. and Wilson E.O., 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, New Jersey, USA, pp 352.

Sands W.A., 1982. Agonistic behavior of african soldierless Apicotermitinae (Isoptera : Termitidae). Sociobiol. *7* : 61-71.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 169-173 (1996)

EXISTENCE DE MICROGYNES CHEZ LA FOURMI PONÉRINE *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER

SCHATZ B.[1,2], LACHAUD J.-P.[1,2], PEETERS C.[3], PÉREZ-LACHAUD G.[2] & BEUGNON G.[1]

[1]LEPA, URA-CNRS 1837, Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex (France)
[2]ECOSUR, Apdo Postal 36, 30700 Tapachula, Chiapas (Mexique)
[3]LEEC, URA-CNRS 667, Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse (France)

Résumé: Connue jusqu'à présent uniquement chez les Myrmicinae, Pseudomyrmecinae et Formicinae, nous rapportons ici pour la première fois la coexistence de deux formes de femelles reproductrices (microgynes et macrogynes) chez une Ponerinae : *Ectatomma ruidum* Roger. L'étude morphologique indique l'absence d'intermédiaire entre ces deux types de femelles. En conditions naturelles comme au laboratoire, les deux formes sont capables de fonder une colonie suivant le mode semi-claustral typique de la plupart Ponerinae. Cependant, la fécondité des microgynes est plus faible que celle des macrogynes et leur chance de succès pour mener à bien la fondation d'une nouvelle colonie paraît limitée. La présence de microgynes semble être associée à une taille plus réduite de la colonie mais il n'existe apparemment aucune relation directe avec la densité de population ou la disponibilité en source alimentaires. Présentes dans un peu moins de 20% des nids d'*E. ruidum* récoltés au Mexique dans la zone de Rosario Izapa (Chiapas), la fonction biologique des microgynes (en tant que stratégie de reproduction adaptée) n'apparaît pas encore de façon bien claire.

Mots-clés: *Microgynes, reproduction, morphologie, fondation, ponérines,* Ectatomma ruidum.

Abstract: Existence of microgynes in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger.

Well known till now only in Myrmicinae, Pseudomyrmecinae and Formicinae, this is the first report of the coexistence of two forms of reproductive females (microgynes and macrogynes) in a ponerine ant: *Ectatomma ruidum* Roger. The morphological study indicates the absence of intermediates between both forms. In natural conditions as in laboratory, both forms are able to iniciate a new colony using the semi-claustral mode of colony foundation typical for ponerine ant species. Nevertheless, the fecundity of microgynes is less than macrogynes and the success rate of colony foundation by microgynes more limited. The presence of microgynes seems to be associated with a reduced size of the colony, but there is not any evidence of a direct relationship with a variation of the population density or with the availability of food sources. The biological function (like an adapted strategy of reproduction) of the microgynes, present in about 20% of the nests of *E. ruidum* collected in Mexico in the Rosario Izapa zone (Chiapas), does not yet appear very clear.

Key words: *Microgynes, reproduction, morphology, colony foundation, ponerine ants,* Ectatomma ruidum.

INTRODUCTION

La coexistence, au sein d'une même société, de deux types distincts de femelles reproductrices (macrogynes et microgynes) est un phénomène connu chez quelques rares espèces comme *Myrmica rubra* (Brian & Brian, 1955), *Pseudomyrmex venefica* (Janzen, 1973), *Polyrhachis (Cyrtomyrma) ? doddi* (Bellas & Hölldobler, 1985) ou *Solenopsis geminata* (McInnes & Tschinkel, 1995). L'observation du même phénomène chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, dans des nids maintenus en élevage au laboratoire, et

la confirmation de ces observations sur des nids récoltés directement sur le terrain, nous ont incité à étudier ce phénomène de plus près.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La fourmi *Ectatomma ruidum* Roger est une ponérine monogyne, à tendance oligogyne (Lachaud, 1990. Les colonies adultes, très communes depuis le Sud du Mexique jusqu'au Nord du Brésil (Weber, 1946), comptent généralement environ 80 à 90 individus, mais peuvent dépasser parfois 300 individus.

Au total, 175 colonies d'*E. ruidum*, ont été récoltées à Izapa et Rosario Izapa près de Tapachula (Chiapas, Mexique) sur une période de 1 an, et leur population a été analysée immédiatement. Environ 40 de ces colonies ont été ramenées au Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, à Toulouse, et placées dans une pièce expérimentale en conditions contrôlées de température (25±1 °C), d'humidité (60±5 %) et de photopériode (12h de lumière / 12h d'obscurité). Les colonies ont été maintenues dans des nids en plâtre connectés à des aires de chasse, où les ouvrières avaient libre accès à leur nourriture (solution de miel, pulpe de pomme, grillons, vers de farine et drosophiles).

Notre étude a porté sur l'analyse biométrique comparée des microgynes par rapport aux ouvrières et aux macrogynes, sur le relevé de leur fréquence d'apparition (en laboratoire et sur le terrain), ainsi que sur l'analyse de leur capacité reproductrice (développement ovarien et vitesse de développement colonial).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'analyse détaillée de la population des 175 colonies récoltées au Mexique nous a permis de localiser la présence de microgynes dans près de 20% des colonies.

La comparaison des poids frais des deux types de femelles (Fig. 1) met clairement en évidence la différence entre microgynes et macrogynes et suggère qu'il n'existe pas d'intermédiaire entre ces deux formes.

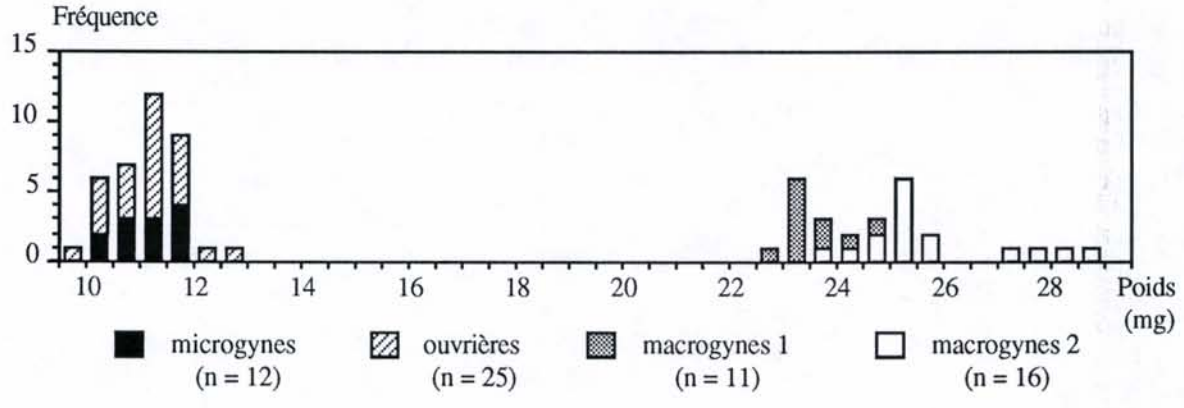


Figure 1. *Poids des ouvrières et des reines d'*Ectatomma ruidum. *Macrogynes 1: issues de colonies où coexistent microgynes et macrogynes. Macrogynes 2: issues de colonies où n'existent que des macrogynes.*
Ectatomma ruidum *workers and queens weights. Macrogynes 1: belonging to colonies containing both microgynes and macrogynes. Macrogynes 2: belonging to colonies containing only macrogynes.*

Par ailleurs, il est intéressant de noter que, comme chez les *Myrmica* (Elmes, 1976), le poids des macrogynes des colonies mixtes (c'est-à-dire contenant à la fois macrogynes et microgynes) est inférieur à celui des macrogynes issues de colonies comprenant uniquement des macrogynes (Test de Student; $p < 0.001$; ddl = 25).

L'absence d'intermédiaires entre microgynes et macrogynes est confirmée par l'analyse biométrique (Tableau 1). Quel que soit le paramètre considéré, la différence entre macrogynes et ouvrières est toujours hautement significative alors qu'il n'en va pas de même

entre microgynes et ouvrières, au moins en ce qui concerne la longueur de la tête et celle du scape. Les microgynes ont un thorax plus large et plus long que les ouvrières, et une distance inter-oculaire plus grande. Toutefois, tout comme les ouvrières, elles ne représentent environ que 75 % de la taille d'une macrogyne. Les microgynes se caractérisent également par la présence de 3 ocelles (comme les macrogynes), ainsi que par la présence d'ailes fonctionnelles.

	Ouvrières (n = 352)	Microgynes (n = 44)	Macrogynes (n = 61)	Différence ouvr./microg.	Différence micro./macro.
Longueur de la tête sans mandibules	1.855 ± 0,078	1.853 ± 0,010	2.138 ± 0,010	n.s.	t: 19.6; p< 0.001
Longueur de la tête avec mandibules	2.450 ± 0,119	2.462 ± 0,140	3.321 ± 0,015	n.s.	t: 38.3; p< 0.001
Longueur du scape	1.801 ± 0,093	1.790 ± 0,011	1.855 ± 0,010	n.s.	t: 3.3; p< 0.001
Distance inter-oculaire	1.190 ± 0,064	1.214 ± 0,045	1.549 ± 0,009	t: 3.5; p< 0.001	t: 29.6; p< 0.001
Largeur du thorax	1.223 ± 0,049	1.355 ± 0,052	1.815 ± 0,013	t: 16.0; p< 0.001	t: 30.4; p< 0.001
Longueur du thorax	2.578 ± 0,164	3.023 ± 0,226	3.722 ± 0,018	t: 12.7; p< 0.001	t: 15.8; p< 0.001

Tableau 1: *Comparaisons morphologiques entre ouvrières, microgynes et macrogynes provenant de nids en élevage. (moyenne et déviation standard; comparaison par test de Student)*

Table 1: *Morphological comparisons among workers, microgynes and macrogynes from laboratory colonies. (average and standard deviation; comparison with Student-test)*

La taille des colonies renfermant des microgynes est inférieure à celle des colonies ne possédant que des macrogynes, et ceci aussi bien en laboratoire que sur le terrain (Tableau 2). La taille des colonies où apparaissent les microgynes et les macrogynes (colonies mixtes) est significativement intermédiaire mais uniquement en laboratoire.

	Microgynes	Microgynes + Macrogynes	Macrogynes	Comparaison entre micr./micr.+macr.	Comparaison entre micr.+macr./macr.
Taille des colonies en conditions de laboratoire	26.6 ± 15.6 n = 11	62.3 ± 20.4 n = 10	186.6 ± 86.6 n = 6	t = 4,46 p < 0.001	t = 3,44 p < 0.01
Taille des colonies en conditions naturelles	20.3 ± 15.6 n = 3	89.0 ± 46.7 n = 13	108.6 ± 28.3 n = 7	t = 4,13 p < 0.002	n.s.

Tableau 2. *Relation entre le type de femelles produites et la taille de la colonie. Taille des colonies à l'apparition de la première femelle en conditions de laboratoire, ou taille des colonies comportant au moins une femelle au moment de la récolte en conditions naturelles. (Moyenne et déviation standard, comparaison par test de Student)*

Table 2. *Relationship between the type of female produced and the colony size. Size of colonies at the emergence of the first female in laboratory conditions, or size of colonies with at least one female at the time of collection in natural conditions. (Average and standard deviation, comparison with Student-test)*

L'appareil génital des microgynes présente des différences notables par rapport à celui des macrogynes (Tableau 3): la longueur des ovarioles est très inférieure chez les microgynes (test de Student: $p < 0.0001$; ddl = 37), de même que le nombre d'ovarioles qui varie entre 2 et 4 (médiane 3) chez les microgynes et entre 3 et 12 (médiane 6) chez les macrogynes.

Par contre, le mécanisme propre de la reproduction semble assez comparable chez les deux formes de femelles dans la mesure où, dans les colonies possédant plusieurs femelles toutes macrogynes ou toutes microgynes, seule une femelle pond et présente des corps jaunes au niveau des ovaires alors que toutes les femelles sont fécondées et possèdent une spermathèque pleine.

	Nombre d'ovarioles	Longueur maximale des ovarioles (en mm)	Nombre d'ovocytes (taille > 0.2mm)	Longueur maximale de l'ovocyte basal (en mm)
Macrogynes (n = 27)	3 à 12	3.115 ± 0.288	7.074 ± 1.999	0.318 ± 0.192
Microgynes (n = 12)	2 à 4	1.878 ± 0.214	6.750 ± 0.866	0.371 ± 0.200

Tableau 3. *Comparaison des développements ovariens. (Moyenne et déviation standard)*
Table 3. *Comparison of ovarian developments. (Average and standard deviation)*

Les microgynes se révèlent capables de fonder une colonie. Néanmoins, dès les premiers stades, le développement d'une colonie à reine microgyne est plus lent (Fig. 4). La période critique semble se situer après l'apparition des ouvrières de première génération, c'est-à-dire entre les stades à 2 et à 5 ouvrières. Ainsi, 380 jours sont nécessaires à une reine microgyne pour atteindre le stade à 7 ouvrières, alors que 170 jours suffisent à une reine macrogyne pour atteindre ce même stade.

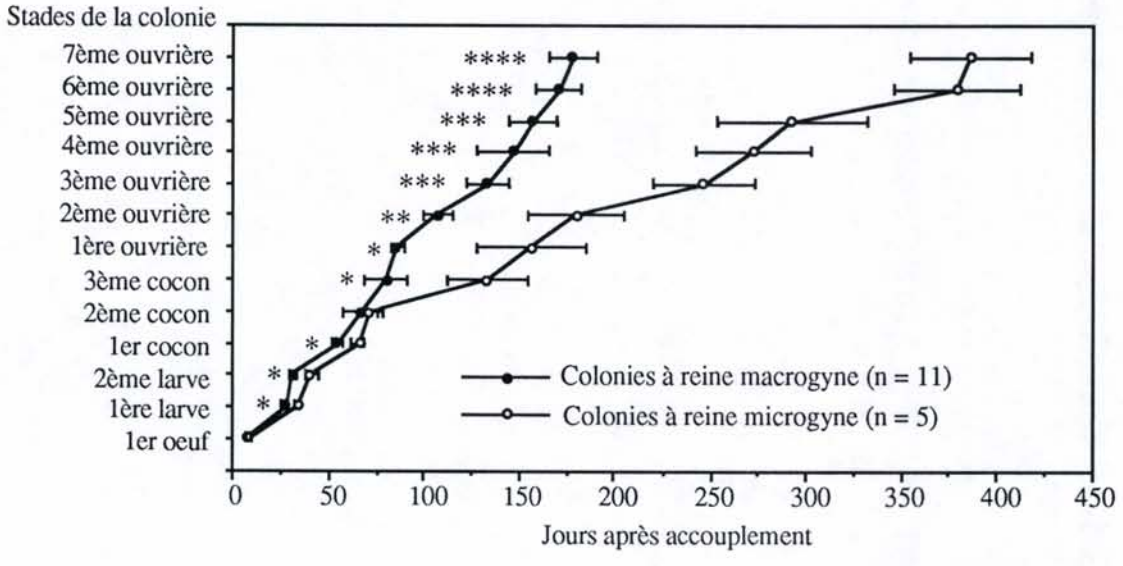


Figure 4. *Comparaison des vitesses de développement colonial durant les premiers stades chez les colonies à fondatrice macrogyne ou microgyne. (Moyennes et écart-types, et tests de Student: *: p < 0.05; **: p < 0.02; ***: p < 0.001; ****: p < 0.0001)*
*Comparison of the rates of colonial development during the first stages of colonies with a macrogyne or a microgyne foundress. (Averages and standard error, and Student-tests : *: p < 0.05; **: p < 0.02; ***: p < 0.001; ****: p < 0.0001)*

Cette différence s'accentue par la suite puisque, au bout d'une période pouvant varier de 50 à environ 200 jours après l'apparition de la première ouvrière, les colonies fondées par une macrogyne connaissent une phase de développement de type exponentiel qui, à l'heure actuelle (c'est-à-dire après plus de 300 jours d'observation), n'a toujours pas été observée pour les colonies fondées par une microgyne. Néanmoins, il est important de signaler que 3 des colonies fondées par des microgynes sont parvenues au stade

reproductif puisqu'elles sont arrivées à produire des sexués, c'est-à-dire non seulement des mâles mais également et surtout des femelles (microgynes en l'occurrence).

CONCLUSION

Sur la base des différences morphologiques et physiologiques (développement ovarien) mises en évidence, l'existence d'un dimorphisme au sein des femelles reproductrices d'*Ectatomma ruidum* est bien établie et constitue le premier exemple de ce type pour la sous-famille des Ponerinae. Malgré une taille similaire à celle des ouvrières et un développement ovarien plus réduit que celui des macrogynes, les microgynes sont capables de fonder une société suivant le mode semi-claustral propre à la plupart des ponérines et de la conduire au stade reproductif. L'analyse des résultats obtenus sur le terrain ne permettent pas, actuellement, d'associer la fréquence d'apparition de ces microgynes avec une quelconque variation de densité de population (Lachaud, non publié). La présence de microgynes semble être associée à une taille plus réduite de la colonie mais ne s'explique apparemment pas par un déficit trophique, que celui-ci soit dû à une pénurie en proies ou à une trop forte densité en nids, compte tenu du fait que, en conditions naturelles (Lachaud, 1990) aussi bien qu'au laboratoire, la nourriture est disponible en surabondance. Si la fonction biologique des microgynes d'*E. ruidum*, en tant que stratégie de reproduction adaptée, n'apparaît pas encore de façon bien claire, il n'en reste pas moins que, rencontrées dans près de 20% des colonies en conditions naturelles, ces microgynes semblent devoir jouer un rôle dans la reproduction de cette espèce, rôle que nous tenterons de mieux appréhender à travers l'étude des relations microgyne-macrogyne au sein d'une même colonie.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des financements émanants du M.E.S.R. "Sciences de la Cognition", du programme Cognisciences du C.N.R.S. auprès de PRESCOT et du Conseil Régional Midi-Pyrénées.

REFERENCES

BELLAS T., HÖLLDOBLER B., 1985. Constituents of mandibular and Dufour's glands of an Australian *Polyrhachis* weaver ant. *J. Chem. Ecol.*, **11**, 525-538.

BRIAN M.V., BRIAN A.D., 1955. On the two forms *macrogyna* and *microgyna* of the ant *Myrmica rubra* L. *Evolution*, **9**, 280-290.

ELMES G.W., 1976. Some observations on the microgyne form of Myrmica rubra L. (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.*, **23**, 3-22.

JANZEN D.H., 1973. Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 727-750.

LACHAUD J.-P., 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, **78**, 241-256.

McINNES D.A., TSCHINKEL W.R., 1995. Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Behev. Ecol. Sociobiol.*, **36**, 367-375.

WEBER N.A, 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **48**, 1-16.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 175-178 (1996)

DYNAMIQUE DE FORMATION DES GRAPPES ET DES CHAÎNES CHEZ LA FOURMI D'ARGENTINE *LINEPITHEMA HUMILE* (= *IRIDOMYRMEX HUMILIS*)

Theraulaz G.[1], Lioni A.[1], Libert F.[1], Bonabeau E.[2] et Deneubourg J.L.[3]

[1] CNRS - URA 1837, Laboratoire d'Ethologie et psychologie animale, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France

[2] FRANCE TÉLÉCOM, CNET Lannion B - RIO / TNT, route de Trégastel, 22301 Lannion Cédex, France

[3] Unit of Theoretical Behavioral Ecology, Service de Chimie-Physique, CP 231, Université Libre de Bruxelles, Boulevard du triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique

Résumé : Le phénomène d'agrégation et de formation de chaînes, n'avait jamais été observé jusqu'alors chez la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*). Cette étude montre que le processus conduisant à l'agrégation des individus résulte de l'encombrement et des fluctuations affectant les flux d'individus, et qu'il peut être renforcé par la présence de substances chimiques libérées losque l'on écrase le corps de quelaques individus à l'extrémité du dispositif. Le processus global de chute des grappes comprend une forte composante déterministe en dépit d'une forte composante aléatoire dans le comportement individuel des fourmis. La fonction de telles structures demeure hypothétique.

Mots-clefs : *Fourmi d'Argentine, agrégation, chaînes, grappes, auto-assemblage, auto-organisation*

Abstract : The aggregative phenomenon leading to chains formation, had never been observed since now in the Argentine ant (*Linepithema humile*). This study shows that the process leading to the aggregation of ants, results from the congestion and fluctuations controling the flow of individuals; moreover, this process can be increased by the presence of chemical substances released by individuals being squashed. The driping cluster process as a whole diplays a strong deterministic component in spite of a strong random component in the individual behaviour of ants. The function of these structures remains hypothetical.

Key-words : *Argentine ant, aggregation, chains, cluster, self-assembling, self-organisation*

INTRODUCTION

La formation de ponts vivants chez certaines espèces de fourmis constitue sans doute l'une des structures collectives les plus frappantes que l'on puisse rencontrer dans le règne animal. De telles structures ont été décrites chez les fourmis légionnaires *Eciton* (Schneirla, 1971 ; Wilson, 1975), la fourmi fileuse africaine *Œcophylla longinoda* (Ledoux, 1950 ; Hölldobler & Wilson, 1977), mais aussi chez l'abeille *Apis mellifica* (Darchen, 1959, 1962) : les ouvrières forment des ponts et des chaînes en s'accrochant les unes aux autres, lorsqu'elles explorent un nouvel espace ou lorsqu'elles construisent leur nid. Chez les fourmis légionnaires, ces structures sont liées au développement et à la forme parfaitement adaptée des griffes tarsales des ouvrières, et elles apparaîssent essentiellement lors de la formation du bivouac. Les œcophylles sont également capables, à l'instar des fourmis légionnaires, de former des chaînes destinées à leur permettre l'accès à un point situé quelques dizaines de cm en contrebas. L'étude de la formation de ces structures de base que l'on observe chez la fourmi d'Argentine peut apporter des informations essentielles sur la dynamique de formation des ponts et des chaînes chez les fourmis dans leur milieu naturel. Il s'agit de déterminer les conditions dans lesquelles de telles structures auto-assemblées se produisent à partir d'un processus plus élémentaire d'agrégation. Dans cette étude, nous nous sommes plus particulièrement attachés à répondre aux questions suivantes: comment les fourmis forment-elles ces agrégats compacts et ces

chaînes, quelle est la structure de ces chaînes, et quel type de dynamique, la chute des grappes à l'extrémité du dispositif suit-elle? La première phase de cette étude reste centrée sur le niveau individuel et l'identification des mécanismes proximaux conduisant à la formation de ces structures.

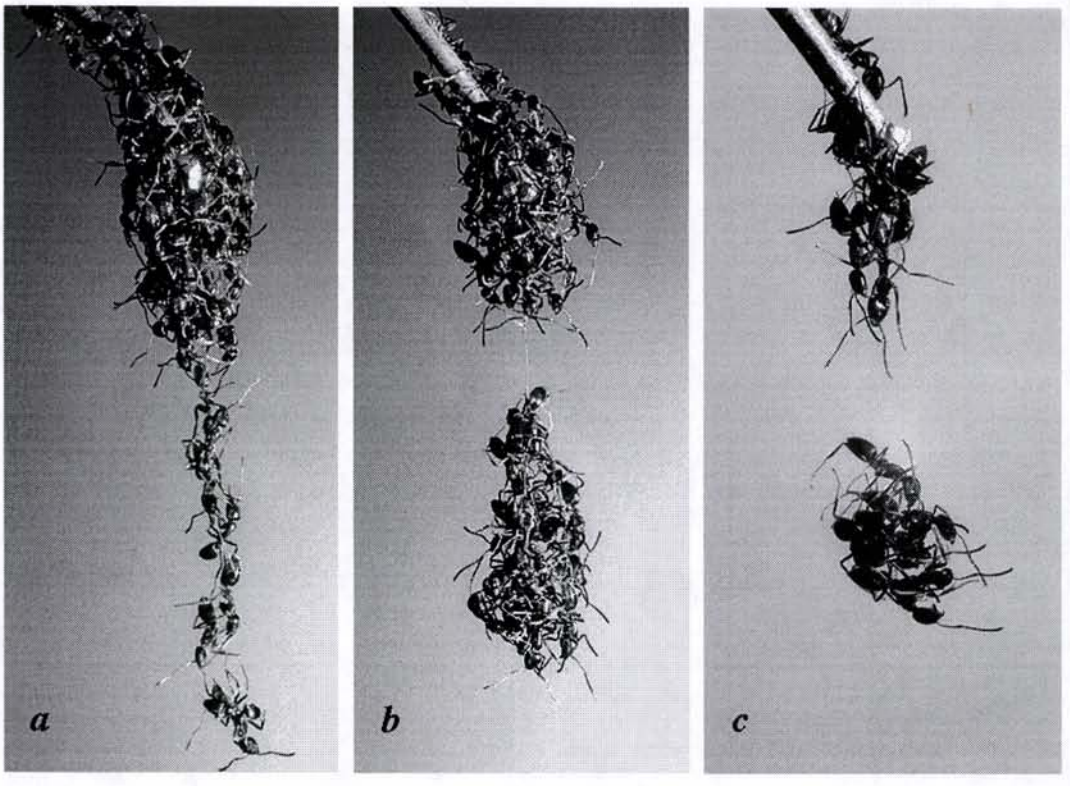


Figure 1. Formation d'une chaîne, élongation et chute d'une grappe chez Linepithema humile : les fourmis effectuent d'incessantes allées et venues dans la chaîne qui s'étire. a. Les contacts entre les individus varient suivant le niveau de la grappe, et sont continuellement réajustés par la circulation des fourmis. b. Phase ultime de la formation de la grappe; à ce stade, la "goutte" n'est plus retenue que par une patte ou deux d'un seul individu. c. Chute.

Figure 1. Formation of an ants' chain, elongation and fall of a cluster in Linepithema humile ants: individuals execute multiple coming and going inside the chain. a. Contacts between individuals vary along the level of the cluster and they are continually readjusted by the ants' traffic. b. Final phase of the process of cluster formation. Here the "drop" is about to fall and is no more held except by one or two individual's legs to the rest of the cluster. c. The cluster is falling down.

MATERIEL ET METHODES

Le matériel biologique utilisé est la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Mayr). Elle est de petite taille (moins de 3 mm pour les ouvrières monomorphes) et appartient à la sous-famille des Dolichoderinae. Le mécanisme d'accrochage des individus de *L. humile* au sein de la grappe repose uniquement sur la structure des tarses pourvus de pulvilli relativement développés. Ces derniers sont accompagnés de griffes qui, si elles sont loin d'équivaloir celles des *Eciton*, sont néanmoins assez recourbées pour permettre un accrochage à ce niveau. Afin de déterminer les conditions de formation d'une grappe puis d'une chaîne, on dispose au contact du nid un dispositif constitué d'un fil de fer en arc de cercle. Les fourmis l'explorent très

rapidement, et lorsque l'une d'entre elles arrive au bout du fil, elle s'en retourne en direction du nid. Très rapidement, un encombrement se produit à l'extrémité et une agrégation de fourmis se forme. Lorsque la grappe ainsi constituée atteint une taille critique, elle forme une chaîne de laquelle se détachent des amas de fourmis. Le recueil de données a porté sur le nombre d'ouvrières présentes dans chaque grappe, ainsi que la fréquence temporelle des chutes.

RESULTATS

Distribution de la taille des grappes et organisation temporelle des chutes

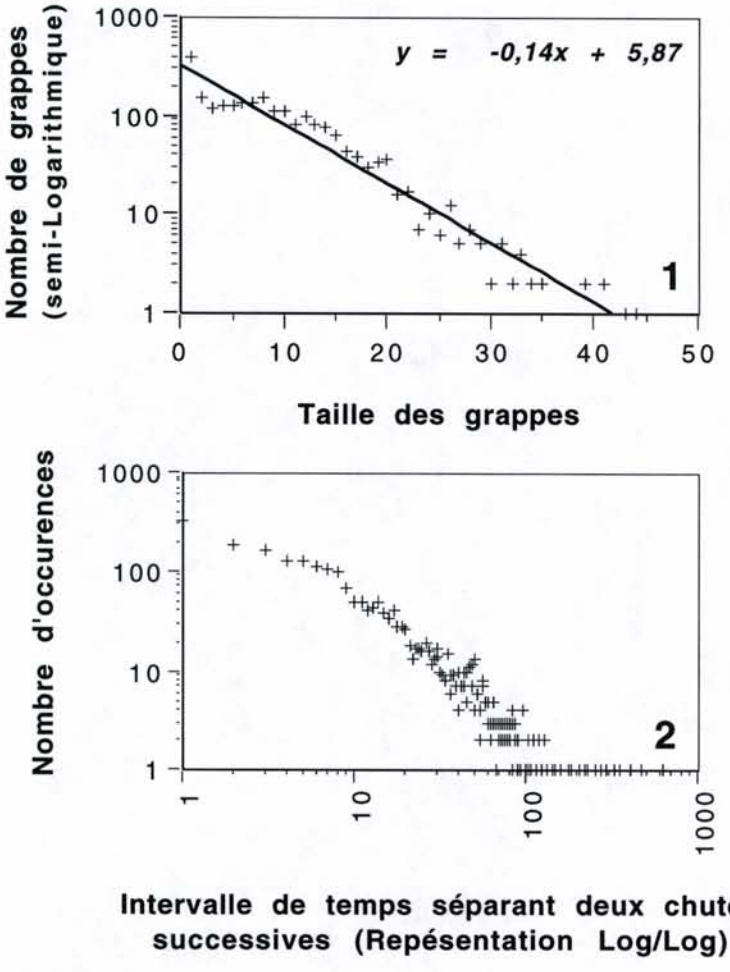


Figure 2. (1) Distribution de la taille des grappes. (2) Distribution des intervalles de temps séparant deux chutes successives.
Figure 2. (1) Distribution of sizes of ants' clusters. (2) Distribution of time-periods between two successive falls.

La distribution des tailles de grappe est de type exponentielle (cf. fig. 2.1). La pente de la droite de régression ajustée sur la distribution exponentielle ayant pour valeur p = 0,14, la taille moyenne des grappes a donc pour valeur : 1/p = 7,14. La distribution suit une loi puissance : le nombre de grappes recueilli est d'autant plus important que l'intervalle séparant leur chute est réduit (cf. fig. 2.2). La probabilité que deux chutes soient séparées par un intervalle de temps long est par conséquent beaucoup plus faible que celle d'avoir un intervalle réduit et celle-ci décroît de manière exponentielle en fonction de la durée de l'intervalle de temps.

Analyse des flux et de la dynamique de chute

On observe que le nombre de chutes augmente linéairement avec le flux résultant (nombre d'allers-nombre de retours) moyen. Le phénomène global d'agrégation des fourmis à l'extrémité de la tige en partie contrôlé chimiquement, est fondamentalement un phénomène collectif, impliquant par conséquent un grand nombre de degrés de liberté: le résultat que nous avons obtenu montre que ces degrés de liberté (correspondant aux comportements des individus) sont pour une grande part interdépendants, et conduisent à un processus dynamique n'impliquant qu'un petit nombre de variables effectives. Afin d'évaluer la présence d'un attracteur potentiel déterministe et de faible dimension contrôlant la dynamique d'une série temporelle expérimentale donnée, nous avons utilisé l'algorithme de Grassberger-Procaccia. Nous avons trouvé que les séries temporelles de chute des grappes conduisaient à une petite valeur de la dimension de l'attracteur, (entre 2.7 et 2.6), avec un très bon intervalle de confiance (entre 86% et 91%), indiquant très fortement que la dynamique est déterministe et prend place sur un attracteur chaotique de faible dimension.

CONCLUSION

Une grappe ne peut se former que si un nombre critique d'individus est atteint à l'extrémité de la tige constituant le dispositif expérimental. Ce nombre d'individus résulte d'un processus d'agrégation, qui détermine également le moment auquel une grappe se détache et tombe. Nous avons montré que le processus conduisant à l'agrégation des individus résultait de l'encombrement et des fluctuations affectant les flux d'individus. La densité locale d'individus peut elle-même favoriser l'agrégation selon un processus de type feed-back positif. Le processus de chute des grappes comprend en outre une forte composante déterministe. Au cours du temps, un état stationnaire est atteint, avant lequel aucune grappe ne peut se former, et après lequel le processus d'agrégation et de chute demeure sur un attracteur chaotique déterministe de faible dimension. Nous avons vu alors que le flux résultant d'individus à l'extrémité du dispositif contrôlait en partie l'apparition des chutes de grappes.

La fonction de telles structures chez *Linepithema humile*, demeure hypothétique; elle joue probablement un rôle dans le déplacement de la colonie mais constitue sans doute un stade primitif de l'aptitude à constituer des chaînes rencontrée chez de nombreux hyménoptères.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Pr. Luc PASSERA pour l'aide technique qu'il nous a apportée, ainsi que pour nous avoir mentionné l'existence de ce phénomène.

REFERENCES

Darchen, R. 1959. Un des rôles des chaînes d'abeilles: la torsion des rayons pour les rendre parallèles entre eux. *Ann. Abeille*, 3: 193-209.

Darchen, R. 1962. Observation directe du développement d'un rayon de cire. Le rôle des chaînes d'abeilles. *Ins. Soc.*, 9: 103-120.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1977. Weaver ants. *Scientific American* , 237: 146-154.

Ledoux, A. 1950. Etude du comportement et de la biologie de la fourmi fileuse (*Œcophylla longinoda* Latr.). *Ann. Sc. Nat.*, 11, 12: 313-461.

Schneirla, T. C. 1971. *Army ants. A study in social organization*. W. H. Freeman & Co., San Francisco, 349pp.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 697 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 179-184 (1996)

VIBRATIONS ABDOMINALES CHEZ *BELONOGASTER JUNCEA JUNCEA* (VESPIDAE: POLISTINAE)

M. TINDO[1] et A. DEJEAN[2]

[1] *Laboratoire de Zoologie, Université de Yaoundé I, B.P. 812 Yaoundé, Cameroun*
[2] *Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS N° 667), Université Paris Nord, 93430, Villetaneuse, France*

RÉSUMÉ: Des mouvements oscillatoires de l'abdomen, semblables à ceux déjà connus chez plusieurs Polistinae, sont décrits pour la première fois dans le genre *Belonogaster*. Une étude menée sur des colonies de pré- et de post-émergence permet de distinguer deux types de mouvements appelés "Vibrations abdominales" et "Vibrations de sollicitation".

Les "Vibrations abdominales" sont des mouvements dorso-ventraux de l'abdomen de la guêpe en position stationnaire au dessus du rayon du nid (colonie de pré-émergence) ou en se déplaçant sur le nid (colonie de post-émergence). Une forte vibration peut entraîner le mouvement de tout le corps de la guêpe.

Les "Vibrations de sollicitation" sont des mouvements dorso-ventraux de l'abdomen de la guêpe dont la tête est enfoncée dans une cellule contenant une larve. Ce comportement est adopté par tous les individus et jouerait un rôle dans la communication adulte-larve.

L'enregistrement individuel de la fréquence des "Vibrations abdominales" montre que les femelles dominantes font vibrer leur abdomen plus fréquemment que les autres ou sont les seules à le faire. Ce comportement se présente donc comme un excellent indicateur de la femelle dominante et jouerait un rôle dans la hiérarchie de dominance.

Mots clés: Vibrations abdominales, Vespidae, *Belonogaster*, rang hiérarchique.

Abstract: **Abdominal vibrations in a primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae).**

Abdominal oscillations such as those described in several polistine wasps are described for the first time in the genus *Belonogaster*. A field study conducted at both pre- and post-emergence stages enabled us to distinguish two types of abdominal movements namely "abdominal wagging" and "longitudinal vibrations".

"Abdominal wagging" is the dorso-ventral movement of the abdomen when the wasp is either stationary at the top of the nest (pre-emergence colonies) or while walking over cells (post-emergence colonies). A hard vibration could bring about the vibration of the entire body.

"Longitudinal vibrations" are also dorso-ventral movements of the abdomen with the head positioned in a cell containing a larva. This behaviour is performed by all females on the nest and may have a role in adult-larvae communication. By recording for each individual the frequency of "abdominal wagging", it was shown that dominant females wag their abdomen significantly more often than other females on the nest. Thus, "abdominal wagging" is a good indicator of the dominant individual in the colony.

Key words: abdominal wagging, Vespidae, *Belonogaster*, hierarchical rank.

INTRODUCTION

Des mouvements oscillatoires de l'abdomen, dont le rôle est très discuté, sont largement décrits chez les *Polistes* (Pardi 1942; Morimoto 1961; Esch 1971; West-Eberhard 1969; Itô 1986; Gamboa *et al.* 1978) et les *Mischocyttarus* (Jeanne 1972). Des comportements similaires appelés "*Dominance displays*" ont été signalés chez les *Ropalidia* (Gadagkar et Joshi 1984). Chez *P. metricus*, trois types de mouvements sont distingués par Gamboa et Dew (1981): "*Abdominal wagging*", "*Lateral vibration*" et "*longitudinal vibration*".

Jusqu'à lors, ces mouvements de l'abdomen n'étaient pas connus chez les guêpes eusociales primitives du genre *Belonogaster*. En étudiant des colonies de pré- et de post-émergence nous avons observé de tels mouvements chez *Belonogaster j. juncea*. Nous nous proposons de les décrire, de déterminer les individus qui font vibrer leur abdomen et de définir le rôle de ces comportements.

MÉTHODES

Nos observations ont été effectuées dans les conditions naturelles, sur des colonies installées entre 1,5 et 2m de hauteur dans divers bâtiments de l'Université de Yaoundé I.

Nous avons réalisé 30 min de film avec un camescope compact 8 mm sur deux colonies, l'une au stade de pré-émergence, l'autre au stade de post-émergence. L'analyse du film nous a permis de donner une description précise des comportements étudiés.

Des observations directes ont été effectuées sur 2 fondatrices isolées, sur 8 associations de deux fondatrices; 15 associations de trois; 5 associations de plus de trois fondatrices et sur 4 colonies de post-émergence. Les guêpes sont identifiées individuellement grâce à un marquage.

Dans ces sociétés, qui sont régies par une hiérarchie de dominance linéaire, les individus sont classés par rang hiérarchique. La technique dite "*animal focal*" (Altmann 1974) a été utilisée pour enregistrer la fréquence des vibrations de chaque guêpe, en tenant compte du nombre de femelles présentes sur le nid. La position des guêpes sur le rayon est notée. Par la méthode de relevé ponctuel, nous avons enregistré les occupations des autres guêpes pendant le frétillement. Le contenu du nid (couvain) est également noté.

RÉSULTATS

Description des comportements

-Vibrations abdominales: mouvements dorso-ventraux de l'abdomen soit en position stationnaire, prenant alors appui sur les pattes, soit en se déplaçant sur le nid. Une forte intensité des mouvements peut entraîner la vibration de tout le corps de la guêpe.

-Vibrations de sollicitation: mouvements dorso-ventraux de l'abdomen avec la tête enfoncée dans une cellule contenant une larve. Ce comportement est adopté par toutes les femelles lorsqu'elles sollicitent une trophallaxie avec une larve.

Les données analysées ci-dessous portent uniquement sur le premier type de mouvement ("Vibrations abdominales") qui est plus caractéristique.

Quel individu fait vibrer son abdomen dans la colonie ?

Après rangement des individus par rang hiérachique, nous avons enregistré la fréquence des vibrations abdominales pour chaque rang. Le tableau I présente la variation de la fréquence

cumulée des vibrations abdominales en fonction du rang hiérarchique enregistrées dans quatre associations de trois fondatrices. La femelle du premier rang (R1) fait vibrer plus fréquemment son abdomen que les femelles des rangs R2 et R3. Sur les 189 séquences observées en 60 minutes, trois seulement appartiennent aux femelles subordonnées (R2 et R3). Elles ont fait vibrer leur abdomen uniquement quand la femelle dominante était absente.

Dans les colonies de post-émergence, en dehors de la femelle dominante, nous n'avons jamais observé des vibrations abdominales chez une autre femelle.

Rang hiérarchique	Nb. / vibrations abdominales
R1	186
R2	2
R3	1

***Tableau I**: Variation du nombre de cas de présence de vibrations abdominales en fonction du rang hiérarchique enregistrés dans quatre associations de trois fondatrices de* B. j. juncea *en 60 minutes d'observation.*

***Table I**: Variation in the number of cases of abdominal wagging as a function of hierarchical rank recorded in four associations of three foundress of* B. j. juncea *in 60 minutes of observation.*

Contexte des "vibrations abdominales"

Chez les fondatrices, les femelles qui font vibrer leur abdomen se placent généralement en position stationnaire, au dessus du rayon de cellules. Par contre dans les colonies de post-émergence, la femelle qui frétille peut être stationnaire ou peut se déplacer rapidement sur le rayon de cellules en même temps qu'elle fait vibrer son abdomen.

La femelle dominante fait vibrer son abdomen plus fréquemment en présence des autres femelles que lorsqu'elle est seule (Fig. 1).

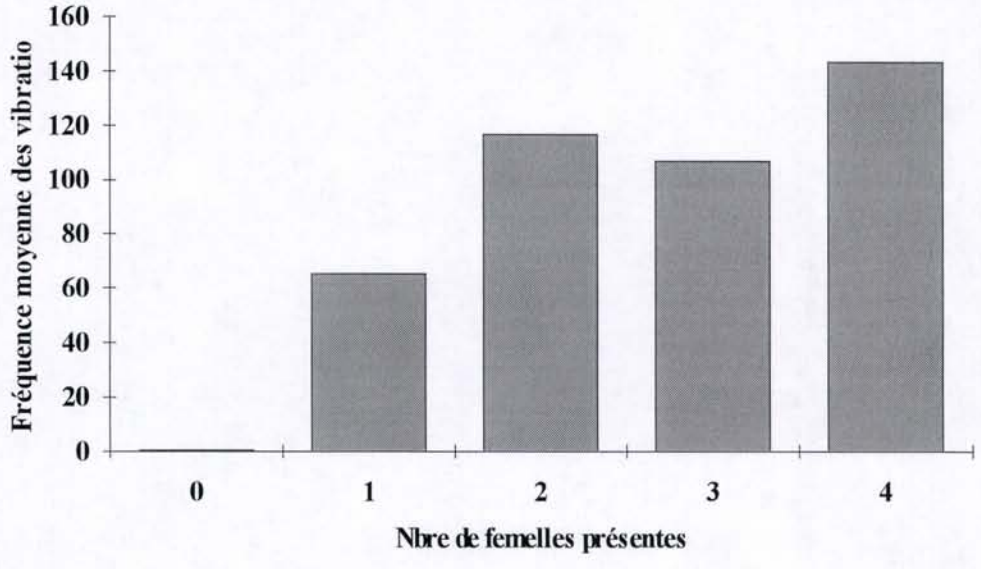


***Figure 1**: Histogramme illustrant la variation de la fréquence moyenne des vibrations abdominales en fonction du nombre de femelles présentes sur le nid dans les colonies de pré-émergence.*

***Figure 1**: Histogram illustrating the variation in the average frequency of abdominal wagging as a function of the number of females present on the nest in pre-emergence colonies.*

Les fondatrices isolées présentent des séquences de vibrations lors du passage d'une autre guêpe ou d'une mouche dans les environs du nid.

Le comportement des subordonnées a un rôle important dans le déclenchement des vibrations abdominales de la dominante. Par exemple, la femelle dominante de la fondation numéro 7 (FN7) a adopté ce comportement 115 fois en 10 minutes en présence d'une subordonnée qui sollicite une trophallaxie aux larves ou allonge une cellule, alors qu'en présence de 3 femelles qui se reposent elle ne fait pas vibrer son abdomen.

Comportement	Nb. de cas
Trophallaxie avec une larve	13
Inspection des cellules	13
Allongement des cellules	6
Nettoiement	3
Garde	0
Repos	4

***Tableau II**: Comportement des subordonnées pendant le comportement de frétillement de la dominante dans deux colonies de pré-émergence. L'enregistrement utilise la méthode de relevé ponctuel pendant deux heures par fondation.*

***Table II**: Activities of the subordinate females during abdominal wagging of the dominant female in two pre-emergence colonies. Data were recorded intermittently during two hours for each foundation.*

La femelle dominante fait vibrer son abdomen généralement lorsque les autres femelles manifestent des comportements en relation avec le couvain (sollicitation de trophallaxie aux larves; inspection des larves ou des oeufs) et l'allongement des cellules (Tableau II). La vibration de l'abdomen peut aussi intervenir dans d'autres contextes comme le retour au nid d'une subalterne et, plus rarement encore, quand les subalternes sont en position de repos. Les subalternes n'interrompent pas leur activité en réponse aux vibrations abdominales de la dominante. Parfois, les vibrations abdominales sont suivies d'un acte de domination et/ou de l'envol de la subordonnée.

Le stade de développement du couvain n'a pas d'influence sur le nombre de vibrations abdominales. Une comparaison du nombre moyen de vibrations par heure entre des nids au stade oeuf (95,66±53,37; N = 11) et au stade larve (93,11±56,70; N = 8) ne donne pas de différence significative (test t; $P > 0,05$).

DISCUSSION

Les deux types de mouvements oscillatoires de l'abdomen, appelés "Vibrations abdominales" et "Vibrations de sollicitation", connus chez les *Polistes* (Pardi 1942; Morimoto 1961; West Eberhard 1969; Gamboa et coll. 1978; Gamboa et Dew 1981; Strassmann 1981; Downing et Jeanne 1985), les *Mischocyttarus* (Jeanne 1972) et les *Ropalidia* (Gadagkar et Joshi 1984) sont donc décrits pour la première fois dans le genre *Belonogaster*.

Gamboa et Dew (1981) distinguent trois types de mouvements oscillatoires de l'abdomen chez *P. metricus*. (1) *"Abdominal wagging"*: la femelle se déplace sur le nid en effectuant des mouvements latéraux de l'abdomen contre le rayon de cellules contenant les larves. (2) "*Lateral vibration*": mouvements latéraux, rapides, vigoureux et audibles de tout le corps de la guêpe en position stationnaire sur le rayon. (3) "*Longitudinal vibration*": mouvements rapide du corps le long de l'axe longitudinal, la tête étant généralement dans une cellule contenant une larve.

Les vibrations dorsoventrales de l'abdomen (vibrations de sollicitation) chez *B. j. juncea* correspondent aux "*longitudinal vibration*" et se rapprochent de celles décrites par Jeanne (1972) chez *Mischocyttarus drewseni*.

La distinction entre "*abdominal wagging*" et "*lateral vibration*" (Gamboa et Dew 1981) est difficile à établir chez *B. j. juncea* car les "vibrations abdominales" sont très fortes, de sorte que tout le corps de la guêpe vibre aussi. D'ailleurs d'autres auteurs (Strassmann 1981; Downing et Jeanne 1985) ne font pas de distinction entre ces deux comportements.

Jusqu'à présent, le rôle des "vibrations abdominales" n'a pas été déterminé de manière certaine. Pour certains auteurs, elles peuvent jouer un rôle dans la communication adulte-couvain car leur fréquence est positivement correlée au nombre des larves que contient le nid, mais pas au nombre de femelles présentes, certaines femelles isolées pouvant aussi faire vibrer leur abdomen (Gamboa et Dew 1981; Downing et Jeanne 1985). Pour d'autres auteurs, il s'agirait d'un signal de dominance car leur fréquence est corrélée avec le nombre de femelles présentes sur le nid et leur apparition précède celle des premières larves (Hughes *et al.* 1987; West-Eberhard 1969). Selon Reeve (1991), "*abdominal wagging*" et "*lateral vibration*" auraient des rôles dans la communication adulte-adulte et adulte-couvain; ceci en fonction des espèces et du contexte.

Chez *B. j. juncea* seules les femelles dominantes effectuent des "Vibrations abdominales" dans les colonies en post-émergence. Les subordonnées n'adoptent ce comportement qu'en absence de la dominante dans les colonie en pré-émergence. La femelle dominante présente ce comportement significativement plus souvent en présence qu'en absence d'autres femelles sur le nid. Les femelles isolées ne font vibrer leur abdomen que lors du passage d'une autre guêpe ou d'une mouche. Chez les fondatrices, la fréquence des "vibrations abdominales" est aussi forte quand le nid ne possède que des oeufs ou quand il contient des larves. Les activités des autres femelles jouent un rôle sur la fréquence des "vibrations abdominales", elle est élevée quand elles effectuent des activités en relation avec le couvain.

Nous avons donc réuni un faisceau d'arguments permettant de dire que ce comportement est impliqué dans les interactions de dominance entre adultes chez *B. j. juncea*. Ces "vibrations abdominales" peuvent donc être considérées comme un bon indicateur permettant de reconnaître la femelle dominante. Elles auraient en outre un rôle dans la protection du couvain, les subalternes étant friandes de la sécrétion buccale produite par les larves (Roubaud 1916) et présentant souvent un comportement d'oophagie (Gervet 1964).

Chez les autres espèces de *Belonogaster* les vibrations de l'abdomen ont été peu étudiées. Chez *B. petiolata* Keeping (1990) fait bien allusion aux mouvements de l'abdomen des femelles pendant la sollicitation de trophallaxie aux larves mais jamais aux "vibrations abdominales". De même, certaines vibrations de l'abdomen sont soulignées par Marino Piccioli et Pardi (1970) chez *B. grisea* et classées parmi les comportements de dominance, mais aucune étude spécifique n'a été effectuée.

RÉFÉRENCES

DOWNING, H. A. et R. L. JEANNE, 1985. Communication of status in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* **67**, 78-96.

ESCH, H., 1971. Wagging movements in the wasp *Polistes vesicolor vulgaris* Bequart. *Z. Vergl. Physiol.* 72, 221-225.

GADAGKAR, R. et N. V. JOSHI, 1984. Social organisation in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* **64**, 15-32.

GAMBOA, G. J., B. D. HEACOCK et S. L. WILTJER, 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **51**, 343-352.

GAMBOA, G. J. et H. E. DEW, 1981. Intracolonial communication by body oscillations in the paper wasp, *Polistes metricus*. *Ins. Soc.* **28**, 13-26.

GERVET, J., 1964. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Ins. Soc.* **11**, 343-382.

HUGHES, C. R., M. O. BECK et J. E. STRASSMANN, 1987. Queen succession in the social wasp, *Polistes annularis*. *Ethology* **16**, 124-132.

ITO, Y., 1986. Social behaviour of *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera: Vespidae) females on satellite nests and on a nest with multiple combs. *J. Ethol.* **4**, 73-80.

JEANNE, R. L., 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* **144**, 63-150.

KEEPING, M. G., 1990. Colony foundation and nestmate recognition in the social wasp, *Belonogaster petiolata*. *Ethology*, **85**, 1-12.

MARINO PICCIOLI, M. T. et L. PARDI, 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'ethogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.]. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **3**, 197-225.

MORIMOTO, R., 1961. On the dominance order in *Polistes* wasps. I. (studies of the social Hymenoptera of Japan, XII). *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.* **18**, 339-351.

PARDI, L., 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **14**, 1-106.

REEVE, H. K., 1991. Polistes. In: *The social Biology of wasps*. K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates: A division of Cornell University Press, Ithaca, London. pp 99-148.

ROUBAUD, E., 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. *Ann. Sci. Nat. Zool. (Ser. 10)* **1**, 1-160.

STRASSMANN, J. E., 1981. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. *Florida Entomol.* **64**, 74-88.

WEST EBERHARD, M. J., 1969. The social biology of Polistine wasps. *Musc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* **140**, 1-101.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 185-188 (1996)

RECONNAISSANCE COLONIALE DU CHAMPIGNON CHEZ *Acromyrmex subterraneus subterraneus*

VIANA A. M. M. et LENOIR A.
LEEC, URA CNRS 667, Université Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France.

Résumé : Pour vérifier la spécificité de l'association fourmi/champignon, nous avons comparé la capacité des ouvrières d'*Acromyrmex subterraneus* Forel, 1893 à discriminer le champignon et le couvain. Les tests consistaient à observer le transport par les ouvrières de différents types de couvain et de champignon découverts hors du nid : larves, nymphes et champignon homocoloniaux, hétérocoloniaux et hétérospécifiques. Nous avons vérifié que les ouvrières discriminent très bien le couvain et le champignon homocolonial, qui sont transportés directement au nid, en contraste avec les éléments hétérocoloniaux et hétérospécifiques qui sont toujours rejetés. Nous avons découvert que le champignon est caractéristique de la colonie et rejeté ou accepté comme le couvain. L'identité coloniale s'étend donc à la symbiose avec le champignon.

Mots-clés : reconnaissance coloniale, champignon, coévolution, *Acromyrmex subterraneus*

Abstract : Fungus recognition of the ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*

This work investigated the specificity of the ant/fungus association and the capacity of *Acromyrmex subterraneus* Forel, 1893 workers to recognize nestmate or non-nestmate brood and fungus. The different behavioural steps leading from discovery to transport into the colony of items encountered outside the nest were used to characterize the recognition by workers. Tests were performed with larvae, pupae and fungus either homocolonial, heterocolonial and heterospecific. Workers can discriminate exactly between the nestmates and non nestmates. Homocolonial items were readily picked up and carried back into the fungus garden. The alien brood and fungus were always rejected. The fungus is colonial characteristic, accepted or rejected like the brood. The colonial identity extends to the symbiosis with the fungus.

Key words : colonial recognition, fungus ant, coevolution, *Acromyrmex subterraneus*

INTRODUCTION

Les fourmis champignonnistes de la tribu Attini sont connues pour leur mutualisme obligatoire avec le champignon qu'elles cultivent (Weber, 1972). Le champignon sert comme unique aliment des larves et probablement comme régime principal des adultes chez les attines primitives. Cependant chez *Atta* et *Acromyrmex* Cherrett (1980) a constaté que seulement 5% des besoins énergétiques des adultes proviennent de la consommation du champignon, les ouvrières se nourrissant de la sève des feuilles. Stradling (1991) suggère que la culture du champignon confère aux attines la capacité d'exploiter une très large variété de plantes de différentes qualités chimiques présentes dans l'écosystème tropical, ce qui permet d'être une espèce polyphage dans une flore de haut diversité, où normalement d'autres

insectes sont monophages. D'autre part, le champignon ne peut pas vivre très longtemps sans les fourmis qui le protègent contre les contaminations des bactéries et d'autres champignons (Bass et Cherrett, 1994).

Il semble qu'il y ait plusieurs espèces de champignon cultivées par les attines. Les basiodiomycètes *Leucocoprinus* (= *Lepiota*) sont présentes dans les jardins des attines primitives *Cryphomyrmex costatus*, *Myrmicocrypta buenzlii*, *Mycetophylax confromis*, *Apterostigma auriculatum* et chez l'attine plus évoluée *Acromyrmex* (Hervey et coll., 1977; Hölldobler et Wilson, 1990). Parmi les grands problèmes de la biologie des Attini, l'identité et les qualités biologiques du champignon symbiotique restent encore inconnues (Hölldobler et Wilson, 1990). Des études sont encore nécessaires pour déterminer la spécificité de l'association fourmis/champignon (Waller, 1988). Dans ce contexte, le but de notre travail était de tester l'existence d'une reconnaissance coloniale du champignon chez la fourmi *Acromyrmex subterraneus subterraneus* afin de comprendre un peu mieux la coévolution entre les attines et les champignons.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons étudié l'Attini *Acromyrmex subterraneus subterraneus* et, pour les tests de comparaison hétérospecifique, le couvain et le champignon d'*Acromyrmex crassispinus*. Les colonies ont été récoltées dans la région « Sudeste » du Brésil, en janvier 1993. Les conditions d'élevage étaient les suivantes : température de 25±2 C°, humidité de 75%, photopériode de 12/12 heures. Les observations étaient réalisées dans ces mêmes conditions, pendant la période d'obscurité, avec lumière rouge (fourmis essentiellement nocturnes).

Le test comportemental retenu pour cette étude est l'observation du transport par les ouvrières de différents types de couvain et de petites boules de champignon (de la taille d'une larve pour être transportées d'une seule fois) découverts hors du nid. Les tests consistaient à offrir des larves, nymphes et champignon homocoloniaux, hétérocoloniaux et hétérospecifiques (*Acromyrmex crassispinus*) dans une arène éloignée de 60 cm de l'entrée du nid et reliée à l'aire du nid par un pont. Pendant 30 minutes nous avons observé les comportements suivants des ouvrières : a) le transport au nid (**acceptation**); b) le transport à la décharge (**rejet**).

Trois colonies étaient étudiées et 10 répétitions par colonie et par item étaient réalisées. Nous avons analysé les données à l'aide du test χ^2.

RESULTATS

Nous avons vérifié que les ouvrières discriminent très bien les items présentés : le couvain et le champignon homocoloniaaux étaient transportés directement au nid, par contre les éléments hétérocoloniaux et hétérospécifiques étaient rejetés (Tableau 1, Figure 1). Bien que les larves hétérocoloniales soient ramenée au nid de manière équivalente aux larves homocoloniales, cette acceptation n'est pas définitive, car à peu près 5 minutes après l'entrée dans la colonie, 50% sont rejetées à la décharge. Avec les nymphes et champignon hétérocoloniaux les ouvrières étaient plus sélectives : seulement 7% des nymphes et 3% du champignon étaient transportés au nid. Tous les éléments hétérospécifiques étaient rejetés (Figure 1). Aussi pour les nymphes et le champignon hétérospécifiques l'acceptation n'est pas définitive, après l'entrée au nid, la totalité des ces deux éléments étaient rejetés.

Nous avons vérifié qu'il n'existe pas de différences dans le comportement des ouvrières envers le couvain et le champignon.

Tableau 1. Comparaison entre larves, nymphes et boulettes de champignon homocoloniaux (Homoc.), hétérocoloniaux (Hétéroc.) et hétérospécifiques (Hétérosp.) d'*Acromyrmex subterraneus*. (**): différence significative ($p < 0,001$); (NS): différence non significative (Test Khi carré), (n = 30).

Table 1. Relationship between homocolonial (Homoc.); heterocolonial ("Hétéroc.") and heterospecific ("Hétérosp.") larvae, pupae and pellets of fungus of *Acromyrmex subterraneus*. (**): significant difference ($p < 0,001$); (NS): non significant difference; (Chi-square test), (n = 30).

	Larves	**Nymphes**	**Boulettes de Champignon**
Homoc. x Hétéroc.	NS	$\chi^2 = 45,11$ **	$\chi^2 = 56,06$ **
Homoc. x Hétérosp.	$\chi^2 = 56,06$ **	$\chi^2 = 41,85$ **	$\chi^2 = 39,49$ **
Hétéroc. x Hétérosp.	$\chi^2 = 45,52$ **	NS	NS

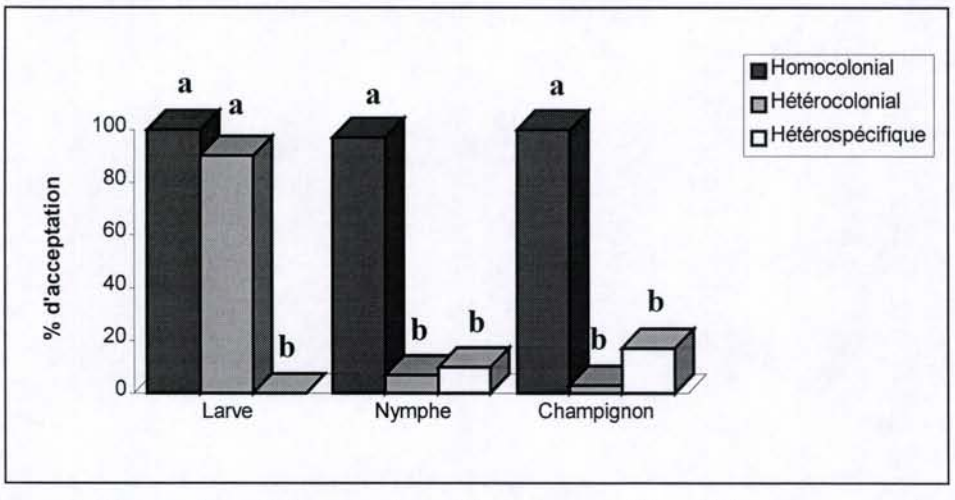


Figure 1. Pourcentage de transport au nid par les ouvrières d'*Acromyrmex subterraneus* à la présentation des larves, nymphes et boulettes de champignon homocoloniaux, hétérocoloniaux et hétérospécifiques. Les différents letres (a vs b) réprésentent les groupes avec différences significatives (Test Khi carré), (n = 30).

Figure 1. Percentages of transport into the nest of homospecific (own nest and other nest) and heterospecific larvae, pupae and pellets of fungus *of Acromyrmex subterraneus* workers. Different letters (a vs b) represent the groups which differed significantly (Chi-square test), (n =30).

DISCUSSION

L'étude comportementale du transport du couvain et champignon de différentes origines nous a permis de constater que le champignon est caractéristique de la colonie. Il est rejeté ou accepté comme le couvain. Cette discrimination très fine du champignon, identique à

celle des nymphes, semble démontrer que le champignon possède une signature chimique comparable à celle de l'odeur de la colonie. L'identité coloniale s'étend donc à la symbiose avec le champignon. On suppose qu'il existe une similarité entre le profil cuticulaire du couvain et les substances que l'on trouve sur le champignon. Cette similarité des profils entre une fourmi et le végétal qui abrite le nid a été constatée chez *Pseudomyrmex ferrugineus* et son hôte *Acacia collinsii* (Espelie et Hermann, 1988). Pour ces auteurs la similarité chimique entre la surface des épines des acacias et la cuticule des fourmis pourrait résulter de la coévolution de *Ps. ferrugineus* et *A. collinsii* et jouerait un rôle très important dans la reconnaissance de la plante hôte.

Les hypothèses sur l'origine de la coévolution entre les attines et le champignon considèrent que les fourmis se nourrissaient des champignons qui se développent soi sur les graines récoltés par les ouvrières, sur les excréments des insectes ou sur les racines des plantes (Garling, 1979).

Les modalités de passage à la culture du champignon restent non élucidées (Della Lúcia et Araújo, 1993). Des études plus approfondies sur les similitudes chimiques des Attini et de leur champignon pourrait apporter de nouvelles hypothèses sur l'origine de leur coévolution. Il reste, en particulier, à élucider les déterminismes de ce mimétisme chimique : l'odeur est-elle transmise par les ouvrières, liée au métabolisme du champignon, ou les deux?

REMERCIEMENTS

A Marco A. Oliveira pour la récolte de l'espèce *A. crassispinus*, à Evaldo F. Vilela et Terezinha M. Della Lucia pour avoir facilité le travail dans le laboratoire de l'Université Fédérale de Viçosa, à la CAPES (gouvernement brésilien) pour l'assistance financière à Ana M. M. Viana.

REFERENCES

Bass, M. et J.M. Cherrett, 1994. The role of leaf-cutting ant workers (Hymenoptera: Formicidae) in fungus garden maintenance. *Ecol. Entomol. 19*:215-220.

Cherrett, J. M., 1980. Possible reasons for the mutualism between leaf-cutting ants (Hymenoptera, Formicidae) and their fungus. *Biol. Ecol. Méditer.*, 7:113-122.

Della Lúcia, T.M.C. et M.S. Araújo, 1993. Fundação e estabelecimento de formigueiros. *In: As formigas cortadeiras*. (T.M.C. Della Lúcia, ed.) pp. 60-83, Ed. Folha de Viçosa, Viçosa.

Espelie, K.E. et H.R. Hermann, 1988. Congruent cuticular hydrocarbons: biochemical convergence of a social wasp, an ant and a host plant. *Bioch. System. Ecol. 5*:505-508.

Garling, L., 1979. Origin of ant-fungus mutualism: a new hypothesis. *Biotropica 4*:284-291.

Hervey, A., C.T. Rogerson et I. Long, 1977. Studies on fungi cultivated by ants. *Brittonia 29*:226-236.

Hölldobler, B. et E.O. Wilson, 1990. *The ants*. 732 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Stradling, D.J., 1991. An introduction to the fungus-growing ants, Attini *In: Ant-plant interactions*. (C.R. Huxley and D.F. Cutler, eds.), pp. 15-18, Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto.

Waller, D.A., 1988. Ecological similarities of fungus-growing ants (Attini) ant termites (Macrotermitinae). *In: Advances in Myrmecology*. (J.C. Trager, ed.) pp. 337-345, E.J.Bill, Leiden, New York, Kobenhavn-Köln.

Weber, N.A., 1972. The fungus-culturing behavior of ants. *Am. Zoologist, 12*: 77-587.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 10: 189-194 (1996)

MORPHOLOGIE ET ULTRASTRUCTURE DE LA GLANDE CLOACALE CHEZ *CATAGLYPHIS NIGER*

WENSELEERS T.[1], SCHOETERS E.[1], BILLEN J.[1] ET HEFETZ A.[2]

[1]*Laboratoire d'Entomologie, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, Belgique*
[2]*Laboratory of Zoology, University of Tel Aviv, 69978 Israel*

Résumé: Les ouvrières du genre *Cataglyphis* sont caractérisées par la présence d'une glande cloacale qui n'est décrite que chez quelques espèces du genre *Camponotus* (Hölldobler 1982) et chez les *Cataglyphis* (Billen 1989, Wenseleers 1995). La présente étude de la glande cloacale chez *Cataglyphis niger* démontre que sa présence n'est pas restreinte à la caste ouvrière: la reine possède une glande cloacale développée de façon comparable. Nous décrivons dans ce travail la morphologie et l'ultrastructure détaillées de la glande et faisons une comparaison entre la taille de la glande chez les ouvrières nourrices et les ouvrières fourrageuses. Ainsi, notre étude donne quelques indications sur la fonction sociale possible de cette glande.

Mots-clés: *Cataglyphis, glande cloacale, morphologie, ultrastructure, Formicidae*

Abstract: Morphology and ultrastructure of the cloacal gland in *Cataglyphis niger*
Ants of the genus *Cataglyphis* are characterised by the presence of a cloacal gland - an abdominal gland which was first described by Hölldobler (1982) in *Camponotus,* but which was later on also found to be present in *Cataglyphis* (Billen 1989, Wenseleers 1995). The present study of the cloacal gland of *Cataglyphis niger* shows that its occurrence is not limited to the worker caste - the queen has an equally well developed cloacal gland. Additionally, the morphology and ultrastructure of the gland are given including a comparison of its size in nurses and foragers. This gave us some useful information about its possible social function.

Key words: *Cataglyphis, cloacal gland, morphology, ultrastructure, Formicidae*

INTRODUCTION

A cause d'une communication surtout phéromonale, les fourmis possèdent un système exocrine très étendu. Les ouvrières du genre *Cataglyphis* sont caractérisées par la présence d'une glande cloacale qui n'est décrite que chez quelques espèces du genre *Camponotus* (Hölldobler 1982) et chez les *Cataglyphis* (Billen 1989, Wenseleers 1995). Jusqu'à présent on ne savait rien de la présence ou développement de la glande cloacale chez la reine, ni d'une éventuelle évolution morphologique de la glande en fonction de l'âge des ouvrières. De données pareilles ont en effet à plusieurs reprises pu fournir des informations très utiles sur la fonction sociale d'une glande exocrine (par exemple chez la glande postpharyngienne: Soroker *et al.* 1996) et pourraient être liées aux premiers résultats préliminaires d'expériences éthologiques concernant la glande cloacale. C'est pourquoi la morphologie détaillée, basée sur

la microscopie électronique à balayage, et l'ultrastructure de la glande cloacale ont été examinées, tandis qu'une comparaison a été faite entre les tailles de la glande chez les ouvrières nourrices et les ouvrières fourrageuses.

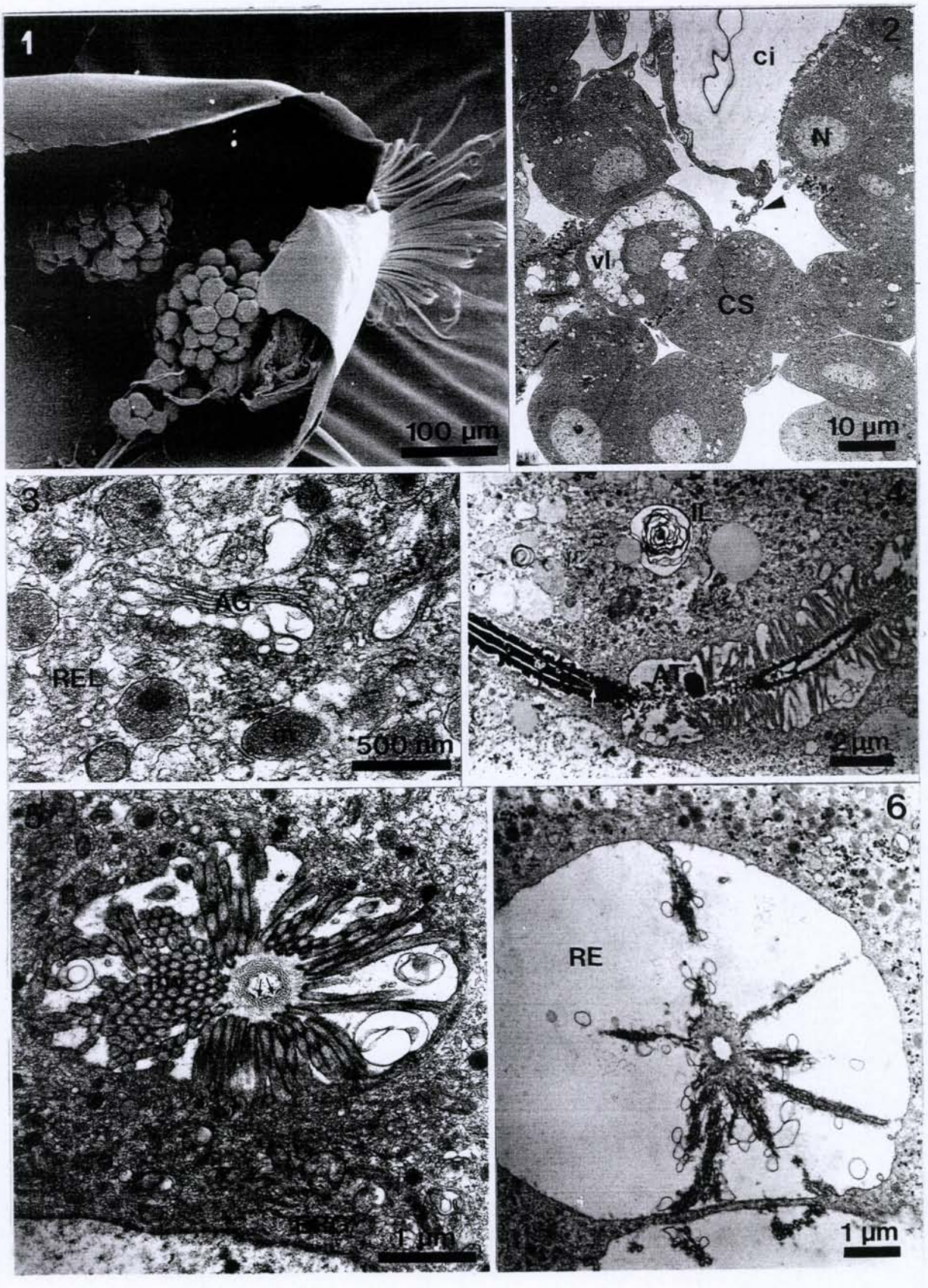
MATERIEL ET METHODES

Des ouvrières de *Cataglyphis niger* ont été récoltées à Shefaim (Israël). Pour mesurer les glandes, une dissection soigneuse a été faite en éloignant les tissus environnants. Pour chaque individu, le diamètre maximal (ci-dessous nommé la longueur) de chaque amas de cellules sécrétrices a été mesuré à l'aide d'un système d'analyse d'images Vidas®. La largeur pronotale et la largeur du septième sternite ont été mesurées pour pouvoir corriger les différences entre les tailles des ouvrières. Les sternites 7 avec les glandes cloacales ont été fixés par le glutaraldéhyde froid à 2 % dans un tampon de cacodylate à 0,05 M (pH 7,3; additionné de saccharose 0,15 M) et postfixés par le tétroxyde d'osmium à 2 % dans le même tampon. L'inclusion a été faite dans l'Araldite. Les coupes contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, ont été observées au microscope électronique Zeiss EM900. Les échantillons pour la microscopie électronique à balayage ont été séchés au CO_2 et observés au microscope électronique Philips EM515.

RESULTATS

La microscopie électronique à balayage a permis de montrer une image très claire de la glande cloacale (Fig. 1). La glande est formée d'unités bicellulaires (type 3 selon la classification de Noirot et Quennedey 1974), où la cellule sécrétrice décharge sa sécrétion à l'extérieur par l'intermédiaire d'un canalicule conducteur qui est associé à la cellule du canalicule. La glande cloacale est constituée de deux amas de 25 à 45 cellules sécrétrices dans la partie postério-ventrale de l'abdomen qui débouchent par des cellules du canalicule à travers la cuticule membraneuse intersegmentaire, latéralement des deux côtés au dessous de l'orifice de la glande de Dufour et de la glande à venin (Fig. 2). Les cellules sécrétrices ont une forme arrondie à la base et se rétrécissent en forme de pointe vers la partie apicale qui se joint à la cellule du canalicule. Elles ont un diamètre de 40 à 60 µm. Les cellules du canalicule quittent les cellules sécrétrices le plus souvent sous un angle aigu. Selon la taille de la fourmi et la position de la cellule sécrétrice correspondante, les cellules du canalicule ont une longueur de 60 à 120 µm. Le noyau des cellules du canalicule forme une saillie dans l'alignement membraneuse des cellules du canalicule.

Fig. 1: *Image en microscopie à balayage des deux amas de cellules sécrétrices de la glande cloacale (échelle: 100 µm).* **Fig. 2**: *Image en microscopie électronique de la glande cloacale (échelle: 10 µm).* **Fig. 3**: *Cytoplasme d'une cellule sécrétrice montrant l'appareil de Golgi et le réticulum endoplasmique lisse (échelle: 1 µm).* **Fig. 4**: *Appareil terminal intracellulaire d'une unité sécrétrice de la glande cloacale (section longitudinale, échelle: 1 µm).* **Fig. 5, 6**: *L'appareil terminal intracellulaire d'une cellule sécrétrice de la glande cloacale d'une ouvrière nourrice* (**5**) *respectivement d'une ouvrière fourrageuse* (**6**) *(échelles: 1 µm). (→= fénestrations épicuticulaires, ►=cellules du canalicule, +=lumière, AG=l'appareil de Golgi, AT=appareil terminal intracellulaire, ci=cuticule intersegmentaire, CS=cellules sécrétrices, ERG=ergastoplasme, il=inclusions lamellaires, m=mitochondries, mv=microvillosités, N=noyau, REL=réticulum endoplasmique lisse, RSE=réservoir extracellulaire, vl=vésicules lipidiques)*


1
100 µm
2
ci
N
vl
CS
10 µm
3
AG
REL
500 nm
4
IL
AT
2 µm
5
1 µm
6
RE
1 µm

La microscopie électronique à transmission montre des cellules sécrétrices sphériques ou en forme de gouttes avec un noyau basal légèrement excentrique (Fig. 2). Les cellules sécrétrices sont en contact direct avec l'hémolymphe, mais peuvent être entourées surtout ventralement, d'adipocytes. Une membrane basale mince de 10 nm entoure la membrane plasmique de la cellule sécrétrice entière sauf dans la partie apicale où elle est en contact avec la cellule du canalicule. L'appareil de Golgi (Fig. 3) et le réticulum endoplasmique lisse tubulaire sont à la base du processus de sécrétion. L'ergastoplasme est très fortement réduit bien que des ribosomes libres - le plus souvent associés en polysomes - soient fréquemment présents. Dans le cytoplasme on peut distinguer en plus des vésicules pinocytotiques basales (diamètre 0,25 µm), qui fusionnent avec des vésicules provenant de l'appareil de Golgi en lysosomes primaires. Ceux-ci fusionnent à leur tour en lysosomes secondaires se composant d'un mélange hétérogène d'inclusions lamellaires et de vésicules lipidiques. Ces vésicules lipidiques, aussi bien que les inclusions lamellaires sont sécrétées apicalement vers une couche microvilleuse très longue et tortueuse. Cette couche de microvillositées entoure le canalicule récepteur cuticulaire - la réunion de ces deux structures constitue l'appareil terminal intracellulaire (Fig. 4, 5, 6). Ils sont séparés par un espace extracellulaire qui a une fonction de réservoir de la sécrétion (Bazire-Bénazet et Zylberberg 1979).

Le cytoplasme de la cellule sécrétrice aussi bien que celui de l'appareil intracellulaire subissent des changements très distincts en fonction de l'âge des ouvrières. Chez les ouvrières nourrices, le cytoplasme contient un nombre moyen de petites mitochondries (longueur 1,1 µm, diamètre 0,3 µm) distribuées d'une manière uniforme dans le cytoplasme et caractérisées par une matrice opaque aux électrons (Fig. 3). L'appareil de Golgi (diamètre 0,8 µm) et le réticulum endoplasmique lisse sont peu développés. Le réservoir extracellulaire est bordé de microvillosités courtes (longueur 0,9-1,2 µm, diamètre 0,1 µm) dans la partie proximale et de microvillosités plus longues (1,7 µm) dans la partie distale où elles sont groupés en un système hexagonal (Fig. 5). Chez les ouvrières fourrageuses, plusieurs granulations cytoplasmiques subissent des changements. Les mitochondries sont plus grandes et leur matrice devient moins opaque aux électrons. Basalement, la surface entière de la cellule est couverte de vésicules pinocytotiques. L'appareil de Golgi aussi bien que le réticulum endoplasmique lisse se développent beaucoup plus fortement. Finalement, le cytoplasme des cellules sécrétrices des ouvrières fourrageuses est, contrairement à celui des ouvrières nourrices, rempli de vésicules lipidiques. Cette montée de la capacité de sécrétion se rencontre aussi quand on observe l'appareil terminal des cellules sécrétrices. Chez les ouvrières nourrices, la couche microvilleuse est assez dense, tandis que chez les ouvrières fourrageuses elle apparaît sous un aspect irrégulier avec de grands espaces qui fonctionnent comme réservoir de la sécrétion extracellulaire et qui s'intercalent entre les villosités (Fig. 6). Finalement, la présence des vacuoles lipidiques dans le cytoplasme des cellules sécrétrices de la glande cloacale des ouvrières fourrageuses se traduit par une augmentation de la taille de ces cellules comme on rend compte de l'augmentation globale de la glande elle-même, quand on la rapporte à la largeur du pronotum et du sternite 7 (Fig. 7). On peut pourtant remarquer que ce cycle de sécrétion ne s'effectue pas de manière synchrone dans toutes les cellules sécrétrices - on voit parfois dans la même ouvrière quelques cellules sécrétrices avec un niveau de sécrétion clairement plus élevé que celui des autres (Fig. 2). De plus, la dissection d'une reine montre qu'elle aussi possède une glande cloacale bien développée (Fig. 7). Malheureusement il n'a pas été possible d'obtenir plus d'informations sur l'ultrastructure de sa glande.

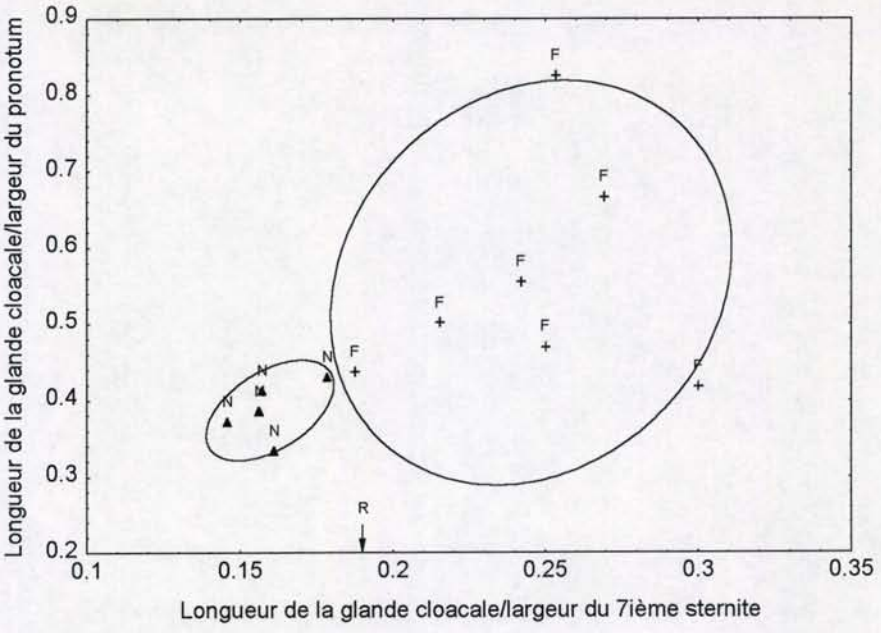


Fig. 7: L'augmentation de la taille de la glande cloacale chez les ouvrières fourrageuses (N= ouvrières nourrices, F= ouvrières fourrageuses, ↓=valeur de la glande cloacale chez la reine. Longueur et largeur de la glande sont respectivement rapportées à la largeur du pronotum et à celle du 7ème sternite. Le niveau de confiance à 95% est indiqué.

La sécrétion provenant de la cellule sécrétrice est evacuée dans le canalicule récepteur qui est en contact direct avec le canalicule conducteur de la cellule du canalicule correspondant. Ce sont ces cellules allongées du canalicule qui effectuent la jonction entre le canalicule récepteur et l'extérieur. Le canalicule récepteur est caractérisée par une procuticule basale et une épicuticule apicale qui est fenestrée sauf dans la partie distale (diamètre des pores: 50 nm). La procuticule est formée d'une endocuticule basale transparente aux électrons (épaisseur: 150 à 200 nm) et d'une exocuticule apicale fibrillaire (épaisseur: 150 nm, diamètre des fibrilles: 20 nm). Enfin, l'épicuticule a une épaisseur de 30 nm. La lumière a un diamètre constant de 0,3 µm dans l'appareil terminal. Au niveau de la transition du canalicule récepteur au canalicule conducteur, l'épaisseur de la cuticule double et les fibrilles endocuticulaires et les fénestrations épicuticulaires disparaissent. Les cellules du canalicule s'élargissent au niveau du noyau de forme irréguliere (longueur: 7 µm, largeur: 3 µm). Dans le noyau on peut distinguer le plus souvent un nucléole associé à des particules de chromatine. Le cytoplasme est moins transparent aux électrons que celui de la cellule sécrétrice. L'ergastoplasme est fortement réduit mais contient un nombre moyen de ribosomes libres. Les petites mitochondries opaques aux électrons (diamètre: 0,1 µm, longueur maximale: 0,5 µm) ne sont pas abondantes. La cellule du canalicule est limitée par une membrane basale massive (épaisseur 80 nm) qui est en continuité avec celle de la cellule sécrétrice. Finalement, on peut remarquer que dans une même cellule sécrétrice, on observe souvent plusieurs (jusqu'à 10) sections de la cellule du canalicule, ce qui indique que ou bien les cellules sécrétrices sont associées avec plusieurs cellules du canalicule ou bien que la cellule du canalicule est de nature très tortueuse. D'autres recherches seront nécessaire pour révéler l'organisation exacte des cellules glandulaires, du type-3.

DISCUSSION

Puisque la division des tâches est fonction de l'âge des ouvrières de *Cataglyphis* (Mayade et Suzzoni 1990), le processus de sécrétion est vraisemblablement fonction du même paramètre. Cette évolution du processus de sécrétion en fonction de l'âge des ouvrières est complètement analogue à celle décrite par Bazire-Bénazet et Zylberberg (1979) pour une glande tégumentaire chez *Atta.* Ainsi, la morphologie de la glande cloacale indique une fonction sociale qui pourrait être le marquage du territoire ou des environs du nid. En fait, les résultats préliminaires d'expériences comportementales réalisées chez *C. niger* montrent une fonction territoriale (Wenseleers 1995). La présence d'une glande cloacale bien développée chez la reine peut s'expliquer de la même maniere. On sait que la fondation claustrale peut être partielle chez les *Cataglyphis* (Fridman et Avital 1983). Sa reine pourraît alors bénéficier d'un marquage territorial à ce moment de la fondation. Mais il se pourrait aussi que la nature chimique de la sécrétion et sa fonction soient totalement différents chez la reine et les ouvrières. Des experiences concernant le comportement seront nécessaire pour élucider le phénomène.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Dirk Corstjens pour la préparation technique des coupes microscopiques et Julien Cillis pour les photos de microscopie électronique à balayage. Je remercie également le Prof. L. Passera pour la lecture du manuscrit. ES est Chargé de Recherche au 'Nationaal Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek, N.F.W.O.'.

REFERENCES

BAZIRE-BÉNAZET, M. and L. ZYLBERBERG, 1979 - An integumentary gland secreting a territorial marking pheromone in *Atta* sp.: detailed structure and histochemistry. *J. Insect Physiol., 25*: 751-765.

BILLEN, J., 1989 - Morphology of the cloacal gland in the ant *Cataglyphis savignyi*. *Actes Coll. Ins. Soc., 5*: 301-306.

FRIDMAN, S. and AVITAL, E., 1983 - Foraging by queens of *Cataglyphis bicolor nigra* (Hymenoptera: Formicidae): an unusual phenomenon among the Formicinae. *Isr. J. Zool., 32*: 229-230.

HÖLLDOBLER, B., 1982 - The cloacal gland, a new pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften, 69*: 50.

MAYADE, S. et SUZZONI, J.-P., 1990 - Le polyéthisme chez *Cataglyphis cursor*. *Actes Coll. Ins. Soc., 6*: 123-130.

NOIROT, CH. and QUENNEDEY, A., 1974 - Fine structure of insect epidermal glands. *Annu. Rev. Entomol., 19*: 61-80.

SOROKER, V., HEFETZ, A., COJOCARU, M., BILLEN, J., FRANCKE, S. and FRANCKE, W., 1996 - Structural and chemical ontogeny of the postpharyngeal gland of the desert ant *Cataglyphis niger*. *Physiol. Entomol.*, sous presse.

WENSELEERS, T., 1995 - Exocriene klieren als gedragsmodulatoren bij mieren: de ecologie van het markeren van een territorium bij de woestijnmier *Cataglyphis niger* (André, 1881) (Hymenoptera, Formicidae). Mémoire KU Leuven, Belgique, 1995.

INDEX DES AUTEURS
INDEX TO AUTHORS

Aron S. ..... pp. 31-39
Bailez O. ..... pp. 153
Beugnon G. ..... pp. 47-67-161-169
Billen J. ..... pp. 189
Bonabeau E. ..... pp. 175
Bordereau C. ..... pp. 165
Corbara B. ..... pp. 143
De Carli P. ..... pp. 67-125
Dejean A. ..... pp. 11-21-75-179
Deneubourg J.-L. ..... pp. 57-175
Detrain C. ..... pp. 57-157
Errard C. ..... pp. 11
Fanfani A. ..... pp. 125
Garnier-Sillam E. ..... pp. 85
Giovannotti M. ..... pp. 125
Grech-Mora I. ..... pp. 85
Han S.H. ..... pp. 111
Hefetz A. ..... pp. 189
Ikhouane A. ..... pp. 101
Keller L. ..... pp. 31
Lachaud J.-P. ..... pp. 47-67-125-169
Lebrun D. ..... pp. 119
Lenoir A. ..... pp. 75-185
Libert F. ..... pp. 175
Lioni A. ..... pp. 175
López Méndez J.A. ..... pp. 67
Matoub M. ..... pp. 93
McKey D. ..... pp. 1
Mercier J.-L. ..... pp. 75
Meunier L. ..... pp. 1
Ndiaye A.B. ..... pp. 111
Orivel J. ..... pp. 11
Passera L. ..... pp. 31-39
Pasteels J.M. ..... pp. 157
Pastergue-Ruiz I. ..... pp. 161
Pavan G. ..... pp. 125

Peeters C. ..... pp. 169
Pérez-Lachaud G. ..... pp. 169
Pham-Delegue M.-A. ..... pp. 153
Priano M. ..... pp. 125
Robert A. ..... pp. 165
Rouland C. ..... pp. 93-101
Schatz B. ..... pp. 47-67-169
Schoeters E. ..... pp. 189
Sennepin A. ..... pp. 133
Théraulaz G. ..... pp. 175
Tindo M. ..... pp. 21-179
Tuyen V.V. ..... pp. 165
Versaen M. ..... pp. 157
Viana A.M.M. ..... pp. 185
Wenseleers T. ..... pp. 189

INDEX DES MOTS-CLES

Acacia collinsii, 185
Acacia, 1
Achras sapota, 111
Acromyrmex crassispinus, *subterraneus subterraneus*, 185
Aechmea mertensii, 11
Afrique de l'Ouest, 111
Agrégation, 175
Agroécosystème, 67
Agrostis sp., 157
Ahamitermes, 133
Aïra caryophyllea, 157
Allium sp., 157
Amitermes, 133, *evuncifer*, 111
Anacardium occidentale, 111
Anaérobiose, 85
Ancistrotermes, 111, 133, *guineensis*, 101
Andropogon sp., 157
Aneuretus simoni, 133
Angulitermes nilensis, 111
Annona muricata, *squamosa*, 111
Anochetus emarginatus, 11
Anthurium gracile, 11
Aphaenogaster fulva, 133
Aphomomyrmex afer, 1
Apidae, 153
Apis mellifera mellifera, 153
Apis mellifica, 175
Apterostigma auriculatum, 185
Arbres fruitiers, 111
Arbres support, 11
Asterolinum sp., 157
Atta, 67, 133, 185, 189
Attaques, 111
Auto-assemblage, 175
Auto-organisation, 175
Avena fatua, 157
Barteria fistosula, 1
Belonogaster grisea, *juncea juncea*, *petiolata*, 21, 179
Belutia grossuleroides, 11
Biodégradation: fungique, 101, microbienne, 85
Brachypodium ramosum, 157
Brassica sp., 153
Briza sp., 157
Bromus sp., 157
Butinage, 153
Camponotus, 133, 189, *americanus*, *brutus*, 75, *femoratus*, 11, *floridanus*, 39, *socius*, *sericeus*, 75
Casuarina equisetifolia, 111
Cataglyphis cursor, 161, *niger*, 189

Cataulacus mckeyi, 1
Cecropia, 1, spp., 11
Centaurea paniculata, 157
Cerastium sp., 157
Chaînes, 175
Champignon, 185
Cistus monspeliensis, 157
Citrus spp., 111
Cladomyrma, 1
Clusia spp., 11
Co-évolution, 1, 85, 185
Cochenilles, 1
Cocos nucifera, 111
Codonanthe calcarata, 11
Colza, 153
Commensalisme, 133
Commiphora africana, 111
Communication acoustiques, 125
Compétition: interspécifique, 67, 75, intraspécifique, 75
Comportement, 21, 47, 57, 75, 143, 153, 157, 161, 165, 169, 175, 179, 185
Composeae sp., 157
Conflits reines-ouvrières, 31, 39
Contrôle biologique, 47, 67
Coptotermes intermedius, 111
Cornitermes, 133
Crematogaster limata parabiotica, 11
Croton spp., 11
Cryphomyrmex costatus, 185
Cryptotermes havilandi, 111
Cubitermes, 133, *speciosus*, 85
Cycle annuel, 119
Daucus carota, 157
Davilia rugosa, 11
Décision individuelle, 57
Digitaria sanguinalis, 157
Discupiditermes, 133
Disponibilité en graines, 157
Diversitermes, 133
Division du travail, 143
Dolichoderus bispinosus, *debilis*, 11
Dominance, 21, 179
Dorylus (Typhlopone) dentifrons, 133
Drosophila melanogaster, 57
Eciton, 175
Ectatomma quadridens, 125, *ruidum*, 47, 67, 125, 143, 169, *tuberculatum*, 67, 125
Endocellulases, 93
Epidendrum schomburgkii, 11
Epiphytes, 11
Erodium circutarium, 157
Eucalyptus canaldulensis, 111
Euphorbia exigua, 157
Evolution, 1, 133
Filago sp., 157
Flexibilité comportementale, 47, 67
Fondation, 169

Formica exectoides, *fusca* var. *subsericea*, *integra*, *nigra*, *obscuripes*, *pallidefulva*
fuscata, 133, *rufa*, 75, 133
Formicidae, 1, 11, 31, 39, 47, 57, 67, 75, 125, 133, 143, 157, 161, 169, 185, 189
Formicinae, 75
Formicoxenus, 11
Fourmis d'Argentine, 31, 39, 175, moissonneuses, 157
Fourragement, 75
Glande(s): cloacale, 189, frontale, 165
Globitermes sulphureus, 165
Grappes, 175
Grewia bicolor, 111
Guiera senegalensis, 111
Haplodiploïdie, 31
Helichrysum stoechas, 157
Heterotermes ceylonicus, *ferox*, 133
Hiérarchies, 21
Hodotermitidae, 133
Holcus lanatus, 157
Homo sapiens, 133
Hutchinsia petraea, 157
Hymenoptera, 47, 125, 133, 161
Icertia coccinea, 11
Imagos, 119
Incolitermes, 133
Inga spp., 11
Inquilitermes, 133
Interactions, 133
Investissement énergétique, 31
Iridomyrmex detectus, 133, *humilis*, 39, 175, *purpureus*, 75, 133, *sanguineus*, 133
Isoptera, 85, 93, 101, 111, 119, 133, 165
Jardins de fourmis, 11
Jeunes ouvrières, 143
Juncus capitatis, 157
Juniperus oxycedrus, 157
Kalotermitidae, 111, 133
Lasius claviger, *flavus*, *niger*, 133
Lavendula stoechas, 157
Leonardoxa africana, 1
Leucocoprinus (= *Lepiota*), 185
Linepithema humile, 31, 39, 133, 175
Lolium rigidum, 157
Macrotermes, 133, *bellicosus*, 93, 101, *muelleri*, *natalensis*, 101, *subhyalinus*, 101, 111
Mahurea palustris, 11
Mangifera indica, 11, 111
Marchea formicarum, 11
Mastotermitidae, 133
Megaponera foetens, 133
Messor aciculatus, 75, barbarus, 157
Microcerotermes sp., *solidius*, 111
Microtermes hollandei, 111
Moenschia erecta, 157
Monomères aromatiques méthoxylés, 85
Monomorium pharaonis, 39
Morphologie, 125, 169, 189
Mutualisme, 133

Mutualismes plantes-fourmis, 1
Mycetophylax conformis, 185
Mycrogynes, 169
Myrmecia pyriformis, *simillima*, 133
Myrmecocystus mimicus, 75
Myrmelachista, 1
Myrmica, 11, *rubra*, 57, 169
Myrmicocrypta buenzlii, 185
Myschocyttarus, 21, 179, *drewseni*, 179
Nasutitermes, 133, *exitiosus*, *lujae*, 85
Neotermes camerunensis, 111
Nymphes, 119
Odontomachus haematodes, *mayi*, 11, *troglodytes*, 47
Odontotermes nilensis, 111
Odontotermes, 133
Oecophylla longinoda, 11, 175
Orientation spatiale, 161
Osidases, 101
Pachycondyla apicalis, 125, *commutata*, 133, *goeldii*, 11, *marginata*, 133, *villosa*, 11, 47
Paltothyreus tarsatus, 47
Parabioses, 11
Paraponera clavata, 47
Parasites, 1
Peperomia macrostachya, 11
Periplaneta americana, 57
Petalomyrmex phylax, 1
Pheidole sp., 1, *megacephala*, 133, *pallidula*, 31, 57
Phéromone d'alarme,165
Philodendron myrmecophilum, 11
Phyllanthus acidus, 111
Pinus pinaster, 119, *pinea*, 157
Piper sp., 1
Plantago bellardi, 157
Pogonomyrmex occidentalis, 133
Polistes, 21, 179, *metricus*, 179
Polistinae, 21, 179
Pollinisation, 153
Polyéthisme, 143
Polyrachis (*Cyrtomyrma*) *? doddi*, 169
Polyrachys laboriosa, 75
Ponerinae, 11, 47, 67, 125, 143, 169
Prédation, 47, 57, 67
Proies: poids, 47, taille, 57
Promirotermes holmgreni, 111
Psammotermes hybostoma, 111
Pseudacanthotermes spiniger, 101
Pseudomyrmex ferrugineus, 185, *nigropilosa*, 1, *venefica*, 169
Psidium guajava, 111
Punica granatum, 111
Purification, 93
Quercus ilex, 119, *pubescens*, *suber*, 157
Radiola linoïdes, 157
Récolte de graines, 157, de proies, 57
Reconnaissance: coloniale, 185, du couvain, 39
Recrutement, 47, 57

Régime alimentaire, 67, 157
Relations plantes-fourmis, 1, 11
Repères visuels, 161
Reproduction, 31, 169
Réseau de pistes, 157
Reticulitermes (= *Termes frontalis*), 133, *flavipes*, 133, *lucifugus*, *santonensis*, 119
Retour au nid, 161
Rhynotermitidae, 111, 133
Ritualisation, 75
Ropalidia, 21, 179
Rythme d'activité, 75
Sagina sabulata, 157
Sanguisorba minor, 157
Sapindaceae, 11
Sedum album, 157
Sénégal, 111
Séquence comportementale, 47, 153
Serritermes, 133, *serrifer*, 165
Serritermitidae, 133
Serviformica, 133
Sex-ratio, 31
Sexués néoténiques, 119
Sideritis sp., 157
Silene gallica, 157
Solenopsis geminata, 133, 169, *invicta*, 31, *parabiotica*, 11, *saevissima*, 133
Stratégie: défensive, 165, individuelle/collective, 47, 57
Stridulations, 125
Symbiose, 93, 101
Synergie, 133
Syntermes, 133
Taille des graines, 157
Tapinoma, 133
Tenebrio molitor, 47
Termitidae, 93, 101, 111, 133, 165
Termitobacter aceticus, 85
Termitomyces sp., 93, 101, sp. *bellicosus*, *eurhizus*, *medius*, 101
Tetramorium aculeatum, 11
Tetraponera aethiops, *tessmannii*, 1
Théorie de la "sexual deception", 39
Thymus vulgaris, 157
Tracé de piste, 57
Trifolium angustifolium, *arvense*, *campestre*, *guttata*, 157
Ultrasons, 125
Ultrastructure, 189
Velocitermes, 133
Vespidae, 11, 179
Vibrations abdominales, 179
Vismia guyanensis, *latifolia*, *sessilifolia*, 11
Zootermopsidae, 133

KEY WORDS INDEX

Abdominal vibrations, 179
Acacia collinsii, 185
Acacia, 1
Achras sapota, 111
Acoustic communication, 125
Acromyrmex crassispinus, *subterraneus subterraneus*, 185
Activity rhythm, 75
Aechmea mertensii, 11
Aggregation, 175
Agroecosystem, 67
Agrostis sp., 157
Ahamitermes, 133
Aïra caryophyllea, 157
Alarm pheromone,165
Allium sp., 157
Amitermes, 133, *evuncifer*, 111
Anacardium occidentale, 111
Anaerobic, 85
Ancistrotermes, 111, 133, *guineensis*, 101
Andropogon sp., 157
Aneuretus simoni, 133
Angulitermes nilensis, 111
Annona muricata, *squamosa*, 111
Annual cycle, 119
Anochetus emarginatus, 11
Ant-gardens, 11
Ant-plant mutualism, 1
Ant-plant relationships, 1, 11
Anthurium gracile, 11
Aphaenogaster fulva, 133
Aphomomyrmex afer, 1
Apidae, 153
Apis mellifera mellifera, 153
Apis mellifica, 175
Apterostigma auriculatum, 185
Argentine ant, 31, 39, 175
Asterolinum sp., 157
Atta, 67, 133, 185, 189
Attacks, 111
Avena fatua, 157
Barteria fistosula, 1
Behaviour, 21, 47, 57, 75, 143, 153, 157, 161, 165, 169, 175, 179, 185
Behavioural flexibility, 47, 67
Behavioural sequence, 47, 153
Belonogaster grisea, *juncea juncea*, *petiolata*, 21, 179
Belutia grossuleroides, 11
Biodegradation: bacterial, 85, fungic, 101
Biological control, 47, 67
Brachypodium ramosum, 157

Brassica sp., 153
Briza sp., 157
Bromus sp., 157
Callow workers, 143
Camponotus, 133, 189, *americanus*, *brutus*, 75, *femoratus*, 11, *floridanus*, 39, *socius*, *sericeus*, 75
Casuarina equisetifolia, 111
Cataglyphis cursor, 161, *niger*, 189
Cataulacus mckeyi, 1
Cecropia, 1, spp., 11
Centaurea paniculata, 157
Cerastium sp., 157
Chains, 175
Cistus monspeliensis, 157
Citrus spp., 111
Cladomyrma, 1
Clusia spp., 11
Clusters, 175
Co-evolution, 1, 85, 185
Cocos nucifera, 111
Codonanthe calcarata, 11
Colony foundation, 169
Commensalism, 133
Commiphora africana, 111
Competition: interspecific, 67, 75, intraspecific, 75
Composeae sp., 157
Coptotermes intermedius, 111
Cornitermes, 133
Crematogaster limata parabiotica, 11
Croton spp., 11
Cryphomyrmex costatus, 185
Cryptotermes havilandi, 111
Cubitermes, 133, *speciosus*, 85
Daucus carota, 157
Davilia rugosa, 11
Diet, 67, 157
Digitaria sanguinalis, 157
Discupiditermes, 133
Diversitermes, 133
Division of labour, 143
Dolichoderus bispinosus, *debilis*, 11
Dominance, 21, 179
Dorylus (Typhlopone) dentifrons, 133
Drosophila melanogaster, 57
Eciton, 175
Ectatomma quadridens, 125, *ruidum*, 47, 67, 125, 143, 169, *tuberculatum*, 67, 125
Endocellulases, 93
Epidendrum schomburgkii, 11
Epiphytes, 11
Erodium circutarium, 157
Eucalyptus canaldulensis, 111
Euphorbia exigua, 157
Evolution, 1, 133
Filago sp., 157
Foraging, 75, 153

Formica exectoides, *fusca* var. *subsericea*, *integra*, *nigra*, *obscuripes*, *pallidefulva fuscata*, 133, *rufa*, 75, 133
Formicidae, 1, 11, 31, 39, 47, 57, 67, 75, 125, 133, 143, 157, 161, 169, 185, 189
Formicinae, 75
Formicoxenus, 11
Fruit-trees, 111
Fungus, 185
Gland(s): cloacal, 189, frontal, 165
Globitermes sulphureus, 165
Grewia bicolor, 111
Guiera senegalensis, 111
Haplodiploidy, 31
Harvesting ants, 157
Helichrysum stoechas, 157
Heterotermes ceylonicus, *ferox*, 133
Hierarchy, 21
Hodotermitidae, 133
Holcus lanatus, 157
Homing, 161
Homo sapiens, 133
Homoptera, 1
Hutchinsia petraea, 157
Hymenoptera, 47, 125, 133, 161
Icertia coccinea, 11
Imagos, 119
Incolitermes, 133
Individual decision, 57
Inga spp., 11
Inquilitermes, 133
Interactions, 133
Iridomyrmex detectus, 133, *humilis*, 39, 175, *purpureus*, 75, 133, *sanguineus*, 133
Isoptera, 85, 93, 101, 111, 119, 133, 165
Juncus capitatis, 157
Juniperus oxycedrus, 157
Kalotermitidae, 111, 133
Lasius claviger, *flavus*, *niger*, 133
Lavendula stoechas, 157
Leonardoxa africana, 1
Leucocoprinus (= *Lepiota*), 185
Linepithema humile, 31, 39, 133, 175
Lolium rigidum, 157
Macrotermes, 133, *bellicosus*, 93, 101, *muelleri*, *natalensis*, 101, *subhyalinus*, 101, 111
Mahurea palustris, 11
Mangifera indica, 11, 111
Marchea formicarum, 11
Mastotermitidae, 133
Megaponera foetens, 133
Messor aciculatus, 75, barbarus, 157
Methoxylated aromatic monomers, 85
Microcerotermes sp., *solidius*, 111
Microtermes hollandei, 111
Moenschia erecta, 157
Monomorium pharaonis, 39
Morphology, 125, 169, 189
Mutualism, 133

Mycetophylax conformis, 185
Mycrogynes, 169
Myrmecia pyriformis, *simillima*, 133
Myrmecocystus mimicus, 75
Myrmelachista, 1
Myrmica, 11, *rubra*, 57, 169
Myrmicocrypta buenzlii, 185
Myschocyttarus, 21, 179, *drewseni*, 179
Nasutitermes, 133, *exitiosus*, *lujae*, 85
Neotenic reproductives, 119
Neotermes camerunensis, 111
Nymphs, 119
Odontomachus haematodes, *mayi*, 11, *troglodytes*, 47
Odontotermes nilensis, 111
Odontotermes, 133
Oecophylla longinoda, 11, 175
Oilsee rape, 153
Osidases, 101
Pachycondyla apicalis, 125, *commutata*, 133, *goeldii*, 11, *marginata*, 133, *villosa*, 11, 47
Paltothyreus tarsatus, 47
Parabiosis, 11
Paraponera clavata, 47
Parasites, 1
Peperomia macrostachya, 11
Periplaneta americana, 57
Petalomyrmex phylax, 1
Pheidole sp., 1, *megacephala*, 133, *pallidula*, 31, 57
Philodendron myrmecophilum, 11
Phyllanthus acidus, 111
Pinus pinaster, 119, *pinea*, 157
Piper sp., 1
Plantago bellardi, 157
Pogonomyrmex occidentalis, 133
Polistes, 21, 179, *metricus*, 179
Polistinae, 21, 179
Pollination, 153
Polyethism, 143
Polyrachis (*Cyrtomyrma*) *? doddi*, 169
Polyrachys laboriosa, 75
Ponerinae, 11, 47, 67, 125, 143, 169
Predation, 47, 57, 67
Prey foraging, 57
Prey: size, 57, weight, 47
Promirotermes holmgreni, 111
Psammotermes hybostoma, 111
Pseudacanthotermes spiniger, 101
Pseudomyrmex ferrugineus, 185, *nigropilosa*, 1, *venefica*, 169
Psidium guajava, 111
Punica granatum, 111
Purification, 93
Queen-worker conflict, 31, 39
Quercus ilex, 119, *pubescens*, *suber*, 157
Radiola linoïdes, 157
Recognition: brood, 39, colony, 185
Recruitment, 47, 57

Reproduction, 31, 169
Reticulitermes (= *Termes frontalis*), 133, *flavipes*, 133, *lucifugus*, *santonensis*, 119
Rhynotermitidae, 111, 133
Ritualisation, 75
Ropalidia, 21, 179
Sagina sabulata, 157
Sanguisorba minor, 157
Sapindaceae, 11
Sedum album, 157
Seed availability, 157
Seed harvesting, 157
Seed size, 157
Self-assembling, 175
Self-organisation, 175
Senegal, 111
Serritermes, 133, *serrifer*, 165
Serritermitidae, 133
Serviformica, 133
Sex allocation, 31
Sex-ratio, 31
Sexual deception theory, 39
Sideritis sp., 157
Silene gallica, 157
Solenopsis geminata, 133, 169, *invicta*, 31, *parabiotica*, 11, *saevissima*, 133
Spatial orientation, 161
Strategies: defensive, 165, individual/collective, 47, 57
Stridulations, 125
Supporting trees, 11
Symbiosis, 93, 101
Synergy, 133
Syntermes, 133
Tapinoma, 133
Tenebrio molitor, 47
Termitidae, 93, 101, 111, 133, 165
Termitobacter aceticus, 85
Termitomyces sp., 93, 101, sp. *bellicosus*, *eurhizus*, *medius*, 101
Tetramorium aculeatum, 11
Tetraponera aethiops, *tessmannii*, 1
Thymus vulgaris, 157
Trail-laying behaviour, 57
Trifolium angustifolium, *arvense*, *campestre*, *guttata*, 157
Trunk trails, 157
Ultrasounds, 125
Ultrastructure, 189
Velocitermes, 133
Vespidae, 11, 179
Vismia guyanensis, *latifolia*, *sessilifolia*, 11
Visual landmarks, 161
West Africa, 111
Zootermopsidae, 133

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce volume n° 10 des "*Actes des Colloques Insectes Sociaux*" a été rendue possible grâce à la collaboration de Bruno CORBARA, Alain DEJEAN, Claire DETRAIN, Christine ERRARD, Jacques GERVET, Alain LENOIR, Luc PASSERA, Michel PRATTE et Yves ROISIN, qui ont accepté de relire un certain nombre de manuscrits. Nous les en remercions vivement.

Nous tenons également à remercier le Fonds National Belge de la Recherche Scientifique ainsi que la Communauté Française de Belgique pour leur contribution à l'organisation du Colloque de Bruxelles.

(Dessin de couverture : Gravure sur bois tirée de l'édition de 1943 de "*La Vie des Fourmis*" par Maurice Maeterlinck)
(Dessin de page 4 : Page de couverture de la même édition de 1943 de "*La Vie des Fourmis*" par Maurice Maeterlinck)