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)

VOL.8 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, TANGER 6-10 Sept. 1992

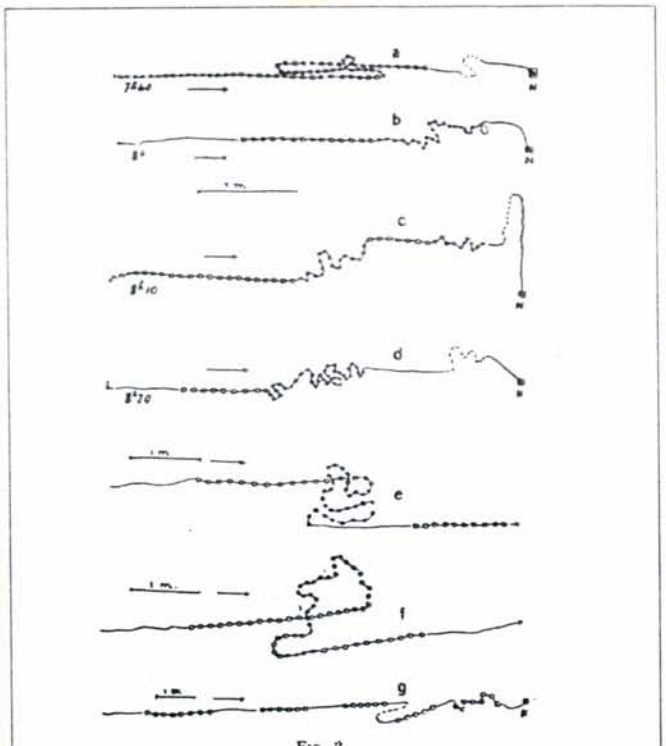


Fig. 2.

Explication de la figure 2.

Expérience combinée de l'écran horizontal et de l'écran cylindrique.
—— Traits pleins, trajets libres sans écran.
.... Traits finement pointillés. Trajets couverts de l'écran horizontal.

oooo Petits cercles. Trajets entourés de l'écran cylindrique seul.
aaaa Gros pointillé. Trajets entourés et couverts des deux écrans.

(Archives Rüdiger Wehner)

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)

VOL.8 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, TANGER 6-10 Sept. 1992

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD)

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-06-6

Dépôt légal : 1er trimestre 1993
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

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

Prix : 100 Francs

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)

VOL.8 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, TANGER 6-10 Sept. 1992

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD)

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-07-4

Dépôt légal : 1er trimestre 1993
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

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

Prix : 100 Francs

COLLOQUE INSECTES SOCIAUX
TANGER - 6 au 10 Septembre 1992

LISTE DES PARTICIPANTS

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

AARAB Ahmed (Tanger, Maroc)
ARON Serge (Toulouse, France)
BACH Didier (Toulouse, France)
BALLESTA FRANCO Miguel (Grenade, Espagne)
BILLEN Johan (Louvain, Belgique)
BORDEREAU Christian (Dijon, France)
CAGNIANT Henri (Toulouse, France)
CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique)
CASEVITZ-WEULERSSE Janine (Paris, France)
CERDA Xim (Villetaneuse, France)
CHRÉTIEN Léticia (Bruxelles, Belgique)
CORBARA Bruno (Nagoya, Japon)
DAHBI Abdallah (Villetaneuse, France)
DE BISEAU Jean-Christophe (Bruxelles, Belgique)
DEFFERNEZ Lucie (Bruxelles, Belgique)
DÉJEAN Alain (Yaoundé, Cameroun)
DELABIE Jacques (Itabuna, Brésil)
ERRARD Christine (Villetaneuse, France)
FÉNÉRON Renée (Villetaneuse, France)
FERNANDEZ ESCUDERO (Grenade, Espagne)
FRANCESCATO Elisabetta (Firenze, Italie)
FRESNEAU Dominique (Villetaneuse, France)
GERVET Jacques (Marseille, France)
HIDALGO NAVARRETTE José (Grenade, Espagne)
JAISSON Pierre (Villetaneuse, France)
LACHAUD Jean-Paul (Toulouse, France)
LENOIR-LABÉ Fabienne (Créteil, France)
LEPONCE Maurice (Bruxelles, Belgique)
MEAD Françoise (Marseille, France)
MESKALI Mohamed (Marseille, France)
NOIROT Charles (Dijon, France)
PASSERA Luc (Toulouse, France)
PEETERS Christian (Villetaneuse, France)
PLATEAUX Luc (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
PLATEAUX-QUÉNU Cécile (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
PRATTE Michel (Marseille, France)
PROVOST Eric (Marseille, France)
ROJO DE LA PAZ Alain (Le Mans, France)
ROULAND Corinne (Créteil, France)
RUANO DIAZ Francisca (Grenade, Espagne)
RUELLE Jean (Namur, Belgique)
SAYAH Fouad (Tanger, Maroc)
SCHATZ Bertrand (Toulouse, France)
SCHOETERS E. (Leuven, Belgique)
TINAUT RANERA José Alberto (Grenade, Espagne)
VAN BOVEN Jozef (Kortrijk, Belgique)
WEHNER Rüdiger (Zürich, Suisse)

TABLE DES MATIERES

1. Les yeux "boussole": Un instrument de navigation des insectes sociaux.
par R. Wehner ..... p. 1

2. Apprentissage temporel chez la ponérine néotropicale : *Ectatomma ruidum* Roger.
par B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 9

3. Spécialisation alimentaire individuelle et apprentissage spatio-temporel chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae).
par B. Schatz, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & I. Pastergue ..... p. 17

4. Mémoire visuelle et représentation spatiale lors du retour au nid chez la fourmi *Cataglyphis cursor*.
par I. Pastergue, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & B. Schatz ..... p. 21

5. La mosaïque des fourmis dans deux palmeraies de la Province du Sud-Ouest, Cameroun.
par A. Déjean, N. Fawti, J. Djob Bikoi & C. Djieto Lordon ..... p. 25

6. La myrmécofaune des vergers d'agrumes de Corse orientale : premières observations.
par J. Casevitz-Weulersse & P. Brun ..... p. 31

7. Quels sont les caractères étho-physiologiques des "fourmis-vagabondes" ?
par L. Passera ..... p. 39

8. Le rôle des reines dans l'agression du couvain sexué par les ouvrières de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis*.
par D. Bach, L. Passera & S. Aron ..... p. 47

9. Sex-ratio primaire et sex-ratio opérationnelle chez la fourmi d'Argentine.
par S. Aron & L. Passera ..... p. 55

10. Impact d'une fourmilière d'*Atta cephalotes* (L.) (Formicidae; Myrmicinae; Attini) sur une cacaoyère en formation.
par J.H.C. Delabie, A.M.V. da Encarnação & I.M. Cazorla ..... p. 63

11. Purification et propriétés de deux osidases produites par des bactéries isolées à partir du tractus digestif de *Cephalotermes rectangularis* (Isoptera, Termitidae).
par F. Lenoir-Labé & C. Rouland ..... p. 71

12. Etude biologique des populations d'*Ancistrotermes guineensis* présentes dans les plantations de la SONASUT (Sahr - Tchad).
par C. Rouland, A. Ikhouane & N. Nayalta ..... p. 79

13. Liste des espèces de Fourmis du Maroc.
par H. Cagniant & X. Espadaler ..... p. 89

14. Propriétés physiques et éthologiques des pistes de six espèces de myrmicines.
par M.-C. Cammaerts, R. Cammaerts & A. Déjean ..... p. 95

15. Le développement de la colonie de *Polistes*. Essai pour approche formelle.
par J. Gervet & F. Mead ..... p. 103

16. La flexibilité de la caste chez les femelles de *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae).
par F. Mead & D. Gabouriaut ..... p. 111

17. Effets comportementaux du changement expérimental de rang hiérarchique chez des fondatrices de *Polistes dominulus* Christ.
par M. Pratte ..... p. 117

18. Comportement d'essaimage de *Polybioides tabida* (Hymenoptera, Vespidae).
par E. Francescato, S. Turillazzi & A. Déjean ..... p. 121

19. Flexibilité sociale chez *Evyleus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).
par C. Plateaux-Quénu ..... p. 127

20. Induction des arrêts de vitellogenèse chez un Insecte subsocial : rôle des ecdystéroïdes et du cerveau.
par F. Sayah, M. Breuzet & A. Karlinsky ..... p. 135

21. Détection du (Z,Z,E) - 3,6,8 - dodecatrien - 1 - ol par les ouvriers et les essaimants de deux espèces de termites champignonnistes, *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae).
par C. Bordereau, A. Robert, N. Marcel-Laduguié, O. Bonnard, J.-L. Le Quéré & R. Yamaoka ..... p. 145

22. Myrmécophilie chez deux lépidoptères Lycaenidae au Maroc : *Cigaritis zohra* et *C. allardi*.
par A. Rojo de la Paz ..... p. 151

23. La répartition du travail social dans une jeune fondation de la fourmi bull-dog *Myrmecia croslandi* Taylor.
par P. Jaisson, D. Fresneau & R. Taylor ..... p. 161

24. Données préliminaires sur le comportement agonistique et reproducteur des deux castes de mâles ergatoïdes de la fourmi *Hypoponera bondroiti* Forel (Ponerinae).
par K. Yamauchi, K. Kinomura, B. Corbara & K. Tsuji p.173

25. Polygynie et forme de polymorphisme chez une Ponerinae.
par A. Déjean & R. Fénéron ..... p. 179

26. Glandes coxales de *Pachycondyla obscuricornis* (Formicidae, Ponerinae).
par E. Schoeters & J. Billen ..... p. 183

INDEX DES AUTEURS ..... p. 187

INDEX DES MOTS-CLES ..... p. 189

KEY WORDS INDEX ..... p. 195

REMERCIEMENTS ..... p. 201

CONTENTS

1. Compass-eyes: A navigational instrument of social insects.
by R. Wehner ..... p. 1

2. Temporal learning in the neotropical ponerine ant : *Ectatomma ruidum* Roger.
by B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 9

3. Individual food specialization and time-place learning in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae).
by B. Schatz, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & I. Pastergue ..... p. 17

4. Visual memory and spatial representation during homing in the ant *Cataglyphis cursor*.
by I. Pastergue, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & B. Schatz ..... p. 21

5. Ant mosaic in two palm tree plantations in the South-West Province of Cameroon.
by A. Déjean, N. Fawti, J. Djob Bikoi & C. Djieto Lordon ..... p. 25

6. First observations on the myrmecofauna in citrus orchards in oriental Corsica.
by J. Casevitz-Weulersse & P. Brun ..... p. 31

7. What are the etho-physiological characteristics of the "tramp species" ?
by L. Passera ..... p. 39

8. The role of queens in the aggression of sexual brood by workers of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*.
by D. Bach, L. Passera & S. Aron ..... p. 47

9. Primary and operational sex-ratios in the Argentine ant.
by S. Aron & L. Passera ..... p. 55

10. Impact of an ant nest of *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae; Myrmicinae; Attini) on a young cocoa plantation.
by J.H.C. Delabie, A.M.V. da Encarnação & I.M. Cazorla ..... p. 63

11. Purification and properties of two osidases produced by bacteria isolated from the gut of *Cephalotermes rectangularis* (Isoptera, Termitidae).
by F. Lenoir-Labé & C. Rouland ..... p. 71

12. Biological study of the population of *Ancistrotermes guineensis* in the SONASUT sugar cane plantation (Sahr - Chad).
by C. Rouland, A. Ikhouane & N. Nayalta ..... p. 79

13. List of ants species from Morocco.
by H. Cagniant & X. Espadaler ..... p. 89

14. Physical and ethological properties of the trails of six species of Myrmicinae.
by M.-C. Cammaerts, R. Cammaerts & A. Déjean ..... p. 95

15. The development of the *Polistes* colony. An attempt of formal approach.
by J. Gervet & F. Mead ..... p. 103

16. Caste flexibility in *Polistes dominulus* females (Hymenoptera, Vespidae).
by F. Mead & D. Gabouriaut ..... p. 111

17. Behavioural effects of experimentally induced change of hierarchical rank on *Polistes dominulus* Christ foundresses.
by M. Pratte ..... p. 117

18. Swarming behaviour in *Polybioides tabida* (Hymenoptera, Vespidae).
by E. Francescato, S. Turillazzi & A. Déjean ..... p. 121

19. Social flexibility in *Evyleus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).
by C. Plateaux-Quénu ..... p. 127

20. Ovarian arrest induction in a subsocial Insect: role of ecdysteroids and brain.
by F. Sayah, M. Breuzet & A. Karlinsky ..... p. 135

21. Detection of (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol by the workers and the alates of two fungus-growing termite species, *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae).
by C. Bordereau, A. Robert, N. Marcel-Laduguié, O. Bonnard, J.-L. Le Quéré & R. Yamaoka ..... p. 145

22. Myrmecophily among two Lycaenidae butterflies in Morocco: *Cigaritis zohra* and *C. allardi*.
by A. Rojo de la Paz ..... p. 151

23. Division of labour in an incipient colony of the bulldog ant *Myrmecia croslandi* Taylor.
by P. Jaisson, D. Fresneau & R. Taylor ..... p. 161

24. Preliminary report on the agonistic and reproductive behaviour of the two castes of ergatoid males in the ant *Hypoponera bondroiti* Forel (Ponerinae).
by K. Yamauchi, K. Kinomura, B. Corbara & K. Tsuji ..... p. 173

25. Polygyny and a type of polymorphism in a Ponerinae.
by A. Déjean & R. Fénéron ..... p. 179

26. Coxal glands in *Pachycondyla obscuricornis* (Formicidae, Ponerinae).
by E. Schoeters & J. Billen ..... p. 183

AUTHORS INDEX ..... p. 187

INDEX DES MOTS-CLES ..... p. 189

KEY WORDS INDEX ..... p. 195

ACKNOWLEDGMENTS ..... p. 201

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8, 1-8 (1993)

LES YEUX "BOUSSOLE": UN INSTRUMENT DE NAVIGATION DES INSECTES SOCIAUX

Rüdiger WEHNER

Zoologisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich

Abstract: Compass-eyes: A navigational instrument of social insects.

The compound eyes of bees and ants contain a specialized part of the retina in which specialized types of photoreceptors (highly dichroic ultraviolet receptors) act as polarization analyzers. These analyzers are geometrically arranged in a way that mimics, by and large, the polarization pattern (e-vector pattern) in the sky. As behavioural experiments show, the matched filter is used by bees (*Apis*) and ants (*Cataglyphis*) as a compass to derive navigational information from the celestial straylight patterns.

The output of the matched filter is sampled by large medullar interneurons (POL cells). These cells project to the contralateral optic lobe. As each pixel in the sky is seen by polarization detectors of the contralateral eye and spectral detectors of the ipsilateral eye, the contralateral projection of the POL interneurones might serve to combine both kinds of information and thus provide the insect with unambiguous compass information.

The insect's "compass eye" (l'oeil boussole) is a striking example of peripheral neural coding by matched filtering. We arrived at this conclusion, and the results on which it is based, only by combining behavioural analyses in the field with neuroanatomical and neurophysiological studies in the laboratory. The outcome of this joint venture emphasizes the importance of organism-based approaches in analyzing complex neural systems.

Key words: *Neuroethology, navigation, polarized skylight, celestial compass, Apis, Cataglyphis.*

Mots-clés: *Neuroéthologie, navigation, lumière polarisée du ciel, boussole astronomique, Apis, Cataglyphis.*

1. Les fourmis d'Afrique du Nord: point de départ d'une découverte neurobiologique

Au début du XXième siècle les steppes de l'Afrique du Nord furent l'objet d'une vive controverse scientifique. La question posée par FABRE (1879) et LUBBOCK (1884), relative à l'orientation des insectes sur de grandes distances, occupait alors tous les esprits. Les acteurs dont le comportement devait donner une réponse à cette question étaient les fourmis, tout particulièrement les fourmis des steppes et des déserts, du genre *Messor*, *Aphaenogaster*, *Monomorium*, *Cataglyphis*.

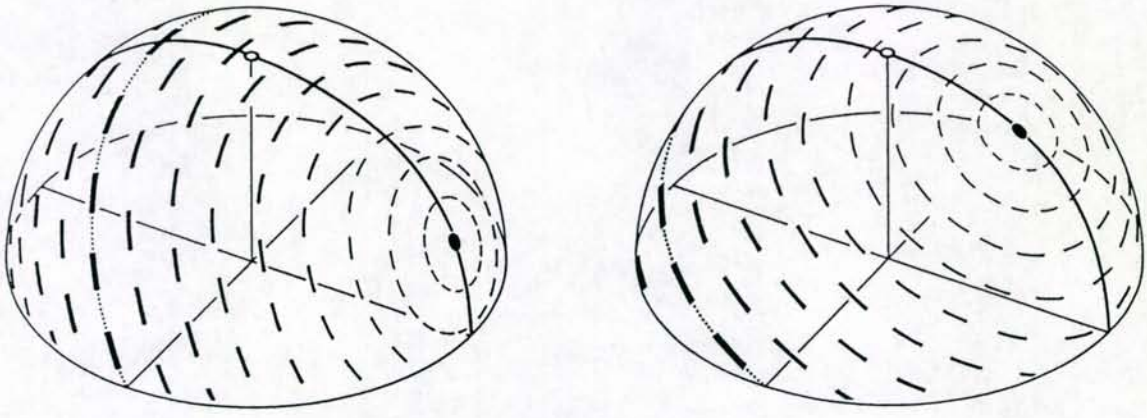


Figure 1. *Représentation tri-dimensionelle du pattern de polarisation de la lumière solaire (e-vector pattern). Le soleil est représenté par un disque noir placé à une élévation de 25° (à gauche) et de 60° (à droite) au-dessus de l'horizon. Les vecteurs électriques (vecteurs-e) de la lumière polarisée (barres noires) forment des cercles concentriques autour du soleil. Le demi-cercle en ligne pointillée comprenant les barres les plus épaisses représente l'arc de polarisation maximale. Le demi-cercle en ligne continue représente le plan de symétrie des patterns célestes des vecteurs-e. Ce demi-cercle inclut les méridiens solaire et antisolaire. Le zénith est indiqué par un cercle ouvert. Notez que le déplacement apparent du soleil dans l'hémisphère céleste se traduit non seulement par und changement de son élévation mais aussi par und changement de son azimut. Ainsi au cours de la journée, le méridien solaire, et avec lui l'ensemble du pattern des e-vecteurs, tourne autour du zénith. Le problème de navigation résultant de cette rotation journalière du ciel, c'est-à-dire les problèmes de compensation horaire, ne sont pas traités dans ce rapport (voir WEHNER & LANFRANCONI, 1981).*
Three-dimensional representation of the pattern of polarized light in the sky (e-vector pattern). The sun is shown as a black disk positioned at an elevation of 25° (left) and 60° (right) above the horizon. The electric vectors (e-vectors) of light (black bars) form concentric circles around the sun. The degree (percentage) of polarization is indicated by the size of the bars. The dotted-line semicircle combining the largest bars marks the arc of maximum polarization. The continuous-line semicircle represents the symmetry plane of the celestial e-vector patterns. It comprises the solar meridian and the anti-solar meridian. The zenith is depicted by an open circle. Note that as the sun moves across the celestial hemisphere, its position changes not only in elevation, but also in azimuth. Hence, during the course of the day the solar meridian, and with it the whole e-vector pattern, rotates about the zenith. The navigational problems arising from this diel rotation of the sky, i.e. the problems of time compensation, are not treated in this account (see WEHNER & LANFRANCONI, 1981).

A l'aide d'expériences simples, mais originales, Victor Cornetz à Alger et Félix Santschi à Kairouan, les deux personnages impliqués dans cette controverse, étaient arrivés à la conclusion, exacte, que des points de repère olfactifs ou visuels n'étaient pas à l'origine du pouvoir d'orientation de ces fourmis, contrairement à l'opinion généralement admise en ce temps-là (revue de BRUN, 1914). Il s'agissait donc de reconnaître le facteur qui régissait le sens de l'orientation des fourmis et le système sur lequel reposait la stratégie de leurs parcours. Santschi penchait pour un mécanisme de type boussole optique et parvint à identifier le soleil comme étant ce facteur qui n'était actif que sous certaines conditions (SANTSCHI, 1911), tandis que Cornetz contesta farouchement un rôle possible du soleil (CORNETZ, 1914). Il montra cependant, de

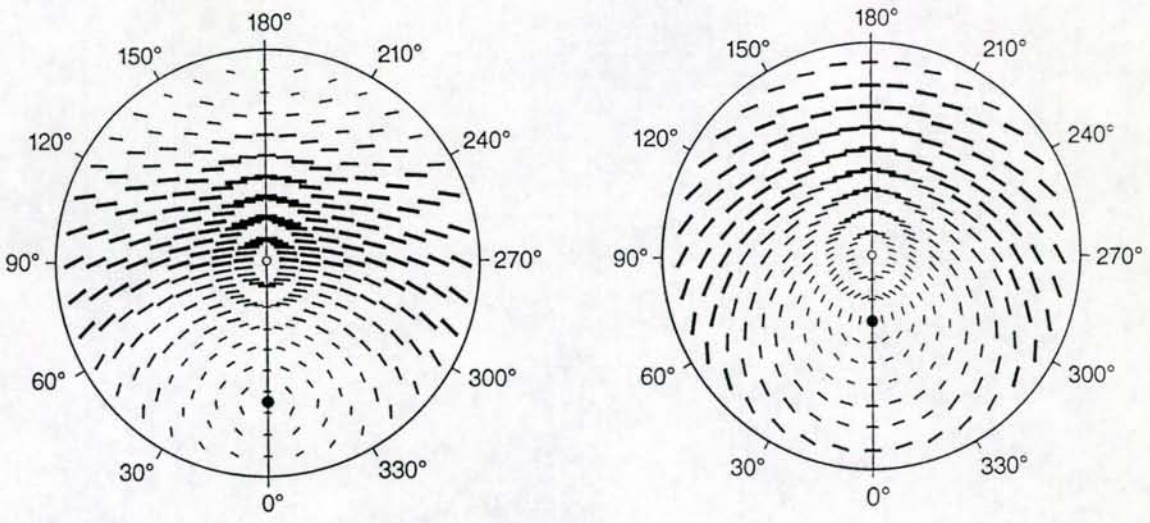


Figure 2. *Représentation bi-dimensionelle des patterns célestes de la lumière polarisée. Il s'agit d'un mode de description bi-dimensionel des patterns des vecteurs-e parmi de nombreux autres. Mêmes conventions utilisées que pour la figure 3A. Pour une géométrie tri-dimensionelle se reporter aux symboles et aux définitions de la figure 1.*
Two-dimensional representation of the celestial patterns of polarized light. One of several possible ways of depicting the e-vector pattern two-dimensionally is chosen in this diagram. The same convention is used in figure 3A. For three-dimensional geometry, symbols and definitions see figure 1.

même que Santschi, que les fourmis pouvaient parfaitement s'orienter "sous la lumière solaire diffuse". Au lieu de chercher, comme Santschi, un facteur physique dans la lumière céleste dans une région éloignée du soleil, il supposa l'existence d'un sens de l'orientation indépendant des influences extérieures. Il put néanmoins démontrer que ce sens de l'orientation était différent du "sens musculaire" proprioceptif (PIERON, 1904). Bien que jusque dans ses derniers travaux il n'arrivât pas à définir de manière précise ce qu'il entendait par "sens de l'orientation" (CORNETZ, 1925), il resta jusqu'au bout un adversaire acharné des conceptions de Santschi. Il arriva même aux deux adversaires d'abandonner les méthodes de la discussion scientifique pour en arriver à des arguments polémiques. Santschi, plus analyste que Cornetz, exécuta finalement une expérience cruciale qu'il n'arrivera toutefois pas à expliquer, mais qui allait dans la bonne direction: les fourmis poursuivent leur chemin correct même si elles n'observent qu'un petit coin du ciel bleu. "Qu'y a-t-il dans cet espace bleu qui puisse servir de repère aux fourmis?" SANTSCHI (1923, p. 159) put poser cette question mais ne sut pas y répondre.

2. La boussole astronomique: le champ de polarisation céleste

Nous savons aujourd'hui que le mystérieux repère d'orientation du ciel est la lumière céleste polarisée (revue de WEHNER, 1982). Cette polarisation de la lumière céleste est produite par la réflexion de la lumière solaire (non polarisée) sur les molécules chimiques de l'air atmosphérique. Il en résulte un champ de polarisation régulier dont la constitution géométrique en trois dimensions (figure 1) se comprend facilement. Ce champ peut être

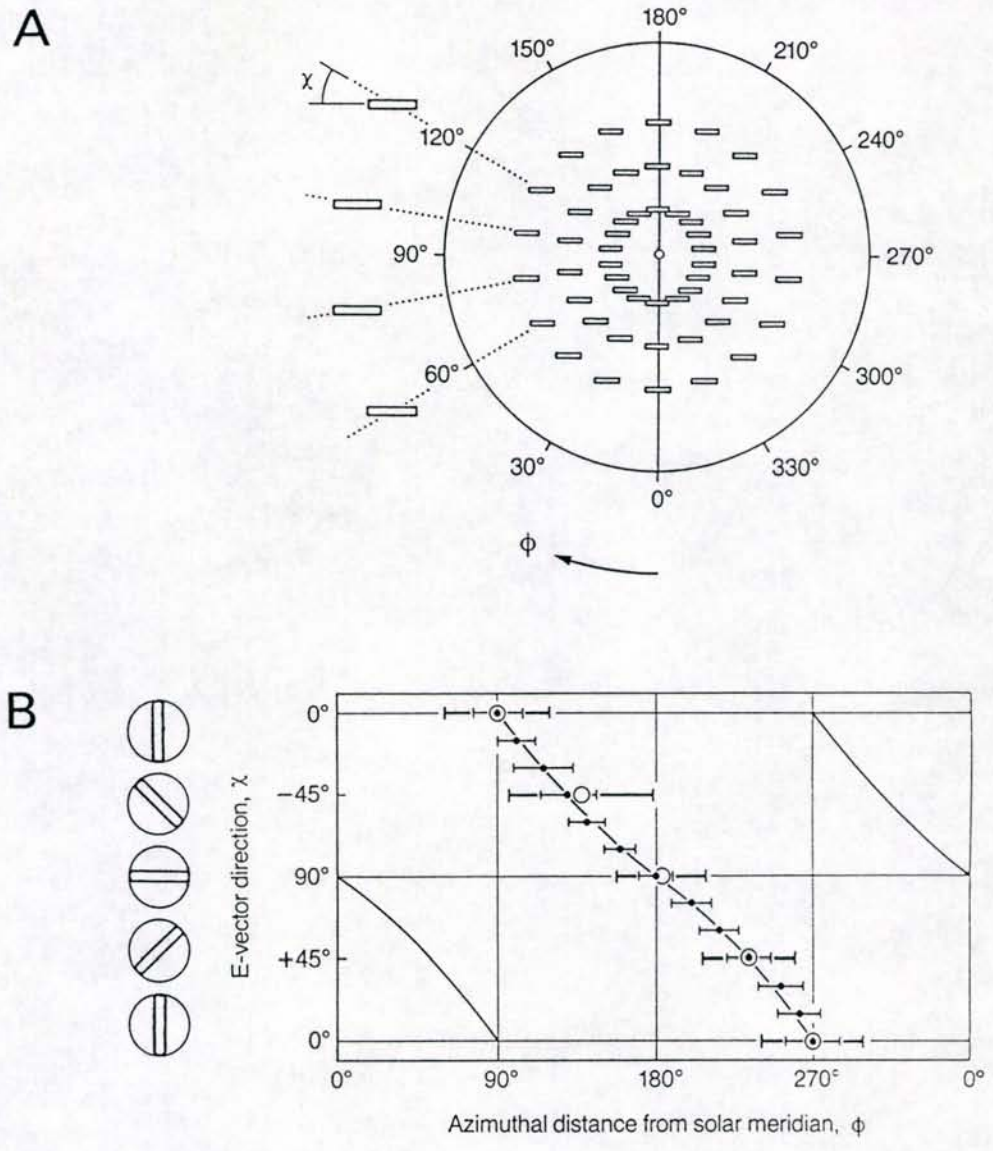


Figure 3. ***A.*** *La représentation interne des patterns célestes des vecteurs-e de polarisation (carte céleste) chez l'abeille et la fourmi déduite à partir de données comportementales. La même carte céleste est utilisée par l'insecte pour toutes les élévations du soleil. L'analyse neurophysiologique a montré que cette carte céleste stéréotypée représente la distribution spatiale d'un type spécialisé de récepteur à l'ultra-violet dans une région spécialisée de l'oeil composé des abeilles et des fourmis (POL région).* ***B.*** *La carte céleste de l'abeille et de la fourmi plus détaillée. La fonction χ/ϕ indiquée dans ce diagramme décrit la position azimutale (ϕ) selon laquelle l'insecte estime que n'importe quelle orientation d'un vecteur-e (χ) peut apparaître. La même fonction s'applique à toutes les parallèles de latitude céleste, c'est-à-dire pour toutes les élévations au-dessus de l'horizon, et pour toutes les élévations du soleil. Les valeurs moyennes et les déviations angulaires standard sont données pour 90°<ϕ<270°. Les cercles pleins et ouverts concernent respectivement les abeilles, Apis mellifera, et les fourmis, Cataglyphis bicolor.*

A. *The bee's and ant's internal representation of the celestial e-vector patterns (celestial map) as deduced from behavioural experiments. The same celestial map is used by the insect for all elevations of the sun. Neurophysiological analysis has shown that this stereotyped celestial map represents the spatial distribution of a specialized type of ultaviolet receptor in a specialized part (POL-area) of the bee's and ant's compound eye.*

représenté par des lignes de force du champ de polarisation qui ont l'avantage de pouvoir être projetées en deux dimensions. La figure 2 représente deux telles projections pour deux différentes hauteurs du soleil. Une comparaison des deux projections montre que le champ de polarisation céleste change en fonction des coordonnées du soleil. Ce qui ne change pas, c'est la ligne de symétrie de la projection, formée par la projection du méridien solaire et du méridien antisolaire.

3. La carte céleste neurale: analyse du comportement

Les fourmis (*Cataglyphis*: WEHNER, 1982) et les abeilles (*Apis*: WEHNER & ROSSEL, 1985; ROSSEL & WEHNER, 1987) utilisent le champ de la polarisation céleste comme boussole d'orientation. Il est possible de montrer une portion du ciel (10° de diamètre) aux insectes, à l'aide d'un petit laboratoire optique spécialement construit. On ne leur montre ainsi qu'une seule direction des lignes de force (figure 2A et B) du champ de polarisation céleste. On constate alors que les insectes sont toujours dotés du pouvoir d'orientation, mais la direction suivie diffère alors d'un certain angle (ε) de la direction théorique, quantité dépendant de la position du ciel montré. Cette erreur montre que les insectes n'estiment pas la direction réelle du champ de force de polarisation de l'espace observé, mais une direction fictive différant horizontalement de $\varepsilon°$ de la direction réelle. A partir de ces valeurs (ε) on peut reconstruire point par point l'image interne du ciel chez les insectes. Celle-ci est reproduite schématiquement dans la figure 3A et en détail dans la figure 3B (pour des explications plus complètes voir WEHNER, 1989).

4. La carte céleste neurale: analyse neurophysiologique

Les recherches neuroanatomiques et neurophysiologiques des travaux éthologiques ont conduit aux résultats suivants:

1. Les cellules visuelles de la rétine jouent le rôle d'analyseur de la lumière polarisée. Le rôle d'analyseur provient de l'orientation des molécules de rhodopsine dans la membrane des cellules visuelles.
2. Seuls les récepteurs de la lumière ultra-violette (récepteurs UV) participent à la formation de la carte céleste interne.
3. La carte céleste interne établie par les expériences de comportement (figure 3A) consiste en une répartition géométrique de récepteurs UV spécifiques dans une région spécialisée de la périphérie dorsale de l'oeil.

B. The bee's and ant's celestial map in more detail. The χ/ϕ-function depicted in this diagram describes the azimuthal position (ϕ) at which the insect expects any particular e-vector orientation (χ) to occur. The same χ/ϕ-function applies to all parallels of celestial latitude, i.e. to all elevations above the horizon, and to all elevations of the sun. For $90° \leq \phi \leq 270°$ mean values and standard deviations are given. Filled and open symbols refer to bees, Apis mellifera, and ants, Cataglyphis bicolor, respectively.

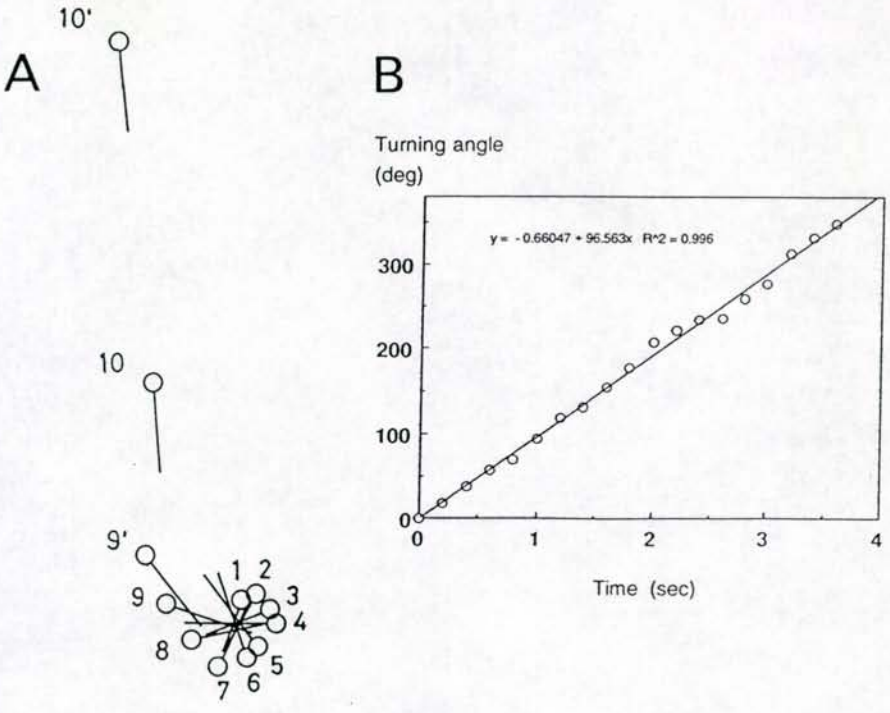


Figure 4. *Composantes de rotation des déplacements de la fourmi argentée du Sahara, Cataglyphis bombycina. Chez cette espèce, aucun déplacement angulaire n'apparaît pendant les phases de déplacements linéaires (semblables au parcours d'une flèche). Les données sont extraites d'enregistrements vidéo d'ouvrières de fourmis en train de fourrager.* ***A.*** *Exemple de composantes de rotations (1-9') et de translation (10-10') d'un déplacement vers l'avant. Les cercles ouverts indiquent les positions successives de la tête de la fourmi. Les intervalles de temps sont de 0.4 s entre 1-2, 2-3, etc., et de 0.2 s entre 10-10'.* ***B.*** *Taux angulaires de mouvement lors de tours complets (360°). B est tiré de WEHNER, FUKUSHI & WEHNER* (1992).
Rotatory components of movement in the Saharan silver ant, Cataglyphis bombycina. In this species no angular movements occur during the dart-like linear components of movement. Data are taken from video recordings of foraging worker ants. ***A.*** *Example of rotatory (1-9') and subsequent linear components of forward movement (10-10', continued). The open circles indicate the head positions of the ant. Time intervals 1-2, 2-3, etc. 0.4 s, 10-10' 0.2 s.* ***B.*** *Angular rates of movement during full (360°) turns. B is taken from WEHNER, FUKUSHI & WEHNER (1992).*

4. Cette région dorsale des deux yeux est nécessaire et suffisante pour la perception complète du champ polarisé céleste (région POL).
5. De nombreuses spécialisations neurales augmentent, dans la région POL, la sensibilité des récepteurs et des neurones qui lui sont associés.

Les yeux de *Cataglyphis* et *Apis* sont donc des yeux boussole dans la vraie signification du terme (l'oeil boussole): la géométrie des récepteurs correspond dans le sens d'un "matched filter" à la géométrie du champ de polarisation du ciel. Il n'existe en réalité aucune concordance effective entre ces deux géométries, mais la représentation interne, statique, des récepteurs et la représentation externe, dynamique, du ciel correspondent dans leurs fondements.

5. Hypothèse de "balayage": fonctionnement de la carte neurale

Selon notre hypothèse "balayage", la détermination d'une direction a lieu par rotation de la carte céleste neurale interne par rapport au champ de polarisation céleste externe. L'insecte a ainsi la possibilité de déterminer le moment où il se trouve exactement dans la direction du plan de symétrie céleste. C'est à ce moment là que la carte céleste neurale interne correspond optimalement au champ de polarisation externe. On peut directement observer pendant la marche rectiligne de *Cataglyphis bombycina* les mouvements de rotation de l'insecte (figure 4; WEHNER, FUKUSHI & WEHNER, 1992).

6. Dans le cerveau: les cellules nerveuses "boussole"

On trouve dans le deuxième ganglion optique du cerveau des cellules nerveuses qui reçoivent la somme des excitations des cellules UV de la région POL (PETZOLD & LABHART, 1992). Cette excitation atteint son maximum lorsque le plan de symétrie du champ de polarisation céleste coïncide avec l'axe de symétrie de la carte neurale de polarisation. L'excitation change graduellement lors de la rotation de l'insecte hors de l'axe de symétrie céleste. On peut ainsi dire que les cellules POL sont de véritables cellules boussole.

Les cellules POL projettent une très forte arborescence de dendrites vers le deuxième ganglion optique contralatéral. Je propose l'hypothèse suivante pour expliquer cette projection contralatérale: elle pourrait servir à coordonner l'information de la polarisation céleste (provenant de la partie contralatérale de la région POL) avec l'information de la couleur (provenant de la partie ipsilatérale de la région SPECTRAL). En effet, l'information de la couleur du ciel permet de distinguer entre le méridien solaire et l'antiméridien solaire du plan de symétrie céleste.

Summa summarum: le cerveau de l'insecte traduit l'information spatiale de la polarisation céleste en un code de temps. Ainsi des régions commutatrices du cerveau, sensibles aux mouvements et déjà utilisées pour d'autres fonctions, peuvent être utilisées pour la navigation céleste.

REFERENCES

Brun, R., 1914. *Die Raumorientierung der Ameisen*. G. Fischer, Jena.

Cornetz, V., 1914. *Les Explorations et les Voyages des Fourmis*. E. Flammarion, Paris.

Cornetz, V., 1925. Un anniversaire: l'expérience de Piéron. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 16*: 132-145.

Fabre, J.H., 1879. *Souvenirs Entomologiques*. 1. série. Paris, C. Delagrave

Lubbock, J., 1884. *Ants, Bees and Wasps*. Kegan, Paul, Trench, Trubner, London.

Petzold, J. and T. Labhart, 1992. Anatomical properties of polarization-opponent interneurons in the cricket visual system. *Proc. Neurobiol. Conf. Göttingen 20*: 304.

Piéron, H., 1904. Du rôle du sens musculaire dans l'orientation du quelques espèces de fourmis. *Bull. Inst. Gen. Psychol. 4*: 168-186.

Rossel, S. and R. Wehner, 1987. The bee's e-vector compass. In: *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (R. Menzel, A. Mercier, Eds.) pp. 76-93, Springer, Berlin, New York.

Santschi, F., 1911. Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rev. Suisse Zool. 19*: 305-338.

Santschi, F., 1923. L'orientation sidérale des fourmis, et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. *Mém. Soc. Vaudoise Sci. Nat. 4*: 137-175.

Wehner, R., 1982. Himmelsnavigation bei Insekten. Neurophysiologie und Verhalten. *Neujahrsbl. Naturforsch. Ges. Zürich 184*: 1-132.

Wehner, R., 1989. The hymenopteran skylight compass: Matched filtering and parallel coding. *J. exp. Biol. 146*:63-85.

Wehner, R., T. Fukushi and S. Wehner, 1992. Rotatory components of movement in high-speed desert ants, *Cataglyphis bombycina. Proc. Neurobiol. Conf. Göttingen 20*: 303.

Wehner, R. and B. Lanfranconi, 1981. What do the ants know about the rotation of the sky? *Nature 293*: 731-733.

Wehner, R. and S. Rossel, 1985. The bee's celestial compass - a case study in behavioural neurobiology. *Fortschr. Zool. 31*: 11-53.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 9-15 (1993)

APPRENTISSAGE TEMPOREL CHEZ LA PONÉRINE NÉOTROPICALE: *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER

SCHATZ B., LACHAUD J.-P. & BEUGNON G.

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA n° 664), Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse Cedex (France)

Résumé: La perception temporelle est un sujet relativement peu étudié chez les insectes alors que le temps est une composante inhérente au comportement, au même titre que l'espace. Cette perception temporelle apparaît de façon évidente chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger, dont les ouvrières du service extérieur se répartissent en deux sous-castes: les récolteuses de miel et les prédatrices. En conditions naturelles, ces deux groupes possèdent un rythme d'activité diurne et triphasique, que l'on a retrouvé en conditions de laboratoire à partir de l'étude de trois nids différents de cette espèce. Si l'on renforce, sur une durée de 12 jours et à raison d'une heure par jour, un des trois pics d'activité, les récolteuses réalisent un apprentissage de la période renforcée. Au cours de cette période, la fréquentation du site est très importante. Cet apprentissage temporel, manifesté par les récolteuses de miel, met de plus en évidence l'existence de rythmes différents au sein d'une même colonie en fonction de la spécialisation fonctionnelle puisque, dans ces conditions, les prédatrices ne modifient pas, elles, leur rythme d'activité. Cette maîtrise temporelle apparaît devoir jouer un rôle important dans les conditions naturelles de vie de cette espèce pour laquelle l'apport en substances sucrées provient essentiellement des nectaires extrafloraux de diverses plantes dont la sécrétion est ponctuelle dans le temps.

Mots-clés: *Fourmis, spécialisation alimentaire, rythmes d'activité, apprentissage temporel.*

Abstract: Temporal learning in the neotropical ponerine ant: *Ectatomma ruidum* Roger.

Time perception in insects is not so well documented when, surprisingly, time information is a main component of behavior, at least as important as spatial information appears to be. We have shown that time perception is very clear in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. In this species, workers of the external service can be divided in two subcastes: foragers collecting honey and predators. In natural conditions, these two groups show a daily triphasic rhythm of activity that we also found in laboratory conditions with three different colonies. By reinforcing with honey only one of the three peaks of activity, during one hour per day on a twelve days period, we have shown that foragers can learn to discriminate this particular hour of the day. Time learning by honey foragers also allows to demonstrate that different rhythms of activity can occur within the same given colony. This is the case for predators workers which do not modify their own rhythm of foraging activity. Mastering of time information by individual ants is surely of great adaptative value in natural conditions because sugar food sources are mainly provided in the field by extra-floral nectars excreted at some peculiar moments of the day.

Key words: *Ants, food specialization, activity rhythms, temporal learning.*

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont montré, chez les insectes sociaux (KOLTERMANN, 1974; FRISCH & ASCHOFF, 1987; HARRISON & BREED, 1987), que la composante temporelle est un élément important de l'exploitation des ressources alimentaires. C'est ainsi que chez diverses espèces, la maîtrise de cette composante temporelle permet, par exemple, l'exploitation

de sources sucrées comme le nectar des fleurs chez les abeilles ou les sécrétions de nectaires extra-floraux chez certaines fourmis, et ceci à des moments précis de la journée. C'est notamment le cas pour la ponérine néotropicale, *Ectatomma ruidum*, qui, à la Guadeloupe, récolte les sécrétions produites à heures fixes par les nectaires de l'orchidée *Spathoglotis plicata* (JAFFE et coll., 1989) et qui est capable d'ajuster son rythme d'activité à celui de la production de nectar (PASSERA et coll., en prép.).

C'est ainsi que, dans le cadre d'une étude plus vaste visant à analyser les capacités cognitives de diverses espèces de fourmis (PASTERGUE et coll., 1992, 1993; SCHATZ et coll., 1993), nous avons choisi cette espèce, *E. ruidum*, dont la biologie et le comportement commencent à être bien connus (LACHAUD, 1990; CORBARA, 1991), afin d'étudier en conditions contrôlées de laboratoire sa capacité à intégrer la dimension temporelle dans l'exploitation de son environnement.

Pour cela nous nous sommes intéressés, dans un premier temps, au rythme journalier d'activité manifesté par les fourrageuses d'*Ectatomma ruidum* en conditions de laboratoire, puis, dans un second temps, nous avons tenté de leur faire réaliser un apprentissage temporel durant les phases de pics d'activité.

MATERIEL ET METHODES

Nos observations ont été réalisées en laboratoire sur trois colonies d'effectifs différents (colonie A: 61 individus, colonie B: 21 individus et colonie C: 108 individus) issues de trois fondatrices nées au laboratoire et maintenues en élevage dans des nids en plâtre de type Janet. A la suite d'observations préliminaires, tous les individus ayant participé à des tâches à l'extérieur du nid (respectivement : 26, 10 et 39 individus), ont été marqués individuellement à l'aide d'un code de marques de peinture déposées sur le thorax et l'abdomen.

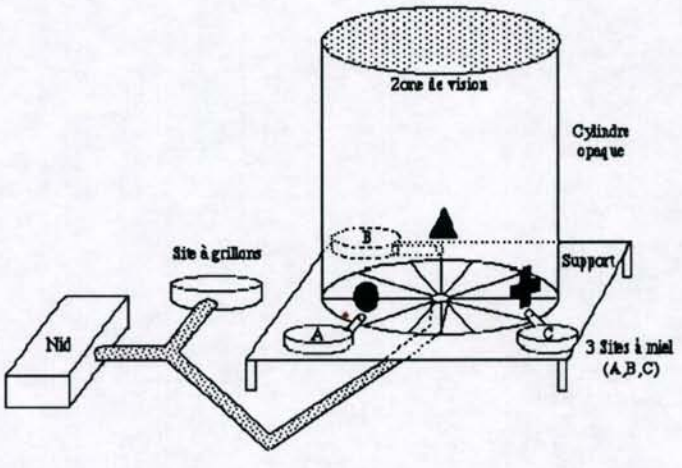


Figure 1. *Dispositif expérimental*
Experimental device

Le dispositif expérimental, utilisé pour l'ensemble de nos observations, se présente de la façon suivante (Fig. 1):
- Chaque nid est relié par un tube en plastique à un site à grillons consistant en une boîte où sont déposées régulièrement des proies.
- Plus loin, ce tube débouche au centre d'une arène circulaire, de 29 cm de diamètre, entourée d'un cylindre de plexiglass opaque.
- A la base de ce cylindre de plexiglass, trois ouvertures, percées à 120° les unes des autres et répérées par une figure géométrique différente (●, ▲ et ✚), débouchent sur des tubes en plastique reliés à une boîte où est déposé du miel. Les trois boîtes constituent les sites à miel.

Ces trois dispositifs sont maintenus à une température de 25°C dans une pièce où l'humidité relative est proche de 100%. La photopériode est de 12L/12D.

Chez *E. ruidum*, le rythme d'activité est relativement différent selon les auteurs (MCCLUSKEY, 1987; PRATT, 1989; LACHAUD, 1990), mais reste en général essentiellement diurne. Une faible activité nocturne a cependant déjà été signalée sur des populations de Panama (PRATT, 1989) et du Mexique (LACHAUD, 1990) et nous avons donc voulu vérifier s'il en était de même pour nos colonies au laboratoire.

Des observations préliminaires nous ont ainsi permis de constater: d'une part que cette activité nocturne était assez irrégulière et de toute façon extrêmement faible, et d'autre part qu'entre 18h00 et 08H00, l'activité générale se situait à un niveau très bas, proche de zéro. Toutes nos observations ont donc été réalisées entre

08H00 et 17h30, à raison d'un enregistrement tous les quarts d'heure. Afin de ne pas perturber l'activité des fourmis pendant les enregistrements, le réapprovisionnement du site à grillons et des sites à miel a été réalisé toujours après 17h30, donc après la fin des observations.

Les relevés d'activité sur chacune des trois zones principales (c'est-à-dire: le site à grillons, les sites à miel et l'arène) consistent à noter le nombre d'individus présents dans ces zones. Le choix de ces trois zones s'explique par le fait que d'autres expériences (SCHATZ, 1992; SCHATZ et coll., 1993) ont montré que chez *E. ruidum*, les fourrageuses se répartissent en trois sous-castes fonctionnelles spécialisées dans des tâches différentes: les prédatrices de grillons, les récolteuses de miel et les "patrouilleuses". Or, chacune de ces trois sous-castes fonctionnelles est très fortement fidélisée à la zone qui lui correspond.

RESULTATS ET DISCUSSION

Rythme d'activité

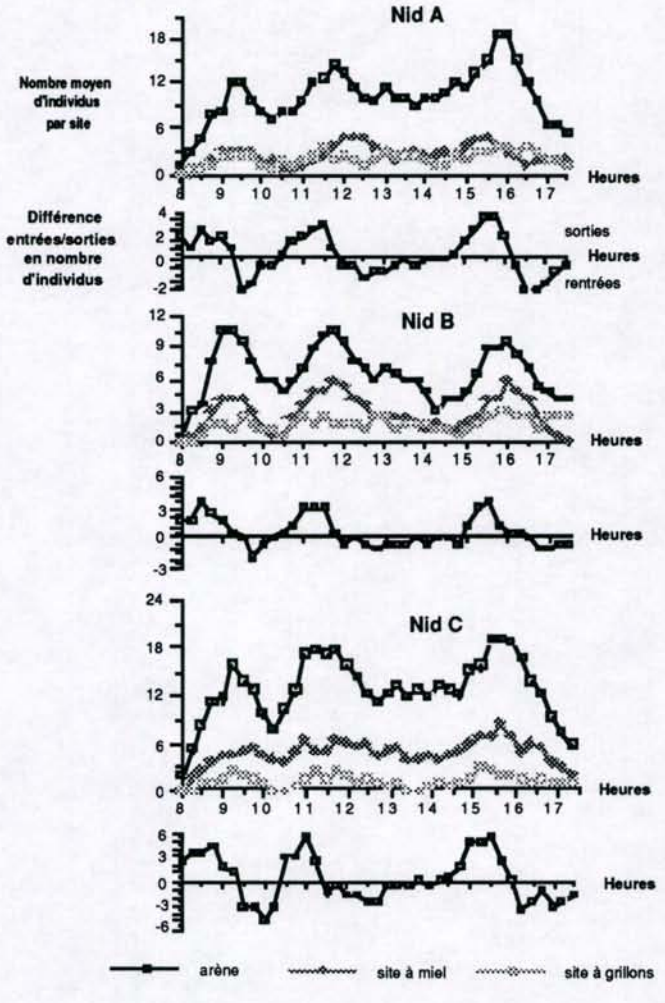


Figure 2. *Rythme d'activité des trois sous-castes fonctionnelles dans les trois nids d'E. ruidum étudiés. Rhythm of activity for the three functional subcastes in the three studied nests of E. ruidum.*

Les observations ont été réalisées sur 4 jours et les résultats présentés (Fig. 2) correspondent aux moyennes obtenues, quart d'heure par quart d'heure, sur l'ensemble de la période d'observation.

Malgré une différence de niveau global d'activité entre les trois colonies, apparemment corrélée positivement à la taille de ces dernières puisque l'activité générale de C est supérieure à celle de A, elle-même supérieure à celle de B, on constate que chacune de ces trois colonies présentent trois pics d'activité aux mêmes heures: de 09H00 à 10h00, de 11h00 à 12h00 et de 15h30 à 16h30.

Ce rythme d'activité triphasique est tout à fait similaire à celui qui a été observé au Mexique (LACHAUD, 1990), en biotope naturel, sur des colonies d'*Ectatomma ruidum* appartenant à la même population, ainsi que sur des populations vivant à la Guadeloupe (PASSERA et coll., en prép.). Compte tenu du fait que ces colonies proviennent de fondations réalisées au laboratoire à partir de fondatrices obtenues expérimentalement en laboratoire et qui n'ont donc jamais

été en contact avec le biotope d'origine, la persistance de ce rythme triphasique est tout à fait remarquable.

Si l'on considère la courbe représentant l'évolution de la différence des entrées par rapport aux sorties (Fig. 2), on retrouve les trois pics d'activité générale, le début de chaque pic se traduisant très logiquement par une majorité de sorties, et la fin d'un pic par une majorité d'entrées. Mais on peut surtout se rendre compte que les changements de direction de pente de la courbe interviennent avec un intervalle variant de 45 à 60 minutes au maximum, ce qui indique que la durée d'une sortie dans l'aire de fourragement est inférieure à une heure. Ce résultat confirme ainsi les données déjà rapportées pour *E. ruidum* en milieu naturel (LACHAUD, 1990).

Si l'on regarde plus en détail l'évolution de l'activité générale, on peut noter que les trois pics journaliers se retrouvent de façon identique dans les trois colonies, quelle que soit la zone considérée, autrement dit quelle que soit la sous-caste fonctionnelle considérée, même si cela apparaît moins nettement pour le groupe des prédatrices dont l'effectif est très faible dans nos colonies. Ce point est intéressant dans la mesure où il met en évidence que la taille de la colonie n'a pas d'effet sur le rythme d'activité des trois sous-castes fonctionnelles impliquées dans les tâches à l'extérieur du nid, alors qu'on a pu montrer par ailleurs qu'elle en avait sur la taille globale des effectifs constituants ces sous-castes fonctionnelles (SCHATZ, 1992).

Par contre, si l'on considère le taux de participation de chaque sous-caste fonctionnelle à l'activité générale, c'est-à-dire en exprimant leur activité sous forme de pourcentages par rapport à l'activité générale de chaque colonie (Fig. 3), on peut noter que pour la colonie de plus faible effectif (la colonie B qui renferme 21 individus), les récolteuses de miel et les prédatrices prennent une part plus importante dans l'activité générale de la société que dans le cas de la colonie la plus grosse (c'est-à-dire la colonie C qui contient 108 individus). Les valeurs obtenues pour la colonie A, dont l'effectif de 61 individus se situe entre les deux autres colonies, sont, elles, intermédiaires.

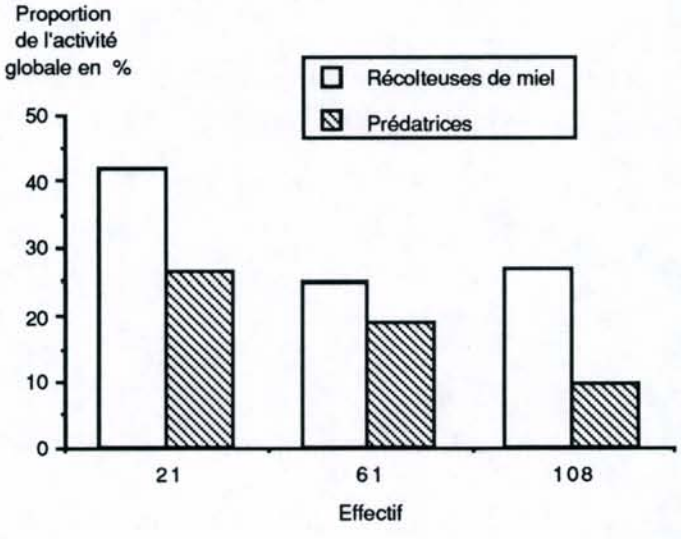


Figure 3. *Taux de participation de chaque sous-caste fonctionnelle à l'activité générale de la colonie. Colonie B: 21 individus; colonie A: 61 individus; colonie C: 108 individus.*
Rate of participation relative to the global colony activity of each functional sub-caste. Colonie B: 21 individus; colonie A: 61 individus; colonie C: 108 individus.

Apprentissage temporel

Une fois bien établie la persistance, en laboratoire, de ce rythme triphasique d'activité journalière, caractéristique de la population d'*E. ruidum* étudiée, nous avons voulu tester la capacité des fourrageuses à réaliser un apprentissage temporel durant les pics d'activité mis en évidence.

La phase d'apprentissage temporel dure 14 jours. Elle consiste à alimenter les trois sites à miel pendant 60 minutes, à une heure de la journée différente pour chaque nid et correspondant à l'un des trois pics d'activité habituels: de 15h30 à 16h30 pour le nid A, de 09h00 à

10h00 pour le nid B et de 11h00 à 12h00 pour le nid C. Afin de perturber au minimum les autres paramètres pouvant être impliqués dans la prise de repères temporels par les ouvrières, le site à grillons continue à n'être réapprovisionné qu'après 17h30.

Le test consiste à enregistrer, quart d'heure par quart d'heure, l'activité manifestée dans le site à grillons, les sites à miel et l'arène, au cours des deux derniers jours d'apprentissage, le miel continuant à n'être fourni qu'une seule fois par jour durant 60 minutes, à l'heure correspondant au pic d'activité utlisé pendant toute la phase d'apprentissage.

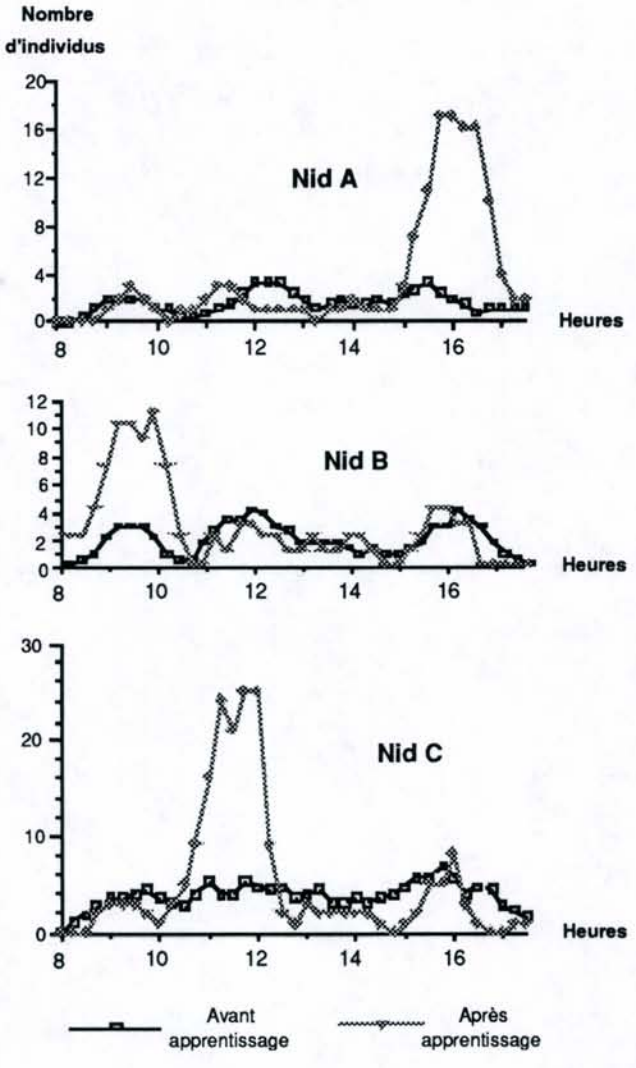


Figure 4. *Apprentissage temporel: Comparaison des fréquentations moyennes des sites à miel avant et après apprentissage.*
Temporal learning: Comparison of the mean frequentations in the honey sites, before and after learning.

L'analyse a porté sur la comparaison entre: d'une part la fréquentation moyenne des sites à miel en conditions normales, c'est-à-dire avant apprentissage quand la nourriture est disponible en permanence (chaque point correspond dans ce cas à la moyenne des valeurs sur 4 jours d'enregistrement); d'autre part la fréquentation moyenne de ces sites à miel en conditions d'apprentissage (ici, chaque point correspond à la moyenne des valeurs obtenues sur 2 jours d'enregistrement).

Ces fréquentations moyennes sont comparées à l'aide du test du χ^2, mais en séparant les périodes de non-renforcement de celles renforcées, entourées d'un délai de sécurité de 30 minutes. Nous obtenons ainsi les résultats suivants :

- Pour la colonie A: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 15h00 à 17h00 et aucune différence significative pour le reste du temps.
- Pour la colonie B: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 08h30 à 10h30 et aucune différence significative pour le reste du temps.
- Pour la colonie C: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 10h30 à 12h30 et aucune différence significative pour le reste du temps.

On peut donc en conclure, sans aucune ambiguïté, que les récolteuses de miel d'*E. ruidum* ont bien réalisé un apprentissage temporel de la période de nourrissage et qu'elles maîtrisent parfaitement la composante temporelle de cette tâche.

En comparant plus finement, c'est-à-dire cette fois quart d'heure par quart d'heure, la fréquentation des sites à miel en conditions normales et en conditions d'apprentissage tempo-

rel, un test du χ^2 nous indique que, pour chaque colonie, il existe une différence significative à $P < 0.05$ une demi-heure avant la période de renforcement, à $P < 0.02$ un quart d'heure avant, et à $P < 0.001$ juste au début de la période où le miel va seulement être donné. Par contre, aucune différence significative n'est décelée trois quarts d'heure avant le renforcement. Les récolteuses de miel se montrent donc capables d'anticiper l'heure du renforcement en augmentant de façon significative le nombre de visites au site à miel au moins une demi-heure avant la période de renforcement.

Deux autres points, mis en évidence au cours de ces expériences, paraissent également importants à signaler à propos de cet apprentissage temporel. Le premier concerne le fait qu'en dehors de la période de renforcement, l'analyse par un test du χ^2 de la distribution des valeurs d'activité dans les sites à miel, cumulées pour les trois colonies, indique que cette distribution n'est pas aléatoire. Autrement dit, bien que l'apprentissage temporel porte sur un seul des trois pics d'activité initiaux, les deux autres pics persistent malgré l'absence de miel à ces moments là, et ceci de façon très significative à $P < 0.001$ pour l'activité générale de la colonie et tout de même à $P < 0.02$ pour les récolteuses de miel. Comme on l'avait déjà noté précédemment, le rythme triphasique apparaît comme profondément ancré dans ces colonies d'*E. ruidum* et pourrait résulter d'une sélection naturelle de type darwinien, à l'échelle de la population, pour répondre aux disponibilités rythmées de leurs ressources alimentaires et aux conditions environnementales particulières de leur biotope.

Le second point concerne le fait qu'un test du χ^2, réalisé pour comparer le rythme d'activité des prédatrices de grillons en conditions normales et en conditions d'apprentissage temporel, ne montre aucune différence significative. Ceci tendrait à prouver que les rythmes d'activité des prédatrices de grillons et des récolteuses de miel sont totalement dissociés. Bien sûr, le renforcement utilisé s'effectuant avec du miel, il paraît logique, compte tenu de la très grande fidélité de chaque sous-caste fonctionnelle à son site de fourragement, que les prédatrices de grillons n'aient pas été concernées par des modifications expérimentales portant sur la disponibilité en aliment sucré. Une telle désynchronisation des rythmes d'activité entre récolteuses de substances sucrées et prédatrices n'est d'ailleurs pas unique puisqu'elle a déjà été démontrée par HARKNESS & HARKNESS (1991) chez *Cataglyphis bicolor*, selon le biotope considéré.

CONCLUSION

L'aptitude des ouvrières d'*E. ruidum* à utiliser la dimension temporelle de leur environnement, telle que nous avons pu la mettre en évidence dans cette étude, est un indice supplémentaire de la grande plasticité comportementale manifestée par cette espèce en fonction des caractéristiques particulières (parfois même simplement momentanées) du milieu. Parallèlement 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), cette espèce se montre ainsi également capable d'adapter son rythme d'activité de fourragement en fonction du temps de disponibilité de ses sources de nourriture, et ceci relativement rapidement puisqu'ici l'apprentissage temporel est parfaitement maîtrisé dès le 12ème jour.

Cet apprentissage fait appel à une mémoire constante du même type que la mémoire constante spatiale rencontrée chez d'autres insectes (BEUGNON, 1986; CAMPAN & BEUGNON, 1989) et que l'on a également pu mettre en évidence chez cette espèce (SCHATZ et coll., 1993). En effectuant ainsi des opérations cognitives sur la donnée temporelle, les ouvrières d'*E. ruidum* prouvent qu'elles ont une véritable représentation du temps selon la définition donnée par GALLISTEL (1990) à ce concept.

REMERCIEMENTS

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

REFERENCES

BEUGNON G., 1986. Spatial orientation memories. In: *Orientation in Space* (G. Beugnon, Ed.), pp. 9-19, Privat: IEC, Toulouse.

CAMPAN R. & BEUGNON G., 1989. Spatial memories and cognition in insects. *Etología*, **1**, 63-86.

CORBARA B., 1991. L'organisation sociale et sa génèse chez *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse Univ. Paris-Nord*, 150 p.

FRISCH B. & ASCHOFF J., 1987. Circadian rhythms in honeybees: entrainement by feeding cycles. *Physiol. Entomol.*, **12**, 41-49.

GALLISTEL C.R., 1990. Representations in animal cognition: an introduction. *Cognition*, **37**, 1-22.

HARKNESS M.L.R. & HARKNESS R.D., 1991. An odd activity of an ant (*Cataglyphis bicolor*); "visiting". *Insectes Sociaux*, **38**, 45-49.

HARRISON J.M. & BREED, M.D., 1987. Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Physiol. Entomol.*, **12**, 317-320.

JAFFE K., PAVIS C., VANSUYT G. & KEMARREC A., 1989. Ants visit extrafloral nectaries of the orchid *Spathoglotis plicata* Blume. *Biotropica*, **21**, 278-279.

KOLTERMANN R., 1974. 24-Sdt-periodik in der langzeiterinnerung an duft- und farbsignalebei der honigbiene. *Z. Vergl. Physiol.*, **75**, 49-68.

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

McCLUSKEY E.S., 1987. Circadian rythm in the tropical ant *Ectatomma* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **94**, 245-251.

PASSERA L., LACHAUD J.-P. & GOMEL L., en préparation. Individual differences in foraging activities of the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicinae).

PASTERGUE I., BEUGNON G. & LACHAUD J.-P., 1992. Visual spatial learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), pp. 227-231, Leuven University Press, Leuven.

PASTERGUE I., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & SCHATZ B., 1993. Mémoire visuelle et représentation spatiale lors du retour au nid chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, sous presse.

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

SCHATZ B., 1992. Contribution à l'étude de la gestion spatiale et temporelle dans l'exploitation des ressources alimentaires chez une fourmi: *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). *Mémoire de DEA*, Toulouse, 68 pp.

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & PASTERGUE I., 1993. Spécialisation alimentaire individuelle et apprentissage spatio-temporel chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, 17-20.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 17-20 (1993)

SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE INDIVIDUELLE ET APPRENTISSAGE SPATIO-TEMPOREL CHEZ LA FOURMI NÉOTROPICALE *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER (HYMENOPTERA, PONERINAE)

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & PASTERGUE I.

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse (France)

Résumé: Chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger, les ouvrières du service extérieur se répartissent en deux sous-castes: les récolteuses de miel et les prédatrices. En conditions de laboratoire, un dispositif muni de trois sites à miel et d'un site à grillons permet de mettre en évidence une très forte fidélité au site de la part des fourrageuses selon leur spécialisation alimentaire. De plus les récolteuses de miel se spécialisent sur un site précis, en utilisant les repères visuels placés au dessus de l'entrée de ces sites. Nous avons également pu mettre en évidence la familiarisation progressive des fourrageuses à ce dispositif en suivant l'évolution des directions prises par les individus aux jours 5, 10, 20 et 40. Les récolteuses de miel s'orientent de plus en plus précisément vers les sites à miel, en utilisant les repères visuels. Par ailleurs, si l'on renforce chacun de ces sites avec du miel, pendant trois périodes d'une heure, à des moments différents de la journée, les récolteuses de miel se montrent capables de réaliser un apprentissage spatio-temporel de ces trois rendez-vous, c'est-à-dire d'associer trois endroits différents respectivement à trois heures différentes.

Mots-clés: *Spécialisation alimentaire, apprentissage spatial, apprentissage spatio-temporel, repères visuels, ponérines.*

Abstract: Individual food specialization and time-place learning in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae)

In the neotropical ant, *Ectatomma ruidum* Roger, workers of the external service can be divided into two subcastes: workers collecting honey and predators. In laboratory conditions, we have shown a high spatial fidelity of the workers according to their food specialization, either on three honey sites or on a cricket site. Workers specialized on honey use visual cues located above the entry of the food site to specialize on a given honey site among a total of three sites. We were able to study the progressive familiarization of the foragers within the experimental device by examining the directions taken by each individual, after 5, 10, 20 and 40 days of observation. Workers foraging on honey show a more accurate visual orientation day after day toward the food site. When each of the three honey sites is reinforced during a one hour period, each site at a different time of the day, it was shown that individual ants can display a true time-place learning. Workers can associate three different sites with three corresponding different periods of time.

Key words: *Food specialization, spatial learning, time-place learning, visual cues, ponerine ants.*

INTRODUCTION

La gestion de l'espace et du temps dans la recherche de nourriture conditionne la survie des espèces animales dans leur environnement particulier (BIEBACH et coll., 1989). Aussi avons nous voulu étudier chez un Insecte, la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, la capacité à réaliser une telle gestion, et ceci à trois niveaux: la spécialisation alimentaire, l'apprentissage spatial et l'apprentissage spatio-temporel.

MATERIEL ET METHODE

Ectatomma ruidum Roger est une espèce terricole qui se rencontre en zone néotropicale aussi bien dans des plantations de café-cacao qu'en savane ou en forêt humide (KÜGLER & BROWN, 1982), où elle joue un rôle écologique important (WEBER, 1946; LACHAUD et coll., 1990) en chassant ses proies au sol, sur des aires individuelles (LACHAUD et coll., 1984). Son régime alimentaire est complété par des substances sucrées d'origine animale (excrétions d'homoptères) ou végétale (nectaires extrafloraux) (WEBER, 1946; LACHAUD, 1990).

Nos expériences ont été réalisées sur trois colonies dont nous avons repéré individuellement toutes les fourrageuses par un code de marques de peinture placées sur le thorax et sur l'abdomen. Ces trois colonies sont élevées dans des nids en plâtre, reliés au monde extérieur par des tubes en plastique opaque. Ce monde extérieur est constitué d'une part d'un site à grillons et d'autre part d'une arène entourée d'un cylindre dont la base est graduée de 0° à 360°. Trois ouvertures, indiquées par trois repères différents (✚, ● et ▲) disposés à 0°, 120° et 240° par rapport à l'entrée centrale, conduisent à trois sites à miel. Ces trois ensembles "nid-monde extérieur" sont maintenus à une température et une hygrométrie constantes (respectivement de 25°C et 100% d'humidité) sous une photopériode de 12L/12D. Le dispositif et le marquage individuel des fourrageuses nous permettent donc d'identifier chaque individu sortant et de connaître son lieu de fourragement ainsi que le moment et la durée de sa sortie.

RESULTATS

Spécialisation alimentaire

Après une période de familiarisation à ce nouvel environnement (où nous nous assurons que tous les individus visitent au moins une fois tous les sites de nourrissage du dispositif), nous avons pu mettre en évidence une différenciation des ouvrières en deux sous-castes fonctionnelles: l'une spécialisée dans la prédation des grillons, l'autre dans la récolte du miel (SCHATZ, 1992). Cette spécialisation est très forte puisque, sur une période totale de 40 jours, les prédatrices ont réalisé 166 visites au site à grillons sur 169 sorties, et que les récolteuses de miel ont réalisé leurs 504 sorties dans un site à miel. Pour ces récolteuses, il existe une seconde spécialisation qui ne s'opère plus sur la nature de l'aliment, mais sur sa localisation, engendrant donc des spécialistes du site associé à chacun des trois types de repères visuels (✚, ● et ▲) indiquant l'entrée d'un site à miel.

Un groupe d'"intermédiaires" rassemble des ouvrières qui ne sont fidèles ni à un repère visuel, ni même à la nature de l'aliment et qui correspondent vraisemblablement à des individus en cours de spécialisation. Il existe également des "spécialistes" de l'arène, qui regroupent d'une part des individus "nettoyeurs" (portant des cadavres ou des débris à l'extérieur du nid), d'autre part des individus effectuant de l'exploration dans l'arène et du "*patrolling*".

Apprentissage spatial

Au jour zéro, nous plaçons les trois colonies dans les dispositifs, puis nous relevons les directions prises par les fourrageuses aux jours 5, 10, 20 et 40.

Ce n'est qu'à partir de J 10, et plus nettement encore de J 20, qu'apparaissent de façon très significative ($P < 0.0001$) trois directions préférentielles, correspondant aux directions des trois sites à miel. A J 5, les fourrageuses présentent des trajets avec des directions très variées et dont la durée est très souvent supérieure à 40 secondes, indiquant que les activités exploratoires liées au caractère de nouveauté du milieu sont encore très fortes. A J 40, par contre, les récolteuses de miel ont toutes des trajets précisément orientés vers les sites à miel et dont la durée n'excède jamais 20 secondes, alors que les spécialistes de l'arène ont toujours des trajets avec des directions variées et dont la durée reste supérieure à 40 secondes. Les fourrageuses d'*E. ruidum* se familiarisent donc rapidement à leur nouvel environne-ment, notamment les récolteuses de miel qui associent un repère visuel à un site à miel auquel elles restent fidèles.

Apprentissage spatio-temporel

Ayant pu mettre en évidence la capacité des ouvrières d'*E. ruidum* à réaliser un apprentissage spatial (voir plus haut) et un apprentissage temporel (SCHATZ et coll., 1993), nous avons voulu tester leur aptitude à réaliser un apprentissage de type spatio-temporel.

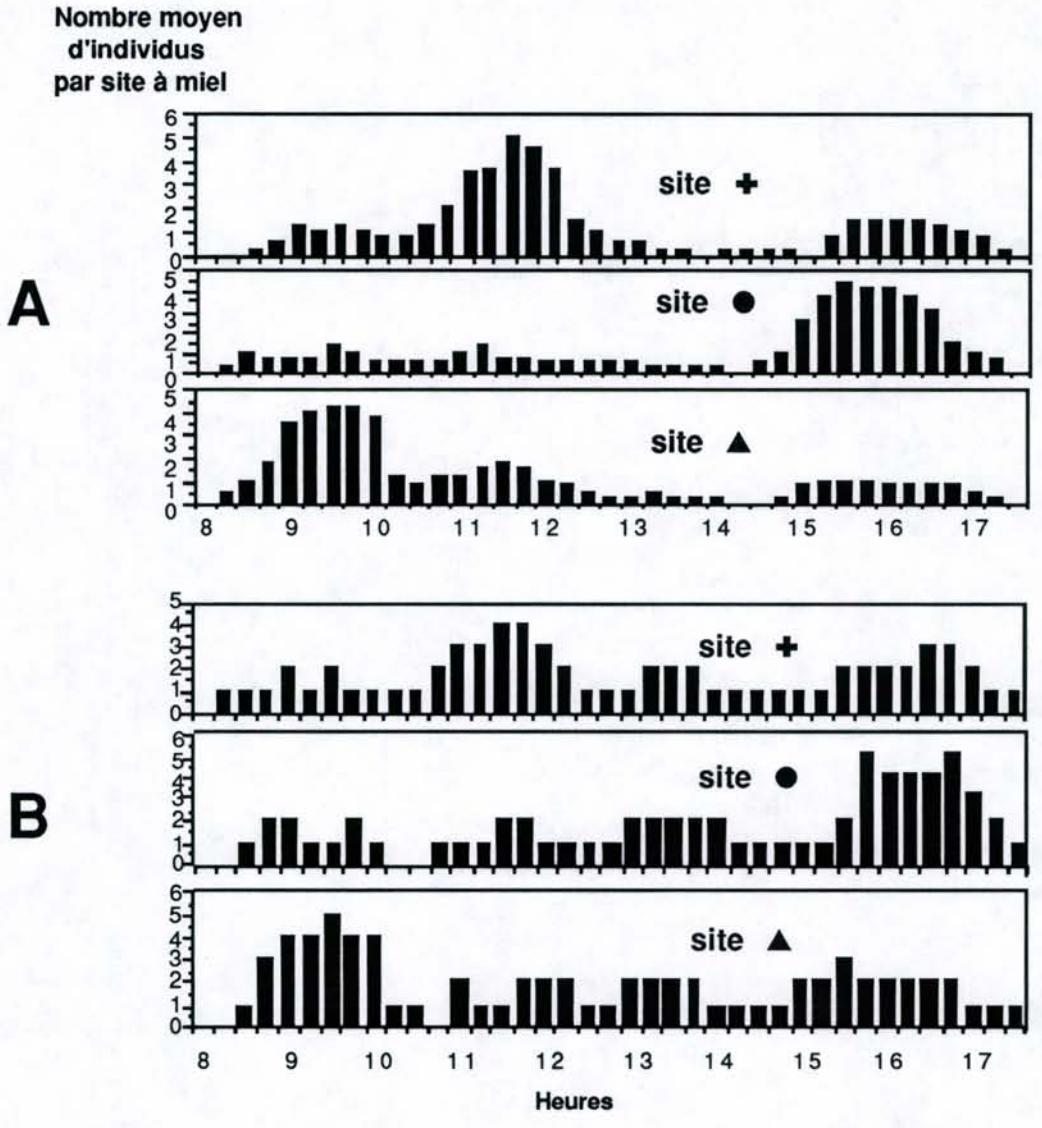


Figure 1. *Apprentissage spatio-temporel. Fréquentations journalières des trois sites à miel avec (A) ou sans (B) renforcement alimentaire.*
Time-place learning. Daily frequentation of the three honey sites with (A) or without (B) food reinforcement.

Cet apprentissage a consisté, sur une durée de 14 jours, à renforcer les trois sites à miel successivement à trois moments différents de la journée, à chaque fois pendant une heure. Les heures de renforcement alimentaire correspondent aux pics d'activité présentés normalement par cette espèce (SCHATZ et coll., 1993): de 9h00 à 10h00 (renforcement du site ▲), de 11h00 à 12h00 (renforcement du site ✚), et de 15h30 à 16h30 (renforcement du site ●). Ensuite, nous avons suivi chaque individu dans ses déplacements, afin de tester s'il réalisait effectivement ces trois rendez-vous.

Les résultats présentés ici (Fig. 1A), portant sur un seul des trois nids, indiquent que les ouvrières d'*Ectatomma ruidum* maîtrisent la tâche spatio-temporelle et ceci à l'échelle individuelle. Ces données sont identiques pour les trois nids (SCHATZ, 1992). La distinction entre les deux sous-castes récolteuses de miel et prédatrices est toujours très forte puisqu'elle s'est vérifiée dans la totalité des 661 cas observés. De plus, nous avons montré que les récolteuses de miel, qui sont fidèles à leurs repères visuels durant les périodes de non-renforcement, ne le sont plus pendant les périodes de renforcement en concentrant leur activité sur le site à miel renforcé.

Si l'on considère la fréquentation des sites à miel obtenue en l'absence de renforcement (Fig. 1B) on peut noter que, même dans ces conditions, les individus réalisent la tâche spatio-temporelle de façon tout à fait significative. Les ouvrières sont donc capables d'estimer une durée de une heure, puisque les fréquentations sont importantes pendant toute la période de renforcement potentielle. De plus, en comparant ces fréquentations avec celles obtenues lorsqu'il y a renforcement, nous constatons qu'à partir de 12h30 et jusqu'à la fin de l'observation, les fréquentations obtenues sans renforcement sont significativement supérieures à celles obtenues avec renforcement. L'analyse des temps de sortie, après 12h30, nous permet d'affirmer que le temps individuel de sortie est augmenté durant le test sans renforcement. En d'autres termes, les individus se maintiennent sur les sites à miel, et semblent donc attendre le renforcement.

DISCUSSION

Dans ce dispositif, les ouvrières fourrageuses d'*Ectatomma ruidum* se répartissent en deux sous-castes: les prédatrices et les récolteuses de miel. Nos résultats mettent clairement en évidence que les récolteuses de miel sont capables de réaliser: d'une part un apprentissage spatial qu'elles effectuent avec ou sans renforcement grâce à l'utilisation de repères visuels (cette étude), d'autre part un apprentissage temporel (SCHATZ et coll., 1993). Elles sont aussi capables de montrer un véritable apprentissage associatif de type spatio-temporel car elles associent trois endroits différents respectivement à trois moments précis de la journée, et ceci de façon individuelle, en faisant intervenir une mémoire constante de type spatio-temporel. Cet exemple constitue le premier cas de ce type d'apprentissage chez un invertébré.

Nous pouvons ainsi définir l'orientation d'ordre spatio-temporel comme l'ensemble des activités sensori-motrices permettant à l'animal de se positionner activement dans le "couple" espace-temps afin de réagir aux variations de l'environnement, voire de les anticiper. L'importance d'un tel type d'orientation, chez *E. ruidum*, prend toute sa dimension lorsqu'il s'agit d'exploiter les nectaires extra-floraux de plantes localisées en divers points et dont les sécrétions présentent une certaine rythmicité (PASSERA et coll., en prép.).

REMERCIEMENTS

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

REFERENCES

BIEBACH H., GORDIJN M. & KREBS J.R., 1989. Time-place learning by garden warblers, *Sylvia borin*. *Anim. Behav.*, **37**, 353-360.

KÜGLER C. & BROWN W.L. Jr., 1982. Revisionary and others studies on the ant genus *Ectatomma*, including descriptions of two new species. *Search: Agriculture, Ithaca, New York*, **n° 24**, 1-8.

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., FRESNEAU D. & GARCIA-PEREZ J., 1984. Etudes des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Ponerinae). *Folia Entomol. Mex.* , **61**, 159-177.

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., en préparation. Individual differences in foraging activities of the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicinae).

SCHATZ B., 1992. Contribution à l'étude de la gestion spatiale et temporelle dans l'exploitation des ressources alimentaires chez une fourmi: *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). Mémoire de DEA, 68 pp.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P. & BEUGNON G., 1993. Apprentissage temporel chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, 9-15.

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

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 21-24 (1993)

MÉMOIRE VISUELLE ET REPRÉSENTATION SPATIALE LORS DU RETOUR AU NID CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR*

PASTERGUE I., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & SCHATZ B.

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse (France)

Résumé: Les ouvrières de *Cataglyphis cursor*, abondantes dans les biotopes de type méditerranéen, fourragent individuellement en utilisant des repères visuels. Afin de mieux comprendre les processus d'apprentissage et de représentation de leur environnement qui leur permettent de retourner progressivement de plus en plus rapidement au nid, nous avons effectué des expériences en laboratoire avec deux dispositifs différents. Le dispositif n°1 consiste à canaliser le chemin que doit parcourir les ouvrières entre la nourriture et le nid. Le dispositif n°2 laisse l'animal libre de trouver la direction du nid. Les résultats obtenus à partir du premier dispositif ne permettent pas de comprendre comment les fourmis construisent leur représentation spatiale. Deux raisons peuvent être invoquées. D'une part les fourmis *Cataglyphis cursor* ne se déplacent pas selon des pistes canalisées dans leur milieu naturel. D'autre part, dans ces conditions, la part active de l'apprentissage est très réduite. Les résultats préliminaires obtenus avec le deuxième dispositif laissent présager une bonne acquisition de la tâche.

Mots-clés: *Cataglyphis, apprentissage spatial, mémoire visuelle.*

Abstract: Visual memory and spatial representation during homing in the ant *Cataglyphis cursor.*

Cataglyphis cursor workers, inhabiting temperate Mediterranean areas, forage individually using visual cues. In order to understand the processes of spatial learning and of visual representation allowing ants to home more and more quickly back to their nest, we conducted two kinds of experiments in the laboratory. The first set-up canalizes the paths of the homing ants when the second set-up let them free to walk within it. When it is difficult to explain the great variability observed in the first experimental device, preliminary experiments conducted in the second set-up show that ants can apparently master the spatial task more easily. This could be explained by the fact that ants freely forage on the ground in the field but do not walk along canalized paths.

Key-words: *Cataglyphis, spatial learning, visual memory.*

INTRODUCTION

Des travaux de terrain effectués sur l'abeille, permettant d'inférer l'utilisation d'une carte cognitive par cet insecte (GOULD, 1986, 1990), ont été contestés par divers auteurs (WEHNER & MENZEL 1990; WEHNER & WEHNER, 1990; DYER, 1991; BEUGNON & LACHAUD, 1992). Souhaitant reprendre ce type d'expérience afin de comprendre si les insectes sont capables d'emprunter de nouvelles routes ou s'ils sont obligés de passer toujours selon le même chemin, nous avons choisi de travailler sur des insectes se déplaçant au sol et non plus dans les airs, en l'occurence des fourmis, afin de pouvoir suivre au laboratoire l'ensemble de leurs trajets.

Les ouvrières de l'espèce *Cataglyphis cursor* apparaissent tout à fait appropriées à ce type d'étude puisque nous avons déjà montré qu'elles sont capables de s'orienter à l'aide de repères visuels (PASTERGUE et coll., 1992). Deux dispositifs ont été conçus afin de déterminer l'impact des contraintes du milieu sur les capacités de ces fourmis à mémoriser l'espace dans lequel elles évoluent à l'aide des repères visuels qui leur sont proposés.

MATERIEL ET METHODES

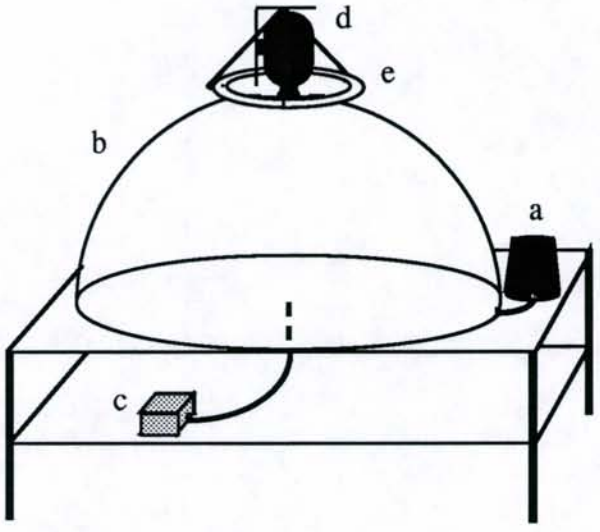


Figure 1. *Dispositif général. Un nid (a) est relié à la périphérie du dôme (b) à l'intérieur duquel sont situés l'un ou l'autre des dispositifs. Au centre du plan de marche des fourmis, un orifice permet l'accès à une boîte contenant la nourriture (c). Le déroulement des expériences est filmé par une caméra (d) située au sommet du dôme. La lumière est fournie par un néon circulaire (e).*
Experimental set-up. The nest (a) and the food site (c) are connected to the inner part of the dome (b) where the two devices are located. Paths of the ants are recorded by a camera (d) located just above the center of the dome which is lightened with a circular neon (e).

Les deux dispositifs expérimentaux utilisés sont placés dans une structure commune (Fig. 1) constituée d'un dôme en plexiglass opaque qui ne permet pas aux fourmis d'avoir accès à des repères extérieurs au dispositif.

Le dispositif n°1 (Fig. 2) a été réalisé en plexiglass transparent. Il est composé d'un premier chemin coudé (a) reliant l'accès au nid à l'accès à la nourriture. Trois autres chemins, dont l'un direct (b) entre la nourriture et le nid, relient le centre du plan de marche à la base d'un cylindre de 40 cm de diamètre (d) supportant quatre formes géométriques (e) disposées tous les 90°. L'axe de la première partie du chemin coudé et ceux des trois autres chemins sont situés sous les repères visuels géométriques.

Durant la phase d'apprentissage, 5 ouvrières se déplacent sur le chemin coudé les trois autres chemins étant bloqués. Après 20 trajets, le premier test consiste à proposer aux ouvrières quatre possibilités lors du retour au nid: emprunter le chemin habituel (a), emprunter un raccourci (b), emprunter une des deux voies sans issue (c). Le deuxième test permet de vérifier si les ouvrières utilisent les repères visuels proposés. Pour cela nous avons supprimé les quatre formes géométriques disposées sur la paroi du cylindre et nous observons la direction prise par les 5 ouvrières testées.

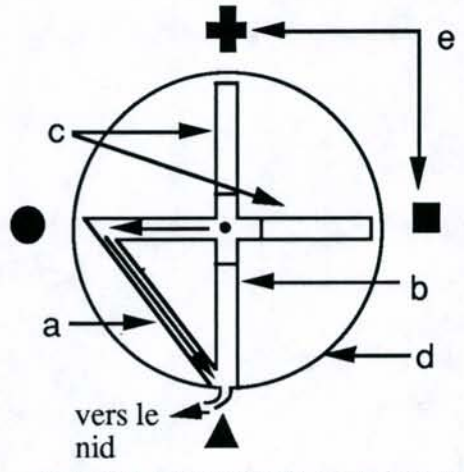


Figure 2. *Dispositif n°1 vu de la caméra*
First experimental device

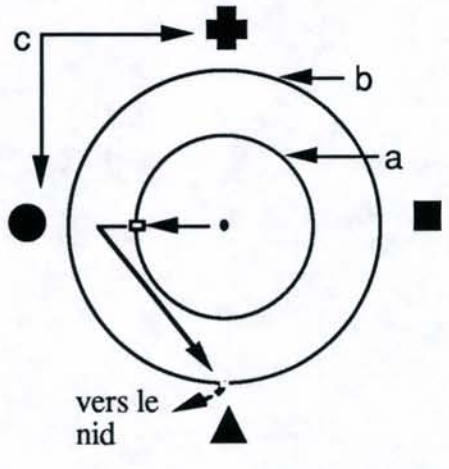


Figure 3. *Dispositif n°2 vu de la caméra*
Second experimental device

Le dispositif n°2 (Fig. 3) comprend deux cylindres de 40 cm (a) et 80 cm (b) de diamètre, les repères visuels (c) étant placés contre la paroi du dôme. Le petit cylindre (a) est percé à la verticale du repère visuel ●. Le grand cylindre (b) est percé à la verticale du repère ▲ et il est relié au nid.

Pendant trois jours les ouvrières sont laissées libres de se déplacer dans le dispositif et d'aller chercher de la nourriture dans la boîte située sous le plan de marche. Pour le premier test, le cylindre (a) est supprimé

pendant qu'une ouvrière se nourrit. Son retour est filmé dès son arrivée au centre de l'arène. La position de l'ouvrière est enregistrée toutes les 5 secondes pendant la première minute, ceci nous indiquant l'orientation initiale de la fourmi. Pour le deuxième test nous supprimons les repères visuels appliqués sur la paroi du dôme. Comme pour le premier dispositif, 5 fourmis ont été testées.

RESULTATS

Dispositif n°1 :

1er test (Fig. 4, gauche): Nous observons une très grande variabilité entre les individus: 2 fourmis se dirigent vers la branche correspondant au raccourci, une autre prend le chemin habituel et les deux autres se dirigent vers une branche sans issue.

2ème test (Fig. 4, droite): Il apparaît très peu de changements lorsqu'on supprime les repères visuels. Il semblerait donc que les ouvrières n'utilisent que peu ou même pas du tout ces repères pour s'orienter dans l'espace canalisé qui leur est proposé ici, alors que ces mêmes repères sont primordiaux pour l'orientation vers le nid dans un espace ouvert (cf. PASTERGUE et coll., 1992).

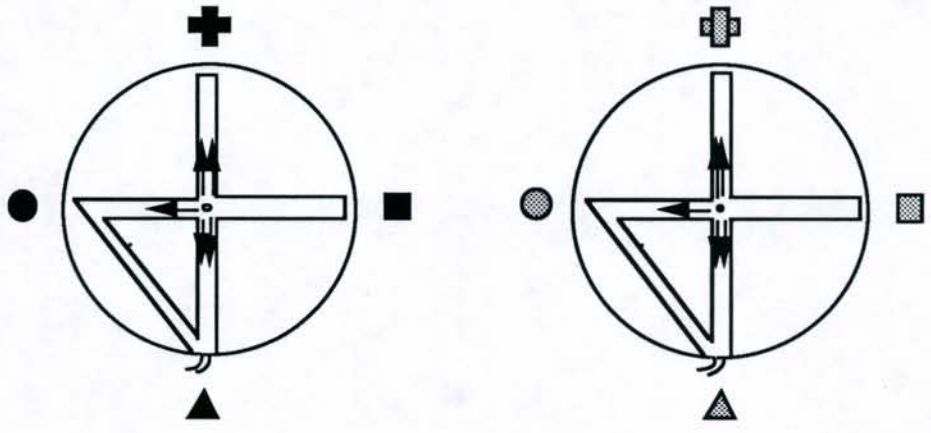


Figure 4. *Orientations initiales prises par les fourmis (chaque flèche indique la première direction prise par chaque fourmi) dans le premier dispositif, en présence des repères visuels (à gauche) ou en leur absence (à droite).*
Initial orientations taken by the homing ants (each arrow indicates the first direction taken by each ant) in the first device, with (left) or without (right) the visual cues.

A l'analyse des résultats il est impossible de savoir si les fourmis ont appris le trajet sur la base des repères visuels présents sur la paroi du cylindre. Il semble que chaque individu ait développé sa propre stratégie à partir de systèmes d'orientation visuel, kinestésique ou autre. De plus il est important de noter qu'entre la phase d'apprentissage et la phase de test, les ouvrières disposent d'un espace à la fois plus grand et nouveau, et le comportement de certaines ouvrières peut fort bien correspondre à une simple exploration d'un lieu nouveau.

Dispositif n°2 :

1er test (Fig. 5, gauche): Après trois jours d'apprentissage et en l'absence du cylindre (a), l'orientation des fourmis durant la première minute est intermédiaire entre la direction indiquée par ●, qui servait à repérer l'ouverture du cylindre (a) durant la phase d'apprentissage, et celle indiquée par ▲, situé au dessus de l'ouverture du cylindre (b) menant au nid.

2ème test (Fig. 5, droite): En l'absence des formes géométriques, la répartition spatiale des individus est aléatoire. Les ouvrières utilisent donc ces repères visuels pour s'orienter dans ce milieu plus ouvert.

Une nette différence s'observe entre le test réalisé en présence des repères visuels et le test réalisé sans repères. Les ouvrières ont appris à s'orienter à l'aide de ces repères visuels. A partir de ces premiers résultats obtenus après seulement 3 jours d'apprentissage, l'orientation

initiale ne permet pas de préciser si les ouvrières s'orientent vers l'ouverture du cylindre (a) (absent pendant le test) ou vers l'ouverture du cylindre (b).

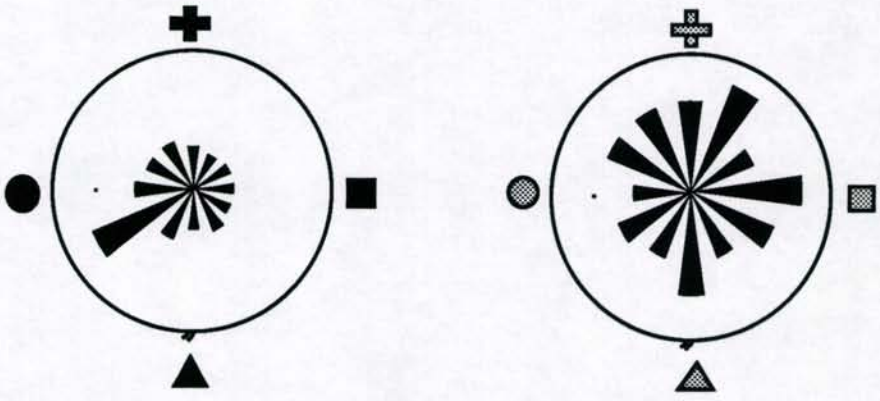


Figure 5. *Orientations prises par 5 fourmis durant la première minute dans le deuxième dispositif en présence des repères visuels (à gauche) ou en leur absence (à droite). Les histogrammes circulaires représentent les directions des portions de trajets des fourmis retournant au nid.*
Bearings taken by five ants during the first minute of walking within the second device with (left) and without (right) visual cues. Circular histograms show the directions of the segments of the paths described by the homing ants.

DISCUSSION

Ces premières observations mettent en évidence une différence de stratégie d'orientation en fonction des caractéristiques de l'espace dans lequel se déplacent les ouvrières de *Cataglyphis cursor*. Dans un milieu contraignant où les voies d'accès sont très limitées (ce qui ne correspond pas du tout au type d'environnement naturel exploité par cette espèce), *Cataglyphis cursor* semble perdre, ou du moins ne pas utiliser, la faculté de s'orienter grâce à des repères visuels alors que ces mêmes repères sont utilisés pour l'orientation vers le nid dans un espace plus ouvert. Cette différence apparaît nettement malgré un temps d'apprentissage beaucoup plus court. Il semble donc que les processus cognitifs mis en jeu lors de l'orientation vers le nid soient modulables en fonction du caractère "normal" ou "inhabituel" des contraintes du milieu dans lequel se déplacent les ouvrières.

REMERCIEMENTS

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

REFERENCES

BEUGNON G. & LACHAUD J.-P., 1992. La représentation spatiale chez l'insecte: au commencement était l'image... *Psychologie Française*, **37**, 21-28.

DYER F.C., 1991. Bees acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape. *Anim. Behav.*, **41**, 239-246.

GOULD J.L., 1986. The local map of honey-bees: Do insects have cognitive maps ? *Science*, **232**, 861-863.

GOULD J.L., 1990. Honey bee cognition. *Cognition*, **37**, 83-103.

PASTERGUE I., BEUGNON G. & LACHAUD J.-P., 1992. Visual spatial learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidæ). In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), Leuven University Press, Leuven, pp. 227-231.

WEHNER R. & MENZEL R., 1990. Do insect have cognitive maps ? *Ann. Rev. Neurosci.*, **13**, 403-414.

WEHNER R. & WEHNER S., 1990. Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread ? *Ethol. Ecol. & Evol.*, **2**, 27-48.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 25-30 (1993)

LA MOSAIQUE DES FOURMIS DANS DEUX PALMERAIES DE LA PROVINCE DU SUD-OUEST, CAMEROUN

Alain DEJEAN[1], Njonjo FAWTY[2], Jean DJOB BIKOI[2] & Champlain DJIETO LORDON[1].

[1]Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, B.P. 812, Yaoundé (Cameroun) et URA CNRS n° 667 (France)
[2]IRA Research Centre, Ekona, P.M.B., 25, Buéa (Cameroun)

Résumé: Les plantations de palmiers à huile de la province du Sud-Ouest sont très fortement parasitées par le coléoptère Chrysomelidae, Hispinae *Coelaenomenodera minuta*. Les larves minent le limbe des feuilles qui finissent par se dessécher. Les ennemis naturels de *C. minuta* comprennent des hyménoptères parasitoïdes et des fourmis qui exercent une activité prédatrice sur les œufs, les larves et les adultes.

Une étude de la myrmécofaume de la couronne des palmiers de deux plantations a permis de mettre en évidence une mosaïque d'espèces arboricoles dominantes (*sensu* LESTON, 1973) composée principalement de *Crematogaster* sp., *Tetramorium aculeatum* et *Oecophylla longinoda*. *Crematogaster* sp. domine nettement dans l'une des plantations (85,7%) alors que dans l'autre elle ne représente que 45,2% des cas, *T. aculeatum* étant la plus fréquente (51,2%). Malgré cette grande disparité dans la répartition des mosaïques de fourmis nous n'avons pas relevé de différence dans les taux d'attaque de la chrysomèle entre les deux plantations.

Mots-clés : *Mosaïque de fourmis, Formicidae, Chrysomelidae Hispinae.*

Abstract: Ant mosaic in two palm tree plantations in the Southwestern Province of Cameroon.

The oil palm plantations in the Southwestern province of Cameroon are heavily attacked by the chrysomelid beetle, Hispinae *Coelaenomenodera minuta*. The larvae dig galleries in the lamina of the leaves which dry out. The natural enemies of *C. minuta* include parasitoid hymenoptera and ants which prey upon eggs, larvae, and adults.

A study of the distribution of ants in the crowns of the oil palm trees of two plantations shows a mosaic of dominant ant species (*sensu* LESTON, 1973) consisting of *Crematogaster* sp., *Tetramorium aculeatum* and *Oecophylla longinoda*. *Crematogaster* sp. is clearly the most frequent species found in one of the plantations (85.7%) whereas in the other, it only represents 45.2% of the cases, *T. aculeatum* being the most frequent (51.2%). Despite the large disparity in the distribution of ant mosaics, we did not note any difference in the incidence of attack by chrysomelid between both plantations.

Key words : *Ant mosaic, Formicidae, Chrysomelidae Hispinae.*

INTRODUCTION

Sous les tropiques, les fourmis arboricoles jouent un rôle important dans la protection des plantes. On distingue parmi elles des espèces dites "dominantes",

caractérisées par des sociétés très populeuses, une nidification généralement polycalique et une forte agressivité s'exerçant contre tout intrus, mammifères compris. Cette agressivité s'exerce également entre dominantes dont les sociétés contiguës ont des territoires qui se répartissent en mosaïque dans la canopée des forêts ou des plantations. Bien que prédatrices, ces espèces s'alimentent aussi de jus sucrés provenant des arbres supports, soit directement sous forme de nectar sécrété par des nectaires extrafloraux, soit indirectement grâce à l'exploitation d'homoptères. En compensation de cette perte, la plante support reçoit une protection contre les défoliateurs (ROOM, 1971; LESTON, 1973; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DEJEAN, 1990, 1991; DEJEAN et coll., 1992).

Cette dernière caractéristique a été utilisée depuis des siècles en Asie en utilisant *Oecophylla smaragdina* en lutte biologique sur les agrumes (HUANG & YANG, 1987). Cette espèce de fourmi a été utilisée avec succès pour protéger les caféiers en Inde (LEELA, 1961), et son homologue africaine, *O. longinoda*, pour protéger les cocotiers en Tanzanie (WAY, 1953). En Afrique occidentale, l'étude des mosaïques de fourmis a été effectuée en détail dans les cacaoyères afin de connaître l'incidence des différentes espèces qui la composent sur les hétéroptères Miridae. En proportions variables d'une zone à l'autre, *O. longinoda, Tetramorium aculeatum* et différentes espèces de *Crematogaster* se répartissent la canopée des cacaoyères. Les *Crematogaster* qui tolèrent les Miridae et qui exploitent des Pseudococcidae, vecteurs de maladie de la plante, sont à proscrire de sorte que le contrôle et la manipulation des mosaïques de fourmis prend toute son importance (LESTON, 1973).

C'est dans un tel contexte que se situe le présent travail portant sur deux plantations de palmiers à huile. Les palmeraies industrielles de la région de Buea, dans le Sud-Ouest camerounais, sont très fortement attaquées par la Chrysomèle Hispinae *Coelaenomenodera minuta*. Les chercheurs de la station de l'Institut de Recherches Agronomiques ont pensé que les fourmis pourraient avoir un rôle dans le contrôle de cette chrysomèle, particulièrement les *Crematogaster* dont les nids en carton sont bien visibles. Dans la présente étude, nous nous proposons d'établir si oui ou non, on rencontre une mosaïque de fourmis dans les palmeraies.

Dans l'affirmative, on déterminera la composition des mosaïques et on tentera d'établir une corrélation entre espèce de fourmi et contrôle de la chrysomèle.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été effectué dans deux plantations industrielles (Mpundu et Mondoni) où un contrôle mensuel des attaques de la chrysomèle est effectué sur les différents blocs de terrain à partir d'une méthode d'échantillonnage mise au point par PHILIPPE (1985) en Côte d'Ivoire. Un arbre par hectare est choisi au hasard dans chaque bloc. On prélève à l'aide d'un couteau malais la feuille 17 (tiers inférieur du rachis faisant un angle d'environ 45° avec le stipe), choix lié au fait que cette feuille est utilisée pour le diagnostic foliaire (DE BERCHOUX & GASCON, 1965). Les adultes sont comptés sur place. Une foliole sur dix est prélevée. L'ensemble des folioles d'une feuille est groupé et étiqueté. L'analyse a lieu au laboratoire d'Ekona. Les résultats sont répertoriés sur des fiches où figurent le nom du bloc, l'année de plantation, la superficie, le nombre d'échantillons (en gros, 1 par ha), la date, le nombre total de larves et de nymphes recencées sur les folioles prélevées, le nombre d'adultes observés lors du coupage de la feuille, et l'indice : somme des larves et des nymphes divisé par le nombre d'échantillons.

Le cycle biologique de *C. minuta* dure 3 mois environ (MORIN & MARIAU, 1970) avec quatre générations annuelles, la génération située vers février étant généralement la plus populeuse dans les plantations de Mpundu et Mondoni.

Pour la recherche concernant les fourmis nous avons travaillé sur 6 blocs dans chaque plantation. Les zones de prélèvement ont été choisies au hasard à partir de tirage au sort. Sur chaque zone (1 par bloc), on a travaillé sur plus de 40 arbres contigus. Pour

chaque arbre, toujours à l'aide d'un couteau malais, on sectionne une ou deux feuilles parmi les plus âgées (probabilité plus grande d'y trouver les nids des fourmis). Les fourmis présentes ont été faciles à déterminer car déjà connues lors de travaux précédents, mais pour la *Crematogaster* nous n'avons pas eu de détermination au niveau de l'espèce.

Les taux d'occupation des deux plantations pour chaque espèce de fourmi ont été comparés en utilisant des tableaux 2x2 et un test du χ^2. Dans ce cas, la d.d.l. = 1, ce qui permet d'utiliser les tableaux de l'écart réduit pour les très faibles valeurs de probabilité car $\varepsilon = \chi^2$.

RESULTATS

La mosaïque des fourmis

Les palmiers des deux plantations sont bien occupés par des fourmis arboricoles dominantes, *Crematogaster* sp. et *Tetramorium aculeatum* étant les plus fréquentes. La base de très nombreuses folioles, de forme concave sur la face inférieure, sert d'abri à de petits nids construits en carton chez *Crematogaster* sp. et en feutre chez *T. aculeatum*. Dans certains cas, des nids de *Crematogaster* sp. de 10 à 30 cm de diamètre sont construits au centre des feuilles, englobant la base de plusieurs folioles.

MPUNDU I

Bloc	11A	16	17	18	19	21	S	%
Crematogaster	56	55	48	25	48	37	269	85,7
Tetramorium	0	3	4	6	3	4	20	6,3
Oecophylla			3	6	2	6	17	5,4
Pheidole			1	1		1	3	0,9
Paratrechina	1		1	1			3	9,9
Myrmicinae sp.				1	1		2	0,6
Somme							314	

MONDONI

Bloc	28E	30	36B	37	46C	S	%
Crematogaster	13	56	19	15	11	114	45,2
Tetramorium	22	26	19	33	29	129	51,2
Oecophylla							
Pheidole	3				2	5	2,0
Paratrechina	4					4	1,6
Myrmicinae sp.							
Somme						252	

Tableau I. *Etude comparée des mosaïques de fourmis arboricoles dans les deux plantations étudiées. Comparaison des taux de Crematogaster sp. et Tetramorium aculeatum: $\chi^2 = 139,5$; $\varepsilon = 11,8 > 6,1$; $P < 10\text{-}9$.*

Table I. *Comparative study of arboricolous ants mosaics in both studied plantations. Comparison of the ratios between Crematogaster sp. and Tetramorium aculeatum: $\chi^2 = 139.5$; $\varepsilon = 11.8 > 6.1$; $P < 10\text{-}9$.*

A Mpundu on a rencontré des arbres occupés par *Oecophylla longinoda* construisant des nids à partir de plusieurs folioles repliées sur elles-mêmes (cf. photo, MARIAU & MORIN, 1974). On a trouvé également des arbres occupés par *Pheidole megacephala.*, *Paratrechina* sp. et par une minuscule myrmicinae. Ces fourmis nichent souvent dans des nids abandonnés de *Crematogaster* ou de *T. aculeatum*, les *Pheidole* occupant plutôt les cavités formées au niveau de l'insertion des vieilles feuilles sur le tronc.

La présence de ces fourmis avait été préalablement rapportée par MARIAU et MORIN (1974) en Côte d'Ivoire. Il apparaît, Tableau I, que les taux d'occupation des deux espèces les mieux représentés sont différents. A Mpundu, *Crematogaster* sp. représente 85,7% des cas, alors qu'à Mondoni, elle n'en représente que 45,2 %. Dans cette plantation, *T. aculeatum* domine avec 51,2% des cas. La comparaison de la répartition des *Crematogaster* sp. et des *T. aculeatum* entre les deux plantations donne une différence très hautement significative avec $P < 10^{-9}$.

Cette situation se prête bien, a priori, à une comparaison du taux d'efficacité de ces deux espèces dans la régulation de la chrysomèle. Si l'une des deux espèces est plus efficace que l'autre, cela devrait avoir une incidence sur les taux d'attaque lorsqu'on compare les deux plantations.

Bloc	Superficie	Nb. échantillons récoltés	Larves comptées	Nymphes comptées	Indice Larves + Nymphes
11A	23	23	0	0	0
16	42	42	10 320	10	247,4
17	42	39	1 750	0	44,9
18	52	52	1 670	0	32,1
19	52	52	2 070	0	39,8
21	24	23	0	0	0
Somme	235	231	15 810	10	68,5
S.Plantation	752	741	32 620	340	44,5
28 E	5	5	0	0	0
30A	11,3	12	80	0	6,7
30 C	11,6	9	30	0	3,3
36 B	10	10	1 630	0	163,0
37	12,5	11	20	0	1,8
	12,5	6	50	0	8,3
	12,5	6	100	0	16,7
	12	12	570	0	47,5
	13	13	3 290	0	253,1
46 C	12	12	40	0	3,3
Somme	107,4	96	5 810	0	60,5
S. Plantation	1998,9	1 660	78 290	0	47,3

Tableau II. *Comparaison des taux d'attaque de la chrysomèle C. minuta dans les deux plantations. Comparaison statistique entre l'ensemble des blocs sur lesquels on a effectué une étude de la mosaïque des fourmis: χ^2c =0,38 < 0,45; P > 0,5. Comparaison entre les deux plantations: χ^2c = 0,03 < 0,06; P > 0.8.*

Table II. *Comparison of the incidence of attack by the chrysomelid C. minuta in both plantations. Statistical comparison between all parcels where ants mosaic was studied: χ^2c = 0.38 < 0.45; P > 0.5. Comparison between both plantations: χ^2c = 0,03 < 0,06; P > 0.8.*

Les taux d'attaque de Coelaenomenodera minuta dans les deux plantations

Ces taux d'attaque varient fortement d'un bloc à l'autre dans les deux plantations (Tableau II). La comparaison statistique portant sur l'ensemble des blocs où on a travaillé sur la mosaïque des fourmis ne montre pas de différence significative entre les deux plantations ($P > 0,5$). La même comparaison effectuée au niveau de l'ensemble des deux plantations montre une grande similitude dans les taux d'attaque ($P > 0,8$).

DISCUSSION

Cette étude a permis de mettre en évidence la présence d'une mosaïque de fourmis arboricoles dans les palmeraies. Il s'agit du premier travail effectué sur monocotylédones. Les fourmis exploitent les Coccidae installés dans des abris spécifiques ou dans les nids (abris contenant Coccidae et couvain).

On peut noter qu'il y a une forte différence entre les deux plantations. Dans l'une *Crematogaster* sp. domine nettement alors que dans l'autre son taux de présence est inférieur à 50%, *T. aculeatum* étant l'espèce la plus fréquente. Notons par ailleurs la rareté d'*Oecophylla*, espèce fréquente dans les plantations de cacaoyer du Sud Cameroun (JACKSON, 1984; DEJEAN et coll., 1991). Conclure que les palmiers sont peu favorables à l'installation de cette espèce semble prématuré, même si notre étude porte sur de grandes surfaces. On peut se rendre compte en effet, dans la synthèse présentée par TAYLOR (1977), sur les mosaïques de fourmis dans les cacaoyères, qu'une espèce peut être peu représentée dans de vastes régions alors qu'elle est fréquente ailleurs.

Le fait que nous n'ayons pas pu mettre en évidence de différence dans le taux d'attaque entre les deux plantations, et donc que nous n'ayons pas pu établir de différence d'impact sur *C. minuta* entre *Crematogaster* sp. et *T. aculeatum* peut s'interpréter de différentes manières.

- Les deux espèces de fourmis peuvent être aussi efficaces dans le contrôle de la chrysomèle.
- La méthode n'est pas assez fine pour mettre en évidence une différence. Des travaux comparatifs entre zones occupées à près de 100% l'une par *Crematogaster* sp., l'autre par *T. aculeatum* seraient nécessaires. Le taux d'attaque de chaque arbre serait évalué.
- Il est peut-être nécessaire d'attendre des périodes de forte prolifération pour établir des différences.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'intègre dans le cadre du projet CAMPUS 108-CD-90 du Ministère de la Coopération intitulé "Impact des fourmis arboricoles sur les essences tropicales d'intérêt économique". Nous remercions le Dr. MARIAU (Division d'Entomologie de l'IRHO/ CIRAD, à Montpellier) qui a été l'instigateur de ce travail et a permis de coordonner les différents moyens à mettre en place pour en assurer la réalisation.

REFERENCES

DE BERCHOUX, C. & GASCON, J.P., 1965. Caractéristiques végétatives de cinq descendances d'*Elaeis guineensis*. Premières données biométriques. Relations entre divers caractères et la production. *Oléagineux*, **20**, 1-7.

DEJEAN, A., 1990. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation to territoriality and predatory behaviour. *Physiol. Entomol.*, **15**, 393-403.

DEJEAN, A., 1991. Adaptation d'*Oecophylla longinoda* (Formicidae-Formicinae) aux variations spatio-temporelles de la densité de proies. *Entomophaga*, **36**, 29-54.

DEJEAN, A., DJIETO LORDON, C. & NGNOKAM, S., 1992. Les relations plantes-fourmis: nouvel aperçu. *Mém. Soc. r. belge Ent.*, **35**, sous presse.

DEJEAN, A., NKONGMENECK, B., CORBARA, B. & DJIETO LORDON, C., 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une prolifération d'*Achea catocaloïdes* [Lépidoptera, Noctuidae] dans une cacaoyère du Cameroun. *Acta Oecologica*, **12**, 471-488.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O., 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 732 p.

HUANG, H.T. & YANG, P., 1987. The ancient cultureld citrus ant. *Bioscience*, **37**, 665-671.

JACKSON, D.A., 1984. Ant distribution patterns in a Cameroonian cocoa plantation: investigation of the ant-mosaïc hypothesis. *Oecologia*, **62**, 318-324.

LEELA, D.A., 1961. Notes of the biology and habits of the red ant *Oecophylla smaragdina* (Fabricius). *Madras Agricult. J.*, **48**, 54-57.

LESTON, D., 1973. The ant-mosaïc-tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Articles and New Summaries*, **19**, 311-341.

MARIAU, O. & MORIN, J.P., 1974. La biologie de *Coelaenomenodera elaeis* Mlk. VI. La mortalité naturelle des larves. *Oléagineux*, **29**, 549-555.

MORIN, J.P. et MARIAU, D., 1970. Etude sur la biologie du *Coelaenomenodera elaeis*. I. Morphologie et étude du développement. *Oléagineux*, **25**, 11-16.

PHILIPPE, R., 1985. Surveillance sanitaire des cultures en rapport à la station de Lame. *Rapport interne IRHO*, 8 pp.

ROOM, P.M., 1971. The relative distribution of ant species in Ghanas's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.*, **40**, 735-751.

TAYLOR, B., 1977. The ant mosaic on cocoa and other tree crops in western Nigeria. *Ecol. Entomol.*, **2**, 245-255.

WAY, M.J., 1953. The relationship beetween certain ant species with particular reference to biological control of the Coreid, *Theraptus* sp. *Bull. Entomol. Res.*, **44**, 669-671.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 31-38 (1993)

LA MYRMÉCOFAUNE DES VERGERS D'AGRUMES DE CORSE ORIENTALE : PREMIÈRES OBSERVATIONS

Janine CASEVITZ-WEULERSSE[1] & Pierre BRUN[2]

[1]Laboratoire d'Entomologie, M.N.H.N., 45 rue Buffon, F-75005 PARIS
[2]Centre de Recherches agronomiques de Corse, INRA IRFA, F-20230 SAN GIULIANO.

Résumé : Les premières observations réalisées dans huit vergers de clémentiniers de Corse orientale, en mai et juin/juillet 1992, montrent que sept espèces de fourmis se rencontrent sur les arbres : Lasius emarginatus, Formica cunicularia, L.niger et Tapinoma simrothi sont très communes, Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops et Tetramorium semilaeve, beaucoup plus rares. Iridomyrmex humilis, présente sur la côte ouest, n'a pas été trouvée. On rencontre souvent F.cunicularia fourrageant sur le même arbre avec une ou plusieurs des trois autres espèces communes, ce qui peut s'expliquer par sa stratégie de récolte différente. Les deux espèces de Lasius ou une seule et T.simrothi fourragent parfois sur le même arbre alors que toutes les trois ont la même stratégie de récolte. Le pourcentage d'arbres fréquentés par les fourmis s'accroit entre mai et juin/juillet sans correlation apparente avec le niveau des populations de pucerons. Les seuls dégâts constatés dans les vergers sont dûs à T. simrothi qui coupe les jeunes pousses et les fleurs, perturbant ainsi le développement des arbres et la production de fruits.

Mots-clés : *Fourmis, Citrus, vergers de clémentiniers, Corse.*

Abstract : First observations on the myrmecofauna in citrus orchards of oriental Corsica.

First observations in eight clementine orchards on oriental coast of Corsica, during may and june/july 1992, showed that seven ant species occur on the trees : Lasius emarginatus, Formica cunicularia, L.niger and Tapinoma simrothi are very common, Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops and Tetramorium semilaeve are more scarce. Iridomyrmex humilis, present on the west coast, has not been found. F.cunicularia often occurs on the same tree with one or more other common species, perhaps because of its different foraging strategy. Sometimes, the two Lasius or one only occur on the same tree than T.simrothi. The three species have the same foraging strategy. The percentage of trees visited by ants increases from may to june/july without apparent correlation with the level of aphids populations. Only T.simrothi causes damage in the clementine orchards : it cuts new leaves and flowers, interfering with the good development of trees and the production of fruit.

Key words : *Ants, citrus, clementine orchards, Corsica.*

INTRODUCTION

En Corse, depuis quelques années, les agrumiculteurs se plaignent de dégâts dans leurs vergers, qu'ils attribuent à des fourmis. Les espèces qui fréquentent les plantations de Citrus et sont considérées comme nuisibles sont nombreuses de par le monde entier (HANEY, 1988). Jusqu'à présent, elles ne semblaient pas avoir beaucoup d'importance pour le bon développement des plantations d'agrumes en Corse. Nous nous sommes intéressés à ce milieu pour déterminer quelles sont les espèces présentes dans les vergers et quel est leur impact sur la culture.

Nous présentons ici les observations préliminaires réalisées au printemps 1992 dans des vergers de clémentiniers situés sur la côte orientale de la Corse, depuis la région de Casinca au nord, jusqu'à la plaine de Ghisonaccia, au sud.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les inventaires ont été effectués dans huit vergers (Tableau I) où l'un de nous (P.B.) réalise régulièrement des observations concernant l'état sanitaire des arbres, le niveau des populations d'Homoptères, la présence de prédateurs et de parasites.

	Nom	Localisation	Altitude (mètres)	Distance à la mer (kilomètres)
1	De Waubert	Folelli	15	1,6
2	Mancusa	Campoloro	65	1,7
3	INRA	San Giuliano	45	3,1
4	COPACOR	San Giuliano	45	3
5	Vinciguerra	Antisanti	105	13,5
6	Teppe Rossa	Aléria	50	7
7	Vincentelli	Aléria	30	3
8	Léonelli	Ghisonaccia	75	7,5

***Tableau I** Caractéristiques des vergers de clémentiniers observés,*
***Table I** Characteristics of surveyed clementine orchards,*

Divers paramètres (âge des arbres, variété, distances de plantation, irrigation, méthodes culturales, présence de brise-vent, etc.) sont utilisés pour définir ces vergers. L'étude des fourmis est basée sur le critère de présence/absence d'ouvrières sur la frondaison et (ou) le tronc ainsi que sur la recherche de nids arboricoles. Un arbre portant au moins 10 ouvrières est considéré comme visité significativement. Dans chaque verger, 64 arbres sont observés (en prenant un arbre sur 2 dans une rangée sur deux). Au total 503 arbres ont été étudiés, dont 316 deux fois (en mai et juin/juillet) et 187 autres une seule fois, début mai ou début juillet.

RÉSULTATS et DISCUSSION

D'après nos observations, les sept espèces suivantes se rencontrent dans la frondaison des clémentiniers : Tetramorium semilaeve André (Myrmicinae), Tapinoma simrothi Krausse (Dolichoderinae), Plagiolepis pygmaea (Latr.), Lasius emarginatus, (Olivier), L. niger (L.), Camponotus aethiops (Latr.) et Formica cunicularia Latr. (Formicinae) (Tableau II).

Espèces	Mai N/T	%	Juin/Juillet N'/T'	%
Lasius emarginatus (LMG)	89	20,3	228	60
Formica cunicularia (FUN)	78	17,8	107	28,2
L. niger (LNE)	65	14,8	50	17,9
Tapinoma simrothi (TST)	19	4,3	40	10,5
Plagiolepis pygmaea (PPY)	9	2,1	1	0,3
Camponotus aethiops (CAT)	2	0,5		
Tetramorium semilaeve (TSM)	1	0,2		

Tableau II *Présence de 7 espèces de fourmis sur clémentiniers dans 8 vergers (N/T = nombre d'arbres où chaque espèce est présente pour 439 arbres observés en Mai - N'/T'= nombre d'arbres où chaque espèce est présente pour 380 arbres observés en Juin/Juillet), Plusieurs espèces peuvent être observées sur le même arbre, Les abréviations seront utilisés dans les tableaux suivants,*

Table II *Occurrence of 7 ant species on clementine trees, in 8 orchards (N/T = number of trees where every species is present for 439 trees surveyed in May- N'/T' = number of trees where every species is present for 380 trees surveyed in June/July), Several species may be observed on the same tree, The abbreviations will be used in the next tables,*

Sur le sol, aux alentours du pied des arbres, le relevé des nids et l'observation des ouvrières montrent que l'on rencontre les mêmes espèces que ci-dessus ainsi que 5 autres Myrmicinae : Aphaenogaster spinosa Emery, Messor capitatus (Latr.), M. minor (André), M. structor (Latr.) et Pheidole pallidula (Nylander). Ces 5 Myrmicinae ne se rencontrent jamais, ni de jour, ni de nuit, dans les strates arbustive et arborescente.

Les douze espèces nidifient dans le sol.

Au cours de relevés effectués de jour, durant la période printannière, lors de la première poussée végétative des arbres et de la floraison, puis au début de l'été, après la période de chute physiologique des jeunes fruits, nous avons constaté que les clémentiniers étaient visités surtout par Lasius emarginatus, Formica cunicularia, L. niger, Tapinoma simrothi. Pour chacune de ces 4

espèces, on a observé une augmentation du pourcentage d'arbres visités entre ces deux périodes. Pour L. emarginatus, la fréquentation a été trois fois plus importante en été qu'au printemps; pour T. simrothi, la fréquentation des arbres est devenue deux fois plus élevée en début d'été. Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops et Tetramorium semilaeve sont beaucoup moins souvent présentes, leur fréquence diminue ou même elles disparaissent lors des relevés d'été (Tableau II).

En Algérie, sur des orangers, Dartigues (1991) trouve essentiellement T. simrothi, et plus discrètement Plagiolepis schmitzi. En Sardaigne, Crovetti (1971) étudie l'impact de T. simrothi sur les agrumes. En Corse, Benois (1975) ne recense que 2 espèces sur les agrumes, T. simrothi et F. cunicularia, et 4 autres au sol.

Des inventaires pratiqués auparavant par l'un de nous (J. C. W.) dans les vergers d'agrumes du secteur de San Giuliano permettent d'avoir une idée de l'évolution de la myrmécofaune : en mai 1970, on observait surtout L. emarginatus et, plus discrète, P. pygmaea, en mai 1973 T. simrothi et P. pygmaea, en juillet 1974 L. emarginatus et P. pygmaea. De nouveaux inventaires réalisés depuis 1990 ont donné les résultats suivants : à la fin de septembre 1990, on observait T. simrothi très abondante, avec L. emarginatus et F. cunicularia; en juin 1991 pour la première fois, comme ensuite au printemps 1992, on a constaté la présence importante, et parfois simultanée sur un même arbre, de T. simrothi, L. emarginatus, L. niger et F. cunicularia. Iridomyrmex humilis, présente sur la côte ouest, et très localement sur la côte orientale corse depuis 1986 (CASEVITZ-WEULERSSE, 1992), est absente des vergers.

Parmi les espèces actuellement fréquentes sur les clémentiniers, plusieurs d'entre elles peuvent fourrager simultanément sur le même arbre.

	Mai	Juin
TST	9	15
LMG	6	6
LNE	7	4
FUN	6	1
TST + FUN	3	7
LMG + FUN	16	19
LNE + FUN	11	3
LMG + LNE		2
TST+LMG+FUN		1
TST+LNE+FUN	1	
FUN+LMG+LNE		3
sans fourmis	5	3

Tableau III *Nombre d'arbres fréquentés par les fourmis dans le verger n°8 (Ghisonaccia, 64 arbres observés)*

Table III *Number of trees visited by ants in the orchard n°8 (Ghisonaccia, 64 trees surveyed).*

Le tableau III indique les espèces rencontrées sur 64 arbres étudiés dans le verger n° 8, les 5 mai et 30 juin 1992. Dans ce verger situé à Ghisonaccia, à 75 m d'altitude et à 7,5 km de la mer, les clémentiniers de la variété Corsica, âgés de 6 ans, sont plantés à 4 mètres sur le rang et 6 mètres entre deux rangées. Le verger est entouré de brise-vent de Casuarina et irrigué par aspersion sous frondaison. Au milieu des rangs, l'enherbement permanent à base de Fétuque est fauché régulièrement au gyrobroyeur. Dans chaque rangée, une bande de 1 mètre de chaque côté du pied des arbres est désherbée chimiquement. Durant la fin de l'hiver ou le printemps 1992, aucun traitement chimique n'avait été pratiqué contre pucerons, cochenilles ou aleurodes.

Il est intéressant de noter que l'on trouve parfois L. emarginatus et L. niger, deux espèces très proches, fourrageant sur le même arbre (Tableaux III et IV). Il est beaucoup moins fréquent de trouver T. simrothi cotoyant un des Lasius. En revanche, on trouve fréquemment F. cunicularia fourrageant sur le même arbre que l'un des Lasius ou T. simrothi (Tableaux III et V).

Vergers	Mai	Juillet
1		8
3	1	2
5	1	1
6		1
8		5

Tableau IV *Nombre d'arbres où a été notée la présence simultanée de L. emarginatus et de L. niger (5 vergers, 320 arbres observés).*
Table IV *Number of trees where simultaneous occurrence of L. emarginatus and L. niger has been noted (5 orchards, 320 trees surveyed).*

	Verger 3	Verger 7	Verger 8
TST+FUN	6 - 0	1 - 0	3 - 7
TST+LMG+FUN			0 - 1
TST+LNE+FUN			1 - 0
TST	2 - 7	1 - 0	9 - 15

Tableau V *Nombre d'arbres où a été notée la présence simultanée de T. simrothi et d'une autre espèce (3 vergers, 187 arbres observés; 1er chiffre : mai, 2ème : juin/juillet).*
Table V *Number of trees where simultaneous occurrence of T. simrothi and another species has been noted (3 orchards, 187 trees surveyed; 1st number : may, 2nd : june/july).*

La stratégie de récolte de F. cunicularia, espèce fourrageant isolément (DEFFERNEZ, 1989), explique qu'elle cotoie fréquemment l'une ou l'autre des 3 autres espèces. Celles-ci sont des espèces envahisseuses, formant d'importantes colonnes de récolte le long et sur la surface de tout le tronc. Elles explorent en grand nombre toute la frondaison d'un arbre. La présence, sur un même arbre, d'un Lasius

avec T. simrothi méritera d'être étudiée attentivement pour déterminer s'il y a vraiment un chevauchement des zones de récolte des deux espèces. Quant au rapprochement et au comportement apparemment identique des deux Lasius, il demande également à être vérifié et analysé avec soin.

En Corse, les Homoptères, producteurs de miellat recherchés par les fourmis et qui se rencontrent sur les agrumes, appartiennent à trois groupes. Il s'agit de 3 espèces de cochenilles : Saissetia oleae Bernard, Coccus hesperidum L., Pseudococcus citri Risso, de 2 espèces de pucerons : Aphis citricola V. der Goot et A. gossipii Glover ainsi que de 2 espèces d'aleurodes : Aleurothrixus floccosus (Mask.) et Dialeurodes citri Ashmead. Mais le niveau des populations de pucerons n'est jamais assez élevé pour avoir des répercussions sur la productivité des arbres et l'aspect extérieur des fruits. De plus, contrairement à ce que l'on observe dans d'autres pays, ces Homoptères ne sont pas vecteurs de maladies virales. Les cochenilles ne provoquent que des dégâts minimes, plus spectaculaires (fumagine) que réellement graves. Aussi les relations fourmis-pucerons ou fourmis-cochenilles n'ont jamais posé de problèmes particuliers.

Par contre, dans des vergers relativement humides, mal aérés, où les arbres touffus, mal taillés, sont entourés de brise-vent trop denses, les aleurodes se développent bien. Par exemple l'un de nous (P.B.) a effectué en août 1992 des observations dans le verger n° 8, à Ghisonaccia, où, au mois de juin précédent, un certain nombre d'Aleurothrixus floccosus avaient été remarqués. Pendant l'été les populations d'aleurodes se sont accrues et T. simrothi a considérablement étendu ses files de récolte sur les clémentiniers, alors que le taux de fréquentation des Lasius a semblé diminuer. L'Aleurode floconneux avait envahi la face inférieure de nombreuses feuilles sur les branches les plus basses des clémentiniers. Sur chaque feuille on comptait une dizaine d'ouvrières de Tapinoma recueillant le miellat formant une boulette incolore plus ou moins grosse à la partie postérieure de chaque larve de A. floccosus.

Les dégâts les plus réels constatés sur les clémentiniers et attribuables aux fourmis sont le fait de T. simrothi. Les ouvrières de cette espèce sectionnent les jeunes pousses, les fleurs en boutons ou même sur le point d'éclore et sucent la sève coulant des blessures de la plante . Dans un jeune verger, ces destructions peuvent atteindre 50% des arbres et compromettre sérieusement le démarrage de nouvelles plantations. Sur des arbres âgés (10-20 ans) les dommages sont limités et passent plus facilement inaperçus. L'espèce est aussi active de nuit que de jour. Crovetti (1971) a fait les mêmes observations en Sardaigne.

Tapinoma simrothi exploite aussi les miellats des pucerons et des cochenilles, comme L. emarginatus et L. niger qui les consomment de plus en tant que sources de protéines. F. cunicularia semble rechercher plus volontiers des proies que prélever les miellats d'Homoptères ou les exsudats végétaux. Ainsi, après des traitements chimiques effectués contre T. simrothi (pulvérisations de chlorpyrifos-éthyl mélangé au désherbant), les ouvrières de F. cunicularia fourragent surtout sur le sol où elles prélèvent de nombreux cadavres d'ouvrières de Tapinoma et les emportent, sans que l'on ait toutefois vérifié s'ils étaient réellement consommés.

On observe sur quelques arbres des constructions de terre fine, formant des sortes de tunnels à la base et le long des canelures des

troncs des portes-greffes. Ces constructions enferment parfois une ou plusieurs cochenilles et sont dues indifféremment à des ouvrières de L. emarginatus ou de L. niger.

L'augmentation de la fréquentation des clémentiniers par les fourmis constatée entre la période du début mai et la fin juin-début juillet (Tableaux II et VI) ne semble pas avoir de nette corrélation avec un acroissement significatif des populations de pucerons (Tableau VI). Des observations plus nombreuses, répétées dans le temps, portant sur la présence des fourmis et des pucerons, mais aussi sur leur abondance, seront utiles pour préciser si ce manque de corrélation est occasionnel ou non.

Vergers	N	Périodes	% F	% P
1	64	Mai	84,4	40,6
		Juin/Juil	98,4	93,8
2	60	Mai	40	6,7
		Juin/Juil	38,3	61,7
3	64	Mai	31,3	62,5
		Juin/Juil.	59,4	17,2
4	64	Mai	46,9	98,4
5	64	Mai	6,3	48,4
		Juin/Juil	92,2	43,8
6	64	Juin/Juil	90,6	60,9
7	59	Mai	28,8	1,7
8	64	Mai	92,2	35,9
		Juin/Juil	95,3	4,7

Tableau VI *Pourcentage d'arbres visités par les fourmis (% F) et d'arbres portant au moins 1 à 5 colonies de pucerons (ailés + aptères) (% P) (vergers ; cf, tab, I; N ; nombre d'arbres)*

Table VI *Percentage of trees visited by ants (% F) and percentage of trees carrying at least 1 to 5 colonies of aphids (winged + apterous) (% P) (orchards ; cf, tab, I; N ; number of trees),*

CONCLUSION

En Corse actuellement, quatre espèces sont fréquentes sur les clémentiniers. L'une d'elles, T. simrothi, peut être responsable de graves dégâts sur les agrumes. Toutes exploitent le miellat des Homoptères rencontrés sur les arbres, mais les répercussions réelles de ces comportements sont à analyser plus finement. Tapinoma simrothi est dominante là où elle s'intalle. Sa présence est alors très spectaculaire et sa nocivité réelle. Cependant on la rencontre dans beaucoup moins de vergers que les 3 Formicinae L. emarginatus, L. niger et F. cunicularia. Il semblerait que la technique du désherbage chimique, au pied des arbres ou en pleine surface, laissant le sol nu, favorise le développement des nids de T. simrothi mais aussi de L. emarginatus et dans une moindre mesure ceux de L. niger et de F. cunicularia. Le travail du sol entre les rangs, pratiqué encore il y a une dizaine d'années, empêchait l'installation des fourmis. Les haies de brise-vent trop denses réduisant la bonne ventilation des arbres et accroissant l'humidité paraissent favoriser le développement des aleurodes recherchés par T. simrothi. L'enherbement permanent dans le rang, maintenant aussi une certaine humidité, favoriserait le développement des Lasius. D'autres observations, répétées à différentes périodes de l'année seront nécessaires pour établir une éventuelle corrélation entre les méthodes culturales actuelles, divers paramètres caractérisant les vergers, et la présence et l'abondance de telle ou telle espèce de fourmi ainsi que son impact exact sur le bon état sanitaire des clémentiniers en Corse.

RÉFÉRENCES

BENOIS A., 1975. Influence de la nature de la végétation et des méthodes culturales en vergers d'agrumes sur l'abondance et la répartition des fourmis. *Bull. Soc. Sc. hist. & natur. Corse*, 95ème année, 617ème Fasc. : 41-50.

CASEVITZ-WEULERSSE J., 1992. Analyse biogéographique de la myrmécofaune corse et comparaison avec celles des régions voisines. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 68 : 105-129.

CROVETTI A., 1971. Segnalazione dei danni causati dalla formica Tapinoma simrothi Krausse (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae) agli Agrumi della Sardegna. *Quaderno, Sassari*, 6 : 1-17.

DARTIGUES D., 1991. Répartition spatio-temporelle des aphides et influence des fourmis, sur orangers en Kabylie. *Fruits*, 46 : 461-469.

DEFFERNEZ L., 1989. Quelques aspects de la stratégie individuelle d'approvisionnement de Formica cunicularia (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5 : 345-352.

HANEY P. B., 1988. Identification, ecology and control of the ants in Citrus : A world survey. *Proceedings Sixth Intern. Citrus Congress, Tel-Aviv, Israel, March 6-11, 1988*, Balaban Publishers, Philadelphia/Rehovot Margral Scientific Books, D-6992 Weikersheim : pp 1227-1251.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 39-45 (1993)

QUELS SONT LES CARACTERES ETHO-PHYSIOLOGIQUES DES "FOURMIS VAGABONDES"?

Luc PASSERA

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664)
Université Paul-Sabatier, F-31062, Toulouse Cedex (France).

Résumé: Parmi les fourmis présentant un danger pour l'économie humaine, les "fourmis vagabondes" se distinguent par la possession de 9 caractères communs. En se basant principalement sur les connaissances acquises chez *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* et *Wasmannia auropunctata*, l'auteur montre qu'un seul caractère leur est propre: la dispersion par les activités humaines. C'est avec les espèces de fourmis polydomiques que les "fourmis vagabondes" présentent le plus de similitudes: unicolonialité, polygynie, fondation des colonies par bouturage, propension à l'accouplement intranidal, sont trouvées dans les deux groupes mais avec une fréquence plus forte ches les "fourmis vagabondes".

Mots-clés:*"fourmis vagabondes, accouplement intranidal, bouturage, dispersion, polygynie, unicolonialité, agressivité, longévité des reines, stérilité des ouvrières, espèces polydomiques.*

Abstract: What are the etho-physiological characteristics of the "tramp species"?

Among ants exhibiting economically importance, "tramp species" are distinguished by 9 characteristics. Based principally on knowledge of *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata,* the author shows that only one of these characteristics is specific: dispersal by human activities. It is with polydomous species that the similarities are strongest: unicoloniality, polygyny, colony foundation by budding, tendancy to mate in the nest are found in both groups, but it is in the "tramp species" that these characteristics are the most expressed.

Key words: *"tramp species", intranidal mating, budding, dispersal, polygyny, unicoloniality, aggression, lifespan of queens, worker sterility, polydomous species.*

Il existe de nombreuses espèces de fourmis présentant un intérêt économique, les plus dangereuses pour l'économie humaine étant assurément les fourmis de feu et les fourmis champignonnistes toutes limitées au continent américain. En raison des dégâts qu'elles occasionnent à l'environnement, aux récoltes et même à la santé humaine, ces fourmis méritent largement le terme de "pest-ants". Parmi ces pest-ants l'attention s'est portée depuis quelques années sur plusieurs espèces présentant un ensemble de caractères communs et généralement appelées "fourmis vagabondes" ("tramp species") que l'on ne doit pas confondre avec les fourmis "nomades"(army ants ou legionary ants). Selon HÖLLDOBLER et WILSON (1990) les "tramp species" sont des espèces polygynes, unicoloniales, se reproduisant par bouturage, largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme. Nous nous proposons dans cette revue d'affiner cette définition à la lumière des travaux récents concernant essentiellement trois espèces: la fourmi du Pharaon *Monomorium pharaonis*, la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* et la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata.* D'autres espèces moins connues nous aiderons plus ponctuellement à mieux cerner les stratégies retenues par ces fourmis.

1. Environnement humain. *Iridomyrmex humilis*: depuis sa description des environs de Buenos-Aires en 1868, cette Dolichoderine s'est répandu dans le monde entier touchant tous les continents: sud des USA vers 1891, l'Afrique du Sud en 1908, l'Europe vers 1904-1905, l'Australie en 1939 sans épargner des îles comme Madère ou Hawaï. A chaque fois le commerce humain est en cause; en France elle a été vraisemblablement introduite avec des plantes tropicales (orchidées et fougères) importées d'Amérique du Sud vers les serres de la Côte d'Azur; en Afrique du Sud on soupçonne le commerce du fourrage avec l'Argentine pendant la guerre des Boers d'être à l'origine de l'invasion. En Polynésie elle a suivi les mouvements des troupes pendant la deuxième guerre mondiale. Partout où elle est installée cette fourmi est toujours très proche des habitations. Par exemple en France dans le Languedoc-Roussillon elle se trouve dans les stations balnéaires du littoral (Port-Leucate, La Grande-Motte) mais manque totalement sur les plages qui séparent ces stations. Elle affectionne les endroits modifiés ou perturbés par les activités humaines: plantations, espaces verts, dépôts d'ordures, gravats, habitations.

Monomorium pharaonis: cette espèce cosmopolite se rencontre dans toutes les zones tropicales. Elle a colonisé les régions tempérées du monde entier, vivant alors presque toujours à l'intérieur des maisons. En Europe, par exemple, on la rencontre surtout dans les pays septentrionaux (Grande-Bretagne, Danemark, Belgique, Suisse, Allemagne, Tchécoslovaquie etc) ou dans un pays méridional mais dont l'altitude est supérieure à 1000 m (Principauté d'Andorre). Curieusement elle semble plus rare en Europe méridionale puisque en 1976 elle n'était pas formellement connue de Grèce et d'Espagne. Peut-être craint-elle les demi-saisons où l'on coupe traditionnellement assez tôt le chauffage des locaux alors que la saison de chauffe est plus étendue dans le nord de l'Europe et dans les pays à climat rude comme l'Andorre. Elle vit en effet exclusivement dans les habitations les mieux chauffées: hôpitaux, maisons d'enfants, maisons de retraite etc. Comme la fourmi d'Argentine il ne fait pas de doute qu'elle est véhiculée par le commerce humain: nous l'avons trouvée à Toulouse dans la caisse d'emballage d'un microscope électronique en provenance du Japon.

Les données concernant les autres "fourmis vagabondes" (*Monomorium floricola, M. destructor, Wasmannia auropunctata, Cardiocondyla wroughtonii, C. emeryi, C. nuda, Paratrechina longicornis, P. bourbonica, Anoplolepis longipes, Tapinoma melanocephalum, Pheidole megacephala, Lasius neglectus*) font toujours état de leur propension à s'établir dans les habitations, les jardins et les cultures.

2. Migrations. L'attirance des "fourmis vagabondes" pour les milieux instables et perturbés liés à l'environnement humain explique leur très grande facilité à déménager. A la moindre perturbation (choc, vibration, manipulation du nid, éclairage, etc.) on peut voir les ouvrières de *I. humilis,* par exemple, s'emparer des larves et tenter de fuir. Dans un site naturel, les sociétés de la fourmi d'Argentine se déplacent au gré des variations climatologiques et/ou des modifications apportées par l'Homme. A l'entrée de l'hiver les diverses sociétés fusionnent pour former de grosses concentrations qui recherchent une exposition sud aux pieds des murs, racines d'arbres et bordures de trottoir. Au printemps les sociétés se divisent et choisissent des lieux plus ombragés et plus humides. Les sociétés de printemps et d'été sont extrêmement mobiles et réagissent immédiatement à une perturbation physique (enlèvement d'ordures, travail de jardinage du sol, etc.), à des variations climatiques (baisse ou augmentation trop importante de l'humidité) ou à des modifications trophiques (épuisement ou découverte d'une source alimentaire).

Les autres "tramp species" nichent souvent dans des milieux à durée de vie limitée, parfois insolites: *Wasmannia auropunctata* dans les feuilles de la litière, *Cardiocondyla wroughtonii* dans les figues, *Tapinoma melanocephalum* dans les tiges des plantes, les touffes d'herbe sèche, *Paratrechina longicornis* dans les boîtes de bières écrasées.

3. Unicolonialité. Selon Wilson les espèces unicoloniales sont caractérisées par l'absence d'un comportement agressif entre les individus appartenant à des unités cohabitant au sein d'un même territoire. C'est cette absence d'agressivité qui est responsable des échanges d'individus entre les diverses calies. Ces sociétés sont dites "ouvertes" au sens de Le Masne par opposition aux sociétés "fermées" telles que se présentent habituellement les espèces multicoloniales.

Ce phénomène est bien connu chez *Iridomyrmex humilis*. Dans un biotope lourdement infesté, il n'est plus possible de différencier des colonies, toutes apparaissant comme faisant partie d'une seule et énorme communauté. Par exemple le site de Port-Leucate constitue une immense société longue d'environ 700 mètres et large de 300. Il est même tout à fait possible de mélanger des individus provenant de sites éloignés de plusieurs centaines de kilomètres. Ceci ne veut pas dire qu'il y a absence de reconnaissance coloniale. Les comportements exploratoires des ouvrières sont plus marqués lorsque les ouvrières confrontées appartiennent à des sociétés très éloignées. L'absence d'agressivité concerne également les reines fécondées. Par contre les mâles sont agressés et tués lorsqu'ils sont introduits dans une société non orpheline alors qu'ils sont parfaitement acceptés par une société dépourvue de reines ce qui indique que l'ouverture des sociétés unicoloniales présente des limites.

Le caractère unicolonial a été vérifié chez *M. pharaonis, W. auropunctata, P. longicornis* ou encore *T. melanocephalum* .

4. Agressivité interspécifique. L'absence d'agressivité intraspécifique semble aller de pair avec une agressivité interspécifique très forte. Les "tramp species" étant le plus souvent importées, elles se heurtent aux espèces indigènes qu'elles doivent repousser. Cela se vérifie chez *Pheidole megacephala*, mais l'exemple le mieux connu est sans doute celui de la fourmi d'Argentine. En France, sur le littoral Languedoc-Roussillon, la fourmi d'Argentine a éliminé toutes les espèces locales et en particulier des *Tetramorium* et *Tapinoma erraticum* qui sont dominants dans ce milieu. Seules quelques rares sociétés de *Plagiolepis pygmaea* et de *Diplorhoptrum fugax* subsistent. En Californie, la fourmi d'Argentine se montre plus agressive envers les espèces épigées qu'hypogées; des espèces extrêmement discrètes comme *Stenamma diecki* qui fourragent dans le sol et dans la litière résistent bien. Parmi les épigées, celles qui fourragent à des heures différentes peuvent espérer survivre.

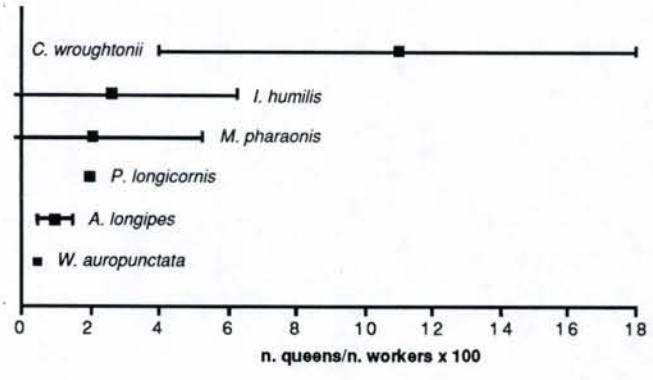


Figure 1. *Nombre moyen de reines pour 100 ouvrières pour quelques espèces de "fourmis vagabondes". Lorsqu'elles sont disponibles ou visibles, les valeurs extrêmes sont représentées par une ligne. Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993)*

Average number of queens per 100 workers for several "tramp species". When available or visible, the extreme values are represented by a bar. Data are from personal observations and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993)

La compétition interspécifique très vive peut parfois opposer deux espèces vagabondes. Cette situation a été très bien étudiée aux Bermudes. A son arrivée sur l'île vers 1953, *I. humilis* s'est heurtée à *P. megacephala*. La lutte a semblé tour à tour

favorable aux deux espèces mais les dernières observations amènent à penser que l'on s'achemine plutôt vers une situation d'équilibre.

Wasmannia auropunctata présente elle aussi un agressivité remarquable. Plusieurs travaux suivent sa progression dans les îles Galapagos et son action néfaste sur la myrmécofaune locale.

5. Polygynie. Il s'agit d'une polygynie véritable, les reines ne marquant aucune hostilité les unes envers les autres qui pourraît traduire un phénomène de dominance. Le nombre de reines est considérable bien que difficilement quantifiable du fait de l'absence de frontières entre les sociétés. Dans la figure 1 nous avons converti les données disponibles en nombre de reines pour 100 ouvrières. Ce rapport est évidemment très variable allant de 0,1 à 11 mais il dépasse assez souvent l'unité. La plus grande proportion de femelles semble se rencontrer chez *C. wroughtonii* qui forme des sociétés contenant jusqu'à 18 reines pour quelques dizaines d'ouvrières. Chez des espèces comme *I. humilis* où le nombre des ouvrières est souvent énorme on parvient à un nombre de reines lui même démesuré. C'est ainsi qu'on a estimé à 1.307.222 reines et à 2 milliards d'ouvrières le nombre d'individus tués en un an dans un verger de 10 hectares en Californie (6,3 reines pour 100 ouvrières). Chez *M. pharaonis* un piégeage répété dans une pièce d'habitation pendant un an a permis de récupérer 1.360.000 ouvrières et 1.809 reines

ESSAIMAGE ET BOUTURAGE

	Les gynes sont ailées	Les gynes participent à un vol nuptial	Accouplement intranidal	Bouturage
I. humilis	oui	non	vérifié	vérifié
M. pharaonis	oui	non	vérifié	vérifié
W. auropunctata	oui	non	vérifié	vraisemblable
P. longicornis	oui	non	vérifié	vraisemblable
P. bourbonica	oui	oui	?	?
C. wroughtonii	oui	oui et non	vérifié	vérifié
A. longipes	oui	non	vraisemblable	vraisemblable
T. melanocephalum	oui	?	vraisemblable	vérifié
P. megacephala	oui	oui	?	vérifié
L. neglectus	oui	non	vérifié	vraisemblable
M. floricola	non	non	vérifié	vraisemblable

Tableau I. *Essaimage, accouplement intranidal et bouturage chez quelques espèces de "fourmis vagabondes". Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993).*

Nuptial flight, intranidal mating and budding for several "tramp species". Data are from personal studies and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993).

6. Essaimage et bouturage. Il s'agit sans doute là du caractère le plus important puisqu'il est responsable de la dissémination particulière de ces espèces. De nombreuses "fourmis vagabondes" -dont les sexués sont normalement ailés- semblent avoir perdu la faculté d'effectuer un vol nuptial (tableau I); l'accouplement s'effectue à l'intérieur du nid,

la dissémination des sociétés étant due à des bouturages (budding) c'est-à-dire au départ par voie terrestre d'ouvrières et de reines fécondées qui vont établir un nouveau nid à quelques mètres du précédent. Il s'agit là d'une dissémination en tache d'huile qui autorise bien sûr les relations entre les divers nids mais qui ne permet pas la colonisation de territoires lointains. Cette colonisation à longue distance passe obligatoirement par des transports passifs qu'ils soient naturels (les nids de la fourmi d'Argentine sont transportés le long du Mississipi par l'intermédiaire des bois flottés) ou artificiels (commerce humain).

7. Taille et monomorphisme. Les "fourmis vagabondes" sont toujours de très petite taille; les plus petites semblent être *T. melanocephalum* (ouvrières inférieures à 1,5 mm) *W. auropunctata* et *M. floricola* (ouvrières inférieures à 2 mm). Toutes les autres espèces sont inférieures à 3,5 mm (fig. 2). Les reines sont bien sûr plus grandes mais n'atteignent ou ne dépassent que rarement 6 mm chez *L. neglectus* et *P. megacephala*. Toutes les espèces, à l'exception notable de *P. megacephala*, ont des ouvrières monomorphes.

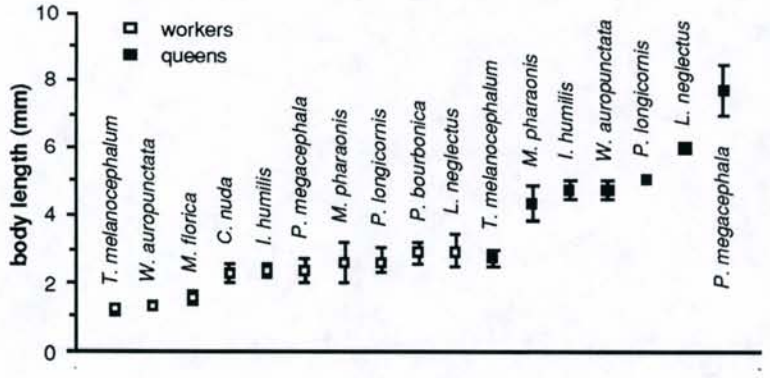


Figure 2. *Longueur moyenne du corps des ouvrières et des reines de quelques espèces de "fourmis vagabondes". Lorsqu'elles sont disponibles ou visibles, les valeurs extrêmes sont représentées par une ligne. Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993)*

Mean body length of workers and queens of some "tramp species". When available or visible the extreme values are represented by a bar. Data are from personal studies and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993)

8. Longévité des reines. On sait que d'une manière générale, les reines des espèces polygynes ont une durée de vie plus courte que celle des reines des espèces monogynes. Dans le cas des "fourmis vagabondes" cette durée de vie peut être extrêmement brève. Le record pourraît appartenir à *T. melanocephalum* dont les reines ne vivent que quelques semaines. Pour 3 autres espèces, la fourmi du Pharaon, la fourmi d'Argentine et la petite fourmi de feu, la durée de vie des reines est inférieure ou à peine supérieure à un an. Les données manquent pour les autres espèces. Cette vie très courte pourraît paraître un inconvéniant mais elle est compensée par une très grande facilité pour les "tramp species" à produire et élever de nouvelles reines. Chez la fourmi du Pharaon, l'obtention de jeunes reines est possible tout le long de l'année. La fourmi d'Argentine se révèle presque aussi plastique. Bien qu'elle soit plus sensible au rythme des saisons, et que dans la nature les sexués soient élevés annuellement au printemps, au laboratoire l'orphelinage de petites unités d'ouvrières avec un peu de couvain fournit presque toujours des jeunes sexués même en dehors de la saison naturelle d'élevage. Concernant *W. auropuncta* et *P. longicornis*, les données montrent que les sexués sont élevés toute l'année dans les

régions chaudes et une dizaine de mois par an sous des climats moins propices. On voit donc que les "tramp species" parviennent assez souvent à s'affranchir du rythme des saisons.

9. Stérilité des ouvrières. La stérilité des ouvrières pourraît peut-être être un caractère commun à plusieurs "fourmis vagabondes". Cela a été vérifié de façon certaine pour *I. humilis, M. pharaonis, W. auropunctata* ou *P. longicornis.*

Les données manquent pour les autres espèces. On peut faire l'hypothèse que les ouvrières de *P. megacephala* sont stériles car les ouvrières du genre sont réputées pour ne pas pondre. Il serait intéressant d'étudier la situation de *L. neglectus* qui appartient à un genre où la ponte ouvrière est largement représentée.

DISCUSSION

Des neuf caractères passés en revue, le plus exclusif pourraît être la forte relation nouée par les "tramp species" avec l'espèce humaine que ce soit pour leur transport à longue distance ou leur nidification. De nombreuses autres espèces de fourmis présentent une tendance à l'anthropisation mais seules les "tramp species" sont vraiment des espèces domestiques suivant l'Homme dans ses déplacements. Cette anthropisation s'accompagne d'une forte adaptation à de fréquents changements de nids générateurs de migrations. La migration n'est bien sûr pas l'apanage des "tramp species". Le nomadisme est bien connu par exemple chez les "army ants", où il est lié à la recherche des proies. Petite taille et monomorphisme (à l'exception de *P. megacephala*) sont des caractères que les "tramp species" partagent largement avec différentes espèces. Il en est de même pour la stérilité des ouvrières puisqu'on sait que cette caste est stérile dans des genres entiers comme *Tetramorium, Pheidole* ou *Solenopsis* .

Trois autres caractères qui nous semblent bien établis pour les "fourmis vagabondes" (unicolonialité, polygynie et reproduction des sociétés par bouturage) se retouvent à des degrés divers chez d'autres espèces et en particulier chez les fourmis qualifiées de polydomiques dont la super-colonie est éclatée en plusieurs nids occupant parfois de grands territoires.

-) L'unicolonialité et sa conséquence l'échange d'individus et de couvain, a été vérifiée chez plusieurs espèces qui forment des sociétés polycaliques comme *Tapinoma sessile* ou des super-colonies comme divers *Formica, L. sakagamii* et *Pseudomyrmex venefica*. Toutefois l'absence d'agression chez ces espèces polycaliques est limitée aux représentants de la super-colonie alors que chez les "tramp species" (au moins pour *I. humilis*) la tolérance semble déborder nettement les limites d'un seul biotope.

-) Le degré de polygynie est souvent très grand chez les "tramp species" mais il n'est pas obligatoirement plus fort que chez les espèces polydomiques: il peut y avoir plus de 200 reines désailées dans un nid de *F. yessensis* et 1.080.000 pour l'ensemble de la super-colonie.

-) La fondation par bouturage est une tendance générale des espèces polydomiques. Elle est facilitée par l'existence d'un accouplement intranidal qui peut coexister avec un vol nuptial comme chez *Tapinoma sessile, F. yessensis* ou *F. lugubris* ou qui peut l'avoir totalement supplanté comme chez *Lasius sakagamii.*

Concernant la physiologie des reines, celle des "tramp species" semble présenter une caractéristique qui est leur faible longévité. Cette particularité pourrait être sans équivalent chez les fourmis polydomiques mais elle doit être confirmée par l'étude d'un plus grand nombre d'espèces. Il en est de même pour la grande facilité d'élevage de nouvelles reines chez les "tramp species". Chez les espèces polydomiques comme chez la plupart des autres fourmis, l'élevage est saisonnier et obéit à des règles strictes concernant les facteurs climatiques et sociaux.

Ainsi les "tramp species" sont très proches des fourmis polydomiques dont elles partagent les stratégies mais en réalisant toujours totalement ce qui n'est qu'une tendance

chez ces dernières (unicolonialité, dissémination par bouturage et très importante réduction du vol nuptial). A ces caractéristiques des espèces polydomiques, les "tramp species" ajoutent leurs relations privilégiées avec l'environnement humain ce qui leur assure un très grand succès écologique.

En conclusion on peut proposer la définition suivante: les "fourmis vagabondes" sont des espèces de petite taille, à ouvrières stériles, largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme; elles sont polygynes, unicoloniales et présentent une absence ou une réduction du vol nuptial conduisant à une reproduction par bouturage.

REFERENCES

La liste des travaux consultés dépassant le cadre de cet exposé, le lecteur est invité à consulter les articles suivants qui en font une relation complète:

HÖLLDOBLER, B. & E.O. WILSON, 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.

PASSERA, L., 1993. Characteristics of "tramp species". In: *Exotic Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species* (D.F. Williams ed.) Westview Press, Boulder, (in press).

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 47-54 (1993)

LE ROLE DES REINES DANS L'AGRESSION DU COUVAIN SEXUE PAR LES OUVRIERES DE LA FOURMI D'ARGENTINE *IRIDOMYRMEX HUMILIS*

Didier BACH, Luc PASSERA & Serge ARON

Centre de Recherche en Biologie du Comportement, (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex (France)

Résumé : Le rôle possible des reines dans l'agression du couvain sexué par les ouvrières chez la fourmi d'Argentine a été étudié à l'aide d'unités standardisées obtenues à partir de colonies prélevées sur le terrain. On a montré que dans les unités pourvues de reines, le couvain sexué femelle est éliminé par les ouvrières, alors qu'il est élevé dans les unités orphelines. Cette discrimination ne s'exerce qu'à l'encontre des formes femelles, les larves et nymphes mâles étant épargnées. Nos expériences suggèrent que les ouvrières nourrices sont capables de distinguer le sexe, la caste et l'âge des larves. L'élimination des formes royales concerne principalement les larves de reines au moment de leur différenciation et celles de taille moyenne; elle ne se produit qu'en présence de reines fécondées. Cet effet royal peut être partiellement reproduit en employant des cadavres frais de femelles fécondées, mais il est totalement supprimé si ces cadavres sont lavés dans du pentane. Ces derniers résultats renforcent l'hypothèse de l'existence d'une phéromone royale déterminant le comportement agressif des ouvrières. Cette phéromone semble en partie volatile puisque des reines fécondées vivantes peuvent exercer leur influence à courte distance.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, contrôle royal, phéromone royale, reconnaissance du couvain*

Abstract : The role of queens in the aggression of sexual brood by workers of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*.

The possible role of queens in the aggression of sexual brood by Argentine ants' workers is investigated, using standard units originating from colonies collected in the field. In queenright units, female sexual brood is eliminated by workers; by contrast, this brood is reared in queenless units. Our experiments suggest that nurse workers are able to distinguish sex, caste and age of the larvae, as brood elimination only concerns queens larvae; males larvae and pupae are reared whatever the experimental situation.The elimination of queen brood mainly concerns queen larvae at the time of differentiation and middle sized larvae, and only occurs in the presence of mated queens. This effect can be partly reproduce using corpses of inseminated females, but these corpses washed in pentane are inefficient. Our results support the existence of a queen pheromone inducing the workers' aggressive behavior. The pheromone seems partly volatile as living queens exert their influence at a short distance.

Key words : *Argentine ant, queen control, queen pheromone, brood recognition.*

INTRODUCTION

Le rôle inhibiteur des reines dans le déterminisme des castes chez les fourmis est bien établi (FLETCHER et ROSS, 1985; BUSCHINGER, 1990). Plusieurs travaux ont montré que les femelles reproductrices contrôlent la différenciation des formes sexuées en amenant les ouvrières nourrices à choisir un programme alimentaire adéquat. C'est le cas par exemple de *Plagiolepis pygmaea* où les ouvrières ajustent la ration alimentaire selon qu'elles élèvent des reines ou des ouvrières (PASSERA, 1980). Dans d'autres situations, en particulier lorsque la différenciation est entamée, les ouvrières peuvent encore intervenir en mordant les larves royales comme chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973a,1973b,1975a; BRIAN et coll., 1981) ou en les éliminant comme chez *Monomorium pharaonis* (EDWARDS, 1991) et chez *Iridomyrmex humilis* (VARGO et PASSERA, 1991). Chez cette dernière espèce, l'élimination des larves royales semble systématique lors de l'introduction de reines fécondées dans un élevage orphelin. VARGO et PASSERA n'ont cependant pas étudié ce phénomène en fonction de la nature exacte des larves concernées (stade, âge, etc.). Nous nous proposons, dans le présent travail, d'étudier ce dernier aspect.

La fourmi d'Argentine est une dolichoderine originaire d'Amérique du Sud; très polygyne et polycalique, elle a envahi depuis le début du siècle plusieurs biotopes à climat méditerranéen. En France, cette espèce introduite accidentellement par l'homme avant la première guerre mondiale (MARCHAL, 1917) a maintenant colonisé la majeure partie de la côte méditerranéene.

L'élevage des sexués est annuel. Dans la nature, les sexués femelles ailés apparaissent au printemps, pendant une courte période qui suit l'exécution de 90% des reines fécondées par les ouvrières (MARKIN, 1970; KELLER et coll., 1989). Ce fait suggère l'existence d'une phéromone royale inhibitrice contrôlant le déterminisme de la caste; la baisse soudaine du taux de phéromone lors de l'exécution des reines résidentes permettrait alors l'apparition de nouveaux sexués femelles ailés. Les travaux de VARGO et PASSERA (1991) et la présente étude renforcent cette hypothèse.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis ayant servi à cette étude ont été récoltées à Port-Leucate (sud-ouest de la côte méditerranéenne française). Elles sont élevées au laboratoire dans les conditions décrites par PASSERA et coll., (1988). Des élevages stocks possédant de nombreuses ouvrières et du couvain de tous âges sont régulièrement privés de leurs reines fécondées. Dans ces conditions ces élevages élèvent de grandes quantités de sexués mâles et femelles que nous utilisons pour notre expérimentation (VARGO et PASSERA, 1992). D'autre part des unités expérimentales sont mises en place sous la forme de nids standardisés comprenant 1 cm^3 d'ouvrières (soit 600 à 700 individus). Ces ouvrières sont soit laissées orphelines, soit accompagnées selon le cas de:

(a) 2 reines fécondées âgées de plusieurs mois et prélevées dans les nids stocks.

(b) 2 reines vierges ailées; elles ont été isolées avec quelques ouvrières depuis le stade nymphal afin de préserver leur virginité.

(c) 2 reines fécondées tuées par congélation (20 minutes au congélateur).

(d) 2 reines fécondées mortes par congélation et lavées 10 minutes dans 2 ml de pentane.

(e) 2 reines fécondées vivantes et emprisonnées dans un petit tube en compagnie de quelques ouvrières nourrices. Le tube ouvert à une extrémité est muni d'une double grille empêchant tout contact direct entre les reines et les ouvrières du nid mais autorisant la circulation d'odeurs.

Le test éthologique employé consiste à introduire dans ces petits élevages du couvain sexué que nous recensons au jour 1, au jour 2 et au jour 7. Les différentes catégories de

larves et nymphes élevées dans les nids stocks (ouvrières, mâles et reines) se distinguent facilement en combinant entre eux des critères de longueur et de brillance (PASSERA et coll., 1988). C'est ainsi que l'on peut isoler facilement les larves royales des larves ouvrières. Les premières sont mates sous l'éclairage de la binoculaire alors que les dernières brillent dans les mêmes conditions d'éclairement. Les larves royales utilisées ont été réparties en 3 classes d'âge: petite taille (moins de 2 mm), taille moyenne (de 2 à 2,5 mm), grande taille (longueur supérieure à 3 mm). Les larves mâles pour leur part ont une brillance identique à celle des larves ouvrières. Il n'est donc pas possible de distinguer les jeunes larves mâles. Toutefois, les larves mâles âgées ont une longueur supérieure à celle des plus grandes larves ouvrières (1,8 mm). Nous avons donc utilisé des larves mâles mesurant au minimum 1,9 mm.

RESULTATS

Agression du couvain selon sa nature et selon la présence/absence de reines fécondées.

Afin de tester l'effet de la présence des reines nous avons introduit des lots de 5 larves royales de taille moyenne dans deux groupes d'unités standardisées: l'un comprenant 5 unités orphelines, l'autre 10 unités pourvues de reines fécondées. Dans le premier cas, les larves ont été élevées par les ouvrières; dans le second (avec reines), les larves ont été attaquées et 86% d'entre elles ont été détruites en 7 jours (fig. 1) .

Dans une seconde série d'expériences, nous introduisons conjointement dans des unités pourvues de reines fécondées 5 larves femelles de taille moyenne et 10 larves mâles. Les formes sexuées femelles sont, ici aussi, détruites alors que les larves mâles sont épargnées (fig. 2). De la même manière, les ouvrières nourrices conservent les nymphes mâles. Les ouvrières nourrices traitent différemment les larves royales et les larves mâles ce qui suggère qu'elles sont capables de les identifier.

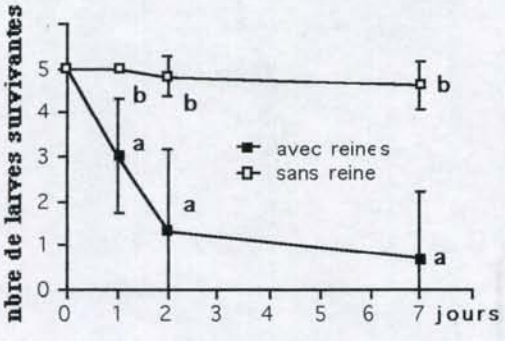


Figure 1. Mortalité des larves royales (X ± SD) dans des unités orphelines (sans reine, n=5) et dans des unités pourvues de reines (avec reines, n=10). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05 test U de Mann-Whitney).

Mortality of queen larvae (X ± SD) in queenless units (sans reine, n=5) and in queenright units (avec reines, n=10). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Mann-Whitney U test).

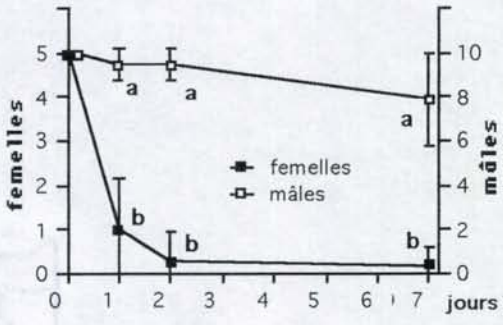


Figure 2. Mortalité des larves de sexués mâles et femelles (X ± SD) dans des unités pourvues de reines (n=10). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05 test U de Mann-Whitney après transformation des données en arcsinus des racines carrées).

Mortality of male and female sexual larvae (X ± SD) in queenright units (n=10). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Mann-Whitney U test, square-root and arcsinus transformation).

Dans une autre série d'expériences, nous avons testé le comportement agressif des ouvrières à l'égard de larves royales à diverses étapes de leur ontogenèse. Cinq catégories ont été étudiées, toutes facilement identifiables par l'expérimentateur: petites larves, larves

moyennes, grandes larves, prénymphes et nymphes. Des lots de 5 individus d'une même catégorie sont introduits dans des unités pourvues de 2 reines fécondées et dans des élevages orphelins (témoin).

Les résultats (fig. 3) indiquent qu'en présence de reines fécondées, l'élimination par les ouvrières concerne principalement les petites larves et celles de taille moyenne; les grandes larves, proches de la nymphose, sont plus rarement attaquées. Les nymphes et prénymphes de reine sont, elles, totalement épargnées.

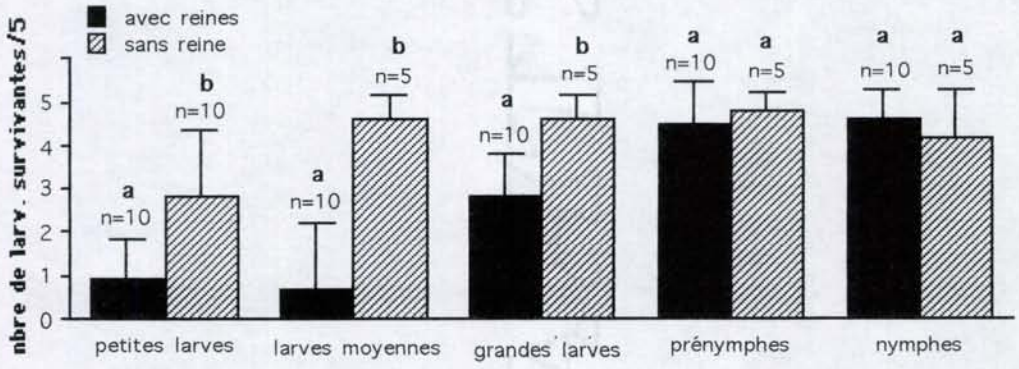


Figure 3. *Mortalité du couvain sexué femelle (X ± SD) 7 jours après son introduction dans des unités orphelines (sans reine) et dans des unités pourvues de reines (avec reines). Les valeurs significativement différentes sont indiquées par des lettres différentes au-dessus des colonnes (P<0,05 test U de Mann-Whitney).*

Mortality of sexual female brood (X ± SD) 7 days after introduction in queenless units (sans reine) and queenright units (avec reines). Significantly different values are indicated by different letters above bars (P<0.05 Mann-Whitney U test).

Agression du couvain en présence de reines vierges.

L'influence des reines vierges a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. Nous avons remplacé les reines fécondées par de jeunes reines vierges ailées, âgées de moins de 5 jours (n = 10) ou par des reines vierges ailées, âgées de 7 à 9 semaines (n = 10). La survie des larves royales de taille moyenne a été comparée à celle obtenue dans des unités témoins orphelines (n = 15). Aucune différence significative quant à la survie des larves n'apparaît entre ces sociétés, toutes les trois élèvent le couvain sexué femelle introduit ($P < 0,05$, test de Kruskall-Wallis suivi d'un test de Tukey). Les reines vierges sont donc incapables d'induire l'élimination des larves royales.

Rôle éventuel d'une phéromone induisant l'agression.

Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé une série d'expériences comparant le nombre de larves royales survivantes dans trois situations différentes: (i) en présence de deux cadavres frais de femelles fécondées, (ii) en présence de deux corps de reines mortes lavées dans du pentane, (iii) en présence de deux reines vivantes (témoin). Dans le cas d'utilisation de reines mortes, les cadavres ont été renouvelés chaque 12 heures et l'expérience a été limitée à 48 heures. Les cadavres frais de reines se révèlent actifs (fig. 4), mais toutefois moins que des reines vivantes (respectivement, 3,25 ± 1,39 et 0 larves royales survivantes; $P < 0,005$, test U de Mann-Whitney). A l'inverse, les reines mortes et lavées au pentane sont totalement inefficaces. Les unités pourvues de cadavres lavés se comportent comme des unités orphelines (fig. 4). Une substance chimique émise par les reines fécondées vivantes semble donc impliquée dans le comportement agressif des ouvrières. Cette substance est susceptible de rester active au moins 12 heures sur des

cadavres.

La phéromone royale semble au moins en partie volatile: comparés à des unités témoins orphelines, des élevages comprenant deux reines fécondées vivantes encagées éliminent les larves royales (fig. 5). Cet effet est cependant moins prononcé que lors de l'utilisation de reines libres, indiquant que le contact direct avec la femelle fécondée renforce son efficacité.

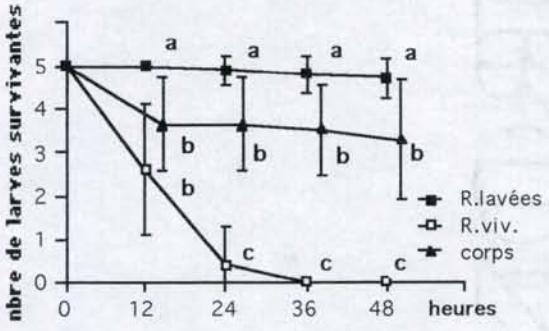


Figure 4. Mortalité de larves royales (X ± SD) en présence de 2 cadavres royaux (corps, n=8), 2 cadavres lavés au pentane (R.lavées, n=10), 2 reines vivantes (R.viv., n=5). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05 test de Kruskall-Wallis, test de Tukey).

Mortality of queen larvae (X ± SD) in the presence of 2 queen corpses (corps, n=8), 2 corpses washed in pentane (R.lavées, n=10), 2 queens queens alive (R.viv., n=5). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Kruskall-Wallis test, Tukey test).

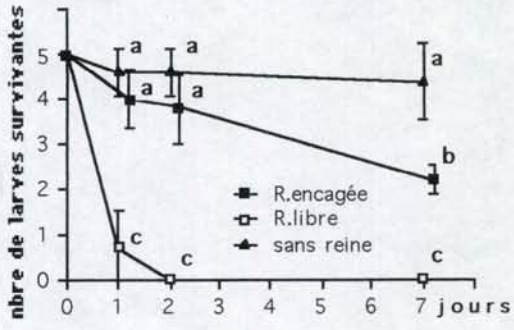


Figure 5. Mortalité de larves royales (X ± SD) en présence de 2 reines vivantes encagées (R.encagées, n=10), 2 reines libres (R.libres, n=5), ou dans des unités orphelines (sans reines, n=5). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P< 0,05 test de Kruskall-Wallis, test de Tukey).

Mortality of queen larvae (X ± SD) in the presence of 2 queens alive in cage (R.encagées, n=10), 2 free queens (R.libres, n=5), or in queenless units (sans reines, n=5). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Kruskall-Wallis test, Tukey test).

DISCUSSION

Le rôle des reines de fourmis dans le développement du couvain royal est connu (BRIAN, 1980; PASSERA, 1984; FLETCHER et ROSS, 1985; BUSCHINGER, 1990). On peut admettre que la reine émet une ou plusieurs phéromones de déclenchement qui déterminent les ouvrières nourrices à alimenter modérément les larves femelles encore bipotentielles. Soumises à un tel régime, les larves s'engagent dans la voie ouvrière. En l'absence de reine, donc de phéromones royales, certaines larves sont suralimentées et s'engagent dans la voie royale (BONAVITA-COUGOURDAN et PASSERA, 1978; PASSERA et SUZZONI, 1991). L'existence de telles phéromones n'a encore été démontrée que pour un nombre réduit d'espèces: *Monomorium pharaonis* (BERNDT, 1977), *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1980), *Solenopsis invicta* (VARGO et FLETCHER, 1986; VARGO, 1988). La fourmi d'Argentine rentre aussi dans cette catégorie (VARGO et PASSERA, 1991).

Un mécanisme un peu différent, impliquant des agressions, se rencontre chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973a,1975b). En réglant l'activité des ouvrières nourrices, la reine s'efforce de raccourcir la période d'alimentation des larves ce qui a pour effet de déclencher la métamorphose en ouvrière. Les larves qui échappent à ce contrôle entrent en diapause hivernale et ont toutes les chances au printemps suivant de se nymphoser en reines. La reine pondeuse peut alors intervenir en urgence en amenant les ouvrières à mordre ces larves ce qui a pour effet de hâter la métamorphose et par conséquent leur

transformation en ouvrières.

Un tel mécanisme apparaît sous une forme encore plus radicale chez *Monomorium pharaonis*. Chez cette espèce vagabonde qui présente de nombreux points communs avec la fourmi d'Argentine (PASSERA, 1993), l'introduction de larves sexuées déclenche immédiatement un comportement agressif de la part des ouvrières (EDWARDS, 1991). En moins de 10 minutes, les larves sexuées sont attaquées, leur cuticule est déchirée et elles sont dévorées par les ouvrières. Les résultats que nous présentons ici sont assez comparables: en présence d'une reine fécondée, les larves royales sont victimes d'une attaque et sont détruites. La rapidité d'intervention des ouvrières est toutefois moins rapide que chez *M. pharaonis* puisque l'élimination demande au moins 24 heures. Elle est beaucoup plus comparable à celle notée par VARGO & FLETCHER (1986) chez *S. invicta*.

Le comportement agressif des ouvrières d'*I. humilis* implique un double processus de reconnaissance: les ouvrières nourrices doivent d'abord percevoir la présence royale, et doivent identifier les larves à détruire. Concernant le premier aspect, nos résultats démontrent l'existence d'une ou de plusieurs phéromones royales qui déclenchent le comportement agressif des ouvrières. Cette phéromone reste active au moins pendant 12 heures sur les cadavres de reines, quoiqu'elle soit moins efficace que celle produite par une reine vivante. Cette baisse d'activité peut être due à une évaporation de la phéromone et/ou à sa dégradation progressive (oxydation par exemple). On ne peut aussi exclure un renforcement par des stimulations tactiles au contact d'une reine vivante. Il est important de noter que cette phéromone possède au moins une partie volatile qui agit à distance à travers les mailles d'une grille. Chez *P. pygmaea* (PASSERA, 1980), *S. invicta* (VARGO, 1988) ou encore chez *M. pharaonis* (EDWARDS, 1991), les phéromones de déclenchement semblent non volatiles, nécessitant un contact direct avec le corps de la reine. Elles n'agissent jamais à distance.

Concernant l'identification du couvain à détruire, nos travaux montrent clairement que les ouvrières différencient les larves mâles qui sont épargnées, des larves royales qui sont attaquées. C'est là un résultat que l'on peut comparer à celui obtenu par BRIAN (1981) chez *M. rubra*: les larves mâles sont traitées différemment par les ouvrières selon que la société est orpheline ou non, indiquant par là qu'elles sont identifiées. Par contre, chez *S. invicta* (VARGO & FLETCHER, 1986) et *M. pharaonis* (EDWARDS, 1991), chez lesquelles il semble très complexe de différencier le sexe des larves, des lots de larves sexuées introduits dans des colonies pourvues de reines sont totalement détruits, indiquant que les ouvrières ne savent pas différencier les deux sexes.

Chez *I. humilis*, il est important de remarquer que la destruction du couvain royal est fonction de son degré de développement. La destruction est très efficace lorsque les larves royales sont petites (moins de 2 mm) ou de taille moyenne (de 2 à 2,5 mm) (respectivement, mortalité au jour 7 = 82% et 86%). Les larves royales bien développées (> à 3mm) sont beaucoup moins attaquées et les prénymphes et nymphes ne le sont presque pas (respectivement, mortalité au jour 7 = 44%, 10% et 8%). C'est là une preuve supplémentaire des capacités de discrimination des ouvrières. En fait, il semble que la capacité de destruction soit d'autant plus forte que la larve est proche du point de divergence reine/ouvrière.

Nous manquons encore de données relatives à la connaissance du signal permettant la discrimination du sexe et de la caste par les ouvrières. Il peut bien sûr être d'origine chimique, chaque larve portant selon son sexe, son phénotype et son âge, une signature particulière. C'est ainsi que chez *Myrmica rubra* les larves du troisième et dernier stade susceptibles d'évoluer en larves royales après la diapause hivernale sont mordues par les ouvrières en présence d'une reine. Ces larves sont manifestement identifiées par les ouvrières par l'intermédiaire d'un signal chimique largement répandu sur la surface de leur corps (BRIAN, 1975b). Chez de nombreuses epèces dont *Camponotus vagus* (BONAVITA-COUGOURDAN et coll., 1988), les ouvrières sont susceptibles de différencier les larves de leur société et les larves issues de sociétés étrangères; le spectre de leurs hydrocarbures cuticulaires présentant des patterns qui leurs sont propres. Mieux encore, la signature chimique est différente à l'intérieur d'une même société entre larves jeunes et

larves âgées (BONAVITA-COUGOURDAN et coll., 1990). Selon EDWARDS (1991) un signal physique pourrait également être mis en cause. Un examen des larves ouvrières et royales au microscope à balayage, chez *M. pharaonis*, révèle de grandes différences de pilosité entre les deux types de larves. Cette pilosité aiderait les ouvrières à distinguer les deux phénotypes. Enfin on ne peut exclure un signal comportemental: le fait que les prénymphes et les nymphes royales sont épargnées chez *I. humilis* alors que ces formes n'ont plus de contact nourricier avec les ouvrières, pourraît impliquer que des comportements spécifiques associés aux mouvements des pièces buccales jouent un rôle dans la reconnaissance des larves.

REFERENCES

BERNDT, K.P., 1977. Physiology of reproduction in the pharaoh's ant (*Monomorium pharaonis*). 1. Pheromone mediated cyclic production of sexuals. *Wiadomos Parazytologiczne 23*: 163-166.

BONAVITA-COUGOURDAN, A., J.L. CLEMENT & C.L LANGE, 1988. Reconnaissance des larves chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. Phénotypes larvaires des spectres d'hydrocarbures cuticulaires. *C. R. Acad. Sc., Paris 306*: 299-305.

BONAVITA-COUGOURDAN, A., J.L. CLEMENT & A. POVEDA, 1990. Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de reconnaissance chez les fourmis. Le code d'information complexe de *Camponotus vagus*. *Actes Coll. Insectes Sociaux 6*: 273-280.

BONAVITA-COUGOURDAN, A. & L. PASSERA, 1978. Etude comparative au moyen d'or radioactif des régimes alimentaires des larves d'ouvières et des larves de reine chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Ins. Soc. 25* : 275-287.

BRIAN, M.V., 1973a. Caste control through worker attack in the ant *Myrmica*. *Ins. Soc. 20*: 87-102.

BRIAN, M.V., 1973b. Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav. 21*: 691-698.

BRIAN, M.V., 1975a. Caste determination through a queen influence on diapause in larvae of the ant *Myrmica rubra*. *Ent. Exp. Appl. 18*: 429-442.

BRIAN, M.V., 1975b. Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav. 23*: 745-756.

BRIAN, M.V., 1980. Social control over sex and caste in bees, wasps and ants. *Biol. Rev. 55*: 379-415.

BRIAN, M.V., 1981. Treatment of male larvae in ants of the genus *Myrmica*. *Ins. Soc. 28*: 161-166.

BRIAN, M.V., R.M. JONES & J.C. WARDLAW, 1981. Quantitative aspects of queen control over reproduction in the ant *Myrmica*. *Ins. Soc. 28*: 191-207.

BUSCHINGER, A., 1990. Regulation of worker and queen formation in ants with special reference to reproduction and colony development. In: *Social insects, an evolutionary approach to caste and reproduction* (W. Engels ed.), Springer-Verlag, Berlin pp. 37-57.

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.

FLETCHER, D.J.C. & K.G. ROSS, 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol. 30*: 319-343.

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

MARCHAL, P., 1917. La fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis* Mayr). *Bull. Soc. Et. Vulg. Zool. Agric., Bordeaux 16*: 23-26.

MARKIN, G.P., 1970. The seasonal life of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae) in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am. 63*: 1238-1242.

PASSERA, L., 1980. La fonction inhibitrice des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr.: Rôle des phéromones. *Ins. Soc. 27*: 212-225.

PASSERA, L., 1984. L'organisation sociale des fourmis. Privat, Toulouse 360 pp.

PASSERA, L., 1993. Characteristics of tramp species. In: *Exotic ants: biology, impact and control of introduced species.* (D.F. Williams ed.), Westview Press, Boulder (in press).

PASSERA, L. & J.P. SUZZONI, 1991. Role of morphogenetic hormones in caste polymorphism in ants. In: *Morphogenetic Hormones in Arthropods*. (A.P. Gupta ed.), Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey *3*: 400-430.

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

VARGO, E.L., 1988. A bioassay for a primer pheromone of queen fire ants (*Solenopsis invicta*) wich inhibits the production of sexuals. *Ins. Soc. 35*: 382-392.

VARGO, E.L. & D.J.C. FLETCHER, 1986. Evidence of pheromonal queen control over the production of male and female sexuals in the fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Comp. Physiol. A. 159*: 741-749.

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.

VARGO, E.L. & L. PASSERA, 1992. Gyne development in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*: role of overwintering and queen control. *Physiol. Entomol. 17*: 193-201.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 55-62 (1993)

SEX-RATIO PRIMAIRE ET SEX-RATIO OPERATIONNELLE CHEZ LA FOURMI D'ARGENTINE

Serge ARON & Luc PASSERA

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664)
Université Paul-Sabatier, F - 31062 Toulouse Cedex (France)

Résumé: L'analyse de l'évolution de la sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes à la ponte) et de la sex-ratio opérationnelle (rapport nymphes mâles:nymphes femelles) en fonction du cycle biologique annuel chez *I. humilis* indique que les reines pondent de manière différentielle au cours du temps. Alors que la sex-ratio primaire est proche de 1:1 à la sortie d'hibernation, elle chute rapidement pour atteindre 1:2 à 1:3 au printemps et en été. Des résultats obtenus en laboratoire confirment l'influence déterminante exercée par la température sur la sex-ratio primaire. Cette dernière semble par contre ne pas dépendre de l'âge des reines (jeunes et fraîchement fécondées, ou âgées de plusieurs mois). La sex-ratio opérationnelle présente une évolution similaire à la sex-ratio primaire quoiqu'elle soit sensiblement décalée dans le temps. La période d'élevage des nymphes mâles couvre largement celle des nymphes royales, et des nymphes mâles sont présentes en dehors de la période de reproduction. Cependant, alors que des oeufs haploïdes sont pondus pendant toute l'année (nous ne possèdons aucune information relative à la sex-ratio primaire en automne), les nymphes mâles disparaissent en été. Ceci traduit clairement un contrôle de la sex-ratio opérationnelle par les ouvrières. Nous pouvons nous attendre à ce que la sex-ratio à l'état adulte chez *I. humilis* soit le produit d'un double contrôle établi à la ponte et à l'état larvaire, respectivement en fonction des saisons et de la composition des sociétés.

Mots-clés: *Iridomyrmex, fourmi d'Argentine, sex-ratio.*

Abstract: Primary and operational sex-ratios in the Argentine ant

Analysis of the evolution of both primary sex-ratio (ratio haploïd eggs:diploïd eggs laid by queens) and operational sex-ratio (ratio male pupae:female pupae) show that the production of both sexes varies according to the annual biological cycle in the Argentine ant. Whereas the primary sex-ratio is close to 1:1 at the end of winter, it rapidly decreases to 1:2 or 1:3 in spring and summer. Laboratory experiments confirm that temperature greatly influences the primary sex-ratio. The latter seems however independant of the queens'age (young, recently fertilized queens, or queens aged several months). The operational sex-ratio varies during the year similarly as the primary ratio, but is delayed in time. Male pupae are produced during a longer period than queen pupae, and they are present even after the mating period. Nevertheless, whereas haploïd eggs are laid all along the year (no information about sex-ratio in autumn are yet available), field experiments indicate that male pupae are completely lacking in summer. This clearly shows that the operational sex-ratio is under control of workers. It leads us to hypothesize that the control of sex-ratio in the Argentine ant is exerted both during egg-laying and larval growth, respectively according to the seasons and the social structure of the colonies.

Key words: *Iridomyrmex, Argentine ant, sex-ratio.*

INTRODUCTION

L'haplodiploïdie constitue un facteur fondamental ayant favorisé l'évolution du comportement social chez les hyménoptères (HAMILTON, 1964; 1967; WILSON, 1975; TRIVERS et HARE, 1976; mais voir également ALEXANDER et SHERMAN, 1977; Anderson, 1984). Un tel mécanisme de détermination sexuelle, par lequel les femelles sont diploïdes et issues d'oeufs fertilisés, et les mâles sont haploïdes et issus d'oeufs non fécondés (par parthénogenèse arrhénotoque), entraîne des asymétries quant aux parentés génétiques entre les membres de la colonie. Conformément à la théorie de la sélection de parentèle *(kin selection)*, de telles asymétries auraient conduit les ouvrières à favoriser la descendance de leurs parents aux dépens de leur propre descendance afin de maximiser leur succès reproductif *(inclusive fitness)*. Paradoxalement, de telles asymétries et la recherche d'un meilleur succès reproductif génèrent également des conflits d'intérêt entre reines et ouvrières d'une même société quant à l'origine et à la sex-ratio de la descendance sexuée (TRIVERS et HARE, 1976; PAMILO, 1991). Ces conflits s'expriment en termes de production et d'investissement à accorder à chacun des deux sexes mâles et femelles, et se manifestent lors de deux épisodes particuliers du cycle: celui qui conduit à l'élevage des individus reproducteurs jusqu'à une sex-ratio avantageuse, et celui qui conduit à élever au sein du sexe femelle tel ou tel des deux phénotypes reines et ouvrières. Afin de maximiser leur succès reproductif, les reines tendraient à monopoliser la production des deux sexes, et à en favoriser une proportion identique. Les ouvrières, pour leur part, peuvent maximiser leur succès reproductif soit en assurant la production du couvain mâle (par remplacement du couvain mâle issu des reines par leur propre ponte), soit en biaisant le rapport des sexes produit par les reines vers le sexe femelle, en éliminant les mâles à diverses étapes de leur ontogenèse. Chez certaines espèces de fourmis, les ouvrières ne pondent cependant pas d'oeufs reproducteurs. Elles ne peuvent donc influencer la sex-ratio que par le strict contrôle du couvain produit par les reines. Ce contrôle est possible dans la mesure où les ouvrières soignent et nourrissent le couvain, ce qui leur permet d'influencer non-seulement le rapport des sexes males:femelles par destruction de l'un ou l'autre sexe, mais également le rapport des castes reines:ouvrières au sein de la descendance diploïde. La part des ouvrières dans le contrôle de la croissance de la colonie, et donc dans l'établissement d'une sex-ratio déterminée, est évaluée avec d'autant plus de précision que l'on peut estimer la proportion de chacun des deux sexes produits par la (ou les) reine(s). En d'autres termes, quoique les ouvrières aient la possibilité de favoriser la proportion d'un sexe par rapport à l'autre, leur "marge de manoeuvre" reste directement dépendante du couvain initialement pondu par les reines. De manière surprenante, en dépit de son importance théorique et de ses conséquences sur le plan biologique, la proportion d'oeufs haploïdes (mâles) et d'oeufs diploïdes (femelles) produits par les reines n'a à ce jour jamais été étudiée d'un point de vue expérimental chez les insectes sociaux.

Le travail proposé s'inscrit dans une étude globale consacrée aux stratégies de la reproduction chez la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (KELLER, 1988; PASSERA et coll., 1988a, b; VARGO et PASSERA, 1991, 1992; KELLER et PASSERA, 1992; PASSERA et KELLER, 1992; BACH et coll., ce volume). Il a pour objectif de clarifier certains des mécanismes biologiques et comportementaux impliqués dans l'établissement de la sex-ratio chez cette espèce, ceci par une analyse de l'évolution de la sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes à la ponte) et de la sex-ratio opérationnelle (rapport nymphes mâles:nymphes femelles) en fonction du cycle biologique annuel. La fourmi d'Argentine semble être un matériel intéressant pour une telle étude. Cette espèce constitue des sociétés unicoloniales extrêmement populeuses de plusieurs millions d'individus, polygynes, et polycaliques. L'accouplement est intranidal; seuls les mâles essaiment, assurant la fertilisation des femelles dans des nids adjacents (MARKIN, 1970; PASSERA et KELLER, 1990). De telles caractéristiques biologiques conduisent à un coefficient de parenté entre reines et ouvrières d'un même nid proche de zéro (KAUFMANN et coll., 1992). Les ouvrières ne produisent pas d'oeufs

reproducteurs, les oeufs haploïdes sont donc exclusivement pondus par les reines. Par ailleurs, KELLER et coll. (1989b) ont montré l'existence d'un "régicide" au cours duquel plus de 90% des reines sont éliminées au début de la période de reproduction (mai-juin), et remplacées par de jeunes femelles. Les reines d' *I. humilis* ont donc une durée de vie relativement brève, de l'ordre de 1 an. Il est dès lors aisé de suivre l'évolution de la sex-ratio primaire en fonction de l'âge des reines chez cette espèce.

MATERIEL ET METHODES

Sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes à la ponte)

Trois à cinq colonies de ponte, chacune constituée de 25 reines et 600 ouvrières, sont réalisées à partir d'individus fraîchement prélevés en nature (Port-Leucate, France) à différentes périodes de l'année. Nous sommes assurés que toutes les reines récoltées dans nos échantillons sont fécondées: les reines vierges sont généralement tuées ou gardent leurs ailes tant qu'elles ne sont pas fécondées (KELLER et PASSERA, 1992) . Les colonies de ponte sont nourries *ad libitum* d'une solution de saccharose (0,5 M), ainsi que d'un complexe alimentaire (KELLER et coll., 1989a) et de grillons tous les deux jours. La méthode utilisée repose sur la technique de *squash* d'oeufs (GABE, 1968; VAN DIJKEN, 1991). Des oeufs d'âge déterminé (environ 96 heures à 25°C) sont isolés dans une goutte de solution d'orcéine acéto-lactique (L.A.O. 2%) assurant la coloration des chromosomes. Les préparations sont alors écrasées sous forte pression afin d'obtenir une monocouche cellulaire. Après 24 heures, elles sont observées à fort grossissement en microscopie optique à immersion d'huile, et les chromosomes sont comptés afin d'établir le rapport des oeufs haploïdes et diploïdes à la ponte (n=8 chez les mâles, 2n=16 chez les femelles - CROZIER, 1968). Dans tous les cas, la détermination du sexe d'un oeuf repose sur l'observation de plusieurs noyaux d'une même préparation.

Afin de cerner l'influence de la température sur la sex-ratio primaire, des colonies de ponte (25 reines matures et 600 ouvrières) sont constituées à partir d'un stock contenant un pool de 150 reines élevées en laboratoire depuis plusieurs mois. La proportion d'oeufs haploïdes et diploïdes pondus par les reines est observée après que les colonies aient été successivement maintenues plus de 3 semaines à 25 ± 2°C, 18 ± 2°C, 12 ± 2 °C, et retour à 25 ± 2°C.

Sex-ratio opérationnelle (rapport mâles:femelles à l'état nymphal)

Simultanément à notre analyse relative à la sex-ratio primaire, nous avons tenté de suivre l'évolution de la sex-ratio opérationnelle au cours du cycle annuel de l'espèce. Pour chaque période étudiée, 10 échantillons de couvain et d'ouvrières sont récoltés au hasard à partir d'une vingtaine de nids répartis sur une aire de plusieurs hectares, et appartenant à une même population. De chaque échantillon, nous avons isolé 10 sous-échantillons d'environ 100 nymphes afin de mesurer la proportion d'entre-elles appartenant aux castes ouvrières, mâles et femelles. Néanmoins, en période de faible production nymphale, la proportion de chaque caste fut calculée sur l'ensemble de l'échantillon récolté.

RESULTATS

Sex-ratio primaire

Les résultats présentés à la figure 1.a montrent l'existence d'une modification de la sex-ratio primaire en fonction de la saison. Alors que les reines semblent pondre une proportion identique d'oeufs de chaque sexe à la sortie de l'hiver (47% mâles, 53% femelles), le nombre d'oeufs haploïdes produit décroît au cours du temps, et la sex-ratio au printemps atteint un rapport proche de 1:2 (haploïdes:diploïdes). Elle semble alors se

stabiliser en faveur du sexe femelle (la proportion d'oeufs haploïdes oscillant autour de 30%) pour ne présenter que de très légères modifications au printemps et en été, lorsque les reines sont en pleine saison de ponte. Nous ne possédons encore aucune information quant à l'évolution de la sex-ratio en automne et à l'entrée en hibernation (octobre - novembre).

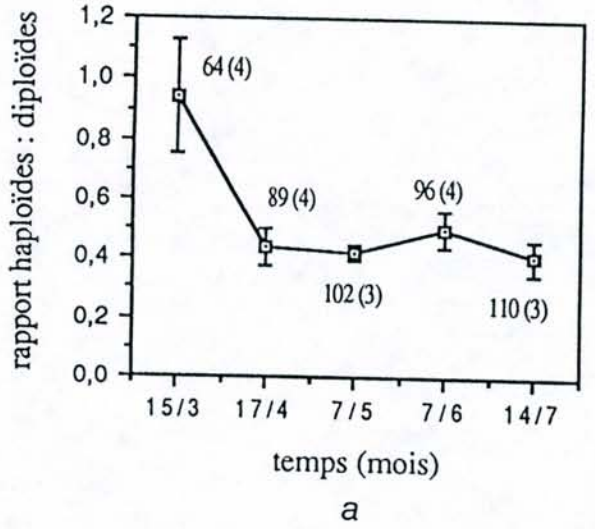
Lors des premières observations de terrain, réalisées à la date du 7 mai 1992, nous avons trouvé de grandes quantités de couvain à l'état d'oeufs et de larves de premiers stades, mais un nombre très limité de pré-nymphes et de nymphes (n=149; figure 2.b). Par ailleurs, lors de cette récolte nous n'avons observé que très peu de reines. Il est probable qu'à cette époque de l'année la production du couvain sexué n'est que fraîchement initiée, et que le régicide annuel a déjà eu lieu. Les oeufs seraient alors pondus par des reines ayant échappé au régicide, et âgées d'au moins 1 an. A l'inverse, en juin les nymphes femelles sont rares; seules subsistent encore quelques femelles ailées. La production des reines est sans doute terminée et il est donc très probable que les reines désailées récoltées sur le terrain sont jeunes et fraîchement fécondées. Compte tenu que seules 10% des reines âgées échappent au régicide, on peut estimer que les oeufs pondus proviennent en grande majorité de jeunes reines fraichement fécondées. En d'autres termes, il est probable que les oeufs pondus avant juin sont issus de reines âgées de plusieurs mois, alors qu'ils sont ensuite le produit de jeunes femelles. Par conséquent, la stabilité du nombre d'oeufs haploïdes et diploïdes produits dès le mois d'avril suggère que la sex-ratio primaire ne varie pas en fonction de l'âge des reines chez *I. humilis*.

Les expériences réalisées en laboratoire confirment les résultats obtenus à partir d'animaux prélevés sur le terrain à différentes périodes de l'année (figure 1.b). Lorsque des reines élevées en laboratoire depuis plusieurs mois sont successivement maintenues à une température de 25°C et de 18°C (± 2°C) pendant 3 semaines, elles produisent une sex-ratio primaire qui varie entre 1:2 et 1:3 (haploïdes:diploïdes). La sex-ratio apparaît cependant fort différente après que ces mêmes reines aient été soumises à une période d'hibernation artificielle à 12 ± 2°C. Dans cette situation, les reines pondent une plus grande proportion d'oeufs haploïdes, et la sex-ratio atteint des valeurs de 1 mâle pour 0.7 femelle. Ce rapport chute et retrouve sa valeur initiale lorsque les reines sont replacées à 25°C pendant 3 semaines. Il est intéressant de constater qu'à sa sortie d'hibernation, la colonie contient encore 144 reines sur les 150 femelles initiales. Les reines semblent donc relativement bien supporter de basses températures en laboratoire. De plus, il apparaît une phase de latence: il s'écoule environ 7 jours après la sortie d'hibernation avant le dépôt des premiers oeufs.

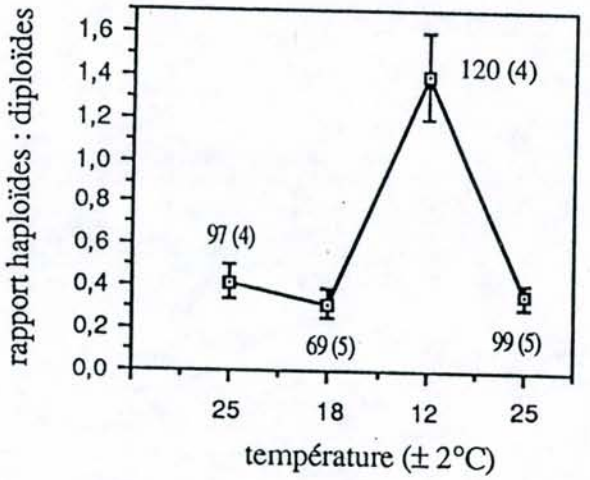
Ces résultats mettent clairement en évidence que chez la fourmi d'Argentine la sex-ratio primaire à la sortie d'hibernation est proche de 1:1, et que la température joue un rôle déterminant sur l'obtention d'un tel rapport. La sex-ratio primaire tend ensuite à se stabiliser à un rapport de 1 oeuf haploïde pour 2-3 oeufs diploïdes au printemps et en été. Des oeufs haploïdes sont donc pondus pendant une grande partie de l'année par les reines.

Sex-ratio opérationnelle

Parmi les premières nymphes apparaissant sur le terrain début mai (figure 2.a), on observe une sex-ratio de 1 mâle pour 1,6 femelles (reines + ouvrières). Ce rapport tend à s'accroître au cours du temps pour atteindre début juin une valeur proche de 1:1,2, les mâles représentant alors une proportion de 45% des nymphes produites. Bien que des nymphes mâles soient présentes jusqu'en juillet, le rapport des deux sexes est rapidement biaisé en faveur du sexe femelle. Cette chute du rapport mâles:femelles présente plusieurs origines: primo, elle correspond à la décroissance du nombre d'oeufs haploïdes pondus par les reines après la sortie d'hibernation (figure 1.a); secundo, bien que des oeufs haploïdes sont pondus pendant toute l'année, il apparaît une interruption de l'élevage des nymphes mâles, lesquelles sont de plus en plus rares sur le terrain (comparer figure 1.a et 2.a, par exemple à la date du 14 juillet); tertio, il semble qu'après la période de

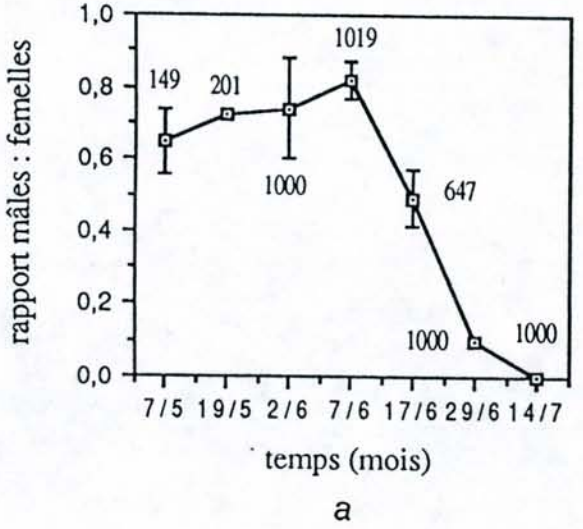


a

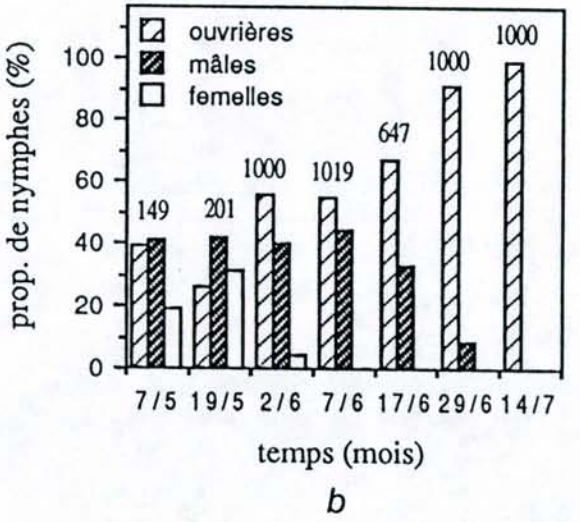


b

Figure 1. *Sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes).* ***1.a.*** *Evolution annuelle (x ± e.s.) de la sex-ratio calculée à partir d'oeufs issus de reines récoltées sur le terrain.* ***1.b.*** *Variation de la sex-ratio (x ± e.s.) en fonction de la température (voir méthodes). Le nombre total d'oeufs observés et le nombre de colonies dont ils sont issus (entre parenthèses) sont indiqués dans chaque condition.*
Primary sex-ratio (haploïd eggs:diploïd eggs). ***1.a.*** *Annual evolution (x ± e.s.) of the sex-ratio reported for eggs produced by freshly collected queens.* ***1.b.*** *Evolution of the sex-ratio in function of the temperature at which colonies are reared (see methods). The total number of eggs and the number of colonies from which they are collected (brackets) are reported for each condition.*



a



b

Figure 2. *Sex-ratio opérationnelle (rapport nymphes mâles:nymphes femelles).* ***2.a.*** *Evolution annuelle (x ± e.s.) de la sex-ratio calculée à partir de nymphes récoltées sur le terrain.* ***2.b.*** *Evolution annuelle de la proportion de nymphes de chaque caste. Le nombre total de nymphes observées est indiqué pour chaque période de l'année.*
Operational sex-ratio (male pupae:female pupae). ***2.a.*** *Annual evolution (x ± e.s.) of the sex ratio reported for pupae collected in the field.* ***2.b.*** *Annual evolution of the proportion of pupae of each caste. The total number of pupae is reported for each period of the year.*

reproduction l'élevage des nymphes sexuées soit progressivement remplacé par l'élevage massif de nymphes ouvrières (figure 2.b).

Par ailleurs, comme l'indique la figure 2.b, l'élevage de nymphes royales est limité dans le temps, et se concentre principalement en mai. Non seulement il débute plus tard, mais se termine également plus tôt que l'élevage des nymphes mâles. La production des nymphes n'est donc pas synchrone dans les deux sexes.

DISCUSSION

Le contrôle de la sex-ratio primaire par les reines d'*Iridomyrmex humilis* présente deux caractéristiques intéressantes. D'une part, les reines pondent des oeufs haploïdes pendant toute l'année, ceci indépendamment de la période de reproduction. D'autre part, les reines pondent de manière différentielle au cours du temps. La ponte est proche de 1:1 à la sortie d'hibernation; comme l'indiquent les expériences réalisées en laboratoire, la température semble être un facteur déterminant influençant une telle sex-ratio primaire. Ce processus est intéressant dans la mesure où cette ponte de sortie d'hibernation qui est le fait des vieilles reines est à l'origine d'une partie des futurs sexués. Après la période des accouplements, la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les jeunes reines décroît et conduit à une asymétrie entre les sexes stable pendant une grande partie de la période de reproduction; la ponte est alors biaisée en faveur du sexe femelle selon un rapport de l'ordre de 1:2 à 1:3 (oeufs haploïdes:oeufs diploïdes). La stabilité de ce rapport au printemps et en été indique que la sex-ratio primaire varie peu - ou pas - en fonction de l'âge des reines (fraîchement fécondées, ou âgées de plusieurs mois), lequel n'est à considérer que sur 1 an compte tenu du "régicide" exercé par les ouvrières (KELLER et coll., 1989a). Afin de compléter notre étude relative à la sex-ratio primaire, divers moments clefs du cycle annuel restent encore à analyser, parmi lesquels la ponte en automne et lors de la phase d'entrée en hibernation.

Nos résultats montrent que l'élevage de nymphes royales chez la fourmi d'Argentine est relativement limité dans le temps, et est concentré au mois de mai, alors que la présence des nymphes mâles couvre une période beaucoup plus importante. De plus, les nymphes mâles sont présentes en plus grand nombre pendant toute la période de production de nymphes royales. La sex-ratio nymphale est manifestement biaisée en faveur du sexe mâle à l'échelle de la population. Ceci correspond aux résultats rapportés par MARKIN (1970) sur la même espèce, et obtenus à partir d'un rapport de poids entre chaque caste. Nos résultats sont également en accord avec les prédictions théoriques de TRIVERS et HARE (1976), PAMILO (1990, 1991) et PAMILO et ROSENGREN (1983), selon lesquelles chez les espèces de fourmis constituant des sociétés polydomiques très populeuses, se multipliant par bourgeonnement et recrutant leurs propres filles en tant que reproductrices, comme c'est le cas chez la fourmi d'Argentine, on doit s'attendre à ce que la sex-ratio et la proportion des ressources investies soient toutes deux biaisées en faveur du sexe mâle. Il est intéressant de constater que des nymphes mâles sont encore élevées pendant une période relativement longue en dehors de la période d'accouplement (la production de nymphes royales étant interrompue), ce qui doit représenter une perte importante quant à l'investissement énergétique nécessaire à leur élevage. Nous ne possédons actuellement aucune interprétation cohérente justifiant un tel phénomène.

La comparaison de la sex-ratio primaire et de la sex-ratio opérationnelle est le reflet de la contribution des ouvrières dans l'établissement de la structure des sociétés: une différence importante traduit une forte manipulation du couvain par les ouvrières (pour autant, bien sûr, que tous les oeufs pondus aient la même viabilité (VARGO et ROSS, 1989). Chez *I. humilis*, alors que des oeufs haploïdes sont pondus pendant toute l'année (au moins jusqu'en automne), les nymphes mâles disparaissent au début de l'été. Ceci traduit un contrôle de la sex-ratio opérationnelle par les ouvrières, lesquelles éliminent les mâles à divers stades de leur ontogenèse que nous ne connaissons pas précisément. Un phénomène comparable dans ses effets est également observé à l'égard du couvain sexué

femelle, lequel est détruit à l'état larvaire en présence de reines matures alors que les larves et les nymphes mâles sont dans le même temps épargnées (VARGO et PASSERA, 1991; BACH et coll., 1993). La capacité qu'ont les ouvrières d'*I. humilis* de discriminer entre le sexe, la caste et l'âge des larves a des implications importantes dans le conflit d'intérêt qui les oppose aux reines, dans la mesure où elle leur permet d'échapper aux conséquences de la théorie de la "déception sexuelle" (NONACS et CARLIN, 1990), et peuvent biaiser très tôt la sex-ratio à leur avantage. Nous ne possèdons actuellement aucune information relative au temps moyen nécessaire au développement de chaque caste, et ne pouvons donc établir la proportion d'individus élevés à partir des oeufs pondus par les reines. En d'autres termes, nous ne connaissons pas la proportion d'oeufs haploïdes et d'oeufs diploïdes qui atteignent le stade nymphal et, parmi le sexe femelle, la proportion d'oeufs à devenir royal. Par conséquent, nous ne sommes pas en mesure de quantifier avec précision la contribution des ouvrières dans l'établissement de la sex-ratio finale. Néanmoins, l'ensemble des résultats obtenus à ce jour sur les stratégies reproductrices chez la fourmi d'Argentine suggèrent fortement que la sex-ratio à l'état adulte chez cette espèce est le produit d'un double contrôle établi à la ponte et à l'état larvaire, respectivement en fonction des saisons et de la composition des sociétés.

Quoique très préliminaire, ce travail soulève un certain nombre de questions concernant les mécanismes biologiques impliqués dans l'établissement de la sex-ratio primaire, ceux réglant l'élaboration de la sex-ratio opérationnelle et leurs conséquences d'un point de vue évolutif. Par exemple comment varie la sex-ratio primaire à l'échelle individuelle? La ponte est-elle un processus markovien, et si oui, de quel ordre? Ou encore, quels sont les mécanismes physiologiques responsable de la fertilisation ou de la non fertilisation des oeufs ? Autant de questions auquelles il conviendra de répondre afin de cerner au mieux les différents paramètres à l'origine de la sex-ratio chez la fourmi d'Argentine, et chez les hyménoptères sociaux en général.

REFERENCES

ALEXANDER, R.D. and P.W. SHERMAN, 1977. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science. 196*: 494-500.

ANDERSON, M., 1984. The evolution of eusociality. *Ann. Rev. Ecol. Syst., 15*: 165-189.

BACH, D., L. PASSERA and S. ARON, 1993. Le rôle des reines dans l'agression du couvain sexué par les ouvrières de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis*. *Actes Coll. Insectes Sociaux. 8* (in press).

CROZIER, R.H., 1968. Cytotaxonomic studies on some Australian Dolichoderine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Caryologia. 21*: 241-259.

VAN DIJKEN, M.J., 1991. A cytological method to determine primary sex ratio in the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi. Entomol. exp. appl. 60*: 301-304.

GABE, M., 1968. *Techniques Histologiques*. Masson, Paris, 1113 pp.

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

HAMILTON, W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. *Science. 156*: 477-488.

KAUFMANN, B., J.J. BOOMSMA, L. PASSERA and K.N. PETERSEN, 1992. Relatedness and inbreeding in a French population of the unicolonial ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ins. Soc. 39*: 195-213.

KELLER, L., 1988. Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): an experimental study. *Anim. Behav. 36*: 159-165.

KELLER, L., D. CHERIX, and P. ULLOA-CHACON, 1989 a. Description of a new artificial diet for rearing ant colonies as *Iridomyrmex humilis, Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc. 36*: 348-352.

KELLER, L. and L. PASSERA, 1988. Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Int. J. Invert. Repr. 13*: 31-38.

KELLER, L. and L. PASSERA, 1992. Mating system, optimal number of matings, and sperm transfer in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol. 31:* 359-366.

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

MARKIN, G.P., 1970. The seasonal life cycle of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera : Formicidae), in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am. 63*: 1238-1242.

NONACS, P. and 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.

PAMILO, P., 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. 1. Sex allocation. *Am. Nat. 137*: 83-107.

PAMILO, P. and R. ROSENGREN, 1983. Sex ratio strategies in *Formica* ants. *Oïkos. 40*: 23-45.

PASSERA, L. and L. KELLER, 1990. Loss of mating flight and shift in the pattern of carbohydrate storage in sexuals of ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Comp. Physiol. B. 160*: 207-211.

PASSERA, L. and L. KELLER, 1992. The period of sexual maturation and the age at mating in *Iridomyrmex humilis*, an ant with intranidal mating. *J. Zool. 228*: 141-153.

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

PASSERA, L., L. KELLER, and J.P. SUZZONI, 1988 b. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche. 99*: 59-66.

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

VARGO, E.L. and K.G. ROSS, 1989. Differential viability of eggs laid by queens in polygyne colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Insect Physiol. 35*: 587-593.

VARGO, E.L. and 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.

VARGO, E.L. and L. PASSERA, 1992. Gyne development in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*: role of overwintering and queen control. *Physiol. Entomol. 17*: 193-201.

WILSON, E.O., 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard, University Press, Cambridge, 697 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 63-70 (1993)

IMPACT D'UNE FOURMILIERE D'*ATTA CEPHALOTES* (L.) (FORMICIDAE; MYRMICINAE; ATTINI) SUR UNE CACAOYERE EN FORMATION

Jacques H. C. DELABIE[1, 2], Antonia M. V. da ENCARNAÇÃO[1] & Irene M. CAZORLA[1, 2]

[1]Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC), CEPLAC, C.P. 7, 45600, Itabuna - Bahia (Brésil) et [2]Departamento de Ciências, Universidade Estadual de Santa Cruz, 45660, Ilhéus - Bahia (Brésil)

Résumé: L'étude d'une fourmilière adulte *d'Atta cephalotes* a été abordée dans une cacaoyère en formation à Ilhéus (Bahia, Brésil). Dans le but d'évaluer l'impact de l'activité des fourmis sur la végétation, une série d'observations furent réalisées entre 1988 et 1991: intensité de défoliation, croissance et production des plantes en fonction de leur éloignement du nid, dynamique des pistes permanentes, espèces végétales visitées. Les différentes conséquences de l'activité continue des fourmis sur les cacaoyers proches de la fourmilière furent plus particulièrement étudiées, telles que le retard de croissance, de mise en production et la mortalité des arbres défoliés par les fourmis.

Mots-clés: *Atta cephalotes, Theobroma cacao, défoliation, cacaoyère*

Abstract: Impact of an ant nest of *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae; Myrmicinae; Attini) on a young cocoa plantation.

A study of a mature ant nest of *Atta cephalotes* was carried out in a cocoa plantation at Ilhéus (Bahia, Brazil). The aim of this investigation was to evaluate the effects of the ants on vegetation. A range of observations were made between 1988 and 1991. They included leaf-cutting intensity, tree growth and pod production at varying distances from the nest, the dynamics of permanent trail and the plants species visited by the ants. The consequences of the continual activity of ants on the cocoa trees nearest to the colony were studied in greater details. Factors which were monitored were the rates of growth of the trees, pod production and also the death of trees attacked by the leaf-cutting ants.

Key words: *Atta cephalotes, Theobroma cacao, leaf-cutting, cocoa plantation*

INTRODUCTION

Les fourmis champignonnistes des genres *Acromyrmex* et *Atta* sont parmi les plus sérieux problèmes entomologiques des cultures annuelles et pérennes de la région néotropicale à cause des quantités énormes de feuillage qu'elles prélèvent dans la végétation, lequel leur sert à préparer un substrat sur lequel est élevé leur champignon symbiote. Les interrelations de ces espèces, en particulier *Atta cephalotes* (L.), avec les plantes récoltées ont déjà fait l'objet de nombreuses études (CHERRETT, 1968, 1983; HUBBELL & WIEMER, 1983; HUBBELL et *coll.*, 1984; HOWARD & WIEMER, 1986; HOWARD, 1987, 1988;

ROCKWOOD & HUBBELL, 1987; NICHOLS-ORIANS & SCHULTZ, 1989; NICHOLS-ORIANS, 1991). Cependant, d'un point de vue strictement agronomique, les conséquences des attaques d'A. *cephalotes* sur les plantes cultivées comparées à celles de plusieurs autres espèces de fourmis champignonnistes, telles que *Acromyrmex octospinosus* et *Atta sexdens,* ont été relativement peu analysées, sauf à Trinidad pour les agrumes (JUTSUM et coll., 1981; CHERRETT & JUTSUM, 1983) et le cacaoyer, *Theobroma cacao* (LEWIS, 1972).

Au Brésil, *A. cephalotes* est un sérieux problème dans les cacaoyères en formation, tant dans la région amazonienne, que dans le sud de l'état de Bahia qui est la principale région productrice de cacao du pays (ABREU & DELABIE, 1986; DELABIE, 1990). Les colonies d'A. *cephalotes* abondent dans tous les endroits à végétation arborée dense, tels que la forêt et les cacaoyères bien ombragées, alors que, dans les zones de transition, A. *sexdens sexdens* préfère les espaces ouverts pour nidifier, tout en pénétrant dans les cacaoyères pour s'y approvisionner (DELABIE, 1990).

La densité de nids d'A. *cephalotes* est toujours inférieure à deux fourmilières par un hectare dans les cacaoyères du sud de Bahia, alors qu'elle atteint 150 nids par hectare dans le cas *d'Acromyrmex subterraneus brunneus* dans la même région (DELABIE, 1990). CHERRETT (1968) et JAFFE & VILELA (1989) comptent 0.62 et 0.045 nid d'A. *cephalotes* par hectare de forêt respectivement à Trinidad et au Venezuela. CHERRETT (1968) rapporte l'existence d'une fourmilière dont la superficie apparente dépassait 400 m2 et selon LEWIS (1972), un grand nid d'*A. cephalotes* est capable de récolter environ 40.000 fragments de matériel végétal par jour.

Le présent article a pour but de présenter les résultats de trois ans et demi d'études sur les conséquences de la défoliation continue d'une cacaoyère plantée en 1984 par les ouvrières d'une fourmilière considérée contemporaine à la plantation.

MATERIEL ET METHODE

L'étude d'une fourmilière adulte d'*A. cephalotes* fut entreprise dans une plantation expérimentale de la Fazenda Unitaria du Centro de Pesquisas do Cacau à Ilhéus (Bahia, Brésil), constituée de jeunes cacaoyers plantés en 1984 à intervalles réguliers (3 x 3 m) de façon parfaitement homogène. La fourmilière étudiée peut être considérée comme étant de taille moyenne à grande puisqu'elle mesurait près de 90 m2 de superficie apparente en 1991.

Dans le but d'évaluer les conséquences de l'activité des fourrnis sur la végétation, une série d'observations furent réalisées entre 1988 et 1991 portant sur tous les cacaoyers identifiés individuellement dans un demi-hectare autour de la fourmilière: l) intensité de défoliation des arbres par les fourmis, exprimée en pourcentage du nombre total de feuilles estimé à partir de l'observation du feuillage de trois branches prises au hasard; 2) croissance des plantes prises individuellement, estimée à partir des mesures du diamètre du tronc à 50 cm au dessus du niveau du sol et de leur hauteur maximale; 3) production, utilisant la moyenne d'une série d'observations réalisées en 1990 durant la période de fructification; 4) dynamique des pistes permanentes, l'ensemble des pistes étant cartographié et mesuré mensuellement de novembre 1989 à janvier 1991; 5) autres espèces végétales visitées présentes dans la parcelle experimentale. A proximité de cette dernière, une parcelle plus ancienne, plantée en 1970 et formée par des cacaoyers en production et parfaitement développés, était, elle aussi, visitée par les fourmis, comme le témoignait l'existence de deux pistes permanentes. Cependant, comme l'activité défoliatrice des fourmis n'y paraissait que localisée à certains arbres d'ombrage, et sans conséquence apparente pour les cacaoyers qui s'y trouvaient, l'analyse n'a concerné que ceux plantés en 1984. On a surtout cherché à mettre en évidence les conséquences de la pression de défoliation continue subie par les arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière.

RESULTATS

Il est possible de distinguer deux catégories de plantes défoliées: celles proches du nid (exclusivement des cacaoyers), visitées fréquemment par les fourmis et n'étant desservies *a priori* par aucune piste permanente; celles visitées de facon plus ou moins intermittente (diverses espèces végétales et quelques pieds de cacaoyers) et desservies, au moins sur une partie de la distance qui les sépare du nid, par une piste permanente. Les autres plantes où les fourmis s'approvisionnent en feuillage sont essentiellement utilisées pour assurer l'ombrage de la cacaoyère, telles que *Trema micrantha* (Ulmaceae), *Erythrina fusca* (Fabaœae), *Ficus sp.* (Moraceae), *Inga sp.* (Mimosaceae), *Musa sp.* (Musaceae), *Citrus sp.* (Rutaceae). D'autres espèces qui envahissent la parcelle sont aussi visitées par les fourmis, telles que *Dioscorea sp.* (Dioscoreaceae), *Ichnanthus sp.* (Poaceae), *Cyathula prostrata* (Amaranthaceae), ainsi qu'une Urticaceae non identifiée. A l'exception du cacaoyer, de T. *micrantha,* d'*E. fusca* et de *Citrus sp.,* toutes ces plantes ne sont visitées qu'à une époque de l'année, qui correspond sans doute à leur période de floraison ou de renouvellement du feuillage. Pour le cacaoyer, et pour les trois autres espèces citées ci-dessus, et en raison de l'irrégularité des précipitations dans le sud de Bahia, la production de nouvelles feuilles et de fleurs est très étalée dans le temps, justifiant la fréquente activité des fourmis sur ces plantes, ce type de matériel végétal paraissant particulièrement attractif.

Probablement dû au cycle de ces plantes rencontrées dans la cacaoyère, la longueur totale des pistes permanentes s'accroît durant la saison froide. L'allongement des pistes a pour conséquence de réduire la pression de défoliation sur les plantes les plus proches de la fourmilière (Fig. 1).

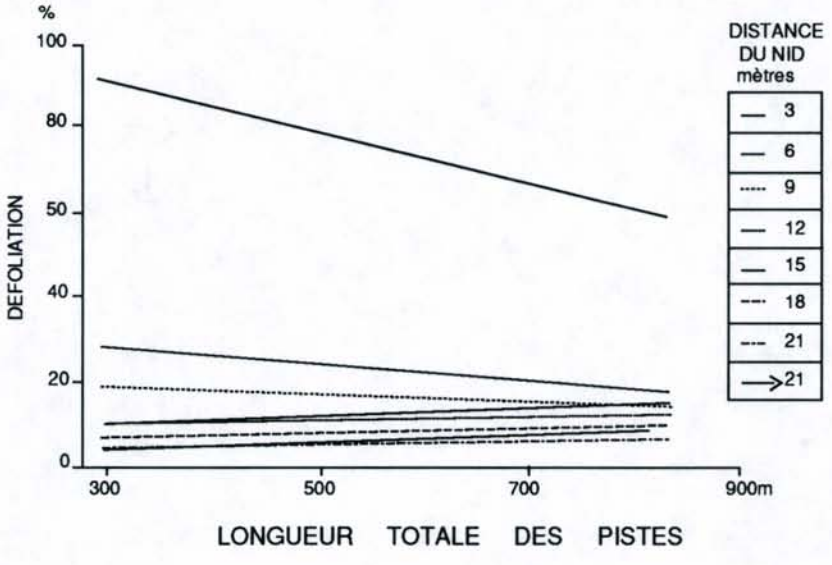


Figure 1. *Intensité de défoliation en fonction de la distance séparant les cacaoyers de la fourmilière et de la longueur totale des pistes permanentes.*
Leaf-cutting intensity as a function of the distance between cocoa trees and the ant nest and also the total lenght of permanent trails.

L'activité défoliatrice des fourmis est particulièrement sensible à proximité du nid et durant la période où les arbres sont plus durement touchés, on observe la perte de jusqu'à 95 % de feuillage pour le rang de cacaoyers le plus proche de la fourmilière. Cette intensité de défoliation s'amenuise progressivement quand on s'éloigne de celle-ci jusqu'à environ 9 mètres, seuil au delà duquel la découpe de feuilles se manifeste à peu près de la même

façon dans toute la parcelle, c'est-à-dire qu'elle est extrêmement irrégulière dans le temps et dans l'espace.

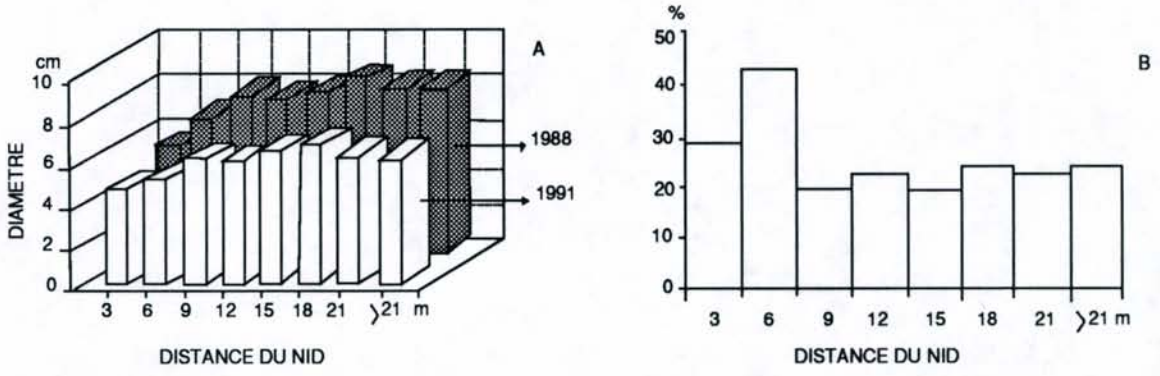


Figure 2. *Variation du diamètre moyen des arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Taux de croissance entre 1988 et 1991.*
Variation of (A) the average diameter of the cocoa trees and (B) change in diameter between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

Deux autres paramètres étudiés montrent aussi que l'influence des fourmis sur la végétation est sensible jusqu'à au moins 6 mètres: le diamètre moyen des cacaoyers en fonction de leur distance à la fourmilière (Fig. 2A) et leur hauteur moyenne (Fig. 3A). En outre, la défoliation répétée des arbres les plus proches du nid était responsable de la mort de 12 d'entre eux en 1991 dans les 9 premiers mètres (Fig. 4). Cette mortalité se distribue de la même façon que le déficit de croissance des arbres décrit précédemment, diminuant du centre vers la périphérie du territoire de la fourmilière. La comparaison des mesures de déficit de croissance en diamètre, effectuées en 1988 et en 1991 (Fig. 2B), permet aussi de montrer que les plantes survivantes proches de la colonie ont tendance à récupérer leur retard grâce à un effet de clairière qui favorise leur développement et qui doit, à terme, masquer partiellement les conséquences négatives de l'attaque des défoliateurs. Cette observation est moins nette quand le paramètre utilisé est la hauteur maximale atteinte par les plantes (Fig. 3B), mais ceci est dû au fait que l'effet de clairière se manifeste plus par un élargissement du feuillage que par une croissance verticale en raison de la diminution de la compétition entre les cacaoyers pour la lumière.

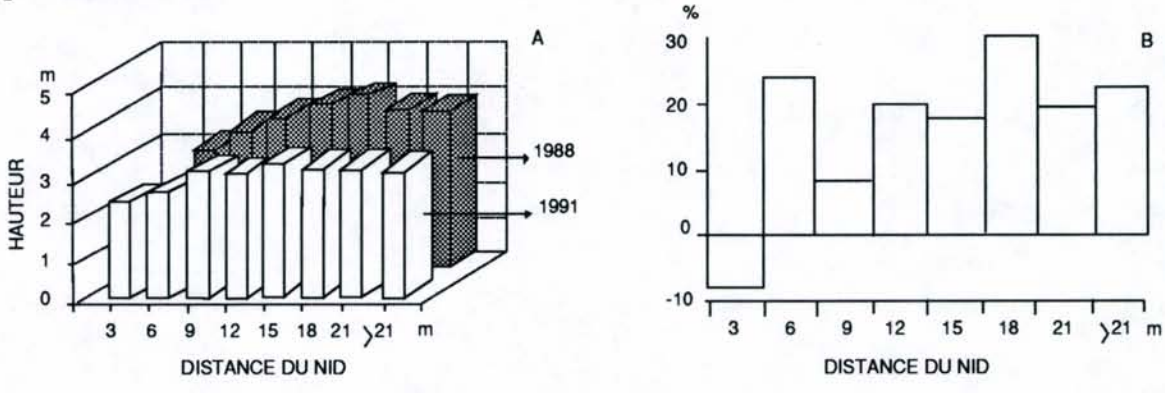


Figure 3. *Variation de la hauteur maximale moyenne des arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Taux de croissance entre 1988 et 1991.*
Variation of (A) the average maximal height of the cocoa trees and (B) change in height between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

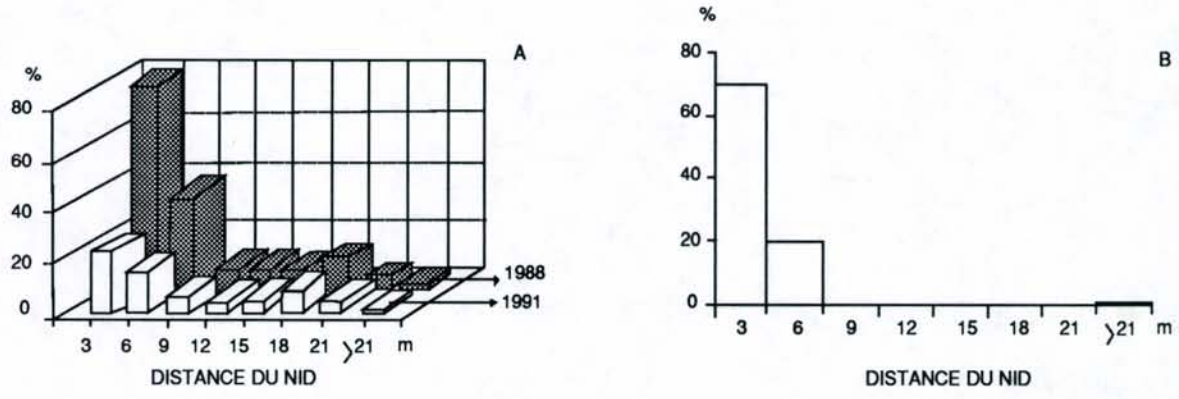


Figure 4. *Mortalité relative des cacaoyers en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Evolution de la mortalité entre 1988 et 1991.*
Variation of (A) death rate of the cocoa trees and (B) change in death rate between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

Le début de production des cacaoyers étudiés, observé dès 1989, mais quantifié seulement en 1990, est exprimé par le nombre moyen de chérelles (fruits qui viennent d'être fécondés) et de cabosses observées par plante. Il subit un retard qui se distribue de la même facon que précédemment (Fig. 5), et est perçu jusqu'à environ 9 mètres de la fourmilière. Ce retard pouvait être *a priori* dû à deux facteurs indépendants ou complémentaires: 1) déficit de production dû au retard de développement du feuillage (chez le cacaoyer, la production est directement liée à la superficie foliaire); 2) attaque intensive des fourmis sur les inflorescences et les chérelles des arbres les plus proches du nid. Cependant, sachant qu'un grand nombre de chérelles sont naturellement éliminées par un processus physiologique, le fait que soit constante la proportion du nombre de chérelles sur celui de cabosses arrivant effectivement à maturité (Fig. 6) montre que les fourmis ne sont pas responsables de la perte de jeunes fruits, une fois les fleurs fécondées. Toutefois, l'hypothèse d'un effet négatif des fourmis sur les fleurs non fécondées ne peut être écartée.

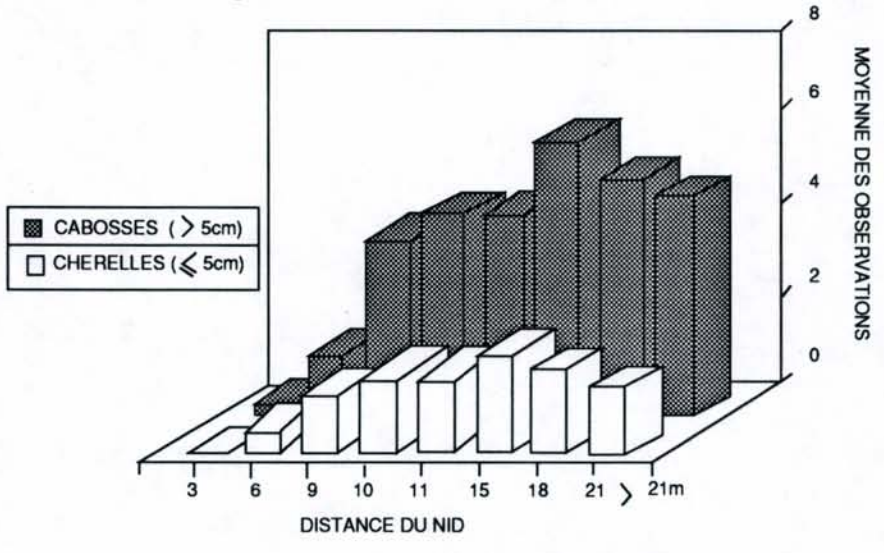


Figure 5. *Nombre moyen de chérelles et de cabosses observées pendant la période de fructification de 1990 en fonction de l'éloignement de la fourmilière.*
Average number of sherelles and pods observed during the 1990 fructifying period as a function of the distance of trees from the ant nest.

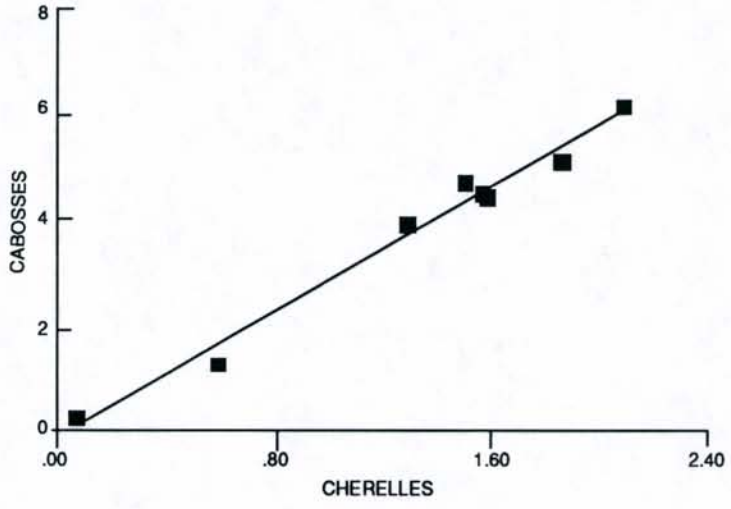


Figure 6. *Relation entre le nombre moyen de chérelles et celui de cabosses présentes sur les arbres. Relation between the average number of sherelles with the number of pods on trees.*

DISCUSSION

En termes agronomiques, la mortalité de 12 plantes directement provoquée par l'activité défoliatrice des fourmis champignonnistes à proximité de leur nid correspond à 1% du nombre de cacaoyers dans un hectare planté régulièrement à 3 mètres d'intervalle. Considérant l'effet des fourmis sur les plantes survivantes, on peut aussi estimer grossièrement entre 1 et 2 % le déficit de production occasionné par un nid adulte d'*A. cephalotes* dans un hectare de cacaoyère.

Certains auteurs ont discuté le fait que le comportement défoliateur spécifique des fourmis champignonnistes traduisait (CHERRETT, 1983), ou non (FOWLER & STILES, 1980) une gestion des ressources de leur territoire. L'attraction des fourmis pour certains végétaux ou certains organes de végétaux repose sur une série de facteurs, tels que l'épaisseur, la consistance, la présence ou l'absence de certains constituants secondaires (allélochimiques) qui sont eux-même sujets à des variations saisonnières ou résultent d'une altération de la physiologie de la plante (FOWLER & STILES, 1980; HUBBELL & WIEMER, 1983; HUBBELL et coll., 1984; HOWARD & WIEMER, 1986; HOWARD, 1987, 1988; ROCKWOOD & HUBBELL, 1987; BRISTOW, 1988; NICHOLS-ORIANS & SCHULTZ, 1989; NICHOLS-ORIANS, 1991).

Notre étude des conséquences de la défoliation d'une cacaoyère par *A. cephalotes* plaide en faveur des arguments de FOWLER and STILES (1980). En effet, le cacaoyer paraît être attractif pratiquement toute l'année pour les fourmis à la recherche de substrat végétal. La pression de défoliation est maintenue constante sur les arbres de cette espèces proches du nid, alors qu'elle est irrégulière sur la plupart des autres espèces végétales présentes dans la cacaoyère. Le choix de la plante cible par les défoliateurs se fait donc sans doute surtout sur des critères opportunistes en fonction de ce que chaque espèce a à offrir aux fourmis à la recherche de matériel végétal.

Enfin, l'observation d'un effet de clairière dans les parties du territoire de la fourmilière les plus atteintes par la défoliation témoigne de divers mecanismes qui pourraient autoréguler les populations des deux groupes d'organismes considérés: plantes d'un côté, fourmis défoliatrices de l'autre. En effet, ayant dépassé un certain point de leur développement, les arbres survivants proches du nid sont favorisés par la clairière (et peut-être aussi par l'enrichissement du sol en matières organiques) et compensent d'une certaine façon leur

retard de croissance. La défoliation des plantes une fois adultes ne paraît plus avoir de conséquences significatives sur la croissance, la production et la survie de celles-ci. Ainsi, vues sous cet angle, les fourmis champignonnistes peuvent être consid,érées comme des régulateurs de densité de la strate arborée d'une végétation tropicale de type forestier. En outre, les plantes les plus proches du nid étant celles soumises à la plus forte pression de défoliation, il est possible que se sélectionnent à ce niveau des individus porteurs de caractéristiques qui les rendent inattractifs pour les fourmis ou qui résistent mieux à la défoliation.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier les responsables succœssifs de la Fazenda Unitaria pour les facilités accordées pour l'usage de la parcelle expérimentale, le personnel de la Seçao de Zoologia du Centro de Pesquisas do Cacau pour tout le travail effectué sur le terrain, ainsi que le Dr J. M. de Abreu et le Dr J. D. Majer qui ont commenté et critiqué une première version de ce texte et E. N. Pereira, F. A. Galvao , J. G. Alves, F. Guédy et C. Delabie pour la mise en forme de la version finale de l'article. Projet financé par la CEPLAC et le CNPq.

REFERENCES

ABREU, J.M. de & DELABIE, J.H.C. 1986. Controle das formigas cortadeiras em plantios de cacau. *Revista Theobroma*, **16**, 199-211.

BRISTOW, C.M. 1988. Is diet choice a picnic for leaf-cutter ants ? *TREE*, **3**, 153-154.

CHERRETT, J.M. 1968. Some aspects of the distribution of pest species of leaf-cutting ants in the Caribbean. *Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci., Tropical Region*, **12**, 295-310.

CHERRETT, J.M. 1983. Resources conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.), Blackwell, Oxford, pp. 253-263.

CHERRETT, J.M. & JUTSUM, A.R. 1983. The effects of some ant species, especially *Atta cephalotes* (L.), *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and *Azteca sp.* (Hym. Form.) on citrus growing in Trinidad. In: *Social Insects in the Tropics* (Vol. 2), P. Jaisson ed., Université Paris XIII, pp. 155-163.

DELABIE, J.H.C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. ln: *Applied Myrmecology: A World Perspective*, R. K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeno (eds.), Westview Press, Boulder, pp. 555-569.

FOWLER, H.G. & STILES, E.W. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging, territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology*, **5**, 25-42.

HOWARD, J.J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology*, **68**, 503-515.

HOWARD, J.J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*, **69**, 250-260.

HOWARD, J.J. & WIEMER, D.F. 1986. Chemical ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. In: *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer (eds.), Westview Press, Boulder, pp. 260-273.

HUBBELL, S.P., HOWARD, J.J. & WIEMER, D.F. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, **65**, 1067-1076.

HUBBELL, S.P. & WIEMER, D.F. 1983. Host plant selection by an attine ant. In: *Social Insects in the Tropics* (Vol. 2), P. Jaisson ed., Université Paris XIII, pp. 137-154.

JAFFE, K.& VILELA, E. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica*, **21**, 234-236.

JUTSUM, A.R.; CHERRETT, J.M. & FISHER, M. 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca sp. J. appl. Ecol.*, **18**, 187-195.

LEWIS, T. 1972. The size and effect of infestations of leaf-cutting ants (Attinae: Hym.) in cocoa in Trinidad. *Proc. 4th Intern. Cocoa Res. Conf.*, St. Augustine, Trinidad, Government of Trinidad and Tobago, Port-of-Spain, pp. 597-601.

NICHOLS-ORIANS, C.M. 1991. Environmentally induced differences in plant traits: consequences for susceptibility to a leaf-cutter ant. *Ecology*, **72**, 1609-1623.

NICHOLS-ORIANS, C.M. & SCHULTZ, J.C. 1989. Leaf toughness affects leaf-harvesting by the leaf cutter ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, **21**, 80-83.

ROCKWOOD, L.L. & HUBBELL, S.P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*, **74**, 55-61.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 71-78 (1993)

PURIFICATION ET PROPRIETES DE DEUX OSIDASES PRODUITES PAR DES BACTERIES ISOLEES A PARTIR DU TRACTUS DIGESTIF DE *CEPHALOTERMES RECTANGULARIS* (ISOPTERA, TERMITIDAE)

Fabienne LENOIR-LABE et Corinne ROULAND

Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII-Val de Marne, Avenue de Général de Gaulle, 94 010 Créteil Cédex.

Résumé : Compte tenu du peu de connaissances sur le rôle et l'importance des divers symbiontes intestinaux dans le métabolisme cellulolytique du termite, il est apparu intéressant d'effectuer une recherche systématique de souches bactériennes cellulolytiques chez une espèce de termites supérieurs, non encore étudiée à l'heure actuelle, *Cephalotermes rectangularis*. L'étude approfondie de ce nouveau biotope doit nous permettre de trouver de nouvelles souches cellulolytiques, utilisant des voies métaboliques originales susceptibles de conduire à des applications intéressantes en biotechnologie.

Une souche cellulolytique et une souche xylanolytique ont été isolées. Les enzymes produites par ces bactéries et responsables de la dégradation de la cellulose et de la xylane, ont été purifiées, et certaines de leurs propriétés biochimiques déterminées.

Mots-clés : *purification, osidase, bactérie, termite.*

Abstract : Purification and properties of two osidases produced by bacteria isolated from the gut of *Cephalotermes rectangularis* (Isoptera, Termitidae).

Because of the lack of knowledge about the role and the importance of intestinal microflora in the termite cellulolytic metabolism, it is interesting to research cellulolytic bacteria isolated from the digestive tract of a not yet studied termite species, *Cephalotermes rectangularis*. An extensive research on the gut should allow us to find new cellulolytic strains which use original metabolic ways inducing biotechnological applications.

One cellulolytic and one xylanolytic strains were isolated. The enzymes produced by the bacteria and responsible of the cellulose and xylane degradation were purified. Some of their biochemical properties were determined.

Key words : *purification, osidase, bacteria, termite.*

INTRODUCTION

La biomasse végétale est constituée pour 50% de cellulose, les autres composants majeurs sont les hémicelluloses (20-30%) et la lignine (18-30%) (Thompson 1983). La cellulose est la molécule organique la plus abondamment synthétisée sur Terre, sa production annuelle par la biomasse végétale est estimée à 150.10^6 tonnes (Rosnay 1979).

L'intérêt porté actuellement aux nouvelles sources d'énergie donne à la cellulose un rôle fondamental. En effet, la plus grande partie de la biomasse n'est pas valorisée à l'heure actuelle. Les produits ligno-cellulosiques et la cellulose sont utilisés dans l'industrie chimique. Les celluloses peu lignifiées sont utilisées dans l'alimentation des ruminants. La valorisation de la biomasse utilise des techniques souvent polluantes, grandes consommatrices d'énergie, qui ne permettent d'obtenir que des sous-produits difficiles à commercialiser. Les voies biotechnologiques conduisent aujourd'hui à des produits dont le prix de revient n'est pas compétitif sur le marché.

Il devient donc important de trouver de nouvelles voies enzymatiques utilisant des microorganismes, pour recourir à des techniques de remplacement.

Chez les Isoptères, l'utilisation de la cellulose comme substrat nutritif ne peut se réaliser qu'en faisant appel à des microorganismes. Ainsi, le tube digestif des termites contient une grande abondance de microorganismes symbiotiques dont la diversité est en relation avec l'évolution de ces insectes (Grassé et Noirot, 1959). Chez les termites supérieurs xylophages, peu de travaux ont été effectués. Néanmoins, des bactéries cellulolytiques ont été isolées (Potts et Hewitt, 1973 ; Krelinova et coll., 1977 ; Pasti et Belli,1985), mais elles n'ont pas fait l'objet de quantifications. Leur rôle est encore à l'heure actuelle controversé. Les données enzymatiques indiquent que l'importance de la microflore dans le phénomène de cellulolyse varie en fonction des espèces et des régimes alimentaires (Rouland et coll., 1986 a).

L'objet de cette étude consiste, après l'isolement de souches bactériennes cellulolytiques et xylanolytiques à partir du tube digestif de *Cephalotermes rectangularis*, termite xylophage, en la purification et la détermination de certaines propriétés des enzymes produites par ces souches.

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique

L'espèce de termite étudiée, *Cephalotermes rectangularis*, provient de la forêt du Mayombe en République du Congo. Son nid entièrement épigé est construit en carton de bois dur et très noir. Il est caractérisé par la présence de plusieurs cheminées qui assurent la régulation de la température du nid. Cette espèce est xylophage. Elle se nourrit essentiellement de bois à différents niveaux de décomposition.

Les insectes sont ramenés vivants au laboratoire.

Isolement des bactéries du tube digestif et cultures bactériennes

Après dissection stérile des termites, dix intestins prélevés dans leur totalité sont broyés à l'aide d'un potter dans 2 ml de milieu de base et constituent l'inoculum mis dans 10 ml de milieu enrichi (milieu de base + levure et peptone à 0,5 g/l). Le milieu de base est constitué de : KH_2PO_4 1,5 g - K_2HPO_4 2,1 g - $(NH_4)SO_4$ 1,3 g - $MgCl_2,6H_2O$ 1,0 g - $CaCl_2$ 0,15 g - $FeSO_4$ (5%) O,5 ml - H_2O Δ 1000 ml. Après dissolution le pH est ajusté à 7,1.

L'isolement de la souche cellulolytique (Ce2b) a été réalisé en utilisant la technique du roll-tube (Hungate, 1969) avec comme substrat de la cellulose microcristalline sous des conditions d'aérobiose. Après six jours d'incubation à 30°C, des colonies apparaissent en surface. Ces bactéries isolées sont maintenues en culture dans 25 ml de milieu enrichi liquide à 44°C sous une agitation de 150 rpm dans des fioles de 50 ml.

L'isolement de la souche xylanolytique (Ce1b) a été réalisé en gélose semi solide en tube avec du cellobiose comme source de carbone.Dans ces conditions, la croissance des bactéries est de 24 heures à 30°C. Cette souche pure est repiquée en milieu enrichi sous les même conditions que la souche cellulolytique.

Mesure des activités enzymatiques

Les concentrations protéiques sont déterminées par la méthode de Bradford (1976).

Les sucres réducteurs présents dans le milieu ou produits par l'hydrolyse de la carboxyméthylcellulose (CMC) ou de la xylane sont dosés selon la méthode de Somogyi (1945) et Nelson (1944). Les activités enzymatiques sont exprimées en microgramme de sucres réducteurs libérés par milligramme de protéine et par minute.

Tous les dosages sont réalisés en double. Si les résultats obtenus diffèrent de plus de 10% le dosage est de nouveau effectué.

Chromatographie

L'hydroxyapatite est préparée au laboratoire selon la méthode de Tisélius, Hjerten et Levin (1956) modifiée par Levin (1962). Une colonne anionique DEAE Sepharose a été nécessaire pour purifier les enzymes.

Les oligosaccharides libérés par l'hydrolyse enzymatique de la cellulose et de la xylane sont identifiés par chromatographie ascendante sur gel de silice Polygram SIL G (Macherey-Nagel).

Electrophorèse sur gel de polyacrylamide

Elle est réalisée avec des gels à 7,5% (p/v) selon la technique de Maizel (1964). La migration et la coloration des gels se font selon une technique précédemment décrite (Rouland et coll.,1986 b).

L'évaluation des poids moléculaires a été faite selon la méthode d'Hedrick et Smith (1968) en utilisant des gels de polyacrylamide en tube de 5,5 ; 6,5 ; 7,5 ; 8,5 %, les oligomères de la sérum albumine servant de référence.

Des électrophorèses sur gel de polyacrylamide en présence de SDS sont réalisées selon la technique de Weber et Osborn (1969). La migration, la coloration des gels et la comparaison avec des protéines de référence se font selon la technique précédemment citée.

RESULTATS

Purification de la cellulase produite par la souche Ce 2b

Le milieu de culture de Ce 2b est prélevé stérilement de manière homogène après agitation des flacons de culture, puis il est centrifugé pendant 20min à 15 000 t/min à +4°C. Le surnageant constitue la solution enzymatique. L'extrait brut est obtenu après dialyse et concentration de la solution enzymatique dans des boyaux de naturin, résistants aux cellulases.

Les activités enzymatiques de l'extrait brut sont de 42,3 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur CMC et de 7,73 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur cellulose microcristalline. Aucune activité β-glucosidase n'est détectée.

Avant le dépôt sur la colonne d'hydroxyapatite (HA), l'extrait brut est dialysé une nuit contre le tampon d'équilibration de la colonne soit un tampon phosphate mono et dipotassique 2mM pH=5,3. Après dépôt de 6 ml de l'extrait brut, la colonne est éluée par des molarités croissantes du même tampon (2 mM, 5 mM, 10 mM, 50 mM,...). Toutes les fractions recueillies sont testées sur CMC. Il apparaît alors que la cellulase n'est pas retenue sur cette colonne puisqu'elle est éluée avec le tampon 2mM. Le découpage de gel montre qu'il n'existe qu'une seule bande protéique présentant une activité cellulasique de 244,2 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur CMC. Cette bande migre avec un Rm de 0,86. La cellulase a donc pu être purifiée en une seule colonne avec un rendement de 24,05% (Tableau 1).

Etapes	Volume (ml)	Activité totale (µg SR/mn.ml)	Protéines (mg)	Activité spécifique (mg SR/mn.ml)	Rendement (%)	Purification
Extrait brut	6	50,76	1,2	42,3	100	1
Colonne d'HA	3,6	12,21	0,05	244,2	24,05	5,8

Tableau 1 : *Etapes de purification de la cellulase.*
Steps of cellulase purification.

Purification de la xylanase produite par la souche Ce1b

Le milieu de culture de la souche Ce1b subit les mêmes traitements que celui de la souche cellulolytique.

L'activité xylanolytique de l'extrait brut ainsi obtenu est de 54,23 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines.

Après dépôt de 6 ml de l'extrait brut, la colonne est éluée par des molarités croissantes du même tampon (2 mM, 5 mM, 10 mM, 50 mM...). Toutes les fractions recueillies sont testées sur la xylane. La xylanase est peu retenue par cette colonne. Elle est éluée avec le tampon 2mM. Le découpage du gel montre qu'il n'existe qu'une seule bande protéique active sur la xylane, cette bande présente un Rm de 0,90. Les fractions contenant la xylanase n'étant pas pures une deuxième colonne s'est avérée nécessaire.

On utilise une colone de DEAE Sepharose (DEAE Seph.) équilibrée avec un tampon phosphate mono et dipotassique 2mM de pH=7,0. La xylanase est éluée avec le tampon 2mM. L'activité maximale détectée est de 282,2 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines et apparaît électrophorétiquement pure. La xylanase a donc été purifiée avec un rendement de 9,8 % (Tableau 2).

Etapes	Volume (ml)	Activité totale (µg SR/mn.ml)	Protéines (mg)	Activité spécifique (mg SR/mn.ml)	Rendement (%)	Purification
Extrait brut	6	65,07	1,2	54,23	100	1
Colonne d'HA	7	23,64	0,09	257,31	36,33	4,7
Colonne DEAE Seph.	3,6	6,35	0,022	282,2	9,8	5,2

Tableau 2 : *Etapes de purification de la xylanase.*
Steps of xylanase purification.

Propriétés de la cellulase purifiée

Poids moléculaire

Le poids moléculaire de la cellulase a été déterminé par la méthode d'Hedrick et Smith (1968), les polymères de la SAB servant de référence. La valeur ainsi obtenue est de 67500 Da, plus ou moins 10%.

La cellulase a été soumise à une électrophorèse en présence de SDS selon la technique de Weber et Osborn (1969). Une seule bande a été obtenue, la cellulase est donc une protéine monomérique de PM=67000 Da.

Spécificité enzymatique

L'enzyme est incubée pendant 24 heures sur 20 mg de cellulose microcristalline. Une chromatographie sur couche mince sur gel de silice est réalisée en déposant 100 gouttes du surnageant. Lors de cette hydrolyse, la cellulase libère des oligosaccharides (cellotriose, cellotétraose, cellopentaose,...), et même du cellobiose. La cellulase est donc une **endocellulase** dégradant la cellulose jusqu'au cellobiose.

Propriétés cinétiques

La dégradation de la CMC par la cellulase (Fig. 1) est linéaire de 0 à 20 minutes environ. Un temps d'incubation de 20 mn est donc choisi pour les expériences suivantes.

Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse du substrat

L'effet du pH a été étudié sur l'activité enzymatique (Fig. 2) avec du tampon Mac Ilvaine (1921) dans une gamme s'étendant de 3,14 à 7,45 unités pH, en utilisant comme substrat de la CMC à 1%. L'intensité d'hydrolyse de la CMC reste faible jusqu'à pH=5,5, est très importante dans les pH neutres (6 à 7,5) en atteignant son maximum à pH=6,94.

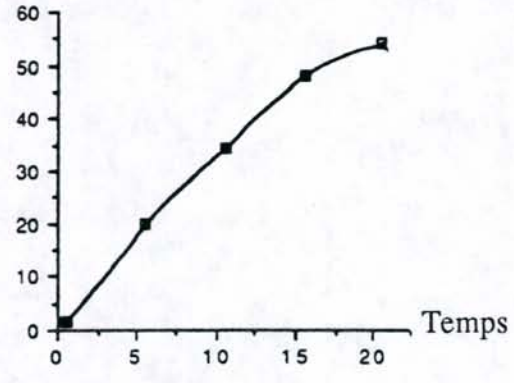


Fig 1 : *Cinétique de la cellulase purifiée*
Kinetic of the purified cellulase

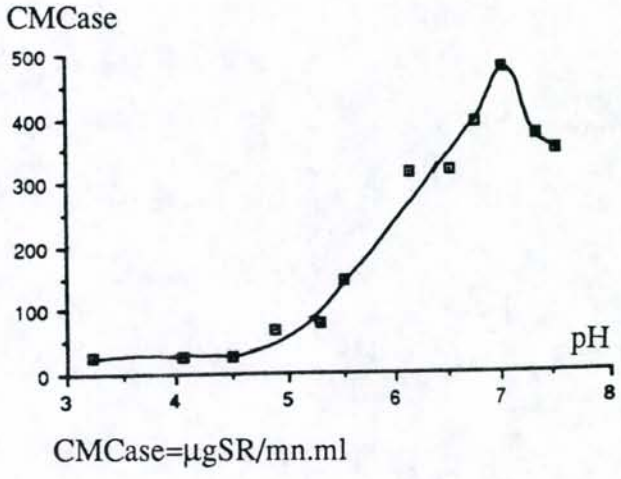


Fig 2 : *Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse de la CMC*
Effect of pH on rates of CMC hydrolysis

Effet de la concentration en substrat

La constante de Michaelis (Km) est calculée d'après la méthode de Lineweaver et Burk (1934). Le poids moléculaire de la CMC n'étant pas calculable, le Km est donné en pourcentage et est égal à 0,41% .

<u>*Propriétés de la xylanase purifiée*</u>

Spécificité enzymatique

Compte tenu de la forte activité xylanasique, la chromatographie sur couche mince sur gel de silice est réalisée en déposant uniquement 10 gouttes d'une suspension incubée pendant 24 heures sur 20 mg de xylane. La xylanase libère des oligosaccharides jusqu'au dimère du xylose. Il s'agit donc d'une **endoxylanase** dégradant la xylane jusqu'au xylobiose.

Propriétés cinétiques

L'hydrolyse de la xylane est stable de 0 à 30 mn (Fig. 3). Pour les expériences suivantes, nous choisissons un temps d'incubation de 20 min .

Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse du substrat

L'effet du pH a été étudié sur l'activité enzymatique avec du tampon Mac Ilvaine dans une gamme s'étendant de 3,14 à 7,45 unités pH, en utilisant de la xylane à 1% (Fig 4). Le pH optimum de la xylanase est supérieur à 7,45, pH le plus basique qu'il soit possible d'obtenir avec le système de tampon utilisé.

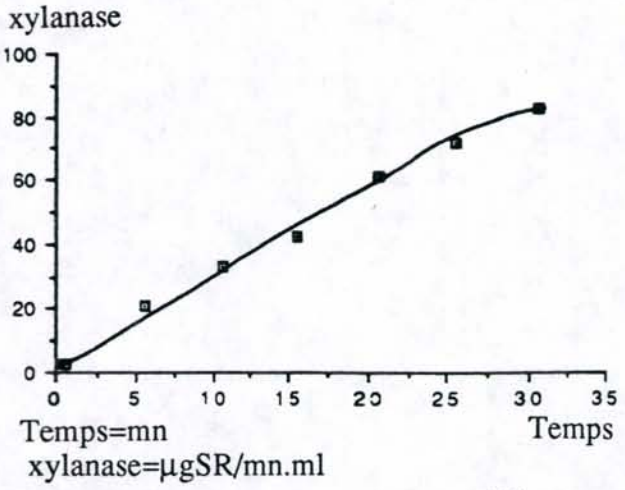


Fig 3 : *Cinétique de la xylanase purifiée*
Kinetic of the purified xylanase

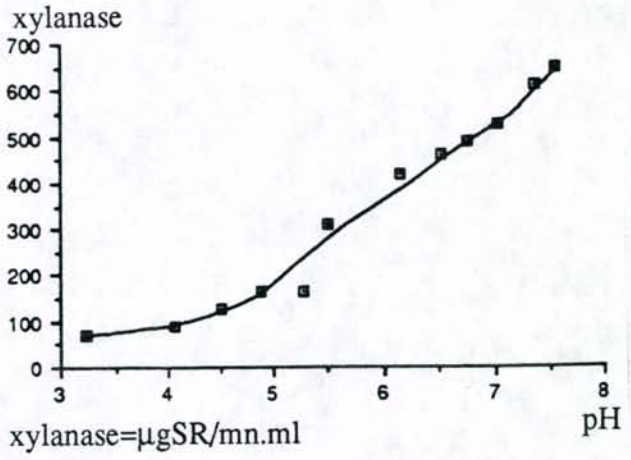


Fig 4 : *Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse de la xylane*
Effect of pH on rates of xylane hydrolysis

Effet de la concentration en substrat

Calculé d'après la méthode de Lineweaver et Burk (1934), le Km de la xylanase donné en pourcentage est de 0,2 %.

DISCUSSION

La caractérisation de la cellulase produite par Ce2b a pu être faite. Cette enzyme dégrade fortement la CMC avec une activité de 244,2µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines mais également les celluloses cristallines (activité de 9,23µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines avec la cellulose microcristalline). La chromatographie sur couche mince indique que les produits de dégradation de la cellulose sont des oligosaccharides et même du cellobiose. Pourtant, produisant relativement peu de cellobiose, pas du tout de glucose et ayant un rapport élevé d'hydrolyse CMC/cellulose microcristalline (=26,5), cette cellulase peut être considérée comme une endocellulase.

Le pH optimum de cette enzyme est de 6,94; pH proche de la neutralité mais souvent rencontré pour les cellulases bactériennes. Groleau et Forsberg (1983) notent que la cellulase extracellulaire produite par *Bacteroides succinogenes* dans le rumen présente un pH optimum de 5,6-6,6. Les endoglucanases produites par *Sporocytophaga mixococcoides* (Goksoyr et Eriksen, 1980) possèdent un pH optimum 5,5-7,5 et 6,5-7,5. Les cellulases d'origine fongique ont des pH optimum plus acides de l'ordre de 3,5 à 5. Les pH optimum des cellulases endogènes produites par les insectes se situent entre 4,2 et 5,8; pour les cellulases produites par *Macrotermes mülleri* , ils sont de 4,2 à 4,5 (Rouland, 1986) et celle de *Trinervitermes trinervoïdes* présente son activité maximale à un pH de 5,8 (Potts et Hewitt, 1974).

Le poids moléculaire de la cellulase purifiée est de 67 500 Dalton. Cette valeur est légèrement supérieure à celles des cellulases bactériennes caractérisées mais reste du même ordre de grandeur (Goksoyr et Eriksen, 1980; Petré et coll., 1981; Groleau et Forsberg, 1983).

Le Km de l'endocellulase est de 0,41% (CMC), ce qui constitue une bonne affinité de l'enzyme pour ce substrat. Afin de mieux caractériser l'affinité de cette enzyme, il faudrait effectuer le Km sur des cellodextrines solubles comme le cellotriose, le cellotétraose, le cellopentaose.

L'activité spécifique de la cellulase sur CMC est de 1,36 µmol de sucres réducteurs/mn.mg de protéines. Il est difficile de comparer cette valeur avec celles données dans la littérature en raison de l'hétérogénéité des unités employées par les auteurs. Néanmoins, l'endocellulase de *Bacteroides succinogenes* (Groleau et Forsberg, 1983) possède une activité spécifique de 3,9 µmol de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur ce même substrat. Waldron et coll. (1986) précisent que l'activité de l'endocellulase produite par *Microbispora bispora* est de 4,3 µmol de sucres réducteurs/mn.ml à partir d'un milieu de culture contenant 1% d'Avicellulose + 0,5% de galactose et de nombreux minéraux. Cette activité atteint 5,6 µmol de sucres réducteurs/mn.ml si la source d'azote est l'urée et 4,62 µmol de sucres réducteurs/mn.ml si l'incubation se déroule à 60°C. Ces données ne tiennent pas compte des protéines, elles dépendent donc de l'inoculum. L'endocellulase extracellulaire de Ce2b présente une activité de 0,05 µmol de sucres réducteurs/mn.ml. Cette valeur semble être faible, mais aucune optimisation de culture n'a été entreprise et le milieu de croissance utilisé est relativement pauvre. Comme le précisent Robson et Chambliss (1984) qui ont comparé l'activité d'une endoglucanase de *Bacillus* avec celle de *Trichoderma reesei*, il semble que les performances cellulolytiques des bactéries soient toujours inférieures à celles de ce champignon utilisé actuellement en biotechnologies.

La purification de la xylanase produite par la souche Ce1b a pu être réalisée. Cette enzyme possède un Km de 0,2%, ce qui représente une très bonne affinité pour la xylane. Les Km obtenus avec diverses xylanases produites par *Bacillus sp.* varient entre 4,5 et 0,95% (Okazaki et coll., 1985). La valeur obtenue avec notre xylanase se rapprocherait de celle produite par le champignon *Trichoderma harzianium* dont le Km est de 0,66% (Tan et coll., 1985).

Le pH optimum d'activité de cette enzyme n'a pu être déterminé avec précision. Toutefois, il semble être supérieur à 7,54. Cette valeur relativement basique se rapproche de celles des xylanases produites par *Bacillus sp.* dont le maximum d'activité se situe entre 6 et 9,5 (Okazaki et coll., 1985).

Deux souches bactériennes ont été isolées à partir du tractus digestif de *Cephalotermes rectangularis*. Elles présentent des profils intéressants et peuvent nous permettre une meilleure compréhension du phénomène de la cellulolyse. Le tractus digestif du termite constitue donc un matériel de choix pour l'étude et la recherche de bactéries cellulolytiques. Des études plus approfondies méritent d'être entreprises sur ce biotope.

REFERENCES

BRADFORD M.N. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytic. Chem.*, **72** : 248-254.

GOKSOYR J.S., ERIKSEN J. 1980 . Microbial enzyme and bioconversion. *Economic microbiology* .Ed : Rose A.H., **5** : 283-329.

GRASSE P.P. , NOIROT C. 1959. L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia* , **10** : 365-372.

GROLEAU D., FORSBERG C.W. 1983. Partial characterization of the extracellular carboxymethylcellulase activity produced by the rumen bacterium *Bacteroides succinogenes*. *Can. J. Microbiol.* **29** : 504-517.

HEDRICK J.L., SMITH A. 1968. Size and charge isomer separation of molecular weights of proteins by disk gel electrophoresis. *Arch. Biochem. Biophys.*, **126** : 155-165.

HUNGATE R.E. 1969. A roll-tube method for cultivation of strict anaerobes. In : Norris J.R. and Ribbon D.W.(Eds), *Methods in Microbiology*, **3B**, pp 117-132, Academic Press Inc : London, New-York.

KRELINOVA O., KIRKU V., SKODA J. 1977 . The cellulolytic activity of some intestinal bacteria of termites. *J. Int. Biodeterior. Bull.*, **13** : 81-87.

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

LINEWEAVER H., BURK K. 1934 - The determination of enzyme dissociation constants. *J. Am. Chem. Soc.* **56** : 658-666.

MAC ILVAINE T.C. 1921. A buffer solution for colorimetric comparison. *J. Biol. Chem.* **49** : 183-188.

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

NELSON N. 1944. Photometric adaptation of Somogyi method for determination of glucose. *J. Biol. Chem.* , **1953** : 373-380.

OKASAKI W., AKIBA T., HORIKOSHI K., AKAHOSHI R. 1985. Purification and characterization of xylanases from alkalophic thermophilic *Bacillus sp. Agric. Biol. Chem.* **49**, 7 : 2033-2039.

PASTI M.B., BELLI M.L. 1985 . Cellulolytic activity of actinomycetes isolated from termite (Termitidae) gut. FEMS *Microbiology Letters.*, **26** : 107-112.

PETRE J., LONGIN R., MILLET J. 1981 . Purification and properties of an endo β-1,4 glucanase from *Clostridium thermocellum. Bioch. J.*, **63** : 629-639.

POTTS R.C., HEWITT P.H. 1973 . The distribution of intestinal bacteria and cellulase activity in the harvester termite *Trinervitermes trinervoïdes* (Nasutitermitinae). *Insectes sociaux*, **20**, 3 : 215-220.

POTTS R.C., HEWITT P.H. 1974 . Some properties and reaction characteristic of the partially purified cellulase from the termite *Trinervitermes trinervoïdes. Comp. Biochem. Physiol.*, 47B : 327-337.

ROBSON L.M., CHAMBLISS G.H. 1983 . Characterization of the cellulolytic activity of a *Bacillus* isolate. *Appl. Environ. Microbiol.* **47**, 5 : 1039-1046.

ROSNAY de J. 1979 . Biotechnologies et bio-industrie. Ed Seuil. 344 p.

ROULAND C. 1986 . Contribution à l'étude des osidases digestives de plusieurs espèces de termites africains. Thèse Doctorat Etat, Paris XII, 210 p.

ROULAND C., CHARARAS C., RENOUX J. 1986 a . Etude comparée des osidases de trois espèces de termites africains à régime alimentaire différent. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302** : 341-345.

ROULAND C., CIVAS A., RENOUX J., PETEK F. 1986 b . Purification and properties of cellulases from the termite *Macrotermes mülleri* (Termitidae, Macrotermitinae) and its symbiotic fungus *Termitomyces sp. Comp. Biochem. Physiol.*, **91B**, n° 3 : 449-458.

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

TAN L.U.L., WONG K.K.Y., YU E.K.C., SADDLER J.N. 1985 . Purification and characterization of two xylanases from *Trichoderma harzianus. Enzyme Microbiol.Technol.* **7** : 425-430.

THOMPSON N.S. 1983 . Hemicellulose as a biomass resource. *Wood and Agricultural Residues* (Ed E.J. Soltes) 101-119. Academic Press New York.

TISELIUS A., HJERTEN S., LEVIN O. 1956 . Protein chromatography on calcium phosphate columns. *Ann. Biochem. Biophys.*, **65** : 132-155.

WALDRON C.R., BECKER-VALLONE C.A., EVELEIGH D.E. 1986 . Isolation and characterization of a cellulolytic actinomycete *Microbispora bispora. Appl. Microbiol. Biotechnol.* **24** : 477-486.

WEBER K., OSBORN M. 1969 . The reliability of molecular weight determinations by Dodecyl-Sulfate-Polyacrylamide gel electrophoresis. *J. Biol. Chem.*, **244**, 16 : 4406 - 4412.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 79-87 (1993)

ETUDE BIOLOGIQUE DES POPULATIONS D'*ANCISTROTERMES GUINEENSIS* PRESENTES DANS LES PLANTATIONS DE LA SONASUT (SAHR - TCHAD)

Corinne ROULAND[1], Ahmed IKHOUANE [1], Naringar NAYALTA[2]

1 - Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII- Val de Marne, 94010 - CRETEIL

2- Service Agronomique, SONASUT, SAHR (TCHAD)

Résumé : Depuis quelques années, dans la plantation de la SONASUT au Tchad, se développe en grande abondance une espèce de termites *Ancistrotermes guineensis*. Ce termite consommant les racines et les tiges de canne adulte provoque une perte de rendement dans certaines parcelles. Ce travail a pour objectif de préciser la biologie de cette espèce et de rechercher les causes de sa récente pullulation sur ce site.

Mots-clés : *Ancistrotermes guineensis, Macrotermitinae, canne à sucre, ravageur.*

Abstract : Biological study of the population of *Ancistrotermes guineensis* in the SONASUT plantation (SAHR-TCHAD).
Since few years, in a sugar cane plantation (SONASUT-TCHAD), there is a pullulation of a fungus-growing termite species *Ancistrotermes guineensis*. This termite eats the roots and the stems of sugar canes, involving a loss of yield. This work gives new data on the biology of this species and tries to explain the cause of its recent pullulation.

Key words : *Ancistrotermes guineensis, Macrotermitinae, sugar cane, ravager.*

INTRODUCTION :

Depuis quelques années, dans la plantation de la SONASUT au Tchad, se développe une espèce de termite *Ancistrotermes guineensis*. Ce termite peu abondant dans la savane environnante semble peu à peu envahir les parcelles de canne qui sont dépourvues des autres espèces avec lesquelles il est en compétition en savane.

Dans la littérature, le genre *Ancistrotermes* est fréquemment cité comme susceptible de consommer de la matière végétale fraîche et donc de s'attaquer aux cultures. Ainsi des *Ancistrotermes* ont été signalés comme ravageurs du maïs en Ethiopie (WOOD *et al.*, 1977), du coton en Ouganda (HARRIS, 1969), de l'igname et du manioc en Afrique de l'Ouest (SANDS, 1977) et de la canne à sucre en Centrafrique (RENOUX *et al.*, 1991). C'est pourquoi une étude des populations d'*A. guineensis* a été entreprise afin de mettre au point un protocole efficace de lutte.

SITE ET METHODES

Site d'expérimentation :

La SONASUT qui a été créée en 1977, est installée sur les bords du Chari et couvre 4 000 Ha dont 3 500 récoltables. L'exploitation est répartie sur 33 parcelles circulaires (pivots) de 100 Ha environ. Durant la saison sèche, les pivots sont irrigués par une rampe d'arrosage mobile autour d'un axe. Durant la saison des pluies, les pivots sont drainés par un système de canaux. La production annuelle est d'environ 300 000 tonnes de cannes.

Méthodes d'étude des populations :

Pour chaque pivots 80 fosses de 50 cm de diamètre sur 40 cm de profondeur ont été

réalisées à l'aplomb d'une souche de canne. 40 fosses sont réalisées sur le pourtour du pivot, 20 fosses le long des pistes intérieures et 20 fosses le long des pistes principales.

Méthodes enzymatiques :

La recherche des activités enzymatiques est effectuée sur un broyat de tractus digestifs de termites ouvriers réalisé selon des techniques déjà décrites (Rouland *et al.*, 1991).

Le dosage des protéines est réalisé selon la méthode de Sedmak et Grossberg (1977).

Les sucres réducteurs produits par l'hydrolyse des polysaccharides sont dosé par la microméthode de Somogyi et Nelson (Williams *et al.*, 1978).

RESULTATS

Inventaire des espèces de termites présentes sur le site

Dans les plantations : 3 espèces principales ont été mises en évidence : deux espèces de termites champignonnistes, *Odontotermes obesus* et *Ancistrotermes guineensis* et une espèce xylophage, *Amitermes evuncifer*. Quelques nids de *Microtermes* sp. et de *Pseudacanthotermes militaris* ont également été détectés mais dans de moindres proportions.

Dans les savanes périphériques : En plus des espèces détectées dans les parcelles de canne à sucre et qui sont toutes retrouvées dans les savanes environnantes, les zones périphériques de la SONASUT se caractérisent par une grande diversité d'espèces et une grande densité de nids. En particulier, il existe de nombreuses termitières épigées de très grande taille, construites par les termites champignonnistes *Macrotermes bellicosus* et *Macrotermes subhyalinus rex.* D'autres termites dont les constructions sont moins importantes ou dont les nids sont hypogés ont également été trouvés en grand nombre. 10 espèces ont pu ainsi être déterminées, il s'agit de :

+ 7 espèces champignonnistes : *Macrotermes bellicosus, Macrotermes subhyalinus rex, Odontotermes obesus, Odontotermes pauperans, Ancistrotermes cavithorax , Pseudacanthotermes militaris* et *Microtermes* sp.

+ 1 espèce humivore : *Basidentitermes* sp.

+ 2 espèces xylophages : *Trinervitermes rhodesiensis* et *Amitermes evuncifer*.

Estimation des populations d'*Ancistrotermes guineensis* :

Les résultats obtenus sont donnés dans la figure 1. A l'heure actuelle, ce termite est présent dans tous les pivots de l'exploitation. Sur 7 pivots, on observe plus de 11 meules par souche ce qui fait compte tenu du nombre de souches à l'hectare, un chiffre de 150000 meules/ hectare soit d'après les estimations de population de Josens (1972) près de 500 millions de termites à l'hectare soit 5 fois plus que dans une savane tropicale humide comme la savane de Lamto. Les pivots 18 et 19 qui présentent une densité de près de 2000 nids à l'hectare sont particulièrement infestés.

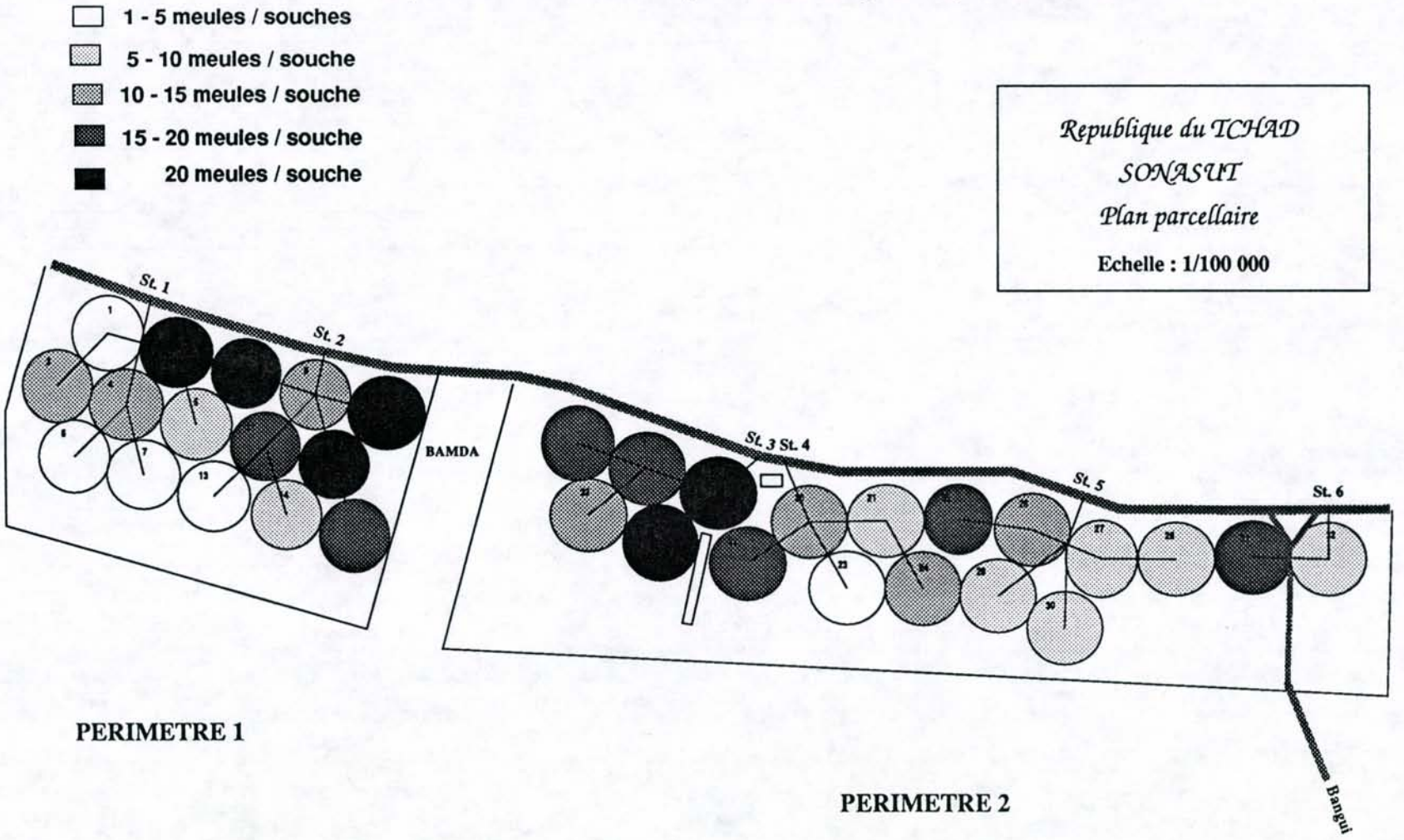
En deux ans (de novembre 1990 à novembre 1992), on a pu observer une nette augmentation des populations (Tableau 1) mais cette évolution est extrêmement variable d'un pivot à l'autre.

Biologie d'*Ancistrotermes guineensis* :

Structure du nid :

Le termite *Ancistrotermes guineensis* est un termite champignonniste dont le nid, à la SONASUT, se trouve toujours localisé dans les racines à l'aplomb des cannes, à une profondeur ne dépassant que rarement 35 cm. Le nid est entièrement hypogé, il est constitué d'un réseau de galeries et de chambres contenant soit une meule à champignon,

Fig. 1 : Estimation des populations d'Ancistrotermes présentes sur le site en 1992.
Population of Ancistrotermes present in the sugar cane plantation in 1992.



soit le couvain; au centre du nid se trouve la loge royale contenant la reine et le roi. Des zones d'une richesse en meules exceptionnelles ont été mises en évidence : ainsi, 1115 meules ont été déterrées dans une fosse de 1,5m x 2m x 0,3m. Dans ces zones très riches en meules, on observe la présence de plusieurs loges royales, 5 reines ont ainsi été récoltées dans la fosse précédemment décrite.

N° Pivot	Nov-90	Nov-92	% augmentation
2	10,3	18,02	**74,95**
4	3,25	6,25	**92,31**
9	18,22	19,36	**6,26**
10	18,85	22,6	**19,89**
11	6,53	13,3	**103,68**
12	7,21	20,77	**188,07**
13	0,32	0,41	**28,12**
14	0,46	4,57	**893,48**
15	4,74	14,39	**203,59**
17	11,82	16,42	**38,92**
18	26,81	24,76	**-7,65**
19	26,67	25,19	**-5,55**
21	2,61	7,29	**179,31**
24	2,16	9,13	**322,69**
30	1,25	2,68	**114,40**

Tableau 1 : Evolution des populations d'A. guineensis de novembre 90 à novembre 92
Evolution of termites populations from november 90 to november 92

Evolution saisonnière des nids : Quelle que soit la période considérée, la majorité des chambres à meule se trouve toujours dans les 30 premiers centimètres du sol. Par contre, dans les pivots qui ont été récoltés depuis peu de temps, on observe de nombreuses loges vides en surface (0-15cm), les meules à champignon ne se trouvant que dans les loges les plus profondes. Lorsque la canne est en repousse ou non récoltée, toutes les chambres contiennent des meules mais leur taille et leur structure sont extrêmement variables selon l'âge de la canne.

Dynamique des meules : Les travaux de Josens (1972) sur *A. cavithorax*, ont montré que les meules sont soumises à un renouvellement constant : elles sont consommées par leur face inférieure et simultanément, des matériaux frais sont apportés à leur face supérieure. Malgré ce renouvellement, les meules d'*Ancistrotermes* n'ont pas une durée de vie illimitée et il est possible de les regrouper en trois classes d'âge :

+ les meules en phase de croissance ou "jeunes" qui sont constituées de fines lames horizontales reposant sur des piliers. Ces meules présentent un velours mycélien peu développé et n'ont pas commencé à être consommées.

+ les meules en phase de renouvellement ou "en équilibre" qui se composent de parties fraîches et anciennes, ces dernières portant des traces de consommation plus ou moins visibles.

+ les meules en phase de régression ou "vieilles" qui sont fortement consommées et qui ne sont plus approvisionnées en matériaux frais.

Les tailles et les poids des meules sont très variés, c'est pourquoi, il nous a paru utile de différencier 5 catégories de meules : meules de type A : Pds moyen = 24,3± 2,4 g, meules de type B : Pds = 15,2 ± 2,1 g, meules de type C : Pds = 9 ± 1,2 g, meules de type D : Pds = 3,8 ± 0,6 g, meules de type E : Pds = 2 ± 0,3 g

Les meules de type C et D peuvent être soit des meules "jeunes", soit des meules "vieilles", plus rarement des meules "en équilibre"; par contre les meules de type A et B sont toutes des meules "en équilibre" et les meules E des meules "jeunes".

Ces différents types de meules ne se rencontrent pas au hasard dans les pivots. Il existe une corrélation entre l'âge de la canne et le type de meules rencontré (Fig. 2). Ainsi, dans les pivots récoltés en début de campagne, on trouve de nombreuses meules de type A et B; dans les pivots qui viennent d'être récoltés, on trouve de "vieilles meules" type C et D; dans les pivots en début de repousse, les meules sont essentiellement des meules "jeunes" de type C, D, E. Ainsi, il apparaît que contrairement à ce qui est observé en savane, la dynamique des meules dépend du cycle de la canne et non pas du cycle climatique.

Comportement alimentaire :

Impact des termites sur la canne :

+ *Attaques racinaires :* Les nids de cette espèce se développent particulièrement à l'aplomb des souches de canne dans la rhizosphère. L'observation au microscope optique des extrémités racinaires de souches présentant plus de 50 meules d'*Ancistrotermes* à leur base montre clairement des zones d'attaque sur les jeunes radicelles. Ces radicelles peuvent présenter soit des traces de morsure mandibulaire soit être dépouillées sur une longueur variable (de 1 à 5 cm) de leur tissus périphériques. Cette attaque entraîne une diminution de l'absorption des nutriments au niveau des racines et donc un ralentissement de croissance des cannes. Afin de quantifier ce ralentissement (tableau 2), il a été effectué une comparaison de la longueur des cannes de plus d'1m provenant de souches présentant plus de 50 meules dans leur système racinaire et de souches voisines ne présentant aucun nid d'*Ancistrotermes* à leur base.

N° pivot	Nbre de meules > 50	Nbre de meules = 0	% de perte
18	1m89 ± 0m12	2m43 ± 0m32	22 %
17	1m83 ± 0m15	2m51 ± 0m38	27 %
10	2m ± 0m16	2m50 ± 0m32	20 %

Tableau 2 : Evolution de la longueur des cannes en fonction du nombre de meules présentes dans les racines.

Variation of the cane lenght versus the number of fungus combs present in the cane roots.

+ *Attaques sur les tiges de canne adulte:* La présence, sur certaines cannes adultes, de galeries de terre, cimentant l'espace péricaulinaire, construites par les termites nous a conduit à analyser plus en détail ce type de cannes. Ces cannes dont les feuilles ont souvent un aspect flétri, présentent des perforations de leur paroi au niveau des entre-noeuds et dans la partie aérienne de la tige. Ces perforations sont très caractéristiques et ne peuvent en aucun cas être confondues avec les orifices de sortie des borers. Les tiges comportant ces orifices apparaissent vidées de leur parenchyme sacharifère. L'intérieur de la canne est remplie de terre stérile que le termite apporte au fur et à mesure de sa progression afin d'éviter les invasions bactériennes ou fongiques. Dans la plupart des cas, des termites sont encore présents en grand nombre à l'intérieur de la canne.

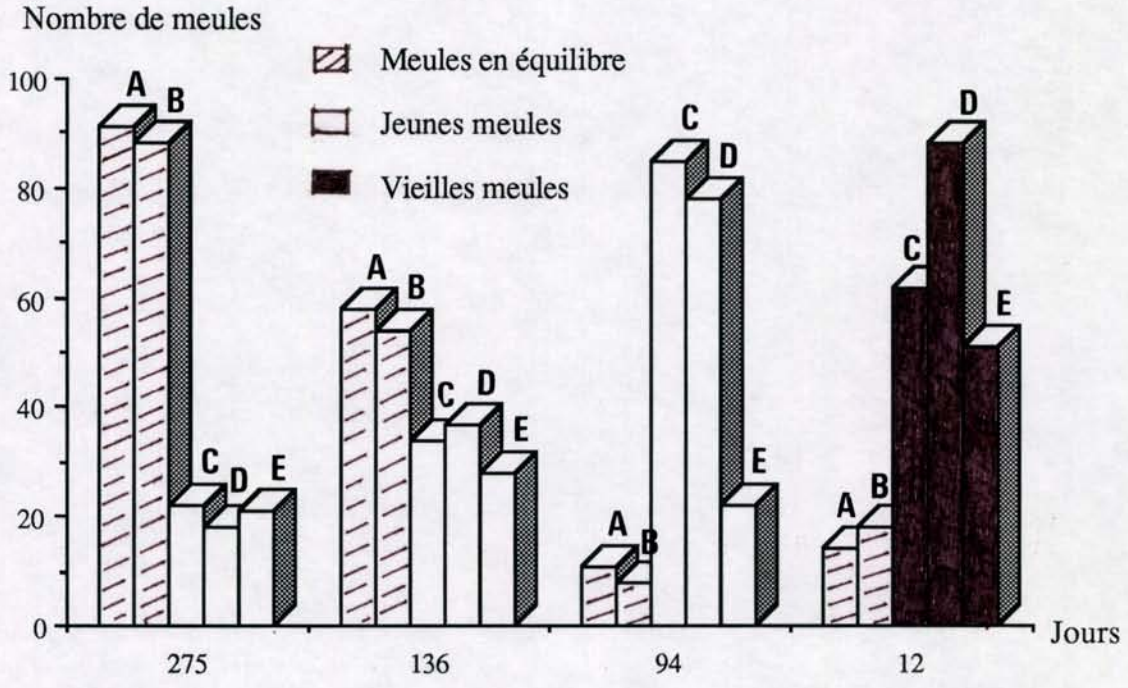


Fig. 2 : Répartition des différentes catégories de meules en fonction de l'âge de la canne.
Repartition of the fungus combs according to the age of the sugar cane.

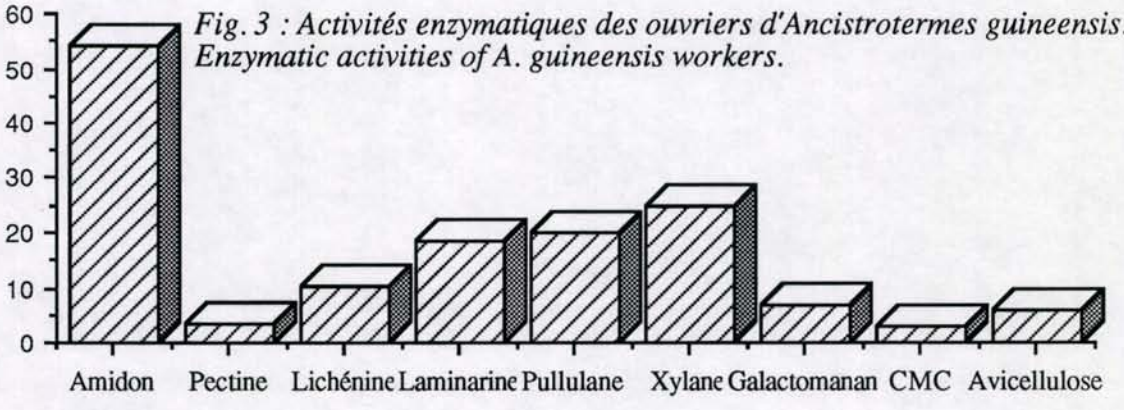
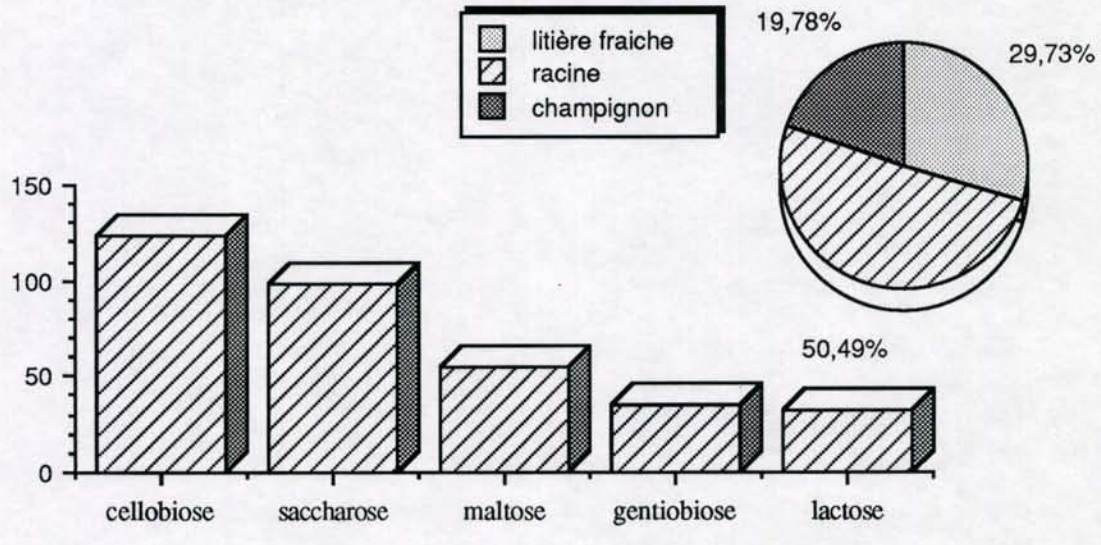


Fig. 3 : Activités enzymatiques des ouvriers d'Ancistrotermes guineensis.
Enzymatic activities of A. guineensis workers.



Préférendum alimentaire :

Deux zones sont dégagées de tout paillis et dans chacune de ces zones sont disposés les appâts suivants enterrés ou non : 4 tiges de NCO 376, 4 "bottes" de paillis, 4 souches anciennes et 4 souches jeunes de NCO 376. L'expérimentation est laissée en place 6 jours et relevée tous les deux jours soit 3 fois.

Aucune attaque n'a été observée sur les appats disposés en surface, confirmant ainsi le fait que les *A. guineensis* ne récoltent pas sur le sol.

Appâts	1er relevé	2ème relevé	3ème relevé	% attaque
Paillis	0	0	0	0 %
Souches jeunes	2	4	8	100%
Souches vieilles	0	0	2	25%
Tiges	4	6	8	100%

Il apparait que lorsque le matériel végétal est enterré, les fragments de tiges sont aussi bien attaqués que les racines. En ce qui concerne les racines, le termite présente une nette préférence pour les souches jeunes. Le paillis, enterré ou non, n'est jamais attaqué.

Equipement enzymatique :

La détermination des enzymes digestives a été effectuée sur des termites ouvriers prélevés dans les plantations et congelés pour le transport et le stockage. Les résultats obtenus sont donnés dans la figure 3. Il faut noter, tout d'abord l'importance quantitative des différentes activités enzymatiques détectées. L'ensemble des substrats testés est bien dégradé mais on observe une activité enzymatique particulièrement importante sur les substrats (amidon, maltose, lichénine) spécifiques des racines. Il apparaît donc que la nutrition d'*Ancistrotermes* est assurée en majeure partie aux dépens de la strate racinaire mais qu'il possède cependant un équipement enzymatique suffisamment varié et actif pour dégrader la matière végétale des parties aériennes, en particulier, on peut noter la nette activité saccharase.

Comportement reproducteur :

Tous les nids quelle que soit l'état de la canne ou de l'irrigation présentent des sexués dans le même état de développement. L'essaimage serait donc fixé par le cycle climatique, comme pour les populations de savane, et non par le cycle cultural de la canne. L'essaimage se déroule fin avril début mai, peu de temps après les premières pluies.

Corrélation entre la présence d'*Ancistrotermes guineensis* et différents paramètres culturaux ou climatiques

+ *Variétés de canne* : Deux expérimentations ont été installées sur chacun des blocs suivants plantés en différentes variétés : pivot 25 bloc C planté en N12, pivot 33 bloc A en Q 75, pivot 18 bloc D en NCO 376 et pivot 03 bloc C en B41227. Les appâts sont constitués par des fragments de canne enterrés à 10 cm de profondeur. Tous les deux jours, le nombre de cannes attaquées est relevé. Il apparait que les termites consomment plus nettement les cannes des variétés NCO 376, Q 75 et B41 227 quelle que soit la variété de cannes sur laquelle les termites se nourrissent habituellement.

+ *Catégories* : le coefficient de corrélation obtenu (R = 0,4) n'est pas significatif, il n'existe pas de corrélation entre l'importance des nids de termites et le nombre de repousses des cannes.

+ *Profil racinaire* : le coefficient de corrélation est là aussi non significatif (R = 0,37), les infestations ne seraient pas corrélées à la profondeur racinaire.

+ *Rendement* : là aussi, le coefficient de corrélation n'est pas significatif (R = 0,39).

+ *Nématodes* : il n'existe visiblement aucune corrélation entre la présence de nématodes (Reversat, 1991) dans les parcelles et leur infestation en termites (R = 0,00).

+ *Traitements* : que l'on considère le traitement au Dursban (R = 0,003) ou celui au Temik (R = 0,43), les coefficients obtenus indiquent très clairement qu'il n'y a aucune relation (négative ou positive) entre ces traitements et l'état d'infestation des parcelles.

+ *Hauteur de la nappe phréatique* : Il existe une très nette corrélation entre la hauteur de la nappe phréatique en saison des pluies et le nombre de meules d'*Ancistrotermes* dans les pivots (R = 0,89).

CONCLUSION

Le termite *Ancistrotermes guineensis* est, en 1992, présent dans tous les pivots de la SONASUT avec une densité pouvant atteindre plus de 20 meules par souche de canne. Cette densité est en nette augmentation depuis 1990.

Cette étude a montré que ce termite se nourrissait essentiellement aux dépens de la strate racinaire de la canne mais qu'il était susceptible de consommer des tiges de canne vivante adulte comme cela avait été noté à la SOGESCA (RCA) pour les espèces *Microtermes subhyalinus* et *Ancistrotermes periphrasis* (Renoux *et al.*,1991). De plus, les ouvriers d'*A. guineensis* sont capables d'effectuer un choix dans les différentes variétés de canne: les NCO376, les Q75 et les B41227 étant plus attaquées que les autres variétés.

Les meules d'*A. guineensis* présentent une dynamique en relation avec le cycle cultural de la canne et non pas, comme c'est le cas en savane, le cycle climatique. Par contre, le cycle reproducteur est le même en savane que dans les plantations de cannes, c'est-à-dire qu'il est directement en relation avec le cycle climatique.

Aucune corrélation n'a pu être faite entre l'infestation en termites et la catégorie de la canne, les traitements insecticides ou nématicides, le profil racinaire, le rendement et la présence de nématodes. Seule la hauteur de la nappe phréatique en saison des pluies influence la population en termites, les pivots inondés présentant toujours un taux en termites largement inférieur à celui des autres pivots.

Bien que les causes de la pullulation d'*A. guineensis* dans les champs de canne à sucre de la SONASUT n'aient pas pu être déterminées avec précision, les nouvelles données concernant sa biologie obtenues au cours de ce travail sont actuellement utilisées pour la mise au point d'une méthode de lutte spécifique qui devrait permettre de résoudre à court terme le problème économique posé par ces termites ravageurs.

REFERENCES

HARRIS W.V. - 1969 - Termite as pests of sugar cane. In *Pests of sugar cane*. Eds. Williams J.R., Metcalfe J.R., Mungomery R.W. and Mathes R., Elsiever, Amsterdam, 225-235.

JOSENS G. - 1972 - Etudes biologique et écologique des Termites de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Thèse d'Université libre de Bruxelles, 262p.

RENOUX J., ROULAND C., MORA P., HASSEN N. - 1991 - Dégâts causés par les termites champignonnistes dans les cultures de canne à sucre en Afrique intertropicale. *Act. 1st Int. Coll. on sugar cane,* **1**, 124-130.

ROULAND C., LENOIR F., LEPAGE M. - 1991 - The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several species of fungus-growing termites. *Comp.*

Biochem. Physiol., **99**, 657-663.

SANDS W.A. - 1977 - The role of termites in tropical agriculture. *Outl. Agric.*, **9**, 136-143.

SEDMAK J.J., GROSSBERG S.E. - 1977 - A rapid, sensitive and versatile assay for protein using Coomassie brillant blue G250. *Anal. Biochem.*, **79**, 544-552.

WILLIAMS J., VILLAROYA H. PETEK F. - 1978 - Galactosidases II, III and IV from seeds of *Trifolium repens*. *Biochem. J.* , **175**, 1069-1077.

WOOD T.G., JOHNSON R.A., OHIAGU C.E. - 1977 - Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern guinea savanna near Mokwa, Nigeria. *Geo.Eco.Trop.*, **1**, 139-148.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 89-93 (1993)

LISTE DES ESPECES DE FOURMIS DU MAROC

Henri CAGNIANT[1] & Xavier ESPADALER[2]

[1]Laboratoire de Bio-Ecologie des Insectes, Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse Cedex (France) et [2]Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, Bellatera, Barcelona (Espagne)

Résumé: La myrmécofaune marocaine, telle qu'elle est actuellement connue, rassemble 186 espèces de fourmis réparties sur 38 genres. Nos investigations ont porté sur le "Maroc atlantique", de l'Océan aux Atlas, la partie orientale ainsi que le Sahara exclus.

Mots-clés: *Formicidae, Maroc, faunistique.*

Abstract: List of ants species from Morocco.
The Moroccan myrmecofauna, as presently known, contains 186 species belonging to 38 genera. Our field investigations were carried out in the "Atlantic Morocco", from the Ocean to the Atlas, the oriental region and the Sahara being excluded.

Key words: *Formicidae, Morocco, faunistics.*

Pour chaque genre, les espèces sont citées par ordre alphabétique. Le signe (#) signifie qu'il s'agit d'une citation de la littérature non retrouvée par nous. Le signe (*) signale un endémique marocain. Les espèces en cours de description sont notées sp.

Genre *Amblyopone*

A. denticulata (Roger, 1859) (#)
A. emeryi Saunders, 1890

Genre *Proceratium*

P. algiricum Forel, 1899

Genre *Ponera*

P. coarctata (Latr., 1802)

Genre *Hypoponera*

H. eduardi (Forel, 1894)

Genre *Anochetus*

A. ghilianii (Spinola, 1853)

Genre *Dorylus*

D. fulvus (Westwood, 1840)

Genre *Aenictus*

A. vaucheri Emery, 1915

Genre *Leptanilla*

L. revelierei Emery, 1870 (#)
L. vaucheri Emery, 1899

Genre *Stenamma*

S. africanum Santschi, 1939
S. punctiventre Emery, 1908 (#)

Genre *Myrmica*

M. kabylica (Cagniant, 1970)
M. sp. 1
M. sp. 2 (Ifrane, Ktama)

Genre *Aphaenogaster*

A. atlantis Santschi, 1929 (#)
A. baronii Cagniant, 1988 (*)
A. crocea André, 1881
A. curiosa Santschi, 1933 (*)
A. dejeani Cagniant, 1982 (*)
A. espadaleri Cagniant, 1984 (*)
A. fallax Cagniant, 1991
A. gemella (Roger, 1862)
A. leveillei ssp. *laurenti* Santschi, 1939 (*)
A. mauritanica Emery, 1891
A. nadigi Santschi, 1923 (*)
A. praedo Emery, 1908 (*)
A. sardoa ssp. *anoemica* Santschi, 1910 (*)
A. senilis Mayr, 1853
A. sicardi Cagniant, 1990 (*)
A. subterraneoides sensu Forel, 1890
A. theryi Santschi, 1923 (*)
A. tinauti Cagniant, 1992 (*)
A. torossiani Cagniant, 1988 (*)
A. weulersseae Cagniant, 1989 (*)
A. wilsoni Cagniant, 1988 (*)
A. sp. (massif du Sirwa) (*)

Genre *Messor*

M. abdelazizi Santschi, 1921 (*)
M. antennatus Emery, 1908 (*)
M. barbarus (Linné, 1767)
M. berbericus Bernard, 1954
M. brevisponosus Stitz, 1917
M. capitatus (Latr., 1798)
M. foreli Santschi, 1923
M. hispanicus Santschi, 1919
M. lobicornis ssp. *normandi* Santschi, 1929 (#)
M. lusitanicus Santschi, 1929
M. marocanus Emery, 1908 (*)
M. maurus Santschi, 1927
M. medioruber Forel, 1905
M. minor (André, 1883)
M. picturatus Santschi, 1921
M. sanctus Forel, 1905
M. semirufus ssp. *grandinidus* Santschi, 1910
M. sordidus Forel, 1892 (#)
M. striativentris Forel, 1894
M. striatulus Emery, 1891
M. vaucheri Emery, 1908 (*)
M. sp. 1 (Grand Atlas, Anti Atlas, Moyen Atlas méridional) (*)
M. sp. 2 (Oumnass, Fes)

Genre *Goniomma*

G. maurum Santschi, 1926 (*,#)
G. otini Santschi, 1929 (*)

Genre *Oxyopomyrmex*

O. gaetulus Santschi, 1929 (*)
O. sp. 1 (Ifrane)
O. sp. 2 (Aïn el Auda, Sidi Amira, Es Zhiliga, El Had)

Genre *Pheidole*

P. megacephala (Fabr., 1793) (#)
P. pallidula (Nyl., 1848)
P. sinaitica Mayr, 1862

Genre *Cardiocondyla*

C. batesi Forel, 1894
C. mauritanica Forel, 1890
C. wroughtoni (Forel, 1890)

Genre *Crematogaster*

C. antaris Forel, 1894
C. auberti ssp. *laevithorax* Forel, 1902
C. laestrygon ssp. *maura* Forel, 1894

C. saharensis Santschi, 1921 (#)
C. scutellaris (Ol., 1791)
C. sordidula ssp. *marocana* Santschi, 1921 (*)

Genre *Monomorium*

M. areniphilum Santschi, 1919
M. monomorium Mayr, 1855 (#)
M. salomonis ssp. *pestiferum* Santschi, 1921
M. subopacum ssp. *mediterraneum* Mayr, 1861
M. sp. 1 (Ademine)

Genre *Solenopsis*

S. latro ssp. *gaetula* Santschi, 1936 (#)
S. lusitanica Emery, 1915

Genre *Leptothorax*

L. algiricus Forel, 1894
L. anacanthus Santschi, 1912 (*)
L. atlantis Santschi, 1911
L. bucheti Santschi, 1909 (#)
L. bugnoni Forel, 1894
L. cagnianti Tinaut, 1982
L. curtulus Santschi, 1929 (*)
L. fuentei Santschi, 1919
L. gaetulus Santschi, 1923 (*)
L. laurae Emery, 1884
L. marocanus Santschi, 1909 (*)
L. mauritanicus Santschi, 1909 (*)
L. nigritus Emery, 1878
L. obscurior ssp. *retifer* Santschi, 1929
L. oraniensis Forel, 1894
L. pan Santschi, 1936 (*)
L. personatus Cagniant, 1986 (*)
L. productus Santschi, 1918 (*)
L. recedens (Nyl., 1865)
L. santschii Forel, 1905
L. spinosus Forel, 1894
L. suberis Forel, 1894
L. tebessae Forel, 1890
L. theryi Santschi, 1921 (*)
L. trabuti Forel, 1894
L. tyndalei Forel, 1909
L. unifasciatus (Latr., 1798)
L. sp. 1 (Ktama)
L. sp. 2 (Tizi-n-Test)
L. sp. 3 (Dadès)
L. sp. 4 (Jb. Hébri)
L. sp. 5 (Tislit)
L. sp. 6 (Oukaimeden)
L. sp. 7 (Mamôra)

Genre *Epimyrma*

E. algeriana Cagniant, 1968

Genre *Chalepoxenus*

C. brunneus Cagniant, 1985 (*)
C. tramieri Cagniant, 1983

Genre *Tetramorium*

T. biskrensis ssp. *tingitana* Santschi, 1921 (*)
T. caldarium (Roger, 1857)
T. caespitum (Linné, 1758)
T. exasperatum Emery, 1891
T. marocanum Santschi, 1921 (*)
T. semilaeve ssp. *atlantis* Santschi, 1918
T. zahrae Santschi, 1923 (*)

Genre *Myrmecina*

M. graminicola (Latr., 1802)

Genre *Strongylognathus*

S. afer Emery, 1884

Genre *Iridomyrmex*

I. humilis (Mayr, 1868)

Genre *Technomyrmex*

T. vexatum (Santschi, 1920) (#)
T. sp. (Sebta)

Genre *Bothriomyrmex*

B. crosi Santschi, 1920
B. cuculus Santschi, 1920

Genre *Tapinoma*

T. nigerrimum (Nyl., 1886)
T. simrothi Krausse, 1909

Genre *Plagiolepis*

P. crosi Santschi, 1920
P. maura Santschi, 1920
P. schmitzi ssp. *barbara* Santschi, 1911
P. sp. 1 (parasite social)
P. sp. 2 (parasite social)

Genre *Acantholepis*

A. frauenfeldi ssp. *atlantis* Santschi, 1917

Genre *Cataglyphis*

C. albicans (Roger, 1859)
C. bicolor (Fabr., 1793)
C. bombycinus (Roger, 1859)
C. cubicus Forel, 1903 (*)
C. emmae Forel, 1909
C. gaetulus Santschi, 1929 (*)
C. mauritanicus Emery, 1906
C. ruber Forel, 1903

Genre *Camponotus*

C. alii Forel, 1890
C. atlantis Forel, 1890
C. barbaricus ssp. *serotinus* Menozzi, 1922 (*)
C. carinatus (Brullé, 1840)
C. cruentatus (Latr., 1802)
C. erigens Forel, 1894
C. fallax (Nyl., 1856)
C. foreli Emery, 1881
C. hölldobleri Cagniant, 1991 (*)
C. lateralis (Ol., 1791)
C. laurenti Santschi, 1939
C. micans ssp. *asniensis* Santschi, 1939 (*)
C. mozabensis Emery, 1899
C. obscuriventris Cagniant, 1991 (*)
C. pexus Santschi, 1929 (*)
C. seurati Santschi, 1915
C. sicheli Mayr, 1866
C. spissinodis Forel, 1909
C. thoracicus ssp. *magister* Santschi, 1925 (#)
C. thoracicus ssp. *martensis* Forel, 1907
C. tingitanus Santschi, 1929
C. vagus ssp. *ifranensis* Cagniant, 1986 (*)

Genre *Colobopsis*

C. truncatus (Spin., 1808)

Genre *Proformica* (les espèces nord-africaines constitueraient en fait un genre nouveau d'après D. AGOSTI, 1990)

P. theryi Santschi, 1936 (*)
P. menozii Santschi, 1923
P. sp. 1

Genre *Paratrechina*

P. longicornis (Latr., 1802)

Genre *Formica*

F. cunicularia Latr., 1798
F. fusca L., 1758
F. maura Santschi, 1929
F. rufibarbis Fabr., 1794

Genre *Lasius*

L. flavus (Fabr., 1794)
L. grandis Forel, 1909
L. lasioides (Emery, 1869)
L. myops Forel, 1894
L. tibialis Santschi, 1936 (*)

La liste ci-dessus est évidemment provisoire, car si certains genres comme *Aphaenogaster*, *Leptothorax* ou *Camponotus* ont fait l'objet d'une recherche systématique, d'autres restent bien moins connus (comme *Messor*, ou *Tetramorium*). En outre, des massifs d'accès difficile (Tichka, Igdet, Ourgh, Ghat, M'Goun, Mourik, ...) situés au coeur des systèmes atlasiques n'ont pu être atteints. Dans le genre *Aphaenogaster* par exemple, les processus de spéciation procèdent de la spéciation par isolement géographique combiné à une stratification altitudinale (CAGNIANT & ESPADALER, 1991); il est certain que ces massifs montagneux, dépassant généralement 3000 m, renferment des formes endémiques qui restent à découvrir.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Jean-Paul LACHAUD pour ses suggestions et son aide dans la réalisation de ce manuscrit.

RÉFERENCES

AGOSTI D., 1990. What makes the Formicini the Formicini ? *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 295-303.

CAGNIANT H. & ESPADALER X., 1991. Etat actuel des connaissances sur les Fourmis du Maroc: projet d'une faune. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **7**, 133-136.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 95-102 (1993)

PROPRIETES PHYSIQUES ET ETHOLOGIQUES DES PISTES DE SIX ESPECES DE MYRMICINES

Marie-Claire CAMMAERTS[1], Roger CAMMAERTS[1] & Alain DEJEAN[2]

[1]Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire (CP 160/11), Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles; [2]Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Résumé : Nous avons comparé l'évolution temporelle du suivi de pistes artificielles chez six espèces de Myrmicines (*Myrmica rubra, Pheidole pallidula, Tetramorium caespitum, T. semilaeve, T. impurum, T. aculeatum*), en fonction de leur évaporation, de leur renforcement éventuel par les fourrageuses, de la luminosité ambiante, de la présence du facteur synergique situé au niveau du dernier sternite abdominal des ouvrières et de l'humidification du support.

Les rapports entre les propriétés des pistes et certaines caractéristiques écologiques des espèces sont discutés.

Mots-clés : *Myrmicinae, piste, renforcement, synergie, luminosité, humidité.*

Abstract : Physical and ethological properties of the trails of six species of Myrmicinae

We have compared the temporal evolution of the following of artificial trails in six species of Myrmicinae (*Myrmica rubra, Pheidole pallidula, Tetramorium caespitum, T. semilaeve, T. impurum, T. aculeatum*), in relation to the evaporation of the trails, the possible reinforcement by foragers, the ambient luminosity, the synergistic factor present on the workers' last sternite and the moistening of the substratum.

The links between these properties and some ecological characteristics of the species are discussed.

Key words : *Myrmicinae, trail, reinforcement, synergy, luminosity, moisture.*

INTRODUCTION

Nos études éthologiques et chimiques de la piste de plusieurs espèces de fourmis nous ont conduits à nous poser les questions suivantes :
- quelle est la durée d'action des phéromones de piste ?
- les pistes sont-elles renforcées par des exploratrices ?
- le suivi d'une piste et son renforcement sont-ils identiques à la lumière et à l'obscurité?
- l'humidification du support influence-t-elle l'activité de la piste ?

Le présent travail répond à ces questions pour 6 espèces de Myrmicines qui ont déjà fait l'objet d'études en laboratoire. Ceci devrait permettre d'établir un lien entre l'écologie de ces espèces et les caractéristiques physiques et éthologiques de leur piste.

Les Myrmicines étudiées vivent dans des milieux parfois très différents. *Pheidole pallidula* et *Tetramorium semilaeve* nichent dans le sol de milieux secs méditerranéens. Trois espèces peuplent des milieux ouverts de la zone tempérée humide : *Tetramorium caespitum* habite surtout des sols chauds et pauvres (notamment sablonneux), *Myrmica rubra*, des sols tempérés plus riches (prés, jardins, friches), et *Tetramorium impurum*, des sols plus froids et pauvres (jusqu'à 2.400 m d'altitude dans les Pyrénées). Enfin, *Tetramorium (Macromischoides) aculeatum* est une espèce arboricole de la zone équatoriale africaine. Les ouvrières de ces espèces tracent des pistes à l'aide du contenu de

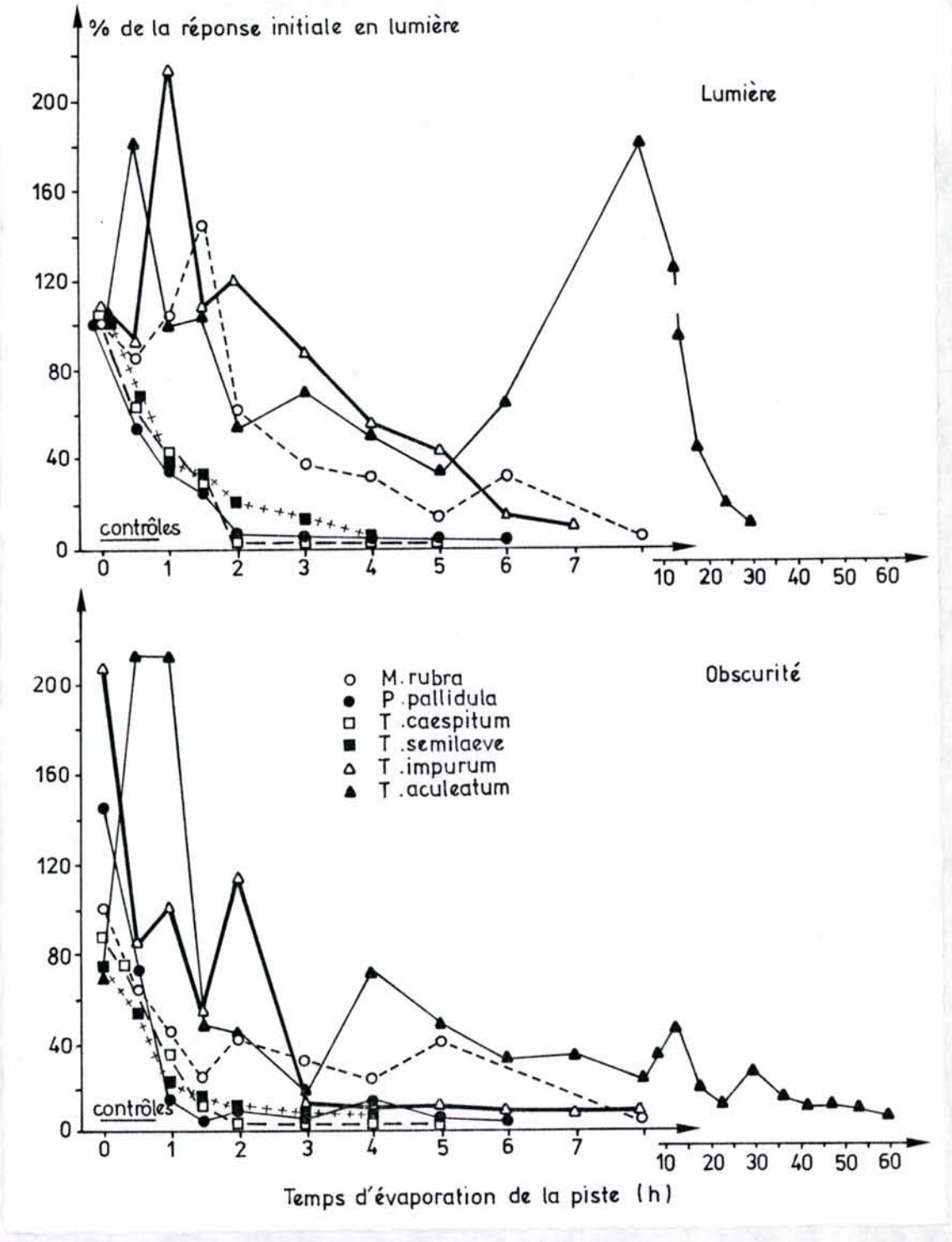


Figure 1. *Evolution temporelle des suivis de piste, à la lumière et à l'obscurité.*

Des pistes tracées depuis différents temps sont présentées aux ouvrières sur leur aire de récolte. Les médianes des nombres d'arcs de 10° parcourus le long des pistes sont exprimées en pourcentage de la réponse initiale observée à la lumière.

Figure 1. *Temporal evolution of the trail following, in the light and in the dark.*

Trails at different ages are presented to workers in the foraging area. The medians of the numbers of 10° arcs followed along trails are given in percentages of the initial response in the light.

leur glande à poison et disposent d'un facteur synergique au niveau de leur dernier sternite abdominal (CAMMAERTS 1982; CAMMAERTS et CAMMAERTS 1990; CAMMAERTS *et al.* 1991; CAMMAERTS *et al.,* inédit; DETRAIN et CAMMAERTS 1991).

MATERIEL ET METHODES

Récolte et élevage. Les espèces étudiées proviennent des régions suivantes : *P. pallidula* et *T. semilaeve* : Pyrénées-Orientales (Banyuls et Cap de Creus) ; *T. caespitum* : Lorraine (Esch-sur-Alzette) ; *T. impurum* : Ardennes (Vierves) ; *M. rubra* : région limoneuse de la Belgique (Bruxelles, La Louvière) ; *T. aculeatum* : Cameroun (Yaoundé, A. Dejean, leg.).

Au laboratoire, des fragments de sociétés sont maintenus dans des éprouvettes en verre dont le fond constitue un réservoir d'eau obturé par un bouchon de coton. Ces tubes sont placés des bacs de polyéthylène qui servent d'aire de récolte et dans lesquels de la nourriture (eau sucrée, insectes morts) est déposée en dehors des périodes d'expérimentation.

Réalisation et présentation de pistes artificielles - Quantification du suivi des ouvrières. Des circonférences (Diamètre proportionnel à la taille des ouvrières : 10 cm pour *M. rubra* et 6,3 cm pour les autres espèces) tracées au crayon sur du papier blanc extra-strong et divisées en arcs de 10°, sont marquées à la plume de normographe d'un extrait acétonique de 1,6 (*M. rubra*) ou 1 (autres espèces) glandes à poison, additionné ou non d'un extrait acétonique de 1,6 (*M. rubra*) ou 1 (autres espèces) derniers sternites d'ouvrière. Les concentrations par cm sont donc identiques pour toutes les espèces. Ces concentrations sont les plus proches de celles optimales (EVERSHED *et al.* 1982; CAMMAERTS et CAMMAERTS 1990; CAMMAERTS *et al.* 1991; CAMMAERTS *et al.*, inédit; DETRAIN et CAMMAERTS 1991). Ces pistes artificielles sont déposées sur une aire de récolte, sans récompense, alimentaire ou autre, et les nombres d'arcs parcourus sans discontinuité par quelques dizaines d'ouvrières sont notés durant 10 minutes. Les pistes sont ensuite enlevées, sauf lors des études du renforcement. Les suivis de piste sont quantifiés par les médianes (et quartiles) des nombres obtenus. Pour mieux comparer les six espèces entre elles, ces médianes sont ensuite exprimées en pourcentage de la réponse initiale observée à l'obscurité (dans le cas de l'étude de l'effet du facteur synergique et de l'humidification des pistes chez *T. aculeatum*) ou à la lumière (dans le cas de toutes les autres études).

Les expériences menées à la lumière le sont dans une ambiance lumineuse d'environ 6000 à 12000 erg/cm^2.sec. Les expériences menées à "l'obscurité" se font dans le noir, une lampe rouge de chambre photographique (environ 1500 erg/cm^2.sec) n'étant allumée au-dessus de l'aire de récolte que durant le temps de comptage.

L'humidification des papiers supportant les pistes est obtenue en plaçant ces papiers sur un drap de coton imbibé d'eau jusqu'au moment de leur présentation aux fourmis.

RESULTATS

Evolution temporelle du suivi de piste (Fig. 1)

Des pistes sont suivies après avoir été maintenues à l'écart des fourmis durant jusqu'à 30 h chez *T. aculeatum*, 7 h chez *M. rubra*, 3 h (à l'obscurité) ou 7 h (en lumière) chez *T. impurum*, 3 à 4 h chez *T. semilaeve*, 2 h chez *T. caespitum* et 1 h 1/2 chez *P. pallidula*.

Les réponses de *T. aculeatum, T. impurum* et *M. rubra* présentent, contrairement à celles des autres espèces, de brusques augmentations qu'un renforcement des pistes expliquerait. Une augmentation correspondrait au passage, durant un comptage, de quelques fourmis renforçant la piste (voir point suivant).

Les cinq espèces européennes suivent mieux leur piste à la lumière, à l'exception de *T. impurum* et *P. pallidula*, qui les suivent mieux à l'obscurité quand les pistes sont à leur

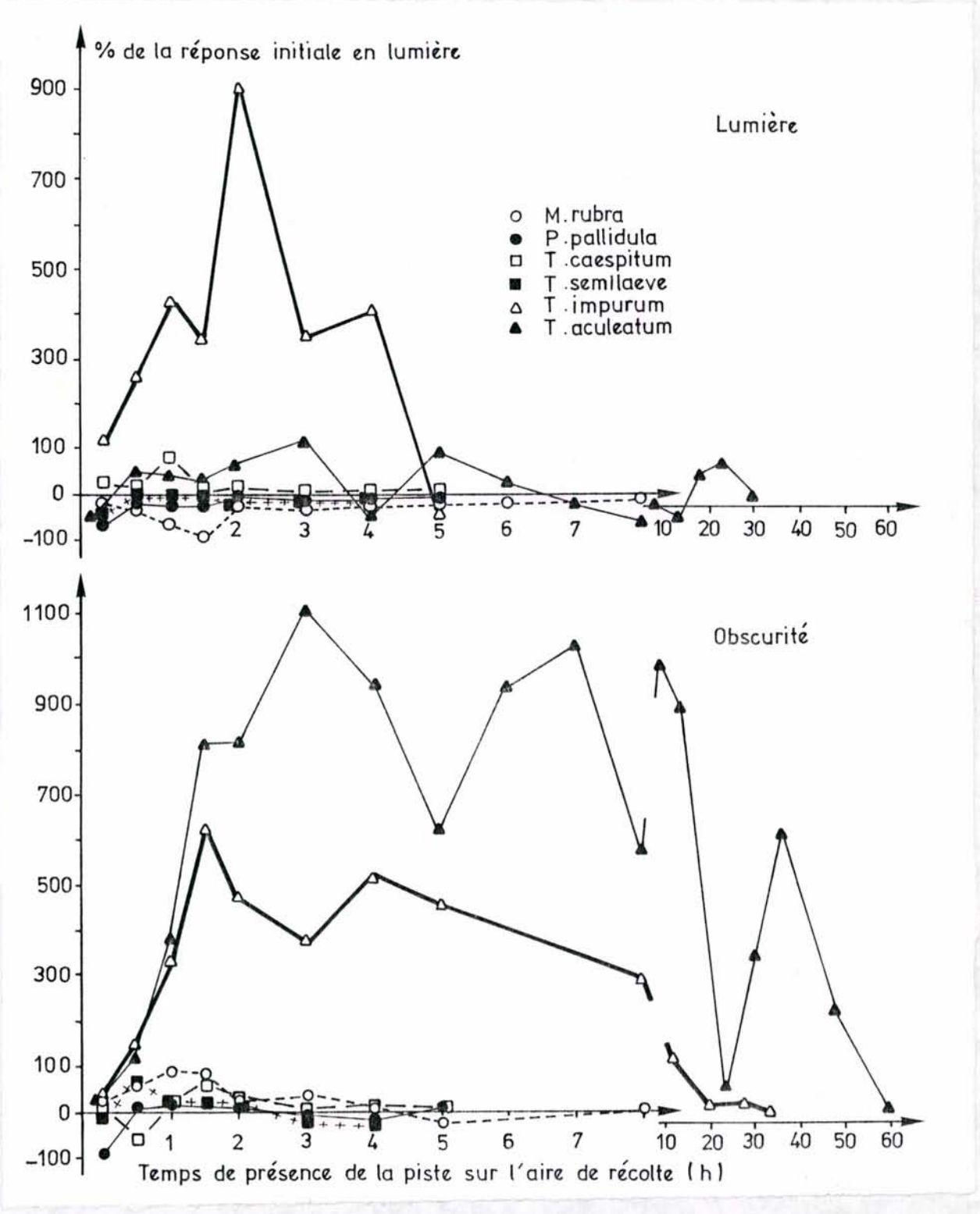


Figure 2. *Renforcement des pistes par les ouvrières à la lumière et à l'obscurité.*

Ce comportement est quantifié par la différence entre les valeurs de suivis de pistes laissées en place sur l'aire de récolte et celles de pistes présentées après avoir été tenues à l'écart des fourmis. Les suivis des fourmis sont quantifiés comme expliqué en Fig. 1.

Figure 2. *Reinforcement of trails by workers exposed to the light or to the dark.*

This behaviour is quantified by the difference between the following of trails remaining in the foraging area and of trails presented after isolation from ants. The trail following is quantified as in Fig. 1.

concentration optimale. L'espèce africaine, *T. aculeatum*, répond tantôt mieux à la lumière, tantôt mieux à l'obscurité.

Renforcement de la piste (Fig. 2)

Des pistes laissées sur l'aire de récolte depuis le temps initial de leur marquage peuvent être renforcées par les fourmis qui les suivent et permettent d'établir des graphiques similaires à ceux de la Fig. 1. Le renforcement peut être mesuré par les différences entre les valeurs des suivis de telles pistes et des suivis de pistes présentées après un temps connu d'évaporation (Fig. 1). Ces différences, représentées en Fig. 2, montrent que le renforcement est prononcé chez *T. aculeatum* et chez *T. impurum*, et plus particulièrement à l'obscurité chez la première de ces espèces. Des 4 autres espèces, *M. rubra* présente la meilleure évidence d'un renforcement, mais faible et à l'obscurité. Il est clair qu'en l'absence de récompense, *P. pallidula* ne renforce pas ses pistes.

Effet du facteur synergique (Fig. 3)

L'effet synergique d'un extrait de dernier sternite peut se déduire de la différence entre les suivis de pistes d'âges connus marquées ou non de cet extrait (Fig. 3). Cet effet est manifeste au début, sauf chez *T. semilaeve*. Chez *T. aculeatum*, il n'apparaît pleinement qu'après 15 minutes car, au départ, une piste augmente fortement la vitesse de déplacement des fourmis (CAMMAERTS *et al.*, inédit). Chez toutes les espèces, sauf chez *P. pallidula*, la synergie diminue rapidement au cours du temps : elle cesse après 15 minutes chez *T. caespitum*, après 15 à 30 minutes chez *T. aculeatum*, 30 à 45 minutes chez *T. impurum*, et 60 minutes environ chez *M. rubra*. Chez *T. impurum* et *T. aculeatum*, elle reprend ultérieurement de manière aléatoire, suite à un renforcement de la piste. Quant à *P. pallidula*, l'effet de son facteur synergique n'est pas très prononcé à sa concentration optimale mais il diminue ensuite lentement, prolongeant ainsi la durée de vie de la piste.

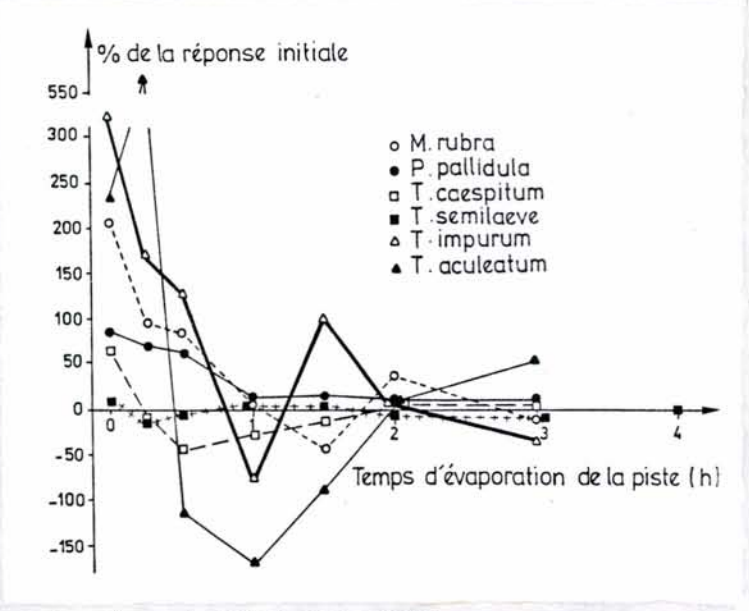


Figure 3. *Effet synergique d'un extrait de dernier sternite.*

Cet effet est quantifié par la différence entre les valeurs de suivis de pistes sèches marquées ou non de cet extrait, à l'obscurité (T. aculeatum) ou à la lumière (autres espèces). La différence est exprimée en pourcentage de la réponse initiale sur piste non marquée d'extrait de dernier sternite.

Figure 3. *Synergistic effect of a last sternite extract.*

This effect is quantified by the difference between the following of dry trails marked or not with this extract, in the dark (T. aculeatum) or in the light (other species). The difference is given in percentages of the initial response on trails not marked with a last sternite extract.

Effet de l'humidification du support sur le suivi de piste (Figs. 4, 5)

Il faut envisager le cas de pistes tracées uniquement avec des extraits de glandes à poison, et celui de pistes plus naturelles, marquées d'extraits de glandes à poison et de derniers sternites.

L'effet de l'humidification du support sur le suivi de la phéromone de piste peut s'évaluer par la différence entre les valeurs des suivis de pistes marquées uniquement de cette phéromone et humidifiées ou non (Fig. 4). Cet effet est négatif, sauf durant les 15 premières minutes d'évaporation, chez *T. impurum* et, à un moindre degré, chez *M. rubra*. L'effet destructeur de l'eau est le plus accentué chez *T. aculeatum*.

L'influence de l'humidification du support sur l'effet du facteur synergique de la piste peut se déceler à travers l'activité de ce facteur sur support humide. Cette activité est donnée par la différence entre les suivis de pistes humidifiées et marquées ou non du facteur (Fig. 5). Chez *P. pallidula*, *T. caespitum*, *T. aculeatum* et *M. rubra*, l'activité du facteur synergique sur support humide est quasi nulle, et entraîne même, chez les trois dernières espèces, des suivis inférieurs à ceux observés sur support sec. L'effet destructeur de l'eau sur le facteur synergique n'est complet qu'après 15 minutes chez *T. impurum* et après 30 minutes chez *T. semilaeve*. Chez cette dernière espèce, l'effet du facteur synergique, si difficile à percevoir sur support sec (Fig. 3), apparaît donc clairement sur pistes humides et subsiste une vingtaine de minutes.

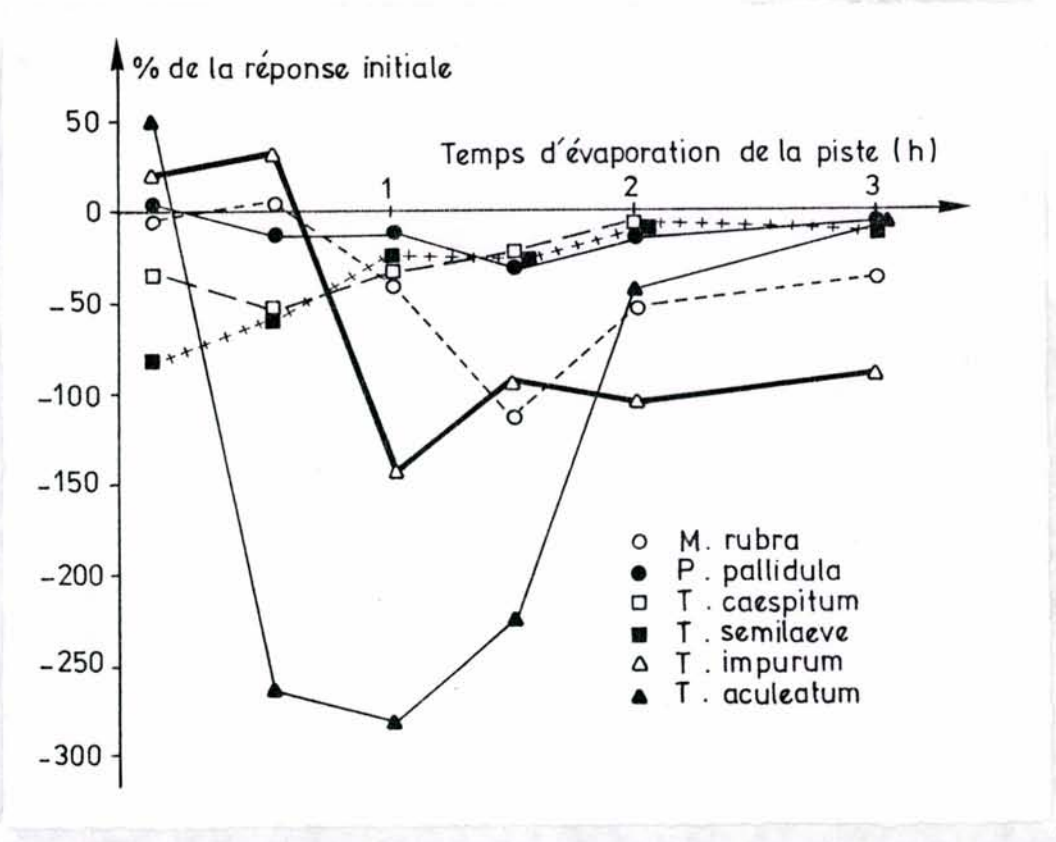


Figure 4. *Influence de l'humidification du support sur l'activité de la phéromone de piste.*

Cette influence est évaluée par la différence entre les valeurs de suivis de pistes marquées de la phéromone et humidifiées ou non, à l'obscurité (T. aculeatum) ou à la lumière (autres espèces). La différence est exprimée en pourcentage de la réponse initiale sur piste sèche.

Figure 4. *Effect of moistening the substratum on the activity of the trail pheromone.*

This effect is evaluated by the difference between the following of trails marked with the pheromone and moistened or not, in the dark (T. aculeatum) or in the light (other species). The difference is given in percentages of the initial response on a dry trail.

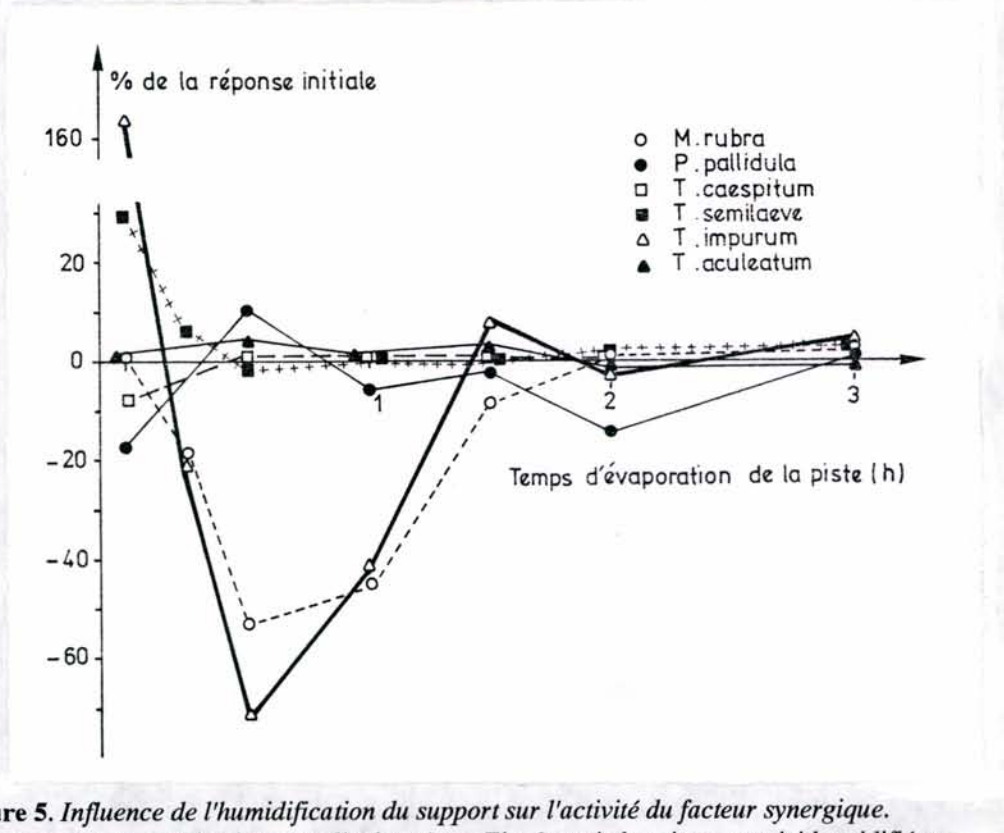


Figure 5. *Influence de l'humidification du support sur l'activité du facteur synergique. La procédure est identique à celle donnée en Fig. 3, mais les pistes sont ici humidifiées.*
Figure 5. *Effect of moistening the substratum on the activity of the synergistic factor. The procedure is identical to that of Fig. 3, except that the trails are moistened.*

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

La durée d'action de la phéromone de piste déposée à sa concentration optimale est la plus courte chez *P. pallidula*, *T. caespitum* et *T. semilaeve* (1 à 4 h), intermédiaire chez *M. rubra* et *T. impurum* (3 à 7 h) et la plus longue chez *T. aculeatum* (30 h environ).

En général, les espèces européennes étudiées suivent mieux leurs pistes à la lumière.

T. aculeatum, *T. impurum* et, dans une moindre mesure, *M. rubra*, renforcent leur piste à l'obscurité, sans récompense.

Sur piste sèche, l'extrait de dernier sternite a un effet synergique très bref chez *T. semilaeve* (durant moins de 10 minutes), durant 15 à 60 minutes chez *T. caespitum*, *T. aculeatum*, *T. impurum* et *M. rubra*, et persistant durant près de 4 h chez *P. pallidula*.

Chez toutes les espèces étudiées, l'humidification du support diminue radicalement, mais plus lentement chez *T. impurum* et *M. rubra*, le suivi des phéromones de piste. L'humidification du support anéantit aussi l'effet du facteur synergique (ce facteur une fois humidifié diminue même parfois l'activité de la phéromone de piste), sauf chez *T. semilaeve* où l'effet synergique persiste durant près de 20 minutes.

L'influence de la lumière sur le suivi et le renforcement des pistes pourrait être liée au mode de vie, nocturne (*T. aculeatum*) ou diurne (espèces européennes), des espèces étudiées.

L'évolution du suivi des pistes est fonction de la quantité restante de phéromone (elle-même fonction de la volatilité, du degré d'adsorption et de la stabilité des substances en cause). Mais elle dépend aussi de la sensibilité et de la réactivité des ouvrières. L'influence de l'humidification du support sur le suivi des pistes s'explique par les différentes solubilités dans l'eau des substances de piste. Les résultats suggèrent que, chez certaines espèces, le mélange "phéromone de piste et facteur synergique" soit plus soluble dans l'eau que la phéromone seule.

La durée d'action des pistes et leur perte d'activité suite à leur humidification sont connues chez d'autres fourmis. Ainsi, les pistes chimiques durent plus de 9 semaines chez *Oecophylla longinoda* (BEUGNON et DEJEAN 1992), 3 semaines chez une *Eciton* (SCHNEIRLA et BROWN 1950), 5 jours chez *Tetramorium bicarinatum* (BLUM et ROSS 1965), 1 jour chez *Monomorium pharaonis* et 2 à 3 heures chez *M. minimum* (BLUM 1966). Les pistes d'*Atta texana* et d'*O. longinoda* persistent sur support humide (MOSER et BLUM 1963; BEUGNON et DEJEAN 1992), celles de *T. bicarinatum*, pas (BLUM et ROSS 1965).

On peut tenter un premier rapprochement entre les particularités écologiques des espèces étudiées dans ce travail et les propriétés physiques et éthologiques de leurs pistes. *Tetramorium aculeatum*, vivant en milieu équatorial, dispose d'une phéromone de piste peu volatile et renforce ses pistes la nuit. Celles-ci sont cependant effacées à chaque pluie, c'est-à-dire quasi journellement. L'espèce méditerranéenne *P. pallidula*, dont la phéromone de piste est volatile et qui ne renforce pas ses pistes, dispose d'un facteur synergique peu volatil qui en prolonge l'activité. *Tetramorium impurum*, vivant en milieux pauvres et souvent froids dispose d'une phéromone de piste assez peu volatile et renforce sensiblement ses pistes. *Tetramorium caespitum* et *T. semilaeve*, qui peuplent des milieux assez pauvres et chauds, ne renforcent guère leurs pistes qu'elles tracent avec des substances volatiles mais elles parviendraient, de ce fait, à distinguer aisément les pistes récentes des plus anciennes. *Myrmica rubra*, de milieux plus riches, semble se situer entre ces extrêmes : elle dispose de phéromones moyennement volatiles et renforce légèrement ses pistes à l'obscurité. Les phéromones de piste et leurs substances synergiques ont sans doute été optimalisées en fonction de l'éthologie et de l'écologie de chaque espèce.

Remerciements. Ce travail a été réalisé grâce au projet CAMPUS "Impact des fourmis arboricoles sur les essences tropicales d'intérêt économique" (108/CD/90).

REFERENCES

BEUGNON, G. et DEJEAN, A., 1992. - Adaptative properties of the chemical trail system of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *Ins. Soc. 39*, 341-346.

BLUM, M.S., 1966. - The source and specificity of trail pheromones in *Termitopone, Monomorium* and *Huberia*, and their relation to those of some other ants. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), 41*, 155-160.

BLUM, M.S. et ROSS, N., 1965. - Chemical releasers of social behaviour. V. Source, specificity and properties of the odour trail pheromone of *Tetramorium guineense* (Formicidae : Myrmicinae). *J. Ins. Physiol., 11*, 857-868.

CAMMAERTS, M.-C., 1982. - Une source inédite de phéromone chez *Myrmica rubra* L. *Ins. Soc., 29*, 524-534.

CAMMAERTS, M.-C. et CAMMAERTS, R., 1990. - Etude éthologique de la phéromone de piste de *Tetramorium semilaeve* et *T. meridionale*. *Actes Coll. Ins. Soc., 6*, 253-260.

CAMMAERTS, M.-C., VERHAEGHE, J.-C., CAMMAERTS, R. et LESSEUX, R. 1991. - A hitherto unknown ethological factor in the ant *Tetramorium impurum* (Myrmicinae). *Behavioural Processes, 23*, 193-203.

DETRAIN, C. et CAMMAERTS, M.-C., 1991. - A new pheromone in the ant *Pheidole pallidula* (Myrmicinae). *Behavioural Processes, 24*, 123-132.

EVERSHED, R.P., MORGAN, E.D. et CAMMAERTS, M.-C., 1982. - 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants. *Ins. Biochemistry, 12*, 383-391.

MOSER, J.C. et BLUM, M.S., 1963. - Trail marking substance of the Texas leaf-cutting ant: source and potency. *Science, 140*, 1228.

SCHNEIRLA, T.C. et BROWN, R.Z., 1950. - Army-ant life and behavior under dry-season conditions. 4. Further investigations of cyclic processes in behavioral and reproductive functions. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 95*, 263-353.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 103-109 (1993)

LE DEVELOPPEMENT DE LA COLONIE DE *POLISTES*. ESSAI POUR UNE APPROCHE FORMELLE

Jacques GERVET et Françoise MEAD

CNRS- Ethologie, 31 Chemin Joseph-Aiguier, F - 13402 Marseille Cédex 09

Résumé : On a essayé de construire un modèle de développement de la colonie de *Polistes* à partir de deux règles de comportement : la règle des cellules libres (DELEURANCE, 1956) et l'existence d'une oophagie nutriciale. Le modèle rend compte de l'impact de l'abondance des proies sur la vie de la colonie, le fonctionnement résultant prenant une valeur adaptative. Il constitue une hypothèse nulle permettant de trouver de nouveaux mécanismes.

Mots-clés : *Polistes, développement colonial, abondance des proies.*

Abstract : The development of the Polistes colony. An attempt of formal approach.

We tryed to build a model for the development of the Polistes' colony, on the basis of two already known behavioral rules : the rule of free cells (DELEURANCE, 1956) and the existence of nutritional oophagy. This model allows to describe the effect of the level of prey availability on the life of the colony. It constitutes a null hypothesis that allows to find new mechanisms.

Key words : *Polistes, colonial development, prey availability.*

INTRODUCTION

On a souligné (REEVE, 1991) la plasticité du système reproducteur chez les Polistes : nombre de fondatrices, taille du nid, forme de la division du travail... varient fortement dans le genre, voire à l'intérieur d'une espèce. On peut aussi bien insister sur l'homogénéité du comportement : structure du nid, forme des rapports sociaux, activité bâtisseuse. Plutôt que d'opposer ces deux aspects, on a recherché comment quelques règles simples, peu variables, peuvent engendrer des variations adaptatives notables selon les conditions écologiques.

L'étude comporte deux étapes :

- le rappel des règles et le calibrage de leur intervention selon les facteurs écologiques ;
- une étude, par simulation, recherchant comment leur jeu combiné modèle le développement de la colonie.

MATERIEL ET METHODES

Règles de fonctionnement.

Deux règles, déjà reconnues par DELEURANCE (1956) sont prises en compte :

- la règle des cellules libres : un alvéole est ajouté au nid lorsque une guêpe sous

motivation de ponte ne trouve pas d'alvéole prêt à recevoir son oeuf ;
- l'oophagie nutriciale : une larve est, durant les premiers jours de sa vie, nourrie avec des oeufs récemment pondus.

Le jeu de ces règles lie le développement du guêpier à la ponte de la fondatrice : la règle des cellules libres ajuste la construction à la ponte. L'oophagie nutriciale, libérant des cellules précédemment occupées, bloque l'accroissement du nid. On néglige, pour le modèle, l'oophagie sans signification alimentaire, qui apparaît dans les colonies polygynes.

Les études expérimentales.

On a agi sur des facteurs écologiques de manière à modifier la mise en jeu de ces règles ; on analyse ensuite les effets en retour sur le développement de la société. Deux modifications ont été opérées :
- un refroidissement ménagé des oeufs, qui retarde leur éclosion et donc la venue de l'oophagie nutriciale ;
- une restriction, diversement sévère, de la disponibilité en proies qui retentit sur l'oophagie nutriciale, une guêpe détruisant d'autant plus d'oeufs qu'elle a moins de proies à sa disposition.

Les résultats ont permis de construire un modèle général qui peut à la fois décrire le développement du nid selon les conditions écologiques et servir d'hypothèse nulle pour mettre d'autres règles en évidence.

RESULTATS

Modèle de développement de la colonie

Nature des paramètres utilisés

Six paramètres conditionnent le développement de la colonie (Tableau I) :

cpo : cadence de ponte, nombre moyen d'oeufs pondus chaque jour ;
do : durée de développement d'un oeuf (de la ponte à l'éclosion) ;
dl : durée de développement d'une larve (de l'éclosion au filage du cocon) ;
dop : durée de la phase operculée, du filage du cocon à l'émergence de l'imago ;
oo : oophagie nutriciale, mesurée en nombre d'oeufs détruits pour nourrir une larve (nombre d'oeufs/larves) ;
ml : mortalité larvaire ; proportion des larves qui meurent avant operculation.

	Refroidissement	Raréfaction des proies
Cadence de ponte	*	
Durée du développement de l'oeuf	*	
Durée du développement larvaire	*	*
Durée du développement du stade operculé	*	
Oophagie nutriciale		*
Mortalité larvaire		*

Tableau I. *Effet de deux facteurs écologiques sur les paramètres de la vie du guêpier.*

Table I. *Effects of two ecological factors on the parameters of the colony-life.*

Schéma général du développement de la colonie

L'utilisation de ces paramètres conduit à un premier schéma de développement du nid, obtenu en donnant à ces paramètres des valeurs proches des valeurs moyennes

observées. Il montre l'apparition de couvées successives d'une taille à peu près constante. La taille du nid plafonne à 32 cellules : la libération de cellules, par émergence d'adultes ou oophagie, est ensuite suffisamment abondante pour permettre l'existence permanente de cellules libres.

Ce modèle permet de repérer quelques indices du développement de la colonie :
- la taille de la couvée larvaire est (do x cpo) ;
- le nombre d'imagos filles qui en résulte est (do x cpo) (1 - ml) ;
- le nombre d'oeufs détruits par oophagie nutriciale pour nourrir une couvée est : (do x cpo) x oo ;
- la durée séparant le début de deux couvées successives est : do (1 + oo). Ces couvées apparaîtront donc aux instants : do ; do + do (1 + oo) ; do + 2 do (1+oo) ;
- la date de l'apparition du premier imago fille, après la première ponte est : do + dl + dop.

Ce modèle suggère quatre remarques :
- Le réglage de l'apparition du premier imago fille et celui de l'apparition des couvées successives relèvent de paramètres pour une part indépendants ; de la sorte, l'état du couvain est très variable au moment où apparaissent les premières descendantes.
- Les paramètres pris en compte sont diversement affectés par les facteurs écologiques que nous avons expérimentés. Il en résulte une grande diversité de variantes dans le développement de la colonie.
- L'évolution du nid le conduit à une taille stable, qu'il ne peut dépasser et qui est pourtant bien plus faible que celle de nombreux nids naturels. Des mécanismes complémentaires doivent donc être recherchés.
- Enfin un modèle plus réaliste devrait prendre en compte une variabilité importante, qui tend à amortir les fluctuations de la courbe.

Effet de l'abondance des proies sur le développement de la colonie

Une baisse de la disponibilité en proies provoque un accroissement de l'oophagie nutriciale, de la mortalité larvaire et de la durée moyenne de développement des larves. L'effet sur les larves ne s'exerce pas uniformément au sein de la couvée : en cas de disette, les larves les plus grosses sont nourries en priorité. L'accroissement de la durée moyenne du développement larvaire résulte surtout d'une augmentation de la dispersion des valeurs : les premières larves de la couvée ont une durée de développement normale ; les suivantes ont une durée qui s'allonge progressivement. La mortalité larvaire, de même, frappe préférentiellement les larves puinées de chaque couvée.

Les paramètres plus haut définis ont permis de simuler le développement du nid pour deux degrés de manque de proies, ces degrés étant définis par des valeurs paramétriques d'ailleurs raisonnables au regard de l'observation. Les simulations consuisent aux remarques suivantes :
- Le manque de proies tend à accroître la durée entre couvées successives mais pas obligatoirement à réduire le nombre de larves présentes sur le nid en un moment précis : seul un jeûne très sévère, plus que dans les conditions simulées, opèrerait une telle réduction,
- Par contre, il retarde la croissance du nid et baisse sa taille finale: le nid ne dépasse pas 20 cellules dans la situation la plus sévère.
- Enfin, la différence la plus forte concerne le nombre d'imagos produits ; le premier imago apparaît, dans les deux conditions, dans le même délai. Mais le nombre des descendants produits varie fortement : après 70 jours, le nombre d'imagos est respectivement de 19 et 10 descendants dans les conditions de jeûne qui ont été simulées.

Influence du couvain sur la ponte

En fait, la cadence de ponte ne reste pas constante au cours de la saison. On a notamment montré (GERVET, 1964) que le couvain exerce une influence stimulante sur la ponte à partir du cinquième jour qui suit la première operculation (Tableau II).

Cette influence exige un couvain abondant. Au niveau du modèle, on systématise ce

constat en posant que la cadence de ponte double quand le nombre d'opercules atteint 10, et se stabilise à cette valeur.

		Périodes (en jours)						
	Avant E	-5 à op	op à +5	+5 à +1O	+10 à +20	+20 à +30	+30 à +40	
cadence de ponte	P	2,2	1,8	2,9	4,2	3,9	4,3	4,3
	F	2,3	1,3	1,5	1,7	1,7	1,6	2
M. & W.		n. s.	n.s.	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02

Tableau II. *Evolution de la cadence de ponte selon l'état de développement du couvain. E : première éclosion ; op : première operculation ; M. & W. : Mann & Whitney*

Table II. *Development of the egg-laying ratio depending on the stage of the colony. E : first hatching ; op : first operculation ; M. & W. : Mann et Whitney*

Cette nouvelle règle accroît fortement la différence entre les lots ; en effet la sous-alimentation retarde le moment où l'importance du couvain atteint 10 opercules. Dans l'hypothèse la plus sévère du modèle théorique, ce nombre n'est même jamais atteint, de sorte que la cadence de ponte ne montre pas l'accroissement correspondant. En utilisant cette règle, on a analysé la variation du nombre de cellules à la fois pour un nid normalement alimenté et pour un nid fortement sous-alimenté ; 70 jours après la première ponte, le nid sous-alimenté stagne à 20 cellules alors que le nid bien nourri atteint une situation d'équilibre à près de 80 cellules. Une telle valeur limite est fréquente, mais il arrive aussi qu'on relève des valeurs bien supérieures, liées à d'autres mécanismes, non examinés ici. On note simplement que les règles utilisées suffisent pour entraîner une différence de taille allant du simple au quadruple.

Production de descendance et conséquences éco-éthologiques

		Nombre de jours écoulés depuis la première cellule											
		34	38	42	46	50	54	58	62	66	70	74	78
Imagos / larves	P	0,2	0,6	1	1,6	2,7	1,5	1,6	2	2,7	5,3	4	2,6
	FI	0,3	0,6	0,5	0,5	0,6	0,9	1	0,7	0,8	1	1,3	1,7
	FII	0,2	0,3	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,4	0,4	0,7	0,8	1,3

Tableau III. Rapport du nombre d'imagos au nombre de larves présentes sur le nid. *Evolution théorique dans 3 conditions différentes de disponibilité en proies. P : proies abondantes ; FI, FII : 2 situations définies de sous-alimentation.*

Table III. Ratio between the number of imagos and the number of larvae. *Theoretical variation under three different conditions of prey-availability. P : abundant preys ; FI, FII : 2 situations of prey-scarcity.*

Dans les divers schémas théoriques le nombre de larves tend à être du même ordre, mais celui des imagos produits diffère fortement. De ce fait, à un niveau écoéthologique on peut estimer que la charge de travail dévolue à chacun de ces imagos varie.

On a examiné, dans trois conditions théoriques, comment varie le rapport du nombre d'imagos déjà émergés au nombre de larves : quand les proies sont abondantes, ce rapport atteint 1 dès le 42ème jour après la première ponte, alors que cette valeur n'est durablement atteinte que vers les jours 70 à 78 dans les deux situations de sous-alimentation étudiées (Tableau III).

Il est probable qu'une telle différence a un effet sur le devenir des imagos. On sait (SOLIS et STRASSMANN, 1990, MEAD et GABOURIAUT, 1992) que l'importance du couvain larvaire est susceptible d'affecter le devenir des imagos nouvellement émergés. On peut supposer qu'une guêpe qui est fortement incitée au travail par la demande larvaire tend à devenir une ouvrière, alors qu'une autre, moins fortement incitée, abandonne la colonie et, soustraite à l'influence du couvain, a plus de chances de devenir une fondatrice au printemps suivant voire, peut être, au cours de la même saison de reproduction.

DISCUSSION

Le modèle ne rend pas compte de tous les avatars possibles de la vie d'une société. Ce que nous voudrions souligner, c'est à quel point un seul facteur écologique, ici une baisse de l'abondance des proies, peut produire des conséquences variées sur la vie ultérieure de la société : taille du nid, nombre d'adultes, taille du couvain... Ces caractéristiques sont engendrées par quelques règles, dont les conséquences s'enchaînent : oophagie nutriciale réglant le nombre d'oeufs, qui règle le nombre de cellules libres, qui règle la construction de nouvelles cellules...

La figure1 montre diverses conséquences du degré d'abondance des proies :

- La rareté des proies entraîne une forte oophagie nutriciale (retardant la naissance ultérieure de larves) et une notable mortalité larvaire, diminuant d'autant la production de nymphes et d'imagos. Par contre, la priorité donnée à l'alimentation des plus grosses larves fait que les premiers imagos apparaissent dans des délais normaux, bien qu'en petit nombre.
- Quand les proies sont abondantes, et donc les larves bien nourries, il y a peu d'oophagie nutriciale et de mortalité larvaire. L'abondance des nymphes qui en résulte exerce une action stimulante sur la ponte, qui quelques semaines plus tard accroît l'abondance du couvain larvaire.

Ces différences retentissent sur le rapport Nombre d'imagos / Nombre de larves :

- Quand les proies sont abondantes, le nombre d'Imagos produits devient rapidement important, nettement plus que celui des larves à nourrir ; en élevage, on observe alors que de nombreux imagos fillles restent inactifs, voire abandonnent le nid : il se peut que certains d'entre eux prennent alors la caste de fondatrice.
- Par contre, quand les proies sont rares, le nombre d'imagos produits est faible ; le rapport imagos/larves augmente plus lentement et, partant, l'incitation à travailler reste forte : les imagos deviennent des ouvrières. Si cette raréfaction est plus poussée encore, il arrive que les larves soient si peu nombreuses, lors de l'apparition des imagos, que leur pouvoir attractif est faible. La société se dissout alors et les imagos se dispersent, pouvant éventuellement devenir des fondatrices.

En fait, ces diverses conséquences ont une valeur adaptative :

- Un couvain larvaire bien nourri donne naissance à des imagos en surabondance par rapport aux besoins alimentaires. L'orientation de certains d'entre eux vers la caste de fondatrice, accroît le potentiel reproducteur de la reproductrice, dans une situation où un surplus d'ouvrières s'avère inutile.
- Par contre, une raréfaction des proies entraîne à la fois la réduction de l'investissement à un petit nombre de descendants et la spécialisation de tous ceux-ci dans l'approvisionnement, de telle manière qu'est exploité de manière optimale un environnement pauvre, pour, en fin de saison, fournir néanmoins quelques reproductrices.

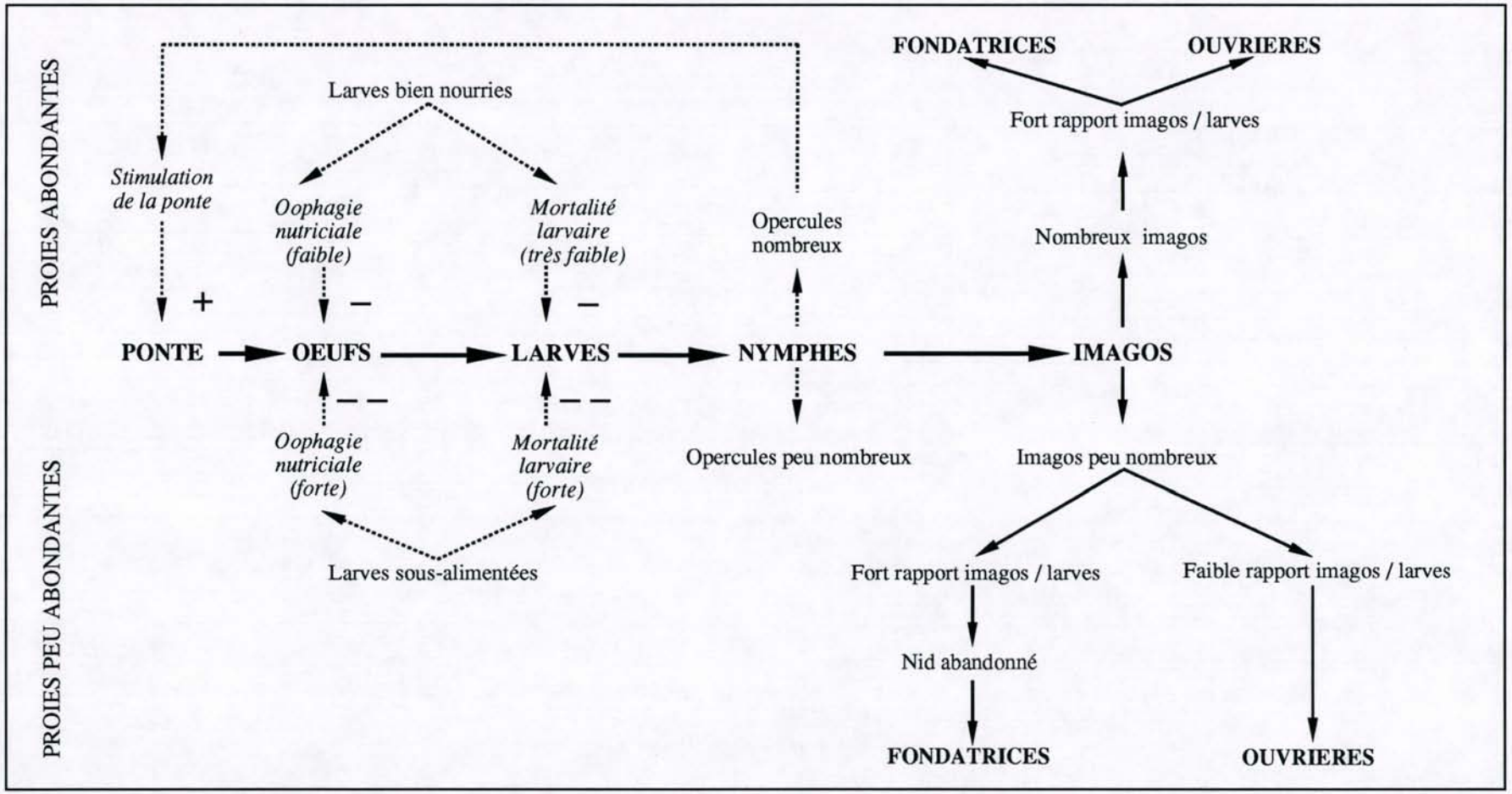


Fig. 1. *Ensemble des processus liant la production des descendantes au degré d'abondance des proies.*
Set of processes binding offspring production to the level of prey availability.

- Enfin, une raréfaction plus forte encore des proies conduit à une dissolution précoce de la colonie : la dispersion des futures fondatrices permet d'attendre des périodes éventuellement plus favorables pour une nouvelle fondation.

REFERENCES

DELEURANCE Ed.-Ph., 1956. Analyse du comportement bâtisseur chez *Polistes* (Hymen. Vesp.). L'activité bâtisseuse d'origine interne. In : *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'Homme*. Paris, Masson, p.105-150.

GERVET J., 1964. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L (Hymen. Vesp.). *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12ème s., **6**, 601-778.

MEAD F. et GABOURIAUT D., 1992. Post eclosion sensitivity to social context in *Polistes dominulus* Christ females. *Ins. Soc.* (sous presse)

REEVE H.K., 1991. Polistes. In : Ross K.R. et Matthews R.W. (eds) : *The social Biology of Wasps*, Ithaca and London, Comstock Publishing Associates, p.99-148.

SOLIS C.R. et STRASSMANN J.E., 1990. Presence of brood affects differentiation in the social wasp *Polistes exclamans* V. (Hymen. Vesp.). *Functional Ecology*, **4**, 539-541.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 111-116 (1993)

LA FLEXIBILITE DE LA CASTE CHEZ LES FEMELLES DE *POLISTES DOMINULUS* (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Françoise MEAD & Danielle GABOURIAUT

CNRS-Ethologie, 31 Chemin Joseph-Aiguier, F-13402 Marseille Cédex 09

Résumé: Les premières descendantes de colonies, parmi lesquelles on trouve les ouvrières, furent séparées de la reine et du nid 20 ou 30 jours après la date de la première émergence. Nous avons analysé chez ces femelles leur capacité à initier une fondation : - dans les jours qui suivent la séparation d'avec la reine et le nid ; - 2 et 4 mois plus tard ; - l'année suivante, après hivernage. La flexibilité de la caste que nous mettons en évidence chez *Polistes dominulus* est discutée dans le cadre des données biologiques de cette espèce.

Mots-clés: *Polistes, fondation, flexibilité de la caste.*

Abstract: **Caste flexibility in *Polistes dominulus* females (Hymenoptera, Vespidae).**

The first colonies'female offsprings, which included workers, were separated from the queen and the nest 20 or 30 days after the date of the first emergence. We analysed the ability of these females to initiate a colony founding : - within the some days following the separation ; - 2 or 4 months later ; - the following year, after wintering. The caste flexibility observed in *Polistes dominulus* is discussed in the light of the biological data on this species.

Key words: *Polistes, colony founding, caste flexibility.*

INTRODUCTION

Chez les Polistes, comme chez la plupart des Guêpes sociales primitives (JEANNE, 1980) il n'y a pas de différences morphologiques entre les reines et les ouvrières. Seuls des critères biologiques et comportementaux permettent de distinguer les deux types de femelles. Les ouvrières qui, très majoritairement émergent en début de colonie, sont caractérisées par une durée de vie généralement courte, mourant soit en fin de saison, soit au cours de l'hiver. Les futures reines apparaissent pour la plupart d'entre elles en fin de colonie. Elles se distinguent des ouvrières en ce qu'elles ne participent pas, ou très peu, aux tâches sociales et ont une durée de vie beaucoup plus longue, puisqu'elles passent l'hiver et fondent au printemps suivant. Physiologiquement, ces femelles sont caractérisées par des ovaires en état de diapause (PRATTE *et al.*, 1982) et par l'abondance des corps gras (EICKWORT, 1969). Chez les espèces sociales qui ne présentent pas de castes morphologiquement distinctes, on a pu en fait constater une certaine flexibilité dans les fonctions - ouvrière ou reproductrice - présentées par les femelles. Dès 1948, PARDI indiquait que dans les fondations polygynes de *Polistes dominulus*, une seule femelle - la dominante - devenait la pondeuse principale et parfois même la seule pondeuse, les autres fondatrices se comportant comme des ouvrières en effectuant les activités de récolte. De même, sur des nids en phase de post-émergence, on a pu observer que la mort prématurée d'une fondatrice - ou son retrait expérimental - fait apparaître parmi les descendantes une reine de substitution, qui commence à pondre des oeufs dans les quelques jours qui suivent la disparition de la reine. Chez les guêpes Polistines, des *potential queens* ont ainsi été

observées chez *P. dominulus* (PARDI, 1948), *P. exclamans* (STRASSMANN, 1981), plusieurs espèces du genre *Ropalidia* (GADAGKAR, 1980 ; GADAGKAR et JOSHI, 1983, 1984 ; STRASSMANN et MEYER, 1883) ainsi que dans le genre *Mischocyttarus* (LITTE, 1979). Chez *P. exclamans* (STRASSMANN, 1981), et *Ropalidia fasciata* (ITO et YAMANE, 1985) on a pu montrer que les femelles de la première couvée qui fondent des nids satellites ont pu être fécondées par des mâles apparus précocement dans la colonie.

Chez *P. dominulus*, on connaît très peu de choses sur les capacités de fondation des premières descendantes des colonies. Dans les conditions naturelles de développement des colonies, nous avons pu observer qu'un certain nombre d'ouvrières quittent la colonie précocement, après un séjour sur le nid variant selon les individus entre 4 et 20 jours. Nous avons pu constater que la disparition d'une ouvrière ne correspond pas obligatoirement à une disparition par mortalité. Que deviennent donc ces femelles qui quittent la colonie précocement ? Le travail présenté ici propose d'étudier au laboratoire les capacités de fondation immédiates ou différées des premières descendantes de colonies, après une séparation de la reine et du nid qui est intervenue 20 à 30 jours après la date de première émergence.

MATERIEL ET METHODES

Les colonies de *P. dominulus* utilisées pour notre expérimentation ont été fondées au laboratoire à partir de femelles récoltées dans la région marseillaise au cours de l'hiver. Dans cette région, les fondations débutent le plus généralement vers la mi-avril. Mais en condition de laboratoire, il est possible d'avancer de deux mois la date de fondation (PRATTE *et al.*, 1984).

Expérimentations. La capacité de fondation des premières descendantes de colonies développées en laboratoire fut étudiée de la façon suivante :

Capacité de fondation "immédiate", après une séparation d'avec la reine et le nid intervenue 21 à 24 jours après la première émergence. Le temps de présence des femelles au sein des colonies a varié selon les individus entre 1 et 24 jours.

Deux lots de colonies furent utilisés pour cette expérimentation :

- 11 colonies (lot I) fondées les 10-12 février (polygynes à la fondation, rendues monogynes dès le début de la phase de post-émergence) eurent leur première émergence entre le 11 et le 27 mars ; pour ces colonies, le retrait de la reine et du nid intervint entre le 1er et le 17 avril ;
- 5 colonies (lot II) fondées plus tardivement les 14-15 avril (4 colonies) et le 14 mai (1 colonie) eurent leur première émergence respectivement les 15-18 mai et le 13 juin ; pour ces colonies, le retrait de la reine et du nid intervint respectivement les 5-9 juin et le 6 juillet.

Au retrait des reines et des nids, les descendantes émergées au cours des deux premières décades de la phase de post-émergence furent placées dans des cages à fondation (24x18x16cm) à raison de 10 femelles environ par cage (les dix originaires de la même colonie). Dès qu'une femelle eut fondé un nid (2 cellules ou plus), elle fut retirée de la cage avec son nid. Quand deux femelles se sont associées pour fonder, elles ont été considérées comme fondatrices, dans la mesure où elles avaient toutes deux récolté du carton et initié le pédicelle. Au bout de 10 à 15 jours, les femelles furent placées dans des cagettes de 18x12x7cm, à l'extérieur sous abri et sans possibilité de construire.

Capacité de fondation "différée", l'année même de l'émergence : une première mise en fondation deux mois après le retrait du nid eut lieu pour les femelles des lots I et II (soit respectivement en juin et août) ; une deuxième mise en fondation eut lieu, pour le lot I seulement, 2 mois plus tard (en août), soit 4 mois après la séparation. Dans l'intervalle séparant les deux tests, les femelles furent à nouveau placées en cagette, à l'extérieur sous abri.

Capacité de fondation l'année suivante, après hivernage. Cinq autres colonies (lot III) fondées entre le 31 mai et le 3 juillet furent utilisées pour cette expérimentation. A l'issue du premier mois d'émergence, les descendantes furent séparées de la colonie et de la reine et placées dans 5 cagettes disposées à l'extérieur sous abri et ce, pendant tout le reste

de la saison et durant l'hiver. A l'issue de l'hivernage (avril-mai), les survivantes furent testées pour leur capacité à fonder un nid.

Observations comportementales. Pendant leur séjour au sein des colonies, les femelles furent observées presque tous les jours, deux heures durant, de façon à déterminer parmi celles-ci les ouvrières et les non ouvrières.

Conditions d'élevage. Les cages furent placées dans un local soumis aux conditions naturelles d'éclairement. Un éclairage supplémentaire par lampes a assuré, pendant 12 heures par jour, une température de 35-40°C. A l'extinction des lampes, la température est descendue à 20-25°C.

RESULTATS

Capacité de fondation "immédiate" des premières descendantes des colonies après la séparation de la reine et du nid.

Après leur séparation de la reine et du nid (intervenue au 21-24ème jour de la phase de post-émergence) toutes les femelles furent testées pour leur aptitude à fonder immédiatement un nid. Le tableau I donne les résultats obtenus avec les colonies précoces du lot I et avec les colonies tardives du lot II.

		Caractéristiques des colonies au retrait du nid				Fondation "immédiate"	
	Colonies	Nb cellules	Nb femelles	Nb ouvrières	Nb non ouvrières	Parmi les ouvrières	Parmi les non ouvrières
Lot I (N=11)	1	73	20	2	18	-	-
	2	104	21	8	13	-	-
	4	55	17	4	13	-	-
	5	58	21	3	18	-	-
	6	96	10	6	4	-	-
	7	94	16	3	13	-	-
	8	62	14	6	8	-	-
	9	88	17	6	11	5	1
	10	45	13	-	13	-	-
	11	37	10	-	10	-	-
	12	95	19	2	17	-	-
Lot II (N=5)	21	128	14	14	0	8	-
	23	80	14	7	7	-*	-
	25	119	24	18	6	2	-
	26	128	24	16	8	16	2
	28	186	19	15	4	12	2

* *3 ouvrières sont mortes accidentellement par défaut de sucre.*

Tableau I. *Capacité de fondation "immédiate", après la séparation des reines et des nids, chez les premières descendantes de colonies. Lot I : colonies fondées en février. Lot II : colonies plus tardives fondées en avril ou mai.*

Table I. *Ability of the colonies' first offspring to found a colony immediately after being separated from nests and queens. Set I : colonies founded in February. Set II : late colonies founded in April or May.*

La comparaison des résultats obtenus fait apparaître une différence sensible entre les deux lots. Sur les 11 colonies du lot I mises en expérimentation, une seule (colonie 9) a permis d'obtenir des fondations avec les descendantes ; et dans cette colonie, sur les 6 fondations obtenues, 5 furent le fait d'ouvrières et 1 d'une femelle non ouvrière. Par contre dans le lot II, on observe que dans 4 colonies sur les 5 mises en expérimentation, des

femelles furent capables d'initier une fondation. Comme dans le cas précédent, il apparaît que les fondations sont initiées dans la très grande majorité des cas (38 sur 42) par des ouvrières. Cependant la proportion d'ouvrières capables d'initier un nid a varié largement d'une colonie à l'autre.

L'examen comparé dans les deux lots de quelques caractéristiques des colonies (nombre de cellules, nombre de femelles émergées, nombre d'ouvrières) fait apparaître deux points : la proportion d'ouvrières au sein des colonies fut en moyenne 3 fois plus faible dans les colonies du lot I (0,22) que dans celles du lot II (0,74) ; la taille des nids y fut aussi beaucoup plus faible, atteignant en moyenne 73 cellules dans le lot I contre 128 dans le lot II, l'accroissement après la 1ère émergence étant pratiquement nul dans le lot I, alors que dans le lot II, les nids se sont accrus de 20 à 30 cellules.

Les différences apparues entre les deux lots dans la capacité de fondation des femelles sont vraisemblablement liées aux caractéristiques des colonies qui, rappelons-le, se sont développées à deux périodes distinctes de l'année, les unes au début du printemps, les autres deux mois plus tard.

Capacité de fondation "différée" l'année même de l'émergence.

Nos résultats montrent qu'il est possible d'obtenir des fondations l'année même de l'émergence : un petit nombre de femelles ont été capables d'initier une fondation 2 mois ou 4 mois après la séparation du nid (tableau II). Contrairement au cas des fondations qui suivent immédiatement le retrait du nid, les fondations obtenues furent cette fois aussi bien le fait d'ouvrières que de non ouvrières.

		1ère fondation "différée"			2ème fondation "différée"		
	Colonies	Nb femelles	Parmi les ouvrières	Parmi les non ouvrières	Nb femelles	Parmi les ouvrières	Parmi les non ouvrières
Lot I (N=11)	1	17	1	-	16	-	-
	2	21	-	-	19	1	1
	4	17	-	-	15	-	-
	5	19	-	-	17	-	-
	6	10	-	-	9	-	-
	7	16	-	-	16	-	-
	8	14	1	-	14	-	-
	9	17	-	-	17	-	-
	10	13	-	1	13	-	-
	11	10	-	-	9	-	-
	12	19	-	2	17	-	1
Lot II (N=4)	21	11	-	-			
	23	10	-	-			
	25	20	-	-			
	26	17	1	-			

Tableau II. *Capacité de fondation des premières descendantes de colonies (lots I et II) 2 mois (1ère fondation "différée") et 4 mois (2ème fondation "différée") après la séparation du nid.*

Table II. *Ability of the first colonies' offspring (Set I and II) to found a colony 2 months (1st "delayed foundation") and 4 months (2nd "delayed foundation") after being separated from the nest.*

Capacité de fondation l'année suivante, après hivernage.

La capacité des premières descendantes de colonies à survivre à l'hivernage puis à fonder (lot III) fut analysée en fonction du temps que les femelles avaient passé au sein des colonies (1-10 jours, 10-20 jours, 20-30 jours) et en fonction de la catégorie sociale -

ouvrière ou non ouvrière - à laquelle elles ont appartenu (tableau III).

	Femelles	Temps passé	Ouvrières			Non ouvrières		
	Nb	dans colonies	Nb	survie	fondations	Nb	survie	fondations
	24	1-10 jours	11	9	(9)	13	13	(13)
Lot III	21	10-20 jours	12	9	(7)	9	7	(6)
	32	20-30 jours	20	6	(5)	12	10	(7)

Tableau III. *Survie à l'hivernage et fondation chez les descendantes du premier mois d'émergence, en fonction du temps passé au sein des colonies.*

Table III. *Survival from wintering and colony founding among the offspring which emerged during the 1st month, in terms of time spent in the colonies.*

Les résultats montrent que, dans la mesure où les femelles ont survécu à l'hivernage, l'aptitude à fonder n'a pas différé entre les femelles quel que soit le temps passé dans la colonie ou la catégorie sociale (dans les conditions d'hivernage du lot étudié, le taux de fondations parmi les survivantes fut en moyenne de 83%). C'est seulement dans la survie à l'hivernage que des différences peuvent apparaître entre femelles, la survie pouvant dépendre, selon la catégorie sociale, du temps passé au sein de la colonie : chez les ouvrières une baisse significative de la survie est apparue lorsque le séjour au sein des colonies a dépassé 20 jours ($P < .02$; test du $\chi 2$).

DISCUSSION

Les expérimentations présentées ici montrent que chez *Polistes dominulus*, des femelles qui furent ouvrières au cours des 20 ou 30 premiers jours de la phase de post-émergence purent, après leur séparation du nid et de la reine, développer une fonction reproductrice et initier un nid, soit dans les quelques jours qui ont suivi le retrait du nid, soit 2 ou 4 mois plus tard, soit encore l'année suivante après l'hivernage.

On connaît depuis longtemps les capacités reproductrices des ouvrières, lorsque les colonies deviennent orphelines ou, en fin de saison, lorsque les femelles ne sont plus soumises à l'action inhibitrice de la reine et pondent alors dans le nid natal des oeufs non fécondés qui donneront des mâles. Plusieurs auteurs dont KHALIFA (1953) pour *P. dominulus* et MAKINO (1989) pour *P. riparius* ont fait état par ailleurs de la capacité des ouvrières à reconstruire un nouveau nid lorsque celui-ci a été détruit. Notre expérimentation de mise en fondation immédiate des premières descendantes de colonies après retrait de la reine et du nid a permis de tester chez toutes les femelles leur capacité à fonder et de préciser les conditions de telles fondations. Nous avons montré que seules les ouvrières furent capables d'initier une fondation dans les quelques jours qui ont suivi le retrait des nids. La capacité de fondation des ouvrières s'est montrée cependant variable d'une colonie à l'autre : d'une part une différence est apparue entre les ouvrières issues de colonies fondées précocement et les ouvrières de colonies fondées plus tardivement ; d'autre part des différences sont apparues entre ouvrières au sein d'un même lot. La capacité de fondation des ouvrières a pu dépendre non seulement des conditions d'éclairement et de température auxquelles les nids ont été soumis mais aussi de la quantité de travail qu'elles ont effectué ou encore des relations de dominance-subordination qu'elles ont pu développer avec la reine ou entre elles. L'absence de fondation immédiate chez la plupart des femelles non ouvrières est en accord avec les résultats d'une étude physiologique effectuée par PRATTE *et al.* (1982) qui ont montré que ces femelles entraient en diapause ovarienne.

Concernant les capacités de fondation des femelles 2 ou 4 mois après leur séparation de la reine et du nid, quelques femelles se sont montrées aptes à initier une fondation. Ces fondations "différées" ont pu être obtenues tant parmi les ouvrières que parmi les non ouvrières. Dans nos régions tempérées la période de reproduction des Polistes qui est relativement courte (avril-septembre), ne permet pas le développement de fondations

tardives ; il en est différemment dans les régions situées plus au sud où la période de reproduction s'étale davantage (février à novembre) offrant aux premières descendantes, qui quitteraient précocement la colonie, la possibilité de fonder leur propre nid. En outre la récolte par KHALIFA (1953) au Caire de femelles tout à fait matures en juin-juillet renforce la possibilité d'une deuxième reproduction par les descendantes de l'année.

Enfin notre expérimentation montre que les premières descendantes de colonies ont la possibilité de survivre et de fonder l'année suivante, dans la mesure où elles n'ont pas été ouvrières ou, si elles l'ont été, ne sont pas restées trop longtemps sur le nid. Ces résultats sont intéressants à analyser dans le cadre des observations en conditions naturelles dans la région de Marseille : les femelles - ouvrières ou non ouvrières - qui quittent la colonie après un séjour sur le nid inférieur à 20 jours auraient la possibilité de se reproduire l'année suivante.

L'ensemble de ces résultats témoigne d'une flexibilité de la caste chez *Polistes dominulus*. La production par les colonies d'individus qui ne sont pas définitivement liés à une caste constitue une stratégie avantageuse permettant à la colonie de répondre à de multiples aléas survenant dans l'environnement. Ainsi dans le cas d'une fin précoce des colonies, ou encore d'une destruction du couvain, des ouvrières auront encore la possibilité de devenir fondatrices, conservant ainsi le potentiel reproducteur des colonies.

REFERENCES

EICKWORT, K., 1969. Separation of the castes of *Polistes exclamans* and notes on its biology (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 16 : 67-72.

GADAGKAR, R., 1980. Dominance hierarchy and division of labour in the social wasp, *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera : Vespidae). *Curr. Sci.* 49 : 772-775.

GADAGKAR, R., et N.V. JOSHI, 1983. Quantitative ethology of social wasps : time-activity budgets and caste differentiation in *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera : Vespidae). *Anim. Behav.* 31 : 26-31.

GADAGKAR, R., et N.V. JOSHI, 1984. Social organization in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 64 : 15-32.

ITO, Y., et SK. YAMANE, 1985. Early male production in a subtropical paper wasp *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 32 : 403-410.

JEANNE, R.L., 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol.* 25 : 371-396.

KHALIFA, A., 1953. Biological observations on *Polistes gallicus* L. and *Polistes foederata* Koch, with special reference to stylopization. *Bull. Soc. Fouad. 1er Entom.* 37 : 371-404.

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

MAKINO, S., 1989. Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius* : two ways to reproduce after the loss of the original nest (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 36 : 116-128.

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

PRATTE, M., C. STRAMBI, J. GERVET, et A. STRAMBI, 1982. Paramètres physiologiques et éthologiques dans un guêpier de *Polistes gallicus* L. *Ins. Soc.* 29 : 383-401.

PRATTE, M., J. GERVET, et S. SEMENOFF T.C., 1984. L'évolution de la production de descendance dans le guêpier de Poliste (*Polistes gallicus* L.). *Ins. Soc.* 31 : 34-50.

STRASSMANN, J.E., 1981. Evolutionary implications of early males and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8 : 55-64.

STRASSMANN, J.E., et D.C. MEYER, 1983. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Anim. Behav.* 31 : 431-438.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 117-120 (1993)

EFFETS COMPORTEMENTAUX DU CHANGEMENT EXPERIMENTAL DE RANG HIERARCHIQUE CHEZ DES FONDATRICES DE *POLISTES DOMINULUS* CHRIST

Michel PRATTE

C.N.R.S. ETHOLOGIE. 31, Chemin Joseph-Aiguier, 13402 Marseille cedex 9

Résumé: L'expérience présentée consiste en l'échange de fondatrices de *Polistes dominulus* Christ provenant de colonies trigynes en phase de pré-émergence. On provoque ainsi la rencontre, sur l'un des deux nids, de deux guêpes de rang Alpha, et, sur l'autre nid, de deux guêpes de rang Bêta. Cette situation induit le changement de rang hiérarchique de l'une des deux femelles mises en présence, et le rétablissement d'une association fonctionnelle est obtenu dans la moitié des cas. Le profil comportemental individuel, observé après les échanges de guêpes, dépend principalement du rang occupé au moment de l'observation. Le principal effet d'un changement de rang est de retarder l'acquisition du comportement correspondant au nouveau rang. L'établissement de ce comportement passe par l'occupation physique d'un espace défini par rapport au nid, puis par la réponse graduelle aux divers stimuli émanant de cet espace.

Mots-clés: *Polistes, fondatrices, rang hiérarchique, profil comportemental*

Abstract: Behavioural effects of experimentally induced change of hierarchical rank on *Polistes dominulus* Christ foundresses.

The experiment consisted of exchanging *Polistes dominulus* Christ foundresses from pre-emergent trigynous colonies. Two Alpha rank wasps were made to meet on one nest, whereas two Beta wasps encountered each other on another nest. This situation induced a change of hierarchical rank in one of the two foundresses brought together. A trigynous association was reconstituted in roughly half of the cases studied. The individual behavioural profiles observed after wasps' exchanges were found to depend mainly on the rank held at the time of observation. The main effect of a wasp's previous rank seems to be the time lag in the acquisition of the behavioural profile corresponding to its new rank. The setting up of the new profile involves first occupying a specific space in relation to the nest, and gradually responding to the various stimuli emanating from this space.

Key words: *Polistes, foundresses, hierarchical rank, behavioural profile*

INTRODUCTION

Il existe, entre les fondatrices associées de *Polistes dominulus* Christ, une hiérarchie linéaire définissant les rangs Alpha, Bêta et Gamma des fondatrices. De nombreuses études de sociétés trigynes en phase de pré-émergence ont montré les caractéristiques physiologiques, endocrines et comportementales liées aux rangs. Pourtant on peut supposer une certaine plasticité comportementale qui se traduirait par la capacité de changer de rang hiérarchique, puis de s'intégrer dans une nouvelle association.

MATERIEL ET METHODES

Des changements de rang sont provoqués expérimentalement en rassemblant sur le nid de l'une d'elles, en présence d'une guêpe de rang Gamma, 2 fondatrices de rang identique, soit Alpha soit Bêta. Si une nouvelle association se forme, l'une des deux guêpes doit changer de rang social: l'une des deux Alpha mises en présence doit devenir Bêta ; de même, lors de la rencontre de deux Bêta, l'une d'elles doit devenir Alpha. Deux groupes de guêpes, de rangs Alpha et Bêta, n'ayant ni rencontré de fondatrices inconnues, ni changé de rang servent de lots témoins (PRATTE, 1989).

Les 36 colonies utilisées dans les lots expérimentaux, et les 31 colonies du lot témoin, sont âgées en moyenne de 3 semaines (depuis la fondation), et contiennent toutes des oeufs, des larves et des nymphes.

Les variables analysées sont les durées consacrées à certains items comportementaux sur une période de 12 heures répartie en 6 jours consécutifs. Les valeurs obtenues dans les différents groupes ont été comparées au moyen de tests statistiques non-paramétriques, appariés (Wilcoxon) et non appariés (Mann-Whitney).

RESULTATS

Formation de nouvelles associations. Après la mise en présence de deux guêpes de même rang, la différenciation de nouveaux rapports de dominance se fait dans un grand nombre de cas (15 cas sur 18 mises en présence de deux guêpes de rang Alpha, 16 cas sur 18 entre deux de rang Bêta), même si elle n'est pas toujours suivie par l'intégration effective dans une association fonctionnelle. Une nouvelle association trigyne est obtenue dans environ la moitié des cas. Parmi les 10 nouvelles associations obtenues après la mise en présence de 2 guêpes Alpha, on obtient 9 guêpes de rang Alpha ayant conservé leur rang après la rencontre, 9 Alpha ayant pris le rang Bêta, et 2 Alpha ayant pris le rang Gamma. Parmi les 9 nouvelles associations réunissant 2 guêpes de rang Bêta, on a 6 Bêta ayant conservé leur rang, 9 Bêta ayant pris le rang Alpha, 3 Bêta ayant pris le rang Gamma.

Effets d'un changement de compagnes sans changement de rang. Les effets du changement de compagnes sont observés en comparant le comportement des guêpes ayant conservé leur rang à celui des fondatrices du lot témoin (Fig.1 1a,1b,1c et Fig.1 2a,2b,2c). Le changement de compagnes affecte surtout le temps consacré aux relations de dominance/subordination, et induit, pour les guêpes de rang Alpha, un repos plus fréquent hors du nid. Il n'y a pas de différences significatives entre les durées des items correspondant au travail social ou à la reproduction.

Effets du changement de rang. Les fondatrices changeant de rang hiérarchique adoptent un profil semblable à celui de guêpes de même rang et n'ayant pas subi de changement: quel que soit leur rang antérieur, les Alpha ont des performances supérieures pour les activités au nid, alors que les Bêta passent plus de temps en activités hors du nid (Fig.1 1b,1c,1d,1e et Fig.1 2b,2c,2d,2e). Les différences entre les groupes d'Alpha peuvent être attribuées à l'effet du rang antérieur: repos au nid, inspection cellulaire et repos sur le gâteau sont significativement différents pour les 3 derniers jours. Il n'y a pas de différences significatives entre les groupes de Bêta. De plus, la comparaison des performances entre les 3 premiers et les 3 derniers jours d'observation montre que la mise en place du comportement est progressive. Si l'occupation des lieux, préférentiellement liée aux rangs, est immédiate (la surface du gâteau cellulaire pour l'Alpha, l'extérieur du nid pour les dominées), la reprise des activités (ponte pour l'Alpha, récoltes pour la Bêta) est retardée.

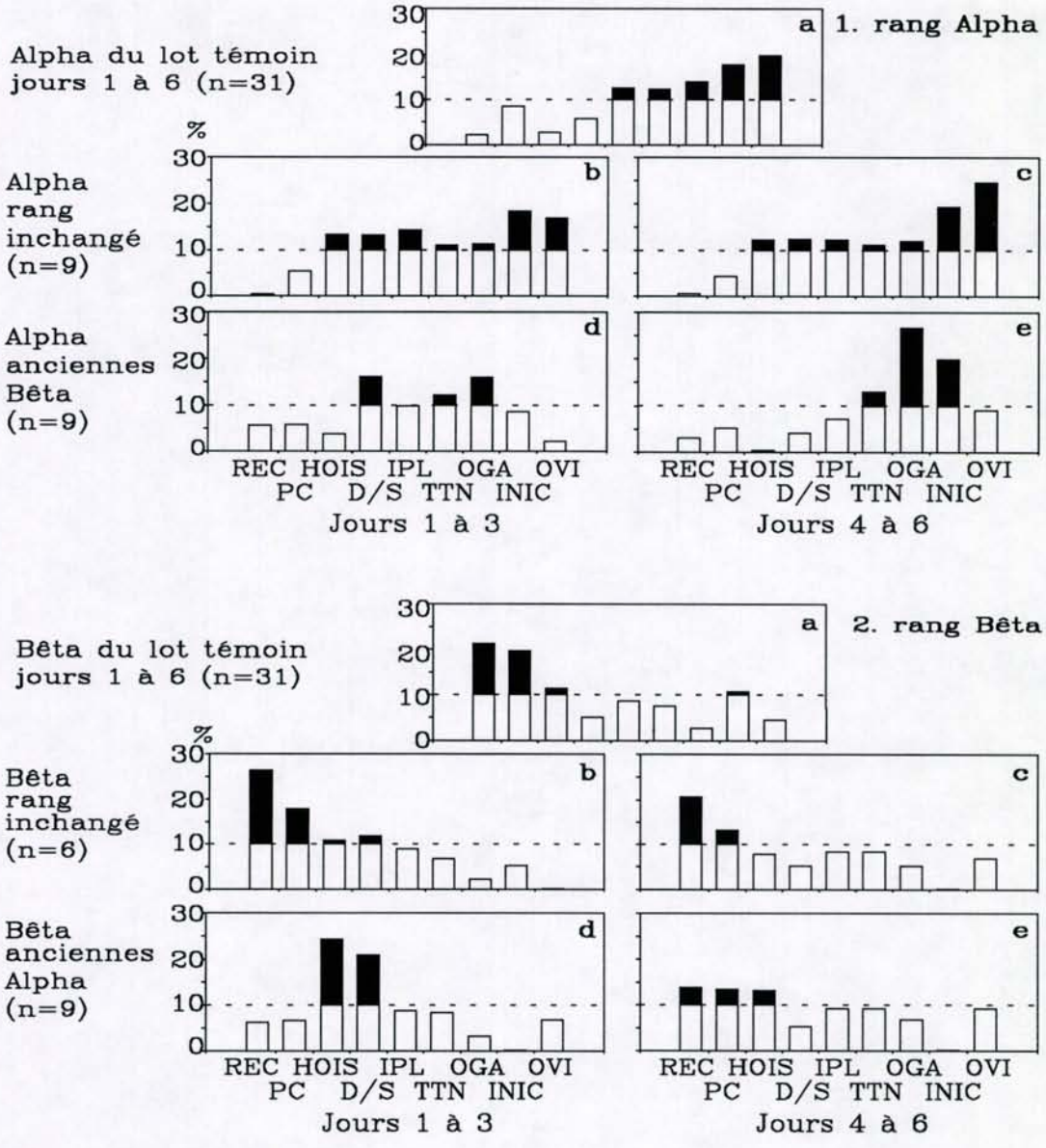


Fig.1. *Profils comportementaux des fondatrices selon leur rang hiérarchique, leur rang précédent et le nombre de jours depuis l'échange de guêpes. En abscisse, les items comportementaux: REC (récoltes alimentaires), PC (récolte de carton pour la construction), HOIS (repos hors du nid), D/S (relations de dominance/subordination), IPL (inspection du nid), TTN (temps total passé au nid), OGA (repos à la surface du gâteau cellulaire), INIC (construction de nouvelles cellules et du pédicelle), OVI (ponte et palpation antennaire de l'oeuf). En ordonnée, les pourcentages sont calculés à partir de la somme, pour les 10 groupes, des moyennes du temps passé dans chaque item, la ligne pointillée correspondant au niveau moyen commun.*

Behavioural profiles of the foundresses depending on their hierarchical rank, their previous rank and the number of days since exchanging wasps. On the abscissa, behavioural items: REC (foraging for food), PC (pulp gathering), HOIS (resting outside the nest), D/S (dominance and subordination relationships), IPL (checking cells), TTN (total time at the nest), OGA (resting on the face of the comb), INIC (cell initiation and pedicel reinforcement), OVI (ovipositing and egg antennating). On the ordinate, percentages are relative to the sum, over the 10 groups, of the average time spent on each item. The dotted line indicates the common average percentage.

DISCUSSION

Une fondatrice de *Polistes* déjà engagée dans une association de fondation peut être induite à adopter un nouveau rang hiérarchique - et un nouveau comportement - dans une nouvelle association avec des guêpes inconnues. L'échec d'un tel changement se situe plus au niveau de l'intégration en une association fonctionnelle qu'à celui de l'établissement de nouveaux rapports hiérarchiques. Les échecs montrent au moins que la différenciation sociale résultant de l'établissement de relations de dominance ne constitue pas un facteur suffisant pour assurer l'intégration d'une nouvelle arrivante dans la société.

Quand une fondatrice change de rang, elle tend à adopter le même profil comportemental que celui d'une fondatrice de même rang n'ayant pas subi de changement hiérarchique. Les différences persistant en fin d'expérience entre les divers profils pourraient indiquer des différences individuelles profondes. Les fondatrices forcées de changer de rang auraient, avant ce changement, simplement tenu le rang social adapté à leurs caractéristiques, ce qui rendrait difficile l'adoption du comportement approprié au rang nouvellement acquis. Cette hypothèse semble peu probable: l'acquisition du rang Alpha, par exemple, est favorisé par la priorité de résidence (PRATTE et GERVET, 1992), par l'état endocrine (RÖSELER *et al.*, 1984) et est lié à la taille de l'ovaire (GERVET, 1964). Mais toutes ces caractéristiques peuvent varier au cours du temps, selon l'histoire individuelle, et ne peuvent donc servir d'indices d'une propriété individuelle supposée stable.

Le principal effet du rang précédemment occupé par la guêpe semble être de retarder l'acquisition du profil correspondant au nouveau rang, le délai étant supérieur pour le passage de Bêta à Alpha que pour celui de Alpha à Bêta. Le retard dans la reprise de la ponte dans le premier cas est une conséquence de la régression ovarienne subie par les subordonnées (PARDI et CAVALCANTI, 1951). A un niveau plus comportemental, le changement plus rapide de profil d'Alpha à Bêta correspond peut-être à l'établissement d'une contrainte immédiatement perceptible par la guêpe qui doit se soumettre à une nouvelle dominante. RÖSELER *et al.* (1986) ont établi qu'une seule rencontre entre deux guêpes a des effets durables sur plusieurs jours grâce à la capacité de mémorisation du rang social. L'établissement du profil comportemental caractéristique d'un rang hiérarchique peut être décrit comme un processus à 2 étapes: d'abord l'occupation physique d'un espace situé par rapport au nid, puis la réponse progressive aux divers stimuli émanant de cet espace.

REFERENCES

GERVET J., 1964. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L. (Hyménoptère Vespidé). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. 12e série 6*:601-778

PARDI L., Cavalcanti M., 1951. Esperienze sul meccanismo della monoginia funzionale in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenopt. Vesp.). *Boll. Zool. 18*:247-252.

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

PRATTE M., GERVET J., 1992. Effects of prior residence and previous cohabitation on the *Polistes dominulus* Christ dominance hierarchy. *Ethology 90*:72-80.

RÖSELER P.-F., RÖSELER I., STRAMBI A., 1986. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp *Polistes gallicus* (L.) (Hymenopera Vespidae). *Monit. zool. ital.* (N.S.) *20*:283-290.

RÖSELER P.-F., RÖSELER I., STRAMBI A., AUGIER R., 1984. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp *Polistes gallicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol. 15*:133-142.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 121-126 (1993)

SWARMING BEHAVIOUR IN *POLYBIOIDES TABIDA* (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

FRANCESCATO E.°, S. TURILLAZZI°, A. DEJEAN°°.

°Dipartimento di Biologia Animale e Genetica, Università di Firenze, via Romana 17, 50125 Firenze (Italia)

°°Faculté de Sciences, Université de Yaoundé, B.P. 812, Yaoundé (Cameroun)

Summary: *Polybioides* is a genus of polistine wasps which lives in the tropical region of the Old World. In these wasps a new nest is founded by a swarm composed of some gynes followed by several workers.

In some experiments performed in Cameroun, during a study on *Polybioides tabida*, we induced swarming of two colonies after transplanting their nests (collected in the field and inevitably in part destroyed) into plastic boxes. The various phases of this collective behaviour were recorded from the time when the boxes were opened until the entire colony settled on their new nesting site and nest construction was initiated. During swarming, some individuals were observed dragging their abdomens on plant leaves on their way from the box to the nesting site. Our observations indicate that recruitment and trail pheromones also exist in this species of still little known genus of swarming polistine. This is similar to what has been observed in species of the south and central american swarming Polistinae.

Key words: *Vespidae, Polistinae, Polybioides, swarming behaviour.*

Résumé: Comportement d' essaimage de *Polybioides tabida* (Hymenoptera, Vespidae).

Polybioides est un genre de guêpes polistines qui vit dans les régions tropicales de l'Ancien Monde. Chez ces guêpes, la fondation d'un nouveau nid est réalisée par un essaim composé de quelques femelles accompagnées de plusieurs ouvrières.

Au cours d'expériences réalisée au Cameroun, lors d'un étude sur *Polybioides tabida*, nous avons induit l'essaimage de deux colonies après avoir transplanté leurs nids (récoltés en nature et inévitablement détruits en partie) dans de boîtes en plastique. Les différentes phases de ce comportament colletif ont été enregistrées, depuis l'ouverture de ces boîtes jusqu'à ce que toute la colonie soit installée dans son nouveau site de nidification et que la construction du nid soit initiée. Au cours de l'essaimage, certains individus ont été observés traînant leur abdomen sur les feuilles des plantes situées sur leur trajet entre la boîte et le site de nidification. Nos observations indiquent qu'un recrutement et des phéromones de piste existent également chez cette espéce appartenant à un genre encore peu connu de polistines essaimantes. Ceci est tout à fait comparable à ce qui a pu être observé chez des espéces de Polistinae essaimantes d'Amérique Centrale et du Sud.

Mots-clés: *Vespidae, Polistinae, comportement d'essaimage.*

INTRODUCTION

Swarm-founding Polistinae are a group of social vespids limited to the tropics. Their main characteristics are:

- a high number of individuals per colony (from hundred to over a thousand adults);
- large sized nests consisting of several combs protected by an envelope;

- new colonies founded by a queen accompanied by a swarm of workers, (JEANNE, 1980).

When they swarm, the wasps move to their new nesting site in a coordinated fashion by means of a communication mechanism based on trail pheromones (CHADAB & RETTENMEYER, 1979; JEANNE, 1981; WEST EBERHARD, 1982). This kind of communication is well known among the social insects and was first described in wasps by Naumann (1975) and Jeanne (1975). Observing various species of seven different genera of neotropical wasps, these authors noted that after leaving their old nest some individuals stroked their abdominal sternites over various types of substrates on their way to the new nesting site. Other individuals stopped on the scented trail, but did not mark it, and followed it through the vegetation. Jeanne (1981) confirmed experimentally that *Polybia sericea* uses chemical communication to migrate to a new nest. This species produces a particular substance in the Richards' gland (RICHARDS 1971, 1978) (situated on the anterior half of the 5th gastral sternite) which is applied during dragging behaviour (when the wasp rubs its abdomen over the substrate as it walks).

The genus *Polybioides* and some species of the genus *Ropalidia* are the only swarm-founding polistine wasps to live in the Old World tropics; *Polybiodides tabida* is found in the tropical forests of west Africa. In his description of the species, Bequaert (1918) states that new colonies are probably founded by swarming. Richards (1969) also analyzed 5 colonies of *P. tabida* and supplied data on the percentage of queens and workers as well as on nest architecture, whilst Van der Vecht (1966) described the typical disposition of the brood in the nest combs in his revision of east Asiatic and Indo-australian species. However, apart from the limited information from Darchen (1976) on colony foundation in *P. tabida*, the biology of this genus is still mostly unknown.

In this work we describe the swarming behaviour of *P. tabida* which was induced in two colonies.

MATERIALS AND METHODS

The experiments were conducted at Yaoundé (Cameroon) on 5th, 7th and 9th of February, 1992. Colonies of *P. tabida* were collected from the forest and taken to the study area, a garden in the town. The nests and their inhabitants were each kept in a small plastic cage (cm 20 X 30 X 20) for approximately two days. The wasps were fed on honey and meat and given water. One nest (N 1) only contained eggs whilst the others contained eggs, larvae and pupae (N 2 and N 3). Some individuals never returned to their nests during captivity. In nest N 1 the wasps devoured all the eggs, and some of the larvae from the cells in nest N 2. Just before the experiments, the cages containing the nests were placed in the centre of the study area (a bare clearing surrounded by trees) where a number of small shrubs were aligned to form a sort of "pathway" in a SW direction in continuation with the line of trees. The experiments began with the opening of the cage doors and the behaviour of the wasps was recorded with a portable videocamera.

RESULTS

Cluster formation

In the first and second experiments (N 1 and N 2), the cages were opened at 09.00 hours. Many individuals began to leave immediately and then, after a few short flights, they returned to the cage door. After a few minutes, the wasps clustered outside the cage in the shade.

More and more individuals joined the original cluster as they left the cage; then the cluster divided into two or three groups with an incessant exchange of wasps between

them.

The following behaviours were observed in the wasps arriving and leaving the periphery of the cluster:

- frequent grooming of wings and abdomen;
- exchange of liquids between individuals;
- antennation between individuals;
- defence position (with raised antennae).

In the middle of the cluster, many of the wasps were heaped one on top of the other and were apparently inactive. Aggressive interactions were never observed, and none of the individuals were seen rubbing their abdomens over the substrate near the cluster.

In this phase the wasps showed no aggression at all towards the observer.

The third experiment (N 3) was held at 15.52. The wasps never formed a true cluster, most of them stayed inside the cage, whilst others gathered outside in small groups of 5-6 individuals.

Swarming

In the first experiment, the wasps began swarming at approximately 10.30 (one and a half hours after the cage door had been opened) and stopped at 12.30. In the second experiment the wasps began swarming around 16.00 (7 hours after the start of the experiment) and stopped at 18.00. The third experiment was interrupted (when the cage door was shut) shortly before sunset, by which time the wasps had not given any signs of swarming.

Dragging behaviour

In the first and second experiments, after cluster formation and the initial orientation flights, some wasps were seen alighting on the leaves of the first shrubs forming the pathway and rubbing their last abdominal sternites in a particular fashion along the edges of the leaves, after which they flew on to the next bushes (Fig. 1). Other individuals flew around the marked leaves. There did not seem to be any special points which the wasps marked more than once.

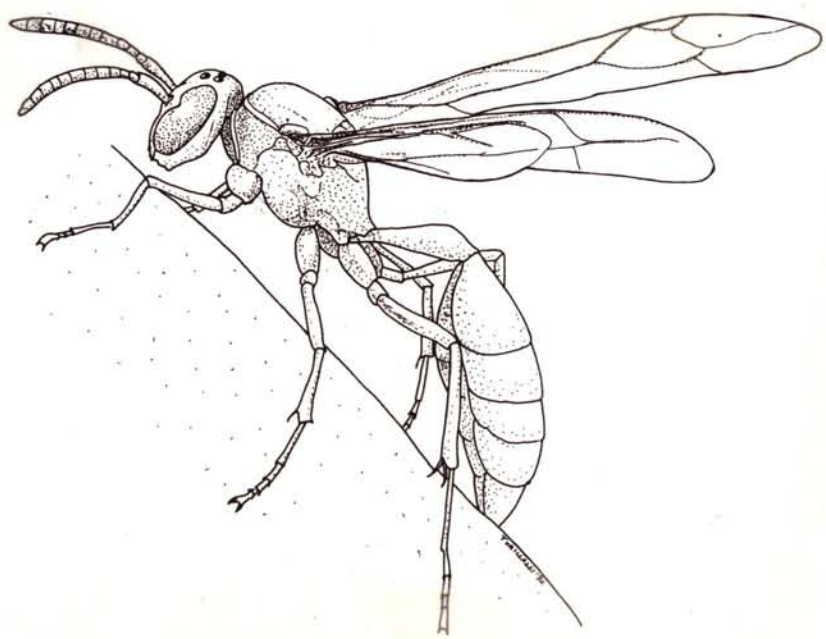


Figure 1. *Femelle de Polybioides tabida en train de traîner son abdomen sur le bord d'une feuille, au cours de l'essaimage.*

Figure 1. *A female of Polybioides tabida while dragging its abdomen over the edge of a leaf during swarming.*

Migration

Swarm migration was progressive: every now and then groups of individuals headed in the direction of the "pathway" following the leaves marked by their companions. In the first experiment (N 1), one marked female which had been followed along the "pathway" returned to the cluster for a few moments, thus confirming the impression that some individuals continue to ply between the new clustering site and the old one. The number of wasps engaged in abdomen stroking then gradually fell as more and more of their companions left the cluster in flight and followed the trail on the shrubs.

When a new aggregation was found (in experiments 1 and 2), the majority of wasps had already left the cluster. Even after the last wasps had left the cage, others still continued to return to inspect it.

In the first experiment, the aggregation (which would eventually have led to the foundation of a new nest since the beginnings of the first comb were already visible by the afternoon) was situated on a palm leaf about 3 metres above ground level and approximately 20 metres from the release point. In the second experiment, nest construction began on the branch of an euphorbia tree, about 2,50 metres above the ground and approximately 13 metres from the release point, and not more than 6 metres from the nest in the first experiment (Fig. 2).

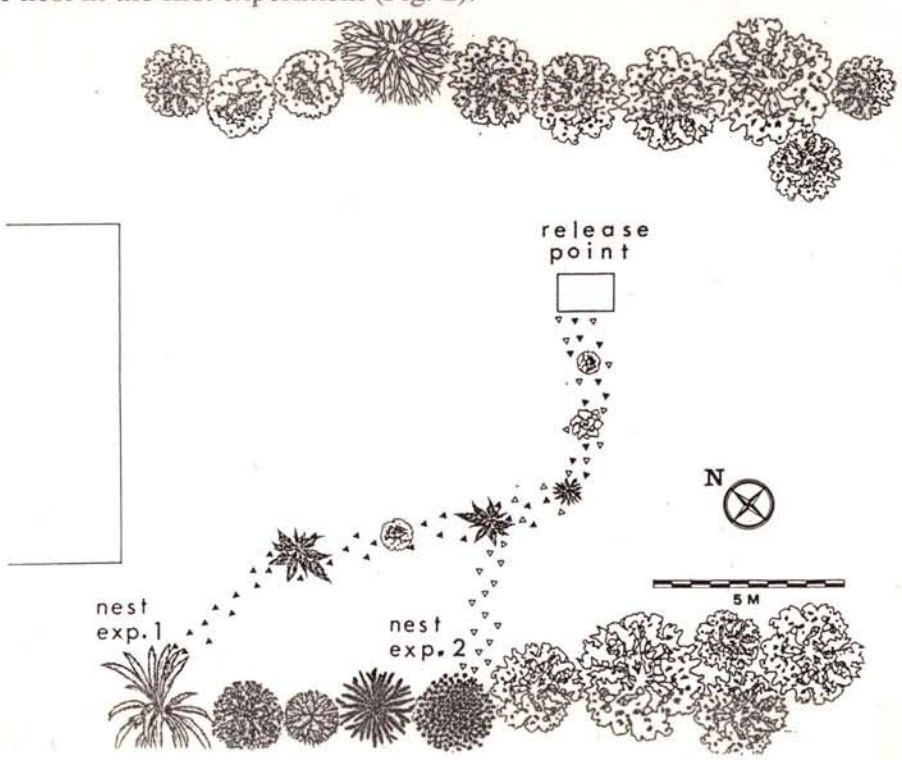


Figure 2. *Pistes suivies par les guêpes essaimantes lors de l'expérience 1 (triangles noirs) et de l'experiences 2 (triangles blancs).*

Figure 2. *Trails followed by the swarming wasps in experience 1 (black triangles) and in experience 2 (white triangles).*

CONCLUSIONS

Swarming in wasp colonies can occur after the departure of some of the queens and workers to found a new colony (reproductive swarm) or because the nest has been

damaged or disturbed by predators or for some other reason (absconding swarm) (RICHARDS & RICHARDS, 1951; WEST EBERHARD, 1982). Although these two types of swarms differ in some important aspects, it is believed that in both cases the wasps use the same mechanisms of communication (WEST EBERHARD, 1982).

The swarming behaviour observed in *Polybioides tabida* is similar to that described in species of neotropical swarming Polistinae (NAUMANN, 1975; JEANNE, 1975; FORSYTH, 1978). In *Polybia sericea*, for example, once the scout workers have found a suitable nesting site, they mark the trail for the rest of the colony by stroking their abdomen over various types of substrate and depositing small amounts of secretion produced by glands on the 5th gastral sternite (Richards glands) (JEANNE, 1981).

Evidently, individuals of *Polybioides* must also migrate by following the trail left by their companions. However, in *P. tabida* the anterior half of the 5th sternite is not modified in any way (see also JEANNE et al., 1983), nor does it bear Richards' glands (unpublished observations), thus the marking behaviour observed in this species probably triggers the release of a secretion produced by some other abdominal glands (perhaps the Dufour's gland).

One other difference that we observed in the swarming behaviour of *P. tabida* with respect to that described in *P. sericea* was the absence of marking behaviour in individuals clustering on the cage walls. The formation of these clusters, however, suggests that *Polybioides* also emit assembly pheromones.

Why the colony in the third experiment (N 3) did not swarm is not clear. In our opinion, the most plausible explanation is that the experiment took place too late in the day, giving the scout wasps only two hours before sunset to find a suitable nesting site. *P. sericea* takes 1-2 days to complete swarming (JEANNE, 1981).

These preliminary data suggest that some form of chemical communication also lies at the base of swarming behaviour in a species belonging to one of the two genera of swarming Polistinae found in the Old World. We hope that confirmation of these observations, future appropriate experiments and morpho-histological studies will help clarify the mechanisms and the origin of this behaviour as well as its relationship to similar manifestation described in neotropical swarm founding Polistinae.

AKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank Dr. C. Coster-Longman for the translation of the English text and Mr. Maurice Tindo who helped us during the collection of the nests in the field.

REFERENCES

BEQUAERT, J., 1918. A revision of the Vespidae of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, with a list of Ethiopian diplopterous wasps. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 39*: 1-384.

CHADAB, R., & C.W. RETTENMEYER, 1979. Observations on swarm emigrations and dragging behavior by social wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche 86*: 347-352.

DARCHEN, R., 1976. La formation d'une nouvelle colonie de *Polybioides tabidus* Fab., (Vespidae, Polybiinae). *C. R. Séances Acad. Sci. Paris (D) 282*: 457-459.

FORSYTH, A.B., 1978. Studies on the behavioral ecology of polygynous social wasps. *Ph. D. dissertation, Harvard University, Cambridge, MA.*

JEANNE, R.L., 1975. Behavior during swarm movement in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche 82*: 259-264.

JEANNE, R.L., 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol. 25*: 371-396.

JEANNE, R.L., 1981. Chemical communication during swarm emigration in the social

wasp *Polybia sericea* (Oliver). *Anim. Behav. 29*: 102-113.
JEANNE, R.L., H.A. DOWNING & D.C. POST, 1983. Morphology and function of sternal glands in polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Zoomorphology 103*: 149-164.
NAUMANN, M.G., 1975. Swarming behavior: evidence for communication in social wasps. *Sciences 189*: 642-644.
RICHARDS, O.W., 1969. The biology of some W. African social wasps (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). *Mem. Soc. Entomol. Ital. 48*: 79-93.
RICHARDS, O.W., 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biol. Rev. (Cambridge) 46*: 483-528.
RICHARDS, O.W., 1978. The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. *British Museum (Natural History), London.*
RICHARDS, O.W., & M.J. RICHARDS, 1951. Observation on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Trans. R. Entomol. Soc. London 102*: 1-170.
VECHT, VAN DER J., 1966. The East Asiatic and Indo-Australian species of *Polybioides* Buysson and *Parapolybia* Saussure (Hymenoptera, Vespidae). *Zool. Verhand. (Leiden) 82*: 1-42.
WEST EBERHARD, M.J., 1982. The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini). pp. 97-128 In: P. Jaisson (edit.), *Social Insects in the Tropics, Vol.1. Université Paris-Nord, Paris.*

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 127-134 (1993)

FLEXIBILITE SOCIALE CHEZ *EVYLAEUS ALBIPES* (F.) (HYMENOPTERA, HALICTINAE)

C. PLATEAUX-QUENU
Laboratoire de Biologie du Comportement et Physiologie
U.R.A. 1293, Université de Nancy I
54506 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

Résumé: Les diverses populations d'*Evylaeus albipes* présentent parfois des modes de vie différents. Dans le sud-ouest de la France (Dordogne), l'espèce produit une première couvée d'ouvrières et de mâles, puis une seconde couvée de sexués: futures fondatrices et mâles. Dans l'est de la France (Lorraine), l'espèce apparaît plus tardivement que dans le sud-ouest, avec un décalage d'environ un mois. Elle produit, non des ouvrières, mais directement, telle une espèce solitaire, une couvée unique de fondatrices et de mâles. On suppose qu'*Evylaeus albipes* possède un potentiel social qui s'exprime ou non, selon les conditions écologiques environnantes. On se demande si la sélection favoriserait le caractère solitaire dans les régions à courte saison chaude et le caractère social dans les régions à longue saison chaude.

Mots-clés: *eusocialité, forme sociale, forme solitaire, polygynie, potentiel social.*

Summary: Social flexibility in *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).

The various populations of *Evylaeus albipes* may sometimes exhibit different modes of living. In the south-west of France (Dordogne), each foundress produces a first brood composed of workers and males, then a second brood of sexuals: future foundresses and males. In the east of France (Lorraine), the species appears later on, with a delay of one month or so. Each foundress produces directly an only annual brood of future foundresses and males. It is assumed that *Evylaeus albipes* possesses a social potentiality which may or may not be expressed according to the variable environmental conditions. It is wondered if natural selection favours a solitary form in regions with a short warm season and a social form in regions with a long warm season.

Key-words: *eusociality, social form, solitary form, polygyny, social potentiality.*

INTRODUCTION

Les diverses populations d'*Evylaeus albipes*, espèce paléarctique (EBMER 1988), peuvent présenter des modes de vie différents.

Dans le sud-ouest de la France, en Dordogne (PLATEAUX-QUENU 1989), les fondatrices apparaissent vers la mi-avril. Elles produisent, en juin, une première couvée d'ouvrières et de mâles. Les ouvrières sont statistiquement plus petites que leur mère avec un large recouvrement de taille entre les femelles des deux castes. Elles sont très attractives pour les mâles. Elles entrent rapidement en activité, récoltent du

pollen tandis que leur mère, devenue reine, pond. La seconde couvée, résultant de l'activité commune de la mère et de ses filles, comporte les sexués, mâles et futures fondatrices apparaissant en juillet et en août. Les mâles fécondent les femelles, meurent avant l'automne. Les futures fondatrices se nourrissent, sont fécondées, passent l'hiver dans le nid natal. Ceci constitue un cycle classique d'Halictine eusociale annuelle.

Le présent travail concerne la biologie d'une population de l'est de la France (Villers-lès-Nancy) que je compare à celle du sud-ouest.

MATERIEL ET METHODES

Capturées dès leurs premières sorties, en mai et début juin 1991 et 1992, une vingtaine de fondatrices de la population de l'est sont élevées au laboratoire dans les mêmes conditions écologiques que celles du sud-ouest (PLATEAUX-QUENU 1989, 1992): grandes cages avec un volume de vol d'environ un mètre cube et des éléments de nidification remplis de terre de 15 X 37 X 1 cm, flanqués de parois vitrées; petites cages avec un volume de vol de 70 X 40 X 30 cm et des éléments de nidification de 26 X 16 X 1 cm; irrigation de la terre assurée par des cordons en nylon trempant dans l'eau par leurs extrémités libres; fleurs fraîches ou artificielles saupoudrées de pollen (*Cedrus atlanticus*, *Cirsium eriophorum* et *Salix caprea*); abreuvoirs contenant du miel dilué; éclairage assuré par des tubes néon de 18 W et des ampoules halogènes de 150 W placés au-dessus du plafond, vitré, de la cage; photopériode conforme à celle de la nature.

Des pré-conduits en forme d'Y, excavés dans certains éléments, favorisent la formation de nids polygynes en offrant deux entrées convergeant vers un conduit unique.

RESULTATS

1°) Cycle biologique.

E. albipes apparaît dans l'est de la France plus tardivement que dans le sud-ouest, avec un décalage d'environ un mois. J'ai encagé des fondatrices capturées en mai et début juin lors de leurs premières sorties. Elles sont entrées rapidement en activité. Elles ont produit, un mois plus tard,des femelles et des mâles en proportion sensiblement équivalente. Mais les femelles sont restées inactives, ont été fécondées et, après quelques sorties, ne se sont plus montrées.

J'ai constitué des groupes artificiels de 2 ou 3 nymphes femelles orphelines de première couvée: celles-ci n'ont pas, comme les futures ouvrières du sud-ouest (PLATEAUX-QUENU 1991), évolué en petites sociétés constituées d'une pondeuse et d'une ou de deux pourvoyeuses; elles sont demeurées inactives.

J'ai mesuré, à l'aide des paramètres habituels: largeur de la tête, longueur de l'aile, les descendants femelles obtenus en élevage et d'autres récoltés dans la nature en juillet et en août dans le même biotope que leurs mères (et aisément distinguables de celles-ci par leur pilosité intacte et la couleur grise de leurs ailes). J'ai noté qu'aucune

des femelles-filles prélevées dans la nature ne récoltait de pollen. La figure 1, bas, montre qu'il y a superposition de la taille des mères et des filles, en élevage comme dans la nature. La première couvée de la forme *albipes* de l'est est, en fait, une unique génération. Il s'agit d'une forme solitaire, dépourvue d'ouvrières. La forme sociale (figure 1, haut) montre une différence de taille entre les femelles des deux castes avec une large zone de recouvrement. Ce phénomène peut être illustré à l'aide d'exemples précis. La figure 2 montre que dans la forme sociale:
- la reine est la plus grande femelle de la société (l'examen d'une soixantaine de nids d'élevage n'a pas montré une seule exception à cette règle);
- le mâle ou les mâles ont tendance à apparaître avant les ouvrières; leur nombre est généralement inférieur à celui des ouvrières (20 à 50% de mâles selon les sociétés, PLATEAUX-QUENU 1989 et 1991).

Dans la forme solitaire, en revanche:
- la mère n'est pas forcément la plus grande du nid: elle donne naissance à des filles de taille voisine, éventuellement plus grandes qu'elle;
- l'étude de l'ordre d'émergence, indiqué sur la figure 2 par des chiffres arabes, montre que les sexes alternent - et ceci de façon plus ou moins régulière selon les nids- et que la sex ratio est voisine de 1/1.

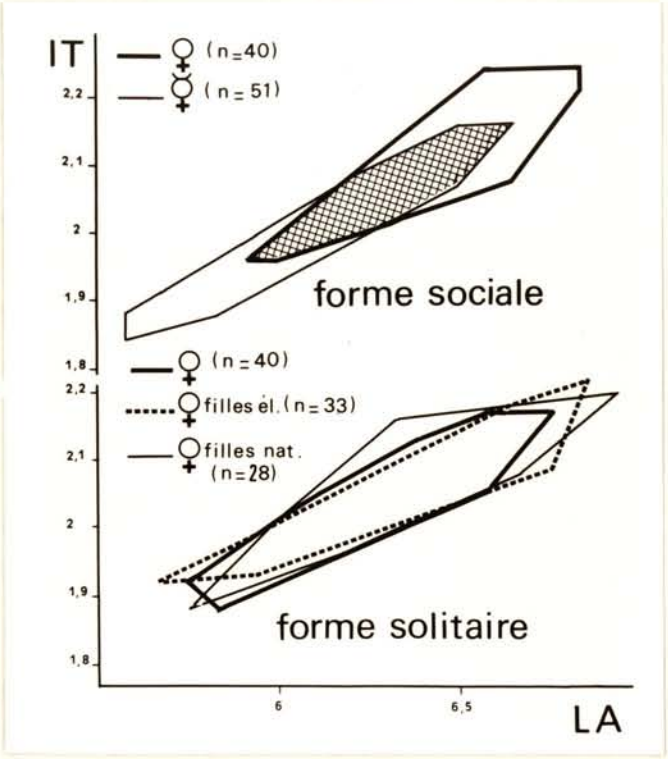


Fig. 1.- Comparaison des formes solitaire (bas) et sociale (haut) d'E. albipes. Variation de taille des fondatrices et de leurs filles (1ère couvée). Forme sociale: l'aire de droite représente les fondatrices, l'aire de gauche les ouvrières (zone de recouvrement en quadrillé). Forme solitaire: les aires représentant les fondatrices (—), les filles d'élevage (--) et les filles naturelles (—) sont superposées. LA: longueur de l'aile, lT: largeur de la tête, en millimètres.

Fig.1.- Comparison between the solitary form (below) and the social one (above) of E. albipes. Size variation of foundresses and their daughters (first brood). Social form: the right-hand area represents the foundresses, the left-hand area the workers (checkered area: size overlap). Solitary form: the areas of the foundresses (—), the laboratory reared daughters (--) and the natural daughters (—) are superposed. LA: wing length, lT: head width, in millimetres.

2°) Caractéristiques biologiques.

- Réouverture des cellules

Les fondatrices de l'est ferment les cellules

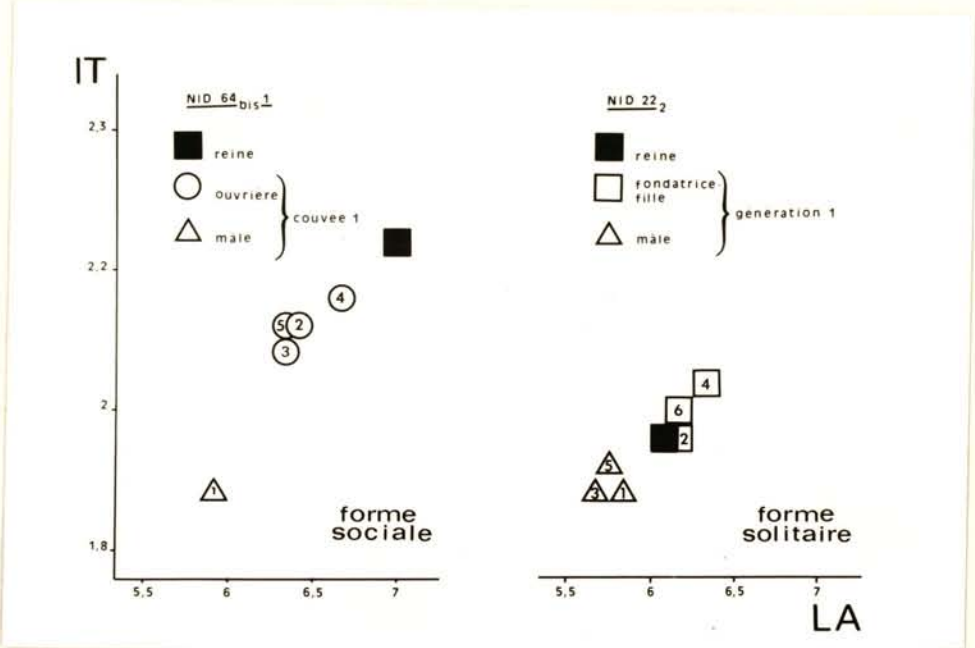


Fig. 2.- Population de deux nids d'E. albipes, l'un de la forme sociale (à gauche), l'autre de la forme solitaire (à droite) à l'éclosion de la première couvée. Les chiffres indiquent l'ordre d'émergence des adultes. LA: longueur de l'aile, lT: largeur de la tête, en millimètres.

Fig. 2.- Population of two nests of E. albipes, one belonging to the social form (on the left hand), the other to the solitary form (on the right hand), after the emergence of the first brood. The numbers indicate the order of emergence of the adults. LA: wing length, lT: head width, in millimetres.

à couvain sitôt l'oeuf pondu sur le pain d'abeille puis les rouvrent périodiquement, inspectent le couvain et referment les cellules de l'extérieur.

- Polygynie

Les fondatrices de l'est ont tendance à s'associer en nids polygynes. 11 fondatrices introduites dans une cage à 5 éléments d'élevage ont donné 5 nids monogynes et 2 nids trigynes. 12 fondatrices introduites dans une cage à 8 éléments ont donné 4 nids monogynes, 2 nids digynes et un nid tétragyne, laissant un élément inoccupé.

Donc: des nids polygynes se forment spontanément lorsqu'on introduit, dans une même cage, plusieurs spécimens de la forme solitaire. La présence de pré-conduits en forme d'Y facilite cette formation.

Dans tous ces nids polygynes, sans exception, l'une des femelles, la plus grande, se différencie en pondeuse, l'autre ou les autres jouant le rôle de pourvoyeuses: une monogynie fonctionnelle (PARDI 1943-1946, DELEURANCE 1950, GERVET 1956) apparaît. La polygynie s'assortit donc obligatoirement de semisocialité *sensu* MICHENER (1969).

- Présence de fondatrices âgées de 2 ans

Certaines fondatrices de la forme solitaire, ayant passé en diapause deux hivers successifs, peuvent manifester une activité au cours de leur deuxième année de vie. L'une d'entre elles est devenue la pon-

deuse principale d'une société trigyne incluant deux autres jeunes fondatrices, les auxiliaires (PLATEAUX-QUENU 1992, fig.7): c'est un cas de "delayed eusociality" ou d'eusocialité différée telle qu'elle a été définie par SAKAGAMI et MAETA (1989) travaillant sur *Ceratina*. Dans un autre exemple, une vieille fondatrice est devenue auxiliaire, travaillant avec deux autres jeunes auxiliaires et une jeune pondeuse, la plus grande du groupe tétragyne. Une vieille fondatrice, comme une jeune, s'adapte à la situation présente, devenant pondeuse ou auxiliaire selon qu'elle est, ou non, la plus grande du groupe.

DISCUSSION

E. albipes présente, selon l'endroit où elle se trouve, une forme solitaire et une forme sociale. La forme solitaire semble être assez largement répandue. Sa présence a été constatée dans l'est de la France (Lorraine, Vosges), au mont Ventoux (collection DESMIER de CHENON), en Suisse vers Le Brassus, au nord de l'Allemagne (communication personnelle de von der HEIDE), en Autriche (courbes phénologiques d'EBMER 1971). La forme sociale n'a été observée, à ce jour, que dans le sud-ouest de la France et en région parisienne. Il semblerait, mais cela reste à confirmer, que la forme solitaire soit plus répandue que la forme sociale. La situation inverse caractérise l'espèce voisine, *E. calceatus* qui, elle, est sociale dans l'est de la France et dont la forme solitaire n'est signalée qu'au mont Yokotsu, au Japon (SAKAGAMI et MUNAKATA 1972).

Résumons, à l'aide du tableau I, les principaux caractères des formes solitaire et sociale faisant apparaître la surprenante flexibilité sociale de l'espèce.

EVYLAEUS ALBIPES

FORME SOCIALE	FORME SOLITAIRE
♀ → ♀♀ + ♂♂ = 1ère couvée	♀ → ♀♀ + ♂♂ = 1ère couvée
♀ + ♀♀ → ♀♀ + ♂♂ = 2ème couvée	= couvée unique
eusocialité immédiate	
inspection des cellules	inspection des cellules
facultatif:	*facultatif:*
polygynie avec semisocialité	polygynie avec semisocialité
eusocialité différée ?	eusocialité différée

Tableau I.- Caractéristiques biologiques comparées des formes sociale et solitaire d'E. albipes.

Table I.- Comparative biological characteristics of the social and solitary forms of E. albipes.

L'eusocialité immédiate correspond à la "non-delayed eusociality" de SAKAGAMI et MAETA (1989). La forme solitaire est totalement dépour-

vue d'ouvrières. L'eusocialité différée, "delayed eusociality" des auteurs précités, n'a pas été démontrée chez la forme sociale d'*E. albipes*. Cependant la capture, en Dordogne, au printemps, de quelques spécimens aux ailes usées parmi les jeunes fondatrices laisse supposer que certains sujets sont capables, comme ceux de la forme solitaire, d'hiverner à deux reprises.

L'inspection des cellules à couvain nécessite leur ouverture. Or l'ouverture des cellules, soit périodique, soit constante, est en corrélation avec le niveau social dans le sous-genre *Evylaeus* (PACKER et KNERER 1985). Les espèces qui rouvrent les cellules ou les laissent ouvertes présentent le niveau social le plus avancé; toutes sont eusociales; on en dénombre six: *albipes* (PLATEAUX-QUENU 1989), *calceatus* (PLATEAUX-QUENU 1973), *linearis*, *cinctipes* (espèce américaine), *malachurus* (KNERER et PLATEAUX-QUENU 1966, KNERER 1983) et *marginatus* (PLATEAUX-QUENU 1959). Or les fondatrices de la forme solitaire d'*E. albipes* pratiquent, tout comme celles de la forme sociale, la réouverture des cellules et l'inspection du couvain.

Par ailleurs, les fondatrices de l'une et l'autre forme ont tendance à se grouper en nids polygynes. Dans la forme sociale, la semisocialité évolue, en été, en eusocialité où deux générations, la mère et les auxiliaires d'une part, les ouvrières d'autre part, se trouvent impliquées. Dans la forme solitaire, la semisocialité n'est évidemment pas suivie d'eusocialité puisque la première couvée est unique. Ceci constitue un phénomène rare chez *Evylaeus*. *E. comagenensis* (PACKER et *al.* 1989, BATRA 1990) représente le seul exemple connu pour avoir, au printemps, des nids polygynes n'évoluant pas en sociétés estivales eusociales. D'après PACKER (1991), la combinaison semisocialité printanière-eusocialité estivale dérive d'une condition ancestrale à fondation monogyne. Si la semisocialité non suivie d'eusocialité était plésiomorphique, elle serait fréquente; or elle est rare. *Evylaeus* ne semble pas avoir emprunté la route semisociale dans son évolution vers l'eusocialité. En revanche une route directe, depuis un ancêtre solitaire jusqu'à l'eusocialité a pu survenir sans étapes intermédiaires (MICHENER 1985). Les formes solitaire et sociale d'*E. albipes*, décrites dans ce travail, semblent étayer ce point de vue.

E. albipes ne semble pas être socialement fixée. Elle a conservé une adaptabilité à des climats qui ne lui permettent pas d'être eusociale. Cette adaptation est-elle écologique, donc réversible au niveau des individus? L'espèce possèderait un potentiel social qui s'exprimerait plus ou moins selon les conditions écologiques environnantes. Cette adaptation est-elle le résultat d'une sélection qui favoriserait le caractère solitaire dans les régions à courte saison chaude et le caractère social dans les régions à longue saison chaude?

Des expériences ultérieures seront entreprises pour tenter de répondre aux questions suivantes:
- peut-on "solitariser" expérimentalement la forme sociale?
- peut-on "socialiser" expérimentalement la forme solitaire?

REFERENCES

BATRA S.W.T., 1990.- Bionomics of *Evylaeus comagenensis* (Knerer and Atwood)(Halictidae), a facultatively polygynous univoltine, boreal halictine bee. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 92, 725-731.

DELEURANCE E.P., 1950.- Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, 230, 782-784.

EBMER A.W., 1971.- Die Bienen des Genus *Halictus* Latr. S. L. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). *Nat. Jb. Linz*, 63-156.

EBMER A.W., 1988.- Kritische Liste der nicht-parasitischen Halictidae Oesterreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). *Linzer biol. Beitr.* 20/2, 527-711.

GERVET J., 1956.- L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym. Vesp.). *Ins. Soc.*, 3, n°1, 159-177.

KNERER G., 1983.- The biology and social behavior of *Evylaeus linearis* (Schenck)(Apoidea, Halictinae). *Zool. Anz., Jena* 211, 3/4, 177-186.

KNERER G. et PLATEAUX-QUENU C., 1966.- Sur l'importance de l'ouverture des cellules à couvain dans l'évolution des *Halictinae* (Insectes Hyménoptères) sociaux. *C. R. Acad. Sc.*, 263, 1622-1625.

MICHENER C.D., 1969.- Comparative social behavior of bees. *An. Rev. Entomol.*, 14, 299-342.

MICHENER C.D., 1985.- From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? *Fortschr. Zool.*, 31, 293-305.

PACKER L., 1991.- The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera: Halictidae): a phylogenetic approach. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29, 153-160.

PACKER L., JESSOME V., LOCKERBIE C., SAMPSON B., 1989.- The phenology and social biology of four sweat bees in a marginal environment: Cape Breton Island. *Can. J. Zool.*, 67, 2871-2877.

PACKER L. et KNERER G., 1985.- Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera; Halictidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 143-149.

PARDI L., 1943-1946.- La "Dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Entom. Univ. Bologna*, 15, 25-84.

PLATEAUX-QUENU C., 1959.- Un nouveau type de société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brullé. *An. Biol.*, 35, 9-10-11-12, 325-345.

PLATEAUX-QUENU C., 1973.- Construction et évolution annuelle d'un nid d'*Evylaeus calceatus* (Scop.)(Hym., Halictinae) avec quelques considérations sur la division du travail dans les sociétés monogynes et digynes. *Ins. Soc.*, 20, n°3, 297-320.

PLATEAUX-QUENU C., 1989.- Premières observations sur le caractère social d'*Evylaeus albipes* (F.)(Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 5, 335-344.

PLATEAUX-QUENU C., 1991.- Potentialités des ouvrières d'*Evylaeus albipes* (F.)(Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 7, 103-110.

PLATEAUX-QUENU C., 1992.- Comparative biological data in two closely related eusocial species: *Evylaeus calceatus* (Scop.) and *Evylaeus albipes* (F.)(Hym., Halictinae). *Ins. Soc.*, 39, n°4, sous presse.

SAKAGAMI S.F. et MAETA Y., 1989.- Compatibility and incompatibility of solitary life with eusociality in two normally solitary bees *Ceratina japonica* and *Ceratina okinawana* (Hymenoptera, Apoidea), with notes on the incipient phase of eusociality. *Jpn. J. Ent.*, 57, 417-439.

SAKAGAMI S.F. et MUNAKATA M., 1972.- Distribution and bionomics of a transpalaearctic eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evylaeus) calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Series VI, *Zool.*, 18, n°3, 411-439.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 135-143 (1993)

INDUCTION DES ARRETS DE VITELLOGENESE CHEZ UN INSECTE SUBSOCIAL: ROLE DES ECDYSTEROIDES ET DU CERVEAU.

Fouad SAYAH, Michel BREUZET & Antoinette KARLINSKY

Laboratoire de Physiologie des Insectes, Université Pierre et Marie Curie
4 Place Jussieu, F-75252 Paris Cedex.

Résumé: Chez la femelle adulte du Dermaptère *Labidura riparia,* deux phases comportementales et physiologiques bien contrastées alternent régulièrement. Au cours de phases d'activité générale, des neurohormones de la *pars intercerebralis* stimulent la synthèse d'hormone juvénile (JH) par le *corpus allatum* et la vitellogenèse se réalise; on constate parallèlement une montée des taux d'ecdystéroïdes. Peu avant l'ovulation s'observe un pic de 20-hydroxyecdysone (20E) et le taux d'hormone juvénile chute. Pendant les phases de soins maternels, des dégénérescences folliculaires s'installent. Des injections de 20E entraînent l'apparition prématurée des dégénérescences folliculaires. L'effet de la 20E est annulé par l'application de JH. Chez des femelles privées de *pars lateralis*, la vitellogenèse se déroule normalement et n'est pas perturbée par l'injection de 20E. Cette hormone n'agit donc pas directement sur l'ovaire ni sur le *corpus allatum.* En conclusion, le cycle de *L. riparia* serait régulé par le jeu d'au moins 2 centres cérébraux et 2 hormones: la *pars intercerebralis* stimule le *corpus allatum* dont la JH induit la vitellogenèse. Celle-ci s'accompagne d'une synthèse d'ecdystéroïdes. Un taux élevé d'ecdystéroïdes inhibe en retour la vitellogenèse, via la *pars lateralis* et probablement par l'intermédiaire d'un facteur allatostatique responsable d'une baisse du taux de JH.

Mots-clés: *Cycle reproducteur, régulations, ecdystéroïdes, hormone juvénile, pars lateralis.*

Abstract: Ovarian arrest induction in a subsocial Insect: role of ecdysteroids and brain.

The Dermaptera *Labidura riparia* females display two contrasting behavioural and physiological phases which alternate all along the imaginal life. During the first period, *pars intercerebralis* neurofactors trigger the juvenile hormone (JH) synthesis to induce the vitellogenesis; a peak of 20-hydroxyecdysone (20E) is observed at ovulation time. During the second period (egg-care period), JH titres are low, vitellogenesis stops and oocytes degenerate. Experimental anticipation of the 20E peak results in premature follicular atresy, which is suppressed by JH treatment. Females deprived of *pars lateralis* display a continuous vitellogenesis which is not disturbed by 20E injections. Thus, ecdysteroids do not act directly on ovaries nor on *corpus allatum*: the *pars lateralis* must be present. In conclusion, we can suggest a new hormonal scheme to explain the regulation of *L. riparia* cycles: the *pars intercerebralis* triggers the *corpus allatum* to produce JH that stimulates vitellogenesis; the concomitant increase of ecdysteroid titers exerts via the *pars lateralis* and probably via an allatostatic factor a feedback inhibition of vitellogenesis.

Key words: *Reproductive cycle, regulation, ecdysteroids, juvenile hormone, pars lateralis.*

INTRODUCTION

Les cycles reproducteurs des Insectes comportent une série d'étapes successives, souvent interdépendantes, et dont la régulation implique l'intervention de nombreux facteurs externes et internes, ces derniers étant essentiellement des facteurs endocrines et neuroendocrines. Des corrélations entre certains évènements physiologiques ou comportementaux et les fluctuations des taux d'hormones au cours des cycles ont souvent été mises en évidence chez les femelles adultes, surtout en ce qui concerne l'hormone juvénile. Chez de nombreuses espèces, cette hormone joue un rôle gonadotrope et stimule la vitellogenèse. Celle-ci se déroule souvent de manière continue, entrecoupée seulement de courtes périodes de ponte. La vitellogenèse peut aussi être interrompue; d'autres étapes s'intercalent alors dans le cycle normal : incubation des embryons, comme chez les blattes; gestation, comme chez certains pucerons ou chez la glossine; soins parentaux, diapause, etc. La régulation de ces diverses étapes n'est pas toujours bien connue.

Nous avons cherché à élucider les contrôles d'une de ces étapes chez un Insecte Dermaptère, *Labidura riparia*. Après une courte période de maturation sexuelle, la femelle de cet Insecte alterne régulièrement deux phases très contrastées tout au long de sa vie imaginale (Fig. 1): des phases épigées d'activité générale - prédation, prise alimentaire, accouplement - et des phases hypogées de soins maternels et de jeûne. Chacune dure une dizaine de jours (Fig. 1) (CAUSSANEL, 1975).

Au cours des premières se déroulent les vitellogenèses, sous le contrôle de l'hormone juvénile gonadotrope, dont la production est elle-même stimulée par un centre cérébral neuroendocrine, la *pars intercerebralis* (CAUSSANEL, 1975; CAUSSANEL et BREUZET, 1980). A la fin de chaque période de vitellogenèse, les oeufs mûrs sont chorionnés et la ponte ovulaire a lieu. Les taux d'hormone juvénile augmentent régulièrement durant la vitellogenèse, puis chutent au moment de la ponte ovulaire (BAEHR et coll., 1982).

La ponte ovulaire marque le basculement physiologique et comportemental de la femelle qui cherche alors à s'isoler, à s'enfouir et commence à jeûner. Si les conditions sont favorables, une ponte massive se produit et la phase de soins maternels commence. Au cours de cette phase, l'évolution des follicules ovariens n'est pas stoppée mais la vitellogenèse n'a pas lieu; en effet, les ovocytes dépassant une certaine taille critique dégénèrent les uns après les autres (CAUSSANEL, 1975). Durant cette phase d'arrêt de vitellogenèse, les taux d'hormone juvénile demeurent faibles. Ils remonteront peu avant l'éclosion des jeunes et assureront la reprise de la vitellogenèse qui accompagne le retour à une nouvelle phase d'activité générale.

Des fluctuations des taux d'ecdystéroïdes ont également été montrées chez les femelles adultes (BAEHR et coll., 1982; VANCASSEL et coll., 1984) mais leur signification et leur éventuelle intervention dans le réglage des cycles restait à établir. Nous avons donc vérifié les corrélations entre ces taux et certains évènements du cycle gonadotrophique (SAYAH et coll., 1991). Très faibles à l'émergence, les taux d'ecdystéroïdes circulants évoluent peu pendant la phase de maturation sexuelle et le début de la phase de vitellogenèse. Ils augmentent rapidement vers la fin de cette période, sont élevés au moment du dépôt du chorion et atteignent un pic au moment de l'ovulation.

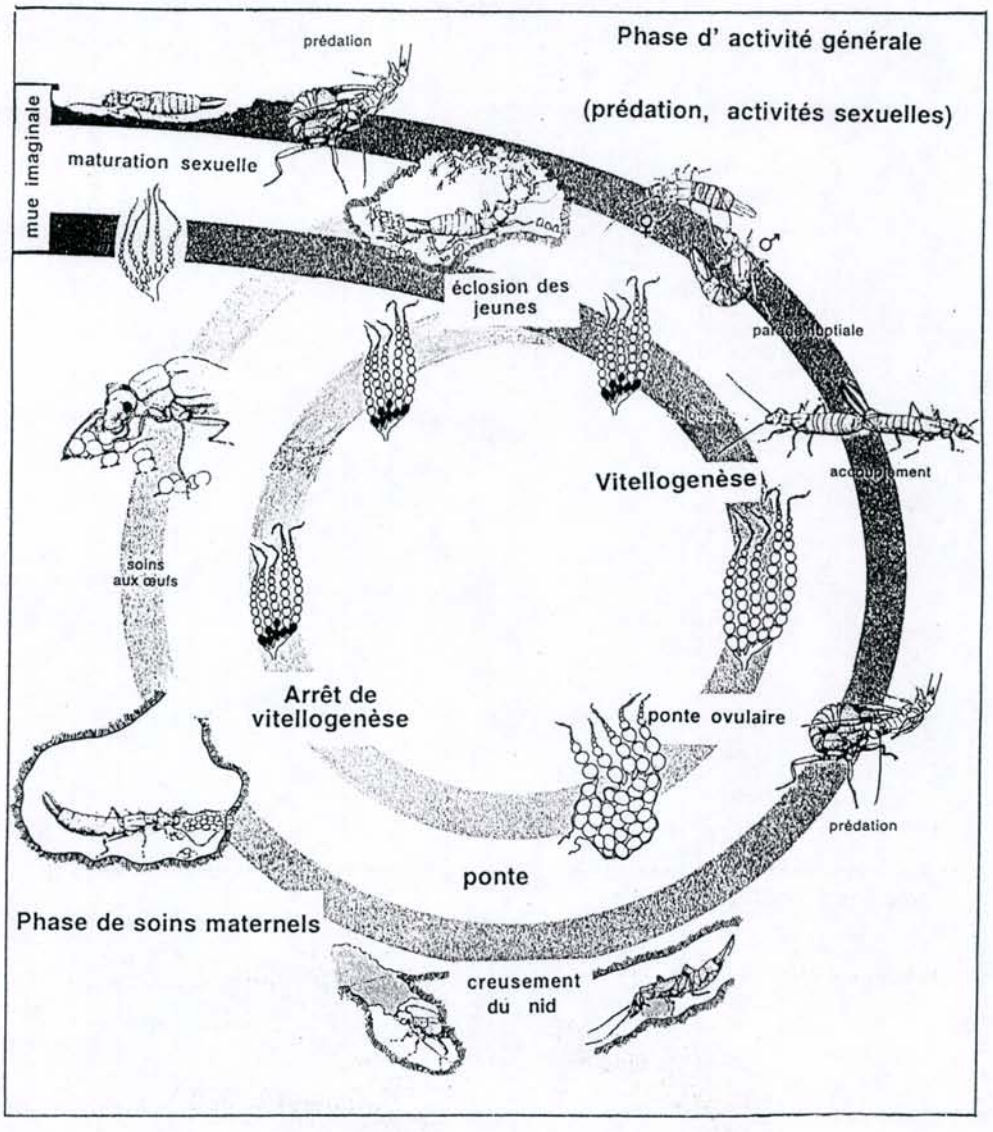


Figure 1: Cycle reproducteur de la femelle de Labidura riparia. Le cercle extérieur représente les deux étapes comportementales qui alternent au cours de sa vie imaginale: phases d'activité générale, phases de soins maternels. En parallèle le cercle intérieur figure l'évolution ovarienne: phases de vitellogenèse et phases d'arrêt de vitellogenèse. (d'après CAUSSANEL et KARLINSKY, 1981, modifié).

Figure 1: Reproductive female cycle of Labidura riparia. The external circle figures the behavioural phases: general activity periods and egg-care periods. In parallel, the internal circle figures the ovarian evolution: vitellogenesis phases and ovarian arrest phases. (modified from CAUSSANEL and KARLINSKY, 1981).

Ce pic coïncide avec l'apparition des premières dégénérescences ovariennes. Les taux d'ecdystéroïdes chutent ensuite au moment de la ponte et se maintiennent peu élevés durant la période de soins aux oeufs et d'arrêt de vitellogenèse. Ils remontent au cours de la phase de vitellogenèse suivante (Fig. 2).

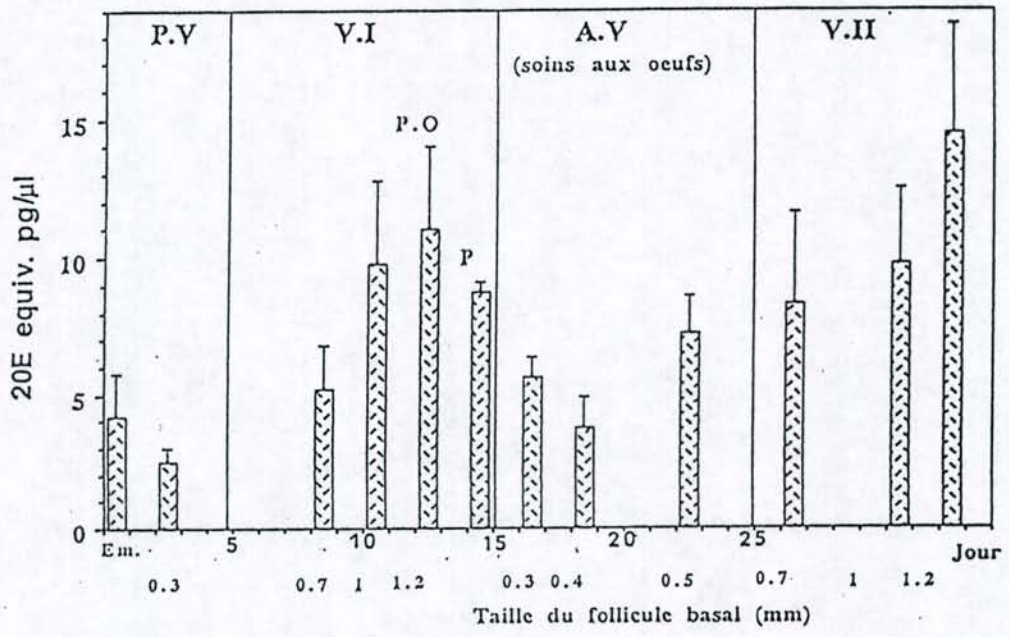


Figure 2: Evolution des taux d'ecdystéroïdes hémolymphatiques au cours du cycle chez la femelle de Labidura riparia (résultats exprimés en pg équivalents de 20E par µl d'hémolymphe). (d'après SAYAH et coll., 1991).

A. V. : arrêts de vitellogenèse; Em. : émergence; P. : ponte ; P.O : ponte ovulaire; P.V : prévitellogenèse (= phase de maturation sexuelle) ; V. I, V. II : première et deuxième phases de vitellogenèse.

Figure 2: Hemolymphatic ecdysteroid titer fluctuations during the female reproductive cycle of Labidura riparia (results expressed as pg 20E equivalents per µl of hemolymph) (from SAYAH et al., 1991).

A. V. : ovarian arrest period ; Em. : emergence; P : egg-laying; P.O : ovulation ;

P.V : previtellogenesis (= sexual maturation period) ; V.I ; V.II : first and second vitellogenic periods.

La coïncidence entre l'apparition des dégénérescences folliculaires et le pic des taux d'ecdystéroïdes circulants nous a suggéré la possibilité d'une intervention de ces hormones dans le déclenchement des phénomènes d'atrésie et donc dans la régulation de la deuxième phase du cycle gonadotrophique. Nous avons étudié les répercussions sur ces évènements d'apports d'ecdystéroïdes exogènes et également cherché à élucider le rôle d'un centre neurosécréteur cérébral, la *pars lateralis.*

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique: Les expériences sont menées sur des femelles adultes de *Labidura riparia* maintenues au laboratoire dans des conditions déjà décrites (CAUSSANEL, 1970). Dans ces conditions, la période de maturation sexuelle dure 5 jours, les phases d'activité générale et de soins aux oeufs 10 jours chacune. La première ovulation se produit vers le 13è jour et une ponte groupée survient le 15è jour.

Techniques microchirurgicales: La *pars lateralis* est cautérisée dans les 24 h qui suivent la mue imaginale selon la méthode précédemment décrite (SAYAH et coll., 1992).

Traitements hormonaux: Nous avons injecté des doses croissantes de 20-hydroxyecdysone (20E; Sigma Chemical Co) à de jeunes femelles selon la chronologie indiquée dans le tableau I. Certaines femelles ont reçu en application topique 5 µg d'hormone juvénile (JH III; Sigma Chemical Co), dose qui rétablit la vitellogenèse après allatectomie ou destruction de la *pars intercerebralis* (BREUZET 1975, 1976) Le 9ème jour, les ovaires sont prélevés et leur état de développement est noté. Ils sont ensuite pesés individuellement après avoir été essorés avec soin.

***Tableau I** : Traitement par la 20E: injections de diverses doses de 20E (en ng/femelle). Un groupe (+ JH) a également reçu 5 µg d'hormone juvénile/femelle. PL⁻ : femelles privées de pars lateralis à l'émergence.*

***Table I** : 20E treatments: injections of various doses (ng/female) of 20E. In one group of females (+JH), 5 µg of JH in acetone was topically applied on day 7. PL⁻ : females deprived of pars lateralis on day one.*

Animaux	n	6è jour	7è jour	8è jour	Dose totale 20 E (en ng/femelle)
Femelles normales	10	20	20	60	100
	8	40	40	120	200
	7	80	80	140	300
	7	100	100	200	400
Femelles normales + JH	8	100	100 + 5 µg JH	200	400
Femelles PL⁻	13	100	100	200	400

RESULTATS

Effet des cautérisations de pars lateralis

Contrairement à ce qu'on observe après cautérisation de la *pars intercerebralis* ou ablation du *corpus allatum*, la suppression des cellules neurosécrétrices de la *pars lateralis* n'empêche pas le développement ovarien; la vitellogenèse et la ponte ovulaire interviennent dans les délais normaux. Mais le cycle est perturbé : la vitellogenèse se déroule de façon continue, durant au moins une trentaine de jours. Les dégénérescences folliculaires normalement liées à la fin d'une phase de vitellogenèse n'apparaissent pas. Sur le plan comportemental, la femelle ne cherche pas à creuser un nid et la ponte n'est pas groupée comme chez les femelles normales; quelques oeufs sont émis quotidiennement, de façon dispersée, et la femelle ne leur prodigue aucun soin. En l'absence de *pars lateralis*, la phase de soins maternels et d'arrêt de vitellogenèse ne peut donc survenir.

Effet des ecdystéroïdes

Par des injections croissantes de 20E (voir tableau I), nous avons anticipé de quelques jours la montée des taux d'ecdystéroïdes au cours du premier cycle de vitellogenèse. Le pic réalisé expérimentalement se situe au 8è jour alors qu'il se produit normalement au 13è jour de la vie imaginale, lorsque s'achève la phase de vitellogenèse. Chez les femelles normales ainsi traitées, des dégénérescences folliculaires apparaissent prématurément dès le 9è jour et la vitellogenèse est stoppée. Cet effet est dose-dépendant ce que traduit le poids ovarien (Fig. 3).

L'action de la 20E est annulée lorsqu'on traite les femelles par l'hormone juvénile juste avant le pic anticipé de 20E (Fig. 3, 400+JH). La vitellogenèse se déroule alors normalement.

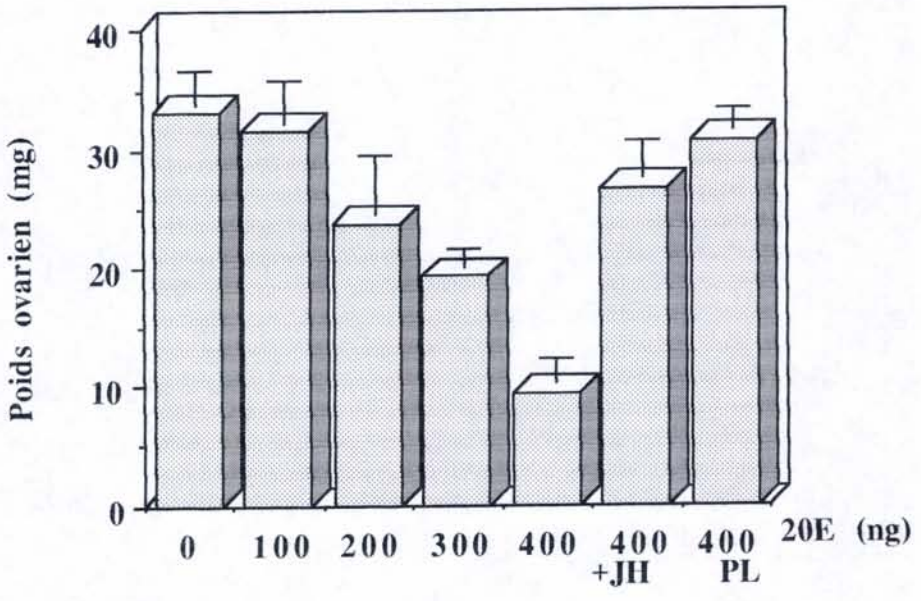


Figure 3 : *Inhibition de la vitellogenèse par la 20-hydroxyecdysone (20E) chez Labidura riparia. Le poids frais ovarien est utilisé comme indice de l'importance de la vitellogenèse. En abscisse : doses de 20E injectées en ng.*

O : animaux témoins ne recevant aucun traitement. 400 + JH : femelles recevant simultanément 400 ng de 20E et 5 µg d'hormone juvénile. 400 PL: femelles recevant 400 ng de 20E après cautérisation , à l'émergence, de la pars lateralis. Chaque point représente le poids frais moyen (± erreur standard) de 7 à 13 paires d'ovaires pesées individuellement. Les différences entre témoins et animaux traités par 300 ou 400 ng de 20E sont significatives (P < 0,003).

Figure 3 : *Inhibition of vitellogenesis in L. riparia by 20-hydroxyecdysone (20E). Ovarian weight is used as an index of vitellogenesis.*

Abscissa : 20E injected doses in ng. O : control animals receiving no 20E ; 400 + JH : females treated concomitantly with 400 ng of 20E and 5 µg of JH ; 400 PL: pars lateralis cauterized females injected with 400 ng of 20E. Each data point represents the mean ± SEM of fresh weight of 7-13 individual pair ovaries. The differences between control animals and animals injected with 300 or 400 ng of 20E are significant (P < 0.003)

Lorsque les injections de 20E sont pratiquées chez des femelles privées de *pars lateralis*, les dégénérescences n'apparaissent pas et la vitellogenèse a lieu, même après traitement par la dose maximale (Fig. 3, 400 PL).

DISCUSSION

Nos résultats nous amènent à intégrer deux nouveaux éléments endocrines : les ecdystéroïdes et la *pars lateralis*, dans l'interprétation des régulations du cycle reproducteur femelle de *Labidura riparia.*

Nous avons montré en effet qu'un taux élevé d'ecdystéroïdes peut induire un arrêt de vitellogenèse et l'apparition de dégénérescences folliculaires. Nous avons également montré que les ecdystéroïdes n'agissent pas directement sur l'ovaire mais nécessitent la présence de la *pars lateralis* et que l'action de la 20E peut être contrecarrée en modifiant la balance hormonale par un apport d'hormone juvénile.

De l'ensemble de ces faits nous pouvons déduire le schéma hypothétique suivant (Fig. 4): le taux élevé de 20E normalement observé à la fin de chaque vitellogenèse agirait sur la *pars lateralis*. Celle-ci serait alors responsable, directement ou indirectement, peut-être via la *pars intercerebralis,* d'une action allatostatique qui induirait à son tour une baisse du taux d'hormone juvénile. Cette baisse entraînerait l'arrêt de la vitellogenèse et l'atrésie des follicules ovariens, évènements qui marquent la deuxième phase du cycle reproducteur. Lorsque le taux d'ecdystéroïdes est faible, la *pars lateralis* ne serait pas stimulée et le facteur allatostatique ne serait pas produit; le *corpus allatum* libérerait alors de l'hormone juvénile et la vitellogenèse pourrait se dérouler. Une production permanente d'hormone juvénile résultant de l'absence du facteur allatostatique présumé expliquerait ainsi la vitellogenèse continue observée après destruction de la *pars lateralis*.

La régulation de l'activité des *corpora allata* par les ecdystéroïdes et par des facteurs cérébraux a fait l'objet d'un certain nombre d'études (revue de TOBE et STAY, 1985). L'intervention des ecdystéroïdes dans le contrôle de la synthèse d'hormone juvénile a déjà été suggérée chez d'autres Insectes, notamment chez des blattes comme *Diploptera punctata* (STAY et coll., 1980) et *Nauphoeta cinerea* (LANZREIN et coll., 1981). On a également montré leur intervention dans le contrôle des vitellogenèses; ainsi, des injections de divers ecdystéroïdes peuvent provoquer des arrêts de vitellogenèse chez la punaise *Oncopeltus fasciatus* (ALDRICH et coll., 1981). Chez les Diptères au contraire les ecdystéroïdes agiraient en synergie avec l'hormone juvénile pour stimuler la vitellogenèse (HAGEDORN, 1985). L'hypothèse d'une intervention de la *pars lateralis* dans le réglage des cycles reproducteurs par l'intermédiaire d'un facteur allatostatique a par ailleurs été proposée chez *Diploptera punctata* (RÜEGG et coll., 1983). On a mis en évidence chez le même insecte une activité allatostatique de neuropeptides issus de divers centres nerveux (RANKIN et STAY, 1987). En revanche, une fonction allatostimulante a été attribuée à la *pars lateralis* de *Locusta migratoria* (GIRARDIE et coll., 1981). La diversité des données recueillies chez les Insectes est le reflet de la diversité des stratégies reproductrices développées dans ce groupe.

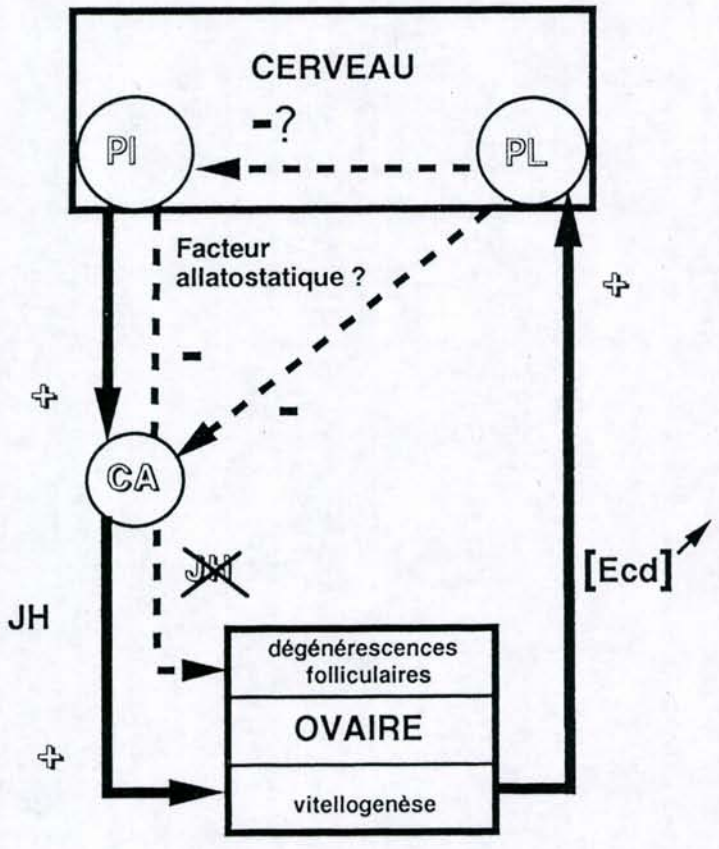


Figure 4 : Schéma d'interprétation des régulations hormonales du cycle reproducteur chez L.riparia : la pars intercerebralis (PI) stimule la production d'hormone juvénile (JH) par le corpus allatum (CA). L'hormone juvénile stimule la vitellogenèse. A la fin de la période de vitellogenèse, un taux élevé d'ecdystéroïdes circulants (20E) stimulerait la pars lateralis (PL) qui aurait - directement ou par l'intermédiaire de la PI - un effet allatostatique. L'activité des CA décroît alors, des follicules dégénèrent et la phase d'arrêt de vitellogenèse (=phase de soins maternels) commence.

N.B. Les stimuli externes, comme ceux provenant des embryons en développement durant la période de soins maternels ou plus tard l'éclosion des jeunes, ne sont pas pris en compte ici.

Figure 4 : Hypothetical diagram of hormonal regulations of the L. riparia female gonadotrophic cycle : the pars intercerebralis (PI) stimulates juvenile hormone (JH) production by the corpus allatum (CA). An increasing JH titer enhances vitellogenesis. At the end of the vitellogenic period a high ecdysteroid titre (20E) likely stimulates the pars lateralis (PL) cells to have, directly or via the PI, an allatostatic effect. CA activity decreases and follicles degenerate : the ovarian arrest period (=egg-care period) begins.

N.B. External stimuli, as those provided by the developing embryos during the egg-care period or, later, by eclosion, are not taken in account here.

REFERENCES

ALDRICH, J.R., SVOBODA, J.A. & THOMPSON, M.J. 1981. Cuticle synthesis and inhibition of vitellogenesis: Makisterone A is more active than 20-hydroxyecdysone in female milkweed bugs. *J. Exp. Zool., 218* : 133-137.

BAEHR, J.C., CASSIER, P., CAUSSANEL, C. & PORCHERON, P. 1982. Activity of *corpora allata*, endocrine balance and reproduction in female *Labidura riparia* (Dermaptera) *Cell. Tissue Res., 225* : 267-282.

BREUZET, M. 1975. Influence d'un mimétique de l'hormone juvénile sur le fonctionnement ovarien des femelles allatectomisées de *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère). *C. R. Acad. Sc. Paris, 281* : 815-818.

BREUZET, M. 1976. Influence d'un mimétique de l'hormone juvénile sur le fonctionnement ovarien des femelles de *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère) privées de *pars intercerebralis. C. R. Acad. Sc. Paris, 282* : 2095-2098.

CAUSSANEL, C. 1970. Principales exigences écophysiologiques du forficule des sables, *Labidura riparia* (Derm. Labiduridae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, (N S), *6* : 589-612.

CAUSSANEL, C. 1975. Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère) et leurs contrôles neuroendocrines. Thèse Doct. ès Sc., Univ. Paris 6. 127 p.

CAUSSANEL, C. & BREUZET, M. 1980. Les contrôles hormonaux des cycles ovariens chez la femelle d'un insecte Dermaptère *Lapidura riparia* Pallas. *Ann. Endocrinol.* : 21-30.

CAUSSANEL, C. & KARLINSKY, A. 1981. Les soins maternels d'un perce-oreille. *La Recherche, 125* : 1004-1007.

GIRARDIE, J., TOBE, S.S. & GIRARDIE, A. 1981. Biosynthèse de l'hormone juvénile C16 (JH-III) et maturation ovarienne chez le Criquet migrateur. C. R. *Acad. Sc. Paris, 293* : 443-446.

HAGEDORN, H.H. 1985. The role of ecdysteroids in adult insect. In : *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (G.A. Kerkut and L.I. Gilbert Eds.), Vol. 8, Pergamon Press, Oxford, pp. 205-261.

LANZREIN, B., WILHELM, R. & BUSCHOR, J. 1981. On regulation of *corpora allata* activity in adult females of the ovoviviparous cockroach. In: *Juvenile Hormone Biochemistry* (G.E. Pratt and G.P. Brooks Eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 147-160.

RANKIN, S.M. & STAY B. 1987. Distribution of allatostatin in the adult cockroach, *Diploptera punctata* and effects on *corpora allata in vitro*. *J. Insect. Physiol., 33 : 8* : 551-558.

RÜEGG, R.P., LOCOCO, D.J., & TOBE, S.S. 1983. Control of the *corpus allatum* activity in *Diploptera punctata*: Roles of *pars intercerebralis* and *pars lateralis. Experientia, 39* : 1329-1334.

SAYAH, F., BLAIS, C., BREUZET, M. & KARLINSKY, A. 1991. Ecdysteroids during the gonadotrophic cycle of the *Labidura riparia* females (Dermaptera). *Invert. Reprod. Dev. 19* : 185-192.

SAYAH, F., BREUZET, M. & KARLINSKY, A. 1992. Régulation des métabolismes protéique et lipidique au cours des cycles reproducteurs chez *Labidura riparia* (Insecte, Dermaptère). *C. R. Acad. Sc. Paris, 314* : 309-315.

STAY, B., FRIEDEL, T., TOBE, S.S. & MUNDALL, E.C. 1980. Feedback control of juvenile hormone synthesis in Cockroaches : possible role for ecdysterone. *Science, 27* : 898-900.

TOBE, S.S. & STAY, B. 1985. Structure and regulation of the *corpus allatum. Adv. Insect Physiol. 4:* 305-432.

VANCASSEL, M., FORASTE, M., STRAMBI, A. & STRAMBI, C. 1984. Normal and experimentally induced changes in hormonal hemolymph titers during parental behavior of the earwig *Labidura riparia. Gen. Comp. Endocrinol., 56* : 444-456.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 145-149 (1993)

DETECTION DU (Z,Z,E)-3,6,8-DODECATRIEN-1-OL PAR LES OUVRIERS ET LES ESSAIMANTS DE DEUX ESPECES DE TERMITES CHAMPIGNONNISTES : *PSEUDACANTHOTERMES SPINIGER* ET *P. MILITARIS* (TERMITIDAE, MACROTERMITIDAE)

Christian BORDEREAU[1], Alain ROBERT[1], Nathalie LADUGUIE[1], Odile BONNARD[1], Jean-Luc LE QUERE[2] et Ryohei YAMAOKA[3]

[1]*Université de Bourgogne, Laboratoire de Zoologie, URA CNRS 674, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France)*

[2]*INRA, Laboratoire de Recherche sur les Arômes, 21000 Dijon (France)*

[3]*Kyoto Institute of Technology, Department of Applied Biology, Kyoto 606 (Japan)*

Résumé : Du (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol de synthèse, alcool insaturé considéré comme étant la phéromone de piste de plusieurs espèces de termites inférieurs, a été testé sur deux espèces de termites supérieurs champignonnistes, *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*. Dans les tests de suivis de piste, les ouvriers se montrent extrêmement sensibles à cet alcool , mais uniquement à l'intérieur d'une gamme étroite de concentrations (entre 10^{-4} et 10^{-1} ng/cm). Les imagos essaimants sont 10 à 100 fois moins sensibles au dodécatrienol que les ouvriers, mais ils sont capables de suivre des pistes tracées avec des doses supérieures au ng/cm. Les fortes doses déclenchent des comportements d'excitation chez les essaimants mâles. Ces résultats sont tout à fait compatibles avec l'idée d'une dualité fonctionnelle (phéromone de piste, phéromone sexuelle) exercée par le dodécatrienol chez *Pseudacanthotermes*.

Mots-clés : *(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol, phéromone de piste, phéromone sexuelle, termites.*

Abstract : Detection of (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol by the workers and the alates of two fungus-growing termite species, *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae).

(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol is the trail following pheromone of several species of lower termites (Rhinotermitidae). We have studied the trail following activity of synthetic dodecatrienol in two species of higher fungus growing termites, *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris*. Bioassays showed that the workers of both species were very sensitive to this unsaturated primary C12 alcohol only within a limited range of concentrations (between 10^{-4} and 10^{-1} ng/cm). The alates were about 10 to 100 times less sensitive than the workers, but they were able to follow trails with high concentrations of dodecatrienol. The high levels of dodecatrienol induced excitation in males. These results well agree with the idea that dodecatrienol is the major component of both trail and sex pheromones in *Pseudacanthotermes*.

Key words : *(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol, sex pheromone, trail pheromone, termites.*

INTRODUCTION

En 1968, MATSUMURA et ses collaborateurs identifièrent la phéromone de piste d'un termite inférieur américain de la famille des Rhinotermitidae, *Reticulitermes virginicus*, comme étant le (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol (dodécatrienol). Cet alcool insaturé est également présent dans le bois de nourriture du termite. La même substance a

été retrouvée récemment chez deux autres espèces de Rhinotermitidae, *Reticulitermes speratus* (TOKORO et coll. 1990) et *Coptotermes formosanus* (TOKORO et coll. 1989). Elle a été isolée et identifiée chez des ouvriers privés préalablement de toute nourriture pouvant renfermer du dodécatrienol. Les auteurs japonais lui ont attribué un rôle de phéromone de piste mais, en raison des quantités extrêmement faibles présentes, ils n'ont pu la localiser au niveau de la glande sternale qui est connue pour sécréter les phéromones de piste et les phéromones sexuelles chez les termites. Du dodécatrienol a également été identifié chez un termite supérieur champignonniste *P. spiniger*, mais chez cette espèce, il intervient comme phéromone sexuelle (BORDEREAU et coll., 1991)

Nous avons testé l'activité biologique comme phéromone de piste du dodécatrienol synthétique chez les ouvriers et les essaimants de deux espèces de termites champignonnistes *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*.

MATERIEL et METHODES

Les études ont été réalisées au Congo, où *P. spiniger* et *P. militaris* cohabitent et prolifèrent dans les plantations de canne à sucre de la vallée du Niari.

Pseudacanthotermes spiniger essaime au mois de Mai, *P. militaris* au mois d'Avril. Dans les deux espèces, la réunion des sexes offre la particularité de s'opérer en plein vol, contrairement à la très grande majorité des autres espèces de termites où le phénomène s'effectue seulement après le retour au sol.

Les ouvriers des deux espèces récoltent en surface, à l'air libre ou sous placage de terre, des matériaux ligneux ou herbacés pouvant être situés à plusieurs mètres, voire plusieurs dizaines de mètres du nid. Pour leurs déplacements entre le nid et les zones de récolte, les ouvriers utilisent des galeries souterraines et, en surface, des pistes recouvertes ou non de galeries.

Les tests biologiques ont été réalisés sur place au Congo, à la température ambiante, au cours de deux séjours effectués en Avril 1991 et Avril 1992. Pour les ouvriers, les tests ont été faits avec des grands ouvriers prélevés dans le nid. Les ailés de *P. militaris* ont été récoltés au moment de l'essaimage, mais ceux de *P. spiniger* ont été prélevés dans le nid, une à deux semaines avant leur essaimage. Les individus testés ont été préalablement désailés.

Le test de suivi de piste consiste à tracer des pistes artificielles en Y de 10 cm de longueur, à l'aide d'une microseringue, sur un support en papier filtre (Whatman n°1) et à mesurer la distance moyenne parcourue par une série de 30 individus. On utilise une piste nouvelle et un individu nouveau à chaque test.

Le dodécatrienol de synthèse a été utilisé en solution dans du pentane bidistillé.

RESULTATS

Détection du dodécatrienol par les ouvriers (Fig. 1)

1. *Pseudacanthotermes spiniger*

Pour les ouvriers de *P. spiniger*, le seuil de réponse au dodécatrienol se situe à 10^{-4} ng/cm. On observe des réponses maximales pour des concentrations situées entre 10^{-3} et 10^{-2} ng/cm, puis une absence de réponse pour les concentrations supérieures 10^{-1} ng/cm.

De ces résultats, deux faits sont à souligner : l'extrême sensibilité des ouvriers de *P. spiniger* au dodécatrienol et leur incapacité à suivre des pistes tracées avec des concentrations égales ou supérieures à 1 ng/cm.

2. *Pseudacanthotermes militaris*

Les ouvriers de *P. militaris* possèdent la même sensibilité que ceux de *P. spiniger* vis-à-vis du dodécatrienol. Ils ne répondent plus au delà de 1 ng /cm de piste.

Détection du dodecatrienol par les essaimants (Fig. 2)

1. *Pseudacanthotermes spiniger*

Les résultats sont représentés sur la figure 2. On observe deux différences très nettes par rapport aux ouvriers de la même espèce. La sensibilité des essaimants au dodécatrienol est 10 à 100 fois moins grande que celle des ouvriers. Les essaimants sont capables de répondre à des doses de dodécatrienol supérieures au ng/cm de piste. On doit souligner également que les réponses données par les essaimants mâles et femelles ne sont pas significativement différentes. Mais, les doses supérieures au ng de dodécatrienol/cm de piste déclenchent chez les mâles des comportements d'excitation très nette se manifestant par des allers et retours rapides entre les deux extrémités de la piste. Ces comportements ne s'observent pas chez les femelles.

2. *Pseudacanthotermes militaris*

Les essaimants mâles de *P. militaris* apparaissent légèrement plus sensibles au dodécatrienol que ceux de *P. spiniger*, mais les différences ne sont pas statistiquement significatives. Comme chez *P. spiniger*, ils répondent aux doses supérieures au ng/ cm de piste, et les mâles manifestent une grande excitation sur les pistes tracées avec des concentrations de 10 ng/cm.

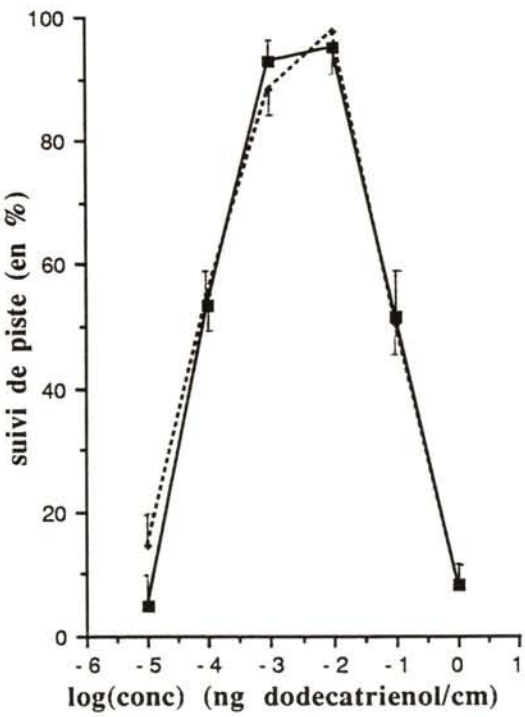


Figure 1. *Tests de suivis de piste : activité du (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol de synthèse sur des grands ouvriers de Pseudacanthotermes spiniger (courbe en pointillés) et de P. militaris (courbe en trait plein).*

Trail-following biossays : activity of synthetic (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol on large workers of Pseudacanthotermes spiniger (dotted line) and P. militaris (full line).

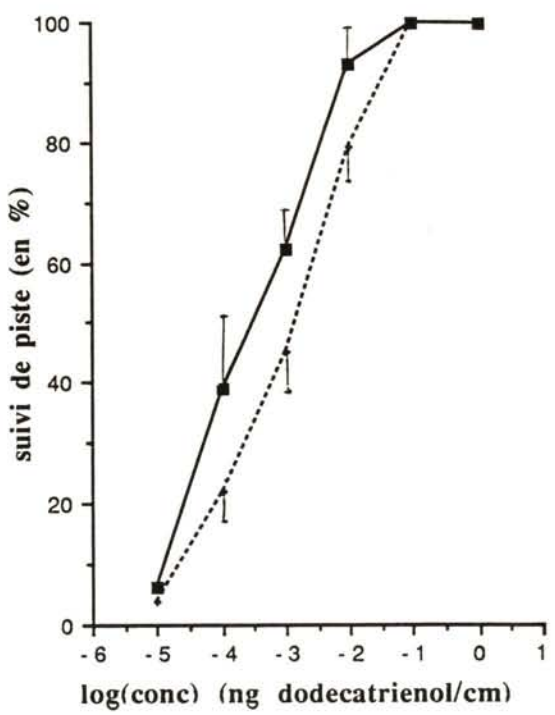


Figure 2. *Tests de suivis de piste : activité du (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol de synthèse sur des ailés mâles de Pseudacanthotermes spiniger (courbe en pointillés) et de P. militaris (courbe en trait plein).*

Trail following bioassays : activity of synthetic (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol on male alates of Pseudacanthotermes spiniger (dotted line) and P. militaris (full line).

DISCUSSION

Nos résultats montrent tout d'abord que les ouvriers de *P. spiniger* et *P. militaris* détectant le dodécatrienol à des doses infimes de l'ordre du 1/10ème de pg/cm sont aussi sensibles à cette substance que les ouvriers de *Reticulitermes virginicus* (MATSUMURA et coll., 1968, 1969), *R. speratus* (TOKORO et coll., 1990) et *Coptotermes formosanus* (TOKORO et coll., 1989). Cette très grande activité biologique du dodécatrienol, associée au fait qu'elle s'exerce dans une gamme étroite de concentrations, inférieure au ng/cm (MOORE, 1966; HALL & TRANIELLO, 1985) est parfaitement compatible avec l'hypothèse que cet alcool puisse être la phéromone de piste, ou du moins le composé majeur, chez *P. spiniger* et *P. militaris*. La présence de dodécatrienol est actuellement recherchée chez les ouvriers des deux espèces.

Ces résultats montrent que le dodécatrienol peut être considéré comme un signal très actif pouvant être reconnu par un grand nombre d'espèces de termites. Les récepteurs moléculaires du dodécatrienol se sont étonnamment conservés tout au long de l'évolution des termites. Non seulement, ils sont présents chez les termites inférieurs que sont les Rhinotermitidae (*Reticulitermes* et *Coptotermes*), et chez les termites supérieurs relativement primitifs que sont les Macrotermitinae (*P. spiniger* et *P. militaris*), mais ils sont également présents chez les termites supérieurs les plus évolués. Les ouvriers de *Nasutitermes lujae* détectent en effet le dodécatrienol à des doses de l'ordre du 1/10 voire 1/100ème de pg/cm (MARCEL-LADUGUIE et coll., en préparation).

Le dodécatrienol pouvant être assimilé à un signal anonyme selon HOLLDOBLER & CARLIN (1987), se pose le problème de la spécificité des pistes. On ne peut exclure la présence de composés quantitativement mineurs mais spécifiques (KAIB et coll., 1982). Cependant, chez *Pseudacanthotermes*, des tests de suivis de piste montrent que les ouvriers de *P. spiniger* choisissent préférentiellement les pistes de *P. militaris* plutôt que leurs propres pistes, et la réponse apparaît être plus quantitative que qualitative. En fait, il ne semble pas indispensable que les pistes de termites soient marquées spécifiquement, même pour des espèces occupant le même biotope comme c'est le cas pour *P. spiniger* et *P. militaris* au Congo. En effet, les déplacements les plus longs se font à l'intérieur d'un réseau de galeries souterraines bien individualisées et les déplacements en surface se font sur des pistes qui sont le plus souvent recouvertes de terre et donc isolées du milieu environnant. La recherche de nouvelles sources de nourriture peut s'effectuer temporairement à l'air libre, mais dans ce cas, la reconnaissance spécifique des individus déclenche des comportements d'agressivité et de fuite et permet d'éviter tout mélange de populations.

Chez les essaimants, le rôle du dodécatrienol apparaît double. On sait qu'à forte concentration,il exerce la fonction de phéromone sexuelle chez *P.spiniger* (BORDEREAU et coll., 1991) et très probablement aussi chez *P. militaris*, l'isolement reproducteur étant assuré avant tout par un décalage temporel des essaimages. Mais, les résultats présents montrant des comportements de suivis de piste très nets pour des solutions peu concentrées de dodécatrienol indiquent aussi la possiblité de son utilisation comme phéromone de piste. Ceci peut se produire notamment au moment de la promenade nuptiale qui suit le vol d'essaimage. Comme chez *Trinervitermes bettonianus* (LEUTHOLD & LUSCHER, 1974), on peut observer en effet des imagos essaimants séparés accidentellement au moment du tandem nuptial se retrouver grâce à un marquage chimique tracé au sol.

Ainsi, avec sa présence chez un grand nombre d'espèces et sa dualité fonctionnelle, le dodécatrienol des termites est un très bel exemple de la parcimonie phéromonale des insectes sociaux soulignée par BLUM & BRAND (1972), et PASTEELS (1976). Selon sa concentration et selon la caste sur laquelle il agit, le dodécatrienol induit deux comportements totalement différents.

REFERENCES

BLUM, M.S. & J.M. BRAND, 1972. Social insect pheromones: their chemistry and function. *Am. Zool. 12* : 553-576.

BORDEREAU, C., A. ROBERT, O. BONNARD & J.L. LE QUERE, 1991. (3Z,6Z,8E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol: sex pheromone in a higher fungus-growing, termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol. 17* : 2177-2191.

HALL, P. & J.F.A. TRANIELLO, 1985. Behavioral bioassays of termite trail pheromones. Recruitment and orientation effects of cembrene A, in *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) and discussion of factors affecting termite response in experimental contexts. *J. Chem. Ecol. 11* : 1503-1513.

HOLLDOBLER, B. & N.F. CARLIN, 1987. Anonymity and specificity in the chemical communication signals of social insects. *J. Comp. Physiol. 161* : 567-582.

KAIB, M., O. BRUINSMA & R.H. LEUTHOLD, 1982. Trail-following in termites: evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol. 8* : 1193-1205.

LEUTHOLD, R.H. & M. LUSCHER, 1974. An unusual caste polymorphism of the sternal gland and its trail pheromone production in the termite *Trinervitermes bettonianus*. *Ins. Soc. 21* : 335-342.

MARCEL-LADUGUIE, N., A. ROBERT, J.L. LE QUERE et C. BORDEREAU, 1992. Détection de la phéromone de piste et du dodécatrienol chez le termite *Nasutitermes lujae*.(en préparation)

MATSUMURA, F., H.C. COPPEL & A. TAI, 1968. Isolation and identification of termite trail following pheromone. *Nature 219* : 963-964.

MATSUMURA, F., A. TAI & H.C. COPPEL, 1969. Termite trail following substance, isolation and purification from *Reticulitermes* and fungus infected wood. *J. Econ. Entomol. 62* : 599-603.

MOORE, B.P., 1966. Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature 211* : 746-747.

PASTEELS, J.M., 1976. Evolutionary aspects in chemical ecology and chemical communication. *Proc. 15th Intern.Congr. Entomol.*, Washington, pp. 281-293.

TOKORO, M., M. TAKAHASHI, K. TSUNODA & R. YAMAOKA, 1989. Isolation and primary structure of trail pheromone of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Wood Res. 76* : 29-38.

TOKORO, M., R. YAMAOKA, K. HAYASHIYA, M. TAKAHASHI & K. NISHIMOTO, 1990. Evidence for trail pheromone precursor in termite *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Rhinotermitidae: Isoptera). *J. Chem. Ecol. 16* : 2549-2557.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 151-160 (1993)

MYRMECOPHILIE CHEZ DEUX LEPIDOPTERES LYCAENIDAE AU MAROC: *CIGARITIS ZOHRA* ET *CIGARITIS ALLARDI*

Alain ROJO DE LA PAZ

Laboratoire de Biosystématique des Insectes, Faculté des Sciences, Université du Maine, Avenue Olivier Messiaen, B.P. 535, F- 72017 Le Mans Cedex (France)

Résumé: Des études menées durant plusieurs années sur le terrain au Maroc ont montré que *Cigaritis zohra* et *Cigaritis allardi* sont associés à des fourmis du genre *Crematogaster: C. laestrygon* pour le premier, *C. auberti, C. antaris* et probablement *C. scutellaris* pour le second. Les larves des deux espèces demeurent phytophages tout au long de leur développement. Les sécrétions de la glande de Newcomer et des glandes en coupelle, ainsi que la fente située sur le dixième segment de la nymphe, sont léchées par les fourmis et semblent posséder un caractère attractif pour ces dernières. Par contre, l'évagination des organes éversibles latéraux a un effet répulsif envers les foumis qui lèchent les sécrétions de la glande de Newcomer à ce moment là. Ces organes sont également mis en action lorsque l'on dérange la chenille. Bien que *C. zohra* et *C. allardi* soient accompagnés tous deux par des fourmis tout au long de leur vie larvaire et nymphale, seul le premier pénètre à l'intérieur des foumilières. Ceci suggère que ces deux espèces représentent deux étapes dans l'évolution de la myrmécophilie chez les Lycaenidae, *C. zohra* présentant la forme la plus avancée.

Mots-clés: *Myrmécophilie, Lycaenidae, Cigaritis, fourmis, Crematogaster, organes myrmécophiliques, Maroc.*

Abstract: Myrmecophily among two Lycaenid butterflies in Morocco: *Cigaritis zohra* and *Cigaritis allardi.*

Field investigations carried out during several years in Morocco revealed that *C. zohra* and *C. allardi* are associated with ants of the genus *Crematogaster*: *C. laestrygon* for the former, *C. auberti, C. antaris* and probably *C. scutellaris* for the latter. Secretions from Newcomer's gland and dew patches, as well as the slit situated on the tenth segment of the pupa, are licked up by ants and seem to be attractive for them. On the other hand, the activation of the eversible lateral organs have a repulsive effect on ants which are imbibing secretions of the Newcomer organ at the same time. These organs are also activated when the caterpillar is disturbed. Although *C. zohra* and *C. allardi* are both tended by ants during their whole larval and nymphal life, only the former penetrate into ant nests. This suggests that the two species represent two steps in the evolution of myrmecophily among the Lycaenidae, *C. zohra* presenting the more advanced form.

Key words: *Myrmecophily, Lycaenidae, Cigaritis, ants, Crematogaster, myrmecophilous organs, Morocco.*

INTRODUCTION

De nombreuses espèces d' Arthropodes, notamment des Insectes, vivent en relation plus ou moins étroite avec les fourmis (voir la compilation effectuée par Hölldobler et Wilson, 1990). Parmi les Insectes, ce type de relations, appelée myrmécophilie, s'est particulièrement développé chez les Lépidoptères de la famille des Lycaenidae (Hinton,

1951; Atsatt, 1981; Henning, 1983 a; Cottrell, 1984; Pierce & Elgar, 1985; Pierce, 1987; Fiedler, 1989).

En Europe et dans le nord-ouest de l'Afrique, plus de 75% des espèces de Lycaenidae sont myrmécophiles (Fiedler, 1989). Cette proportion atteint 93% en Afrique du Sud (Pierce, 1987). Ce chiffre élevé est dû en grande partie à la sous-famille des Aphnaeinae, prépondérante dans cette région et dont les espèces présentent des relations très poussées avec les fourmis (Clark & Dickson, 1971; Claassens & Dickson, 1974, 1977; Henning, 1983 a, 1984).

La biologie particulière de ces espèces (Dumont, 1922; Larsen & Pittaway, 1982; voir également la bibliographie précédente ainsi que Cottrell, 1984 et Pierce & Elgar, 1985), la forme inhabituelle de la chenille, cylindrique (au lieu de limaciforme chez les Lycaenidae typiques), qui présente en outre un équipement très complet d'organes impliqués dans les relations avec les fourmis (Hinton, 1951; Clark & Dickson, 1956, 1971; Malicky, 1969; Larsen & Pittaway, 1982; Henning, 1983 b), font de ce groupe un matériel du plus haut intérêt pour l'étude de la myrmécophilie chez les Lycaenidae.

Les Aphnaeinae sont représentés dans la région Paléarctique par le genre *Cigaritis*: localisé en Afrique du Nord, il comprend trois espèces, dont deux, *C. zohra* et *C. allardi*, ont été signalées comme étant myrmécophiles au Maroc (Rojo de la Paz, 1990).

Il était donc intéressant, dans le cadre de l'étude de la myrmécophilie chez ces espèces, de connaître au préalable leur biologie de façon approfondie, notamment en ce qui concerne leurs relations avec les fourmis.

C'est le résultat des investigations concernant ce problème, menées sur le terrain durant plusieurs années au Maroc, qui est présenté ici.

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique

Cigaritis zohra (Donzel, 1847) et *Cigaritis allardi* (Oberthür, 1909) font partie de la famille des Lycaenidae (Lepidoptera). Ils appartiennent à un groupe très homogène, la sous-famille des Aphnaeinae (Riley, 1925; Stempffer, 1967; Higgins, 1975), mais sont parfois placés dans la sous-famille des Theclinae et abaissés au rang de tribu (Aphnaeini) (Eliot, 1973).

Dates et lieux d'étude

Les études ont été effectuées de 1984 à 1992 et se sont déroulées dans les montagnes marocaines.

Situation, nom et altitude des localités:

a - pour *C. zohra* :
- Moyen Atlas central: Ifrane (1580 m), Michliffen (1900 m);

b - pour *C. allardi* :
- Moyen Atlas central: Azrou (1450 m), Ito (1430 m);
- Monts Zaër-Zaïane: El Harcha (1000 m);
- Haut Atlas central: Tizi n' Test (2060 m);
- Haut Atlas oriental: Tassademt (980 m).

Plantes hôtes des chenilles

Ont été considérées comme telles les plantes réunissant les trois conditions suivantes: a - pontes du lépidoptère observées sur cette plante; b - chenilles trouvées sur cette plante; c - obtention d'adultes à partir de chenilles élevées sur cette plante au laboratoire depuis leur éclosion.

Leur identification à été réalisée à l'aide de la Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales (Quezel & Santa, 1962-1963).

Fourmis accompagnatrices et fourmis hôtes

Elles ont été récoltées : a - au contact des chenilles quand celles-ci se trouvaient à l'extérieur des nids (fourmis accompagnatrices); b - dans les nids contenant des chenilles (fourmis hôtes), puis stockées dans l'alcool.

Leur identification a été effectuée à partir d'une clé de détermination spécifique des *Crematogaster* d'Afrique du Nord (Cagniant, communication personnelle).

Localisation des chenilles et détermination de leur stade larvaire

Exception faite de l'intérieur des nids où il est facile de les trouver, l'emplacement où sont situées chenilles et nymphes est généralement signalé par la présence de fourmis qui s'agitent en tous sens dès qu'elles sont dérangées, tout en restant à l'endroit même, au lieu de fuir. C'est en explorant cette zone, en creusant le sol le cas échéant, que l'on peut trouver la ou les chenilles, qui sont très difficiles à repérer autrement.

Dans le cas où elles sont situées dans les galeries d'accès aux fourmilières, leur présence est souvent trahie par un cône de déjection composé de matériaux frais, facilement reconnaissables à leur couleur claire, situé au niveau de l'entrée de la galerie.

Les chenilles trouvées sont, soit stockées dans de l'alcool, soit ramenées au laboratoire pour y poursuivre leur élevage.

Le stade larvaire auquel se trouve la chenille est déterminé par comparaison de sa morphologie externe et de la taille de la capsule céphalique avec du matériel de référence obtenu par élevage au laboratoire à partir de l'oeuf.

RESULTATS

Cycle biologique

Le tableau 1 montre les cycles de développement des deux espèces de *Cigaritis* au cours d'une année (débutant ici au mois de mai: 05) en relation avec la localisation des différents stades larvaires et de la nymphe ainsi qu'avec la présence de fourmis à leur contact.

Les deux espèces ont chacune une génération par an. La majeure partie du cycle (11 mois) est occupée par les stades qui sont constamment en contact avec les fourmis: le stade larvaire, qui est de loin le plus long (10,5 mois) et le stade nymphal, beaucoup plus court (0,5 mois),

Mais, si les deux espèces passent le même temps au contact des fourmis, le lieu de ces contacts diffère considérablement.

En effet, aux deux premiers stades larvaires, quand la chenille de *C. zohra* n'a pas établi son lieu de repos sur la plante nourricière, celui-ci se trouve alors dans le nid de la fourmi hôte, au niveau des galeries d'accès à la fourmilière, entre 2 et 5 cm de l'entrée. Elle se tient ensuite exclusivement là du troisième à l'avant dernier stade. L'augmentation de taille de la chenille durant cette période nécessite un accroissement du diamètre de la galerie, travail probablement effectué par les fourmis, et qui se traduit au niveau de l'entrée par la présence de cônes de déjection composés de matériaux frais. Jusqu'à ce stade de développement, la chenille de *C. zohra* est toujours solitaire. Ensuite, après avoir effectué la dernière mue larvaire, elle pénètre à l'intérieur du nid où on la retrouve en compagnie du couvain et d'autres chenilles de la même espèce (jusqu'à une trentaine). Elles vont alors rester à l'intérieur du nid pendant plus de 7 mois, n'en sortant que pour se nourrir. C'est également à l'intérieur du nid qu'elles vont se nymphoser, généralement sous une pierre faisant office de solarium.

En revanche, contrairement à ce qui se passe chez *C. zohra*, la chenille de *C. allardi* ne pénètre jamais dans les fourmilières et la nymphose s'effectue à l'extérieur de celles-ci. On trouve les deux premiers stades sur la plante hôte où les chenilles sont solitaires. Les stades suivants se rencontrent dans des cavités ou des galeries situées dans le sol près de la plante hôte ou au pied de celle-ci, les chenilles étant groupées par 2 ou 3, rarement isolées. Elles vont ensuite dans d'autres abris, plus ou moins éloignés de la plante hôte et de la fourmilière, pour se nymphoser isolément. On trouve parfois des

nymphes sous la même pierre qu'un nid, mais toujours hors des limites de celui-ci.

Les chenilles des deux espèces sont diurnes au printemps, à l'automne et en hiver et sont nocturnes pendant les mois d'été.

		MOIS DE L'ANNEE								
		05		06		07	08	09 à 02	03	04
Cz	I	A	O	L1	L2	L3 à Lu-1		Lu		N
	II		1	1/2	1/2	2		3		3
	III		0	+	+	+		+		+
Ca	I	A	O	L1	L2	L3 à Lu-2		Lu-1	Lu	N
	II		1	1	1	4		4	4	5
	III		0	+	+	+		+	+	+

Tableau 1: *Cycle biologique de Cigaritis zohra (Cz) et de Cigaritis allardi (Ca). **I**: stade de développement; **II**: lieu de repos de la chenille (quand elle ne se nourrit pas) et localisation de la nymphe; **III**: présence (+) ou absence (0) de fourmis accompagnatrices. **A**: adulte; **O**: oeuf; **L1, L2**... stades larvaires successifs; **Lu**: dernier stade larvaire (pour C. zohra, u = 6, 7 ou 8; pour C. allardi, u = 8); **N**: nymphe. **1**: plante-hôte; **2**: galeries d'accès au nid; **1/2**: plante-hôte **ou** galerie d'accès au nid; **3**: intérieur du nid, au contact du couvain; **4**: cavités ou galeries situées dans le sol près de la plante-hôte ou au pied de celle-ci; **5**: abris différents des précédents (4), généralement sous les pierres, plus ou moins éloignés de la plante-hôte et du nid. Ces cycles concernent un seul individu de chaque espèce supposé émergé début mai; la période de vol des adultes est, pour C. zohra: avril et mai (04 et 05), et pour C. allardi: mars à juin (03 à 06).*

*Life cycle of Cigaritis zohra (Cz) and Cigaritis allardi (Ca). **I**: developmental stage; **II**: resting-place of caterpillar (when not feeding) and localization of the pupae; **III**: presence (+) or absence (0) of tending ants. **A**: adult; **O**: egg; **L1, L2**...successive larval instars; **Lu**: last instar larvae (for C. zohra, u = 6,7 or 8; for C. allardi, u = 8); **N**: pupae. **1**: Host-plant; **2**: access galleries to ant nests; **1/2**: host-plant **or** access galleries to ant nests; **3**: interior of ant nest, in contact with ant brood; **4**: cavities or galleries located in the ground near the host-plant or at his foot. **5**: shelters differents from precedents (4), generally under stones, more or less distant from the host-plant and from the ant nest. These life cycles concern a single individual of each species supposed to be emerged at the beginning of may; the adult flying-period is, for C. zohra: april and may (04 and 05), and for C. allardi: march to june (03 to 06).*

Les plantes hôtes

C. zohra se nourrit exclusivement de *Coronilla minima* L. qui fait partie de la famille des Fabaceae.

Par contre, selon les localités, *C. allardi* utilise des plantes hôtes différentes appartenant à deux familles distinctes: a - Fabaceae: *Genista quadriflora* Munby à Azrou; b - Cistaceae: *Fumana thymifolia* (L.) Verlot à Ito, *Cistus salvifolius* L. à El Harcha, *Helianthemum hirtum ruficomum* (Viv.) M. au Tizi n' Test.

Les chenilles des deux espèces demeurent phytophages tout au long de leur développement.

Les fourmis associées

Dans tous les cas elles appartiennent au genre *Crematogaster* (Myrmicinae).

C. zohra est exclusivement associé à *C. laestrygon* (Emery, 1869).

De son côté, selon les localités, *C. allardi* est associé à des espèces différentes: *C. auberti* (Emery, 1869) à Azrou, Ito, El Harcha et *C. antaris* (Forel, 1894) au Tizi n'Test. A Tassademt, ce papillon est probablement également associé à *C. scutellaris* (Olivier, 1791): c'était la seule fourmi présente dans une aire de vol très réduite de *C. allardi* au centre de laquelle j'ai trouvé une femelle venant d'émerger et encore incapable de voler.

Les relations avec les fourmis

Les chenilles de *C. zohra* et de *C. allardi* sont très proches au point de vue de la morphologie externe. Elles possèdent un certain nombre d'organes impliqués dans les relations avec les fourmis (organes myrmécophiliques: voir Fig. 1): une glande de Newcomer, impaire, située sur la face dorsale du dixième segment (présente à partir du deuxième stade), une paire d'organes éversibles latéraux situés sur le onzième segment (fonctionnels dès le premier stade; les tubes sclérifiés n'apparaissent qu'au second), et selon l'espèce et les stades larvaires, de 0 à 3 glandes en coupelle (dish organs), impaires, situées sur les segments 5, 6 et 7 (se mettent progressivement en place au cours des derniers stades).

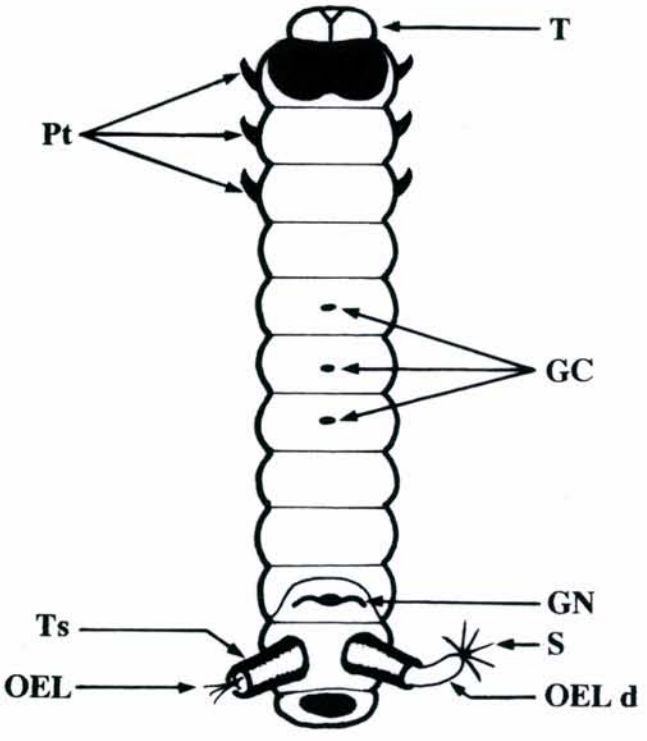


Figure 1: *Schéma d'une chenille de dernier stade de C. allardi en vue dorsale montrant les principaux organes myrmécophiliques (exception faite des cupules perforées). Les soies recouvrant la chenille n'ont pas été représentées.* ***GC****: glandes en coupelle;* ***GN****: glande de Newcomer;* ***OEL****: organe éversible latéral ;* ***OEL d****: organe éversible latéral dévaginé;* ***Pt****: pattes thoraciques;* ***S****: soies;* ***T****: tête;* ***Ts****: tube sclérifié.*

Schema of a last instar larva of C. allardi in a dorsal view showing the principal myrmecophilous organs (except the perforated cuppolas). Setae covering the caterpillar are not represented. ***GC****: dew patches or dish organs ;* ***GN****: Newcomer gland;* ***OEL****: tentacle organ ;* ***OEL d****: tentacle organ everted;* ***Pt****: thoracic legs;* ***S****: setae;* ***T****: head;* ***Ts****: sclerified tube.*

La glande de Newcomer et les glandes en coupelle produisent des sécrétions qui sont léchées intensément par les fourmis.

De temps à autre, alors qu'une fourmi est en train de lécher les sécrétions de la glande de Newcomer, la chenille fait converger vers cette dernière les deux tubes sclérifiés contenant les organes éversibles latéraux. Leur évagination provoque alors le contact des soies qui en ornent le sommet avec la tête de la fourmi occupée à lécher. Ceci à généralement pour effet immédiat de repousser la fourmi qui se met à l'écart et entreprend aussitôt de se nettoyer les antennes avec la première paire de pattes. L'éversion des organes est simultanée, ceux-ci restant dans leur position d'extension maximale pendant quelques dixièmes de secondes, coubés vers la glande de Newcomer, avant de se rétracter. La chenille répète immédiatement l'opération dans le cas où la fourmi ne se retire pas, et ce, jusqu'au retrait de cette dernière.

Ces organes entrent également en action dès que l'on dérange la chenille en la touchant. Mais dans ce cas, l'éversion se fait de façon asynchrone et la rétraction a lieu dès que l'évagination a atteint son amplitude maximale, l'opération étant généralement répétée plusieurs fois de suite, à raison d'environ trois fois par seconde. Le nombre d'éversions semble lié à l'intensité du contact: un simple effleurement, peut ne provoquer que l'évagination unique d'un seul des organes éversibles, ou même seulement que l'amorce du mouvement. En outre, contrairement au cas précédent, les tubes sclérifiés demeurent perpendiculaires à la surface du corps et l'éversion se fait dans leur prolongement.

Tout comme les chenilles, les nymphes de *C. zohra* et de *C. allardi* se ressemblent fortement. En particulier, toutes deux portent sur la partie dorsale du dixième segment une fente transversale d'environ 1 mm de longueur, à l'endroit qui correspond à la glande de Newcomer sur la chenille. Les fourmis lèchent fréquemment cette fente, ce qui donne à penser qu'elle laisse s'écouler des sécrétions produites par une glande sous -jacente.

DISCUSSION

Les cycles biologiques de *C. zohra* et de *C. allardi* sont conformes à ce que l'on observe chez les autres membres du groupe des Aphnaeinae, notamment en ce qui concerne: la durée de la vie larvaire (près de 11 mois pour certaines espèces); le nombre élevé de stades (jusqu'à 9) et sa variation intraspécifique; la variété des plantes hôtes utilisées (au moins vingt Familles différentes); le lieu des relations entre chenilles et fourmis (plantes pour les premiers stades, et, pour les chenilles plus âgées : plantes pendant qu'elles se nourrissent, abris divers le reste du temps, dont les nids de fourmis, avec nymphose dans ces abris); la nature des fourmis associées: presque exclusivement des Myrmicinae du genre *Crematogaster* (la principale exception étant la Formicinae *Acantholepis capensis* Mayr) (voir: Dumont, 1922; Hinton, 1951; Clark & Dickson, 1971; Claassens & Dickson, 1974, 1977; Larsen & Pittaway, 1982; Henning, 1983 a, 1984; Pierce & Elgar, 1985).

Les chenilles de *C. zohra* et de *C. allardi* sont phytophages tout au long de leur développement larvaire comme c'est le cas chez la plupart des Aphnaeinae et, à l'instar de celles des autres espèces du groupe, elles sont en permanence accompagnées de fourmis depuis leur éclosion jusqu'à la nymphose, la chrysalide elle-même étant l'objet constant de leurs soins (Dumont, 1922; Hinton, 1951; Clark & Dickson, 1971, Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 a, 1984).

Cette attention des fourmis envers les chenilles d'Aphnaeinae existe donc dès le premier stade larvaire, alors que la glande de Newcomer n'est pas encore présente: elle apparaît au deuxième ou au troisième stade selon les espèces (Hinton, 1951, Clark & Dickson, 1956, 1971; Claassens & Dickson, 1974, 1977; Henning, 1983 a, 1984); en outre, les glandes en coupelle (Dish Organs), apparaissent encore plus tard chez les chenilles appartenant aux genres qui en possèdent: *Spindasis*, *Crudaria* (Clark & Dickson, 1956) et *Cigaritis*. Ceci pose le problème du rôle des sécrétions de la glande de Newcomer (et, par extension, celui de celles des glandes en coupelle): en effet celles-ci

sont considérées par Fiedler et Maschwitz (1989 a) comme étant le facteur principal de l'établissement et du maintien de la relation entre les chenilles et les fourmis car ces sécrétions, du fait de leur concentration élevée en glucides (Maschwitz et coll., 1975), représentent un apport énergétique important pour ces dernières (Pierce et coll., 1987; Fiedler & Maschwitz, 1988) et déclenchent chez elles un comportement de recrutement alimentaire (Fiedler & Maschwitz, 1989 a, b).

L'établissement et le maintien de la relation qui existe entre le premier stade larvaire des Aphnaeinae et les fourmis pourraient être dûs, la glande de Newcomer étant absente, à de minuscules glandes épidermiques, les cupules perforées, qui sont présentes sur le corps des chenilles de tous les Lycaenidae (Malicky, 1969). Ces glandes produiraient des substances volatiles agissant comme des phéromones qui attireraient (Malicky, 1970; Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 b) et apaiseraient les fourmis (Malicky, 1970). Ces phéromones mimeraient celles du couvain des fourmis associées (Henning, 1983 b; Fiedler & Maschwitz, 1989 a; Elmes et coll., 1991; Rojo de la Paz & Lhonoré, 1992). Enfin, le pouvoir attractif de ces glandes pourrait aussi provenir du fait qu'elles sécrètent des acides aminés (Pierce, 1985).

Le premier stade larvaire des Aphnaeinae, *Cigaritis* compris, possède une paire d'organes éversibles latéraux fonctionnels (Clark & Dickson, 1956, 1971; Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 a) qui, selon Claassens & Dickson (1977), produiraient des substances volatiles dont une des fonctions serait de maintenir les fourmis au contact de la chenille quand celle-ci se déplace pour aller se nourrir. Ces organes pourraient donc également être impliqués dans la relation entre les larves de premier stade et les fourmis en maintenant ces dernières au contact des premières.

Sur la base d'études histologiques, Malicky (1969), affirmait que les organes éversibles latéraux étaient dans l'impossibilité de produire une quelconque sécrétion. Pourtant, l'éversion de ces organes par la chenille quand elle est dérangée, provoque la mise en alerte des fourmis alentour et une importante augmentation de leur activité motrice (Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 a, 1984; Fiedler & Maschwitz, 1987). De plus, Henning (1983 b) a montré que des extraits de ces organes provoquaient effectivement la mise en alerte des fourmis, mais également que leur action sur les fourmis variait au cours du temps, passant en dix minutes de la répulsion à l'attraction.

Une autre fonction de ces organes rapportée par Clark & Dickson (1956), Claassens & Dickson (1974), et observée ici sur *Cigaritis*, consiste à chasser les fourmis de la glande de Newcomer.

Pour Hinton (1951), ces organes présentaient des fonctions différentes selon les espèces. Nos observations, qui ont révélé chez *Cigaritis* deux modes de fonctionnement différents, et les résultats de Henning (1983 b), mettant en évidence les variations au cours du temps de l'effet des extraits des organes éversibles, montrent qu'en fait ces derniers ont probablement plusieurs fonctions au sein de la même espèce: la chenille aurait la capacité de faire varier la composition chimique des substances volatiles émises en réponse à des stimuli différents.

Pour Fiedler & Maschwitz (1987), la mise en alerte des fourmis par la chenille les rend plus à même de chasser d'éventuels parasites ou prédateurs qui s'en approcheraient. D'une manière plus générale, il a été montré que la présence de fourmis au contact des chenilles protégeait celles-ci contre les attaques des parasites et prédateurs (Pierce & Mead, 1981; Pierce & Eastal, 1986; Pierce et coll., 1987), leur ménageant un "espace libre d'ennemis" (Atsatt, 1981), au besoin en parcourrant la plante hôte avant que la chenille provenant de son abri ne vienne s'y alimenter (Ross, 1966).

Cependant, cela n'entraîne pas la disparition de tout parasitisme (Claassens & Dickson, 1974; Claassens, 1976), le taux de celui-ci semblant dépendre du nombre de stades non accompagnés par les fourmis (Claassens, 1976), ou bien du lieu de repos de la chenille: en effet, les larves de dernier stade ou les nymphes de *C. zohra* récoltées sur le terrain ne sont pratiquement jamais parasitées, alors que celles de *C. allardi* le sont environ une fois sur trois (Rojo de la Paz, résultats non publiés). Le fait de passer quasiment toute sa vie larvaire et nymphale dans le nid de sa fourmi hôte donne ainsi à *C. zohra* un avantage certain sur *C. allardi* qui, lui, ne pénètre jamais dans les nids.

Cette entrée dans le nid représente donc une évolution vers une meilleure protection contre les parasites.

La pénétration dans les nids de fourmis semble s'accompagner d'une plus grande spécificité vis-à-vis de la fourmi hôte: *C. zohra* est associé à une seule espèce alors que *C. allardi* l'est avec au moins deux. On retrouve cette spécificité liée à l'entrée dans le nid chez *Maculinea* (Thomas et coll. 1989) ou *Lepidochrysops* (Clark & Dickson, 1971; Claassens, 1976). Les chenilles des espèces appartenant à ces genres présentent une autre particularité: une fois entrées dans le nid, elles sont nourries par trophallaxie par les fourmis ou même, dévorent le couvain de leur hôte (voir Cottrell, 1984). On peut donc faire l'hypothèse que l'étape suivante de l'évolution de *C. zohra* sera l'indépendance par rapport à la plante hôte, ce qui se traduira par le passage à un régime alimentaire aphytophage. Deux espèces appartenant aux Aphnaeinae semblent avoir atteint ce stade: des larves âgées de *Spindasis takanonis* Matsumura (Iwase, 1955) et de jeunes larves d'*Apharitis acamas* Klug (Larsen & Pittaway, 1982) ont été observées en train d'être nourries à partir de régurgitations effectuées par des *Crematogaster*.

Ce passage des Lycaenidae à l'aphytophagie est abondamment commenté par Cottrell (1984) et selon lui aurait eu lieu de façon indépendante dans chacun des groupes systématiques où elle est apparue; les observations réalisées sur le terrain permettent donc de penser que *C. zohra* présente un état plus avancé dans l'évolution de la myrmécophilie au sein des Aphnaeinae, et par suite des Lycaenidae, que *C. allardi*.

La biologie des Lycaenidae myrmécophiles est encore largement méconnue, mais même pour ceux chez qui elle est connue, beaucoup d'interrogations persistent, notamment en ce qui concerne la nature et le rôle des médiateurs chimiques des relations Lycènes-fourmis.

REFERENCES

ATSATT, P.R., 1981. Lyceanid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *Am. Nat. 118* : 638-654.

CLAASSENS, A. J. M., 1976. Observations on the myrmecophilous relationships and the parasites of *Lepidochrysops methymna methymna* (Trimen) and *Lepidochrysops trimeni* (Bethune-Baker) (Lepidoptera, Lycaenidae). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 39* : 279-289.

CAASSENS, A.J.M. & C.G.C. DICKSON, 1974. The early stages of *Aloeides thyra* (L.) (Lep.: Lycaenidae) with notes on ant association, distribution and general ecology of the species. *Entomol. Rec. J. Var. 86* : 253-258.

CLAASSENS, A.J.M. & C.G.C. DICKSON, 1977. A study of the myrmecophilous behaviour of the immature stages of *Aloeides thyra* (L.) (Lep.: Lycaenidae) with special reference to the function of the retractile tubercles and with additional notes on the general biology of the species. *Entomol. Rec. J. Var. 89* : 225-231.

CLARK, G.C. & C.G.C. DICKSON, 1956. The honey-gland and tubercles of the Lycaenidae. *Lepid. News 10* : 37-43.

CLARK, G.C. & C.G.C. DICKSON, 1971. *Life histories of the south african Lycaenid butterflies*. Purnell, Capetown. 272 pp.

COTTRELL, C.B., 1984. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zool. J. Lin. Soc. 80* :1-57.

DUMONT, C., 1922. Diagnoses de Lépidoptères nouveaux du Nord de l'Afrique. *Bull. Soc. Ent. Fr. 1922* : 215-220.

ELIOT, J.N., 1973. The higher classification of the Lycaenidae. (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bull. Brit. Mus.(Nat. Hist.) Entomol. 28* : 373-505.

ELMES, G. W., THOMAS, J. A. & J. C. WARDLAW, 1991. Larvae of *Maculinea rebeli* , a large blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant-nests. *J. Zool. Lond. 223* : 447-460.

FIEDLER, K., 1989 (91). European and West African Lycaenidae (Lepidoptera) and their association with ants. *J. Res. Lepid. 28* : 239-257.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1987. Functionnal analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidotera: Lycaenidae). III. New aspect of the function of the retracticle tentacular organs of Lycaenid larvae. *Zool. Beitr. N.F. 31* : 409-416.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1988. Functionnal analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). II. Lycaenid larvae as trophobiotic partners of ants - a quantitative approach. *Oecologia 75* : 204-206.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1989 a. Functionnal analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Release of food recruitment in ants by Lycaenid larvae and pupae. *Ethology 80* : 71-80.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1989 b. The symbiosis between the weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, and *Anthene emolus*, an obligate myrmecophilous lycaenid butterfly. *J. Nat. Hist. 23* : 833-846.

HENNING, S.F., 1983 a. Biological groups within the Lycaenidae (Lepidoptera). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 46* : 65-85.

HENNING, S.F., 1983 b. Chemical communication between Lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 46* : 341-366.

HENNING, S.F., 1984. Life history and behaviour of the rare myrmecophilous Lycaneid *Erikssonia acraeina* Trimen (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 47* : 337-342.

HIGGINS, L.G., 1975. *The classification of European butterflies*. Collins, London. 320 pp.

HINTON, H.E., 1951. Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera - a summary. *Proc. South. London Entomol. Nat. Hist. Soc. 1949-50* : 111-175.

HOLLDOBLER, B. & E.O. WILSON, 1990. *The ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732pp.

IWASE, T., 1955. The sixth aberrant feeder in Japan: *Spindasis takanonis* (Lycaenidae). *Lepid. News 9* : 13-14.

LARSEN, T.B. & A.R. PITTAWAY, 1982. Notes on the ecology, biology and taxonomy of *Apharitis acamas* (KLUG) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomol. Gaz. 33* : 163-168.

MALICKY, H., 1969. Versuch einer analyse der Okologischen Berziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). *Tijdschr. Entomol. 112* : 213-298.

MALICKY, H., 1970. New aspects on the association between Lycaenid Larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *J. Lepid. Soc. 24* : 190-202.

MASCHWITZ, U., WUST, M. & K. SCHURIAN, 1975. Bläulingsraupen als Zuckerlieferanten für Ameisen. *Oecologia 18* : 17-21.

PIERCE, N. E., 1985. Lycaenid butterflies and ants: selection for nitrogen-fixing and other protein-rich food plants. *Am. Nat. 125* : 888-895.

PIERCE, N.E., 1987. The evolution and biogeography of associations between Lycaenid butterflies and ants. In: *Oxford surveys in evolutionary biology*. (Harvey, P.H. and L. Patridge, Eds.) Oxford University Press. pp 89-116.

PIERCE, N.E. & S. EASTAL, 1986. The selective advantage of attendant ants for the larvae of a Lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus*. *J. Anim. Ecol. 55* : 451-462.

PIERCE, N.E. & M. A. ELGAR, 1985. The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous Lycaenid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol. 16* : 209-222.

PIERCE, N.E., KITCHING, R.L., BUCKLEY, R.C., TAYLOR, M.F. & K. F. BENBOW, 1987. The cost and benefits of cooperation between the Australian Lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behav. Ecol. Sociobiol. 21* : 237-248.

PIERCE, N. E. & P. S. MEAD, 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larva and ants. *Science 211* : 1185-1187.

QUEZEL, P. & S. SANTA, 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algerie et des régions désertiques méridionales*. CNRS, Paris. 1170 pp.

ROJO DE LA PAZ, A., 1990. Two new cases of myrmecophily in the Lycaenidae (Lepidoptera): biology of *Cigaritis zohra* (Donzel, 1847) and *Cigaritis allardi* (Oberthür, 1909) in Morocco. *Poster, 7th Congr. Soc. Europ. Lepid.*, Lunz am See.

ROJO DE LA PAZ, A. & J. LHONORE, 1992. *Maculinea alcon* and *Maculinea teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae): two steps in evolution of myrmecophily in lycaenid butterflies or two different strategies for entering into ant nests? *Poster, 8th Congr. Soc. Europ. Lepid.*, Helsinki.

RILEY, N.D., 1925. The species usually refered to the genus *Cigaritis* Boisd. (Lepidoptera, Lycaenidae). *Novit. Zool. 32* : 70-95.

ROSS, G.N., 1966. Life - history studies on mexican butterflies. IV. The ecology and ethology of *Anatole rossi*, a myrmecophilous metal - mark (Lepidoptera: Riodinidae). *Ann. Entomol. Soc. Am. 59* : 985-1004.

STEMPFFER, H., 1967. The genera of the african Lycaenidae (Lepidoptera: Rhopalocera). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol. 10* : 1-322.

THOMAS, J.A., ELMES, G.H., WARDLAW, J.C. & M. WOYCIECHOWSKI, 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nest. *Oecologia 79* : 452-457.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 161-172 (1993)

LA REPARTITION DU TRAVAIL SOCIAL DANS UNE JEUNE FONDATION DE LA FOURMI BULL-DOG *MYRMECIA CROSLANDI* TAYLOR

Pierre JAISSON[1,2], Dominique FRESNEAU[1] & Robert W. TAYLOR

[1]Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Unité Associée au CNRS n°667, Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse, France et [2]CSIRO, Division of Entomology, GPO Box 1700, Canberra 2601, ACT, Australie.

Résumé: L'étude du comportement individuel et de la division des rôles au sein d'une jeune fondation de la fourmi primitive *Myrmecia croslandi* TAYLOR fut réalisée jusqu'au stade de la quatrième ouvrière. A la fin des observations, la sortie dans le monde extérieur (la fondation est non claustrale dans le genre *Myrmecia*) ainsi que le comportement de garde à l'entrée du nid constituaient encore une part importante de l'investissement de la reine qui, parallèlement, accomplissait une part essentielle des activités de soins au couvain et des activités domestiques. Bien que plus restreint que celui de la reine, le répertoire de la première ouvrière fut relativement large. L'occupation de la partie centrale de la chambre de fondation, donc l'accès au couvain, resta surtout le propre de la reine, suivie de près par la seconde ouvrière. L'ouvrière 3 sembla remplir le rôle normalement dévolu à la sous-caste comportementale des inactives décrite chez plusieurs espèces des sous-familles Ponerinae et Myrmeciinae. Enfin, les activités de la quatrième ouvrière tendirent à s'orienter vers les soins au couvain et le fourragement. Les conséquences évolutives de cette stratégie de fondation où la reine reste longtemps la plus active dans l'ensemble des comportements fonctionnels (y compris ceux réalisés à l'extérieur du nid) sont analysées compte tenu de la position taxonomique et géographique de la sous-famille des Myrmeciinae.

Mots-clés: *Myrmecia, Myrmeciinae, Formicidae, fondation, polyéthisme, comportement, évolution.*

Abstract: Division of labour in an incipient colony of the bulldog ant *Myrmecia croslandi* Taylor.

The reported study of individual behaviour and division of labour in an incipient colony of the primitive ant *Myrmecia croslandi* TAYLOR continued to the stage where 4 workers were present. Non-claustral colony foundation seems to be the rule in *Myrmecia*. At the conclusion the queen was still prominently dedicated to guarding the nest entrance and to patrolling outside the nest. She was the most active individual present, contributing importantly to brood-care and domestic activities, and the major occupant of the central area of the single nest chamber, with maximum access to the brood, followed by worker 2. Worker 3 seemed to fill the role of the "inactive subcaste" described previously in mature colonies of several ponerine and myrmeciine species. Worker 1 had a relatively wide behavioural spectrum, though narrower than that of the queen. The activities of worker 4 comprised nursing and foraging. The evolutionary implications of this method of colony foundation (where the queen remains the most active nestmate in most functional behaviours - including out-of-nest activities - in worker-right incipient colonies) are analysed with regard to the taxonomic and biogeographic status of the subfamily Myrmeciinae.

Key words: *Myrmecia, Myrmeciinae, Formicidae, colony foundation, polyethism, behaviour, evolution.*

INTRODUCTION

Différents auteurs ont situé le genre *Myrmecia*, unique genre vivant de la sous-famille des Myrmeciinae depuis la synonymisation du genre *Promyrmecia* (BROWN, 1953), parmi les formes les plus archaïques de Formicidae, tant pour ses caractéristiques anatomiques qu'éthologiques (WHEELER, 1933; HASKINS et HASKINS, 1950; WILSON 1971). Au-delà d'un plan morphologique qui semble *a priori* très homogène, les 89 espèces actuellement reconnues et réparties en neuf groupes (OGATA, 1991; OGATA et TAYLOR, 1991) manifestent une variabilité à plusieurs titres. Ainsi, bien qu'elles ne soient distribuées que sur le continent Australien (si l'on excepte l'espèce Néo-calédonienne *Myrmecia apicalis*, jamais récoltée depuis un siècle) elles peuvent occuper des biotopes et vivre sous des climats fort variables d'une espèce à l'autre. Cette diversité apparaît également (de façon exceptionnelle dans le règne animal) au niveau chromosomique. En effet, le caryotype du genre *Myrmecia* va de $2n = 2$ (*M. pilosula*: CROSLAND et CROZIER, 1986) à $2n = 84$ (*M. brevinoda*: IMAI et coll., 1988), c'est-à-dire du nombre le plus bas pour un métazoaire d'un phylum situé au-dessus des Nématodes à l'une des formules chromosomiques les plus élevées parmi les Hyménoptères (le maximum connu, $2n = 94$, fut rencontré chez les fourmis *Nothomyrmecia macrops*, Nothomyrmeciinae, et *Platythyrea tricuspidata*, Ponerinae (IMAI et coll., 1990) et chez la guêpe sociale *Polistes exclamans* (HUNG et coll., 1981)). Cette variabilité chromosomique peut s'exprimer au sein même de ce qui était auparavant considéré comme une seule espèce. Ainsi, *Myrmecia pilosula* F. SMITH s'est avérée constituer un groupe de six espèces au moins, dont les formules chromosomiques vont de $2n = 2$ à $2n = 32$ (CROSLAND et CROZIER, 1986; IMAI et TAYLOR, 1989). L'espèce *Myrmecia croslandi* TAYLOR (1991), sur laquelle porte le présent travail, correspond en fait à l'ancienne *Myrmecia (pilosula) n =1*.

Malgré des observations souvent minutieuses réalisées par quelques auteurs (WHEELER, 1933; HASKINS et HASKINS, 1950; FREELAND, 1958; GRAY, 1971), nous manquons d'informations sur la composante individuelle de la division des rôles au sein des sociétés de *Myrmecia*, qu'il s'agisse des sociétés adultes ou des fondations. C'est pourquoi, utilisant une technique de marquage, nous avons suivi quotidiennement le développement d'une jeune fondation de *Myrmecia croslandi* jusqu'au stade de quatre ouvrières. Notre but fut de préciser le rôle de la reine après l'éclosion des ouvrières et de vérifier si une certaine spécialisation fonctionnelle se mettait en place de façon précoce au cours de l'ontogenèse de la société, ce qui aurait pu constituer un trait évolutivement avancé.

MATERIEL ET METHODES

Le 12 Novembre 1988 au matin une reine fondatrice de *Myrmecia croslandi* fut repérée en activité de fourragement par P.J. dans une pelouse à proximité de l'entrée de l'*Australian National Insect Collection* (CSIRO Division of Entomology, Canberra). La fondation, qui fut récoltée le même jour, était enfouie dans le sol à une profondeur de 14 cm et comprenait, outre la reine, 1 cocon et trois larves d'ouvrières au dernier stade. Elle fut placée dans un nid JANET en plâtre de Paris comprenant une chambre circulaire unique de 5,5 cm de diamètre reliée à un monde extérieur (ou arène) de 15 x 15 cm par un tube de verre (longueur 3 cm; diamètre intérieur 8 mm). Dans cette arène fut disposée de la nourriture *ad libitum* sous forme de miel et d'insectes vivants. Des observations directes et des prises de vues photographiques automatisées de la fondation débutèrent 48 heures avant l'éclosion de la première ouvrière et furent distribuées aléatoirement pendant la période circadienne sur une durée d'un mois (du 13 Décembre 1988 au 12 Janvier 1989). Chaque ouvrière fut marquée dans les heures suivant l'émergence selon la technique de FRESNEAU et CHARPIN (1977).

Les observations directes et les prises de vues aboutirent à la réalisation de deux types de matrices de données réunissant les pointages fourmi-acte ou fourmi-localisation. Ces matrices de fréquences permettent une analyse des activités selon la répartition d'un budget temps. Elles correspondent à l'ensemble de l'étude ainsi qu'à chacune des périodes de l'ontogenèse de la société (voir Fig. 1, qui rassemble l'ensemble de l'information sur la composition de la société): reine seule; reine + ouvrière 1 (subdivisée en première et seconde semaine); période débutant à la naissance de l'ouvrière 2 et s'achevant à la fin des observations (subdivisée en première et seconde semaine); première et seconde semaine de la période d'existence de l'ouvrière 4. A partir de ces matrices, constituées grâce à une application du programme dBASE III réalisée par A. LENOIR, l'analyse a porté sur les quatre types de localisations individuelles (arène, tube d'accès à la chambre du nid, parties centrale ou périphérique de la chambre du nid), sur la distribution des actes et sur la distribution des comportements qui incluent les actes inscrits dans une même finalité fonctionnelle selon un regroupement inspiré de l'étude d'une société adulte de *Myrmecia croslandi* (FRESNEAU et coll., en préparation). Les zones centrale et périphérique de la chambre du nid étaient concentriques et de surfaces équivalentes. Lorsqu'un individu était placé transversalement sur les deux zones simultanément nous avons considéré qu'il se situait dans celle où se trouvait sa tête. Globalement, 470 observations du nid furent réalisées, représentant un total de 1313 pointages fourmi-acte-localisation.

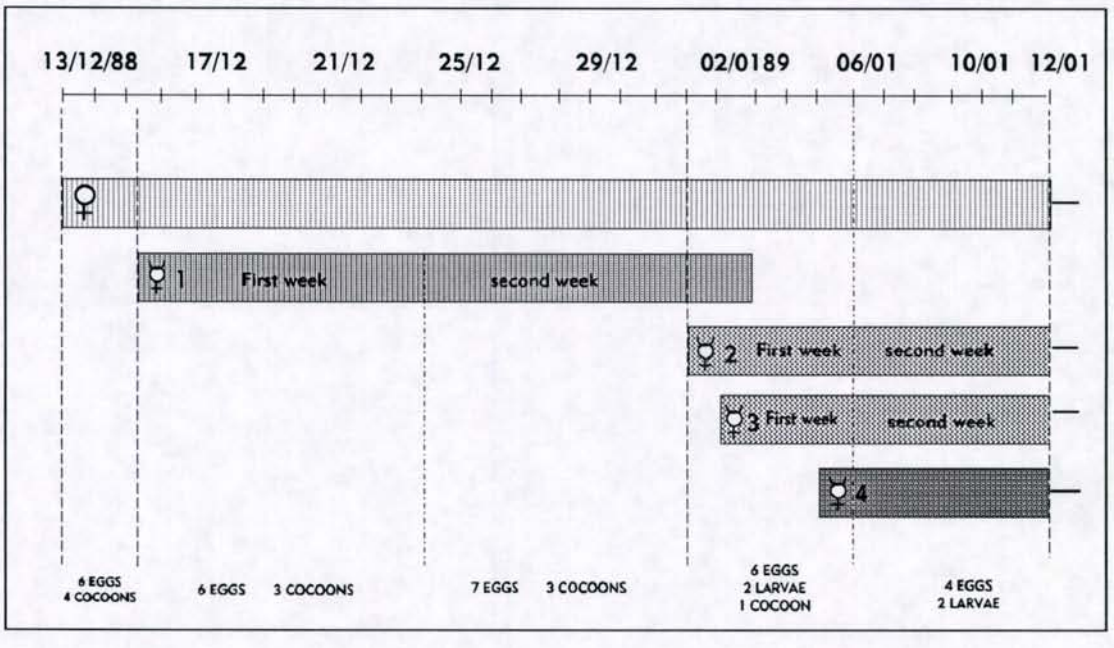


Figure 1. *Chronogramme représentant la composition (adultes et couvain) d'une jeune colonie de Myrmecia croslandi aux différents moments d'une étude de la sociogenèse portant sur un mois à compter de l'avant-veille de l'éclosion de la première ouvrière.*

Figure 1. *Chronography representing the composition (adults and brood) of an incipient colony of Myrmecia croslandi studied for its sociogenesis along a one-month period starting two days before the eclosion of the first worker.*

RESULTATS

La première ouvrière naquit deux jours après le début des observations, tandis que la seconde apparut deux semaines plus tard, à la veille de la naissance de l'ouvrière 3. La quatrième et dernière ouvrière a éclos juste une semaine avant la fin des observations. L'émergence des ouvrières s'est réalisée aux premières heures de la nuit (entre 20 H et 22 H) et dura moins de 30 minutes. Sur l'ensemble de l'étude, les 23 actes suivants apparurent:

Garde (*G*); fourrage (*F*); mange une proie (*FP*); transporte une proie (*TP*); transporte des matériaux (*TM*); manipule des matériaux (*MM*); transporte un oeuf (*TE*); palpe un oeuf (*PE*); lèche un oeuf (*LE*); aide la reine à pondre (*HQ*); transporte une larve (*TL*); palpe une larve (*PL*); lèche une larve (*LL*); donne un oeuf trophique à une larve (*FL*); transporte un cocon (*TC*); palpe un cocon (*PC*); lèche un cocon (*LC*); se toilette (*SG*); toilette une ouvrière (*AGW*); toilette la reine (*AGQ*); inactive dans le nid (*IN*); explore le nid (*E*); boit (*D*).

Tableau I. *Liste et fréquences des comportements fonctionnels issus du regroupement des actes (abréviations entre parenthèses) enregistrés sur l'ensemble de l'étude.*

Table I. *Functional behaviours (and their frequencies) resulting from lumping individual acts (abbreviated) recorded over the whole observation period.*

Comportements	Fréquences
Soins aux oeufs (TE, PE, LE, HQ)	9.1%
Soins aux larves (TL, PL, LL, FL)	5.9%
Soins aux cocons (TC, PC, LC)	4.6%
Activité non spécifique dans le nid (IN, E, MM, FP, TP, D)	56.8%
Activité domestique (TM, MM)[2]	2.8%
Fourragement (F)	6.4%
Garde (G)	5.7%
Auto-toilettage (SG)	4.6%
Toilettage d'une autre ouvrière (AGW)	3.3%
Toilettage de la reine (AGQ)	0.8%
Total:	100.0%

La localisation du couvain (composition indiquée en Fig. 1) s'est toujours située au centre de la chambre du nid, à l'exception des cocons, qui furent quelquefois déplacés à la périphérie. Le regroupement des 23 actes élémentaires par finalités fonctionnelles aboutit aux comportements décrits dans le Tableau 1. Les traits saillants de la division des rôles au cours de l'ontogenèse de la colonie furent les suivants:

Période reine seule: La reine fréquenta préférentiellement la zone périphérique de la chambre (44% du budget temps) ainsi que le tube d'accès (27% du budget temps). Mis à part la garde, les activités non spécifiques dans le nid (surtout représentées par l'inactivité), les soins aux cocons et le fourragement occupèrent essentiellement la fondatrice (respectivement 33%, 11% et 11% du budget temps). Compte tenu du nombre restreint de pointages (18), la distribution de l'activité de la reine dans tous les comportements fonctionnels (hormis ceux exclus par la composition de la colonie, Cf. Fig. 1) est particulièrement remarquable.

Période reine + ouvrière 1 (Fig. 2): Pendant toute la période, la reine demeura plus active que son ouvrière (respectivement: 22.6% et 63.6% d'inactivité); cependant,

l'ouvrière 1 fut beaucoup plus inactive au cours de la première semaine de sa vie (70.8%) que de la seconde (57.1%). Globalement, les deux individus exercèrent de façon équivalente la fonction de fourragement (respectivement 19 et 21 actes-localisations). Cependant, la comparaison entre la première et la seconde semaine montre que l'ouvrière 1 multiplia sa performance par huit (de 1,8 à 14,3% de son budget temps), ce qui témoigne d'une éthogenèse rapidement mise en place au cours des premiers jours de la vie et explique peut-être sa mort après seulement 18 jours d'existence. L'activité de garde de l'ouvrière 1 subit également une progression entre la première et la seconde semaine mais resta à un niveau relativement modeste (2% du budget temps sur l'ensemble de la période).

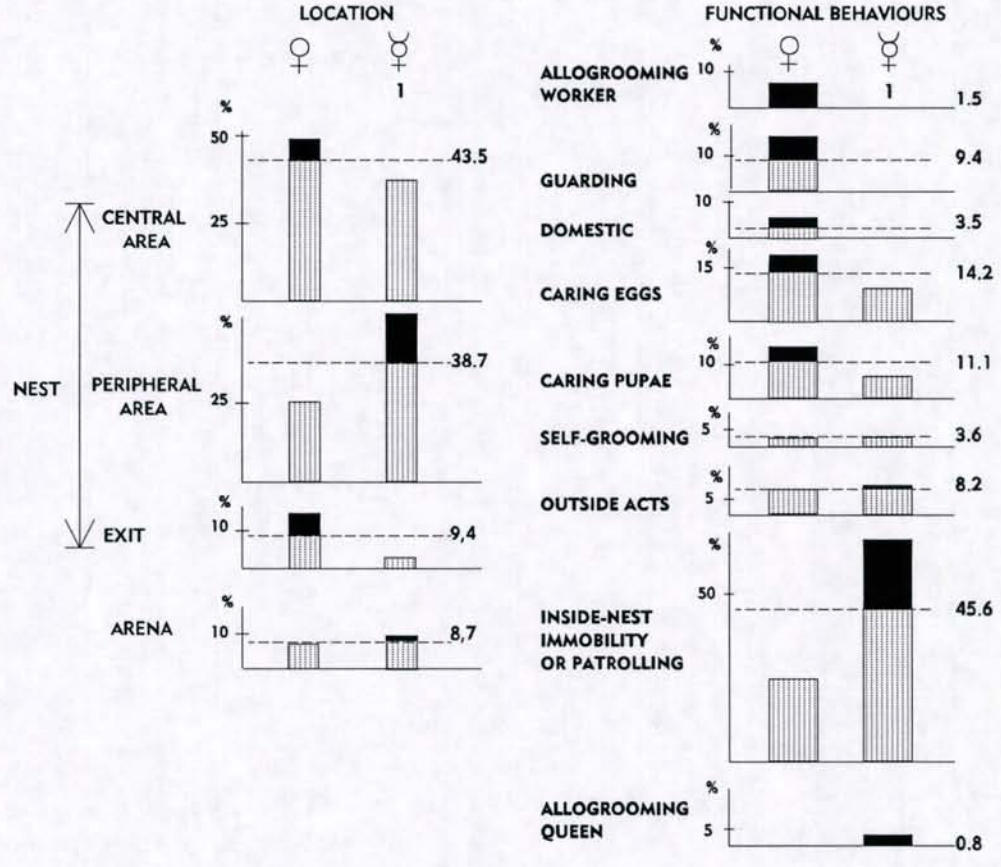


Figure 2. *Représentation graphique de la période reine + ouvrière 1: à gauche, distribution de la fréquentation des quatre zones du nid par les deux individus; à droite, distribution de leur budget temps entre neuf des dix comportements fonctionnels définis (Cf. Tableau 1). Les parties noircies des histogrammes correspondent aux occurrences comportementales supérieures à la moyenne des deux individus (ligne pointillée).*

Figure 2. *Graphical representation of the queen + worker 1 period: left, distribution of both individuals between the four areas of the artificial nest; right, distribution of their time budget between nine of the ten defined functional behaviours (see Table 1). The blocked parts of the histograms represent the behavioural occurrences higher than the average (dotted line) between both individuals.*

Malgré la présence de sa première ouvrière, la reine resta la gardienne principale: 16.7% de son budget temps sur l'ensemble de la période fut consacré à cette fonction, soit huit fois plus que pour son ouvrière; cependant, la reine manifesta une baisse sensible de son activité de garde entre la première (27.4%) et la seconde semaine (7.1%).

Du point de vue des localisations, l'ouvrière sembla souvent reléguée à la périphérie de la chambre du nid, qui représenta 61% des pointages de la première semaine et 44% de ceux de la seconde. Toutefois, cette baisse ne fut pas corrélative d'une tendance à se rapprocher davantage de la zone centrale de la chambre du nid (37% des pointages sur la période globale), où le couvain était rassemblé, mais plutôt de l'augmentation de son budget temps consacré au fourragement et à la garde, lequel passa de 3.7% à 17.5%. La reine demeura la soigneuse principale, ce qui est cohérent avec son occupation privilégiée de la zone centrale de la chambre. Cependant, cette fonction de nurse augmenta sensiblement en s'orientant fortement vers les oeufs lors de la seconde semaine, où elle atteint 40% du budget temps royal au lieu de 26.5% pour la semaine précédente. L'auto-toilettage représenta entre 3% et 4% du budget temps de la reine et de l'ouvrière, alors que le toilettage de l'ouvrière par la reine diminua sensiblement (de 11.5% à 7.1%), ce qui traduit simplement l'importance des léchages d'une jeune ouvrière dans la période qui suit son éclosion.

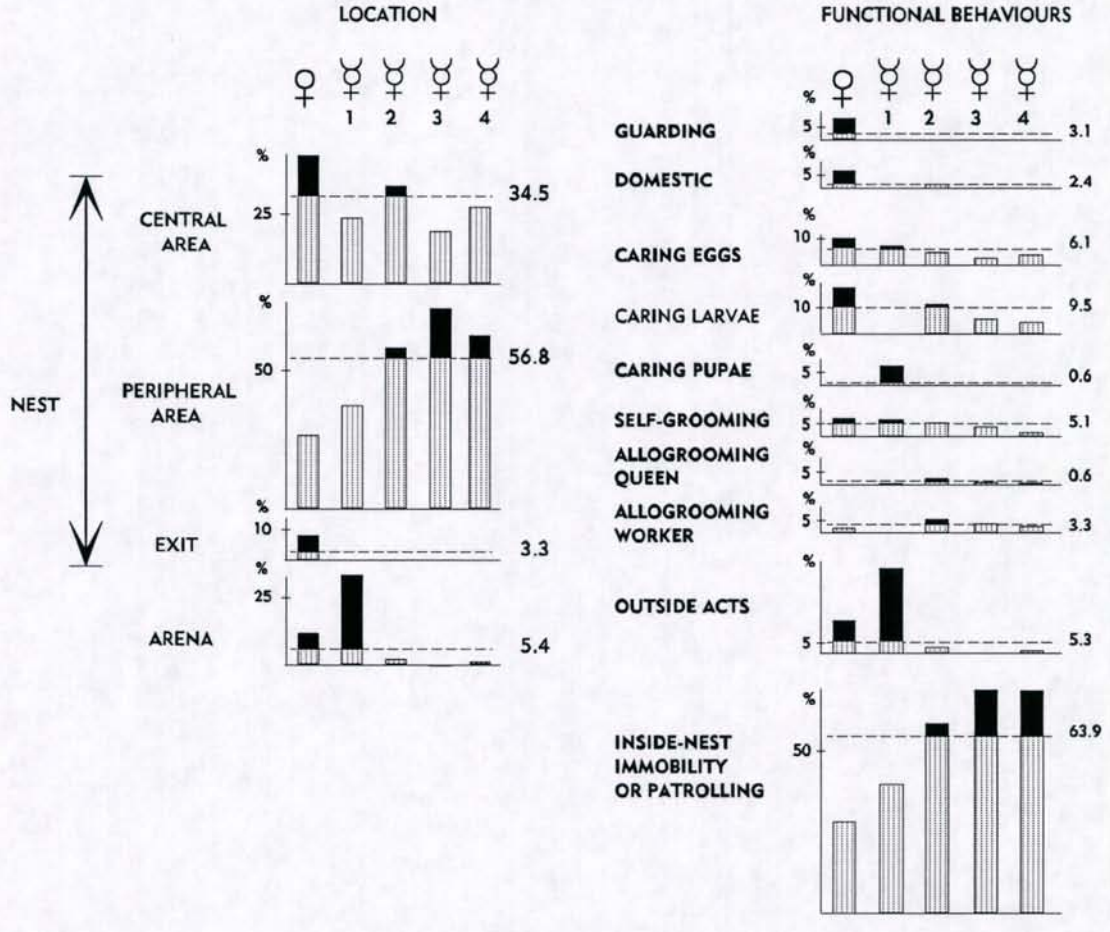


Figure 3. *Représentation graphique de la période débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2: à gauche, distribution de la fréquentation des quatre zones du nid par les cinq individus; à droite, distribution de leur budget temps entre les dix comportements fonctionnels définis (Cf. Tableau 1). Les parties noircies des histogrammes correspondent aux occurrences comportementales supérieures à la moyenne des cinq individus (ligne pointillée).*

Figure 3. *Graphical representation of the period starting with the eclosion of worker 2: left, distribution of the five individuals between the four areas of the nest; right, distribution of their time budget between the ten functional behaviours (see Table 1). The blocked parts of the histograms represent the behavioural occurrences higher than the average (dotted line) between the five individuals.*

Période débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2 (Fig. 3): Sur toute cette période, la reine demeura une fois encore l'individu le plus actif (31.5% d'inactivité, contre 46.4%, 67%, 79.3% et 78.7% respectivement pour les ouvrières 1 à 4). A la fin de sa vie, l'ouvrière 1 augmenta considérablement le nombre de ses sorties dans l'arène et devint la pourvoyeuse principale (35.7% de son investissement), ce qui correspond à ce qui est généralement observé à propos du polyéthisme d'âge. En revanche, son activité de garde disparut, cette fonction demeurant essentiellement remplie par la reine. Cette dernière augmenta son activité de fourragement après la mort de l'ouvrière 1 (de 3.6% à 12.1%). Sur toute la durée de la période, la reine réalisa pratiquement la moitié des pointages dans la zone centrale du nid, celle du couvain.

Parallèlement, les ouvrières 2 et 3 sortirent très peu (moins de 1,5%) et restèrent de piètres gardiennes (moins de 1% de leur budget temps). Elles occupèrent la zone centrale beaucoup moins fréquemment que la reine et apparurent fortement reléguées à la périphérie de la chambre du nid (60% des pointages pour l'ouvrière 2 et 77.5% pour l'ouvrière 3). Une certaine priorité de la fourmi 2 sur la fourmi 3 s'exprima pour l'occupation de la zone centrale: dans 54 cas l'ouvrière 2 fut au centre tandis que l'ouvrière 3 se tenait à la périphérie, l'inverse n'ayant été vérifié que dans 14 cas. Cette tendance se répercuta dans la distribution des activités de nurse (16.9% du budget temps pour l'ouvrière 2 contre 9% pour l'ouvrière 3). Dans cette dernière fonction encore, la reine assura la part la plus importante (29% des pointages) mais en manifestant une baisse par rapport à la dernière semaine de la période précédente. Cette régression relative correspondit vraisemblablement à la part plus importante prise par les ouvrières 1 et 2 dans cette fonction. L'ouvrière 4 se caractérisa par un taux très élevé d'activités non spécifiques dans le nid (80.7% dont 78.7% d'inactivité). Son investissement dans les soins au couvain stagna au même niveau que chez l'ouvrière 3 (8% et 9%); en revanche, elle développa relativement ses activités spécifiques tournées vers l'extérieur (*G* et *F*), qui représentèrent 3.3% de son budget, contre 1.9% en moyenne pour les ouvrières 2 et 3. Mais ce niveau demeura bien inférieur à ce qu'était l'investissement de l'ouvrière 1 dans le fourragement.

Sur les trois périodes que nous avons choisies d'analyser plus en détail ci-dessus, un comportement fonctionnel de la reine s'est avéré remarquablement stable pour le budget temps qu'elle y consacra et, une fois de plus, à un niveau nettement supérieur à chacune des quatre ouvrières: il s'agit des activités domestiques (transport et manipulation de matériaux, *TM* et *MM*). En effet, dans la période initiale où elle fut seule, la reine y consacra 5.6% de son budget temps, puis 6.3% dans la période reine + ouvrière 1 et enfin 6.6% pour celle débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2.

DISCUSSION

L'analyse du profil comportemental de toutes les actrices de la société (la reine et ses quatre ouvrières) permet de dégager les conclusions suivantes: 1) jusqu'à la fin de l'étude la reine est demeurée la plus active dans des fonctions sociales très variées, si l'on excepte les soins aux cocons et le fourragement, où elle fut relayée par l'ouvrière 1 à la fin de sa vie. Cette dernière apparut nettement comme l'ouvrière la plus active et, après sa mort, l'ouvrière 2 participa aux soins au couvain tandis que la 4 intervint timidement dans le fourragement et la garde. La bi-potentialité de l'ouvrière 1, tournée à la fois vers les activités externes et les activités intra-nidales rappelle les fourmis primitivement éosociales du genre *Nothomyrmecia* (JAISSON et coll., sous presse). L'examen de la performance dans chaque comportement fonctionnel entre la première et la seconde semaine de vie de chaque fourmi (Fig. 4) montre des différences d'un comportement à l'autre et d'une ouvrière à l'autre.

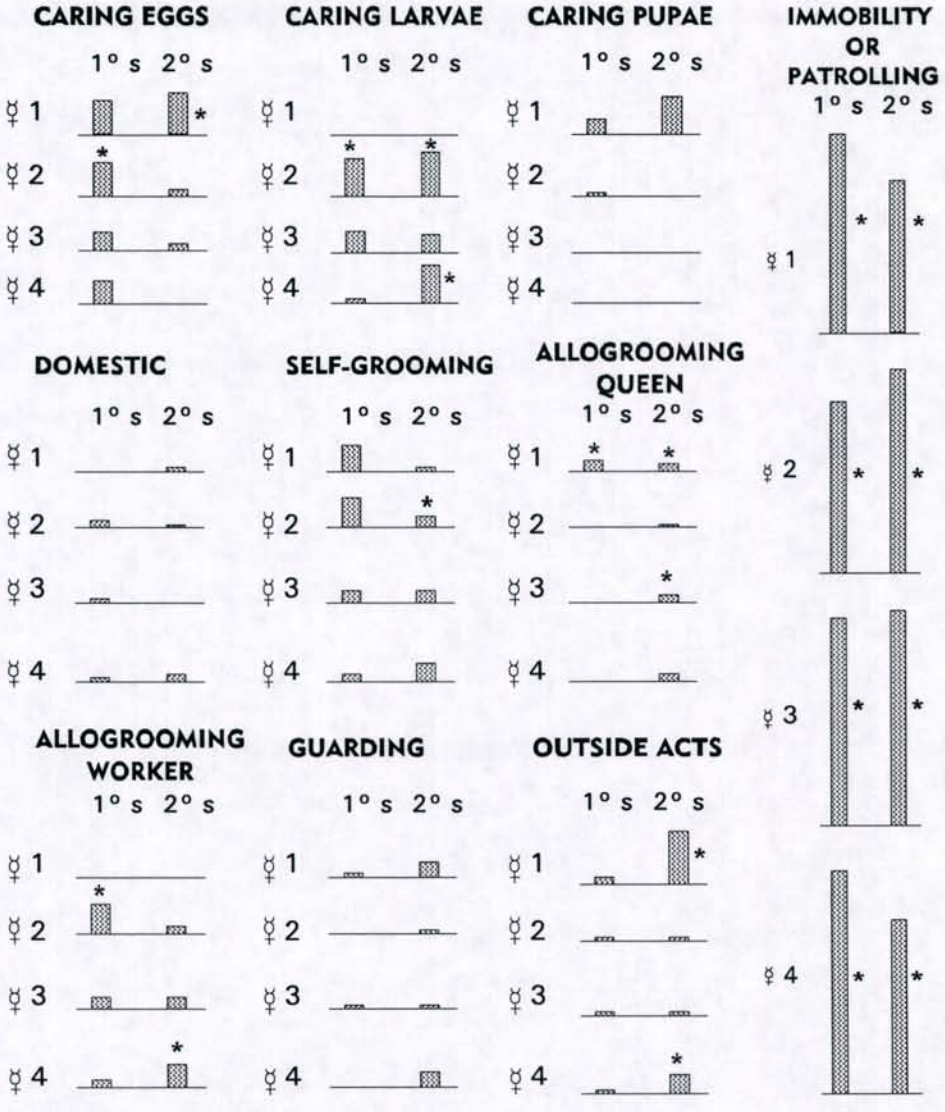


Figure 4. *Distribution des dix comportements fonctionnels entre les quatre ouvrières pour leurs première et seconde semaines de vie. Les astérisques signalent les valeurs individuelles supérieures à la valeur moyenne du groupe lors de l'observation.*

Figure 4. *Distribution of the ten functional behaviours between the four workers for their first and second week of life. Asteriscs mark individual values higher than the average of the existing group at the observation period.*

Parmi les comportements fonctionnels, seuls les soins aux oeufs, soins aux larves, auto-toilettages et toilettages aux ouvrières apparurent significativement dès la première semaine de vie. En revanche, les soins aux cocons, la garde et le fourragement se développèrent plutôt au cours de la seconde semaine. Les quatre ouvrières intervinrent dans le soin aux oeufs, mais seule l'ouvrière 1 maintint cette activité de soigneuse sur les deux semaines, confirmant ainsi son rapprochement du profil de la reine. Comme le montre la Fig. 4, les activités non spécifiques (incluant principalement l'inactivité) sont restées à un niveau élevé pour les quatre ouvrières, dont la plus inactive (n°3) semble avoir rempli le créneau de la sous-caste des inactives présente dans le sociogramme des sociétés adultes de *M. croslandi* (FRESNEAU et coll., *en prép.*) et de plusieurs espèces de

Ponérines, notamment dans les genres *Pachycondyla (Neoponera)* (FRESNEAU, 1984; PEREZ BAUTISTA et coll., 1985; FRESNEAU et DUPUY, 1988), *Ectatomma* (CORBARA et coll., 1986), *Megaponera* (VILLET, 1990a) et *Platythyrea* (VILLET, 1990b).

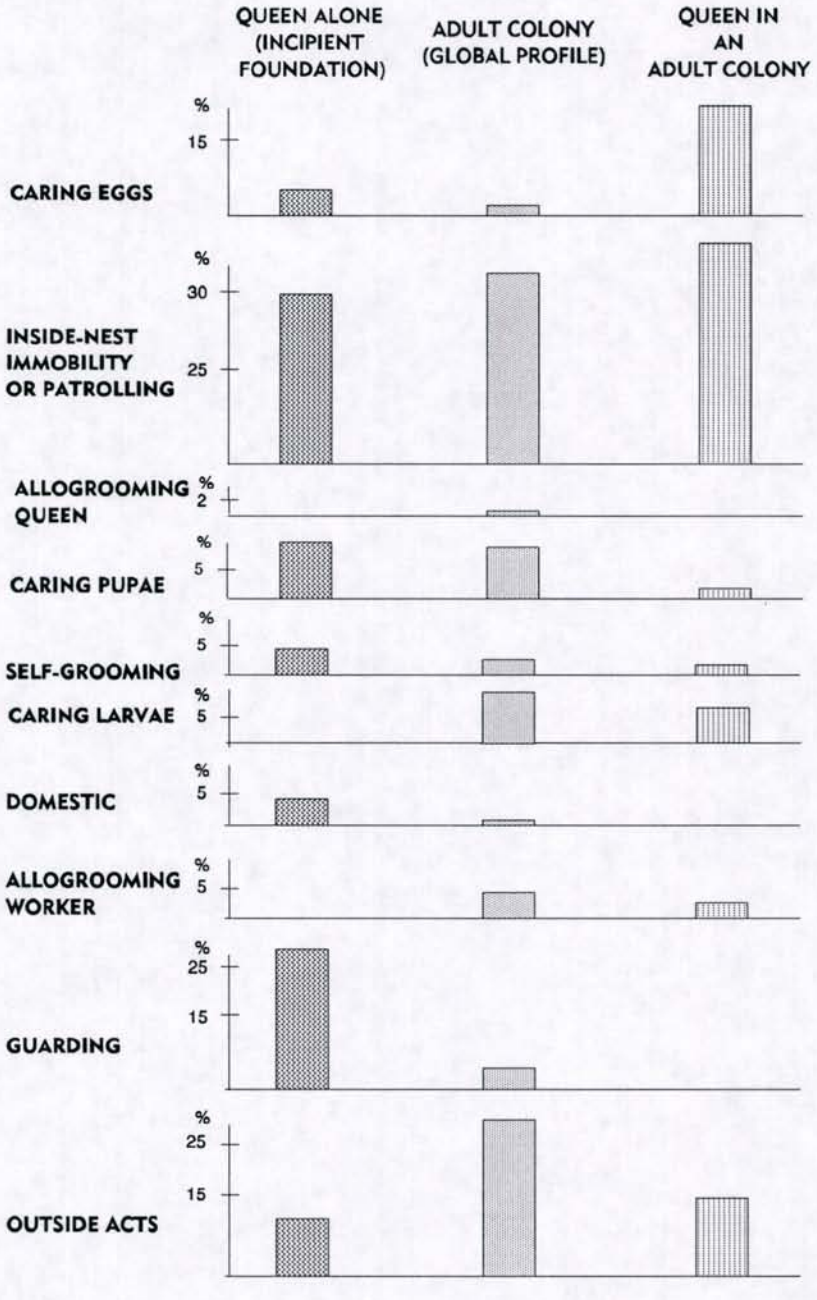


Figure 5. *Distribution du budget temps de la reine fondatrice de M. croslandi au cours de la première période (à gauche), comparée à celle d'une société adulte (au milieu) et à celle d'une reine dans une société adulte (à droite) (d'après Fresneau et coll., en prép.).*

Figure 5. *Distribution of the time budget of the founding queen of M. croslandi during the first period (left), compared to an adult society (middle) and to a queen in an adult society (right) (after Fresneau et al., in prep.).*

Le profil éthologique de la reine rappelle le profil collectif d'une société adulte de *Myrmecia croslandi* (FRESNEAU et coll., *en prép.*). Si l'on excepte que l'absence de larve et d'ouvrière sur cette période a interdit l'enregistrement de tout acte orienté vers elles, seule l'activité de garde de la fondatrice parut varier notablement. En revanche, le profil de la fondatrice se distingua nettement de celui d'une reine de *M. croslandi* au sein d'une colonie adulte (Fig. 5). En particulier, cette dernière concentre ses activités sur les soins aux oeufs, alors que notre fondatrice se consacra également de façon importante aux soins aux cocons, aux activités domestiques et à la garde à l'entrée du nid. La part plus élevée que prit cette dernière fonction chez notre fondatrice (27% du budget temps) par rapport au profil global d'une colonie adulte (3,8% du budget temps) peut facilement s'interpréter par le fait que la garde de l'entrée unique d'un nid adulte de *M. croslandi* nécessite la mobilisation d'une proportion restreinte d'individus, par rapport à la taille de la colonie.

Le statut primitif de l'organisation sociale de *M. croslandi* se trouve confirmé par cette étude. HASKINS et HASKINS (1950) avaient déjà remarqué la propension des reines de *M. pilosula* à sortir du nid et fourrager chez des colonies déjà très avancées dans leur sociogenèse. Notre étude montre également que la reine maintient un haut niveau d'activité, même avec quatre ouvrières, dans presque tous les comportements fonctionnels. Quant aux ouvrières, assez peu actives, elles ne semblent pas suivre un polyéthisme d'âge bien net: elles sont susceptibles de développer rapidement des activités de fourragement en même temps que des activités de soins, mais elles peuvent également montrer un niveau très élevé d'inactivité sans spécialisation, comme si le maintien du travail royal tendait à contrarier la suite chronologique classique d'un polyéthisme d'âge. A ce titre, si l'on considère comme critère le maintien d'un haut niveau d'activité chez la reine fondatrice et le monopole qu'elle exerce sur certains comportements fonctionnels, *M. croslandi* apparaît comme nettement primitive par rapport à des fondations de ponérines étudiées par différents auteurs, notamment *Ectatomma ruidum* (CORBARA et coll., 1986), et *Ectatomma tuberculatum* (LACHAUD et FRESNEAU, 1985 et 1987). Chez cette dernière espèce, la reine peut néanmoins encore participer à l'approvisionnement alors que la société comprend douze ouvrières (DEJEAN et LACHAUD, 1992).

La fondation non-claustrale, même si elle existe de façon exceptionnelle chez quelques espèces évolutivement avancées, est considérée comme une caractéristique commune à de nombreuses fourmis primitives (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER et WILSON, 1990). Au cours de cette période cruciale pour la future société, toute reine pratiquant ce mode de fondation est davantage exposée aux agents de sélection, notamment aux prédateurs. Pourtant, la sous-famille des Myrmeciinae domine la myrmécofaune d'une bonne partie du continent Australien. La question se pose de savoir pourquoi le mode de fondation non-claustral n'a pas contrarié ce succès. On peut sans doute évoquer l'existence d'un appareil piqueur particulièrement redoutable ainsi que d'une vision performante, mais cela ne saurait tout expliquer. Des caractéristiques écologiques propres à cette région du globe ont certainement rendu ce succès des fourmis bull-dog plus probable.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Conseil Scientifique de l'OTAN qui rendit cette étude possible en attribuant une bourse de recherche à P. JAISSON .

REFERENCES

BROWN, W.L., Jr., 1953. Characters and synonymies among the genera of ants. Part I. *Breviora*, *11*:1-13.

CORBARA B., J-P. LACHAUD et D. FRESNEAU, 1986. Organisation sociale d'une fourmi primitive néotropicale, *Ectatomma ruidum* ROGER: comparaison de deux méthodes d'enregistrement. *Act. Coll. Insectes. Soc.*, *3*:153-162.

CROSLAND, M.W.J. et R.H. CROZIER, 1986. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes. *Science*, *231*:1278.

FREELAND, J., 1958. Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia*. *Aus. J. Zool.*, *6*:1-18.

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

FRESNEAU, D., 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive: *Neoponera obscuricornis* EMERY (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, *31*:387-402.

FRESNEAU, D. et A. CHARPIN 1977. Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Ann. Soc Entomol. Fr. (N.S.)*, *13*:1-5.

FRESNEAU, D. et P. DUPUY, 1988. A study of polyethism in a ponerine ant : *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, *36*:1389-1399.

FRESNEAU, D., F. NICOLOSI, R.W. TAYLOR et P. JAISSON, *en préparation.* Social organization in primitive ants from Australia. II. *Myrmecia croslandi* TAYLOR et *Myrmecia fuscipes* CLARK.

GRAY, B., 1971. Notes on the biology of the ant *Myrmecia dispar* (CLARK). *Insectes Soc.*, *18*:71-80.

HASKINS, C.P. et E.F. HASKINS, 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaïc ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, *43*:461-491.

HÖLLDOBLER, B. et E.O. WILSON. 1990. *The Ants. Berlin: Springer-Verlag*, 732p.

HUNG, H.C.F., H.C. REED et S.B. VINSON, 1981. Chromosomes of four species of *Polistes* wasps. *Cariologica*, *34*:225-230.

IMAI, H.T. et R.W. TAYLOR, 1989. Chromosomal polymorphisms involving telomere fusion, centrometric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia (pilosula)* n = 1. *Chromosoma*, *98*:456-460.

IMAI, H.T., R.W. TAYLOR, M.W.J. CROSLAND et R.H. CROZIER, 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Jap. J. Genet.*, *63*:159-185.

IMAI, H.T., R.W. TAYLOR, M. KUBOTA, K. OGATA et M.Y. WADA, 1990. Notes on the remarkable karyology of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*, and the related genus *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, *97*:133-140.

JAISSON P., FRESNEAU D., TAYLOR R.W., LENOIR A., sous presse. Social organization in primitive ants from Australia. I. *Nothomyrmecia macrops* CLARK. *Insectes Soc.*

LACHAUD, J-P. et D. FRESNEAU, 1985. Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Act. Coll. Insectes Soc.*, *2*:195-202.

LACHAUD, J-P. et D. FRESNEAU, 1987. Social regulation in primitive ants. In: *From individual Characteristics to Collective Organization : the Example of Social Insects* (J-L. DENEUBOURG et J.M. PASTEELS eds.). *Experientia Supp.*, *54*:197-217.

OGATA, K., 1991. Ants of the genus *Myrmecia* FABRICIUS: a review of the species groups and their phylogenetic relationships (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Syst. Entomol.*, *16*:353-381.

OGATA, K. et R.W. TAYLOR, 1991. Ants of the genus *Myrmecia* FABRICIUS: a preliminary review and key to the named species (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Nat. Hist.*, *25*:1623-1673.

PEREZ BAUTISTA M., J-P. LACHAUD, et D. FRESNEAU, 1985. La división del trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, *65*:119-130.

TAYLOR, R.W., 1991. *Myrmecia croslandi* sp.n., a karyologically remarkable new Australian jack-jumper ant (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Aust. ent. Soc.*, *30*:288.

VILLET, M.H., 1990a. Division of labour in the Matabele ant *Megaponera foetens* (FABR.) (Hymenoptera: Formicidae). *Ecol., Ethol., Evol.*, *2*:397-417.

VILLET, M.H., 1990b. Social organization of *Platythyrea lamellosa* (ROGER) (Hymenoptera: Formicidae): II. Division of labour. *S.-Afr. Tydskr. Dierk.*, *25*:254-259.

WHEELER, W.M., 1933. *Colony-founding among Ants with an Account of Some Primitive Australian Species*. Harvard University Press, *Cambridge*, 179 p.

WILSON, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, *Cambridge*, 548 p.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 173-177 (1993)

DONNEES PRELIMINAIRES SUR LE COMPORTEMENT AGONISTIQUE ET REPRODUCTEUR DES DEUX CASTES DE MÂLES ERGATOÏDES DE LA FOURMI *HYPOPONERA BONDROITI* FOREL (PONERINAE)

K. YAMAUCHI 1, K. KINOMURA 2, B. CORBARA 3,4, K. TSUJI 3

[1]Department of Biology, Faculty of Education, Gifu University, Gifu 501-31 (Japan)
[2]Gifu Aikawa High School, Gifu 501-31 (Japan)
[3]Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Chikusa, Nagoya 464-01 (Japan)
[4]Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Appliquée Université Paris XIII, 93430 Villetaneuse (France)

Résumé: *Hypoponera bondroiti* est la seule espèce de fourmi connue à ce jour pour présenter deux castes de mâles ergatoïdes. Les mâles ailés y sont inexistants. Les mâles ergatoïdes majors, qui sont les plus grands individus de la société, sont fortement agressifs entre eux, luttant pour l'occupation du nid. Les minors peuvent coexister dans un même nid sans s'agresser. Ils sont par ailleurs tolérés par les majors. Les deux types de mâles ergatoïdes peuvent s'accoupler avec les deux catégories de femelles reproductrices : reines ailées ou ergatoïdes.

Mots-clés: *Mâle ergatoïde, dimorphisme, Formicidae, comportement agonistique, comportement reproducteur.*

Abstract: Preliminary report on the agonistic and reproductive behaviour of the two castes of ergatoid males in the ant *Hypoponera bondroiti* Forel (Ponerinae).

Hypoponera bondroiti is the only known species of ant having two castes of ergatoid males. Alate males are unknown in this species. Major ergatoid males are the largest individuals in the society, and are highly aggressive among each other, fighting for the occupation of the nest. Minor ergatoid males coexist in the same nest. Moreover, they are tolerated by the major ones. Both kind of ergatoid males can mate with both categories of reproductive females : alate queens and ergatoid queens.

Key-words: *Ergatoid male, dimorphism, Formicidae, agonistic behaviour, reproductive behaviour.*

INTRODUCTION

Chez la plupart des espèces de fourmis, les mâles quittent le nid, s'accouplent à l'extérieur et meurent. Au cours de leur brève vie intranidale, leur répertoire comportemental est la plupart du temps très limité. A l'exception connue des mâles de *Camponotus* spp. qui stockent et redistribuent de la nourriture liquide aux autres membres de la société (HÖLLDOBLER, 1964, 1966), leur contribution aux tâches dans le nid est

généralement nulle. Les mâles de Ponérines n'échappent pas à cette règle (voir en particulier CORBARA et coll., 1989; CORBARA, 1991 sur *Ectatomma ruidum*).

Cependant, un certain nombre de travaux ont révélé que le répertoire comportemental des mâles pouvait être plus riche lorsque ces derniers manifestaient des relations compétitives. C'est ainsi que chez *Pogonomyrmex* spp., les mâles entrent en compétition pour l'acquisition des femelles sur les leks après le vol nuptial (HÖLLDOBLER, 1976; HÖLLDOBLER & BARTZ, 1985). Au sein même du nid, HAMILTON (1979) a observé, chez la Ponérine *Hypoponera punctatissima,* des combats pouvant entraîner la mort d'un des protagonistes. Les mâles en question sont ergatoïdes (ils sont dépourvus d'ailes et ressemblent aux ouvrières de l'espèce) et cohabitent, chez cette espèce, avec des mâles ailés. Plus récemment, des combats de même type, mettant également en jeu des mâles ergatoïdes, ont été mis en évidence chez la Myrmicine *Cardiocondyla* spp. (KINOMURA & YAMAUCHI, 1987; STUART et coll., 1987; YAMAUCHI & KINOMURA, 1992).

Dans ce travail préliminaire, nous présentons les premières données sur le comportement des mâles ergatoïdes de *Hypoponera bondroiti* qui sont de deux types chez cette Ponérine. Il s'agit du premier cas où, chez les fourmis, est rapportée l'existence de deux castes de mâles ergatoïdes, une caste major et une caste minor. De plus, chez cette espèce, il existe trois catégories d'individus femelles : des ouvrières, des reines ergatoïdes (*sensu* PEETERS 1991), c'est-à-dire des femelle reproductrices dépourvues d'ailes, et des reines ailées normales.

MATERIEL ET METHODES

Hypoponera bondroiti Forel est une espèce rare qui niche dans et sous les morceaux de bois en décomposition. Nous en avons récolté une vingtaine de colonies qui proviennent toutes de la même station située à Ogimi, dans l'île d'Okinawa au Japon. Celles-ci ont été installées au laboratoire dans des boîtes d'élevage en plastique dont le fond est recouvert de plâtre. Le nid est figuré par une loge creusée dans ce plâtre et recouvert d'une lame mince de verre rouge.

Pour les observations morphologiques des mâles nous avons pris en compte la largeur de la tête (lT), la longueur de la tête (LT) et la largeur du pronotum (lP).

Les observations comportementales ont été réalisées à l'aide d'une caméra vidéo installée sur une loupe binoculaire. Comme la plupart des nids ne contenaient qu'un seul mâle ergatoïde major, pour observer les interactions entre deux mâles de ce type nous avons procédé par introduction d'un major dans une société déjà pourvue d'un tel mâle. Des expériences de contrôle avaient montré au préalable que des femelles provenant du même nid que le mâle introduit pouvaient être acceptées dans la société d'introduction sans être agressées.

RESULTATS

Dimorphisme des mâles

Les mesures effectuées nous ont permis de distinguer nettement deux castes de mâles présentant des caractéristiques morphologiques distinctes.

Les mâles ergatoïdes majors sont les plus grands individus de la société (lT = 0.68 ± 0.05 mm; LT = 0.82 ± 0.03 mm et lP = 0.40 ± 0.02 mm). Pour comparaison, les mesures relatives aux reines ailées sont les suivantes : lT = 0.55 ± 0.02 mm; LT = 0.65 ± 0.02 mm et lP = 0.45 ± 0.02 mm. Les majors présentent une tête large et allongée en forme de coeur et possèdent de fortes mandibules. Leur corps est de couleur brune avec une tête et un gastre plus sombres.

Les mâles ergatoïdes minors sont de taille comparable à celle des ouvrières (lT de 0.49 ± 0.02 mm contre 0.50 ± 0.02 mm; LT de 0.64 ± 0.04 mm contre 0.60 ± 0.02 mm et lP de 0.32 ± 0.01 mm contre 0.37 ± 0.02 mm). Leur tête est sub-rectangulaire. Le corps est uniformément brun jaunâtre à brun rougeâtre.

Compétition entre mâles ergatoïdes

Major vs major

Six expériences d'introduction ont été réalisées. Dans cinq cas le même scénario s'est répété. Dès que les deux mâles entrent en contact, l'un des deux attaque violemment l'autre à la suite (2 cas) ou non (3 cas) d'une antennation rapide mutuelle. L'attaquant mord son adversaire au niveau d'une patte, d'une antenne, du thorax ou du gastre et souvent replie son gastre pour en amener l'extrémité en contact avec le corps de son adversaire. Dans ce cas, nous n'avons jamais observé de goutte liquide émise comme dans le cas de *Cardiocondyla wroughtoni* (YAMAUCHI & KAWASE, 1992). Le rôle de la flexion du gastre reste donc inexpliqué. Au cours de ces interactions agonistiques les autres membres de la société n'interviennent pas. Les combats se terminent par la fuite hors du nid d'un des protagonistes. Dans 3 cas sur 5, le résident est victorieux.

La sixième expérience d'introduction s'est déroulée différemment. Le mâle major introduit est immédiatement très agressif vis-à-vis du major résident qui fuit à plusieurs reprises. Parallèlement, le major étranger est soumis à de nombreuses attaques et piqûres de la part des reines désailées. La dominance s'inverse progressivement, le mâle résident exerçant alors des antennations rapides et des montes avec recherche génitale sur le mâle étranger. Le mâle introduit ne cherche pas à fuir le nid; plus d'une semaine après la période d'enregistrement vidéo, il présente toujours un comportement de soumission par rapport au major résident.

Major vs minor

Si le plus grand nombre de rencontres major-minor n'aboutissent à aucune interaction particulière les montes des minors par les majors sont assez fréquentes. Cependant, les majors n'attaquent jamais les minors et ces derniers ne fuient jamais les majors. Dans le cas de l'expérience d'introduction major/major atypique relatée plus haut, le major étranger qui, au début de son introduction dans le nid, manifestait de nombreuses postures de monte vis-à-vis des deux minors résidents est, à la fin de l'expérience, également dominé par un des minors (antennations rapides, tentatives de monte et morsures au niveau des antennes).

Minor vs minor

La plupart des rencontres minor-minor n'aboutissent à aucune interaction particulière même si quelques montes peuvent être observées. Dans un cas nous avons observé un combat avec morsures.

Accouplement

Nous avons pu observer fréquemment les mâles ergatoïdes majors et minors s'accoupler, aussi bien avec les reines ailées qu'avec les femelles ergatoïdes. Les deux catégories de mâles peuvent s'accoupler à plusieurs reprises. nous n'avons jamais observé d'interférence entre minors et majors lors des accouplements.

DISCUSSION

Cette étude montre que l'on peut rencontrer deux types de mâles ergatoïdes dans une même colonie de l'espèce *Hypoponera bondroiti* alors que les mâles ailés y semblent

absents. Chez l'espèce voisine *H. eduardi*, LE MASNE (1956) a montré que dans certaines populations, les mâles ergatoïdes s'accouplent avec les femelles ergatoïdes qui sont encore dans leur cocon; dans d'autres populations, les mâles ailés ont pour uniques partenaires des reines ailées. Chez une autre *Hypoponera*, *H.* sp. 4 du Japon, mâles ailés et ergatoïdes coexistent dans un même nid avec reines ailées et ergatoïdes. En laboratoire, les mâles ergatoïdes de *H.* sp. 4 s'accouplent avec des reines ergatoïdes qui viennent d'émerger ou qui sont encore dans leur cocon; les mâles ailés ont pour partenaires les reines ailées. *Hypoponera bondroiti* présente un système plus souple avec des mâles ergatoïdes majors et minors qui peuvent indifféremment s'accoupler avec des reines ailées (et également désailées) ou ergatoïdes.

HAMILTON (1979) a montré que les mâles ergatoïdes de *H. punctatissima* qui possèdent de fortes mandibules, luttaient entre eux pour l'occupation des chambres du nid dans lesquelles émergeaient les femelles. Les mâles ergatoïdes majors de *H. bondroiti* ont une morphologie voisine de celle des mâles ergatoïdes de *H. punctatissima* et sont tout aussi agressifs que ces derniers entre eux. Par contre, les mâles ergatoïdes minors de *H. bondroiti* sont peu agressifs. Ils ne s'attaquent pas entre eux lorsqu'ils coexistent dans un même nid. Il est intéressant de remarquer que les deux catégories de mâles ergatoïdes ne s'agressent qu'exceptionnellement et qu'en particulier les majors tolèrent les minors qui sont en compétition avec eux pour l'accouplement avec les femelles. Les deux types de mâles ont adopté une stratégie inverse pour parvenir à se reproduire. Celle des majors est claire : ce sont de typiques combattants qui ont développé de fortes mandibules. Quant aux minors on peut avancer l'hypothèse qu'ils miment les femelles dont il partagent la morphologie.

REMERCIEMENTS

Une partie de ce travail a été réalisée lors d'un séjour post-doctoral de BC au Japon financé par la "Japan Society for the Promotion of Science". Les auteurs remercient le Professeur ITÔ Yoshiaki de l'Université de Nagoya pour ses vifs encouragements.

REFERENCES

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., 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.

HAMILTON W.D., 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: *Sexual selection and reproductive competition in insects* (M.S. Blum & N.A. Blum, Eds), Academic Press: New York, pp. 167-220.

HÖLLDOBLER B., 1964. Untersuchungen zum Verhalten der Ameisenmanuchen während der imaginalen Lebenzeit. *Experientia*, **20**, 329.

HÖLLDOBLER B., 1966. Futterverteilung der Mannchen in Ameisenstaat. *Z. f. Vergl. Physiol.*, **52**, 430-455.

HÖLLDOBLER B., 1976. The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1**, 405-423.

HÖLLDOBLER B. & BARTZ S.H., 1985. Sociobiology of reproduction in ants. In: *Experimental behavioral ecology and sociobiology* (B. Hölldobler & M. Lindauer, Eds), Sinauer Associates: Sunderland (Mass.), pp. 237-257.

KINOMURA K. & YAMAUCHI K., 1987. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *J. Ethol.*, **5**, 75-81.

LE MASNE G., 1956. La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Ins. Soc.*, **3**, 239-259.

PEETERS C., 1991. Ergatoid queens and intercastes in ants: two different adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Ins. Soc.*, **38**, 1-15.

STUART R.J., FRANCOEUR A. & LOISELLE R., 1987. Fighting males in the ant *Cardiocondyla*. *Naturwissenschaften*, **74**, 548-549.

YAMAUCHI K & KAWASE N., 1992. Pheromonal manipulation of workers by a fighting male to kill his rival males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *Naturwissenschaften*, **79**, 274-276.

YAMAUCHI K. & KINOMURA K., 1992. Dimorphic males and their reproductive strategies in the ant genus *Cardiocondyla*. In: *Evolution of insect society* (T. Inoue & S. Yamane, Eds), sous presse.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 179-182 (1993)

POLYGYNIE ET FORME DE POLYMORPHISME CHEZ UNE PONERINAE

Alain DEJEAN et Renée FENERON

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS 667)
Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Résumé: Chez l'espèce polygyne *Centromyrmex bequaerti*, le dimorphisme entre les castes ouvrière et reine est un des plus marqués de la sous-famille des Ponerinae. La répartition des tailles des ouvrières présente une grande variabilité mettant en évidence un polymorphisme monophasique. Bien que des ouvrières appartenant à toute la gamme des tailles soient représentées dans le service extérieur, les *media* paraissent davantage spécialisées dans cette activité. Les *major* appartiennent plutôt au service interne où elles jouent le rôle de gardiennes.

Mots-clés: *Ponerinae, polygynie, polymorphisme monophasique.*

Summary: Polygyny and a type of polymorphism in a Ponerinae.

In the polygynous species *Centromyrmex bequaerti*, the dimorphism between workers and queens is one of the most important among Ponerinae. The range of workers' size shows a large disparity resulting in a single, spreadout isometric curve indicating a monophasic polymorphism. Worker size and task performance are correlated. Although individuals of all sizes perform outside activities, *media* workers function more often as foragers, while *major* workers often play the role of guards, obstructing nest entrances.

Key words: *Ponerinae, polygyny, monophasic polymorphism.*

INTRODUCTION

Centromyrmex bequaerti (Forel), considérée comme une espèce "rare", a pu faire l'objet d'une étude détaillée lors d'une enquête écologique, portant sur les relations entre les termitières de *Cubitermes* et les fourmis, entreprise dans le Sud du Cameroun. Les sociétés de *C. bequaerti* sont installées dans les termitières de *Cubitermes fungifaber, C. subarquatus, C. suberenulatus* et *Ophiotermes sp.* Il s'agit dans tous les cas de termites humivores.

Ces fourmis occupent des loges de la termitière, dans lesquelles on trouve des ouvrières et du couvain. Plusieurs loges (jusqu'à 10 par termitière) contiennent aussi une reine, exceptionnellement deux. Ces loges communiquent par des galeries, les ouvrières passant d'une loge à l'autre, souvent en transportant du couvain. Une telle structure peut être assimilée à une forme de polycalisme.

MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été effectuée à partir de 5 sociétés récoltées à Akok, dans la réserve de Campo (Sud-Est du Cameroun) en décembre 1991. Elles contenaient respectivement 4, 4, 5, 9 et 10 reines. Ces sociétés ont été mises en élevage dans des tubes à essais de 22 x 2,5 cm dont le fond sert d'abreuvoir, débouchant dans des aires de chasse de 45 x 70 cm, recouvertes par un vitrage.

Pour 4 sociétés, ce dispositif a servi pour étudier la prédation. La cinquième, contenant 108 ouvrières, a été utilisée pour des études biométriques car, de toute évidence, il s'agit d'une espèce polymorphe où les ouvrières ont une longueur de l'ordre de 0,5 cm pour les *minor* et de 1 cm pour les *major*. Après mise en élevage,

un apport important de termites permet de distinguer les ouvrières du service extérieur qui sortent spontanément ou après avoir été recrutées, de celles du service intérieur qui restent dans le nid. La longueur totale ainsi que plusieurs mensurations de pièces sclérifiées ont été effectuées à l'aide d'un micromètre. La longueur des reines a également été évaluée.

RESULTATS

Répartition des tailles des ouvrières et des reines

La comparaison des longueurs totales des ouvrières et des reines permet de mettre en évidence un très important dimorphisme entre ces deux castes (Fig. 1A).

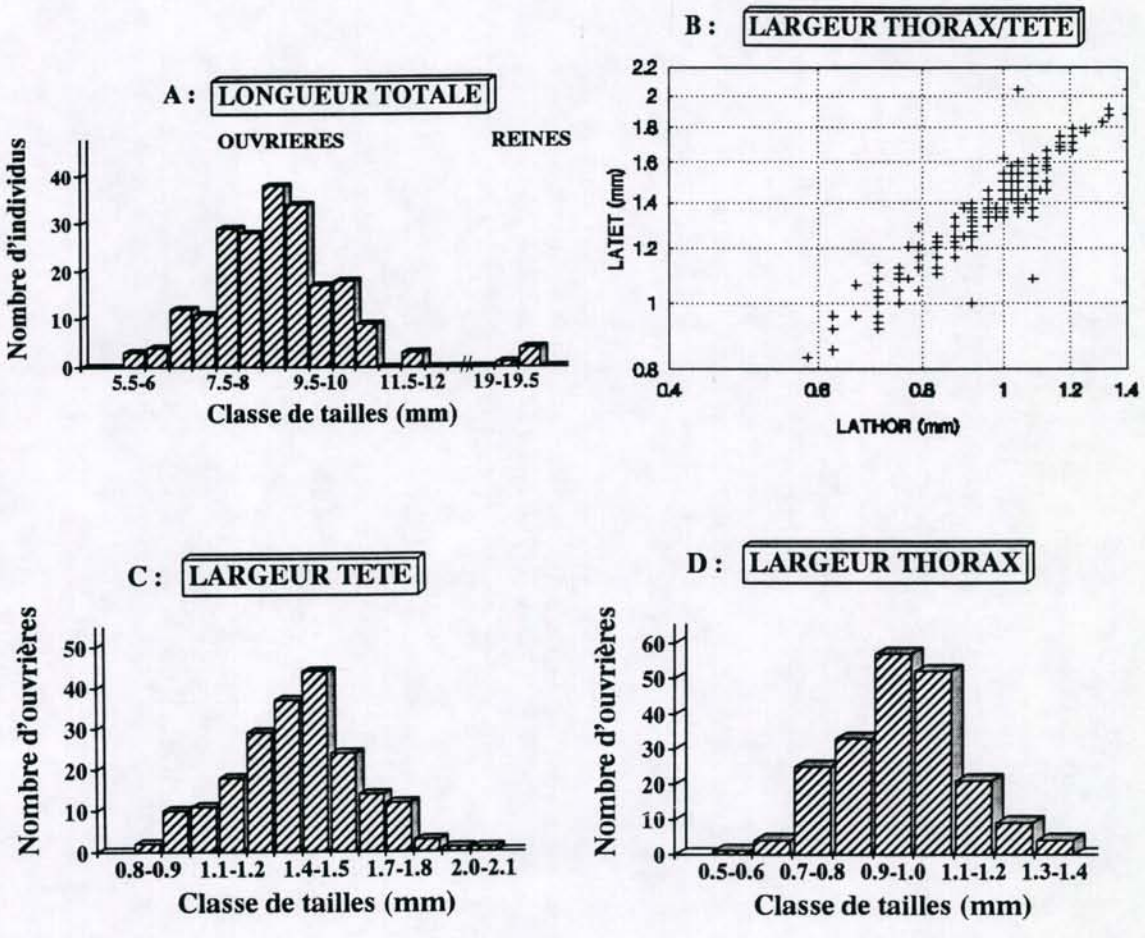


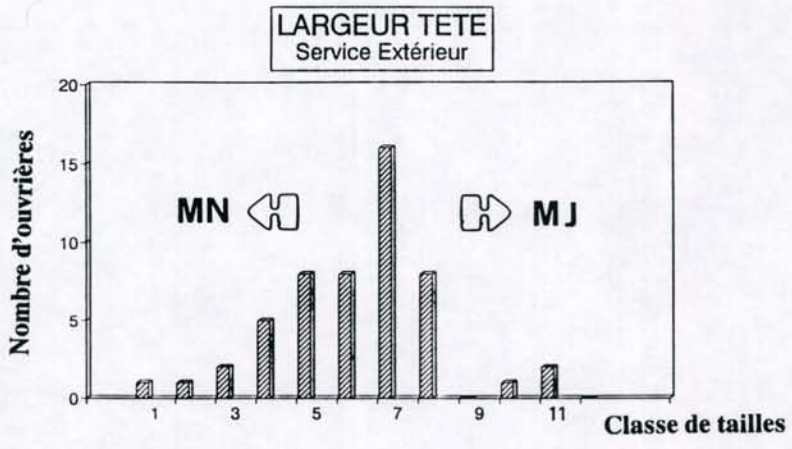
Figure 1. *Répartition des tailles des ouvrières et des reines. A: Distribution des longueurs totales des ouvrières (N=206) et des reines (N=4); B: mise en évidence d'une isométrie entre la largeur du thorax (LATHOR) et celle de la tête (LATET) chez les ouvrières; C: largeur de la tête des ouvrières; D: largeur du thorax des ouvrières.*

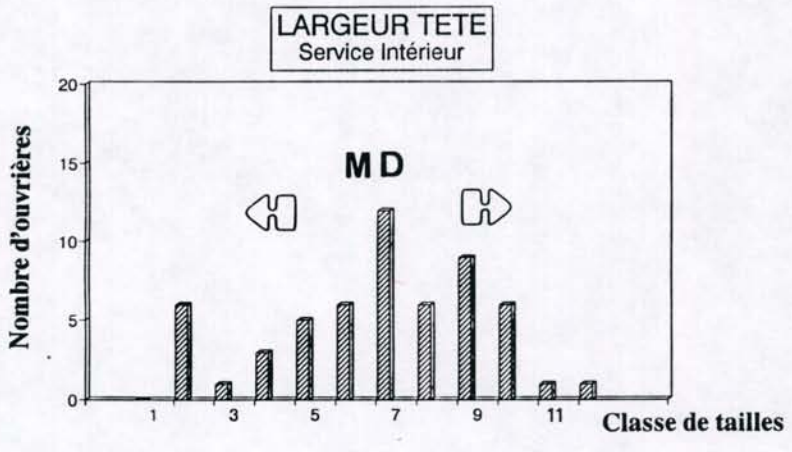
Figure 1. *Frequency distribution of workers and queens sizes. A: total body length of workers (N=206) and queens (N=4); B: isometry between thorax width (LATHOR) and head width (LATET); C: workers head width; D: workers thorax width.*

Les histogrammes construits à partir des mensurations de divers éléments sclérifiés montrent dans chaque cas des courbes unimodales, étalées (Fig. 1C et 1D). Ceci nous permet de distinguer des *minor*, des *media*, les plus nombreuses, et des *major*. Les mesures prises deux à deux permettent de mettre en évidence une isométrie, argument supplémentaire en faveur d'un polymorphisme monophasique (Fig. 1B).

Répartition des tailles entre ouvrières des services intérieur et extérieur

Le taux de présence d'ouvrières *minor* est très voisin entre ces deux groupes (17,3% et 17,8%). Par contre, la comparaison entre les taux respectifs de *media* et de *major* donne une différence très hautement significative (Fig. 2). Il y a plus de *media* qui interviennent dans le service extérieur que dans le service intérieur. Réciproquement, il y a plus de *major* qui restent dans le nid où, lors de la mise à jour des sociétés, on pouvait les voir obstruer de leur tête l'entrée des galeries permettant l'accès aux loges.





	MN	MD	MJ
SE	9 : 17,3%	40 : 76,9%	3 : 5,8%
SI	10 : 17,8%	29 : 51,8%	17 : 30,3%

$X^2 = 11,45 > 10,8$ $P < 0,001$

Figure 2. *Répartition des tailles (largeur de la tête) entre ouvrières des services intérieur et extérieur. MN = minor; MD = media; MJ = major.*
Figure 2. *Head width distribution of workers performing inside or outside activities. MN = minor; MD = media; MJ = major.*

La capture des proies

Les ouvrières de toutes tailles sont capables de capturer des ouvriers et des soldats de *Cubitermes*.

L'analyse de la capture de 100 ouvriers de *Cubitermes fungifaber* a permis de montrer que la phase de saisie n'est pas obligatoire (87% des cas). L'ouvrière qui découvre un groupe de termites pique successivement 5 à 15 individus et les regroupe avant de retourner au nid en déposant une piste chimique afin de recruter des congénères.

Face aux soldats, la saisie ne s'observe que dans 20% des cas (sur 50 cas observés) et la piqûre est portée le plus souvent au niveau des pièces buccales (42% des cas) alors que dans les conditions expérimentales, la proie pourrait être abordée latéralement ou par derrière. Il s'agit là vraisemblablement d'une adaptation à l'élimination des soldats qui bloquent les galeries avec leur tête.

DISCUSSION

Parmi les Ponérines, *Centromyrmex bequaerti* présente diverses particularités biologiques et éthologiques. Cette espèce, qui nidifie uniquement à l'intérieur des termitières, constitue des colonies structurées en un système de loges interconnectées rappelant certaines formes de polycalisme rencontrées chez les espèces plus évoluées.

A l'intérieur de ces sociétés coexistent plusieurs reines en nombre variable. Regroupées dans les nids d'élevage, elles ne manifestent aucune agressivité. Contrairement à de nombreuses Ponerinae, les reines se différencient nettement de la caste des ouvrières où se manifeste une grande variabilité de taille.

Chez *C. bequaerti*, la distribution des tailles des ouvrières suit une courbe unimodale mais largement étalée puisque les *major* peuvent être deux fois plus grandes que les *minor*. Une telle répartition met en évidence un polymorphisme monophasique sans que l'on puisse, toutefois, identifier de sous-castes morphologiques différentes. Cette forme de polymorphisme pourrait constituer une des premières phases conduisant à la différenciation de sous-castes physiques, très rares dans la sous-famille primitive des Ponérines. En effet, jusqu'à ce jour, seules *Megaponera foetens* (CREWE et coll., 1984), également spécialiste de la capture des termites et, dans une moindre mesure, *Paraponera clavata* (BREED & HARRISON, 1988) possèdent des ouvrières polymorphes.

L'étude de la corrélation entre polymorphisme et polyéthisme a permis de montrer que des ouvrières de toutes les classes de taille peuvent appartenir au service externe, mais que ce sont plutôt des *media* qui exercent cette activité, les *major* étant plutôt gardiennes. Ces résultats sont comparables à ceux déjà connus chez *Paraponera clavata* (BREED & HARRISON, 1988) et chez des Myrmicinae et des Formicinae polymorphes (PASSERA, 1984).

La capture des termites présente de nombreux points communs avec les observations effectuées sur *Megaponera foetens* (DEJEAN & CORBARA, 1990). Mais, alors qu'il y a organisation de colonnes chez *M. foetens* (LONGHURST & HOWSE, 1979), la chasse se déroule uniquement dans les galeries des termitières chez *C. bequaerti*.

REFERENCES

BREED M.D. & HARRISON J.M., 1988. Worker size, ovary development and division of labor in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Ent. Soc.*, **61**, 285-291.

CREWE R.M., PEETERS C.P. & VILLET M., 1984. Frequency distribution of worker sizes in *Megaponera foetens* (Fabricius). *S. Afr. J. Zool.*, **19**, 247-248.

DEJEAN A. & CORBARA B., 1990. La capture des termites par *Megaponera foetens* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 157-164.

LONGHURST C. & HOWSE P.E., 1979. Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Ins. Soc.*, **26**, 85-91.

PASSERA L., 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat ed., Toulouse, 360 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 183-186 (1993)

GLANDES COXALES DE *PACHYCONDYLA OBSCURICORNIS* (FORMICIDAE, PONERINAE)

E. SCHOETERS et J. BILLEN

Institut de Zoologie, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, Belgique

Résumé : Jusqu'à présent il n'existait pas de données sur des structures glandulaires dans les pattes de *Pachycondyla obscuricornis*. Les membranes intersegmentaires entre le thorax et la coxa, ainsi que les membranes entre la coxa et le fémur, sont accompagnées d'une série de cellules glandulaires. Nous avons mené une étude morphologique et ultrastructurale de ces nouveaux groupes de cellules glandulaires chez les ouvrières adultes de cette espèce.

Mots-clés : *fourmis, Pachycondyla obscuricornis, glandes coxales, morphologie, ultrastructure.*

Summary : Coxal glands in *Pachycondyla obscuricornis* (Formicidae, Ponerinae).

Until now, no data were available on glandular structures in the legs of *Pachycondyla obscuricornis*. The intersegmental membranes between thorax and coxa, as well as the membranes between coxa and femur, were found to be accompanied by groups of secretory cells. We studied the morphology and ultrastructure of these novel coxal glands in adult workers of this species.

Key-words : *ants, Pachycondyla obscuricornis, coxal glands, morphology, ultrastructure.*

INTRODUCTION

Parmi les insectes, les fourmis et d'autres insectes sociaux possèdent plusieurs glandes exocrines. Les fourmis On peuvent être considérées comme de véritables "batteries glandulaires" vivantes. Par exemple, *Pachycondyla tridentata* possède un nombre important de glandes abdominales, situées à proximité des membranes intersegmentaires (Jessen et Maschwitz, 1983).

Certaines glandes exocrines sont également localisées dans les pattes. Billen (1986) a examiné la glande prétarsale de la guêpe *Polistes annularis*, laquelle est formée par une invagination de l'épithélium tégumentaire du dernier tarsomère. Une description de la morphologie de la glande tarsale du cinquième tarsomère des pattes a également été effectuée chez une *Amblyopone* (Hölldobler et Palmer, 1989) et chez les bourdons (Pouvreau, 1991). Les tarses peuvent également héberger des groupements de cellules glandulaires du type-3 selon la classification de Noirot et Quennedey (1974), comme on a observé chez *Amblyopone australis* (Hölldobler et Palmer, 1989) et chez certaines espèces de termites (Bacchus, 1979). Un autre exemple de glande épithéliale située dans les pattes concerne la glande tibiale des *Crematogaster* (Billen, 1984). Les glandes décrites ci-dessous chez *Pachycondyla obscuricornis* correspondent au type-3, et sont associées aux membranes intersegmentaires des coxae, ce qui représente une localisation nouvelle pour une structure exocrine chez les fourmis.

MATERIEL ET METHODES

Les ouvrières provenaient d'une colonie originaire du Brésil. Les fourmis ont été tuées par immersion dans l'azote liquide. Les pattes et les thorax ont été fixés dans le glutaraldéhyde à 2% dans le tampon cacodylate à 4°C, suivi d'une postfixation osmique à 2%. Les structures glandulaires et leurs parties cuticulaires respectives ont ensuite été déshydratées dans une succession de bains d'acétone afin de faire les inclusions dans l'Araldite. Plusieurs séries de sections semi-fines (1μm) ont été réalisées pour l'examen histologique à l'aide d'un microtome Reichert OmU2. Le bleu de méthylène et la thionine ont été utilisés comme colorants. Les coupes fines ont été contrastées dans un LKB 2168 Ultrostainer et observées au microscope électronique Zeiss EM 900.

RESULTATS

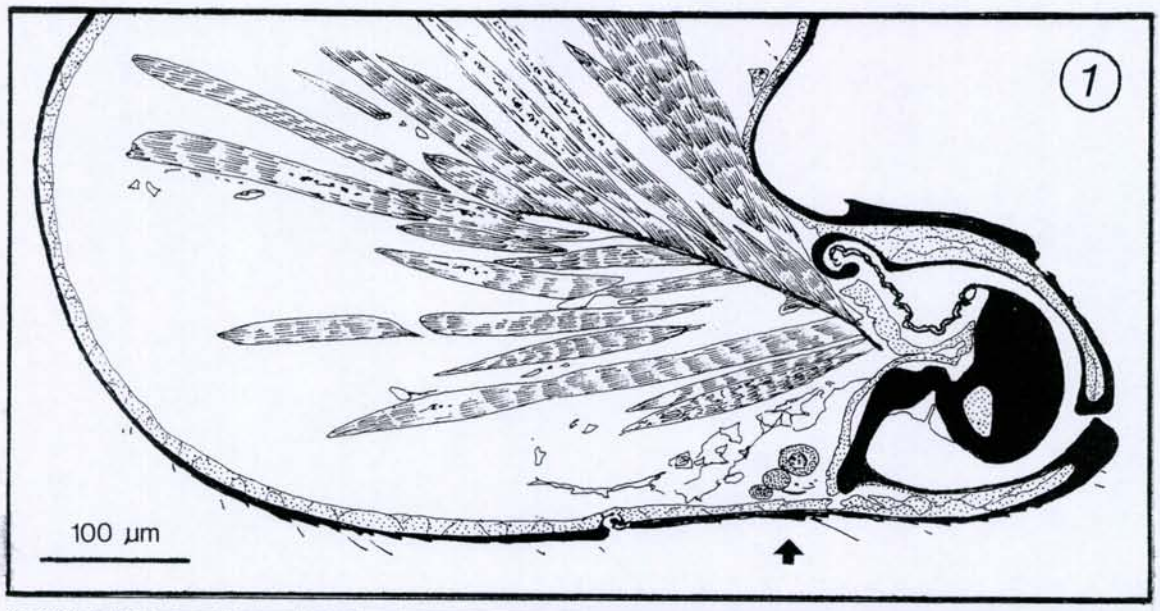
Les glandes coxales se trouvent dans les trois paires de pattes des individus examinés. Chaque glande est composée de quelques cellules sécrétrices de petite taille, qui débouchent dans la partie membraneuse entre les sclérites (Fig. 1). Les cellules sont caractérisées par la présence d'un appareil terminal, avec son canalicule intracellulaire et d'une gaine de microvillosités (Fig. 2), et appartiennent donc au type-3 selon la classification proposée par Noirot et Quennedey (1974). Dans cet appareil terminal nous avons pu observer une paroi interne présentant un aspect assez granulaire (Fig. 2). Nous n'avons pas pu déterminer avec certitude les renforcements discontinus, correspondant probablement à l'épicuticule, comme on les retrouve souvent dans des cellules glandulaires du type-3.

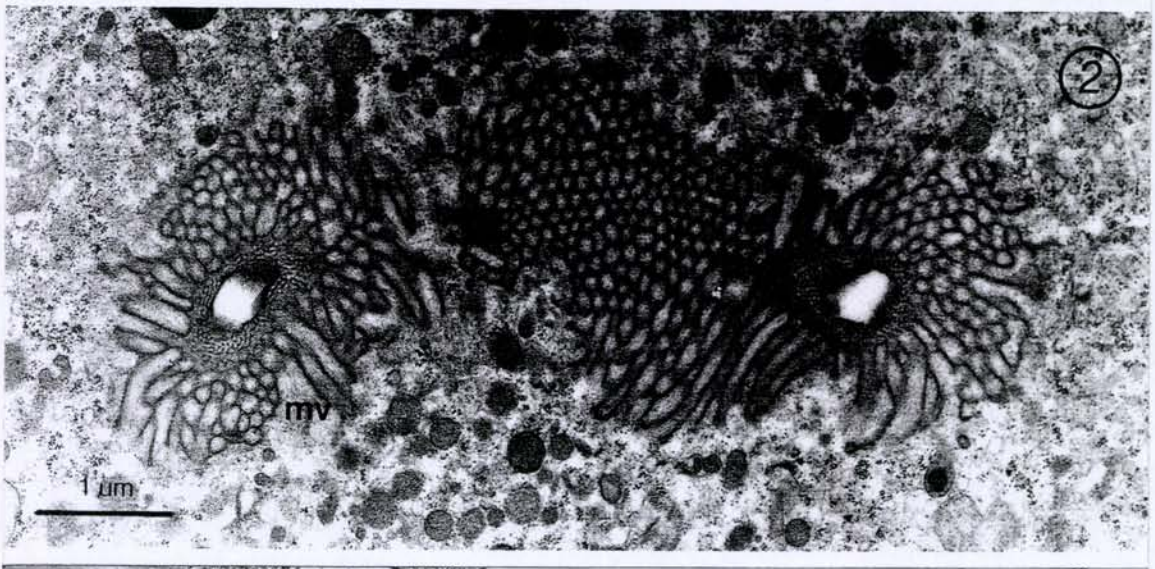
Les cellules contiennent des noyaux arrondis avec un chromatine dispersée. Le cytoplasme des cellules sécrétrices est relativement pauvre en organites (Fig. 3). Les mitochondries ne sont pas très abondantes. Il n'apparaît pas d'ergastoplasme, bien qu'il y ait de nombreux ribosomes libres. La membrane plasmique présente toujours une série d'invaginations basales (Fig. 3). Des corps de Golgi sont présents. Autour de l'appareil terminal nous avons observé quelques vésicules dont la densité aux électrons est légèrement supérieure à celle du cytoplasme, mais leur nature n'a pas encore été élucidée.

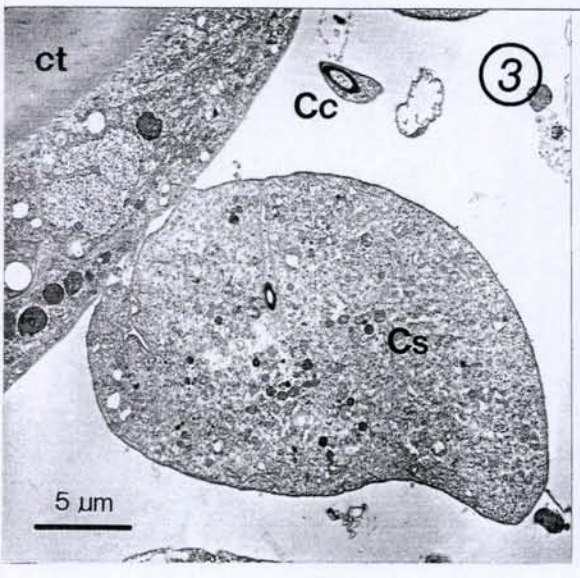
L'appareil terminal de chaque cellule se prolonge par un canal excréteur, formé d'une cellule du canalicule (Figs. 3,4), qui s'ouvre dans la membrane intersegmentaire. Le diamètre du canal excréteur montre une certaine variation le long de ce trajet. Près de la cellule sécrétrice son diamètre interne est d'environ 0.2 μm, tandis qu'à proximité des membranes son diamètre interne est de 0.6 μm (Fig. 4).

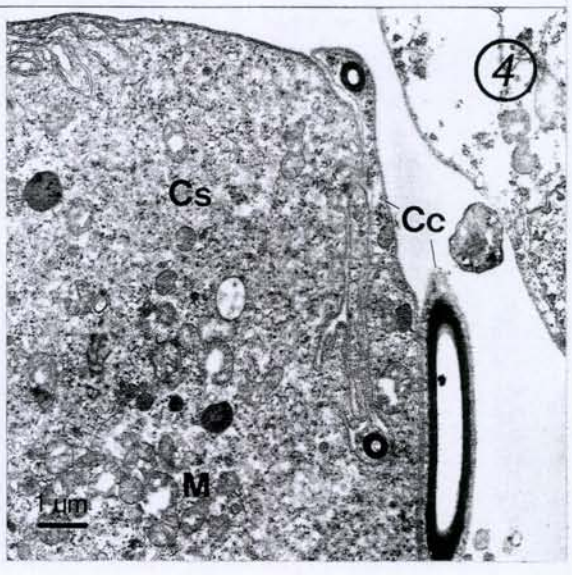
Fig. 1. *Représentation schématique de la position des glandes coxales (flèche).* **Fig. 2.** *Section à travers l'appareil terminal d'une cellule sécrétrice.* **Fig. 3.** *Cellule sécrétrice et cellule du canalicule près de la cuticule coxale.* **Fig. 4.** *Détail d'une cellule sécrétrice avec invaginations de la membrane plasmique, montrant la variation du diamètre du canal excréteur.*
Cc : cellule du canalicule, Cs : cellule sécrétrice, ct : cuticule, mv : microvillosités, M : mitochondries.

Fig. 1. *Schematical representation illustrating the position of the coxal glands (arrow).* **Fig. 2.** *Section through the end apparatus of a secretory cell.* **Fig. 3.** *Secretory cell and duct cell adjacent to the coxal cuticle.* **Fig. 4.** *Detail of a secretory cell with invaginations of the cell membrane. Note the variation of the diameter of the excretory duct.*
Cc : duct cell, Cs : secretory cell, ct : cuticle, mv : microvilli, M : mitochondria.


1
100 µm


2
mv
1 µm


ct
3
Cc
Cs
5 µm


4
Cs
Cc
M
1 µm

DISCUSSION

L'organisation ultrastructurale des cellules sécrétrices des glandes coxales est conforme aux autres glandes intersegmentaires (comme par exemple chez *P. tridentata* : Jessen et Maschwitz, 1983). Il s'agit de cellules du type-3 selon la classification proposée par Noirot et Quennedey (1974) présentant un appareil terminal intracellulaire. Nous n'avons pas pu observer la présence d'un réservoir à la fin du cycle d'activité comme l'ont décrit Bazire-Bénazet et Zylberberg (1979) pour les cellules de la glande tégumentaire de l'aiguillon chez *Atta*, peut-être du fait que nous avons fixé des individus jeunes. L'absence d'un ergastoplasme semble indiquer que les glandes coxales ne sont pas actives dans la production de substances de nature protéique.

La plupart des glandes que l'on trouve dans les pattes représentent des formations épithéliales, comme c'est le cas pour la glande tibiale de *Crematogaster* (Billen, 1984) et les glandes tarsales des Hyménoptères en général (Billen, 1986 ; Hölldobler et Palmer, 1989 ; Pouvreau, 1991). Des cellules sécrétrices du type-3 ont été trouvées dans les tarses d'*Amblyopone* (Hölldobler et Palmer, 1989) et parmi les termites Rhinotermitidae (Bacchus, 1979), bien que ces glandes débouchent à travers la cuticule tarsale au lieu de la membrane intersegmentaire, comme c'est le cas pour les glandes coxales.

La position des cellules glandulaires entre les structures fortement sclérifiées pourrait suggérer un rôle lubrifiant. Une fonction similaire a d'ailleurs été donnée pour certaines glandes intersegmentaires chez *P. tridentata* et d'autres ponérines par Jessen et Maschwitz (1983). Selon nos observations sur d'autres espèces (*Diacamma*, *Dinoponera*, *Atta*, etc.), des glandes coxales pourraient être communes chez les fourmis de grande taille et avec une cuticule fortement sclérifiée.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Dirk Corstjens pour son aide dans la microtomie et l'assistance technique pendant cette étude morphologique, ainsi que Dr. S. Aron et Dr. J.-P. Lachaud pour leurs corrections d'une version antériere de ce manuscrit. ES remercie l'Institut pour l'Encouragement des Recherches Scientifiques dans l'Industrie et l'Agriculture de Belgique (IRSIA-IWONL) pour son soutien.

REFERENCES

BACCHUS, S., 1979. New exocrine gland on the legs of some Rhinotermitidae (Isoptera). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol., 8* : 135-142.

BAZIRE-BENAZET, M. et 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., 1984. Morphology of the tibial gland in the ant *Crematogaster scutellaris*. *Naturwissenschaften, 71* : 324-325.

BILLEN, J., 1986. Étude morphologique des glandes tarsales chez la guêpe *Polistes annularis* (L.) (Vespidae, Polistinae). *Actes Coll. Insectes Soc., 3* : 51-60.

HÖLLDOBLER, B. et J.M. PALMER, 1989. Footprint glands in *Amblyopone australis* (Formicidae, Ponerinae). *Psyche, 96* : 111-121.

JESSEN, K. et U. MASCHWITZ, 1983. Abdominaldrüsen bei *Pachycondyla tridentata* (Smith) : Formicidae, Ponerinae. *Ins. Soc., 30* : 123-133.

NOIROT, C. et A. QUENNEDEY, 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entomol., 19* : 61-80.

POUVREAU, A., 1991. Morphology and histology of tarsal glands in bumble bees of the genera *Bombus*, *Pyrobombus*, and *Megabombus*. *Can. J. Zool., 69* : 866-872.

INDEX DES AUTEURS

Aron S. ..... pp. 47-**55**
Bach D. ..... pp. **47**
Beugnon G. ..... pp. 9-17-21
Billen J. ..... pp. 183
Bonnard O. ..... pp. 145
Bordereau C. ..... pp. **145**
Breuzet M. ..... pp. 135
Brun P. ..... pp. 31
Cagniant H. ..... pp. **89**
Cammaerts M.-C. ..... pp. **95**
Cammaerts R. ..... pp. 95
Casevitz-Weulersse J. ..... pp. **31**
Cazorla I.M. ..... pp. 63
Corbara B. ..... pp. 173
Déjean A. ..... pp. **25**-95-121-**179**
Delabie J.H.C. ..... pp. **63**
Djieto Lordon C. ..... pp. 25
Djob Bikoi J. ..... pp. 25
Encarnação A.M.V. da ..... pp. 63
Espadaler X. ..... pp. 89
Fawti N. ..... pp. 25
Fénéron ..... pp. 179
Francescato E. ..... pp. **121**
Fresneau D. ..... pp. 161
Gabouriaut D. ..... pp. 111
Gervet J. ..... pp. **103**
Ikhouane A. ..... pp. 79
Jaisson P. ..... pp. **161**
Karlinsky A. ..... pp. 135
Kinomura K. ..... pp. 173
Lachaud J.-P. ..... pp. 9-17-21
Le Quéré J.-L. ..... pp. 145
Lenoir-Labé F. ..... pp. **71**
Marcel-Laduguié N. ..... pp. 145
Mead F. ..... pp. 103-**111**
Nayalta N. ..... pp. 79
Passera L. ..... pp. **39**-47-55
Pastergue I. ..... pp. **17**-21
Plateaux-Quénu C. ..... pp. **127**

Pratte M. ..... pp. **117**
Robert A. ..... pp. 145
Rojo de la Paz A. ..... pp. **151**
Rouland C. ..... pp. 71-**79**
Sayah F. ..... pp. **135**
Schatz B. ..... pp. **9-17**-21
Schoeters E. ..... pp. **183**
Taylor R.W. ..... pp. 161
Tsuji K. ..... pp. 173
Turillazzi S. ..... pp. 121
Wehner R. ..... pp. **1**
Yamaoka R. ..... pp. 145
Yamauchi K. ..... pp. **173**

INDEX DES MOTS-CLES

Abeilles, 1
Abondance des proies, 103
Acantholepis capensis, 151, *frauenfeldi* ssp. *atlantis*, 89
Accouplement intranidal, 39
Acromyrmex octospinosus, *subterraneus brunneus*, 63
Aenictus vaucheri, 89
Agression, 39, 47
Aleurothrixus floccosus, 31
Amblyopone australis, 183, *denticulata*, *emeryi*, 89
Amitermes evuncifer, 79
Ancistrotermes cavithorax, *guineensis*, *periphrasis*, 79
Anochetus ghilianii, 89
Anoplolepis longipes, 39
Aphaenogaster sp., 1, 89, *atlantis*, *baronii*, *crocea*, *curiosa*, *dejeani*, *espadaleri*, *fallax*, *gemella*, *leveillei* ssp. *laurenti*, *mauritanica*, *nadigi*, *praedo*, *sardoa* ssp. *anoemica*, *senilis*, *sicardi*, *subterraneoides*, 89, *spinosa*, 31, *theryi*, *tinauti*, *torossiani*, *weulersseae*, *wilsoni*, 89
Apharitis acamas, 151
Aphis citricola, *gossipii*, 31
Apis mellifera, 1
Apprentissage spatial, 17, 21, spatio-temporel, 17, temporel, 9
Atta, 183, *cephalotes*, *sexdens*, *sexdens sexdens*, 63
Attini, 63
Australie, 161
Bacillus sp., 71
Bactéries, 71
Bacteroides succinogenes, 71
Basidentitermes sp., 79
Bothriomyrmex crosi, *cuculus*, 89
Boussole astronomique, 1
Bouturage, 39
Cacaoyère, 63
Cameroun, 25, 121
Camponotus spp., 173, *aethiops*, 31, *alii*, *atlantis*, *barbaricus* ssp. *serotinus*, *carinatus*, *cruentatus*, *erigens*, *fallax*, *foreli*, *hölldobleri*, *lateralis*, *laurenti*, *micans* ssp. *asniensis*, *mozabensis*, *obscuriventris*, *pexus*, *seurati*, *sicheli*, *spissinodis*, *thoracicus* ssp. *magister*, *thoracicus* ssp. *martensis*, *tingitanus*, *vagus*, 47, *vagus* ssp. *ifranensis*, 89
Canne à sucre, 79
Caractéristiques étho-physiologiques, 39, 95
Cardiocondyla spp., 173, *batesi*, 89, emeryi, 39, *mauritanica*, 89, nuda, 39, *wroughtoni*, 39, 89, 173
Casuarina, 31
Cataglyphis albicans, 89, *bicolor*, 1, 9, 89, *bombycina*, 1, *bombycinus*, *cubicus*, 89, *cursor*, 21, *emmae*, *gaetulus*, *mauritanicus*, *ruber*, 89
Cedrus atlanticus, 127
Centromyrmex bequaerti, 179
Cephalotermes rectangularis, 71

Chalepoxenus brunneus, tramieri, 89
Chrysomolidae Hispinae, 25
Cigaritis allardi, zohra, 151
Cirsium eriophorum, 127
Cistus salvifolius, 151
Citrus sp., 31, 63
Clémentiniers, 31
Coccus hesperidum, 31
Coelaenomenodera minuta, 25
Colobopsis truncatus, 89
Commerce humain, 39
Comportement, 161, agonistique, 173, d'essaimage, 121, reproducteur, 173
Contrôle royal, 47
Coptotermes formosanus, 145
Coronilla minima, 151
Corse, 31
Couvain sexué, 47
Crematogaster sp., 25, 183, *antaris*, 89, 151, *auberti*, 151, *auberti* ssp. *laevithorax*, 89, *laestrygon*, 151, *laestrygon* ssp. *maura, saharensis*, 89, *scutellaris*, 89, 151, *sordidula* ssp. *marocana*, 89
Crudaria, 151
Cubitermes fungifaber, subarquatus, suberenulatus, 179
Cyathula prostrata, 63
Cycle reproducteur, 135
Défoliation, 63
Dermaptera, 135
Développement colonial, 103
Diacamma, 183
Dialeurodes citri, 31
Dimorphisme des mâles, 173
Dinoponera, 183
Dioscorea sp., 63
Diploptera punctata, 135
Diplorhoptrum fugax, 39
Dispersion, 39
Dorylus fulvus, 89
Ecdystéroïdes, 135
Eciton, 95
Ectatomma ruidum, 9, 17, 161, 173, *tuberculatum*, 161
Epimyrma algeriana, 89
Erythrina fusca, 63
Espèces polydomiques, 39
Eusocialité, 127
Evolution, 161
Evylaeus albipes, calceatus, comagenensis, linearis, cinctipes, malachurus, marginatus, 127
Faunistique, 89
Ficus sp., 63
Flexibilité de la caste, 111
Fondation, 111, 161
Fondatrices, 117
Forme sociale, solitaire, 127
Formica cunicularia, 31, 89, *fusca*, 89, *lugubris*, 39, *maura, rufibarbis*, 89, *yessensis*, 39
Formicidae, 1, 9, 17, 21, 25, 31, 39, 47, 55, 63, 89, 95, 151, 161, 173, 179, 183
Fourmis arboricoles, 25, d'Argentine, 47, 55, champignonnistes, 63, vagabondes, 39

Fumana thymifolia, 151
Genista quadriflora, 151
Glandes coxales, 183
Goniomma maurum, *otini*, 89
Helianthemum hirtum ruficomum, 151
Hormone juvénile, 135
Humidité, 95
Hypoponera bondroiti, 173, *eduardi*, 89, 173, *punctatissima*, sp. 4, 173
Ichnantus sp., 63
Inga sp., 63
Iridomyrmex humilis, 31, 39, 47, 55, 89
Japon, 173
Labidura riparia, 135
Lasius emarginatus, 31, *flavus*, *grandis*, *lasioides*, *myops*, *tibialis*, 89, *neglectus*, 39, *niger*, 31, *sakagamii*, 39
Lepidochrysops, 151
Leptanilla revelierei, *vaucheri*, 89
Leptothorax sp., 89, *algiricus*, *anacanthus*, *atlantis*, *bucheti*, *bugnoni*, *cagnianti*, *curtulus*, *fuentei*, *gaetulus*, *laurae*, *marocanus*, *mauritanicus*, *nigritus*, *obscurior* ssp. *retifer*, *oraniensis*, *pan*, *personatus*, *productus*, *recedens*, *santschii*, *spinosus*, *suberis*, *tebessae*, *theryi*, *trabuti*, *tyndalei*, *unifasciatus*, 89
Locusta migratoria, 135
Longévité des reines, 39
Lumière polarisée, 1
Luminosité, 95
Lycaenidae, 151
Machromiscoides, 95
Macrotermes bellicosus, 79, *mülleri*, 71, *subhyalinus rex*, 79
Macrotermitinae, 79, 145
Maculinea, 151
Mâles ergatoïdes, 173
Maroc, 89, 151
Megaponera foetens, 161, 179
Mémoire visuelle, 21
Messor sp., 1, 89, *abdelazizi*, *antennatus*, *barbarus*, *berbericus*, *brevisponosus*, *capitatus*, 31, 89, *foreli*, *hispanicus*, *lobicornis* ssp. *normandi*, *lusitanicus*, *marocanus*, *maurus*, *medioruber*, *minor*, 31, 89, *picturatus*, *sanctus*, *semirufus* ssp. *grandinidus*, *sordidus*, *striativentris*, *striatulus*, 89, *structor*, 31, *vaucheri*, 89
Mexique, 9
Microbispora bispora, 71
Microtermes subhyalinus, 79
Mischocyttarus, 111
Modélisation, 103
Monomorium sp., 1, 89, *areniphilum*, 89, *destructor*, *floricola*, 39, *minimum*, 95, *monomorium*, 89, *pharaonis*, 39, 47, 95, *salomonis* ssp. *pestiferum*, *subopacum* ssp. *mediterraneum*, 89
Morphologie, 183
Mosaïque de fourmis, 25
Musa sp., 63
Myrmecia apicalis, *brevinoda*, *croslandi*, *pilosula*, 161
Myrmeciinae, 161
Myrmecina graminicola, 89
Myrmécofaune, 31, 89
Myrmécophilie, 151

Myrmica sp., 89, *rubra*, 47, 95, *kabylica*, 89
Myrmicinae, 25, 95
Nasutitermes lujae, 145
Nauphoeta cinerea, 135
Navigation, 1
Neuroéthologie, 1
Nidification, 121
Nothomyrmecia macrops, 161
Odontotermes obesus, *pauperans*, 79
Oecophylla longinoda, 25, 95
Oncopeltus fasciatus, 135
Ophiotermes sp., 179
Organes myrmécophiliques, 151
Osidases, 71
Oxyopomyrmex sp., *gaetulus*, 89
Pachycondyla (*Neoponera*), 161, *obscuricornis*, *tridentata*, 183
Palmeraies, 25
Paraponera clavata, 179
Paratrechina sp., 25, *bourbonica*, 39, *longicornis*, 39, 89
Pars lateralis, 135
Pheidole megacephala, 25, 39, 89, *pallidula*, 31, 89, 95, *sinaitica*, 89
Phéromones de piste, 95, 145, royale, 47, sexuelle, 145
Pistes, 95
Plagiolepis sp., 89, *crosi*, *maura*, 89, *pygmaea*, 31, 39, 47, *schmitzi*, 31, *schmitzi* ssp. *barbara*, 89
Platythyrea tricuspidata, 161
Pogonomyrmex spp., 173
Polistes sp., 103, *annularis*, 183, *dominulus*, 111, 117, *exclamans*, 111, 161, *riparius*, 111
Polybioides tabida, 121
Polyéthisme, 161
Polygynie, 39, 127, 179
Polymorphisme monophasique, 179
Ponera coarctata, 89
Ponerinae, 9, 17, 173, 179, 183
Potentiel social, 127
Proceratium algiricum, 89
Profil comportemental, 117, 161
Proformica sp., *theryi*, *menozii*, 89
Promyrmecia, 161
Pseudacanthotermes militaris, 79, 145, *spiniger*, 145
Pseudococcus citri, 31
Pseudomyrmex venefica, 39
Purification, 71
Rang hiérarchique, 117
Ravageur, 79
Reconnaissance du couvain, 47
Régulations, 135
Renforcement, 95
Repères visuels, 17, 21
Représentation spatiale, 21
Reticulitermes speratus, *virginicus*, 145
Retour au nid, 21
Ropalidia fasciata, 111
Rythmes d'activité, 9

Saissetia oleae, 31
Salix caprea, 127
Sex-ratio opérationnelle, primaire, 55
Solenopsis invicta, 47
Solenopsis latro ssp. *gaetula*, *lusitanica*, 89
Spathoglothis plicata, 9
Spécialisation alimentaire, 9, 17
Spindasis takanonis, 151
Sporocytophaga mixococcoides, 71
Stenamma africanum, *punctiventre*, 89
Stenamma diecki, 39
Stérilité des ouvrières, 39
Strongylognathus afer, 89
Synergie, 95
Tapinoma erraticum, *melanocephalum*, 39, *nigerrimum*, 89, *simrothi*, 31, 89, *sessile*, 39
Tchad, 79
Technomyrmex sp., *vexatum*, 89
Termitidae, 71, 79, 145
Tetramorium sp., 39, *aculeatum*, 25, 95, *bicarinatum*, 95, *biskrensis* ssp. *tingitana*, 89, *caespitum*, 89, 95, *caldarium*, *exasperatum*, 89, *impurum*, 95, *marocanum*, 89, *semilaeve*, 31, 95, *semilaeve* ssp. *atlantis*, *zahrae*, 89
Theobroma cacao, 63
Trema micrantha, 63
Trichoderma harzianium, *reesei*, 71
Trinervitermes bettonianus, 145, *rhodesiensis*, 79, *trinervoïdes*, 71
Ultrastructure, 183
Unicolonialité, 39
Vergers d'agrumes, 31
Vespidae, 103, 111, 117, 121
Vitellogenèse, 135
Wasmannia auropunctata, 39
(Z,Z,E)-3,6,8,-dodecatrien-1-ol, 145

KEY WORDS INDEX

Acantholepis capensis, 151, *frauenfeldi* ssp. *atlantis*, 89
Acromyrmex octospinosus, *subterraneus brunneus*, 63
Activity rhythm, 9
Aenictus vaucheri, 89
Aggression, 39, 47
Aleurothrixus floccosus, 31
Amblyopone australis, 183, *denticulata*, *emeryi*, 89
Amitermes evuncifer, 79
Ancistrotermes cavithorax, *guineensis*, *periphrasis*, 79
Anochetus ghilianii, 89
Anoplolepis longipes, 39
Ants mosaics, 25
Ants: arboricolous, 25, Argentine, 47, 55, leaf-cutting, 63, tramp species, 39
Aphaenogaster sp., 1, 89, *atlantis*, *baronii*, *crocea*, *curiosa*, *dejeani*, *espadaleri*, *fallax*, *gemella*, *leveillei* ssp. *laurenti*, *mauritanica*, *nadigi*, *praedo*, *sardoa* ssp. *anoemica*, *senilis*, *sicardi*, *subterraneoides*, 89, *spinosa*, 31, *theryi*, *tinauti*, *torossiani*, *weulersseae*, *wilsoni*, 89
Apharitis acamas, 151
Aphis citricola, *gossipii*, 31
Apis mellifera, 1
Atta, 183, *cephalotes*, *sexdens*, *sexdens sexdens*, 63
Attini, 63
Australia, 161
Bacillus sp., 71
Bacteria, 71
Bacteroides succinogenes, 71
Basidentitermes sp., 79
Bees, 1
Behavior, 161, agonistic, 173, nesting, 121, reproductive, 173, swarming, 121
Behavioral profile, 117, 161
Bothriomyrmex crosi, *cuculus*, 89
Brood recognition, 47
Budding, 39
Cameroon, 25, 121
Camponotus spp., 173, *aethiops*, 31, *alii*, *atlantis*, *barbaricus* ssp. *serotinus*, *carinatus*, *cruentatus*, *erigens*, *fallax*, *foreli*, *hölldobleri*, *lateralis*, *laurenti*, *micans* ssp. *asniensis*, *mozabensis*, *obscuriventris*, *pexus*, *seurati*, *sicheli*, *spissinodis*, *thoracicus* ssp. *magister*, *thoracicus* ssp. *martensis*, *tingitanus*, *vagus*, 47, *vagus* ssp. *ifranensis*, 89
Cardiocondyla spp., 173, *batesi*, 89, emeryi, 39, *mauritanica*, 89, nuda, 39, *wroughtoni*, 39, 89, 173
Caste flexibility, 111
Casuarina, 31
Cataglyphis albicans, 89, *bicolor*, 1, 9, 89, *bombycina*, 1, *bombycinus*, *cubicus*, 89, *cursor*, 21, *emmae*, *gaetulus*, *mauritanicus*, *ruber*, 89
Cedrus atlanticus, 127
Celestial compass, 1
Centromyrmex bequaerti, 179

Cephalotermes rectangularis, 71
Chalepoxenus brunneus, tramieri, 89
Chrysomolidae Hispinae, 25
Cigaritis allardi, zohra, 151
Cirsium eriophorum, 127
Cistus salvifolius, 151
Citrus orchars, 31
Citrus sp., 31, 63
Clementine orchards, 31
Coccus hesperidum, 31
Coelaenomenodera minuta, 25
Colobopsis truncatus, 89
Colonial development, 103
Colony foundation, 111, 161
Coptotermes formosanus, 145
Coronilla minima, 151
Corsica, 31
Coxal glands, 183
Crematogaster sp., 25, 183, *antaris*, 89, 151, *auberti*, 151, *auberti* ssp. *laevithorax*, 89, *laestrygon*, 151, *laestrygon* ssp. *maura*, *saharensis*, 89, *scutellaris*, 89, 151, *sordidula* ssp. *marocana*, 89
Crudaria, 151
Cubitermes fungifaber, subarquatus, suberenulatus, 179
Cyathula prostrata, 63
Dermaptera, 135
Diacamma, 183
Dialeurodes citri, 31
Dinoponera, 183
Dioscorea sp., 63
Diploptera punctata, 135
Diplorhoptrum fugax, 39
Dispersal, 39
Dorylus fulvus, 89
Ecdysteroides, 135
Eciton, 95
Ectatomma ruidum, 9, 17, 161, 173, *tuberculatum*, 161
Epimyrma algeriana, 89
Ergatoid males, 173
Erythrina fusca, 63
Etho-physiological characteristics, 39, 95
Eusociality, 127
Evolution, 161
Evylaeus albipes, calceatus, comagenensis, linearis, cinctipes, malachurus, marginatus, 127
Faunistics, 89
Ficus sp., 63
Food specialization, 9, 17
Formica cunicularia, 31, 89, *fusca*, 89, *lugubris*, 39, *maura, rufibarbis*, 89, *yessensis*, 39
Formicidae, 1, 9, 17, 21, 25, 31, 39, 47, 55, 63, 89, 95, 151, 161, 173, 179, 183
Foundresses, 117
Fumana thymifolia, 151
Genista quadriflora, 151
Goniomma maurum, otini, 89
Helianthemum hirtum ruficomum, 151
Hierarchical rank, 117

Homing, 21
Human activities, 39
Hypoponera bondroiti, 173, *eduardi*, 89, 173, *punctatissima*, sp. 4, 173
Ichnantus sp., 63
Inga sp., 63
Intranidal mating, 39
Iridomyrmex humilis, 31, 39, 47, 55, 89
Japan, 173
Juvenile hormone, 135
Labidura riparia, 135
Lasius emarginatus, 31, *flavus*, *grandis*, *lasioides*, *myops*, *tibialis*, 89, *neglectus*, 39, *niger*, 31, *sakagamii*, 39
Leaf-cutting, 63
Learning: spatial learning, 17, 21, temporal learning, 9, time-place learning, 17
Lepidochrysops, 151
Leptanilla revelierei, *vaucheri*, 89
Leptothorax sp., 89, *algiricus*, *anacanthus*, *atlantis*, *bucheti*, *bugnoni*, *cagnianti*, *curtulus*, *fuentei*, *gaetulus*, *laurae*, *marocanus*, *mauritanicus*, *nigritus*, *obscurior* ssp. *retifer*, *oraniensis*, *pan*, *personatus*, *productus*, *recedens*, *santschii*, *spinosus*, *suberis*, *tebessae*, *theryi*, *trabuti*, *tyndalei*, *unifasciatus*, 89
Lifespan of queens, 39
Locusta migratoria, 135
Luminosity, 95
Lycaenidae, 151
Machromiscoides, 95
Macrotermes bellicosus, 79, *mülleri*, 71, *subhyalinus rex*, 79
Macrotermitinae, 79, 145
Maculinea, 151
Male dimorphism, 173
Megaponera foetens, 161, 179
Messor sp., 1, 89, *abdelazizi*, *antennatus*, *barbarus*, *berbericus*, *brevisponosus*, *capitatus*, 31, 89, *foreli*, *hispanicus*, *lobicornis* ssp. *normandi*, *lusitanicus*, *marocanus*, *maurus*, *medioruber*, *minor*, 31, 89, *picturatus*, *sanctus*, *semirufus* ssp. *grandinidus*, *sordidus*, *striativentris*, *striatulus*, 89, *structor*, 31, *vaucheri*, 89
Mexico, 9
Microbispora bispora, 71
Microtermes subhyalinus, 79
Mischocyttarus, 111
Models, 103
Moisture, 95
Monomorium sp., 1, 89, *areniphilum*, 89, *destructor*, *floricola*, 39, *minimum*, 95, *monomorium*, 89, *pharaonis*, 39, 47, 95, *salomonis* ssp. *pestiferum*, *subopacum* ssp. *mediterraneum*, 89
Monophasic polymorphism, 179
Morocco, 89, 151
Morphology, 183
Musa sp., 63
Myrmecia apicalis, *brevinoda*, *croslandi*, *pilosula*, 161
Myrmeciinae, 161
Myrmecina graminicola, 89
Myrmecofauna, 31, 89
Myrmecophilous organs, 151
Myrmecophily, 151
Myrmica sp., 89, *rubra*, 47, 95, *kabylica*, 89

Myrmicinae, 25, 95
Nasutitermes lujae, 145
Nauphoeta cinerea, 135
Navigation, 1
Neuroethology, 1
Nothomyrmecia macrops, 161
Odontotermes obesus, pauperans, 79
Oecophylla longinoda, 25, 95
Oncopeltus fasciatus, 135
Ophiotermes sp., 179
Osidase, 71
Oxyopomyrmex sp., *gaetulus*, 89
Pachycondyla (*Neoponera*), 161, *obscuricornis, tridentata*, 183
Paraponera clavata, 179
Paratrechina sp., 25, *bourbonica*, 39, *longicornis*, 39, 89
Pars lateralis, 135
Pheidole megacephala, 25, 39, 89, *pallidula*, 31, 89, 95, *sinaitica*, 89
Pheromones: queen, 47, sexual, 145, trail, 95, 145
Plagiolepis sp., 89, *crosi*, *maura*, 89, *pygmaea*, 31, 39, 47, *schmitzi*, 31, *schmitzi* ssp. *barbara*, 89
Plantation: coccoa, 63, palm tree, 25, sugar cane, 79
Platythyrea tricuspidata, 161
Pogonomyrmex spp., 173
Polarized skylight, 1
Polistes sp., 103, *annularis*, 183, *dominulus*, 111, 117, *exclamans*, 111, 161, *riparius*, 111
Polybioides tabida, 121
Polydomous species, 39
Polyethism, 161
Polygyny, 39, 127, 179
Ponera coarctata, 89
Ponerinae, 9, 17, 173, 179, 183
Prey availability, 103
Proceratium algiricum, 89
Proformica sp., *theryi*, *menozii*, 89
Promyrmecia, 161
Pseudacanthotermes militaris, 79, 145, *spiniger*, 145
Pseudococcus citri, 31
Pseudomyrmex venefica, 39
Purification, 71
Queen control, 47
Ravager, 79
Regulation, 135
Reinforcement, 95
Reproductive cycle, 135
Republic of Chad, 79
Reticulitermes speratus, virginicus, 145
Ropalidia fasciata, 111
Saissetia oleae, 31
Salix caprea, 127
Sex-ratios: operational, primary, 55
Sexual brood, 47
Social form, solitary form, 127
Social potentiality, 127
Solenopsis invicta, 47

Solenopsis latro ssp. *gaetula, lusitanica*, 89
Spathoglothis plicata, 9
Spatial representation, 21
Spindasis takanonis, 151
Sporocytophaga mixococcoides, 71
Stenamma africanum, punctiventre, 89
Stenamma diecki, 39
Strongylognathus afer, 89
Synergy, 95
Tapinoma erraticum, melanocephalum, 39, *nigerrimum*, 89, *simrothi*, 31, 89, *sessile*, 39
Technomyrmex sp., *vexatum*, 89
Termitidae, 71, 79, 145
Tetramorium sp., 39, *aculeatum*, 25, 95, *bicarinatum*, 95, *biskrensis* ssp. *tingitana*, 89, *caespitum*, 89, 95, *caldarium*, *exasperatum*, 89, *impurum*, 95, *marocanum*, 89, *semilaeve*, 31, 95, *semilaeve* ssp. *atlantis*, *zahrae*, 89
Theobroma cacao, 63
Trail, 95
Trema micrantha, 63
Trichoderma harzianium, reesei, 71
Trinervitermes bettonianus, 145, *rhodesiensis*, 79, *trinervoïdes*, 71
Ultrastructure, 183
Unicoloniality, 39
Vespidae, 103, 111, 117, 121
Visual cues, 17, 21
Visual memory, 21
Vitellogenesis, 135
Wasmannia auropunctata, 39
Worker sterility, 39
(Z,Z,E)-3,6,8,-dodecatrien-1-ol, 145

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce volume n° 8 des "*Actes des Colloques Insectes Sociaux*" a été rendue possible grâce à la collaboration de Serge ARON, Guy BEUGNON, Christian BORDEREAU, Bruno CORBARA, Dominique FRESNEAU, Alain LENOIR, Luc PASSERA et Christian PEETERS, qui ont accepté de relire un certain nombre de manuscrits. Nous les en remercions vivement.

Nous remercions également très chaleureusement le Prof. Dr. Rüdiger WEHNER pour la page 4 de couverture due à sa plume amicale.

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)

VOL.8 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, TANGER 6-10 Sept. 1992

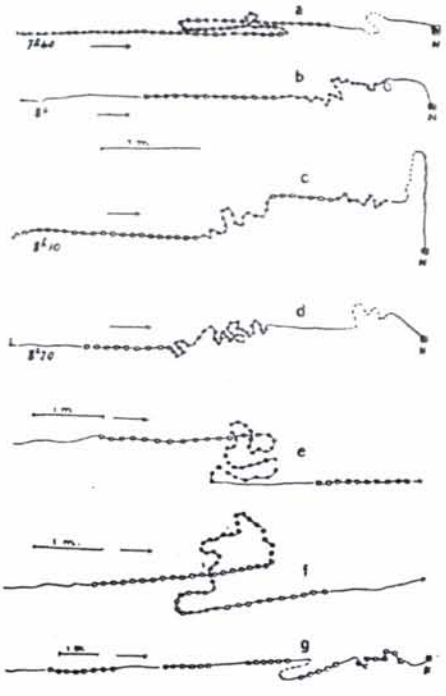


FIG. 2.

Explication de la figure 2.

Expérience combinée de l'écran horizontal et de l'écran cylindrique.
—— Traits pleins, trajets libres sans écran.
.... Traits finement pointillés. Trajets couverts de l'écran horizontal.

oooo Petits cercles. Trajets entourés de l'écran cylindrique seul.
aaaa Gros pointillé. Trajets entourés et couverts des deux écrans.

(Archives Rüdiger Wehner)

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)

VOL.8 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, TANGER 6-10 Sept. 1992

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD)

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-06-6

Dépôt légal : 1er trimestre 1993
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

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

Prix : 100 Francs

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)

VOL.8 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL, TANGER 6-10 Sept. 1992

(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD)

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-07-4

Dépôt légal : 1er trimestre 1993
Composé et tiré à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

Pour les commandes, s'adresser à :

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

Prix : 100 Francs

COLLOQUE INSECTES SOCIAUX
TANGER - 6 au 10 Septembre 1992

LISTE DES PARTICIPANTS

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

AARAB Ahmed (Tanger, Maroc)
ARON Serge (Toulouse, France)
BACH Didier (Toulouse, France)
BALLESTA FRANCO Miguel (Grenade, Espagne)
BILLEN Johan (Louvain, Belgique)
BORDEREAU Christian (Dijon, France)
CAGNIANT Henri (Toulouse, France)
CAMMAERTS Marie-Claire (Bruxelles, Belgique)
CASEVITZ-WEULERSSE Janine (Paris, France)
CERDA Xim (Villetaneuse, France)
CHRÉTIEN Léticia (Bruxelles, Belgique)
CORBARA Bruno (Nagoya, Japon)
DAHBI Abdallah (Villetaneuse, France)
DE BISEAU Jean-Christophe (Bruxelles, Belgique)
DEFFERNEZ Lucie (Bruxelles, Belgique)
DÉJEAN Alain (Yaoundé, Cameroun)
DELABIE Jacques (Itabuna, Brésil)
ERRARD Christine (Villetaneuse, France)
FÉNÉRON Renée (Villetaneuse, France)
FERNANDEZ ESCUDERO (Grenade, Espagne)
FRANCESCATO Elisabetta (Firenze, Italie)
FRESNEAU Dominique (Villetaneuse, France)
GERVET Jacques (Marseille, France)
HIDALGO NAVARRETTE José (Grenade, Espagne)
JAISSON Pierre (Villetaneuse, France)
LACHAUD Jean-Paul (Toulouse, France)
LENOIR-LABÉ Fabienne (Créteil, France)
LEPONCE Maurice (Bruxelles, Belgique)
MEAD Françoise (Marseille, France)
MESKALI Mohamed (Marseille, France)
NOIROT Charles (Dijon, France)
PASSERA Luc (Toulouse, France)
PEETERS Christian (Villetaneuse, France)
PLATEAUX Luc (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
PLATEAUX-QUÉNU Cécile (Vandoeuvre-les-Nancy, France)
PRATTE Michel (Marseille, France)
PROVOST Eric (Marseille, France)
ROJO DE LA PAZ Alain (Le Mans, France)
ROULAND Corinne (Créteil, France)
RUANO DIAZ Francisca (Grenade, Espagne)
RUELLE Jean (Namur, Belgique)
SAYAH Fouad (Tanger, Maroc)
SCHATZ Bertrand (Toulouse, France)
SCHOETERS E. (Leuven, Belgique)
TINAUT RANERA José Alberto (Grenade, Espagne)
VAN BOVEN Jozef (Kortrijk, Belgique)
WEHNER Rüdiger (Zürich, Suisse)

TABLE DES MATIERES

1. Les yeux "boussole": Un instrument de navigation des insectes sociaux.
par R. Wehner ..... p. 1

2. Apprentissage temporel chez la ponérine néotropicale : *Ectatomma ruidum* Roger.
par B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 9

3. Spécialisation alimentaire individuelle et apprentissage spatio-temporel chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae).
par B. Schatz, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & I. Pastergue ..... p. 17

4. Mémoire visuelle et représentation spatiale lors du retour au nid chez la fourmi *Cataglyphis cursor*.
par I. Pastergue, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & B. Schatz ..... p. 21

5. La mosaïque des fourmis dans deux palmeraies de la Province du Sud-Ouest, Cameroun.
par A. Déjean, N. Fawti, J. Djob Bikoi & C. Djieto Lordon ..... p. 25

6. La myrmécofaune des vergers d'agrumes de Corse orientale : premières observations.
par J. Casevitz-Weulersse & P. Brun ..... p. 31

7. Quels sont les caractères étho-physiologiques des "fourmis-vagabondes" ?
par L. Passera ..... p. 39

8. Le rôle des reines dans l'agression du couvain sexué par les ouvrières de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis*.
par D. Bach, L. Passera & S. Aron ..... p. 47

9. Sex-ratio primaire et sex-ratio opérationnelle chez la fourmi d'Argentine.
par S. Aron & L. Passera ..... p. 55

10. Impact d'une fourmilière d'*Atta cephalotes* (L.) (Formicidae; Myrmicinae; Attini) sur une cacaoyère en formation.
par J.H.C. Delabie, A.M.V. da Encarnação & I.M. Cazorla ..... p. 63

11. Purification et propriétés de deux osidases produites par des bactéries isolées à partir du tractus digestif de *Cephalotermes rectangularis* (Isoptera, Termitidae).
par F. Lenoir-Labé & C. Rouland ..... p. 71

12. Etude biologique des populations d'*Ancistrotermes guineensis* présentes dans les plantations de la SONASUT (Sahr - Tchad).
par C. Rouland, A. Ikhouane & N. Nayalta ..... p. 79

13. Liste des espèces de Fourmis du Maroc.
par H. Cagniant & X. Espadaler ..... p. 89

14. Propriétés physiques et éthologiques des pistes de six espèces de myrmicines.
par M.-C. Cammaerts, R. Cammaerts & A. Déjean ..... p. 95

15. Le développement de la colonie de *Polistes*. Essai pour approche formelle.
par J. Gervet & F. Mead ..... p. 103

16. La flexibilité de la caste chez les femelles de *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae).
par F. Mead & D. Gabouriaut ..... p. 111

17. Effets comportementaux du changement expérimental de rang hiérarchique chez des fondatrices de *Polistes dominulus* Christ.
par M. Pratte ..... p. 117

18. Comportement d'essaimage de *Polybioides tabida* (Hymenoptera, Vespidae).
par E. Francescato, S. Turillazzi & A. Déjean ..... p. 121

19. Flexibilité sociale chez *Evyleus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).
par C. Plateaux-Quénu ..... p. 127

20. Induction des arrêts de vitellogenèse chez un Insecte subsocial : rôle des ecdystéroïdes et du cerveau.
par F. Sayah, M. Breuzet & A. Karlinsky ..... p. 135

21. Détection du (Z,Z,E) - 3,6,8 - dodecatrien - 1 - ol par les ouvriers et les essaimants de deux espèces de termites champignonnistes, *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae).
par C. Bordereau, A. Robert, N. Marcel-Laduguié, O. Bonnard, J.-L. Le Quéré & R. Yamaoka ..... p. 145

22. Myrmécophilie chez deux lépidoptères Lycaenidae au Maroc : *Cigaritis zohra* et *C. allardi*.
par A. Rojo de la Paz ..... p. 151

23. La répartition du travail social dans une jeune fondation de la fourmi bull-dog *Myrmecia croslandi* Taylor.
par P. Jaisson, D. Fresneau & R. Taylor ..... p. 161

24. Données préliminaires sur le comportement agonistique et reproducteur des deux castes de mâles ergatoïdes de la fourmi *Hypoponera bondroiti* Forel (Ponerinae).
par K. Yamauchi, K. Kinomura, B. Corbara & K. Tsuji p.173

25. Polygynie et forme de polymorphisme chez une Ponerinae.
par A. Déjean & R. Fénéron ..... p. 179

26. Glandes coxales de *Pachycondyla obscuricornis* (Formicidae, Ponerinae).
par E. Schoeters & J. Billen ..... p. 183

INDEX DES AUTEURS ..... p. 187

INDEX DES MOTS-CLES ..... p. 189

KEY WORDS INDEX ..... p. 195

REMERCIEMENTS ..... p. 201

CONTENTS

1. Compass-eyes: A navigational instrument of social insects.
by R. Wehner ..... p. 1

2. Temporal learning in the neotropical ponerine ant : *Ectatomma ruidum* Roger.
by B. Schatz, J.-P. Lachaud & G. Beugnon ..... p. 9

3. Individual food specialization and time-place learning in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae).
by B. Schatz, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & I. Pastergue ..... p. 17

4. Visual memory and spatial representation during homing in the ant *Cataglyphis cursor*.
by I. Pastergue, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & B. Schatz ..... p. 21

5. Ant mosaic in two palm tree plantations in the South-West Province of Cameroon.
by A. Déjean, N. Fawti, J. Djob Bikoi & C. Djieto Lordon ..... p. 25

6. First observations on the myrmecofauna in citrus orchards in oriental Corsica.
by J. Casevitz-Weulersse & P. Brun ..... p. 31

7. What are the etho-physiological characteristics of the "tramp species" ?
by L. Passera ..... p. 39

8. The role of queens in the aggression of sexual brood by workers of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*.
by D. Bach, L. Passera & S. Aron ..... p. 47

9. Primary and operational sex-ratios in the Argentine ant.
by S. Aron & L. Passera ..... p. 55

10. Impact of an ant nest of *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae; Myrmicinae; Attini) on a young cocoa plantation.
by J.H.C. Delabie, A.M.V. da Encarnação & I.M. Cazorla ..... p. 63

11. Purification and properties of two osidases produced by bacteria isolated from the gut of *Cephalotermes rectangularis* (Isoptera, Termitidae).
by F. Lenoir-Labé & C. Rouland ..... p. 71

12. Biological study of the population of *Ancistrotermes guineensis* in the SONASUT sugar cane plantation (Sahr - Chad).
by C. Rouland, A. Ikhouane & N. Nayalta ..... p. 79

13. List of ants species from Morocco.
by H. Cagniant & X. Espadaler ..... p. 89

14. Physical and ethological properties of the trails of six species of Myrmicinae.
by M.-C. Cammaerts, R. Cammaerts & A. Déjean ..... p. 95

15. The development of the *Polistes* colony. An attempt of formal approach.
by J. Gervet & F. Mead ..... p. 103

16. Caste flexibility in *Polistes dominulus* females (Hymenoptera, Vespidae).
by F. Mead & D. Gabouriaut ..... p. 111

17. Behavioural effects of experimentally induced change of hierarchical rank on *Polistes dominulus* Christ foundresses.
by M. Pratte ..... p. 117

18. Swarming behaviour in *Polybioides tabida* (Hymenoptera, Vespidae).
by E. Francescato, S. Turillazzi & A. Déjean ..... p. 121

19. Social flexibility in *Evyleus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).
by C. Plateaux-Quénu ..... p. 127

20. Ovarian arrest induction in a subsocial Insect: role of ecdysteroids and brain.
by F. Sayah, M. Breuzet & A. Karlinsky ..... p. 135

21. Detection of (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol by the workers and the alates of two fungus-growing termite species, *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae).
by C. Bordereau, A. Robert, N. Marcel-Laduguié, O. Bonnard, J.-L. Le Quéré & R. Yamaoka ..... p. 145

22. Myrmecophily among two Lycaenidae butterflies in Morocco: *Cigaritis zohra* and *C. allardi*.
by A. Rojo de la Paz ..... p. 151

23. Division of labour in an incipient colony of the bulldog ant *Myrmecia croslandi* Taylor.
by P. Jaisson, D. Fresneau & R. Taylor ..... p. 161

24. Preliminary report on the agonistic and reproductive behaviour of the two castes of ergatoid males in the ant *Hypoponera bondroiti* Forel (Ponerinae).
by K. Yamauchi, K. Kinomura, B. Corbara & K. Tsuji ..... p. 173

25. Polygyny and a type of polymorphism in a Ponerinae.
by A. Déjean & R. Fénéron ..... p. 179

26. Coxal glands in *Pachycondyla obscuricornis* (Formicidae, Ponerinae).
by E. Schoeters & J. Billen ..... p. 183

AUTHORS INDEX ..... p. 187

INDEX DES MOTS-CLES ..... p. 189

KEY WORDS INDEX ..... p. 195

ACKNOWLEDGMENTS ..... p. 201

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8, 1-8 (1993)

LES YEUX "BOUSSOLE": UN INSTRUMENT DE NAVIGATION DES INSECTES SOCIAUX

Rüdiger WEHNER

Zoologisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich

Abstract: Compass-eyes: A navigational instrument of social insects.

The compound eyes of bees and ants contain a specialized part of the retina in which specialized types of photoreceptors (highly dichroic ultraviolet receptors) act as polarization analyzers. These analyzers are geometrically arranged in a way that mimics, by and large, the polarization pattern (e-vector pattern) in the sky. As behavioural experiments show, the matched filter is used by bees (*Apis*) and ants (*Cataglyphis*) as a compass to derive navigational information from the celestial straylight patterns.

The output of the matched filter is sampled by large medullar interneurons (POL cells). These cells project to the contralateral optic lobe. As each pixel in the sky is seen by polarization detectors of the contralateral eye and spectral detectors of the ipsilateral eye, the contralateral projection of the POL interneurones might serve to combine both kinds of information and thus provide the insect with unambiguous compass information.

The insect's "compass eye" (l'oeil boussole) is a striking example of peripheral neural coding by matched filtering. We arrived at this conclusion, and the results on which it is based, only by combining behavioural analyses in the field with neuroanatomical and neurophysiological studies in the laboratory. The outcome of this joint venture emphasizes the importance of organism-based approaches in analyzing complex neural systems.

Key words: *Neuroethology, navigation, polarized skylight, celestial compass, Apis, Cataglyphis.*

Mots-clés: *Neuroéthologie, navigation, lumière polarisée du ciel, boussole astronomique, Apis, Cataglyphis.*

1. Les fourmis d'Afrique du Nord: point de départ d'une découverte neurobiologique

Au début du XXième siècle les steppes de l'Afrique du Nord furent l'objet d'une vive controverse scientifique. La question posée par FABRE (1879) et LUBBOCK (1884), relative à l'orientation des insectes sur de grandes distances, occupait alors tous les esprits. Les acteurs dont le comportement devait donner une réponse à cette question étaient les fourmis, tout particulièrement les fourmis des steppes et des déserts, du genre *Messor*, *Aphaenogaster*, *Monomorium*, *Cataglyphis*.

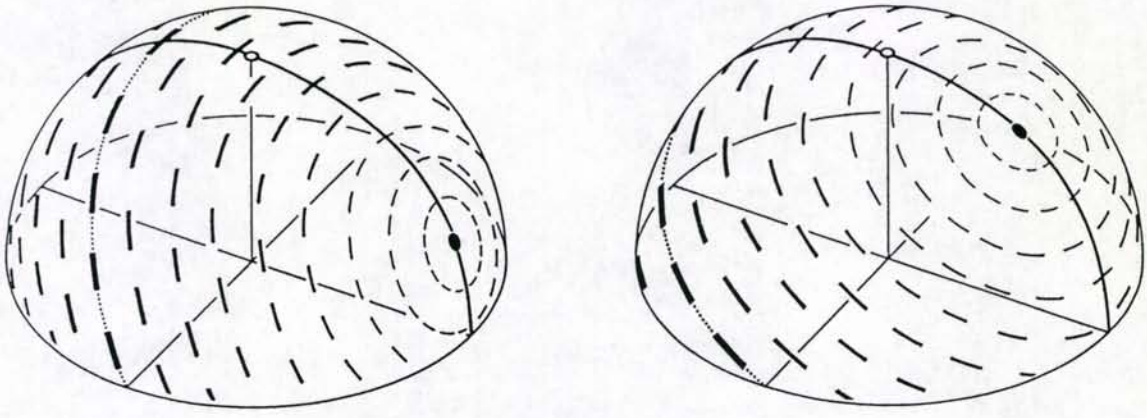


Figure 1. *Représentation tri-dimensionelle du pattern de polarisation de la lumière solaire (e-vector pattern). Le soleil est représenté par un disque noir placé à une élévation de 25° (à gauche) et de 60° (à droite) au-dessus de l'horizon. Les vecteurs électriques (vecteurs-e) de la lumière polarisée (barres noires) forment des cercles concentriques autour du soleil. Le demi-cercle en ligne pointillée comprenant les barres les plus épaisses représente l'arc de polarisation maximale. Le demi-cercle en ligne continue représente le plan de symétrie des patterns célestes des vecteurs-e. Ce demi-cercle inclut les méridiens solaire et antisolaire. Le zénith est indiqué par un cercle ouvert. Notez que le déplacement apparent du soleil dans l'hémisphère céleste se traduit non seulement par und changement de son élévation mais aussi par und changement de son azimut. Ainsi au cours de la journée, le méridien solaire, et avec lui l'ensemble du pattern des e-vecteurs, tourne autour du zénith. Le problème de navigation résultant de cette rotation journalière du ciel, c'est-à-dire les problèmes de compensation horaire, ne sont pas traités dans ce rapport (voir WEHNER & LANFRANCONI, 1981).*
Three-dimensional representation of the pattern of polarized light in the sky (e-vector pattern). The sun is shown as a black disk positioned at an elevation of 25° (left) and 60° (right) above the horizon. The electric vectors (e-vectors) of light (black bars) form concentric circles around the sun. The degree (percentage) of polarization is indicated by the size of the bars. The dotted-line semicircle combining the largest bars marks the arc of maximum polarization. The continuous-line semicircle represents the symmetry plane of the celestial e-vector patterns. It comprises the solar meridian and the anti-solar meridian. The zenith is depicted by an open circle. Note that as the sun moves across the celestial hemisphere, its position changes not only in elevation, but also in azimuth. Hence, during the course of the day the solar meridian, and with it the whole e-vector pattern, rotates about the zenith. The navigational problems arising from this diel rotation of the sky, i.e. the problems of time compensation, are not treated in this account (see WEHNER & LANFRANCONI, 1981).

A l'aide d'expériences simples, mais originales, Victor Cornetz à Alger et Félix Santschi à Kairouan, les deux personnages impliqués dans cette controverse, étaient arrivés à la conclusion, exacte, que des points de repère olfactifs ou visuels n'étaient pas à l'origine du pouvoir d'orientation de ces fourmis, contrairement à l'opinion généralement admise en ce temps-là (revue de BRUN, 1914). Il s'agissait donc de reconnaître le facteur qui régissait le sens de l'orientation des fourmis et le système sur lequel reposait la stratégie de leurs parcours. Santschi penchait pour un mécanisme de type boussole optique et parvint à identifier le soleil comme étant ce facteur qui n'était actif que sous certaines conditions (SANTSCHI, 1911), tandis que Cornetz contesta farouchement un rôle possible du soleil (CORNETZ, 1914). Il montra cependant, de

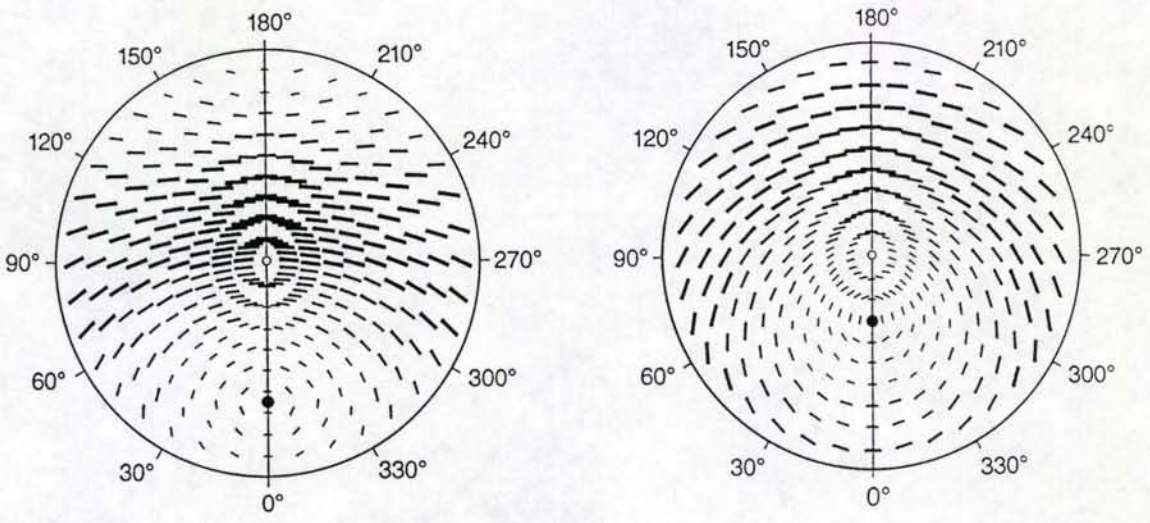


Figure 2. *Représentation bi-dimensionelle des patterns célestes de la lumière polarisée. Il s'agit d'un mode de description bi-dimensionel des patterns des vecteurs-e parmi de nombreux autres. Mêmes conventions utilisées que pour la figure 3A. Pour une géométrie tri-dimensionelle se reporter aux symboles et aux définitions de la figure 1.*
Two-dimensional representation of the celestial patterns of polarized light. One of several possible ways of depicting the e-vector pattern two-dimensionally is chosen in this diagram. The same convention is used in figure 3A. For three-dimensional geometry, symbols and definitions see figure 1.

même que Santschi, que les fourmis pouvaient parfaitement s'orienter "sous la lumière solaire diffuse". Au lieu de chercher, comme Santschi, un facteur physique dans la lumière céleste dans une région éloignée du soleil, il supposa l'existence d'un sens de l'orientation indépendant des influences extérieures. Il put néanmoins démontrer que ce sens de l'orientation était différent du "sens musculaire" proprioceptif (PIERON, 1904). Bien que jusque dans ses derniers travaux il n'arrivât pas à définir de manière précise ce qu'il entendait par "sens de l'orientation" (CORNETZ, 1925), il resta jusqu'au bout un adversaire acharné des conceptions de Santschi. Il arriva même aux deux adversaires d'abandonner les méthodes de la discussion scientifique pour en arriver à des arguments polémiques. Santschi, plus analyste que Cornetz, exécuta finalement une expérience cruciale qu'il n'arrivera toutefois pas à expliquer, mais qui allait dans la bonne direction: les fourmis poursuivent leur chemin correct même si elles n'observent qu'un petit coin du ciel bleu. "Qu'y a-t-il dans cet espace bleu qui puisse servir de repère aux fourmis?" SANTSCHI (1923, p. 159) put poser cette question mais ne sut pas y répondre.

2. La boussole astronomique: le champ de polarisation céleste

Nous savons aujourd'hui que le mystérieux repère d'orientation du ciel est la lumière céleste polarisée (revue de WEHNER, 1982). Cette polarisation de la lumière céleste est produite par la réflexion de la lumière solaire (non polarisée) sur les molécules chimiques de l'air atmosphérique. Il en résulte un champ de polarisation régulier dont la constitution géométrique en trois dimensions (figure 1) se comprend facilement. Ce champ peut être

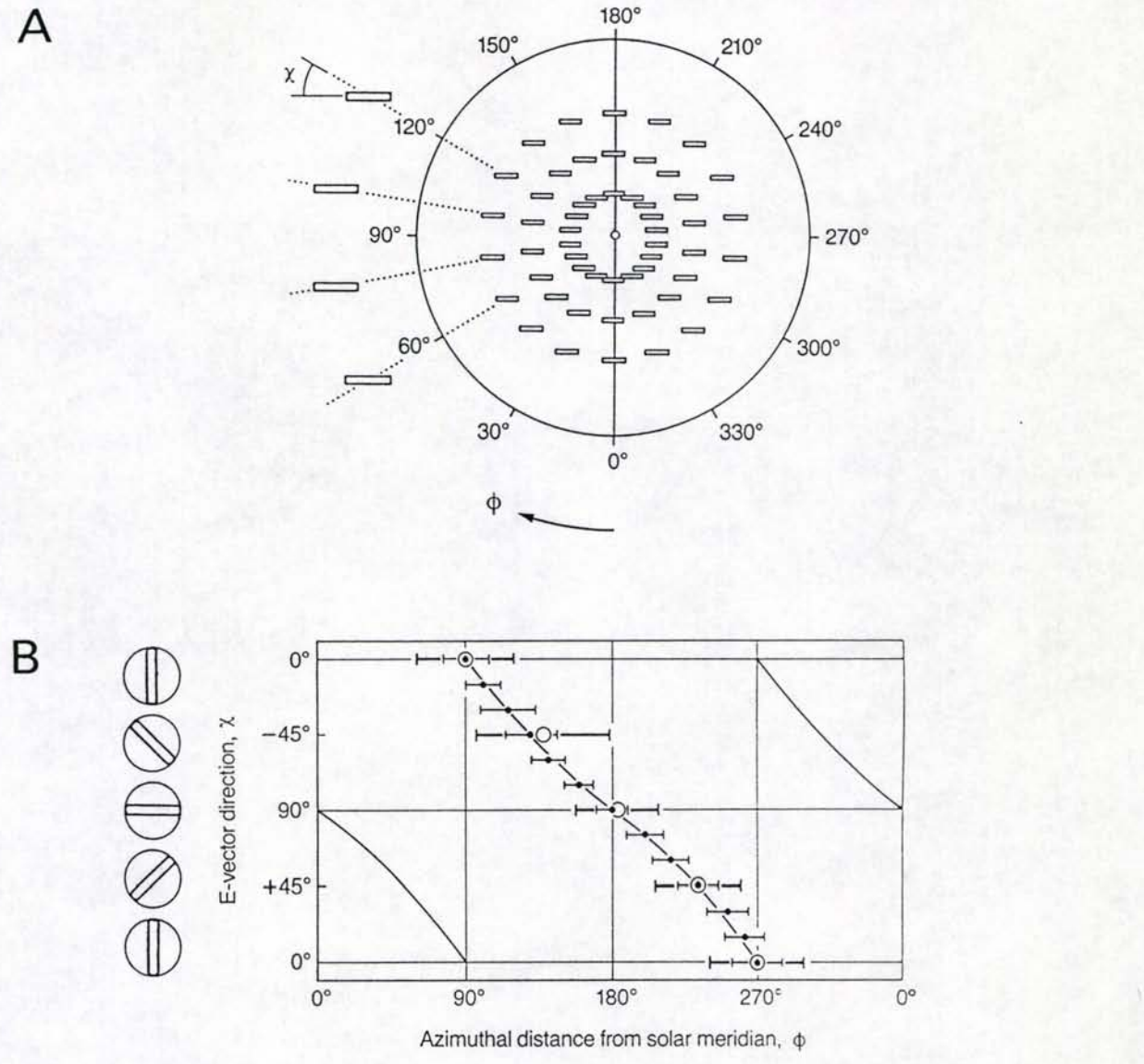


Figure 3. ***A.*** *La représentation interne des patterns célestes des vecteurs-e de polarisation (carte céleste) chez l'abeille et la fourmi déduite à partir de données comportementales. La même carte céleste est utilisée par l'insecte pour toutes les élévations du soleil. L'analyse neurophysiologique a montré que cette carte céleste stéréotypée représente la distribution spatiale d'un type spécialisé de récepteur à l'ultra-violet dans une région spécialisée de l'oeil composé des abeilles et des fourmis (POL région).* ***B.*** *La carte céleste de l'abeille et de la fourmi plus détaillée. La fonction χ/ϕ indiquée dans ce diagramme décrit la position azimutale (ϕ) selon laquelle l'insecte estime que n'importe quelle orientation d'un vecteur-e (χ) peut apparaître. La même fonction s'applique à toutes les parallèles de latitude céleste, c'est-à-dire pour toutes les élévations au-dessus de l'horizon, et pour toutes les élévations du soleil. Les valeurs moyennes et les déviations angulaires standard sont données pour 90°<ϕ<270°. Les cercles pleins et ouverts concernent respectivement les abeilles, Apis mellifera, et les fourmis, Cataglyphis bicolor.*

A. *The bee's and ant's internal representation of the celestial e-vector patterns (celestial map) as deduced from behavioural experiments. The same celestial map is used by the insect for all elevations of the sun. Neurophysiological analysis has shown that this stereotyped celestial map represents the spatial distribution of a specialized type of ultaviolet receptor in a specialized part (POL-area) of the bee's and ant's compound eye.*

représenté par des lignes de force du champ de polarisation qui ont l'avantage de pouvoir être projetées en deux dimensions. La figure 2 représente deux telles projections pour deux différentes hauteurs du soleil. Une comparaison des deux projections montre que le champ de polarisation céleste change en fonction des coordonnées du soleil. Ce qui ne change pas, c'est la ligne de symétrie de la projection, formée par la projection du méridien solaire et du méridien antisolaire.

3. La carte céleste neurale: analyse du comportement

Les fourmis (*Cataglyphis*: WEHNER, 1982) et les abeilles (*Apis*: WEHNER & ROSSEL, 1985; ROSSEL & WEHNER, 1987) utilisent le champ de la polarisation céleste comme boussole d'orientation. Il est possible de montrer une portion du ciel (10° de diamètre) aux insectes, à l'aide d'un petit laboratoire optique spécialement construit. On ne leur montre ainsi qu'une seule direction des lignes de force (figure 2A et B) du champ de polarisation céleste. On constate alors que les insectes sont toujours dotés du pouvoir d'orientation, mais la direction suivie diffère alors d'un certain angle (ε) de la direction théorique, quantité dépendant de la position du ciel montré. Cette erreur montre que les insectes n'estiment pas la direction réelle du champ de force de polarisation de l'espace observé, mais une direction fictive différant horizontalement de $\varepsilon°$ de la direction réelle. A partir de ces valeurs (ε) on peut reconstruire point par point l'image interne du ciel chez les insectes. Celle-ci est reproduite schématiquement dans la figure 3A et en détail dans la figure 3B (pour des explications plus complètes voir WEHNER, 1989).

4. La carte céleste neurale: analyse neurophysiologique

Les recherches neuroanatomiques et neurophysiologiques des travaux éthologiques ont conduit aux résultats suivants:

1. Les cellules visuelles de la rétine jouent le rôle d'analyseur de la lumière polarisée. Le rôle d'analyseur provient de l'orientation des molécules de rhodopsine dans la membrane des cellules visuelles.
2. Seuls les récepteurs de la lumière ultra-violette (récepteurs UV) participent à la formation de la carte céleste interne.
3. La carte céleste interne établie par les expériences de comportement (figure 3A) consiste en une répartition géométrique de récepteurs UV spécifiques dans une région spécialisée de la périphérie dorsale de l'oeil.

B. The bee's and ant's celestial map in more detail. The χ/ϕ-function depicted in this diagram describes the azimuthal position (ϕ) at which the insect expects any particular e-vector orientation (χ) to occur. The same χ/ϕ-function applies to all parallels of celestial latitude, i.e. to all elevations above the horizon, and to all elevations of the sun. For $90° \leq \phi \leq 270°$ mean values and standard deviations are given. Filled and open symbols refer to bees, Apis mellifera, and ants, Cataglyphis bicolor, respectively.

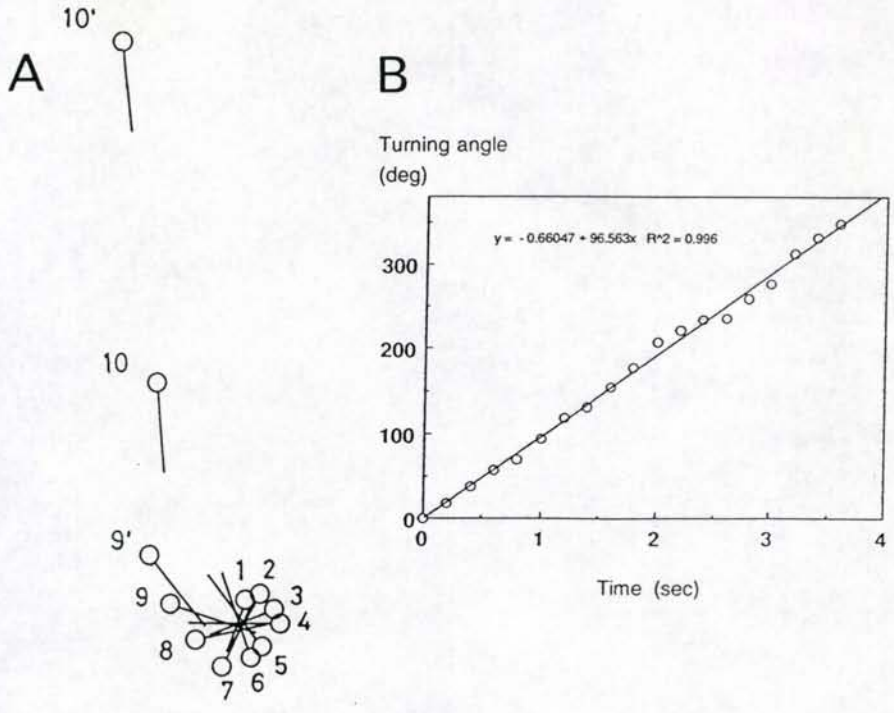


Figure 4. *Composantes de rotation des déplacements de la fourmi argentée du Sahara, Cataglyphis bombycina. Chez cette espèce, aucun déplacement angulaire n'apparaît pendant les phases de déplacements linéaires (semblables au parcours d'une flèche). Les données sont extraites d'enregistrements vidéo d'ouvrières de fourmis en train de fourrager.* ***A.*** *Exemple de composantes de rotations (1-9') et de translation (10-10') d'un déplacement vers l'avant. Les cercles ouverts indiquent les positions successives de la tête de la fourmi. Les intervalles de temps sont de 0.4 s entre 1-2, 2-3, etc., et de 0.2 s entre 10-10'.* ***B.*** *Taux angulaires de mouvement lors de tours complets (360°). B est tiré de WEHNER, FUKUSHI & WEHNER* (1992).
Rotatory components of movement in the Saharan silver ant, Cataglyphis bombycina. In this species no angular movements occur during the dart-like linear components of movement. Data are taken from video recordings of foraging worker ants. ***A.*** *Example of rotatory (1-9') and subsequent linear components of forward movement (10-10', continued). The open circles indicate the head positions of the ant. Time intervals 1-2, 2-3, etc. 0.4 s, 10-10' 0.2 s.* ***B.*** *Angular rates of movement during full (360°) turns. B is taken from WEHNER, FUKUSHI & WEHNER (1992).*

4. Cette région dorsale des deux yeux est nécessaire et suffisante pour la perception complète du champ polarisé céleste (région POL).
5. De nombreuses spécialisations neurales augmentent, dans la région POL, la sensibilité des récepteurs et des neurones qui lui sont associés.

Les yeux de *Cataglyphis* et *Apis* sont donc des yeux boussole dans la vraie signification du terme (l'oeil boussole): la géométrie des récepteurs correspond dans le sens d'un "matched filter" à la géométrie du champ de polarisation du ciel. Il n'existe en réalité aucune concordance effective entre ces deux géométries, mais la représentation interne, statique, des récepteurs et la représentation externe, dynamique, du ciel correspondent dans leurs fondements.

5. Hypothèse de "balayage": fonctionnement de la carte neurale

Selon notre hypothèse "balayage", la détermination d'une direction a lieu par rotation de la carte céleste neurale interne par rapport au champ de polarisation céleste externe. L'insecte a ainsi la possibilité de déterminer le moment où il se trouve exactement dans la direction du plan de symétrie céleste. C'est à ce moment là que la carte céleste neurale interne correspond optimalement au champ de polarisation externe. On peut directement observer pendant la marche rectiligne de *Cataglyphis bombycina* les mouvements de rotation de l'insecte (figure 4; WEHNER, FUKUSHI & WEHNER, 1992).

6. Dans le cerveau: les cellules nerveuses "boussole"

On trouve dans le deuxième ganglion optique du cerveau des cellules nerveuses qui reçoivent la somme des excitations des cellules UV de la région POL (PETZOLD & LABHART, 1992). Cette excitation atteint son maximum lorsque le plan de symétrie du champ de polarisation céleste coïncide avec l'axe de symétrie de la carte neurale de polarisation. L'excitation change graduellement lors de la rotation de l'insecte hors de l'axe de symétrie céleste. On peut ainsi dire que les cellules POL sont de véritables cellules boussole.

Les cellules POL projettent une très forte arborescence de dendrites vers le deuxième ganglion optique contralatéral. Je propose l'hypothèse suivante pour expliquer cette projection contralatérale: elle pourrait servir à coordonner l'information de la polarisation céleste (provenant de la partie contralatérale de la région POL) avec l'information de la couleur (provenant de la partie ipsilatérale de la région SPECTRAL). En effet, l'information de la couleur du ciel permet de distinguer entre le méridien solaire et l'antiméridien solaire du plan de symétrie céleste.

Summa summarum: le cerveau de l'insecte traduit l'information spatiale de la polarisation céleste en un code de temps. Ainsi des régions commutatrices du cerveau, sensibles aux mouvements et déjà utilisées pour d'autres fonctions, peuvent être utilisées pour la navigation céleste.

REFERENCES

Brun, R., 1914. *Die Raumorientierung der Ameisen*. G. Fischer, Jena.

Cornetz, V., 1914. *Les Explorations et les Voyages des Fourmis*. E. Flammarion, Paris.

Cornetz, V., 1925. Un anniversaire: l'expérience de Piéron. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 16*: 132-145.

Fabre, J.H., 1879. *Souvenirs Entomologiques*. 1. série. Paris, C. Delagrave

Lubbock, J., 1884. *Ants, Bees and Wasps*. Kegan, Paul, Trench, Trubner, London.

Petzold, J. and T. Labhart, 1992. Anatomical properties of polarization-opponent interneurons in the cricket visual system. *Proc. Neurobiol. Conf. Göttingen 20*: 304.

Piéron, H., 1904. Du rôle du sens musculaire dans l'orientation du quelques espèces de fourmis. *Bull. Inst. Gen. Psychol. 4*: 168-186.

Rossel, S. and R. Wehner, 1987. The bee's e-vector compass. In: *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (R. Menzel, A. Mercier, Eds.) pp. 76-93, Springer, Berlin, New York.

Santschi, F., 1911. Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rev. Suisse Zool. 19*: 305-338.

Santschi, F., 1923. L'orientation sidérale des fourmis, et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. *Mém. Soc. Vaudoise Sci. Nat. 4*: 137-175.

Wehner, R., 1982. Himmelsnavigation bei Insekten. Neurophysiologie und Verhalten. *Neujahrsbl. Naturforsch. Ges. Zürich 184*: 1-132.

Wehner, R., 1989. The hymenopteran skylight compass: Matched filtering and parallel coding. *J. exp. Biol. 146*:63-85.

Wehner, R., T. Fukushi and S. Wehner, 1992. Rotatory components of movement in high-speed desert ants, *Cataglyphis bombycina. Proc. Neurobiol. Conf. Göttingen 20*: 303.

Wehner, R. and B. Lanfranconi, 1981. What do the ants know about the rotation of the sky? *Nature 293*: 731-733.

Wehner, R. and S. Rossel, 1985. The bee's celestial compass - a case study in behavioural neurobiology. *Fortschr. Zool. 31*: 11-53.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 9-15 (1993)

APPRENTISSAGE TEMPOREL CHEZ LA PONÉRINE NÉOTROPICALE: *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER

SCHATZ B., LACHAUD J.-P. & BEUGNON G.

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA n° 664), Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse Cedex (France)

Résumé: La perception temporelle est un sujet relativement peu étudié chez les insectes alors que le temps est une composante inhérente au comportement, au même titre que l'espace. Cette perception temporelle apparaît de façon évidente chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger, dont les ouvrières du service extérieur se répartissent en deux sous-castes: les récolteuses de miel et les prédatrices. En conditions naturelles, ces deux groupes possèdent un rythme d'activité diurne et triphasique, que l'on a retrouvé en conditions de laboratoire à partir de l'étude de trois nids différents de cette espèce. Si l'on renforce, sur une durée de 12 jours et à raison d'une heure par jour, un des trois pics d'activité, les récolteuses réalisent un apprentissage de la période renforcée. Au cours de cette période, la fréquentation du site est très importante. Cet apprentissage temporel, manifesté par les récolteuses de miel, met de plus en évidence l'existence de rythmes différents au sein d'une même colonie en fonction de la spécialisation fonctionnelle puisque, dans ces conditions, les prédatrices ne modifient pas, elles, leur rythme d'activité. Cette maîtrise temporelle apparaît devoir jouer un rôle important dans les conditions naturelles de vie de cette espèce pour laquelle l'apport en substances sucrées provient essentiellement des nectaires extrafloraux de diverses plantes dont la sécrétion est ponctuelle dans le temps.

Mots-clés: *Fourmis, spécialisation alimentaire, rythmes d'activité, apprentissage temporel.*

Abstract: Temporal learning in the neotropical ponerine ant: *Ectatomma ruidum* Roger.

Time perception in insects is not so well documented when, surprisingly, time information is a main component of behavior, at least as important as spatial information appears to be. We have shown that time perception is very clear in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger. In this species, workers of the external service can be divided in two subcastes: foragers collecting honey and predators. In natural conditions, these two groups show a daily triphasic rhythm of activity that we also found in laboratory conditions with three different colonies. By reinforcing with honey only one of the three peaks of activity, during one hour per day on a twelve days period, we have shown that foragers can learn to discriminate this particular hour of the day. Time learning by honey foragers also allows to demonstrate that different rhythms of activity can occur within the same given colony. This is the case for predators workers which do not modify their own rhythm of foraging activity. Mastering of time information by individual ants is surely of great adaptative value in natural conditions because sugar food sources are mainly provided in the field by extra-floral nectars excreted at some peculiar moments of the day.

Key words: *Ants, food specialization, activity rhythms, temporal learning.*

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont montré, chez les insectes sociaux (KOLTERMANN, 1974; FRISCH & ASCHOFF, 1987; HARRISON & BREED, 1987), que la composante temporelle est un élément important de l'exploitation des ressources alimentaires. C'est ainsi que chez diverses espèces, la maîtrise de cette composante temporelle permet, par exemple, l'exploitation

de sources sucrées comme le nectar des fleurs chez les abeilles ou les sécrétions de nectaires extra-floraux chez certaines fourmis, et ceci à des moments précis de la journée. C'est notamment le cas pour la ponérine néotropicale, *Ectatomma ruidum*, qui, à la Guadeloupe, récolte les sécrétions produites à heures fixes par les nectaires de l'orchidée *Spathoglotis plicata* (JAFFE et coll., 1989) et qui est capable d'ajuster son rythme d'activité à celui de la production de nectar (PASSERA et coll., en prép.).

C'est ainsi que, dans le cadre d'une étude plus vaste visant à analyser les capacités cognitives de diverses espèces de fourmis (PASTERGUE et coll., 1992, 1993; SCHATZ et coll., 1993), nous avons choisi cette espèce, *E. ruidum*, dont la biologie et le comportement commencent à être bien connus (LACHAUD, 1990; CORBARA, 1991), afin d'étudier en conditions contrôlées de laboratoire sa capacité à intégrer la dimension temporelle dans l'exploitation de son environnement.

Pour cela nous nous sommes intéressés, dans un premier temps, au rythme journalier d'activité manifesté par les fourrageuses d'*Ectatomma ruidum* en conditions de laboratoire, puis, dans un second temps, nous avons tenté de leur faire réaliser un apprentissage temporel durant les phases de pics d'activité.

MATERIEL ET METHODES

Nos observations ont été réalisées en laboratoire sur trois colonies d'effectifs différents (colonie A: 61 individus, colonie B: 21 individus et colonie C: 108 individus) issues de trois fondatrices nées au laboratoire et maintenues en élevage dans des nids en plâtre de type Janet. A la suite d'observations préliminaires, tous les individus ayant participé à des tâches à l'extérieur du nid (respectivement : 26, 10 et 39 individus), ont été marqués individuellement à l'aide d'un code de marques de peinture déposées sur le thorax et l'abdomen.

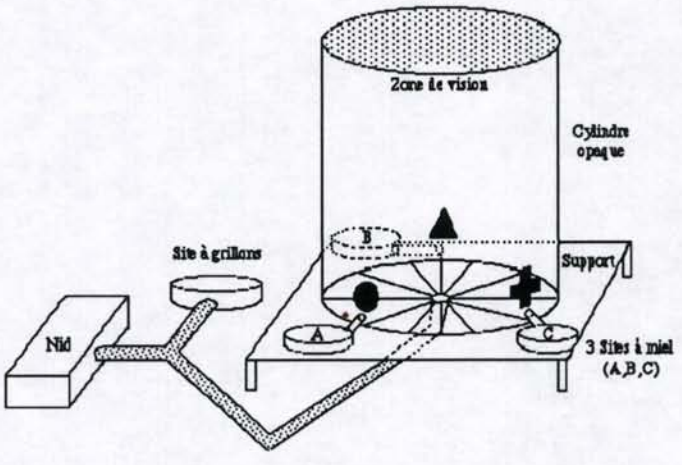


Figure 1. *Dispositif expérimental*
Experimental device

Le dispositif expérimental, utilisé pour l'ensemble de nos observations, se présente de la façon suivante (Fig. 1):
- Chaque nid est relié par un tube en plastique à un site à grillons consistant en une boîte où sont déposées régulièrement des proies.
- Plus loin, ce tube débouche au centre d'une arène circulaire, de 29 cm de diamètre, entourée d'un cylindre de plexiglass opaque.
- A la base de ce cylindre de plexiglass, trois ouvertures, percées à 120° les unes des autres et répérées par une figure géométrique différente (●, ▲ et ✚), débouchent sur des tubes en plastique reliés à une boîte où est déposé du miel. Les trois boîtes constituent les sites à miel.

Ces trois dispositifs sont maintenus à une température de 25°C dans une pièce où l'humidité relative est proche de 100%. La photopériode est de 12L/12D.

Chez *E. ruidum*, le rythme d'activité est relativement différent selon les auteurs (MCCLUSKEY, 1987; PRATT, 1989; LACHAUD, 1990), mais reste en général essentiellement diurne. Une faible activité nocturne a cependant déjà été signalée sur des populations de Panama (PRATT, 1989) et du Mexique (LACHAUD, 1990) et nous avons donc voulu vérifier s'il en était de même pour nos colonies au laboratoire.

Des observations préliminaires nous ont ainsi permis de constater: d'une part que cette activité nocturne était assez irrégulière et de toute façon extrêmement faible, et d'autre part qu'entre 18h00 et 08H00, l'activité générale se situait à un niveau très bas, proche de zéro. Toutes nos observations ont donc été réalisées entre

08H00 et 17h30, à raison d'un enregistrement tous les quarts d'heure. Afin de ne pas perturber l'activité des fourmis pendant les enregistrements, le réapprovisionnement du site à grillons et des sites à miel a été réalisé toujours après 17h30, donc après la fin des observations.

Les relevés d'activité sur chacune des trois zones principales (c'est-à-dire: le site à grillons, les sites à miel et l'arène) consistent à noter le nombre d'individus présents dans ces zones. Le choix de ces trois zones s'explique par le fait que d'autres expériences (SCHATZ, 1992; SCHATZ et coll., 1993) ont montré que chez *E. ruidum*, les fourrageuses se répartissent en trois sous-castes fonctionnelles spécialisées dans des tâches différentes: les prédatrices de grillons, les récolteuses de miel et les "patrouilleuses". Or, chacune de ces trois sous-castes fonctionnelles est très fortement fidélisée à la zone qui lui correspond.

RESULTATS ET DISCUSSION

Rythme d'activité

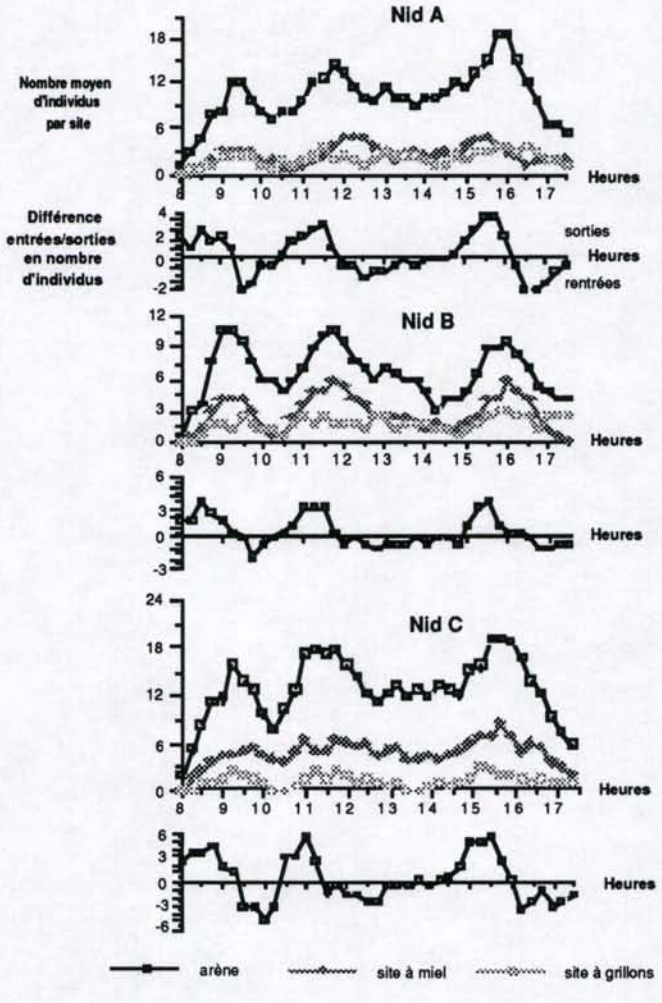


Figure 2. *Rythme d'activité des trois sous-castes fonctionnelles dans les trois nids d'E. ruidum étudiés. Rhythm of activity for the three functional subcastes in the three studied nests of E. ruidum.*

Les observations ont été réalisées sur 4 jours et les résultats présentés (Fig. 2) correspondent aux moyennes obtenues, quart d'heure par quart d'heure, sur l'ensemble de la période d'observation.

Malgré une différence de niveau global d'activité entre les trois colonies, apparemment corrélée positivement à la taille de ces dernières puisque l'activité générale de C est supérieure à celle de A, elle-même supérieure à celle de B, on constate que chacune de ces trois colonies présentent trois pics d'activité aux mêmes heures: de 09H00 à 10h00, de 11h00 à 12h00 et de 15h30 à 16h30.

Ce rythme d'activité triphasique est tout à fait similaire à celui qui a été observé au Mexique (LACHAUD, 1990), en biotope naturel, sur des colonies d'*Ectatomma ruidum* appartenant à la même population, ainsi que sur des populations vivant à la Guadeloupe (PASSERA et coll., en prép.). Compte tenu du fait que ces colonies proviennent de fondations réalisées au laboratoire à partir de fondatrices obtenues expérimentalement en laboratoire et qui n'ont donc jamais

été en contact avec le biotope d'origine, la persistance de ce rythme triphasique est tout à fait remarquable.

Si l'on considère la courbe représentant l'évolution de la différence des entrées par rapport aux sorties (Fig. 2), on retrouve les trois pics d'activité générale, le début de chaque pic se traduisant très logiquement par une majorité de sorties, et la fin d'un pic par une majorité d'entrées. Mais on peut surtout se rendre compte que les changements de direction de pente de la courbe interviennent avec un intervalle variant de 45 à 60 minutes au maximum, ce qui indique que la durée d'une sortie dans l'aire de fourragement est inférieure à une heure. Ce résultat confirme ainsi les données déjà rapportées pour *E. ruidum* en milieu naturel (LACHAUD, 1990).

Si l'on regarde plus en détail l'évolution de l'activité générale, on peut noter que les trois pics journaliers se retrouvent de façon identique dans les trois colonies, quelle que soit la zone considérée, autrement dit quelle que soit la sous-caste fonctionnelle considérée, même si cela apparaît moins nettement pour le groupe des prédatrices dont l'effectif est très faible dans nos colonies. Ce point est intéressant dans la mesure où il met en évidence que la taille de la colonie n'a pas d'effet sur le rythme d'activité des trois sous-castes fonctionnelles impliquées dans les tâches à l'extérieur du nid, alors qu'on a pu montrer par ailleurs qu'elle en avait sur la taille globale des effectifs constituants ces sous-castes fonctionnelles (SCHATZ, 1992).

Par contre, si l'on considère le taux de participation de chaque sous-caste fonctionnelle à l'activité générale, c'est-à-dire en exprimant leur activité sous forme de pourcentages par rapport à l'activité générale de chaque colonie (Fig. 3), on peut noter que pour la colonie de plus faible effectif (la colonie B qui renferme 21 individus), les récolteuses de miel et les prédatrices prennent une part plus importante dans l'activité générale de la société que dans le cas de la colonie la plus grosse (c'est-à-dire la colonie C qui contient 108 individus). Les valeurs obtenues pour la colonie A, dont l'effectif de 61 individus se situe entre les deux autres colonies, sont, elles, intermédiaires.

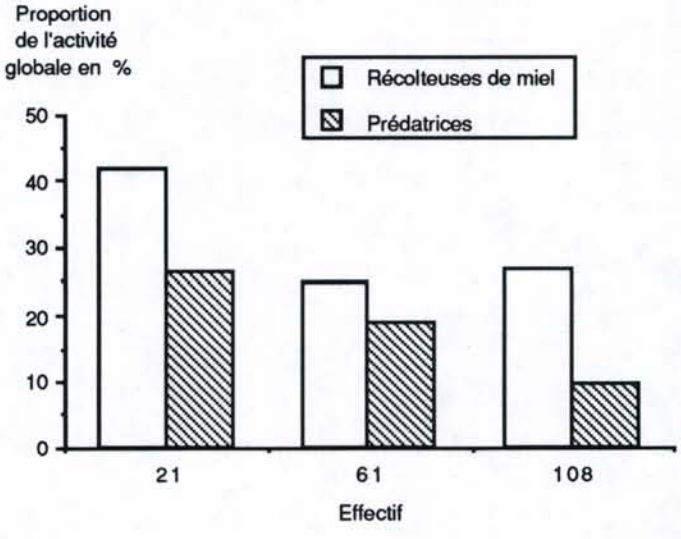


Figure 3. *Taux de participation de chaque sous-caste fonctionnelle à l'activité générale de la colonie. Colonie B: 21 individus; colonie A: 61 individus; colonie C: 108 individus.*
Rate of participation relative to the global colony activity of each functional sub-caste. Colonie B: 21 individus; colonie A: 61 individus; colonie C: 108 individus.

Apprentissage temporel

Une fois bien établie la persistance, en laboratoire, de ce rythme triphasique d'activité journalière, caractéristique de la population d'*E. ruidum* étudiée, nous avons voulu tester la capacité des fourrageuses à réaliser un apprentissage temporel durant les pics d'activité mis en évidence.

La phase d'apprentissage temporel dure 14 jours. Elle consiste à alimenter les trois sites à miel pendant 60 minutes, à une heure de la journée différente pour chaque nid et correspondant à l'un des trois pics d'activité habituels: de 15h30 à 16h30 pour le nid A, de 09h00 à

10h00 pour le nid B et de 11h00 à 12h00 pour le nid C. Afin de perturber au minimum les autres paramètres pouvant être impliqués dans la prise de repères temporels par les ouvrières, le site à grillons continue à n'être réapprovisionné qu'après 17h30.

Le test consiste à enregistrer, quart d'heure par quart d'heure, l'activité manifestée dans le site à grillons, les sites à miel et l'arène, au cours des deux derniers jours d'apprentissage, le miel continuant à n'être fourni qu'une seule fois par jour durant 60 minutes, à l'heure correspondant au pic d'activité utlisé pendant toute la phase d'apprentissage.

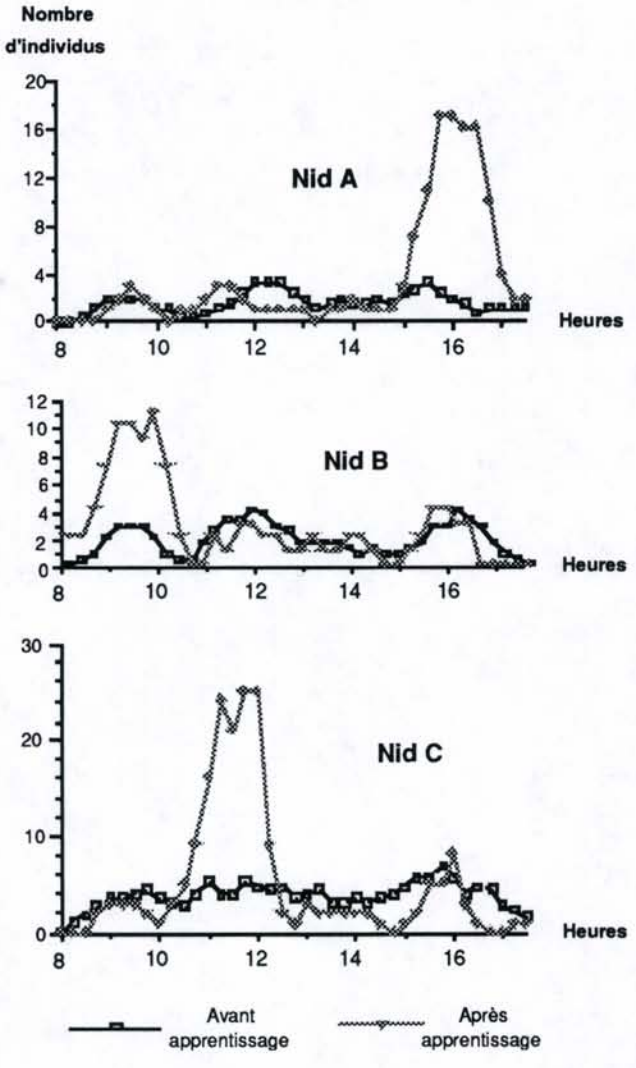


Figure 4. *Apprentissage temporel: Comparaison des fréquentations moyennes des sites à miel avant et après apprentissage.*
Temporal learning: Comparison of the mean frequentations in the honey sites, before and after learning.

L'analyse a porté sur la comparaison entre: d'une part la fréquentation moyenne des sites à miel en conditions normales, c'est-à-dire avant apprentissage quand la nourriture est disponible en permanence (chaque point correspond dans ce cas à la moyenne des valeurs sur 4 jours d'enregistrement); d'autre part la fréquentation moyenne de ces sites à miel en conditions d'apprentissage (ici, chaque point correspond à la moyenne des valeurs obtenues sur 2 jours d'enregistrement).

Ces fréquentations moyennes sont comparées à l'aide du test du χ^2, mais en séparant les périodes de non-renforcement de celles renforcées, entourées d'un délai de sécurité de 30 minutes. Nous obtenons ainsi les résultats suivants :

- Pour la colonie A: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 15h00 à 17h00 et aucune différence significative pour le reste du temps.
- Pour la colonie B: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 08h30 à 10h30 et aucune différence significative pour le reste du temps.
- Pour la colonie C: une différence significative à $P < 10^{-4}$ de 10h30 à 12h30 et aucune différence significative pour le reste du temps.

On peut donc en conclure, sans aucune ambiguïté, que les récolteuses de miel d'*E. ruidum* ont bien réalisé un apprentissage temporel de la période de nourrissage et qu'elles maîtrisent parfaitement la composante temporelle de cette tâche.

En comparant plus finement, c'est-à-dire cette fois quart d'heure par quart d'heure, la fréquentation des sites à miel en conditions normales et en conditions d'apprentissage tempo-

rel, un test du χ^2 nous indique que, pour chaque colonie, il existe une différence significative à $P < 0.05$ une demi-heure avant la période de renforcement, à $P < 0.02$ un quart d'heure avant, et à $P < 0.001$ juste au début de la période où le miel va seulement être donné. Par contre, aucune différence significative n'est décelée trois quarts d'heure avant le renforcement. Les récolteuses de miel se montrent donc capables d'anticiper l'heure du renforcement en augmentant de façon significative le nombre de visites au site à miel au moins une demi-heure avant la période de renforcement.

Deux autres points, mis en évidence au cours de ces expériences, paraissent également importants à signaler à propos de cet apprentissage temporel. Le premier concerne le fait qu'en dehors de la période de renforcement, l'analyse par un test du χ^2 de la distribution des valeurs d'activité dans les sites à miel, cumulées pour les trois colonies, indique que cette distribution n'est pas aléatoire. Autrement dit, bien que l'apprentissage temporel porte sur un seul des trois pics d'activité initiaux, les deux autres pics persistent malgré l'absence de miel à ces moments là, et ceci de façon très significative à $P < 0.001$ pour l'activité générale de la colonie et tout de même à $P < 0.02$ pour les récolteuses de miel. Comme on l'avait déjà noté précédemment, le rythme triphasique apparaît comme profondément ancré dans ces colonies d'*E. ruidum* et pourrait résulter d'une sélection naturelle de type darwinien, à l'échelle de la population, pour répondre aux disponibilités rythmées de leurs ressources alimentaires et aux conditions environnementales particulières de leur biotope.

Le second point concerne le fait qu'un test du χ^2, réalisé pour comparer le rythme d'activité des prédatrices de grillons en conditions normales et en conditions d'apprentissage temporel, ne montre aucune différence significative. Ceci tendrait à prouver que les rythmes d'activité des prédatrices de grillons et des récolteuses de miel sont totalement dissociés. Bien sûr, le renforcement utilisé s'effectuant avec du miel, il paraît logique, compte tenu de la très grande fidélité de chaque sous-caste fonctionnelle à son site de fourragement, que les prédatrices de grillons n'aient pas été concernées par des modifications expérimentales portant sur la disponibilité en aliment sucré. Une telle désynchronisation des rythmes d'activité entre récolteuses de substances sucrées et prédatrices n'est d'ailleurs pas unique puisqu'elle a déjà été démontrée par HARKNESS & HARKNESS (1991) chez *Cataglyphis bicolor*, selon le biotope considéré.

CONCLUSION

L'aptitude des ouvrières d'*E. ruidum* à utiliser la dimension temporelle de leur environnement, telle que nous avons pu la mettre en évidence dans cette étude, est un indice supplémentaire de la grande plasticité comportementale manifestée par cette espèce en fonction des caractéristiques particulières (parfois même simplement momentanées) du milieu. Parallèlement 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), cette espèce se montre ainsi également capable d'adapter son rythme d'activité de fourragement en fonction du temps de disponibilité de ses sources de nourriture, et ceci relativement rapidement puisqu'ici l'apprentissage temporel est parfaitement maîtrisé dès le 12ème jour.

Cet apprentissage fait appel à une mémoire constante du même type que la mémoire constante spatiale rencontrée chez d'autres insectes (BEUGNON, 1986; CAMPAN & BEUGNON, 1989) et que l'on a également pu mettre en évidence chez cette espèce (SCHATZ et coll., 1993). En effectuant ainsi des opérations cognitives sur la donnée temporelle, les ouvrières d'*E. ruidum* prouvent qu'elles ont une véritable représentation du temps selon la définition donnée par GALLISTEL (1990) à ce concept.

REMERCIEMENTS

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

REFERENCES

BEUGNON G., 1986. Spatial orientation memories. In: *Orientation in Space* (G. Beugnon, Ed.), pp. 9-19, Privat: IEC, Toulouse.

CAMPAN R. & BEUGNON G., 1989. Spatial memories and cognition in insects. *Etología*, **1**, 63-86.

CORBARA B., 1991. L'organisation sociale et sa génèse chez *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Thèse Univ. Paris-Nord*, 150 p.

FRISCH B. & ASCHOFF J., 1987. Circadian rhythms in honeybees: entrainement by feeding cycles. *Physiol. Entomol.*, **12**, 41-49.

GALLISTEL C.R., 1990. Representations in animal cognition: an introduction. *Cognition*, **37**, 1-22.

HARKNESS M.L.R. & HARKNESS R.D., 1991. An odd activity of an ant (*Cataglyphis bicolor*); "visiting". *Insectes Sociaux*, **38**, 45-49.

HARRISON J.M. & BREED, M.D., 1987. Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Physiol. Entomol.*, **12**, 317-320.

JAFFE K., PAVIS C., VANSUYT G. & KEMARREC A., 1989. Ants visit extrafloral nectaries of the orchid *Spathoglotis plicata* Blume. *Biotropica*, **21**, 278-279.

KOLTERMANN R., 1974. 24-Sdt-periodik in der langzeiterinnerung an duft- und farbsignalebei der honigbiene. *Z. Vergl. Physiol.*, **75**, 49-68.

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

McCLUSKEY E.S., 1987. Circadian rythm in the tropical ant *Ectatomma* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **94**, 245-251.

PASSERA L., LACHAUD J.-P. & GOMEL L., en préparation. Individual differences in foraging activities of the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicinae).

PASTERGUE I., BEUGNON G. & LACHAUD J.-P., 1992. Visual spatial learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), pp. 227-231, Leuven University Press, Leuven.

PASTERGUE I., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & SCHATZ B., 1993. Mémoire visuelle et représentation spatiale lors du retour au nid chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, sous presse.

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

SCHATZ B., 1992. Contribution à l'étude de la gestion spatiale et temporelle dans l'exploitation des ressources alimentaires chez une fourmi: *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). *Mémoire de DEA*, Toulouse, 68 pp.

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & PASTERGUE I., 1993. Spécialisation alimentaire individuelle et apprentissage spatio-temporel chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, 17-20.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 17-20 (1993)

SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE INDIVIDUELLE ET APPRENTISSAGE SPATIO-TEMPOREL CHEZ LA FOURMI NÉOTROPICALE *ECTATOMMA RUIDUM* ROGER (HYMENOPTERA, PONERINAE)

SCHATZ B., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & PASTERGUE I.

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse (France)

Résumé: Chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger, les ouvrières du service extérieur se répartissent en deux sous-castes: les récolteuses de miel et les prédatrices. En conditions de laboratoire, un dispositif muni de trois sites à miel et d'un site à grillons permet de mettre en évidence une très forte fidélité au site de la part des fourrageuses selon leur spécialisation alimentaire. De plus les récolteuses de miel se spécialisent sur un site précis, en utilisant les repères visuels placés au dessus de l'entrée de ces sites. Nous avons également pu mettre en évidence la familiarisation progressive des fourrageuses à ce dispositif en suivant l'évolution des directions prises par les individus aux jours 5, 10, 20 et 40. Les récolteuses de miel s'orientent de plus en plus précisément vers les sites à miel, en utilisant les repères visuels. Par ailleurs, si l'on renforce chacun de ces sites avec du miel, pendant trois périodes d'une heure, à des moments différents de la journée, les récolteuses de miel se montrent capables de réaliser un apprentissage spatio-temporel de ces trois rendez-vous, c'est-à-dire d'associer trois endroits différents respectivement à trois heures différentes.

Mots-clés: *Spécialisation alimentaire, apprentissage spatial, apprentissage spatio-temporel, repères visuels, ponérines.*

Abstract: Individual food specialization and time-place learning in the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae)

In the neotropical ant, *Ectatomma ruidum* Roger, workers of the external service can be divided into two subcastes: workers collecting honey and predators. In laboratory conditions, we have shown a high spatial fidelity of the workers according to their food specialization, either on three honey sites or on a cricket site. Workers specialized on honey use visual cues located above the entry of the food site to specialize on a given honey site among a total of three sites. We were able to study the progressive familiarization of the foragers within the experimental device by examining the directions taken by each individual, after 5, 10, 20 and 40 days of observation. Workers foraging on honey show a more accurate visual orientation day after day toward the food site. When each of the three honey sites is reinforced during a one hour period, each site at a different time of the day, it was shown that individual ants can display a true time-place learning. Workers can associate three different sites with three corresponding different periods of time.

Key words: *Food specialization, spatial learning, time-place learning, visual cues, ponerine ants.*

INTRODUCTION

La gestion de l'espace et du temps dans la recherche de nourriture conditionne la survie des espèces animales dans leur environnement particulier (BIEBACH et coll., 1989). Aussi avons nous voulu étudier chez un Insecte, la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, la capacité à réaliser une telle gestion, et ceci à trois niveaux: la spécialisation alimentaire, l'apprentissage spatial et l'apprentissage spatio-temporel.

MATERIEL ET METHODE

Ectatomma ruidum Roger est une espèce terricole qui se rencontre en zone néotropicale aussi bien dans des plantations de café-cacao qu'en savane ou en forêt humide (KÜGLER & BROWN, 1982), où elle joue un rôle écologique important (WEBER, 1946; LACHAUD et coll., 1990) en chassant ses proies au sol, sur des aires individuelles (LACHAUD et coll., 1984). Son régime alimentaire est complété par des substances sucrées d'origine animale (excrétions d'homoptères) ou végétale (nectaires extrafloraux) (WEBER, 1946; LACHAUD, 1990).

Nos expériences ont été réalisées sur trois colonies dont nous avons repéré individuellement toutes les fourrageuses par un code de marques de peinture placées sur le thorax et sur l'abdomen. Ces trois colonies sont élevées dans des nids en plâtre, reliés au monde extérieur par des tubes en plastique opaque. Ce monde extérieur est constitué d'une part d'un site à grillons et d'autre part d'une arène entourée d'un cylindre dont la base est graduée de 0° à 360°. Trois ouvertures, indiquées par trois repères différents (✚, ● et ▲) disposés à 0°, 120° et 240° par rapport à l'entrée centrale, conduisent à trois sites à miel. Ces trois ensembles "nid-monde extérieur" sont maintenus à une température et une hygrométrie constantes (respectivement de 25°C et 100% d'humidité) sous une photopériode de 12L/12D. Le dispositif et le marquage individuel des fourrageuses nous permettent donc d'identifier chaque individu sortant et de connaître son lieu de fourragement ainsi que le moment et la durée de sa sortie.

RESULTATS

Spécialisation alimentaire

Après une période de familiarisation à ce nouvel environnement (où nous nous assurons que tous les individus visitent au moins une fois tous les sites de nourrissage du dispositif), nous avons pu mettre en évidence une différenciation des ouvrières en deux sous-castes fonctionnelles: l'une spécialisée dans la prédation des grillons, l'autre dans la récolte du miel (SCHATZ, 1992). Cette spécialisation est très forte puisque, sur une période totale de 40 jours, les prédatrices ont réalisé 166 visites au site à grillons sur 169 sorties, et que les récolteuses de miel ont réalisé leurs 504 sorties dans un site à miel. Pour ces récolteuses, il existe une seconde spécialisation qui ne s'opère plus sur la nature de l'aliment, mais sur sa localisation, engendrant donc des spécialistes du site associé à chacun des trois types de repères visuels (✚, ● et ▲) indiquant l'entrée d'un site à miel.

Un groupe d'"intermédiaires" rassemble des ouvrières qui ne sont fidèles ni à un repère visuel, ni même à la nature de l'aliment et qui correspondent vraisemblablement à des individus en cours de spécialisation. Il existe également des "spécialistes" de l'arène, qui regroupent d'une part des individus "nettoyeurs" (portant des cadavres ou des débris à l'extérieur du nid), d'autre part des individus effectuant de l'exploration dans l'arène et du "*patrolling*".

Apprentissage spatial

Au jour zéro, nous plaçons les trois colonies dans les dispositifs, puis nous relevons les directions prises par les fourrageuses aux jours 5, 10, 20 et 40.

Ce n'est qu'à partir de J 10, et plus nettement encore de J 20, qu'apparaissent de façon très significative ($P < 0.0001$) trois directions préférentielles, correspondant aux directions des trois sites à miel. A J 5, les fourrageuses présentent des trajets avec des directions très variées et dont la durée est très souvent supérieure à 40 secondes, indiquant que les activités exploratoires liées au caractère de nouveauté du milieu sont encore très fortes. A J 40, par contre, les récolteuses de miel ont toutes des trajets précisément orientés vers les sites à miel et dont la durée n'excède jamais 20 secondes, alors que les spécialistes de l'arène ont toujours des trajets avec des directions variées et dont la durée reste supérieure à 40 secondes. Les fourrageuses d'*E. ruidum* se familiarisent donc rapidement à leur nouvel environne-ment, notamment les récolteuses de miel qui associent un repère visuel à un site à miel auquel elles restent fidèles.

Apprentissage spatio-temporel

Ayant pu mettre en évidence la capacité des ouvrières d'*E. ruidum* à réaliser un apprentissage spatial (voir plus haut) et un apprentissage temporel (SCHATZ et coll., 1993), nous avons voulu tester leur aptitude à réaliser un apprentissage de type spatio-temporel.

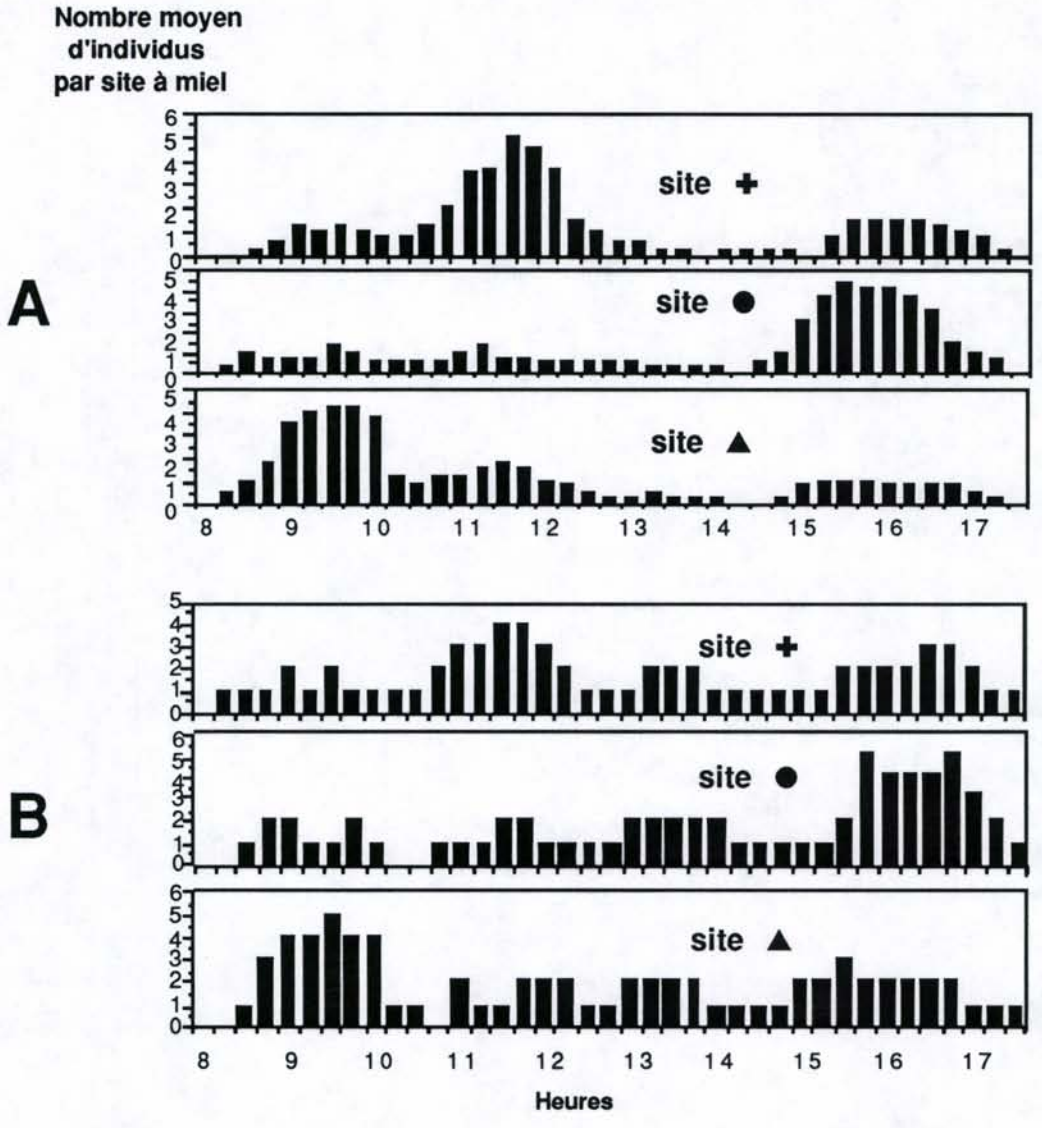


Figure 1. *Apprentissage spatio-temporel. Fréquentations journalières des trois sites à miel avec (A) ou sans (B) renforcement alimentaire.*
Time-place learning. Daily frequentation of the three honey sites with (A) or without (B) food reinforcement.

Cet apprentissage a consisté, sur une durée de 14 jours, à renforcer les trois sites à miel successivement à trois moments différents de la journée, à chaque fois pendant une heure. Les heures de renforcement alimentaire correspondent aux pics d'activité présentés normalement par cette espèce (SCHATZ et coll., 1993): de 9h00 à 10h00 (renforcement du site ▲), de 11h00 à 12h00 (renforcement du site ✚), et de 15h30 à 16h30 (renforcement du site ●). Ensuite, nous avons suivi chaque individu dans ses déplacements, afin de tester s'il réalisait effectivement ces trois rendez-vous.

Les résultats présentés ici (Fig. 1A), portant sur un seul des trois nids, indiquent que les ouvrières d'*Ectatomma ruidum* maîtrisent la tâche spatio-temporelle et ceci à l'échelle individuelle. Ces données sont identiques pour les trois nids (SCHATZ, 1992). La distinction entre les deux sous-castes récolteuses de miel et prédatrices est toujours très forte puisqu'elle s'est vérifiée dans la totalité des 661 cas observés. De plus, nous avons montré que les récolteuses de miel, qui sont fidèles à leurs repères visuels durant les périodes de non-renforcement, ne le sont plus pendant les périodes de renforcement en concentrant leur activité sur le site à miel renforcé.

Si l'on considère la fréquentation des sites à miel obtenue en l'absence de renforcement (Fig. 1B) on peut noter que, même dans ces conditions, les individus réalisent la tâche spatio-temporelle de façon tout à fait significative. Les ouvrières sont donc capables d'estimer une durée de une heure, puisque les fréquentations sont importantes pendant toute la période de renforcement potentielle. De plus, en comparant ces fréquentations avec celles obtenues lorsqu'il y a renforcement, nous constatons qu'à partir de 12h30 et jusqu'à la fin de l'observation, les fréquentations obtenues sans renforcement sont significativement supérieures à celles obtenues avec renforcement. L'analyse des temps de sortie, après 12h30, nous permet d'affirmer que le temps individuel de sortie est augmenté durant le test sans renforcement. En d'autres termes, les individus se maintiennent sur les sites à miel, et semblent donc attendre le renforcement.

DISCUSSION

Dans ce dispositif, les ouvrières fourrageuses d'*Ectatomma ruidum* se répartissent en deux sous-castes: les prédatrices et les récolteuses de miel. Nos résultats mettent clairement en évidence que les récolteuses de miel sont capables de réaliser: d'une part un apprentissage spatial qu'elles effectuent avec ou sans renforcement grâce à l'utilisation de repères visuels (cette étude), d'autre part un apprentissage temporel (SCHATZ et coll., 1993). Elles sont aussi capables de montrer un véritable apprentissage associatif de type spatio-temporel car elles associent trois endroits différents respectivement à trois moments précis de la journée, et ceci de façon individuelle, en faisant intervenir une mémoire constante de type spatio-temporel. Cet exemple constitue le premier cas de ce type d'apprentissage chez un invertébré.

Nous pouvons ainsi définir l'orientation d'ordre spatio-temporel comme l'ensemble des activités sensori-motrices permettant à l'animal de se positionner activement dans le "couple" espace-temps afin de réagir aux variations de l'environnement, voire de les anticiper. L'importance d'un tel type d'orientation, chez *E. ruidum*, prend toute sa dimension lorsqu'il s'agit d'exploiter les nectaires extra-floraux de plantes localisées en divers points et dont les sécrétions présentent une certaine rythmicité (PASSERA et coll., en prép.).

REMERCIEMENTS

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

REFERENCES

BIEBACH H., GORDIJN M. & KREBS J.R., 1989. Time-place learning by garden warblers, *Sylvia borin*. *Anim. Behav.*, **37**, 353-360.

KÜGLER C. & BROWN W.L. Jr., 1982. Revisionary and others studies on the ant genus *Ectatomma*, including descriptions of two new species. *Search: Agriculture, Ithaca, New York*, **n° 24**, 1-8.

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., FRESNEAU D. & GARCIA-PEREZ J., 1984. Etudes des stratégies d'approvisionnement chez 3 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Ponerinae). *Folia Entomol. Mex.* , **61**, 159-177.

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., en préparation. Individual differences in foraging activities of the neotropical ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicinae).

SCHATZ B., 1992. Contribution à l'étude de la gestion spatiale et temporelle dans l'exploitation des ressources alimentaires chez une fourmi: *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). Mémoire de DEA, 68 pp.

SCHATZ B., LACHAUD J.-P. & BEUGNON G., 1993. Apprentissage temporel chez la ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **8**, 9-15.

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

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 21-24 (1993)

MÉMOIRE VISUELLE ET REPRÉSENTATION SPATIALE LORS DU RETOUR AU NID CHEZ LA FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR*

PASTERGUE I., BEUGNON G., LACHAUD J.-P. & SCHATZ B.

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse (France)

Résumé: Les ouvrières de *Cataglyphis cursor*, abondantes dans les biotopes de type méditerranéen, fourragent individuellement en utilisant des repères visuels. Afin de mieux comprendre les processus d'apprentissage et de représentation de leur environnement qui leur permettent de retourner progressivement de plus en plus rapidement au nid, nous avons effectué des expériences en laboratoire avec deux dispositifs différents. Le dispositif n°1 consiste à canaliser le chemin que doit parcourir les ouvrières entre la nourriture et le nid. Le dispositif n°2 laisse l'animal libre de trouver la direction du nid. Les résultats obtenus à partir du premier dispositif ne permettent pas de comprendre comment les fourmis construisent leur représentation spatiale. Deux raisons peuvent être invoquées. D'une part les fourmis *Cataglyphis cursor* ne se déplacent pas selon des pistes canalisées dans leur milieu naturel. D'autre part, dans ces conditions, la part active de l'apprentissage est très réduite. Les résultats préliminaires obtenus avec le deuxième dispositif laissent présager une bonne acquisition de la tâche.

Mots-clés: *Cataglyphis, apprentissage spatial, mémoire visuelle.*

Abstract: Visual memory and spatial representation during homing in the ant *Cataglyphis cursor.*

Cataglyphis cursor workers, inhabiting temperate Mediterranean areas, forage individually using visual cues. In order to understand the processes of spatial learning and of visual representation allowing ants to home more and more quickly back to their nest, we conducted two kinds of experiments in the laboratory. The first set-up canalizes the paths of the homing ants when the second set-up let them free to walk within it. When it is difficult to explain the great variability observed in the first experimental device, preliminary experiments conducted in the second set-up show that ants can apparently master the spatial task more easily. This could be explained by the fact that ants freely forage on the ground in the field but do not walk along canalized paths.

Key-words: *Cataglyphis, spatial learning, visual memory.*

INTRODUCTION

Des travaux de terrain effectués sur l'abeille, permettant d'inférer l'utilisation d'une carte cognitive par cet insecte (GOULD, 1986, 1990), ont été contestés par divers auteurs (WEHNER & MENZEL 1990; WEHNER & WEHNER, 1990; DYER, 1991; BEUGNON & LACHAUD, 1992). Souhaitant reprendre ce type d'expérience afin de comprendre si les insectes sont capables d'emprunter de nouvelles routes ou s'ils sont obligés de passer toujours selon le même chemin, nous avons choisi de travailler sur des insectes se déplaçant au sol et non plus dans les airs, en l'occurence des fourmis, afin de pouvoir suivre au laboratoire l'ensemble de leurs trajets.

Les ouvrières de l'espèce *Cataglyphis cursor* apparaissent tout à fait appropriées à ce type d'étude puisque nous avons déjà montré qu'elles sont capables de s'orienter à l'aide de repères visuels (PASTERGUE et coll., 1992). Deux dispositifs ont été conçus afin de déterminer l'impact des contraintes du milieu sur les capacités de ces fourmis à mémoriser l'espace dans lequel elles évoluent à l'aide des repères visuels qui leur sont proposés.

MATERIEL ET METHODES

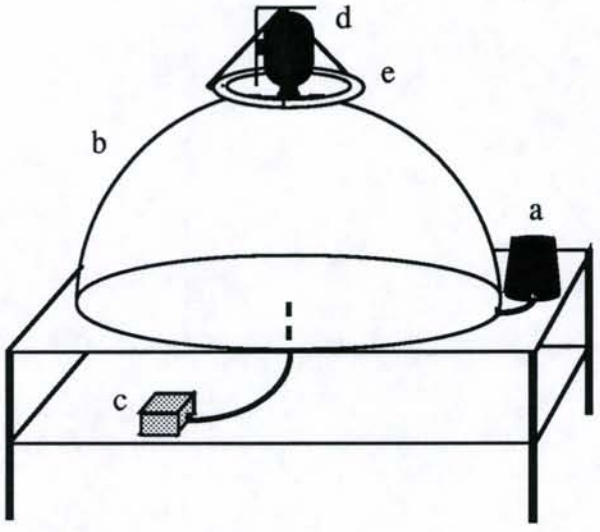


Figure 1. *Dispositif général. Un nid (a) est relié à la périphérie du dôme (b) à l'intérieur duquel sont situés l'un ou l'autre des dispositifs. Au centre du plan de marche des fourmis, un orifice permet l'accès à une boîte contenant la nourriture (c). Le déroulement des expériences est filmé par une caméra (d) située au sommet du dôme. La lumière est fournie par un néon circulaire (e).*
Experimental set-up. The nest (a) and the food site (c) are connected to the inner part of the dome (b) where the two devices are located. Paths of the ants are recorded by a camera (d) located just above the center of the dome which is lightened with a circular neon (e).

Les deux dispositifs expérimentaux utilisés sont placés dans une structure commune (Fig. 1) constituée d'un dôme en plexiglass opaque qui ne permet pas aux fourmis d'avoir accès à des repères extérieurs au dispositif.

Le dispositif n°1 (Fig. 2) a été réalisé en plexiglass transparent. Il est composé d'un premier chemin coudé (a) reliant l'accès au nid à l'accès à la nourriture. Trois autres chemins, dont l'un direct (b) entre la nourriture et le nid, relient le centre du plan de marche à la base d'un cylindre de 40 cm de diamètre (d) supportant quatre formes géométriques (e) disposées tous les 90°. L'axe de la première partie du chemin coudé et ceux des trois autres chemins sont situés sous les repères visuels géométriques.

Durant la phase d'apprentissage, 5 ouvrières se déplacent sur le chemin coudé les trois autres chemins étant bloqués. Après 20 trajets, le premier test consiste à proposer aux ouvrières quatre possibilités lors du retour au nid: emprunter le chemin habituel (a), emprunter un raccourci (b), emprunter une des deux voies sans issue (c). Le deuxième test permet de vérifier si les ouvrières utilisent les repères visuels proposés. Pour cela nous avons supprimé les quatre formes géométriques disposées sur la paroi du cylindre et nous observons la direction prise par les 5 ouvrières testées.

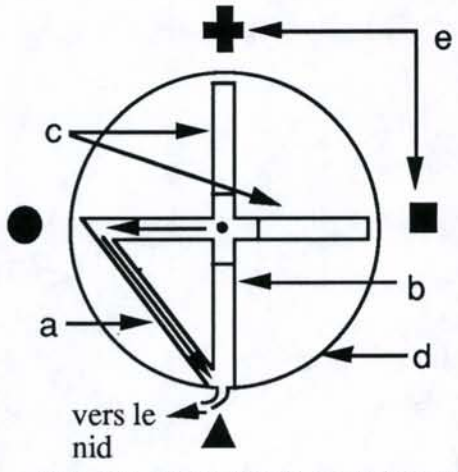


Figure 2. *Dispositif n°1 vu de la caméra*
First experimental device

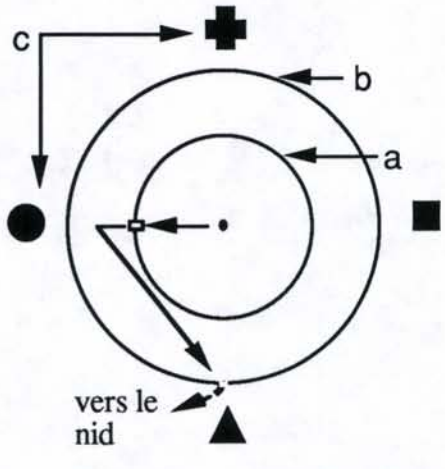


Figure 3. *Dispositif n°2 vu de la caméra*
Second experimental device

Le dispositif n°2 (Fig. 3) comprend deux cylindres de 40 cm (a) et 80 cm (b) de diamètre, les repères visuels (c) étant placés contre la paroi du dôme. Le petit cylindre (a) est percé à la verticale du repère visuel ●. Le grand cylindre (b) est percé à la verticale du repère ▲ et il est relié au nid.

Pendant trois jours les ouvrières sont laissées libres de se déplacer dans le dispositif et d'aller chercher de la nourriture dans la boîte située sous le plan de marche. Pour le premier test, le cylindre (a) est supprimé

pendant qu'une ouvrière se nourrit. Son retour est filmé dès son arrivée au centre de l'arène. La position de l'ouvrière est enregistrée toutes les 5 secondes pendant la première minute, ceci nous indiquant l'orientation initiale de la fourmi. Pour le deuxième test nous supprimons les repères visuels appliqués sur la paroi du dôme. Comme pour le premier dispositif, 5 fourmis ont été testées.

RESULTATS

Dispositif n°1 :

1er test (Fig. 4, gauche): Nous observons une très grande variabilité entre les individus: 2 fourmis se dirigent vers la branche correspondant au raccourci, une autre prend le chemin habituel et les deux autres se dirigent vers une branche sans issue.

2ème test (Fig. 4, droite): Il apparaît très peu de changements lorsqu'on supprime les repères visuels. Il semblerait donc que les ouvrières n'utilisent que peu ou même pas du tout ces repères pour s'orienter dans l'espace canalisé qui leur est proposé ici, alors que ces mêmes repères sont primordiaux pour l'orientation vers le nid dans un espace ouvert (cf. PASTERGUE et coll., 1992).

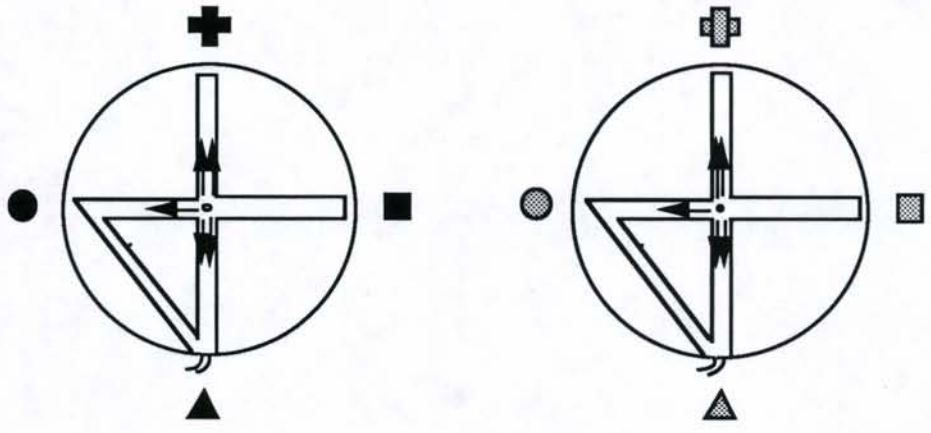


Figure 4. *Orientations initiales prises par les fourmis (chaque flèche indique la première direction prise par chaque fourmi) dans le premier dispositif, en présence des repères visuels (à gauche) ou en leur absence (à droite).*
Initial orientations taken by the homing ants (each arrow indicates the first direction taken by each ant) in the first device, with (left) or without (right) the visual cues.

A l'analyse des résultats il est impossible de savoir si les fourmis ont appris le trajet sur la base des repères visuels présents sur la paroi du cylindre. Il semble que chaque individu ait développé sa propre stratégie à partir de systèmes d'orientation visuel, kinestésique ou autre. De plus il est important de noter qu'entre la phase d'apprentissage et la phase de test, les ouvrières disposent d'un espace à la fois plus grand et nouveau, et le comportement de certaines ouvrières peut fort bien correspondre à une simple exploration d'un lieu nouveau.

Dispositif n°2 :

1er test (Fig. 5, gauche): Après trois jours d'apprentissage et en l'absence du cylindre (a), l'orientation des fourmis durant la première minute est intermédiaire entre la direction indiquée par ●, qui servait à repérer l'ouverture du cylindre (a) durant la phase d'apprentissage, et celle indiquée par ▲, situé au dessus de l'ouverture du cylindre (b) menant au nid.

2ème test (Fig. 5, droite): En l'absence des formes géométriques, la répartition spatiale des individus est aléatoire. Les ouvrières utilisent donc ces repères visuels pour s'orienter dans ce milieu plus ouvert.

Une nette différence s'observe entre le test réalisé en présence des repères visuels et le test réalisé sans repères. Les ouvrières ont appris à s'orienter à l'aide de ces repères visuels. A partir de ces premiers résultats obtenus après seulement 3 jours d'apprentissage, l'orientation

initiale ne permet pas de préciser si les ouvrières s'orientent vers l'ouverture du cylindre (a) (absent pendant le test) ou vers l'ouverture du cylindre (b).

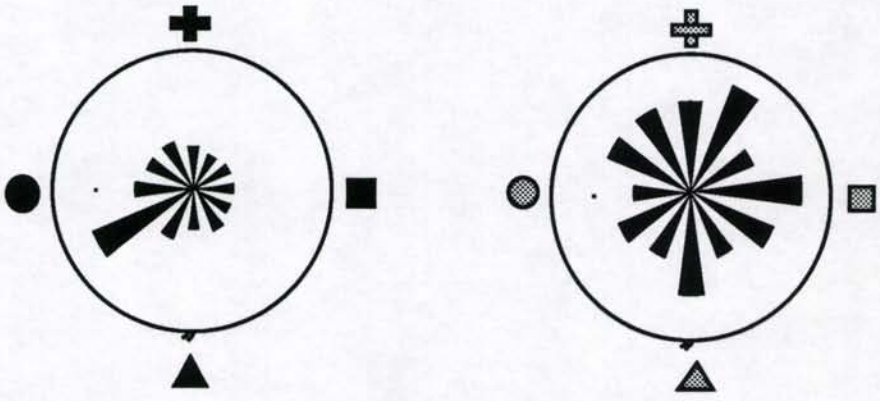


Figure 5. *Orientations prises par 5 fourmis durant la première minute dans le deuxième dispositif en présence des repères visuels (à gauche) ou en leur absence (à droite). Les histogrammes circulaires représentent les directions des portions de trajets des fourmis retournant au nid.*
Bearings taken by five ants during the first minute of walking within the second device with (left) and without (right) visual cues. Circular histograms show the directions of the segments of the paths described by the homing ants.

DISCUSSION

Ces premières observations mettent en évidence une différence de stratégie d'orientation en fonction des caractéristiques de l'espace dans lequel se déplacent les ouvrières de *Cataglyphis cursor*. Dans un milieu contraignant où les voies d'accès sont très limitées (ce qui ne correspond pas du tout au type d'environnement naturel exploité par cette espèce), *Cataglyphis cursor* semble perdre, ou du moins ne pas utiliser, la faculté de s'orienter grâce à des repères visuels alors que ces mêmes repères sont utilisés pour l'orientation vers le nid dans un espace plus ouvert. Cette différence apparaît nettement malgré un temps d'apprentissage beaucoup plus court. Il semble donc que les processus cognitifs mis en jeu lors de l'orientation vers le nid soient modulables en fonction du caractère "normal" ou "inhabituel" des contraintes du milieu dans lequel se déplacent les ouvrières.

REMERCIEMENTS

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

REFERENCES

BEUGNON G. & LACHAUD J.-P., 1992. La représentation spatiale chez l'insecte: au commencement était l'image... *Psychologie Française*, **37**, 21-28.

DYER F.C., 1991. Bees acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape. *Anim. Behav.*, **41**, 239-246.

GOULD J.L., 1986. The local map of honey-bees: Do insects have cognitive maps ? *Science*, **232**, 861-863.

GOULD J.L., 1990. Honey bee cognition. *Cognition*, **37**, 83-103.

PASTERGUE I., BEUGNON G. & LACHAUD J.-P., 1992. Visual spatial learning in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidæ). In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.), Leuven University Press, Leuven, pp. 227-231.

WEHNER R. & MENZEL R., 1990. Do insect have cognitive maps ? *Ann. Rev. Neurosci.*, **13**, 403-414.

WEHNER R. & WEHNER S., 1990. Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread ? *Ethol. Ecol. & Evol.*, **2**, 27-48.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 25-30 (1993)

LA MOSAIQUE DES FOURMIS DANS DEUX PALMERAIES DE LA PROVINCE DU SUD-OUEST, CAMEROUN

Alain DEJEAN[1], Njonjo FAWTY[2], Jean DJOB BIKOI[2] & Champlain DJIETO LORDON[1].

[1]Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, B.P. 812, Yaoundé (Cameroun) et URA CNRS n° 667 (France)
[2]IRA Research Centre, Ekona, P.M.B., 25, Buéa (Cameroun)

Résumé: Les plantations de palmiers à huile de la province du Sud-Ouest sont très fortement parasitées par le coléoptère Chrysomelidae, Hispinae *Coelaenomenodera minuta*. Les larves minent le limbe des feuilles qui finissent par se dessécher. Les ennemis naturels de *C. minuta* comprennent des hyménoptères parasitoïdes et des fourmis qui exercent une activité prédatrice sur les œufs, les larves et les adultes.

Une étude de la myrmécofaume de la couronne des palmiers de deux plantations a permis de mettre en évidence une mosaïque d'espèces arboricoles dominantes (*sensu* LESTON, 1973) composée principalement de *Crematogaster* sp., *Tetramorium aculeatum* et *Oecophylla longinoda*. *Crematogaster* sp. domine nettement dans l'une des plantations (85,7%) alors que dans l'autre elle ne représente que 45,2% des cas, *T. aculeatum* étant la plus fréquente (51,2%). Malgré cette grande disparité dans la répartition des mosaïques de fourmis nous n'avons pas relevé de différence dans les taux d'attaque de la chrysomèle entre les deux plantations.

Mots-clés : *Mosaïque de fourmis, Formicidae, Chrysomelidae Hispinae.*

Abstract: Ant mosaic in two palm tree plantations in the Southwestern Province of Cameroon.

The oil palm plantations in the Southwestern province of Cameroon are heavily attacked by the chrysomelid beetle, Hispinae *Coelaenomenodera minuta*. The larvae dig galleries in the lamina of the leaves which dry out. The natural enemies of *C. minuta* include parasitoid hymenoptera and ants which prey upon eggs, larvae, and adults.

A study of the distribution of ants in the crowns of the oil palm trees of two plantations shows a mosaic of dominant ant species (*sensu* LESTON, 1973) consisting of *Crematogaster* sp., *Tetramorium aculeatum* and *Oecophylla longinoda*. *Crematogaster* sp. is clearly the most frequent species found in one of the plantations (85.7%) whereas in the other, it only represents 45.2% of the cases, *T. aculeatum* being the most frequent (51.2%). Despite the large disparity in the distribution of ant mosaics, we did not note any difference in the incidence of attack by chrysomelid between both plantations.

Key words : *Ant mosaic, Formicidae, Chrysomelidae Hispinae.*

INTRODUCTION

Sous les tropiques, les fourmis arboricoles jouent un rôle important dans la protection des plantes. On distingue parmi elles des espèces dites "dominantes",

caractérisées par des sociétés très populeuses, une nidification généralement polycalique et une forte agressivité s'exerçant contre tout intrus, mammifères compris. Cette agressivité s'exerce également entre dominantes dont les sociétés contiguës ont des territoires qui se répartissent en mosaïque dans la canopée des forêts ou des plantations. Bien que prédatrices, ces espèces s'alimentent aussi de jus sucrés provenant des arbres supports, soit directement sous forme de nectar sécrété par des nectaires extrafloraux, soit indirectement grâce à l'exploitation d'homoptères. En compensation de cette perte, la plante support reçoit une protection contre les défoliateurs (ROOM, 1971; LESTON, 1973; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DEJEAN, 1990, 1991; DEJEAN et coll., 1992).

Cette dernière caractéristique a été utilisée depuis des siècles en Asie en utilisant *Oecophylla smaragdina* en lutte biologique sur les agrumes (HUANG & YANG, 1987). Cette espèce de fourmi a été utilisée avec succès pour protéger les caféiers en Inde (LEELA, 1961), et son homologue africaine, *O. longinoda*, pour protéger les cocotiers en Tanzanie (WAY, 1953). En Afrique occidentale, l'étude des mosaïques de fourmis a été effectuée en détail dans les cacaoyères afin de connaître l'incidence des différentes espèces qui la composent sur les hétéroptères Miridae. En proportions variables d'une zone à l'autre, *O. longinoda, Tetramorium aculeatum* et différentes espèces de *Crematogaster* se répartissent la canopée des cacaoyères. Les *Crematogaster* qui tolèrent les Miridae et qui exploitent des Pseudococcidae, vecteurs de maladie de la plante, sont à proscrire de sorte que le contrôle et la manipulation des mosaïques de fourmis prend toute son importance (LESTON, 1973).

C'est dans un tel contexte que se situe le présent travail portant sur deux plantations de palmiers à huile. Les palmeraies industrielles de la région de Buea, dans le Sud-Ouest camerounais, sont très fortement attaquées par la Chrysomèle Hispinae *Coelaenomenodera minuta*. Les chercheurs de la station de l'Institut de Recherches Agronomiques ont pensé que les fourmis pourraient avoir un rôle dans le contrôle de cette chrysomèle, particulièrement les *Crematogaster* dont les nids en carton sont bien visibles. Dans la présente étude, nous nous proposons d'établir si oui ou non, on rencontre une mosaïque de fourmis dans les palmeraies.

Dans l'affirmative, on déterminera la composition des mosaïques et on tentera d'établir une corrélation entre espèce de fourmi et contrôle de la chrysomèle.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été effectué dans deux plantations industrielles (Mpundu et Mondoni) où un contrôle mensuel des attaques de la chrysomèle est effectué sur les différents blocs de terrain à partir d'une méthode d'échantillonnage mise au point par PHILIPPE (1985) en Côte d'Ivoire. Un arbre par hectare est choisi au hasard dans chaque bloc. On prélève à l'aide d'un couteau malais la feuille 17 (tiers inférieur du rachis faisant un angle d'environ 45° avec le stipe), choix lié au fait que cette feuille est utilisée pour le diagnostic foliaire (DE BERCHOUX & GASCON, 1965). Les adultes sont comptés sur place. Une foliole sur dix est prélevée. L'ensemble des folioles d'une feuille est groupé et étiqueté. L'analyse a lieu au laboratoire d'Ekona. Les résultats sont répertoriés sur des fiches où figurent le nom du bloc, l'année de plantation, la superficie, le nombre d'échantillons (en gros, 1 par ha), la date, le nombre total de larves et de nymphes recencées sur les folioles prélevées, le nombre d'adultes observés lors du coupage de la feuille, et l'indice : somme des larves et des nymphes divisé par le nombre d'échantillons.

Le cycle biologique de *C. minuta* dure 3 mois environ (MORIN & MARIAU, 1970) avec quatre générations annuelles, la génération située vers février étant généralement la plus populeuse dans les plantations de Mpundu et Mondoni.

Pour la recherche concernant les fourmis nous avons travaillé sur 6 blocs dans chaque plantation. Les zones de prélèvement ont été choisies au hasard à partir de tirage au sort. Sur chaque zone (1 par bloc), on a travaillé sur plus de 40 arbres contigus. Pour

chaque arbre, toujours à l'aide d'un couteau malais, on sectionne une ou deux feuilles parmi les plus âgées (probabilité plus grande d'y trouver les nids des fourmis). Les fourmis présentes ont été faciles à déterminer car déjà connues lors de travaux précédents, mais pour la *Crematogaster* nous n'avons pas eu de détermination au niveau de l'espèce.

Les taux d'occupation des deux plantations pour chaque espèce de fourmi ont été comparés en utilisant des tableaux 2x2 et un test du χ^2. Dans ce cas, la d.d.l. = 1, ce qui permet d'utiliser les tableaux de l'écart réduit pour les très faibles valeurs de probabilité car $\varepsilon = \chi^2$.

RESULTATS

La mosaïque des fourmis

Les palmiers des deux plantations sont bien occupés par des fourmis arboricoles dominantes, *Crematogaster* sp. et *Tetramorium aculeatum* étant les plus fréquentes. La base de très nombreuses folioles, de forme concave sur la face inférieure, sert d'abri à de petits nids construits en carton chez *Crematogaster* sp. et en feutre chez *T. aculeatum*. Dans certains cas, des nids de *Crematogaster* sp. de 10 à 30 cm de diamètre sont construits au centre des feuilles, englobant la base de plusieurs folioles.

MPUNDU I

Bloc	11A	16	17	18	19	21	S	%
Crematogaster	56	55	48	25	48	37	269	85,7
Tetramorium	0	3	4	6	3	4	20	6,3
Oecophylla			3	6	2	6	17	5,4
Pheidole			1	1		1	3	0,9
Paratrechina	1		1	1			3	9,9
Myrmicinae sp.				1	1		2	0,6
Somme							314	

MONDONI

Bloc	28E	30	36B	37	46C	S	%
Crematogaster	13	56	19	15	11	114	45,2
Tetramorium	22	26	19	33	29	129	51,2
Oecophylla							
Pheidole	3				2	5	2,0
Paratrechina	4					4	1,6
Myrmicinae sp.							
Somme						252	

Tableau I. *Etude comparée des mosaïques de fourmis arboricoles dans les deux plantations étudiées. Comparaison des taux de Crematogaster sp. et Tetramorium aculeatum: $\chi^2 = 139,5$; $\varepsilon = 11,8 > 6,1$; $P < 10\text{-}9$.*

Table I. *Comparative study of arboricolous ants mosaics in both studied plantations. Comparison of the ratios between Crematogaster sp. and Tetramorium aculeatum: $\chi^2 = 139.5$; $\varepsilon = 11.8 > 6.1$; $P < 10\text{-}9$.*

A Mpundu on a rencontré des arbres occupés par *Oecophylla longinoda* construisant des nids à partir de plusieurs folioles repliées sur elles-mêmes (cf. photo, MARIAU & MORIN, 1974). On a trouvé également des arbres occupés par *Pheidole megacephala.*, *Paratrechina* sp. et par une minuscule myrmicinae. Ces fourmis nichent souvent dans des nids abandonnés de *Crematogaster* ou de *T. aculeatum*, les *Pheidole* occupant plutôt les cavités formées au niveau de l'insertion des vieilles feuilles sur le tronc.

La présence de ces fourmis avait été préalablement rapportée par MARIAU et MORIN (1974) en Côte d'Ivoire. Il apparaît, Tableau I, que les taux d'occupation des deux espèces les mieux représentés sont différents. A Mpundu, *Crematogaster* sp. représente 85,7% des cas, alors qu'à Mondoni, elle n'en représente que 45,2 %. Dans cette plantation, *T. aculeatum* domine avec 51,2% des cas. La comparaison de la répartition des *Crematogaster* sp. et des *T. aculeatum* entre les deux plantations donne une différence très hautement significative avec $P < 10^{-9}$.

Cette situation se prête bien, a priori, à une comparaison du taux d'efficacité de ces deux espèces dans la régulation de la chrysomèle. Si l'une des deux espèces est plus efficace que l'autre, cela devrait avoir une incidence sur les taux d'attaque lorsqu'on compare les deux plantations.

Bloc	Superficie	Nb. échantillons récoltés	Larves comptées	Nymphes comptées	Indice Larves + Nymphes
11A	23	23	0	0	0
16	42	42	10 320	10	247,4
17	42	39	1 750	0	44,9
18	52	52	1 670	0	32,1
19	52	52	2 070	0	39,8
21	24	23	0	0	0
Somme	235	231	15 810	10	68,5
S.Plantation	752	741	32 620	340	44,5
28 E	5	5	0	0	0
30A	11,3	12	80	0	6,7
30 C	11,6	9	30	0	3,3
36 B	10	10	1 630	0	163,0
37	12,5	11	20	0	1,8
	12,5	6	50	0	8,3
	12,5	6	100	0	16,7
	12	12	570	0	47,5
	13	13	3 290	0	253,1
46 C	12	12	40	0	3,3
Somme	107,4	96	5 810	0	60,5
S. Plantation	1998,9	1 660	78 290	0	47,3

Tableau II. *Comparaison des taux d'attaque de la chrysomèle C. minuta dans les deux plantations. Comparaison statistique entre l'ensemble des blocs sur lesquels on a effectué une étude de la mosaïque des fourmis: χ^2c =0,38 < 0,45; P > 0,5. Comparaison entre les deux plantations: χ^2c = 0,03 < 0,06; P > 0.8.*

Table II. *Comparison of the incidence of attack by the chrysomelid C. minuta in both plantations. Statistical comparison between all parcels where ants mosaic was studied: χ^2c = 0.38 < 0.45; P > 0.5. Comparison between both plantations: χ^2c = 0,03 < 0,06; P > 0.8.*

Les taux d'attaque de Coelaenomenodera minuta dans les deux plantations

Ces taux d'attaque varient fortement d'un bloc à l'autre dans les deux plantations (Tableau II). La comparaison statistique portant sur l'ensemble des blocs où on a travaillé sur la mosaïque des fourmis ne montre pas de différence significative entre les deux plantations ($P > 0,5$). La même comparaison effectuée au niveau de l'ensemble des deux plantations montre une grande similitude dans les taux d'attaque ($P > 0,8$).

DISCUSSION

Cette étude a permis de mettre en évidence la présence d'une mosaïque de fourmis arboricoles dans les palmeraies. Il s'agit du premier travail effectué sur monocotylédones. Les fourmis exploitent les Coccidae installés dans des abris spécifiques ou dans les nids (abris contenant Coccidae et couvain).

On peut noter qu'il y a une forte différence entre les deux plantations. Dans l'une *Crematogaster* sp. domine nettement alors que dans l'autre son taux de présence est inférieur à 50%, *T. aculeatum* étant l'espèce la plus fréquente. Notons par ailleurs la rareté d'*Oecophylla*, espèce fréquente dans les plantations de cacaoyer du Sud Cameroun (JACKSON, 1984; DEJEAN et coll., 1991). Conclure que les palmiers sont peu favorables à l'installation de cette espèce semble prématuré, même si notre étude porte sur de grandes surfaces. On peut se rendre compte en effet, dans la synthèse présentée par TAYLOR (1977), sur les mosaïques de fourmis dans les cacaoyères, qu'une espèce peut être peu représentée dans de vastes régions alors qu'elle est fréquente ailleurs.

Le fait que nous n'ayons pas pu mettre en évidence de différence dans le taux d'attaque entre les deux plantations, et donc que nous n'ayons pas pu établir de différence d'impact sur *C. minuta* entre *Crematogaster* sp. et *T. aculeatum* peut s'interpréter de différentes manières.

- Les deux espèces de fourmis peuvent être aussi efficaces dans le contrôle de la chrysomèle.
- La méthode n'est pas assez fine pour mettre en évidence une différence. Des travaux comparatifs entre zones occupées à près de 100% l'une par *Crematogaster* sp., l'autre par *T. aculeatum* seraient nécessaires. Le taux d'attaque de chaque arbre serait évalué.
- Il est peut-être nécessaire d'attendre des périodes de forte prolifération pour établir des différences.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'intègre dans le cadre du projet CAMPUS 108-CD-90 du Ministère de la Coopération intitulé "Impact des fourmis arboricoles sur les essences tropicales d'intérêt économique". Nous remercions le Dr. MARIAU (Division d'Entomologie de l'IRHO/ CIRAD, à Montpellier) qui a été l'instigateur de ce travail et a permis de coordonner les différents moyens à mettre en place pour en assurer la réalisation.

REFERENCES

DE BERCHOUX, C. & GASCON, J.P., 1965. Caractéristiques végétatives de cinq descendances d'*Elaeis guineensis*. Premières données biométriques. Relations entre divers caractères et la production. *Oléagineux*, **20**, 1-7.

DEJEAN, A., 1990. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation to territoriality and predatory behaviour. *Physiol. Entomol.*, **15**, 393-403.

DEJEAN, A., 1991. Adaptation d'*Oecophylla longinoda* (Formicidae-Formicinae) aux variations spatio-temporelles de la densité de proies. *Entomophaga*, **36**, 29-54.

DEJEAN, A., DJIETO LORDON, C. & NGNOKAM, S., 1992. Les relations plantes-fourmis: nouvel aperçu. *Mém. Soc. r. belge Ent.*, **35**, sous presse.

DEJEAN, A., NKONGMENECK, B., CORBARA, B. & DJIETO LORDON, C., 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une prolifération d'*Achea catocaloïdes* [Lépidoptera, Noctuidae] dans une cacaoyère du Cameroun. *Acta Oecologica*, **12**, 471-488.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O., 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 732 p.

HUANG, H.T. & YANG, P., 1987. The ancient cultureld citrus ant. *Bioscience*, **37**, 665-671.

JACKSON, D.A., 1984. Ant distribution patterns in a Cameroonian cocoa plantation: investigation of the ant-mosaïc hypothesis. *Oecologia*, **62**, 318-324.

LEELA, D.A., 1961. Notes of the biology and habits of the red ant *Oecophylla smaragdina* (Fabricius). *Madras Agricult. J.*, **48**, 54-57.

LESTON, D., 1973. The ant-mosaïc-tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Articles and New Summaries*, **19**, 311-341.

MARIAU, O. & MORIN, J.P., 1974. La biologie de *Coelaenomenodera elaeis* Mlk. VI. La mortalité naturelle des larves. *Oléagineux*, **29**, 549-555.

MORIN, J.P. et MARIAU, D., 1970. Etude sur la biologie du *Coelaenomenodera elaeis*. I. Morphologie et étude du développement. *Oléagineux*, **25**, 11-16.

PHILIPPE, R., 1985. Surveillance sanitaire des cultures en rapport à la station de Lame. *Rapport interne IRHO*, 8 pp.

ROOM, P.M., 1971. The relative distribution of ant species in Ghanas's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.*, **40**, 735-751.

TAYLOR, B., 1977. The ant mosaic on cocoa and other tree crops in western Nigeria. *Ecol. Entomol.*, **2**, 245-255.

WAY, M.J., 1953. The relationship beetween certain ant species with particular reference to biological control of the Coreid, *Theraptus* sp. *Bull. Entomol. Res.*, **44**, 669-671.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 31-38 (1993)

LA MYRMÉCOFAUNE DES VERGERS D'AGRUMES DE CORSE ORIENTALE : PREMIÈRES OBSERVATIONS

Janine CASEVITZ-WEULERSSE[1] & Pierre BRUN[2]

[1]Laboratoire d'Entomologie, M.N.H.N., 45 rue Buffon, F-75005 PARIS
[2]Centre de Recherches agronomiques de Corse, INRA IRFA, F-20230 SAN GIULIANO.

Résumé : Les premières observations réalisées dans huit vergers de clémentiniers de Corse orientale, en mai et juin/juillet 1992, montrent que sept espèces de fourmis se rencontrent sur les arbres : Lasius emarginatus, Formica cunicularia, L.niger et Tapinoma simrothi sont très communes, Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops et Tetramorium semilaeve, beaucoup plus rares. Iridomyrmex humilis, présente sur la côte ouest, n'a pas été trouvée. On rencontre souvent F.cunicularia fourrageant sur le même arbre avec une ou plusieurs des trois autres espèces communes, ce qui peut s'expliquer par sa stratégie de récolte différente. Les deux espèces de Lasius ou une seule et T.simrothi fourragent parfois sur le même arbre alors que toutes les trois ont la même stratégie de récolte. Le pourcentage d'arbres fréquentés par les fourmis s'accroit entre mai et juin/juillet sans correlation apparente avec le niveau des populations de pucerons. Les seuls dégâts constatés dans les vergers sont dûs à T. simrothi qui coupe les jeunes pousses et les fleurs, perturbant ainsi le développement des arbres et la production de fruits.

Mots-clés : *Fourmis, Citrus, vergers de clémentiniers, Corse.*

Abstract : First observations on the myrmecofauna in citrus orchards of oriental Corsica.

First observations in eight clementine orchards on oriental coast of Corsica, during may and june/july 1992, showed that seven ant species occur on the trees : Lasius emarginatus, Formica cunicularia, L.niger and Tapinoma simrothi are very common, Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops and Tetramorium semilaeve are more scarce. Iridomyrmex humilis, present on the west coast, has not been found. F.cunicularia often occurs on the same tree with one or more other common species, perhaps because of its different foraging strategy. Sometimes, the two Lasius or one only occur on the same tree than T.simrothi. The three species have the same foraging strategy. The percentage of trees visited by ants increases from may to june/july without apparent correlation with the level of aphids populations. Only T.simrothi causes damage in the clementine orchards : it cuts new leaves and flowers, interfering with the good development of trees and the production of fruit.

Key words : *Ants, citrus, clementine orchards, Corsica.*

INTRODUCTION

En Corse, depuis quelques années, les agrumiculteurs se plaignent de dégâts dans leurs vergers, qu'ils attribuent à des fourmis. Les espèces qui fréquentent les plantations de Citrus et sont considérées comme nuisibles sont nombreuses de par le monde entier (HANEY, 1988). Jusqu'à présent, elles ne semblaient pas avoir beaucoup d'importance pour le bon développement des plantations d'agrumes en Corse. Nous nous sommes intéressés à ce milieu pour déterminer quelles sont les espèces présentes dans les vergers et quel est leur impact sur la culture.

Nous présentons ici les observations préliminaires réalisées au printemps 1992 dans des vergers de clémentiniers situés sur la côte orientale de la Corse, depuis la région de Casinca au nord, jusqu'à la plaine de Ghisonaccia, au sud.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les inventaires ont été effectués dans huit vergers (Tableau I) où l'un de nous (P.B.) réalise régulièrement des observations concernant l'état sanitaire des arbres, le niveau des populations d'Homoptères, la présence de prédateurs et de parasites.

	Nom	Localisation	Altitude (mètres)	Distance à la mer (kilomètres)
1	De Waubert	Folelli	15	1,6
2	Mancusa	Campoloro	65	1,7
3	INRA	San Giuliano	45	3,1
4	COPACOR	San Giuliano	45	3
5	Vinciguerra	Antisanti	105	13,5
6	Teppe Rossa	Aléria	50	7
7	Vincentelli	Aléria	30	3
8	Léonelli	Ghisonaccia	75	7,5

***Tableau I** Caractéristiques des vergers de clémentiniers observés,*
***Table I** Characteristics of surveyed clementine orchards,*

Divers paramètres (âge des arbres, variété, distances de plantation, irrigation, méthodes culturales, présence de brise-vent, etc.) sont utilisés pour définir ces vergers. L'étude des fourmis est basée sur le critère de présence/absence d'ouvrières sur la frondaison et (ou) le tronc ainsi que sur la recherche de nids arboricoles. Un arbre portant au moins 10 ouvrières est considéré comme visité significativement. Dans chaque verger, 64 arbres sont observés (en prenant un arbre sur 2 dans une rangée sur deux). Au total 503 arbres ont été étudiés, dont 316 deux fois (en mai et juin/juillet) et 187 autres une seule fois, début mai ou début juillet.

RÉSULTATS et DISCUSSION

D'après nos observations, les sept espèces suivantes se rencontrent dans la frondaison des clémentiniers : Tetramorium semilaeve André (Myrmicinae), Tapinoma simrothi Krausse (Dolichoderinae), Plagiolepis pygmaea (Latr.), Lasius emarginatus, (Olivier), L. niger (L.), Camponotus aethiops (Latr.) et Formica cunicularia Latr. (Formicinae) (Tableau II).

Espèces	Mai N/T	%	Juin/Juillet N'/T'	%
Lasius emarginatus (LMG)	89	20,3	228	60
Formica cunicularia (FUN)	78	17,8	107	28,2
L. niger (LNE)	65	14,8	50	17,9
Tapinoma simrothi (TST)	19	4,3	40	10,5
Plagiolepis pygmaea (PPY)	9	2,1	1	0,3
Camponotus aethiops (CAT)	2	0,5		
Tetramorium semilaeve (TSM)	1	0,2		

Tableau II *Présence de 7 espèces de fourmis sur clémentiniers dans 8 vergers (N/T = nombre d'arbres où chaque espèce est présente pour 439 arbres observés en Mai - N'/T'= nombre d'arbres où chaque espèce est présente pour 380 arbres observés en Juin/Juillet), Plusieurs espèces peuvent être observées sur le même arbre, Les abréviations seront utilisés dans les tableaux suivants,*

Table II *Occurrence of 7 ant species on clementine trees, in 8 orchards (N/T = number of trees where every species is present for 439 trees surveyed in May- N'/T' = number of trees where every species is present for 380 trees surveyed in June/July), Several species may be observed on the same tree, The abbreviations will be used in the next tables,*

Sur le sol, aux alentours du pied des arbres, le relevé des nids et l'observation des ouvrières montrent que l'on rencontre les mêmes espèces que ci-dessus ainsi que 5 autres Myrmicinae : Aphaenogaster spinosa Emery, Messor capitatus (Latr.), M. minor (André), M. structor (Latr.) et Pheidole pallidula (Nylander). Ces 5 Myrmicinae ne se rencontrent jamais, ni de jour, ni de nuit, dans les strates arbustive et arborescente.

Les douze espèces nidifient dans le sol.

Au cours de relevés effectués de jour, durant la période printannière, lors de la première poussée végétative des arbres et de la floraison, puis au début de l'été, après la période de chute physiologique des jeunes fruits, nous avons constaté que les clémentiniers étaient visités surtout par Lasius emarginatus, Formica cunicularia, L. niger, Tapinoma simrothi. Pour chacune de ces 4

espèces, on a observé une augmentation du pourcentage d'arbres visités entre ces deux périodes. Pour L. emarginatus, la fréquentation a été trois fois plus importante en été qu'au printemps; pour T. simrothi, la fréquentation des arbres est devenue deux fois plus élevée en début d'été. Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops et Tetramorium semilaeve sont beaucoup moins souvent présentes, leur fréquence diminue ou même elles disparaissent lors des relevés d'été (Tableau II).

En Algérie, sur des orangers, Dartigues (1991) trouve essentiellement T. simrothi, et plus discrètement Plagiolepis schmitzi. En Sardaigne, Crovetti (1971) étudie l'impact de T. simrothi sur les agrumes. En Corse, Benois (1975) ne recense que 2 espèces sur les agrumes, T. simrothi et F. cunicularia, et 4 autres au sol.

Des inventaires pratiqués auparavant par l'un de nous (J. C. W.) dans les vergers d'agrumes du secteur de San Giuliano permettent d'avoir une idée de l'évolution de la myrmécofaune : en mai 1970, on observait surtout L. emarginatus et, plus discrète, P. pygmaea, en mai 1973 T. simrothi et P. pygmaea, en juillet 1974 L. emarginatus et P. pygmaea. De nouveaux inventaires réalisés depuis 1990 ont donné les résultats suivants : à la fin de septembre 1990, on observait T. simrothi très abondante, avec L. emarginatus et F. cunicularia; en juin 1991 pour la première fois, comme ensuite au printemps 1992, on a constaté la présence importante, et parfois simultanée sur un même arbre, de T. simrothi, L. emarginatus, L. niger et F. cunicularia. Iridomyrmex humilis, présente sur la côte ouest, et très localement sur la côte orientale corse depuis 1986 (CASEVITZ-WEULERSSE, 1992), est absente des vergers.

Parmi les espèces actuellement fréquentes sur les clémentiniers, plusieurs d'entre elles peuvent fourrager simultanément sur le même arbre.

	Mai	Juin
TST	9	15
LMG	6	6
LNE	7	4
FUN	6	1
TST + FUN	3	7
LMG + FUN	16	19
LNE + FUN	11	3
LMG + LNE		2
TST+LMG+FUN		1
TST+LNE+FUN	1	
FUN+LMG+LNE		3
sans fourmis	5	3

Tableau III *Nombre d'arbres fréquentés par les fourmis dans le verger n°8 (Ghisonaccia, 64 arbres observés)*

Table III *Number of trees visited by ants in the orchard n°8 (Ghisonaccia, 64 trees surveyed).*

Le tableau III indique les espèces rencontrées sur 64 arbres étudiés dans le verger n° 8, les 5 mai et 30 juin 1992. Dans ce verger situé à Ghisonaccia, à 75 m d'altitude et à 7,5 km de la mer, les clémentiniers de la variété Corsica, âgés de 6 ans, sont plantés à 4 mètres sur le rang et 6 mètres entre deux rangées. Le verger est entouré de brise-vent de Casuarina et irrigué par aspersion sous frondaison. Au milieu des rangs, l'enherbement permanent à base de Fétuque est fauché régulièrement au gyrobroyeur. Dans chaque rangée, une bande de 1 mètre de chaque côté du pied des arbres est désherbée chimiquement. Durant la fin de l'hiver ou le printemps 1992, aucun traitement chimique n'avait été pratiqué contre pucerons, cochenilles ou aleurodes.

Il est intéressant de noter que l'on trouve parfois L. emarginatus et L. niger, deux espèces très proches, fourrageant sur le même arbre (Tableaux III et IV). Il est beaucoup moins fréquent de trouver T. simrothi cotoyant un des Lasius. En revanche, on trouve fréquemment F. cunicularia fourrageant sur le même arbre que l'un des Lasius ou T. simrothi (Tableaux III et V).

Vergers	Mai	Juillet
1		8
3	1	2
5	1	1
6		1
8		5

Tableau IV *Nombre d'arbres où a été notée la présence simultanée de L. emarginatus et de L. niger (5 vergers, 320 arbres observés).*
Table IV *Number of trees where simultaneous occurrence of L. emarginatus and L. niger has been noted (5 orchards, 320 trees surveyed).*

	Verger 3	Verger 7	Verger 8
TST+FUN	6 - 0	1 - 0	3 - 7
TST+LMG+FUN			0 - 1
TST+LNE+FUN			1 - 0
TST	2 - 7	1 - 0	9 - 15

Tableau V *Nombre d'arbres où a été notée la présence simultanée de T. simrothi et d'une autre espèce (3 vergers, 187 arbres observés; 1er chiffre : mai, 2ème : juin/juillet).*
Table V *Number of trees where simultaneous occurrence of T. simrothi and another species has been noted (3 orchards, 187 trees surveyed; 1st number : may, 2nd : june/july).*

La stratégie de récolte de F. cunicularia, espèce fourrageant isolément (DEFFERNEZ, 1989), explique qu'elle cotoie fréquemment l'une ou l'autre des 3 autres espèces. Celles-ci sont des espèces envahisseuses, formant d'importantes colonnes de récolte le long et sur la surface de tout le tronc. Elles explorent en grand nombre toute la frondaison d'un arbre. La présence, sur un même arbre, d'un Lasius

avec T. simrothi méritera d'être étudiée attentivement pour déterminer s'il y a vraiment un chevauchement des zones de récolte des deux espèces. Quant au rapprochement et au comportement apparemment identique des deux Lasius, il demande également à être vérifié et analysé avec soin.

En Corse, les Homoptères, producteurs de miellat recherchés par les fourmis et qui se rencontrent sur les agrumes, appartiennent à trois groupes. Il s'agit de 3 espèces de cochenilles : Saissetia oleae Bernard, Coccus hesperidum L., Pseudococcus citri Risso, de 2 espèces de pucerons : Aphis citricola V. der Goot et A. gossipii Glover ainsi que de 2 espèces d'aleurodes : Aleurothrixus floccosus (Mask.) et Dialeurodes citri Ashmead. Mais le niveau des populations de pucerons n'est jamais assez élevé pour avoir des répercussions sur la productivité des arbres et l'aspect extérieur des fruits. De plus, contrairement à ce que l'on observe dans d'autres pays, ces Homoptères ne sont pas vecteurs de maladies virales. Les cochenilles ne provoquent que des dégâts minimes, plus spectaculaires (fumagine) que réellement graves. Aussi les relations fourmis-pucerons ou fourmis-cochenilles n'ont jamais posé de problèmes particuliers.

Par contre, dans des vergers relativement humides, mal aérés, où les arbres touffus, mal taillés, sont entourés de brise-vent trop denses, les aleurodes se développent bien. Par exemple l'un de nous (P.B.) a effectué en août 1992 des observations dans le verger n° 8, à Ghisonaccia, où, au mois de juin précédent, un certain nombre d'Aleurothrixus floccosus avaient été remarqués. Pendant l'été les populations d'aleurodes se sont accrues et T. simrothi a considérablement étendu ses files de récolte sur les clémentiniers, alors que le taux de fréquentation des Lasius a semblé diminuer. L'Aleurode floconneux avait envahi la face inférieure de nombreuses feuilles sur les branches les plus basses des clémentiniers. Sur chaque feuille on comptait une dizaine d'ouvrières de Tapinoma recueillant le miellat formant une boulette incolore plus ou moins grosse à la partie postérieure de chaque larve de A. floccosus.

Les dégâts les plus réels constatés sur les clémentiniers et attribuables aux fourmis sont le fait de T. simrothi. Les ouvrières de cette espèce sectionnent les jeunes pousses, les fleurs en boutons ou même sur le point d'éclore et sucent la sève coulant des blessures de la plante . Dans un jeune verger, ces destructions peuvent atteindre 50% des arbres et compromettre sérieusement le démarrage de nouvelles plantations. Sur des arbres âgés (10-20 ans) les dommages sont limités et passent plus facilement inaperçus. L'espèce est aussi active de nuit que de jour. Crovetti (1971) a fait les mêmes observations en Sardaigne.

Tapinoma simrothi exploite aussi les miellats des pucerons et des cochenilles, comme L. emarginatus et L. niger qui les consomment de plus en tant que sources de protéines. F. cunicularia semble rechercher plus volontiers des proies que prélever les miellats d'Homoptères ou les exsudats végétaux. Ainsi, après des traitements chimiques effectués contre T. simrothi (pulvérisations de chlorpyrifos-éthyl mélangé au désherbant), les ouvrières de F. cunicularia fourragent surtout sur le sol où elles prélèvent de nombreux cadavres d'ouvrières de Tapinoma et les emportent, sans que l'on ait toutefois vérifié s'ils étaient réellement consommés.

On observe sur quelques arbres des constructions de terre fine, formant des sortes de tunnels à la base et le long des canelures des

troncs des portes-greffes. Ces constructions enferment parfois une ou plusieurs cochenilles et sont dues indifféremment à des ouvrières de L. emarginatus ou de L. niger.

L'augmentation de la fréquentation des clémentiniers par les fourmis constatée entre la période du début mai et la fin juin-début juillet (Tableaux II et VI) ne semble pas avoir de nette corrélation avec un acroissement significatif des populations de pucerons (Tableau VI). Des observations plus nombreuses, répétées dans le temps, portant sur la présence des fourmis et des pucerons, mais aussi sur leur abondance, seront utiles pour préciser si ce manque de corrélation est occasionnel ou non.

Vergers	N	Périodes	% F	% P
1	64	Mai	84,4	40,6
		Juin/Juil	98,4	93,8
2	60	Mai	40	6,7
		Juin/Juil	38,3	61,7
3	64	Mai	31,3	62,5
		Juin/Juil.	59,4	17,2
4	64	Mai	46,9	98,4
5	64	Mai	6,3	48,4
		Juin/Juil	92,2	43,8
6	64	Juin/Juil	90,6	60,9
7	59	Mai	28,8	1,7
8	64	Mai	92,2	35,9
		Juin/Juil	95,3	4,7

Tableau VI *Pourcentage d'arbres visités par les fourmis (% F) et d'arbres portant au moins 1 à 5 colonies de pucerons (ailés + aptères) (% P) (vergers ; cf, tab, I; N ; nombre d'arbres)*

Table VI *Percentage of trees visited by ants (% F) and percentage of trees carrying at least 1 to 5 colonies of aphids (winged + apterous) (% P) (orchards ; cf, tab, I; N ; number of trees),*

CONCLUSION

En Corse actuellement, quatre espèces sont fréquentes sur les clémentiniers. L'une d'elles, T. simrothi, peut être responsable de graves dégâts sur les agrumes. Toutes exploitent le miellat des Homoptères rencontrés sur les arbres, mais les répercussions réelles de ces comportements sont à analyser plus finement. Tapinoma simrothi est dominante là où elle s'intalle. Sa présence est alors très spectaculaire et sa nocivité réelle. Cependant on la rencontre dans beaucoup moins de vergers que les 3 Formicinae L. emarginatus, L. niger et F. cunicularia. Il semblerait que la technique du désherbage chimique, au pied des arbres ou en pleine surface, laissant le sol nu, favorise le développement des nids de T. simrothi mais aussi de L. emarginatus et dans une moindre mesure ceux de L. niger et de F. cunicularia. Le travail du sol entre les rangs, pratiqué encore il y a une dizaine d'années, empêchait l'installation des fourmis. Les haies de brise-vent trop denses réduisant la bonne ventilation des arbres et accroissant l'humidité paraissent favoriser le développement des aleurodes recherchés par T. simrothi. L'enherbement permanent dans le rang, maintenant aussi une certaine humidité, favoriserait le développement des Lasius. D'autres observations, répétées à différentes périodes de l'année seront nécessaires pour établir une éventuelle corrélation entre les méthodes culturales actuelles, divers paramètres caractérisant les vergers, et la présence et l'abondance de telle ou telle espèce de fourmi ainsi que son impact exact sur le bon état sanitaire des clémentiniers en Corse.

RÉFÉRENCES

BENOIS A., 1975. Influence de la nature de la végétation et des méthodes culturales en vergers d'agrumes sur l'abondance et la répartition des fourmis. *Bull. Soc. Sc. hist. & natur. Corse*, 95ème année, 617ème Fasc. : 41-50.

CASEVITZ-WEULERSSE J., 1992. Analyse biogéographique de la myrmécofaune corse et comparaison avec celles des régions voisines. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 68 : 105-129.

CROVETTI A., 1971. Segnalazione dei danni causati dalla formica Tapinoma simrothi Krausse (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae) agli Agrumi della Sardegna. *Quaderno, Sassari*, 6 : 1-17.

DARTIGUES D., 1991. Répartition spatio-temporelle des aphides et influence des fourmis, sur orangers en Kabylie. *Fruits*, 46 : 461-469.

DEFFERNEZ L., 1989. Quelques aspects de la stratégie individuelle d'approvisionnement de Formica cunicularia (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5 : 345-352.

HANEY P. B., 1988. Identification, ecology and control of the ants in Citrus : A world survey. *Proceedings Sixth Intern. Citrus Congress, Tel-Aviv, Israel, March 6-11, 1988*, Balaban Publishers, Philadelphia/Rehovot Margral Scientific Books, D-6992 Weikersheim : pp 1227-1251.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 39-45 (1993)

QUELS SONT LES CARACTERES ETHO-PHYSIOLOGIQUES DES "FOURMIS VAGABONDES"?

Luc PASSERA

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664)
Université Paul-Sabatier, F-31062, Toulouse Cedex (France).

Résumé: Parmi les fourmis présentant un danger pour l'économie humaine, les "fourmis vagabondes" se distinguent par la possession de 9 caractères communs. En se basant principalement sur les connaissances acquises chez *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* et *Wasmannia auropunctata*, l'auteur montre qu'un seul caractère leur est propre: la dispersion par les activités humaines. C'est avec les espèces de fourmis polydomiques que les "fourmis vagabondes" présentent le plus de similitudes: unicolonialité, polygynie, fondation des colonies par bouturage, propension à l'accouplement intranidal, sont trouvées dans les deux groupes mais avec une fréquence plus forte ches les "fourmis vagabondes".

Mots-clés:*"fourmis vagabondes, accouplement intranidal, bouturage, dispersion, polygynie, unicolonialité, agressivité, longévité des reines, stérilité des ouvrières, espèces polydomiques.*

Abstract: What are the etho-physiological characteristics of the "tramp species"?

Among ants exhibiting economically importance, "tramp species" are distinguished by 9 characteristics. Based principally on knowledge of *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata,* the author shows that only one of these characteristics is specific: dispersal by human activities. It is with polydomous species that the similarities are strongest: unicoloniality, polygyny, colony foundation by budding, tendancy to mate in the nest are found in both groups, but it is in the "tramp species" that these characteristics are the most expressed.

Key words: *"tramp species", intranidal mating, budding, dispersal, polygyny, unicoloniality, aggression, lifespan of queens, worker sterility, polydomous species.*

Il existe de nombreuses espèces de fourmis présentant un intérêt économique, les plus dangereuses pour l'économie humaine étant assurément les fourmis de feu et les fourmis champignonnistes toutes limitées au continent américain. En raison des dégâts qu'elles occasionnent à l'environnement, aux récoltes et même à la santé humaine, ces fourmis méritent largement le terme de "pest-ants". Parmi ces pest-ants l'attention s'est portée depuis quelques années sur plusieurs espèces présentant un ensemble de caractères communs et généralement appelées "fourmis vagabondes" ("tramp species") que l'on ne doit pas confondre avec les fourmis "nomades"(army ants ou legionary ants). Selon HÖLLDOBLER et WILSON (1990) les "tramp species" sont des espèces polygynes, unicoloniales, se reproduisant par bouturage, largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme. Nous nous proposons dans cette revue d'affiner cette définition à la lumière des travaux récents concernant essentiellement trois espèces: la fourmi du Pharaon *Monomorium pharaonis*, la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* et la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata.* D'autres espèces moins connues nous aiderons plus ponctuellement à mieux cerner les stratégies retenues par ces fourmis.

1. Environnement humain. *Iridomyrmex humilis*: depuis sa description des environs de Buenos-Aires en 1868, cette Dolichoderine s'est répandu dans le monde entier touchant tous les continents: sud des USA vers 1891, l'Afrique du Sud en 1908, l'Europe vers 1904-1905, l'Australie en 1939 sans épargner des îles comme Madère ou Hawaï. A chaque fois le commerce humain est en cause; en France elle a été vraisemblablement introduite avec des plantes tropicales (orchidées et fougères) importées d'Amérique du Sud vers les serres de la Côte d'Azur; en Afrique du Sud on soupçonne le commerce du fourrage avec l'Argentine pendant la guerre des Boers d'être à l'origine de l'invasion. En Polynésie elle a suivi les mouvements des troupes pendant la deuxième guerre mondiale. Partout où elle est installée cette fourmi est toujours très proche des habitations. Par exemple en France dans le Languedoc-Roussillon elle se trouve dans les stations balnéaires du littoral (Port-Leucate, La Grande-Motte) mais manque totalement sur les plages qui séparent ces stations. Elle affectionne les endroits modifiés ou perturbés par les activités humaines: plantations, espaces verts, dépôts d'ordures, gravats, habitations.

Monomorium pharaonis: cette espèce cosmopolite se rencontre dans toutes les zones tropicales. Elle a colonisé les régions tempérées du monde entier, vivant alors presque toujours à l'intérieur des maisons. En Europe, par exemple, on la rencontre surtout dans les pays septentrionaux (Grande-Bretagne, Danemark, Belgique, Suisse, Allemagne, Tchécoslovaquie etc) ou dans un pays méridional mais dont l'altitude est supérieure à 1000 m (Principauté d'Andorre). Curieusement elle semble plus rare en Europe méridionale puisque en 1976 elle n'était pas formellement connue de Grèce et d'Espagne. Peut-être craint-elle les demi-saisons où l'on coupe traditionnellement assez tôt le chauffage des locaux alors que la saison de chauffe est plus étendue dans le nord de l'Europe et dans les pays à climat rude comme l'Andorre. Elle vit en effet exclusivement dans les habitations les mieux chauffées: hôpitaux, maisons d'enfants, maisons de retraite etc. Comme la fourmi d'Argentine il ne fait pas de doute qu'elle est véhiculée par le commerce humain: nous l'avons trouvée à Toulouse dans la caisse d'emballage d'un microscope électronique en provenance du Japon.

Les données concernant les autres "fourmis vagabondes" (*Monomorium floricola, M. destructor, Wasmannia auropunctata, Cardiocondyla wroughtonii, C. emeryi, C. nuda, Paratrechina longicornis, P. bourbonica, Anoplolepis longipes, Tapinoma melanocephalum, Pheidole megacephala, Lasius neglectus*) font toujours état de leur propension à s'établir dans les habitations, les jardins et les cultures.

2. Migrations. L'attirance des "fourmis vagabondes" pour les milieux instables et perturbés liés à l'environnement humain explique leur très grande facilité à déménager. A la moindre perturbation (choc, vibration, manipulation du nid, éclairage, etc.) on peut voir les ouvrières de *I. humilis,* par exemple, s'emparer des larves et tenter de fuir. Dans un site naturel, les sociétés de la fourmi d'Argentine se déplacent au gré des variations climatologiques et/ou des modifications apportées par l'Homme. A l'entrée de l'hiver les diverses sociétés fusionnent pour former de grosses concentrations qui recherchent une exposition sud aux pieds des murs, racines d'arbres et bordures de trottoir. Au printemps les sociétés se divisent et choisissent des lieux plus ombragés et plus humides. Les sociétés de printemps et d'été sont extrêmement mobiles et réagissent immédiatement à une perturbation physique (enlèvement d'ordures, travail de jardinage du sol, etc.), à des variations climatiques (baisse ou augmentation trop importante de l'humidité) ou à des modifications trophiques (épuisement ou découverte d'une source alimentaire).

Les autres "tramp species" nichent souvent dans des milieux à durée de vie limitée, parfois insolites: *Wasmannia auropunctata* dans les feuilles de la litière, *Cardiocondyla wroughtonii* dans les figues, *Tapinoma melanocephalum* dans les tiges des plantes, les touffes d'herbe sèche, *Paratrechina longicornis* dans les boîtes de bières écrasées.

3. Unicolonialité. Selon Wilson les espèces unicoloniales sont caractérisées par l'absence d'un comportement agressif entre les individus appartenant à des unités cohabitant au sein d'un même territoire. C'est cette absence d'agressivité qui est responsable des échanges d'individus entre les diverses calies. Ces sociétés sont dites "ouvertes" au sens de Le Masne par opposition aux sociétés "fermées" telles que se présentent habituellement les espèces multicoloniales.

Ce phénomène est bien connu chez *Iridomyrmex humilis*. Dans un biotope lourdement infesté, il n'est plus possible de différencier des colonies, toutes apparaissant comme faisant partie d'une seule et énorme communauté. Par exemple le site de Port-Leucate constitue une immense société longue d'environ 700 mètres et large de 300. Il est même tout à fait possible de mélanger des individus provenant de sites éloignés de plusieurs centaines de kilomètres. Ceci ne veut pas dire qu'il y a absence de reconnaissance coloniale. Les comportements exploratoires des ouvrières sont plus marqués lorsque les ouvrières confrontées appartiennent à des sociétés très éloignées. L'absence d'agressivité concerne également les reines fécondées. Par contre les mâles sont agressés et tués lorsqu'ils sont introduits dans une société non orpheline alors qu'ils sont parfaitement acceptés par une société dépourvue de reines ce qui indique que l'ouverture des sociétés unicoloniales présente des limites.

Le caractère unicolonial a été vérifié chez *M. pharaonis, W. auropunctata, P. longicornis* ou encore *T. melanocephalum* .

4. Agressivité interspécifique. L'absence d'agressivité intraspécifique semble aller de pair avec une agressivité interspécifique très forte. Les "tramp species" étant le plus souvent importées, elles se heurtent aux espèces indigènes qu'elles doivent repousser. Cela se vérifie chez *Pheidole megacephala*, mais l'exemple le mieux connu est sans doute celui de la fourmi d'Argentine. En France, sur le littoral Languedoc-Roussillon, la fourmi d'Argentine a éliminé toutes les espèces locales et en particulier des *Tetramorium* et *Tapinoma erraticum* qui sont dominants dans ce milieu. Seules quelques rares sociétés de *Plagiolepis pygmaea* et de *Diplorhoptrum fugax* subsistent. En Californie, la fourmi d'Argentine se montre plus agressive envers les espèces épigées qu'hypogées; des espèces extrêmement discrètes comme *Stenamma diecki* qui fourragent dans le sol et dans la litière résistent bien. Parmi les épigées, celles qui fourragent à des heures différentes peuvent espérer survivre.

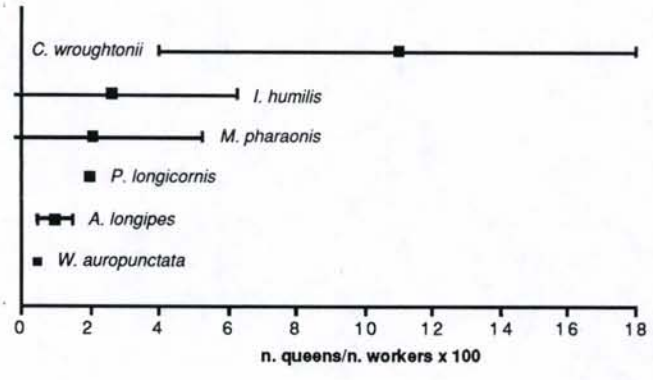


Figure 1. *Nombre moyen de reines pour 100 ouvrières pour quelques espèces de "fourmis vagabondes". Lorsqu'elles sont disponibles ou visibles, les valeurs extrêmes sont représentées par une ligne. Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993)*

Average number of queens per 100 workers for several "tramp species". When available or visible, the extreme values are represented by a bar. Data are from personal observations and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993)

La compétition interspécifique très vive peut parfois opposer deux espèces vagabondes. Cette situation a été très bien étudiée aux Bermudes. A son arrivée sur l'île vers 1953, *I. humilis* s'est heurtée à *P. megacephala*. La lutte a semblé tour à tour

favorable aux deux espèces mais les dernières observations amènent à penser que l'on s'achemine plutôt vers une situation d'équilibre.

Wasmannia auropunctata présente elle aussi un agressivité remarquable. Plusieurs travaux suivent sa progression dans les îles Galapagos et son action néfaste sur la myrmécofaune locale.

5. Polygynie. Il s'agit d'une polygynie véritable, les reines ne marquant aucune hostilité les unes envers les autres qui pourraît traduire un phénomène de dominance. Le nombre de reines est considérable bien que difficilement quantifiable du fait de l'absence de frontières entre les sociétés. Dans la figure 1 nous avons converti les données disponibles en nombre de reines pour 100 ouvrières. Ce rapport est évidemment très variable allant de 0,1 à 11 mais il dépasse assez souvent l'unité. La plus grande proportion de femelles semble se rencontrer chez *C. wroughtonii* qui forme des sociétés contenant jusqu'à 18 reines pour quelques dizaines d'ouvrières. Chez des espèces comme *I. humilis* où le nombre des ouvrières est souvent énorme on parvient à un nombre de reines lui même démesuré. C'est ainsi qu'on a estimé à 1.307.222 reines et à 2 milliards d'ouvrières le nombre d'individus tués en un an dans un verger de 10 hectares en Californie (6,3 reines pour 100 ouvrières). Chez *M. pharaonis* un piégeage répété dans une pièce d'habitation pendant un an a permis de récupérer 1.360.000 ouvrières et 1.809 reines

ESSAIMAGE ET BOUTURAGE

	Les gynes sont ailées	Les gynes participent à un vol nuptial	Accouplement intranidal	Bouturage
I. humilis	oui	non	vérifié	vérifié
M. pharaonis	oui	non	vérifié	vérifié
W. auropunctata	oui	non	vérifié	vraisemblable
P. longicornis	oui	non	vérifié	vraisemblable
P. bourbonica	oui	oui	?	?
C. wroughtonii	oui	oui et non	vérifié	vérifié
A. longipes	oui	non	vraisemblable	vraisemblable
T. melanocephalum	oui	?	vraisemblable	vérifié
P. megacephala	oui	oui	?	vérifié
L. neglectus	oui	non	vérifié	vraisemblable
M. floricola	non	non	vérifié	vraisemblable

Tableau I. *Essaimage, accouplement intranidal et bouturage chez quelques espèces de "fourmis vagabondes". Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993).*

Nuptial flight, intranidal mating and budding for several "tramp species". Data are from personal studies and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993).

6. Essaimage et bouturage. Il s'agit sans doute là du caractère le plus important puisqu'il est responsable de la dissémination particulière de ces espèces. De nombreuses "fourmis vagabondes" -dont les sexués sont normalement ailés- semblent avoir perdu la faculté d'effectuer un vol nuptial (tableau I); l'accouplement s'effectue à l'intérieur du nid,

la dissémination des sociétés étant due à des bouturages (budding) c'est-à-dire au départ par voie terrestre d'ouvrières et de reines fécondées qui vont établir un nouveau nid à quelques mètres du précédent. Il s'agit là d'une dissémination en tache d'huile qui autorise bien sûr les relations entre les divers nids mais qui ne permet pas la colonisation de territoires lointains. Cette colonisation à longue distance passe obligatoirement par des transports passifs qu'ils soient naturels (les nids de la fourmi d'Argentine sont transportés le long du Mississipi par l'intermédiaire des bois flottés) ou artificiels (commerce humain).

7. Taille et monomorphisme. Les "fourmis vagabondes" sont toujours de très petite taille; les plus petites semblent être *T. melanocephalum* (ouvrières inférieures à 1,5 mm) *W. auropunctata* et *M. floricola* (ouvrières inférieures à 2 mm). Toutes les autres espèces sont inférieures à 3,5 mm (fig. 2). Les reines sont bien sûr plus grandes mais n'atteignent ou ne dépassent que rarement 6 mm chez *L. neglectus* et *P. megacephala*. Toutes les espèces, à l'exception notable de *P. megacephala*, ont des ouvrières monomorphes.

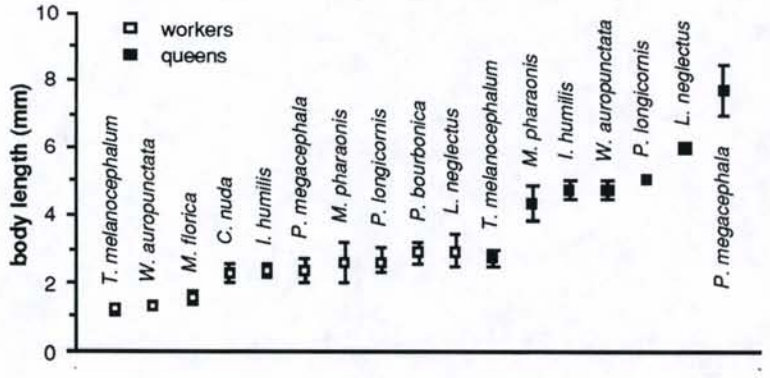


Figure 2. *Longueur moyenne du corps des ouvrières et des reines de quelques espèces de "fourmis vagabondes". Lorsqu'elles sont disponibles ou visibles, les valeurs extrêmes sont représentées par une ligne. Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993)*

Mean body length of workers and queens of some "tramp species". When available or visible the extreme values are represented by a bar. Data are from personal studies and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993)

8. Longévité des reines. On sait que d'une manière générale, les reines des espèces polygynes ont une durée de vie plus courte que celle des reines des espèces monogynes. Dans le cas des "fourmis vagabondes" cette durée de vie peut être extrêmement brève. Le record pourraît appartenir à *T. melanocephalum* dont les reines ne vivent que quelques semaines. Pour 3 autres espèces, la fourmi du Pharaon, la fourmi d'Argentine et la petite fourmi de feu, la durée de vie des reines est inférieure ou à peine supérieure à un an. Les données manquent pour les autres espèces. Cette vie très courte pourraît paraître un inconvéniant mais elle est compensée par une très grande facilité pour les "tramp species" à produire et élever de nouvelles reines. Chez la fourmi du Pharaon, l'obtention de jeunes reines est possible tout le long de l'année. La fourmi d'Argentine se révèle presque aussi plastique. Bien qu'elle soit plus sensible au rythme des saisons, et que dans la nature les sexués soient élevés annuellement au printemps, au laboratoire l'orphelinage de petites unités d'ouvrières avec un peu de couvain fournit presque toujours des jeunes sexués même en dehors de la saison naturelle d'élevage. Concernant *W. auropuncta* et *P. longicornis*, les données montrent que les sexués sont élevés toute l'année dans les

régions chaudes et une dizaine de mois par an sous des climats moins propices. On voit donc que les "tramp species" parviennent assez souvent à s'affranchir du rythme des saisons.

9. Stérilité des ouvrières. La stérilité des ouvrières pourraît peut-être être un caractère commun à plusieurs "fourmis vagabondes". Cela a été vérifié de façon certaine pour *I. humilis, M. pharaonis, W. auropunctata* ou *P. longicornis.*

Les données manquent pour les autres espèces. On peut faire l'hypothèse que les ouvrières de *P. megacephala* sont stériles car les ouvrières du genre sont réputées pour ne pas pondre. Il serait intéressant d'étudier la situation de *L. neglectus* qui appartient à un genre où la ponte ouvrière est largement représentée.

DISCUSSION

Des neuf caractères passés en revue, le plus exclusif pourraît être la forte relation nouée par les "tramp species" avec l'espèce humaine que ce soit pour leur transport à longue distance ou leur nidification. De nombreuses autres espèces de fourmis présentent une tendance à l'anthropisation mais seules les "tramp species" sont vraiment des espèces domestiques suivant l'Homme dans ses déplacements. Cette anthropisation s'accompagne d'une forte adaptation à de fréquents changements de nids générateurs de migrations. La migration n'est bien sûr pas l'apanage des "tramp species". Le nomadisme est bien connu par exemple chez les "army ants", où il est lié à la recherche des proies. Petite taille et monomorphisme (à l'exception de *P. megacephala*) sont des caractères que les "tramp species" partagent largement avec différentes espèces. Il en est de même pour la stérilité des ouvrières puisqu'on sait que cette caste est stérile dans des genres entiers comme *Tetramorium, Pheidole* ou *Solenopsis* .

Trois autres caractères qui nous semblent bien établis pour les "fourmis vagabondes" (unicolonialité, polygynie et reproduction des sociétés par bouturage) se retouvent à des degrés divers chez d'autres espèces et en particulier chez les fourmis qualifiées de polydomiques dont la super-colonie est éclatée en plusieurs nids occupant parfois de grands territoires.

-) L'unicolonialité et sa conséquence l'échange d'individus et de couvain, a été vérifiée chez plusieurs espèces qui forment des sociétés polycaliques comme *Tapinoma sessile* ou des super-colonies comme divers *Formica, L. sakagamii* et *Pseudomyrmex venefica*. Toutefois l'absence d'agression chez ces espèces polycaliques est limitée aux représentants de la super-colonie alors que chez les "tramp species" (au moins pour *I. humilis*) la tolérance semble déborder nettement les limites d'un seul biotope.

-) Le degré de polygynie est souvent très grand chez les "tramp species" mais il n'est pas obligatoirement plus fort que chez les espèces polydomiques: il peut y avoir plus de 200 reines désailées dans un nid de *F. yessensis* et 1.080.000 pour l'ensemble de la super-colonie.

-) La fondation par bouturage est une tendance générale des espèces polydomiques. Elle est facilitée par l'existence d'un accouplement intranidal qui peut coexister avec un vol nuptial comme chez *Tapinoma sessile, F. yessensis* ou *F. lugubris* ou qui peut l'avoir totalement supplanté comme chez *Lasius sakagamii.*

Concernant la physiologie des reines, celle des "tramp species" semble présenter une caractéristique qui est leur faible longévité. Cette particularité pourrait être sans équivalent chez les fourmis polydomiques mais elle doit être confirmée par l'étude d'un plus grand nombre d'espèces. Il en est de même pour la grande facilité d'élevage de nouvelles reines chez les "tramp species". Chez les espèces polydomiques comme chez la plupart des autres fourmis, l'élevage est saisonnier et obéit à des règles strictes concernant les facteurs climatiques et sociaux.

Ainsi les "tramp species" sont très proches des fourmis polydomiques dont elles partagent les stratégies mais en réalisant toujours totalement ce qui n'est qu'une tendance

chez ces dernières (unicolonialité, dissémination par bouturage et très importante réduction du vol nuptial). A ces caractéristiques des espèces polydomiques, les "tramp species" ajoutent leurs relations privilégiées avec l'environnement humain ce qui leur assure un très grand succès écologique.

En conclusion on peut proposer la définition suivante: les "fourmis vagabondes" sont des espèces de petite taille, à ouvrières stériles, largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme; elles sont polygynes, unicoloniales et présentent une absence ou une réduction du vol nuptial conduisant à une reproduction par bouturage.

REFERENCES

La liste des travaux consultés dépassant le cadre de cet exposé, le lecteur est invité à consulter les articles suivants qui en font une relation complète:

HÖLLDOBLER, B. & E.O. WILSON, 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.

PASSERA, L., 1993. Characteristics of "tramp species". In: *Exotic Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species* (D.F. Williams ed.) Westview Press, Boulder, (in press).

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 47-54 (1993)

LE ROLE DES REINES DANS L'AGRESSION DU COUVAIN SEXUE PAR LES OUVRIERES DE LA FOURMI D'ARGENTINE *IRIDOMYRMEX HUMILIS*

Didier BACH, Luc PASSERA & Serge ARON

Centre de Recherche en Biologie du Comportement, (URA CNRS 664), Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex (France)

Résumé : Le rôle possible des reines dans l'agression du couvain sexué par les ouvrières chez la fourmi d'Argentine a été étudié à l'aide d'unités standardisées obtenues à partir de colonies prélevées sur le terrain. On a montré que dans les unités pourvues de reines, le couvain sexué femelle est éliminé par les ouvrières, alors qu'il est élevé dans les unités orphelines. Cette discrimination ne s'exerce qu'à l'encontre des formes femelles, les larves et nymphes mâles étant épargnées. Nos expériences suggèrent que les ouvrières nourrices sont capables de distinguer le sexe, la caste et l'âge des larves. L'élimination des formes royales concerne principalement les larves de reines au moment de leur différenciation et celles de taille moyenne; elle ne se produit qu'en présence de reines fécondées. Cet effet royal peut être partiellement reproduit en employant des cadavres frais de femelles fécondées, mais il est totalement supprimé si ces cadavres sont lavés dans du pentane. Ces derniers résultats renforcent l'hypothèse de l'existence d'une phéromone royale déterminant le comportement agressif des ouvrières. Cette phéromone semble en partie volatile puisque des reines fécondées vivantes peuvent exercer leur influence à courte distance.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, contrôle royal, phéromone royale, reconnaissance du couvain*

Abstract : The role of queens in the aggression of sexual brood by workers of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*.

The possible role of queens in the aggression of sexual brood by Argentine ants' workers is investigated, using standard units originating from colonies collected in the field. In queenright units, female sexual brood is eliminated by workers; by contrast, this brood is reared in queenless units. Our experiments suggest that nurse workers are able to distinguish sex, caste and age of the larvae, as brood elimination only concerns queens larvae; males larvae and pupae are reared whatever the experimental situation.The elimination of queen brood mainly concerns queen larvae at the time of differentiation and middle sized larvae, and only occurs in the presence of mated queens. This effect can be partly reproduce using corpses of inseminated females, but these corpses washed in pentane are inefficient. Our results support the existence of a queen pheromone inducing the workers' aggressive behavior. The pheromone seems partly volatile as living queens exert their influence at a short distance.

Key words : *Argentine ant, queen control, queen pheromone, brood recognition.*

INTRODUCTION

Le rôle inhibiteur des reines dans le déterminisme des castes chez les fourmis est bien établi (FLETCHER et ROSS, 1985; BUSCHINGER, 1990). Plusieurs travaux ont montré que les femelles reproductrices contrôlent la différenciation des formes sexuées en amenant les ouvrières nourrices à choisir un programme alimentaire adéquat. C'est le cas par exemple de *Plagiolepis pygmaea* où les ouvrières ajustent la ration alimentaire selon qu'elles élèvent des reines ou des ouvrières (PASSERA, 1980). Dans d'autres situations, en particulier lorsque la différenciation est entamée, les ouvrières peuvent encore intervenir en mordant les larves royales comme chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973a,1973b,1975a; BRIAN et coll., 1981) ou en les éliminant comme chez *Monomorium pharaonis* (EDWARDS, 1991) et chez *Iridomyrmex humilis* (VARGO et PASSERA, 1991). Chez cette dernière espèce, l'élimination des larves royales semble systématique lors de l'introduction de reines fécondées dans un élevage orphelin. VARGO et PASSERA n'ont cependant pas étudié ce phénomène en fonction de la nature exacte des larves concernées (stade, âge, etc.). Nous nous proposons, dans le présent travail, d'étudier ce dernier aspect.

La fourmi d'Argentine est une dolichoderine originaire d'Amérique du Sud; très polygyne et polycalique, elle a envahi depuis le début du siècle plusieurs biotopes à climat méditerranéen. En France, cette espèce introduite accidentellement par l'homme avant la première guerre mondiale (MARCHAL, 1917) a maintenant colonisé la majeure partie de la côte méditerranéene.

L'élevage des sexués est annuel. Dans la nature, les sexués femelles ailés apparaissent au printemps, pendant une courte période qui suit l'exécution de 90% des reines fécondées par les ouvrières (MARKIN, 1970; KELLER et coll., 1989). Ce fait suggère l'existence d'une phéromone royale inhibitrice contrôlant le déterminisme de la caste; la baisse soudaine du taux de phéromone lors de l'exécution des reines résidentes permettrait alors l'apparition de nouveaux sexués femelles ailés. Les travaux de VARGO et PASSERA (1991) et la présente étude renforcent cette hypothèse.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis ayant servi à cette étude ont été récoltées à Port-Leucate (sud-ouest de la côte méditerranéenne française). Elles sont élevées au laboratoire dans les conditions décrites par PASSERA et coll., (1988). Des élevages stocks possédant de nombreuses ouvrières et du couvain de tous âges sont régulièrement privés de leurs reines fécondées. Dans ces conditions ces élevages élèvent de grandes quantités de sexués mâles et femelles que nous utilisons pour notre expérimentation (VARGO et PASSERA, 1992). D'autre part des unités expérimentales sont mises en place sous la forme de nids standardisés comprenant 1 cm^3 d'ouvrières (soit 600 à 700 individus). Ces ouvrières sont soit laissées orphelines, soit accompagnées selon le cas de:

(a) 2 reines fécondées âgées de plusieurs mois et prélevées dans les nids stocks.

(b) 2 reines vierges ailées; elles ont été isolées avec quelques ouvrières depuis le stade nymphal afin de préserver leur virginité.

(c) 2 reines fécondées tuées par congélation (20 minutes au congélateur).

(d) 2 reines fécondées mortes par congélation et lavées 10 minutes dans 2 ml de pentane.

(e) 2 reines fécondées vivantes et emprisonnées dans un petit tube en compagnie de quelques ouvrières nourrices. Le tube ouvert à une extrémité est muni d'une double grille empêchant tout contact direct entre les reines et les ouvrières du nid mais autorisant la circulation d'odeurs.

Le test éthologique employé consiste à introduire dans ces petits élevages du couvain sexué que nous recensons au jour 1, au jour 2 et au jour 7. Les différentes catégories de

larves et nymphes élevées dans les nids stocks (ouvrières, mâles et reines) se distinguent facilement en combinant entre eux des critères de longueur et de brillance (PASSERA et coll., 1988). C'est ainsi que l'on peut isoler facilement les larves royales des larves ouvrières. Les premières sont mates sous l'éclairage de la binoculaire alors que les dernières brillent dans les mêmes conditions d'éclairement. Les larves royales utilisées ont été réparties en 3 classes d'âge: petite taille (moins de 2 mm), taille moyenne (de 2 à 2,5 mm), grande taille (longueur supérieure à 3 mm). Les larves mâles pour leur part ont une brillance identique à celle des larves ouvrières. Il n'est donc pas possible de distinguer les jeunes larves mâles. Toutefois, les larves mâles âgées ont une longueur supérieure à celle des plus grandes larves ouvrières (1,8 mm). Nous avons donc utilisé des larves mâles mesurant au minimum 1,9 mm.

RESULTATS

Agression du couvain selon sa nature et selon la présence/absence de reines fécondées.

Afin de tester l'effet de la présence des reines nous avons introduit des lots de 5 larves royales de taille moyenne dans deux groupes d'unités standardisées: l'un comprenant 5 unités orphelines, l'autre 10 unités pourvues de reines fécondées. Dans le premier cas, les larves ont été élevées par les ouvrières; dans le second (avec reines), les larves ont été attaquées et 86% d'entre elles ont été détruites en 7 jours (fig. 1) .

Dans une seconde série d'expériences, nous introduisons conjointement dans des unités pourvues de reines fécondées 5 larves femelles de taille moyenne et 10 larves mâles. Les formes sexuées femelles sont, ici aussi, détruites alors que les larves mâles sont épargnées (fig. 2). De la même manière, les ouvrières nourrices conservent les nymphes mâles. Les ouvrières nourrices traitent différemment les larves royales et les larves mâles ce qui suggère qu'elles sont capables de les identifier.

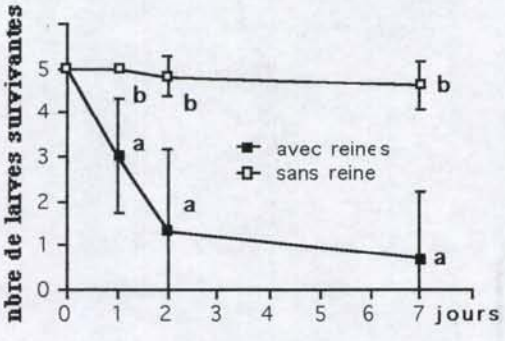


Figure 1. Mortalité des larves royales (X ± SD) dans des unités orphelines (sans reine, n=5) et dans des unités pourvues de reines (avec reines, n=10). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05 test U de Mann-Whitney).

Mortality of queen larvae (X ± SD) in queenless units (sans reine, n=5) and in queenright units (avec reines, n=10). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Mann-Whitney U test).

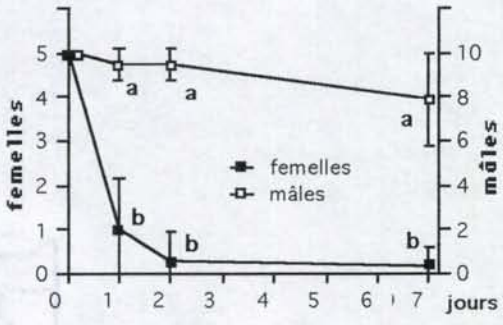


Figure 2. Mortalité des larves de sexués mâles et femelles (X ± SD) dans des unités pourvues de reines (n=10). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05 test U de Mann-Whitney après transformation des données en arcsinus des racines carrées).

Mortality of male and female sexual larvae (X ± SD) in queenright units (n=10). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Mann-Whitney U test, square-root and arcsinus transformation).

Dans une autre série d'expériences, nous avons testé le comportement agressif des ouvrières à l'égard de larves royales à diverses étapes de leur ontogenèse. Cinq catégories ont été étudiées, toutes facilement identifiables par l'expérimentateur: petites larves, larves

moyennes, grandes larves, prénymphes et nymphes. Des lots de 5 individus d'une même catégorie sont introduits dans des unités pourvues de 2 reines fécondées et dans des élevages orphelins (témoin).

Les résultats (fig. 3) indiquent qu'en présence de reines fécondées, l'élimination par les ouvrières concerne principalement les petites larves et celles de taille moyenne; les grandes larves, proches de la nymphose, sont plus rarement attaquées. Les nymphes et prénymphes de reine sont, elles, totalement épargnées.

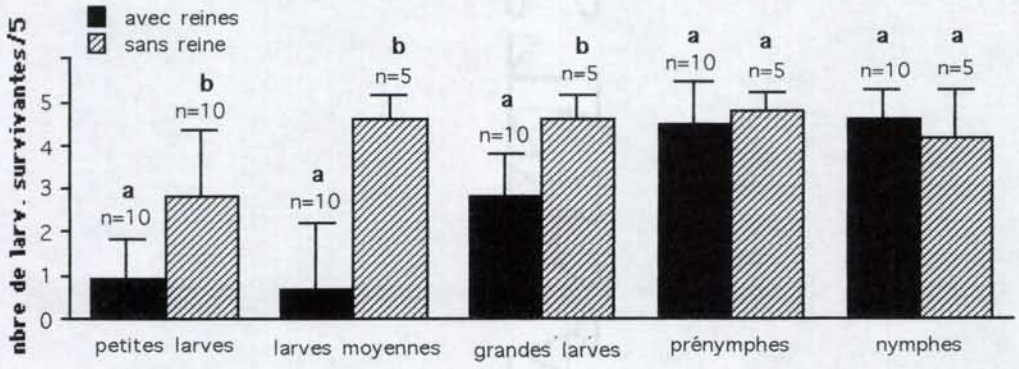


Figure 3. *Mortalité du couvain sexué femelle (X ± SD) 7 jours après son introduction dans des unités orphelines (sans reine) et dans des unités pourvues de reines (avec reines). Les valeurs significativement différentes sont indiquées par des lettres différentes au-dessus des colonnes (P<0,05 test U de Mann-Whitney).*

Mortality of sexual female brood (X ± SD) 7 days after introduction in queenless units (sans reine) and queenright units (avec reines). Significantly different values are indicated by different letters above bars (P<0.05 Mann-Whitney U test).

Agression du couvain en présence de reines vierges.

L'influence des reines vierges a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. Nous avons remplacé les reines fécondées par de jeunes reines vierges ailées, âgées de moins de 5 jours (n = 10) ou par des reines vierges ailées, âgées de 7 à 9 semaines (n = 10). La survie des larves royales de taille moyenne a été comparée à celle obtenue dans des unités témoins orphelines (n = 15). Aucune différence significative quant à la survie des larves n'apparaît entre ces sociétés, toutes les trois élèvent le couvain sexué femelle introduit ($P < 0,05$, test de Kruskall-Wallis suivi d'un test de Tukey). Les reines vierges sont donc incapables d'induire l'élimination des larves royales.

Rôle éventuel d'une phéromone induisant l'agression.

Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé une série d'expériences comparant le nombre de larves royales survivantes dans trois situations différentes: (i) en présence de deux cadavres frais de femelles fécondées, (ii) en présence de deux corps de reines mortes lavées dans du pentane, (iii) en présence de deux reines vivantes (témoin). Dans le cas d'utilisation de reines mortes, les cadavres ont été renouvelés chaque 12 heures et l'expérience a été limitée à 48 heures. Les cadavres frais de reines se révèlent actifs (fig. 4), mais toutefois moins que des reines vivantes (respectivement, 3,25 ± 1,39 et 0 larves royales survivantes; $P < 0,005$, test U de Mann-Whitney). A l'inverse, les reines mortes et lavées au pentane sont totalement inefficaces. Les unités pourvues de cadavres lavés se comportent comme des unités orphelines (fig. 4). Une substance chimique émise par les reines fécondées vivantes semble donc impliquée dans le comportement agressif des ouvrières. Cette substance est susceptible de rester active au moins 12 heures sur des

cadavres.

La phéromone royale semble au moins en partie volatile: comparés à des unités témoins orphelines, des élevages comprenant deux reines fécondées vivantes encagées éliminent les larves royales (fig. 5). Cet effet est cependant moins prononcé que lors de l'utilisation de reines libres, indiquant que le contact direct avec la femelle fécondée renforce son efficacité.

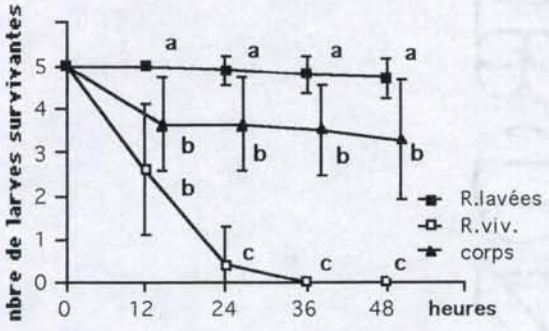


Figure 4. Mortalité de larves royales (X ± SD) en présence de 2 cadavres royaux (corps, n=8), 2 cadavres lavés au pentane (R.lavées, n=10), 2 reines vivantes (R.viv., n=5). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05 test de Kruskall-Wallis, test de Tukey).

Mortality of queen larvae (X ± SD) in the presence of 2 queen corpses (corps, n=8), 2 corpses washed in pentane (R.lavées, n=10), 2 queens queens alive (R.viv., n=5). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Kruskall-Wallis test, Tukey test).

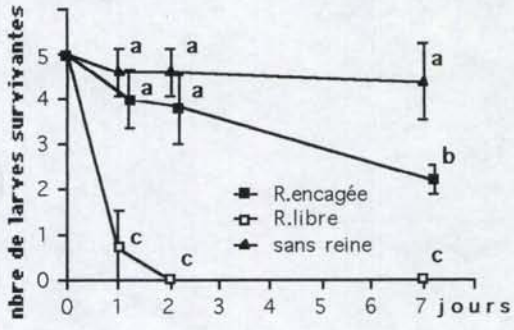


Figure 5. Mortalité de larves royales (X ± SD) en présence de 2 reines vivantes encagées (R.encagées, n=10), 2 reines libres (R.libres, n=5), ou dans des unités orphelines (sans reines, n=5). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (P< 0,05 test de Kruskall-Wallis, test de Tukey).

Mortality of queen larvae (X ± SD) in the presence of 2 queens alive in cage (R.encagées, n=10), 2 free queens (R.libres, n=5), or in queenless units (sans reines, n=5). Values followed by different letters are significantly different (P<0.05 Kruskall-Wallis test, Tukey test).

DISCUSSION

Le rôle des reines de fourmis dans le développement du couvain royal est connu (BRIAN, 1980; PASSERA, 1984; FLETCHER et ROSS, 1985; BUSCHINGER, 1990). On peut admettre que la reine émet une ou plusieurs phéromones de déclenchement qui déterminent les ouvrières nourrices à alimenter modérément les larves femelles encore bipotentielles. Soumises à un tel régime, les larves s'engagent dans la voie ouvrière. En l'absence de reine, donc de phéromones royales, certaines larves sont suralimentées et s'engagent dans la voie royale (BONAVITA-COUGOURDAN et PASSERA, 1978; PASSERA et SUZZONI, 1991). L'existence de telles phéromones n'a encore été démontrée que pour un nombre réduit d'espèces: *Monomorium pharaonis* (BERNDT, 1977), *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1980), *Solenopsis invicta* (VARGO et FLETCHER, 1986; VARGO, 1988). La fourmi d'Argentine rentre aussi dans cette catégorie (VARGO et PASSERA, 1991).

Un mécanisme un peu différent, impliquant des agressions, se rencontre chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973a,1975b). En réglant l'activité des ouvrières nourrices, la reine s'efforce de raccourcir la période d'alimentation des larves ce qui a pour effet de déclencher la métamorphose en ouvrière. Les larves qui échappent à ce contrôle entrent en diapause hivernale et ont toutes les chances au printemps suivant de se nymphoser en reines. La reine pondeuse peut alors intervenir en urgence en amenant les ouvrières à mordre ces larves ce qui a pour effet de hâter la métamorphose et par conséquent leur

transformation en ouvrières.

Un tel mécanisme apparaît sous une forme encore plus radicale chez *Monomorium pharaonis*. Chez cette espèce vagabonde qui présente de nombreux points communs avec la fourmi d'Argentine (PASSERA, 1993), l'introduction de larves sexuées déclenche immédiatement un comportement agressif de la part des ouvrières (EDWARDS, 1991). En moins de 10 minutes, les larves sexuées sont attaquées, leur cuticule est déchirée et elles sont dévorées par les ouvrières. Les résultats que nous présentons ici sont assez comparables: en présence d'une reine fécondée, les larves royales sont victimes d'une attaque et sont détruites. La rapidité d'intervention des ouvrières est toutefois moins rapide que chez *M. pharaonis* puisque l'élimination demande au moins 24 heures. Elle est beaucoup plus comparable à celle notée par VARGO & FLETCHER (1986) chez *S. invicta*.

Le comportement agressif des ouvrières d'*I. humilis* implique un double processus de reconnaissance: les ouvrières nourrices doivent d'abord percevoir la présence royale, et doivent identifier les larves à détruire. Concernant le premier aspect, nos résultats démontrent l'existence d'une ou de plusieurs phéromones royales qui déclenchent le comportement agressif des ouvrières. Cette phéromone reste active au moins pendant 12 heures sur les cadavres de reines, quoiqu'elle soit moins efficace que celle produite par une reine vivante. Cette baisse d'activité peut être due à une évaporation de la phéromone et/ou à sa dégradation progressive (oxydation par exemple). On ne peut aussi exclure un renforcement par des stimulations tactiles au contact d'une reine vivante. Il est important de noter que cette phéromone possède au moins une partie volatile qui agit à distance à travers les mailles d'une grille. Chez *P. pygmaea* (PASSERA, 1980), *S. invicta* (VARGO, 1988) ou encore chez *M. pharaonis* (EDWARDS, 1991), les phéromones de déclenchement semblent non volatiles, nécessitant un contact direct avec le corps de la reine. Elles n'agissent jamais à distance.

Concernant l'identification du couvain à détruire, nos travaux montrent clairement que les ouvrières différencient les larves mâles qui sont épargnées, des larves royales qui sont attaquées. C'est là un résultat que l'on peut comparer à celui obtenu par BRIAN (1981) chez *M. rubra*: les larves mâles sont traitées différemment par les ouvrières selon que la société est orpheline ou non, indiquant par là qu'elles sont identifiées. Par contre, chez *S. invicta* (VARGO & FLETCHER, 1986) et *M. pharaonis* (EDWARDS, 1991), chez lesquelles il semble très complexe de différencier le sexe des larves, des lots de larves sexuées introduits dans des colonies pourvues de reines sont totalement détruits, indiquant que les ouvrières ne savent pas différencier les deux sexes.

Chez *I. humilis*, il est important de remarquer que la destruction du couvain royal est fonction de son degré de développement. La destruction est très efficace lorsque les larves royales sont petites (moins de 2 mm) ou de taille moyenne (de 2 à 2,5 mm) (respectivement, mortalité au jour 7 = 82% et 86%). Les larves royales bien développées (> à 3mm) sont beaucoup moins attaquées et les prénymphes et nymphes ne le sont presque pas (respectivement, mortalité au jour 7 = 44%, 10% et 8%). C'est là une preuve supplémentaire des capacités de discrimination des ouvrières. En fait, il semble que la capacité de destruction soit d'autant plus forte que la larve est proche du point de divergence reine/ouvrière.

Nous manquons encore de données relatives à la connaissance du signal permettant la discrimination du sexe et de la caste par les ouvrières. Il peut bien sûr être d'origine chimique, chaque larve portant selon son sexe, son phénotype et son âge, une signature particulière. C'est ainsi que chez *Myrmica rubra* les larves du troisième et dernier stade susceptibles d'évoluer en larves royales après la diapause hivernale sont mordues par les ouvrières en présence d'une reine. Ces larves sont manifestement identifiées par les ouvrières par l'intermédiaire d'un signal chimique largement répandu sur la surface de leur corps (BRIAN, 1975b). Chez de nombreuses epèces dont *Camponotus vagus* (BONAVITA-COUGOURDAN et coll., 1988), les ouvrières sont susceptibles de différencier les larves de leur société et les larves issues de sociétés étrangères; le spectre de leurs hydrocarbures cuticulaires présentant des patterns qui leurs sont propres. Mieux encore, la signature chimique est différente à l'intérieur d'une même société entre larves jeunes et

larves âgées (BONAVITA-COUGOURDAN et coll., 1990). Selon EDWARDS (1991) un signal physique pourrait également être mis en cause. Un examen des larves ouvrières et royales au microscope à balayage, chez *M. pharaonis*, révèle de grandes différences de pilosité entre les deux types de larves. Cette pilosité aiderait les ouvrières à distinguer les deux phénotypes. Enfin on ne peut exclure un signal comportemental: le fait que les prénymphes et les nymphes royales sont épargnées chez *I. humilis* alors que ces formes n'ont plus de contact nourricier avec les ouvrières, pourraît impliquer que des comportements spécifiques associés aux mouvements des pièces buccales jouent un rôle dans la reconnaissance des larves.

REFERENCES

BERNDT, K.P., 1977. Physiology of reproduction in the pharaoh's ant (*Monomorium pharaonis*). 1. Pheromone mediated cyclic production of sexuals. *Wiadomos Parazytologiczne 23*: 163-166.

BONAVITA-COUGOURDAN, A., J.L. CLEMENT & C.L LANGE, 1988. Reconnaissance des larves chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. Phénotypes larvaires des spectres d'hydrocarbures cuticulaires. *C. R. Acad. Sc., Paris 306*: 299-305.

BONAVITA-COUGOURDAN, A., J.L. CLEMENT & A. POVEDA, 1990. Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de reconnaissance chez les fourmis. Le code d'information complexe de *Camponotus vagus*. *Actes Coll. Insectes Sociaux 6*: 273-280.

BONAVITA-COUGOURDAN, A. & L. PASSERA, 1978. Etude comparative au moyen d'or radioactif des régimes alimentaires des larves d'ouvières et des larves de reine chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Ins. Soc. 25* : 275-287.

BRIAN, M.V., 1973a. Caste control through worker attack in the ant *Myrmica*. *Ins. Soc. 20*: 87-102.

BRIAN, M.V., 1973b. Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav. 21*: 691-698.

BRIAN, M.V., 1975a. Caste determination through a queen influence on diapause in larvae of the ant *Myrmica rubra*. *Ent. Exp. Appl. 18*: 429-442.

BRIAN, M.V., 1975b. Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav. 23*: 745-756.

BRIAN, M.V., 1980. Social control over sex and caste in bees, wasps and ants. *Biol. Rev. 55*: 379-415.

BRIAN, M.V., 1981. Treatment of male larvae in ants of the genus *Myrmica*. *Ins. Soc. 28*: 161-166.

BRIAN, M.V., R.M. JONES & J.C. WARDLAW, 1981. Quantitative aspects of queen control over reproduction in the ant *Myrmica*. *Ins. Soc. 28*: 191-207.

BUSCHINGER, A., 1990. Regulation of worker and queen formation in ants with special reference to reproduction and colony development. In: *Social insects, an evolutionary approach to caste and reproduction* (W. Engels ed.), Springer-Verlag, Berlin pp. 37-57.

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.

FLETCHER, D.J.C. & K.G. ROSS, 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol. 30*: 319-343.

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

MARCHAL, P., 1917. La fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis* Mayr). *Bull. Soc. Et. Vulg. Zool. Agric., Bordeaux 16*: 23-26.

MARKIN, G.P., 1970. The seasonal life of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae) in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am. 63*: 1238-1242.

PASSERA, L., 1980. La fonction inhibitrice des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr.: Rôle des phéromones. *Ins. Soc. 27*: 212-225.

PASSERA, L., 1984. L'organisation sociale des fourmis. Privat, Toulouse 360 pp.

PASSERA, L., 1993. Characteristics of tramp species. In: *Exotic ants: biology, impact and control of introduced species.* (D.F. Williams ed.), Westview Press, Boulder (in press).

PASSERA, L. & J.P. SUZZONI, 1991. Role of morphogenetic hormones in caste polymorphism in ants. In: *Morphogenetic Hormones in Arthropods*. (A.P. Gupta ed.), Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey *3*: 400-430.

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

VARGO, E.L., 1988. A bioassay for a primer pheromone of queen fire ants (*Solenopsis invicta*) wich inhibits the production of sexuals. *Ins. Soc. 35*: 382-392.

VARGO, E.L. & D.J.C. FLETCHER, 1986. Evidence of pheromonal queen control over the production of male and female sexuals in the fire ant *Solenopsis invicta. J. Comp. Physiol. A. 159*: 741-749.

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.

VARGO, E.L. & L. PASSERA, 1992. Gyne development in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*: role of overwintering and queen control. *Physiol. Entomol. 17*: 193-201.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 55-62 (1993)

SEX-RATIO PRIMAIRE ET SEX-RATIO OPERATIONNELLE CHEZ LA FOURMI D'ARGENTINE

Serge ARON & Luc PASSERA

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664)
Université Paul-Sabatier, F - 31062 Toulouse Cedex (France)

Résumé: L'analyse de l'évolution de la sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes à la ponte) et de la sex-ratio opérationnelle (rapport nymphes mâles:nymphes femelles) en fonction du cycle biologique annuel chez *I. humilis* indique que les reines pondent de manière différentielle au cours du temps. Alors que la sex-ratio primaire est proche de 1:1 à la sortie d'hibernation, elle chute rapidement pour atteindre 1:2 à 1:3 au printemps et en été. Des résultats obtenus en laboratoire confirment l'influence déterminante exercée par la température sur la sex-ratio primaire. Cette dernière semble par contre ne pas dépendre de l'âge des reines (jeunes et fraîchement fécondées, ou âgées de plusieurs mois). La sex-ratio opérationnelle présente une évolution similaire à la sex-ratio primaire quoiqu'elle soit sensiblement décalée dans le temps. La période d'élevage des nymphes mâles couvre largement celle des nymphes royales, et des nymphes mâles sont présentes en dehors de la période de reproduction. Cependant, alors que des oeufs haploïdes sont pondus pendant toute l'année (nous ne possèdons aucune information relative à la sex-ratio primaire en automne), les nymphes mâles disparaissent en été. Ceci traduit clairement un contrôle de la sex-ratio opérationnelle par les ouvrières. Nous pouvons nous attendre à ce que la sex-ratio à l'état adulte chez *I. humilis* soit le produit d'un double contrôle établi à la ponte et à l'état larvaire, respectivement en fonction des saisons et de la composition des sociétés.

Mots-clés: *Iridomyrmex, fourmi d'Argentine, sex-ratio.*

Abstract: Primary and operational sex-ratios in the Argentine ant

Analysis of the evolution of both primary sex-ratio (ratio haploïd eggs:diploïd eggs laid by queens) and operational sex-ratio (ratio male pupae:female pupae) show that the production of both sexes varies according to the annual biological cycle in the Argentine ant. Whereas the primary sex-ratio is close to 1:1 at the end of winter, it rapidly decreases to 1:2 or 1:3 in spring and summer. Laboratory experiments confirm that temperature greatly influences the primary sex-ratio. The latter seems however independant of the queens'age (young, recently fertilized queens, or queens aged several months). The operational sex-ratio varies during the year similarly as the primary ratio, but is delayed in time. Male pupae are produced during a longer period than queen pupae, and they are present even after the mating period. Nevertheless, whereas haploïd eggs are laid all along the year (no information about sex-ratio in autumn are yet available), field experiments indicate that male pupae are completely lacking in summer. This clearly shows that the operational sex-ratio is under control of workers. It leads us to hypothesize that the control of sex-ratio in the Argentine ant is exerted both during egg-laying and larval growth, respectively according to the seasons and the social structure of the colonies.

Key words: *Iridomyrmex, Argentine ant, sex-ratio.*

INTRODUCTION

L'haplodiploïdie constitue un facteur fondamental ayant favorisé l'évolution du comportement social chez les hyménoptères (HAMILTON, 1964; 1967; WILSON, 1975; TRIVERS et HARE, 1976; mais voir également ALEXANDER et SHERMAN, 1977; Anderson, 1984). Un tel mécanisme de détermination sexuelle, par lequel les femelles sont diploïdes et issues d'oeufs fertilisés, et les mâles sont haploïdes et issus d'oeufs non fécondés (par parthénogenèse arrhénotoque), entraîne des asymétries quant aux parentés génétiques entre les membres de la colonie. Conformément à la théorie de la sélection de parentèle *(kin selection)*, de telles asymétries auraient conduit les ouvrières à favoriser la descendance de leurs parents aux dépens de leur propre descendance afin de maximiser leur succès reproductif *(inclusive fitness)*. Paradoxalement, de telles asymétries et la recherche d'un meilleur succès reproductif génèrent également des conflits d'intérêt entre reines et ouvrières d'une même société quant à l'origine et à la sex-ratio de la descendance sexuée (TRIVERS et HARE, 1976; PAMILO, 1991). Ces conflits s'expriment en termes de production et d'investissement à accorder à chacun des deux sexes mâles et femelles, et se manifestent lors de deux épisodes particuliers du cycle: celui qui conduit à l'élevage des individus reproducteurs jusqu'à une sex-ratio avantageuse, et celui qui conduit à élever au sein du sexe femelle tel ou tel des deux phénotypes reines et ouvrières. Afin de maximiser leur succès reproductif, les reines tendraient à monopoliser la production des deux sexes, et à en favoriser une proportion identique. Les ouvrières, pour leur part, peuvent maximiser leur succès reproductif soit en assurant la production du couvain mâle (par remplacement du couvain mâle issu des reines par leur propre ponte), soit en biaisant le rapport des sexes produit par les reines vers le sexe femelle, en éliminant les mâles à diverses étapes de leur ontogenèse. Chez certaines espèces de fourmis, les ouvrières ne pondent cependant pas d'oeufs reproducteurs. Elles ne peuvent donc influencer la sex-ratio que par le strict contrôle du couvain produit par les reines. Ce contrôle est possible dans la mesure où les ouvrières soignent et nourrissent le couvain, ce qui leur permet d'influencer non-seulement le rapport des sexes males:femelles par destruction de l'un ou l'autre sexe, mais également le rapport des castes reines:ouvrières au sein de la descendance diploïde. La part des ouvrières dans le contrôle de la croissance de la colonie, et donc dans l'établissement d'une sex-ratio déterminée, est évaluée avec d'autant plus de précision que l'on peut estimer la proportion de chacun des deux sexes produits par la (ou les) reine(s). En d'autres termes, quoique les ouvrières aient la possibilité de favoriser la proportion d'un sexe par rapport à l'autre, leur "marge de manoeuvre" reste directement dépendante du couvain initialement pondu par les reines. De manière surprenante, en dépit de son importance théorique et de ses conséquences sur le plan biologique, la proportion d'oeufs haploïdes (mâles) et d'oeufs diploïdes (femelles) produits par les reines n'a à ce jour jamais été étudiée d'un point de vue expérimental chez les insectes sociaux.

Le travail proposé s'inscrit dans une étude globale consacrée aux stratégies de la reproduction chez la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (KELLER, 1988; PASSERA et coll., 1988a, b; VARGO et PASSERA, 1991, 1992; KELLER et PASSERA, 1992; PASSERA et KELLER, 1992; BACH et coll., ce volume). Il a pour objectif de clarifier certains des mécanismes biologiques et comportementaux impliqués dans l'établissement de la sex-ratio chez cette espèce, ceci par une analyse de l'évolution de la sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes à la ponte) et de la sex-ratio opérationnelle (rapport nymphes mâles:nymphes femelles) en fonction du cycle biologique annuel. La fourmi d'Argentine semble être un matériel intéressant pour une telle étude. Cette espèce constitue des sociétés unicoloniales extrêmement populeuses de plusieurs millions d'individus, polygynes, et polycaliques. L'accouplement est intranidal; seuls les mâles essaiment, assurant la fertilisation des femelles dans des nids adjacents (MARKIN, 1970; PASSERA et KELLER, 1990). De telles caractéristiques biologiques conduisent à un coefficient de parenté entre reines et ouvrières d'un même nid proche de zéro (KAUFMANN et coll., 1992). Les ouvrières ne produisent pas d'oeufs

reproducteurs, les oeufs haploïdes sont donc exclusivement pondus par les reines. Par ailleurs, KELLER et coll. (1989b) ont montré l'existence d'un "régicide" au cours duquel plus de 90% des reines sont éliminées au début de la période de reproduction (mai-juin), et remplacées par de jeunes femelles. Les reines d' *I. humilis* ont donc une durée de vie relativement brève, de l'ordre de 1 an. Il est dès lors aisé de suivre l'évolution de la sex-ratio primaire en fonction de l'âge des reines chez cette espèce.

MATERIEL ET METHODES

Sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes à la ponte)

Trois à cinq colonies de ponte, chacune constituée de 25 reines et 600 ouvrières, sont réalisées à partir d'individus fraîchement prélevés en nature (Port-Leucate, France) à différentes périodes de l'année. Nous sommes assurés que toutes les reines récoltées dans nos échantillons sont fécondées: les reines vierges sont généralement tuées ou gardent leurs ailes tant qu'elles ne sont pas fécondées (KELLER et PASSERA, 1992) . Les colonies de ponte sont nourries *ad libitum* d'une solution de saccharose (0,5 M), ainsi que d'un complexe alimentaire (KELLER et coll., 1989a) et de grillons tous les deux jours. La méthode utilisée repose sur la technique de *squash* d'oeufs (GABE, 1968; VAN DIJKEN, 1991). Des oeufs d'âge déterminé (environ 96 heures à 25°C) sont isolés dans une goutte de solution d'orcéine acéto-lactique (L.A.O. 2%) assurant la coloration des chromosomes. Les préparations sont alors écrasées sous forte pression afin d'obtenir une monocouche cellulaire. Après 24 heures, elles sont observées à fort grossissement en microscopie optique à immersion d'huile, et les chromosomes sont comptés afin d'établir le rapport des oeufs haploïdes et diploïdes à la ponte (n=8 chez les mâles, 2n=16 chez les femelles - CROZIER, 1968). Dans tous les cas, la détermination du sexe d'un oeuf repose sur l'observation de plusieurs noyaux d'une même préparation.

Afin de cerner l'influence de la température sur la sex-ratio primaire, des colonies de ponte (25 reines matures et 600 ouvrières) sont constituées à partir d'un stock contenant un pool de 150 reines élevées en laboratoire depuis plusieurs mois. La proportion d'oeufs haploïdes et diploïdes pondus par les reines est observée après que les colonies aient été successivement maintenues plus de 3 semaines à 25 ± 2°C, 18 ± 2°C, 12 ± 2 °C, et retour à 25 ± 2°C.

Sex-ratio opérationnelle (rapport mâles:femelles à l'état nymphal)

Simultanément à notre analyse relative à la sex-ratio primaire, nous avons tenté de suivre l'évolution de la sex-ratio opérationnelle au cours du cycle annuel de l'espèce. Pour chaque période étudiée, 10 échantillons de couvain et d'ouvrières sont récoltés au hasard à partir d'une vingtaine de nids répartis sur une aire de plusieurs hectares, et appartenant à une même population. De chaque échantillon, nous avons isolé 10 sous-échantillons d'environ 100 nymphes afin de mesurer la proportion d'entre-elles appartenant aux castes ouvrières, mâles et femelles. Néanmoins, en période de faible production nymphale, la proportion de chaque caste fut calculée sur l'ensemble de l'échantillon récolté.

RESULTATS

Sex-ratio primaire

Les résultats présentés à la figure 1.a montrent l'existence d'une modification de la sex-ratio primaire en fonction de la saison. Alors que les reines semblent pondre une proportion identique d'oeufs de chaque sexe à la sortie de l'hiver (47% mâles, 53% femelles), le nombre d'oeufs haploïdes produit décroît au cours du temps, et la sex-ratio au printemps atteint un rapport proche de 1:2 (haploïdes:diploïdes). Elle semble alors se

stabiliser en faveur du sexe femelle (la proportion d'oeufs haploïdes oscillant autour de 30%) pour ne présenter que de très légères modifications au printemps et en été, lorsque les reines sont en pleine saison de ponte. Nous ne possédons encore aucune information quant à l'évolution de la sex-ratio en automne et à l'entrée en hibernation (octobre - novembre).

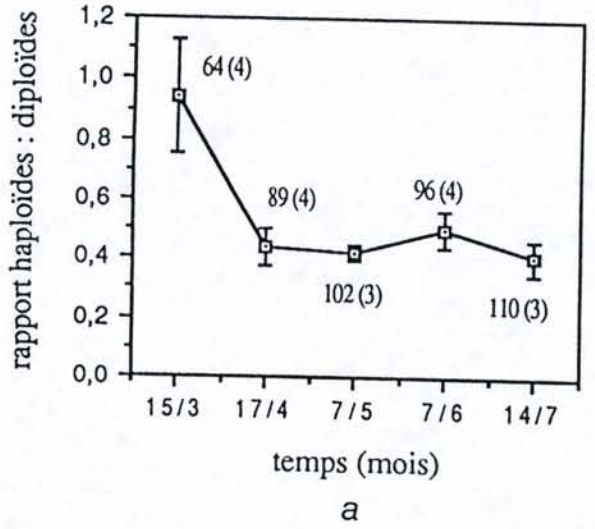
Lors des premières observations de terrain, réalisées à la date du 7 mai 1992, nous avons trouvé de grandes quantités de couvain à l'état d'oeufs et de larves de premiers stades, mais un nombre très limité de pré-nymphes et de nymphes (n=149; figure 2.b). Par ailleurs, lors de cette récolte nous n'avons observé que très peu de reines. Il est probable qu'à cette époque de l'année la production du couvain sexué n'est que fraîchement initiée, et que le régicide annuel a déjà eu lieu. Les oeufs seraient alors pondus par des reines ayant échappé au régicide, et âgées d'au moins 1 an. A l'inverse, en juin les nymphes femelles sont rares; seules subsistent encore quelques femelles ailées. La production des reines est sans doute terminée et il est donc très probable que les reines désailées récoltées sur le terrain sont jeunes et fraîchement fécondées. Compte tenu que seules 10% des reines âgées échappent au régicide, on peut estimer que les oeufs pondus proviennent en grande majorité de jeunes reines fraichement fécondées. En d'autres termes, il est probable que les oeufs pondus avant juin sont issus de reines âgées de plusieurs mois, alors qu'ils sont ensuite le produit de jeunes femelles. Par conséquent, la stabilité du nombre d'oeufs haploïdes et diploïdes produits dès le mois d'avril suggère que la sex-ratio primaire ne varie pas en fonction de l'âge des reines chez *I. humilis*.

Les expériences réalisées en laboratoire confirment les résultats obtenus à partir d'animaux prélevés sur le terrain à différentes périodes de l'année (figure 1.b). Lorsque des reines élevées en laboratoire depuis plusieurs mois sont successivement maintenues à une température de 25°C et de 18°C (± 2°C) pendant 3 semaines, elles produisent une sex-ratio primaire qui varie entre 1:2 et 1:3 (haploïdes:diploïdes). La sex-ratio apparaît cependant fort différente après que ces mêmes reines aient été soumises à une période d'hibernation artificielle à 12 ± 2°C. Dans cette situation, les reines pondent une plus grande proportion d'oeufs haploïdes, et la sex-ratio atteint des valeurs de 1 mâle pour 0.7 femelle. Ce rapport chute et retrouve sa valeur initiale lorsque les reines sont replacées à 25°C pendant 3 semaines. Il est intéressant de constater qu'à sa sortie d'hibernation, la colonie contient encore 144 reines sur les 150 femelles initiales. Les reines semblent donc relativement bien supporter de basses températures en laboratoire. De plus, il apparaît une phase de latence: il s'écoule environ 7 jours après la sortie d'hibernation avant le dépôt des premiers oeufs.

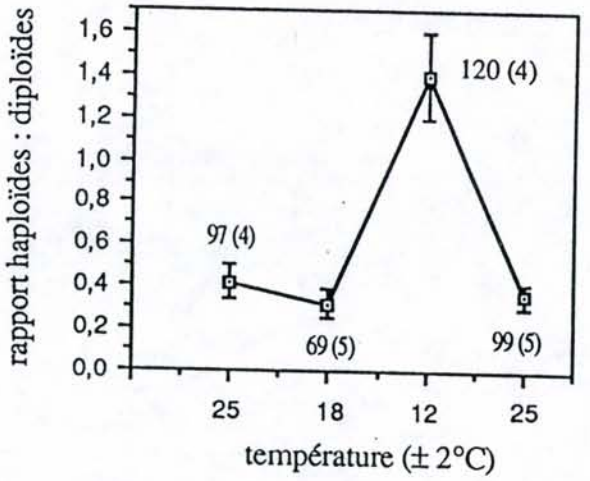
Ces résultats mettent clairement en évidence que chez la fourmi d'Argentine la sex-ratio primaire à la sortie d'hibernation est proche de 1:1, et que la température joue un rôle déterminant sur l'obtention d'un tel rapport. La sex-ratio primaire tend ensuite à se stabiliser à un rapport de 1 oeuf haploïde pour 2-3 oeufs diploïdes au printemps et en été. Des oeufs haploïdes sont donc pondus pendant une grande partie de l'année par les reines.

Sex-ratio opérationnelle

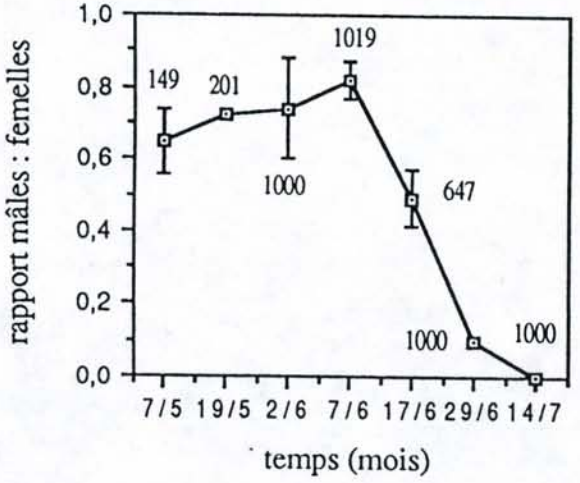
Parmi les premières nymphes apparaissant sur le terrain début mai (figure 2.a), on observe une sex-ratio de 1 mâle pour 1,6 femelles (reines + ouvrières). Ce rapport tend à s'accroître au cours du temps pour atteindre début juin une valeur proche de 1:1,2, les mâles représentant alors une proportion de 45% des nymphes produites. Bien que des nymphes mâles soient présentes jusqu'en juillet, le rapport des deux sexes est rapidement biaisé en faveur du sexe femelle. Cette chute du rapport mâles:femelles présente plusieurs origines: primo, elle correspond à la décroissance du nombre d'oeufs haploïdes pondus par les reines après la sortie d'hibernation (figure 1.a); secundo, bien que des oeufs haploïdes sont pondus pendant toute l'année, il apparaît une interruption de l'élevage des nymphes mâles, lesquelles sont de plus en plus rares sur le terrain (comparer figure 1.a et 2.a, par exemple à la date du 14 juillet); tertio, il semble qu'après la période de



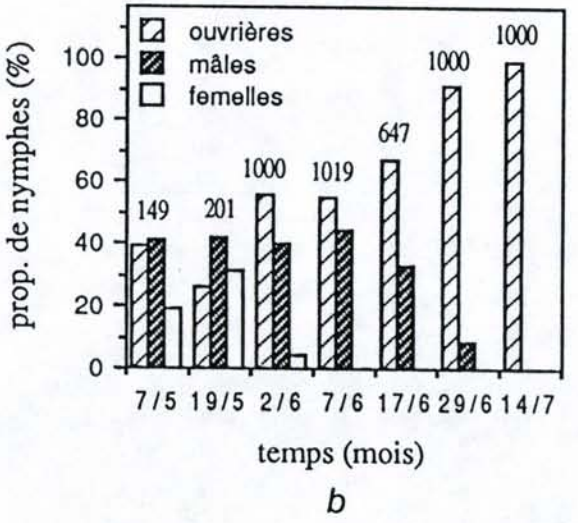
a



b



a



b

Figure 1. *Sex-ratio primaire (rapport oeufs haploïdes:oeufs diploïdes).* ***1.a.*** *Evolution annuelle (x ± e.s.) de la sex-ratio calculée à partir d'oeufs issus de reines récoltées sur le terrain.* ***1.b.*** *Variation de la sex-ratio (x ± e.s.) en fonction de la température (voir méthodes). Le nombre total d'oeufs observés et le nombre de colonies dont ils sont issus (entre parenthèses) sont indiqués dans chaque condition.*
Primary sex-ratio (haploïd eggs:diploïd eggs). ***1.a.*** *Annual evolution (x ± e.s.) of the sex-ratio reported for eggs produced by freshly collected queens.* ***1.b.*** *Evolution of the sex-ratio in function of the temperature at which colonies are reared (see methods). The total number of eggs and the number of colonies from which they are collected (brackets) are reported for each condition.*

Figure 2. *Sex-ratio opérationnelle (rapport nymphes mâles:nymphes femelles).* ***2.a.*** *Evolution annuelle (x ± e.s.) de la sex-ratio calculée à partir de nymphes récoltées sur le terrain.* ***2.b.*** *Evolution annuelle de la proportion de nymphes de chaque caste. Le nombre total de nymphes observées est indiqué pour chaque période de l'année.*
Operational sex-ratio (male pupae:female pupae). ***2.a.*** *Annual evolution (x ± e.s.) of the sex ratio reported for pupae collected in the field.* ***2.b.*** *Annual evolution of the proportion of pupae of each caste. The total number of pupae is reported for each period of the year.*

reproduction l'élevage des nymphes sexuées soit progressivement remplacé par l'élevage massif de nymphes ouvrières (figure 2.b).

Par ailleurs, comme l'indique la figure 2.b, l'élevage de nymphes royales est limité dans le temps, et se concentre principalement en mai. Non seulement il débute plus tard, mais se termine également plus tôt que l'élevage des nymphes mâles. La production des nymphes n'est donc pas synchrone dans les deux sexes.

DISCUSSION

Le contrôle de la sex-ratio primaire par les reines d'*Iridomyrmex humilis* présente deux caractéristiques intéressantes. D'une part, les reines pondent des oeufs haploïdes pendant toute l'année, ceci indépendamment de la période de reproduction. D'autre part, les reines pondent de manière différentielle au cours du temps. La ponte est proche de 1:1 à la sortie d'hibernation; comme l'indiquent les expériences réalisées en laboratoire, la température semble être un facteur déterminant influençant une telle sex-ratio primaire. Ce processus est intéressant dans la mesure où cette ponte de sortie d'hibernation qui est le fait des vieilles reines est à l'origine d'une partie des futurs sexués. Après la période des accouplements, la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les jeunes reines décroît et conduit à une asymétrie entre les sexes stable pendant une grande partie de la période de reproduction; la ponte est alors biaisée en faveur du sexe femelle selon un rapport de l'ordre de 1:2 à 1:3 (oeufs haploïdes:oeufs diploïdes). La stabilité de ce rapport au printemps et en été indique que la sex-ratio primaire varie peu - ou pas - en fonction de l'âge des reines (fraîchement fécondées, ou âgées de plusieurs mois), lequel n'est à considérer que sur 1 an compte tenu du "régicide" exercé par les ouvrières (KELLER et coll., 1989a). Afin de compléter notre étude relative à la sex-ratio primaire, divers moments clefs du cycle annuel restent encore à analyser, parmi lesquels la ponte en automne et lors de la phase d'entrée en hibernation.

Nos résultats montrent que l'élevage de nymphes royales chez la fourmi d'Argentine est relativement limité dans le temps, et est concentré au mois de mai, alors que la présence des nymphes mâles couvre une période beaucoup plus importante. De plus, les nymphes mâles sont présentes en plus grand nombre pendant toute la période de production de nymphes royales. La sex-ratio nymphale est manifestement biaisée en faveur du sexe mâle à l'échelle de la population. Ceci correspond aux résultats rapportés par MARKIN (1970) sur la même espèce, et obtenus à partir d'un rapport de poids entre chaque caste. Nos résultats sont également en accord avec les prédictions théoriques de TRIVERS et HARE (1976), PAMILO (1990, 1991) et PAMILO et ROSENGREN (1983), selon lesquelles chez les espèces de fourmis constituant des sociétés polydomiques très populeuses, se multipliant par bourgeonnement et recrutant leurs propres filles en tant que reproductrices, comme c'est le cas chez la fourmi d'Argentine, on doit s'attendre à ce que la sex-ratio et la proportion des ressources investies soient toutes deux biaisées en faveur du sexe mâle. Il est intéressant de constater que des nymphes mâles sont encore élevées pendant une période relativement longue en dehors de la période d'accouplement (la production de nymphes royales étant interrompue), ce qui doit représenter une perte importante quant à l'investissement énergétique nécessaire à leur élevage. Nous ne possédons actuellement aucune interprétation cohérente justifiant un tel phénomène.

La comparaison de la sex-ratio primaire et de la sex-ratio opérationnelle est le reflet de la contribution des ouvrières dans l'établissement de la structure des sociétés: une différence importante traduit une forte manipulation du couvain par les ouvrières (pour autant, bien sûr, que tous les oeufs pondus aient la même viabilité (VARGO et ROSS, 1989). Chez *I. humilis*, alors que des oeufs haploïdes sont pondus pendant toute l'année (au moins jusqu'en automne), les nymphes mâles disparaissent au début de l'été. Ceci traduit un contrôle de la sex-ratio opérationnelle par les ouvrières, lesquelles éliminent les mâles à divers stades de leur ontogenèse que nous ne connaissons pas précisément. Un phénomène comparable dans ses effets est également observé à l'égard du couvain sexué

femelle, lequel est détruit à l'état larvaire en présence de reines matures alors que les larves et les nymphes mâles sont dans le même temps épargnées (VARGO et PASSERA, 1991; BACH et coll., 1993). La capacité qu'ont les ouvrières d'*I. humilis* de discriminer entre le sexe, la caste et l'âge des larves a des implications importantes dans le conflit d'intérêt qui les oppose aux reines, dans la mesure où elle leur permet d'échapper aux conséquences de la théorie de la "déception sexuelle" (NONACS et CARLIN, 1990), et peuvent biaiser très tôt la sex-ratio à leur avantage. Nous ne possèdons actuellement aucune information relative au temps moyen nécessaire au développement de chaque caste, et ne pouvons donc établir la proportion d'individus élevés à partir des oeufs pondus par les reines. En d'autres termes, nous ne connaissons pas la proportion d'oeufs haploïdes et d'oeufs diploïdes qui atteignent le stade nymphal et, parmi le sexe femelle, la proportion d'oeufs à devenir royal. Par conséquent, nous ne sommes pas en mesure de quantifier avec précision la contribution des ouvrières dans l'établissement de la sex-ratio finale. Néanmoins, l'ensemble des résultats obtenus à ce jour sur les stratégies reproductrices chez la fourmi d'Argentine suggèrent fortement que la sex-ratio à l'état adulte chez cette espèce est le produit d'un double contrôle établi à la ponte et à l'état larvaire, respectivement en fonction des saisons et de la composition des sociétés.

Quoique très préliminaire, ce travail soulève un certain nombre de questions concernant les mécanismes biologiques impliqués dans l'établissement de la sex-ratio primaire, ceux réglant l'élaboration de la sex-ratio opérationnelle et leurs conséquences d'un point de vue évolutif. Par exemple comment varie la sex-ratio primaire à l'échelle individuelle? La ponte est-elle un processus markovien, et si oui, de quel ordre? Ou encore, quels sont les mécanismes physiologiques responsable de la fertilisation ou de la non fertilisation des oeufs ? Autant de questions auquelles il conviendra de répondre afin de cerner au mieux les différents paramètres à l'origine de la sex-ratio chez la fourmi d'Argentine, et chez les hyménoptères sociaux en général.

REFERENCES

ALEXANDER, R.D. and P.W. SHERMAN, 1977. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science. 196*: 494-500.

ANDERSON, M., 1984. The evolution of eusociality. *Ann. Rev. Ecol. Syst., 15*: 165-189.

BACH, D., L. PASSERA and S. ARON, 1993. Le rôle des reines dans l'agression du couvain sexué par les ouvrières de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis*. *Actes Coll. Insectes Sociaux. 8* (in press).

CROZIER, R.H., 1968. Cytotaxonomic studies on some Australian Dolichoderine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Caryologia. 21*: 241-259.

VAN DIJKEN, M.J., 1991. A cytological method to determine primary sex ratio in the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi. Entomol. exp. appl. 60*: 301-304.

GABE, M., 1968. *Techniques Histologiques*. Masson, Paris, 1113 pp.

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

HAMILTON, W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. *Science. 156*: 477-488.

KAUFMANN, B., J.J. BOOMSMA, L. PASSERA and K.N. PETERSEN, 1992. Relatedness and inbreeding in a French population of the unicolonial ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ins. Soc. 39*: 195-213.

KELLER, L., 1988. Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): an experimental study. *Anim. Behav. 36*: 159-165.

KELLER, L., D. CHERIX, and P. ULLOA-CHACON, 1989 a. Description of a new artificial diet for rearing ant colonies as *Iridomyrmex humilis, Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc. 36*: 348-352.

KELLER, L. and L. PASSERA, 1988. Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Int. J. Invert. Repr. 13*: 31-38.

KELLER, L. and L. PASSERA, 1992. Mating system, optimal number of matings, and sperm transfer in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis. Behav. Ecol. Sociobiol. 31:* 359-366.

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

MARKIN, G.P., 1970. The seasonal life cycle of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera : Formicidae), in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am. 63*: 1238-1242.

NONACS, P. and 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.

PAMILO, P., 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. 1. Sex allocation. *Am. Nat. 137*: 83-107.

PAMILO, P. and R. ROSENGREN, 1983. Sex ratio strategies in *Formica* ants. *Oïkos. 40*: 23-45.

PASSERA, L. and L. KELLER, 1990. Loss of mating flight and shift in the pattern of carbohydrate storage in sexuals of ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Comp. Physiol. B. 160*: 207-211.

PASSERA, L. and L. KELLER, 1992. The period of sexual maturation and the age at mating in *Iridomyrmex humilis*, an ant with intranidal mating. *J. Zool. 228*: 141-153.

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

PASSERA, L., L. KELLER, and J.P. SUZZONI, 1988 b. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche. 99*: 59-66.

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

VARGO, E.L. and K.G. ROSS, 1989. Differential viability of eggs laid by queens in polygyne colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta. J. Insect Physiol. 35*: 587-593.

VARGO, E.L. and 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.

VARGO, E.L. and L. PASSERA, 1992. Gyne development in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*: role of overwintering and queen control. *Physiol. Entomol. 17*: 193-201.

WILSON, E.O., 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard, University Press, Cambridge, 697 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 63-70 (1993)

IMPACT D'UNE FOURMILIERE D'*ATTA CEPHALOTES* (L.) (FORMICIDAE; MYRMICINAE; ATTINI) SUR UNE CACAOYERE EN FORMATION

Jacques H. C. DELABIE[1, 2], Antonia M. V. da ENCARNAÇÃO[1] & Irene M. CAZORLA[1, 2]

[1]Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC), CEPLAC, C.P. 7, 45600, Itabuna - Bahia (Brésil) et [2]Departamento de Ciências, Universidade Estadual de Santa Cruz, 45660, Ilhéus - Bahia (Brésil)

Résumé: L'étude d'une fourmilière adulte *d'Atta cephalotes* a été abordée dans une cacaoyère en formation à Ilhéus (Bahia, Brésil). Dans le but d'évaluer l'impact de l'activité des fourmis sur la végétation, une série d'observations furent réalisées entre 1988 et 1991: intensité de défoliation, croissance et production des plantes en fonction de leur éloignement du nid, dynamique des pistes permanentes, espèces végétales visitées. Les différentes conséquences de l'activité continue des fourmis sur les cacaoyers proches de la fourmilière furent plus particulièrement étudiées, telles que le retard de croissance, de mise en production et la mortalité des arbres défoliés par les fourmis.

Mots-clés: *Atta cephalotes, Theobroma cacao, défoliation, cacaoyère*

Abstract: Impact of an ant nest of *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae; Myrmicinae; Attini) on a young cocoa plantation.

A study of a mature ant nest of *Atta cephalotes* was carried out in a cocoa plantation at Ilhéus (Bahia, Brazil). The aim of this investigation was to evaluate the effects of the ants on vegetation. A range of observations were made between 1988 and 1991. They included leaf-cutting intensity, tree growth and pod production at varying distances from the nest, the dynamics of permanent trail and the plants species visited by the ants. The consequences of the continual activity of ants on the cocoa trees nearest to the colony were studied in greater details. Factors which were monitored were the rates of growth of the trees, pod production and also the death of trees attacked by the leaf-cutting ants.

Key words: *Atta cephalotes, Theobroma cacao, leaf-cutting, cocoa plantation*

INTRODUCTION

Les fourmis champignonnistes des genres *Acromyrmex* et *Atta* sont parmi les plus sérieux problèmes entomologiques des cultures annuelles et pérennes de la région néotropicale à cause des quantités énormes de feuillage qu'elles prélèvent dans la végétation, lequel leur sert à préparer un substrat sur lequel est élevé leur champignon symbiote. Les interrelations de ces espèces, en particulier *Atta cephalotes* (L.), avec les plantes récoltées ont déjà fait l'objet de nombreuses études (CHERRETT, 1968, 1983; HUBBELL & WIEMER, 1983; HUBBELL et *coll.*, 1984; HOWARD & WIEMER, 1986; HOWARD, 1987, 1988;

ROCKWOOD & HUBBELL, 1987; NICHOLS-ORIANS & SCHULTZ, 1989; NICHOLS-ORIANS, 1991). Cependant, d'un point de vue strictement agronomique, les conséquences des attaques d'A. *cephalotes* sur les plantes cultivées comparées à celles de plusieurs autres espèces de fourmis champignonnistes, telles que *Acromyrmex octospinosus* et *Atta sexdens,* ont été relativement peu analysées, sauf à Trinidad pour les agrumes (JUTSUM et coll., 1981; CHERRETT & JUTSUM, 1983) et le cacaoyer, *Theobroma cacao* (LEWIS, 1972).

Au Brésil, *A. cephalotes* est un sérieux problème dans les cacaoyères en formation, tant dans la région amazonienne, que dans le sud de l'état de Bahia qui est la principale région productrice de cacao du pays (ABREU & DELABIE, 1986; DELABIE, 1990). Les colonies d'A. *cephalotes* abondent dans tous les endroits à végétation arborée dense, tels que la forêt et les cacaoyères bien ombragées, alors que, dans les zones de transition, A. *sexdens sexdens* préfère les espaces ouverts pour nidifier, tout en pénétrant dans les cacaoyères pour s'y approvisionner (DELABIE, 1990).

La densité de nids d'A. *cephalotes* est toujours inférieure à deux fourmilières par un hectare dans les cacaoyères du sud de Bahia, alors qu'elle atteint 150 nids par hectare dans le cas *d'Acromyrmex subterraneus brunneus* dans la même région (DELABIE, 1990). CHERRETT (1968) et JAFFE & VILELA (1989) comptent 0.62 et 0.045 nid d'A. *cephalotes* par hectare de forêt respectivement à Trinidad et au Venezuela. CHERRETT (1968) rapporte l'existence d'une fourmilière dont la superficie apparente dépassait 400 m2 et selon LEWIS (1972), un grand nid d'*A. cephalotes* est capable de récolter environ 40.000 fragments de matériel végétal par jour.

Le présent article a pour but de présenter les résultats de trois ans et demi d'études sur les conséquences de la défoliation continue d'une cacaoyère plantée en 1984 par les ouvrières d'une fourmilière considérée contemporaine à la plantation.

MATERIEL ET METHODE

L'étude d'une fourmilière adulte d'*A. cephalotes* fut entreprise dans une plantation expérimentale de la Fazenda Unitaria du Centro de Pesquisas do Cacau à Ilhéus (Bahia, Brésil), constituée de jeunes cacaoyers plantés en 1984 à intervalles réguliers (3 x 3 m) de façon parfaitement homogène. La fourmilière étudiée peut être considérée comme étant de taille moyenne à grande puisqu'elle mesurait près de 90 m2 de superficie apparente en 1991.

Dans le but d'évaluer les conséquences de l'activité des fourrnis sur la végétation, une série d'observations furent réalisées entre 1988 et 1991 portant sur tous les cacaoyers identifiés individuellement dans un demi-hectare autour de la fourmilière: l) intensité de défoliation des arbres par les fourmis, exprimée en pourcentage du nombre total de feuilles estimé à partir de l'observation du feuillage de trois branches prises au hasard; 2) croissance des plantes prises individuellement, estimée à partir des mesures du diamètre du tronc à 50 cm au dessus du niveau du sol et de leur hauteur maximale; 3) production, utilisant la moyenne d'une série d'observations réalisées en 1990 durant la période de fructification; 4) dynamique des pistes permanentes, l'ensemble des pistes étant cartographié et mesuré mensuellement de novembre 1989 à janvier 1991; 5) autres espèces végétales visitées présentes dans la parcelle experimentale. A proximité de cette dernière, une parcelle plus ancienne, plantée en 1970 et formée par des cacaoyers en production et parfaitement développés, était, elle aussi, visitée par les fourmis, comme le témoignait l'existence de deux pistes permanentes. Cependant, comme l'activité défoliatrice des fourmis n'y paraissait que localisée à certains arbres d'ombrage, et sans conséquence apparente pour les cacaoyers qui s'y trouvaient, l'analyse n'a concerné que ceux plantés en 1984. On a surtout cherché à mettre en évidence les conséquences de la pression de défoliation continue subie par les arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière.

RESULTATS

Il est possible de distinguer deux catégories de plantes défoliées: celles proches du nid (exclusivement des cacaoyers), visitées fréquemment par les fourmis et n'étant desservies *a priori* par aucune piste permanente; celles visitées de facon plus ou moins intermittente (diverses espèces végétales et quelques pieds de cacaoyers) et desservies, au moins sur une partie de la distance qui les sépare du nid, par une piste permanente. Les autres plantes où les fourmis s'approvisionnent en feuillage sont essentiellement utilisées pour assurer l'ombrage de la cacaoyère, telles que *Trema micrantha* (Ulmaceae), *Erythrina fusca* (Fabaœae), *Ficus sp.* (Moraceae), *Inga sp.* (Mimosaceae), *Musa sp.* (Musaceae), *Citrus sp.* (Rutaceae). D'autres espèces qui envahissent la parcelle sont aussi visitées par les fourmis, telles que *Dioscorea sp.* (Dioscoreaceae), *Ichnanthus sp.* (Poaceae), *Cyathula prostrata* (Amaranthaceae), ainsi qu'une Urticaceae non identifiée. A l'exception du cacaoyer, de T. *micrantha,* d'*E. fusca* et de *Citrus sp.,* toutes ces plantes ne sont visitées qu'à une époque de l'année, qui correspond sans doute à leur période de floraison ou de renouvellement du feuillage. Pour le cacaoyer, et pour les trois autres espèces citées ci-dessus, et en raison de l'irrégularité des précipitations dans le sud de Bahia, la production de nouvelles feuilles et de fleurs est très étalée dans le temps, justifiant la fréquente activité des fourmis sur ces plantes, ce type de matériel végétal paraissant particulièrement attractif.

Probablement dû au cycle de ces plantes rencontrées dans la cacaoyère, la longueur totale des pistes permanentes s'accroît durant la saison froide. L'allongement des pistes a pour conséquence de réduire la pression de défoliation sur les plantes les plus proches de la fourmilière (Fig. 1).

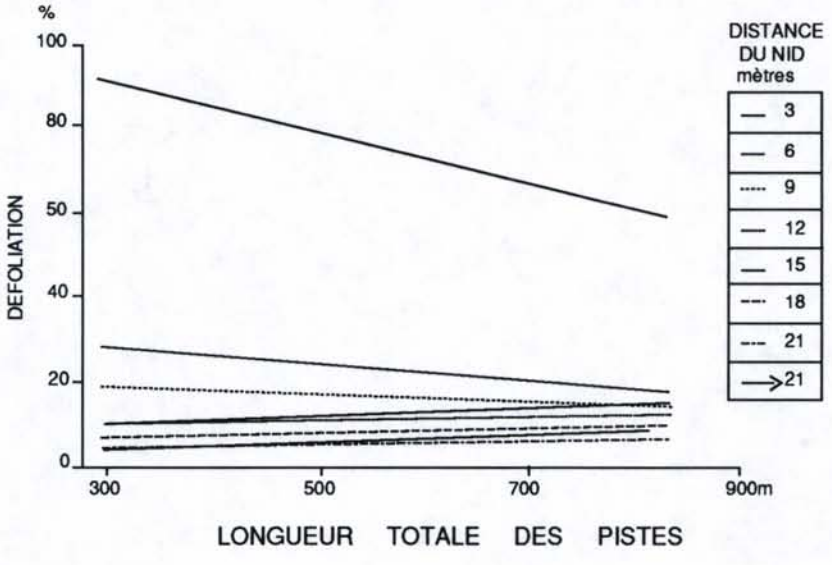


Figure 1. *Intensité de défoliation en fonction de la distance séparant les cacaoyers de la fourmilière et de la longueur totale des pistes permanentes.*
Leaf-cutting intensity as a function of the distance between cocoa trees and the ant nest and also the total lenght of permanent trails.

L'activité défoliatrice des fourmis est particulièrement sensible à proximité du nid et durant la période où les arbres sont plus durement touchés, on observe la perte de jusqu'à 95 % de feuillage pour le rang de cacaoyers le plus proche de la fourmilière. Cette intensité de défoliation s'amenuise progressivement quand on s'éloigne de celle-ci jusqu'à environ 9 mètres, seuil au delà duquel la découpe de feuilles se manifeste à peu près de la même

façon dans toute la parcelle, c'est-à-dire qu'elle est extrêmement irrégulière dans le temps et dans l'espace.

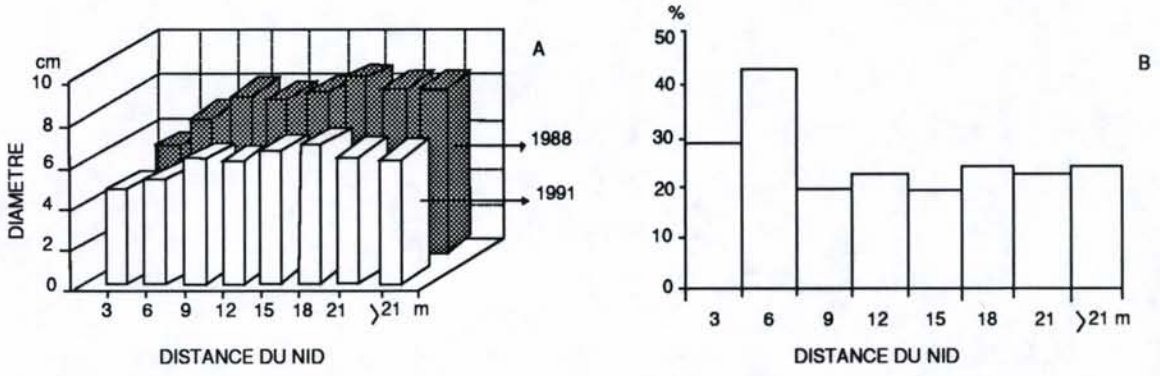


Figure 2. *Variation du diamètre moyen des arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Taux de croissance entre 1988 et 1991.*
Variation of (A) the average diameter of the cocoa trees and (B) change in diameter between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

Deux autres paramètres étudiés montrent aussi que l'influence des fourmis sur la végétation est sensible jusqu'à au moins 6 mètres: le diamètre moyen des cacaoyers en fonction de leur distance à la fourmilière (Fig. 2A) et leur hauteur moyenne (Fig. 3A). En outre, la défoliation répétée des arbres les plus proches du nid était responsable de la mort de 12 d'entre eux en 1991 dans les 9 premiers mètres (Fig. 4). Cette mortalité se distribue de la même façon que le déficit de croissance des arbres décrit précédemment, diminuant du centre vers la périphérie du territoire de la fourmilière. La comparaison des mesures de déficit de croissance en diamètre, effectuées en 1988 et en 1991 (Fig. 2B), permet aussi de montrer que les plantes survivantes proches de la colonie ont tendance à récupérer leur retard grâce à un effet de clairière qui favorise leur développement et qui doit, à terme, masquer partiellement les conséquences négatives de l'attaque des défoliateurs. Cette observation est moins nette quand le paramètre utilisé est la hauteur maximale atteinte par les plantes (Fig. 3B), mais ceci est dû au fait que l'effet de clairière se manifeste plus par un élargissement du feuillage que par une croissance verticale en raison de la diminution de la compétition entre les cacaoyers pour la lumière.

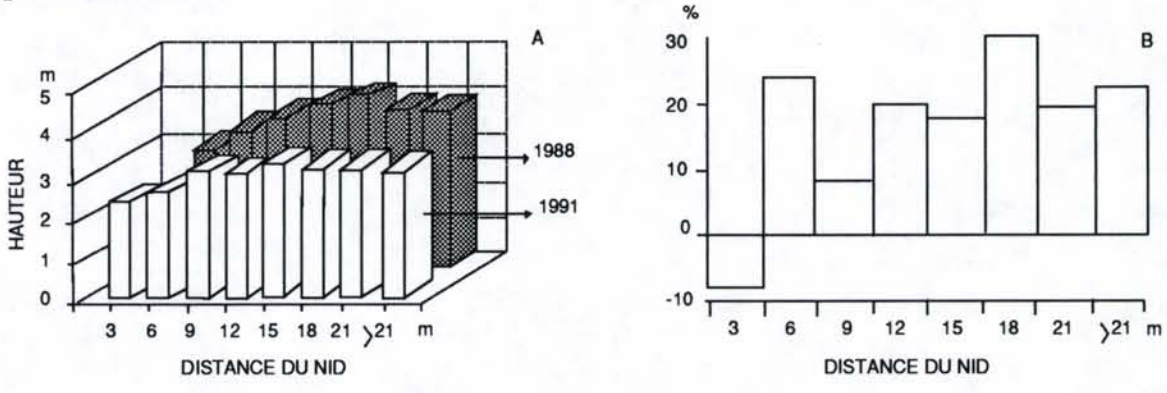


Figure 3. *Variation de la hauteur maximale moyenne des arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Taux de croissance entre 1988 et 1991.*
Variation of (A) the average maximal height of the cocoa trees and (B) change in height between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

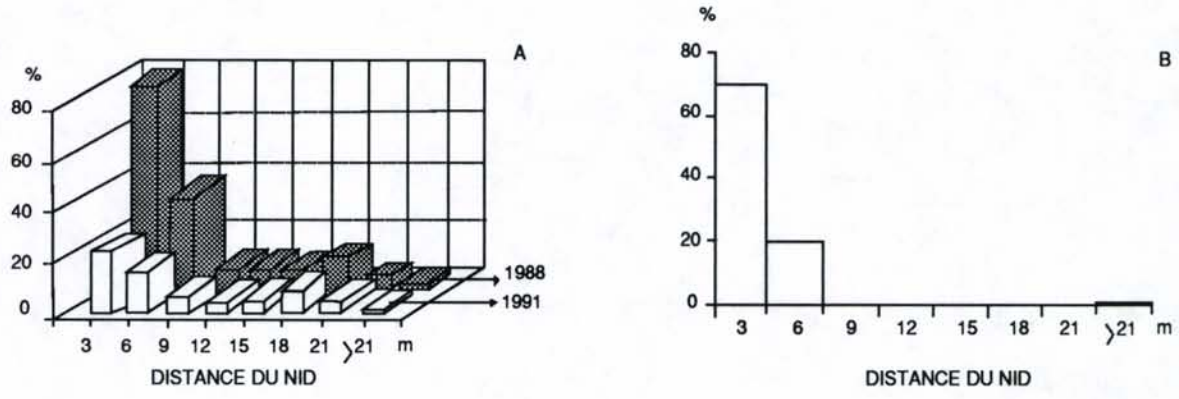


Figure 4. *Mortalité relative des cacaoyers en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Evolution de la mortalité entre 1988 et 1991.*
Variation of (A) death rate of the cocoa trees and (B) change in death rate between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

Le début de production des cacaoyers étudiés, observé dès 1989, mais quantifié seulement en 1990, est exprimé par le nombre moyen de chérelles (fruits qui viennent d'être fécondés) et de cabosses observées par plante. Il subit un retard qui se distribue de la même facon que précédemment (Fig. 5), et est perçu jusqu'à environ 9 mètres de la fourmilière. Ce retard pouvait être *a priori* dû à deux facteurs indépendants ou complémentaires: 1) déficit de production dû au retard de développement du feuillage (chez le cacaoyer, la production est directement liée à la superficie foliaire); 2) attaque intensive des fourmis sur les inflorescences et les chérelles des arbres les plus proches du nid. Cependant, sachant qu'un grand nombre de chérelles sont naturellement éliminées par un processus physiologique, le fait que soit constante la proportion du nombre de chérelles sur celui de cabosses arrivant effectivement à maturité (Fig. 6) montre que les fourmis ne sont pas responsables de la perte de jeunes fruits, une fois les fleurs fécondées. Toutefois, l'hypothèse d'un effet négatif des fourmis sur les fleurs non fécondées ne peut être écartée.

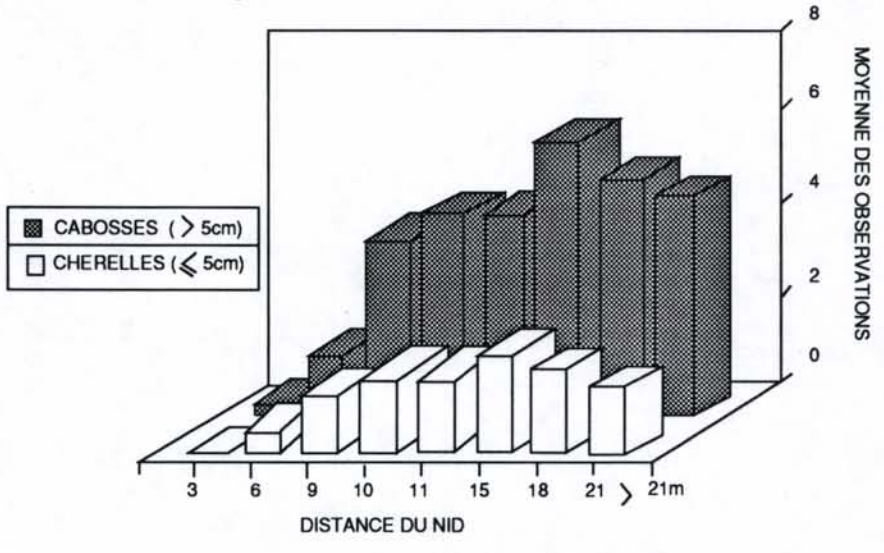


Figure 5. *Nombre moyen de chérelles et de cabosses observées pendant la période de fructification de 1990 en fonction de l'éloignement de la fourmilière.*
Average number of sherelles and pods observed during the 1990 fructifying period as a function of the distance of trees from the ant nest.

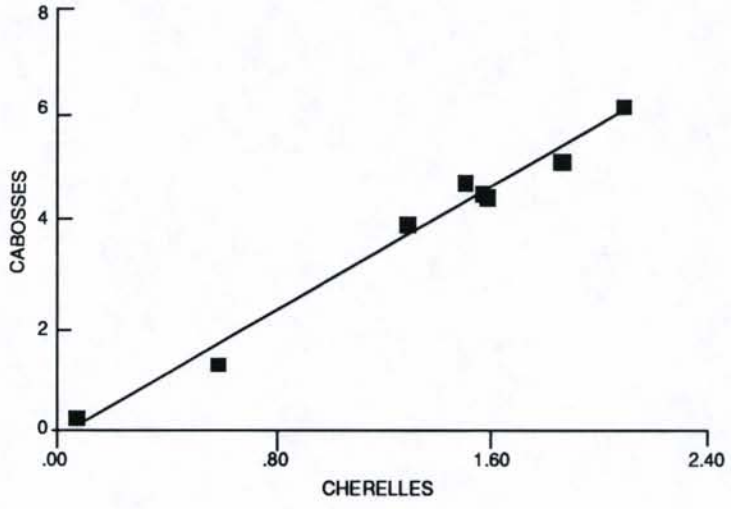


Figure 6. *Relation entre le nombre moyen de chérelles et celui de cabosses présentes sur les arbres. Relation between the average number of sherelles with the number of pods on trees.*

DISCUSSION

En termes agronomiques, la mortalité de 12 plantes directement provoquée par l'activité défoliatrice des fourmis champignonnistes à proximité de leur nid correspond à 1% du nombre de cacaoyers dans un hectare planté régulièrement à 3 mètres d'intervalle. Considérant l'effet des fourmis sur les plantes survivantes, on peut aussi estimer grossièrement entre 1 et 2 % le déficit de production occasionné par un nid adulte d'*A. cephalotes* dans un hectare de cacaoyère.

Certains auteurs ont discuté le fait que le comportement défoliateur spécifique des fourmis champignonnistes traduisait (CHERRETT, 1983), ou non (FOWLER & STILES, 1980) une gestion des ressources de leur territoire. L'attraction des fourmis pour certains végétaux ou certains organes de végétaux repose sur une série de facteurs, tels que l'épaisseur, la consistance, la présence ou l'absence de certains constituants secondaires (allélochimiques) qui sont eux-même sujets à des variations saisonnières ou résultent d'une altération de la physiologie de la plante (FOWLER & STILES, 1980; HUBBELL & WIEMER, 1983; HUBBELL et coll., 1984; HOWARD & WIEMER, 1986; HOWARD, 1987, 1988; ROCKWOOD & HUBBELL, 1987; BRISTOW, 1988; NICHOLS-ORIANS & SCHULTZ, 1989; NICHOLS-ORIANS, 1991).

Notre étude des conséquences de la défoliation d'une cacaoyère par *A. cephalotes* plaide en faveur des arguments de FOWLER and STILES (1980). En effet, le cacaoyer paraît être attractif pratiquement toute l'année pour les fourmis à la recherche de substrat végétal. La pression de défoliation est maintenue constante sur les arbres de cette espèces proches du nid, alors qu'elle est irrégulière sur la plupart des autres espèces végétales présentes dans la cacaoyère. Le choix de la plante cible par les défoliateurs se fait donc sans doute surtout sur des critères opportunistes en fonction de ce que chaque espèce a à offrir aux fourmis à la recherche de matériel végétal.

Enfin, l'observation d'un effet de clairière dans les parties du territoire de la fourmilière les plus atteintes par la défoliation témoigne de divers mecanismes qui pourraient autoréguler les populations des deux groupes d'organismes considérés: plantes d'un côté, fourmis défoliatrices de l'autre. En effet, ayant dépassé un certain point de leur développement, les arbres survivants proches du nid sont favorisés par la clairière (et peut-être aussi par l'enrichissement du sol en matières organiques) et compensent d'une certaine façon leur

retard de croissance. La défoliation des plantes une fois adultes ne paraît plus avoir de conséquences significatives sur la croissance, la production et la survie de celles-ci. Ainsi, vues sous cet angle, les fourmis champignonnistes peuvent être consid,érées comme des régulateurs de densité de la strate arborée d'une végétation tropicale de type forestier. En outre, les plantes les plus proches du nid étant celles soumises à la plus forte pression de défoliation, il est possible que se sélectionnent à ce niveau des individus porteurs de caractéristiques qui les rendent inattractifs pour les fourmis ou qui résistent mieux à la défoliation.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier les responsables succœssifs de la Fazenda Unitaria pour les facilités accordées pour l'usage de la parcelle expérimentale, le personnel de la Seçao de Zoologia du Centro de Pesquisas do Cacau pour tout le travail effectué sur le terrain, ainsi que le Dr J. M. de Abreu et le Dr J. D. Majer qui ont commenté et critiqué une première version de ce texte et E. N. Pereira, F. A. Galvao , J. G. Alves, F. Guédy et C. Delabie pour la mise en forme de la version finale de l'article. Projet financé par la CEPLAC et le CNPq.

REFERENCES

ABREU, J.M. de & DELABIE, J.H.C. 1986. Controle das formigas cortadeiras em plantios de cacau. *Revista Theobroma*, **16**, 199-211.

BRISTOW, C.M. 1988. Is diet choice a picnic for leaf-cutter ants ? *TREE*, **3**, 153-154.

CHERRETT, J.M. 1968. Some aspects of the distribution of pest species of leaf-cutting ants in the Caribbean. *Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci., Tropical Region*, **12**, 295-310.

CHERRETT, J.M. 1983. Resources conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.), Blackwell, Oxford, pp. 253-263.

CHERRETT, J.M. & JUTSUM, A.R. 1983. The effects of some ant species, especially *Atta cephalotes* (L.), *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and *Azteca sp.* (Hym. Form.) on citrus growing in Trinidad. In: *Social Insects in the Tropics* (Vol. 2), P. Jaisson ed., Université Paris XIII, pp. 155-163.

DELABIE, J.H.C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. ln: *Applied Myrmecology: A World Perspective*, R. K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeno (eds.), Westview Press, Boulder, pp. 555-569.

FOWLER, H.G. & STILES, E.W. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging, territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology*, **5**, 25-42.

HOWARD, J.J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology*, **68**, 503-515.

HOWARD, J.J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*, **69**, 250-260.

HOWARD, J.J. & WIEMER, D.F. 1986. Chemical ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. In: *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer (eds.), Westview Press, Boulder, pp. 260-273.

HUBBELL, S.P., HOWARD, J.J. & WIEMER, D.F. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, **65**, 1067-1076.

HUBBELL, S.P. & WIEMER, D.F. 1983. Host plant selection by an attine ant. In: *Social Insects in the Tropics* (Vol. 2), P. Jaisson ed., Université Paris XIII, pp. 137-154.

JAFFE, K.& VILELA, E. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica*, **21**, 234-236.

JUTSUM, A.R.; CHERRETT, J.M. & FISHER, M. 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca sp. J. appl. Ecol.*, **18**, 187-195.

LEWIS, T. 1972. The size and effect of infestations of leaf-cutting ants (Attinae: Hym.) in cocoa in Trinidad. *Proc. 4th Intern. Cocoa Res. Conf.*, St. Augustine, Trinidad, Government of Trinidad and Tobago, Port-of-Spain, pp. 597-601.

NICHOLS-ORIANS, C.M. 1991. Environmentally induced differences in plant traits: consequences for susceptibility to a leaf-cutter ant. *Ecology*, **72**, 1609-1623.

NICHOLS-ORIANS, C.M. & SCHULTZ, J.C. 1989. Leaf toughness affects leaf-harvesting by the leaf cutter ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, **21**, 80-83.

ROCKWOOD, L.L. & HUBBELL, S.P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*, **74**, 55-61.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 71-78 (1993)

PURIFICATION ET PROPRIETES DE DEUX OSIDASES PRODUITES PAR DES BACTERIES ISOLEES A PARTIR DU TRACTUS DIGESTIF DE *CEPHALOTERMES RECTANGULARIS* (ISOPTERA, TERMITIDAE)

Fabienne LENOIR-LABE et Corinne ROULAND

Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII-Val de Marne, Avenue de Général de Gaulle, 94 010 Créteil Cédex.

Résumé : Compte tenu du peu de connaissances sur le rôle et l'importance des divers symbiontes intestinaux dans le métabolisme cellulolytique du termite, il est apparu intéressant d'effectuer une recherche systématique de souches bactériennes cellulolytiques chez une espèce de termites supérieurs, non encore étudiée à l'heure actuelle, *Cephalotermes rectangularis*. L'étude approfondie de ce nouveau biotope doit nous permettre de trouver de nouvelles souches cellulolytiques, utilisant des voies métaboliques originales susceptibles de conduire à des applications intéressantes en biotechnologie.

Une souche cellulolytique et une souche xylanolytique ont été isolées. Les enzymes produites par ces bactéries et responsables de la dégradation de la cellulose et de la xylane, ont été purifiées, et certaines de leurs propriétés biochimiques déterminées.

Mots-clés : *purification, osidase, bactérie, termite.*

Abstract : Purification and properties of two osidases produced by bacteria isolated from the gut of *Cephalotermes rectangularis* (Isoptera, Termitidae).

Because of the lack of knowledge about the role and the importance of intestinal microflora in the termite cellulolytic metabolism, it is interesting to research cellulolytic bacteria isolated from the digestive tract of a not yet studied termite species, *Cephalotermes rectangularis*. An extensive research on the gut should allow us to find new cellulolytic strains which use original metabolic ways inducing biotechnological applications.

One cellulolytic and one xylanolytic strains were isolated. The enzymes produced by the bacteria and responsible of the cellulose and xylane degradation were purified. Some of their biochemical properties were determined.

Key words : *purification, osidase, bacteria, termite.*

INTRODUCTION

La biomasse végétale est constituée pour 50% de cellulose, les autres composants majeurs sont les hémicelluloses (20-30%) et la lignine (18-30%) (Thompson 1983). La cellulose est la molécule organique la plus abondamment synthétisée sur Terre, sa production annuelle par la biomasse végétale est estimée à 150.10^6 tonnes (Rosnay 1979).

L'intérêt porté actuellement aux nouvelles sources d'énergie donne à la cellulose un rôle fondamental. En effet, la plus grande partie de la biomasse n'est pas valorisée à l'heure actuelle. Les produits ligno-cellulosiques et la cellulose sont utilisés dans l'industrie chimique. Les celluloses peu lignifiées sont utilisées dans l'alimentation des ruminants. La valorisation de la biomasse utilise des techniques souvent polluantes, grandes consommatrices d'énergie, qui ne permettent d'obtenir que des sous-produits difficiles à commercialiser. Les voies biotechnologiques conduisent aujourd'hui à des produits dont le prix de revient n'est pas compétitif sur le marché.

Il devient donc important de trouver de nouvelles voies enzymatiques utilisant des microorganismes, pour recourir à des techniques de remplacement.

Chez les Isoptères, l'utilisation de la cellulose comme substrat nutritif ne peut se réaliser qu'en faisant appel à des microorganismes. Ainsi, le tube digestif des termites contient une grande abondance de microorganismes symbiotiques dont la diversité est en relation avec l'évolution de ces insectes (Grassé et Noirot, 1959). Chez les termites supérieurs xylophages, peu de travaux ont été effectués. Néanmoins, des bactéries cellulolytiques ont été isolées (Potts et Hewitt, 1973 ; Krelinova et coll., 1977 ; Pasti et Belli,1985), mais elles n'ont pas fait l'objet de quantifications. Leur rôle est encore à l'heure actuelle controversé. Les données enzymatiques indiquent que l'importance de la microflore dans le phénomène de cellulolyse varie en fonction des espèces et des régimes alimentaires (Rouland et coll., 1986 a).

L'objet de cette étude consiste, après l'isolement de souches bactériennes cellulolytiques et xylanolytiques à partir du tube digestif de *Cephalotermes rectangularis*, termite xylophage, en la purification et la détermination de certaines propriétés des enzymes produites par ces souches.

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique

L'espèce de termite étudiée, *Cephalotermes rectangularis*, provient de la forêt du Mayombe en République du Congo. Son nid entièrement épigé est construit en carton de bois dur et très noir. Il est caractérisé par la présence de plusieurs cheminées qui assurent la régulation de la température du nid. Cette espèce est xylophage. Elle se nourrit essentiellement de bois à différents niveaux de décomposition.

Les insectes sont ramenés vivants au laboratoire.

Isolement des bactéries du tube digestif et cultures bactériennes

Après dissection stérile des termites, dix intestins prélevés dans leur totalité sont broyés à l'aide d'un potter dans 2 ml de milieu de base et constituent l'inoculum mis dans 10 ml de milieu enrichi (milieu de base + levure et peptone à 0,5 g/l). Le milieu de base est constitué de : KH_2PO_4 1,5 g - K_2HPO_4 2,1 g - $(NH_4)SO_4$ 1,3 g - $MgCl_2,6H_2O$ 1,0 g - $CaCl_2$ 0,15 g - $FeSO_4$ (5%) O,5 ml - H_2O Δ 1000 ml. Après dissolution le pH est ajusté à 7,1.

L'isolement de la souche cellulolytique (Ce2b) a été réalisé en utilisant la technique du roll-tube (Hungate, 1969) avec comme substrat de la cellulose microcristalline sous des conditions d'aérobiose. Après six jours d'incubation à 30°C, des colonies apparaissent en surface. Ces bactéries isolées sont maintenues en culture dans 25 ml de milieu enrichi liquide à 44°C sous une agitation de 150 rpm dans des fioles de 50 ml.

L'isolement de la souche xylanolytique (Ce1b) a été réalisé en gélose semi solide en tube avec du cellobiose comme source de carbone.Dans ces conditions, la croissance des bactéries est de 24 heures à 30°C. Cette souche pure est repiquée en milieu enrichi sous les même conditions que la souche cellulolytique.

Mesure des activités enzymatiques

Les concentrations protéiques sont déterminées par la méthode de Bradford (1976).

Les sucres réducteurs présents dans le milieu ou produits par l'hydrolyse de la carboxyméthylcellulose (CMC) ou de la xylane sont dosés selon la méthode de Somogyi (1945) et Nelson (1944). Les activités enzymatiques sont exprimées en microgramme de sucres réducteurs libérés par milligramme de protéine et par minute.

Tous les dosages sont réalisés en double. Si les résultats obtenus diffèrent de plus de 10% le dosage est de nouveau effectué.

Chromatographie

L'hydroxyapatite est préparée au laboratoire selon la méthode de Tisélius, Hjerten et Levin (1956) modifiée par Levin (1962). Une colonne anionique DEAE Sepharose a été nécessaire pour purifier les enzymes.

Les oligosaccharides libérés par l'hydrolyse enzymatique de la cellulose et de la xylane sont identifiés par chromatographie ascendante sur gel de silice Polygram SIL G (Macherey-Nagel).

Electrophorèse sur gel de polyacrylamide

Elle est réalisée avec des gels à 7,5% (p/v) selon la technique de Maizel (1964). La migration et la coloration des gels se font selon une technique précédemment décrite (Rouland et coll.,1986 b).

L'évaluation des poids moléculaires a été faite selon la méthode d'Hedrick et Smith (1968) en utilisant des gels de polyacrylamide en tube de 5,5 ; 6,5 ; 7,5 ; 8,5 %, les oligomères de la sérum albumine servant de référence.

Des électrophorèses sur gel de polyacrylamide en présence de SDS sont réalisées selon la technique de Weber et Osborn (1969). La migration, la coloration des gels et la comparaison avec des protéines de référence se font selon la technique précédemment citée.

RESULTATS

Purification de la cellulase produite par la souche Ce 2b

Le milieu de culture de Ce 2b est prélevé stérilement de manière homogène après agitation des flacons de culture, puis il est centrifugé pendant 20min à 15 000 t/min à +4°C. Le surnageant constitue la solution enzymatique. L'extrait brut est obtenu après dialyse et concentration de la solution enzymatique dans des boyaux de naturin, résistants aux cellulases.

Les activités enzymatiques de l'extrait brut sont de 42,3 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur CMC et de 7,73 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur cellulose microcristalline. Aucune activité β-glucosidase n'est détectée.

Avant le dépôt sur la colonne d'hydroxyapatite (HA), l'extrait brut est dialysé une nuit contre le tampon d'équilibration de la colonne soit un tampon phosphate mono et dipotassique 2mM pH=5,3. Après dépôt de 6 ml de l'extrait brut, la colonne est éluée par des molarités croissantes du même tampon (2 mM, 5 mM, 10 mM, 50 mM,...). Toutes les fractions recueillies sont testées sur CMC. Il apparaît alors que la cellulase n'est pas retenue sur cette colonne puisqu'elle est éluée avec le tampon 2mM. Le découpage de gel montre qu'il n'existe qu'une seule bande protéique présentant une activité cellulasique de 244,2 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur CMC. Cette bande migre avec un Rm de 0,86. La cellulase a donc pu être purifiée en une seule colonne avec un rendement de 24,05% (Tableau 1).

Etapes	Volume (ml)	Activité totale (µg SR/mn.ml)	Protéines (mg)	Activité spécifique (mg SR/mn.ml)	Rendement (%)	Purification
Extrait brut	6	50,76	1,2	42,3	100	1
Colonne d'HA	3,6	12,21	0,05	244,2	24,05	5,8

Tableau 1 : *Etapes de purification de la cellulase.*
Steps of cellulase purification.

Purification de la xylanase produite par la souche Ce1b

Le milieu de culture de la souche Ce1b subit les mêmes traitements que celui de la souche cellulolytique.

L'activité xylanolytique de l'extrait brut ainsi obtenu est de 54,23 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines.

Après dépôt de 6 ml de l'extrait brut, la colonne est éluée par des molarités croissantes du même tampon (2 mM, 5 mM, 10 mM, 50 mM...). Toutes les fractions recueillies sont testées sur la xylane. La xylanase est peu retenue par cette colonne. Elle est éluée avec le tampon 2mM. Le découpage du gel montre qu'il n'existe qu'une seule bande protéique active sur la xylane, cette bande présente un Rm de 0,90. Les fractions contenant la xylanase n'étant pas pures une deuxième colonne s'est avérée nécessaire.

On utilise une colone de DEAE Sepharose (DEAE Seph.) équilibrée avec un tampon phosphate mono et dipotassique 2mM de pH=7,0. La xylanase est éluée avec le tampon 2mM. L'activité maximale détectée est de 282,2 µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines et apparaît électrophorétiquement pure. La xylanase a donc été purifiée avec un rendement de 9,8 % (Tableau 2).

Etapes	Volume (ml)	Activité totale (µg SR/mn.ml)	Protéines (mg)	Activité spécifique (mg SR/mn.ml)	Rendement (%)	Purification
Extrait brut	6	65,07	1,2	54,23	100	1
Colonne d'HA	7	23,64	0,09	257,31	36,33	4,7
Colonne DEAE Seph.	3,6	6,35	0,022	282,2	9,8	5,2

Tableau 2 : *Etapes de purification de la xylanase.*
Steps of xylanase purification.

Propriétés de la cellulase purifiée

Poids moléculaire

Le poids moléculaire de la cellulase a été déterminé par la méthode d'Hedrick et Smith (1968), les polymères de la SAB servant de référence. La valeur ainsi obtenue est de 67500 Da, plus ou moins 10%.

La cellulase a été soumise à une électrophorèse en présence de SDS selon la technique de Weber et Osborn (1969). Une seule bande a été obtenue, la cellulase est donc une protéine monomérique de PM=67000 Da.

Spécificité enzymatique

L'enzyme est incubée pendant 24 heures sur 20 mg de cellulose microcristalline. Une chromatographie sur couche mince sur gel de silice est réalisée en déposant 100 gouttes du surnageant. Lors de cette hydrolyse, la cellulase libère des oligosaccharides (cellotriose, cellotétraose, cellopentaose,...), et même du cellobiose. La cellulase est donc une **endocellulase** dégradant la cellulose jusqu'au cellobiose.

Propriétés cinétiques

La dégradation de la CMC par la cellulase (Fig. 1) est linéaire de 0 à 20 minutes environ. Un temps d'incubation de 20 mn est donc choisi pour les expériences suivantes.

Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse du substrat

L'effet du pH a été étudié sur l'activité enzymatique (Fig. 2) avec du tampon Mac Ilvaine (1921) dans une gamme s'étendant de 3,14 à 7,45 unités pH, en utilisant comme substrat de la CMC à 1%. L'intensité d'hydrolyse de la CMC reste faible jusqu'à pH=5,5, est très importante dans les pH neutres (6 à 7,5) en atteignant son maximum à pH=6,94.

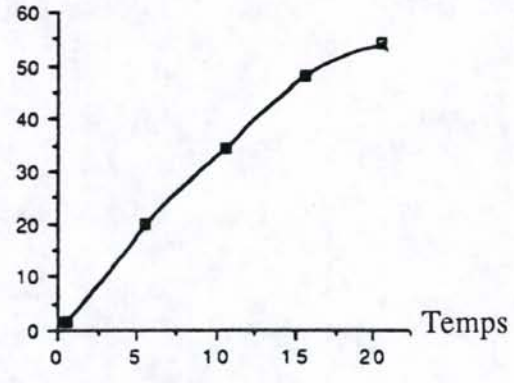


Fig 1 : *Cinétique de la cellulase purifiée*
Kinetic of the purified cellulase

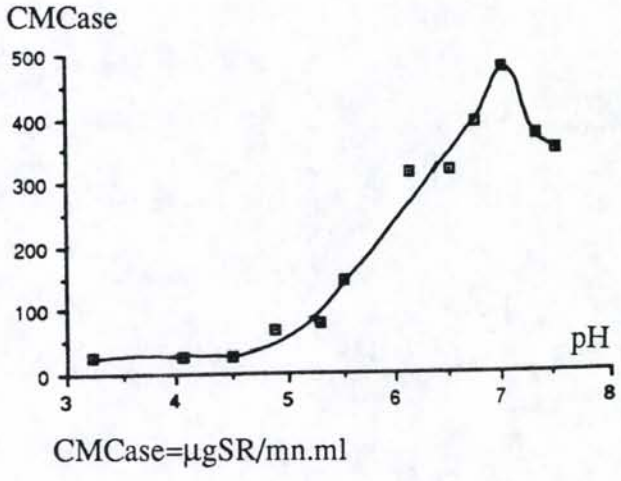


Fig 2 : *Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse de la CMC*
Effect of pH on rates of CMC hydrolysis

Effet de la concentration en substrat

La constante de Michaelis (Km) est calculée d'après la méthode de Lineweaver et Burk (1934). Le poids moléculaire de la CMC n'étant pas calculable, le Km est donné en pourcentage et est égal à 0,41% .

<u>*Propriétés de la xylanase purifiée*</u>

Spécificité enzymatique

Compte tenu de la forte activité xylanasique, la chromatographie sur couche mince sur gel de silice est réalisée en déposant uniquement 10 gouttes d'une suspension incubée pendant 24 heures sur 20 mg de xylane. La xylanase libère des oligosaccharides jusqu'au dimère du xylose. Il s'agit donc d'une **endoxylanase** dégradant la xylane jusqu'au xylobiose.

Propriétés cinétiques

L'hydrolyse de la xylane est stable de 0 à 30 mn (Fig. 3). Pour les expériences suivantes, nous choisissons un temps d'incubation de 20 min .

Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse du substrat

L'effet du pH a été étudié sur l'activité enzymatique avec du tampon Mac Ilvaine dans une gamme s'étendant de 3,14 à 7,45 unités pH, en utilisant de la xylane à 1% (Fig 4). Le pH optimum de la xylanase est supérieur à 7,45, pH le plus basique qu'il soit possible d'obtenir avec le système de tampon utilisé.

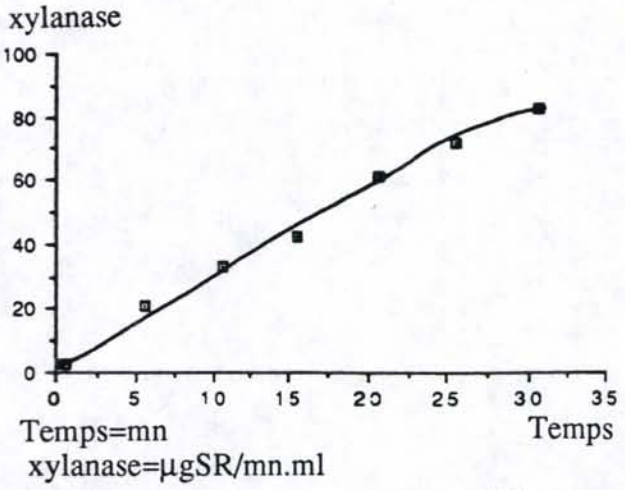


Fig 3 : *Cinétique de la xylanase purifiée*
Kinetic of the purified xylanase

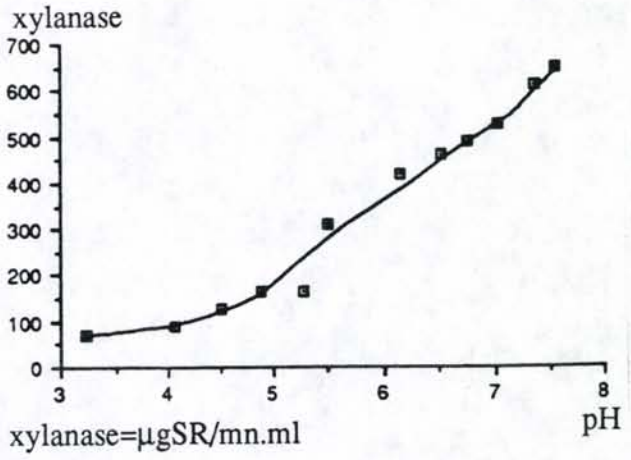


Fig 4 : *Effet du pH sur la vitesse d'hydrolyse de la xylane*
Effect of pH on rates of xylane hydrolysis

Effet de la concentration en substrat

Calculé d'après la méthode de Lineweaver et Burk (1934), le Km de la xylanase donné en pourcentage est de 0,2 %.

DISCUSSION

La caractérisation de la cellulase produite par Ce2b a pu être faite. Cette enzyme dégrade fortement la CMC avec une activité de 244,2µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines mais également les celluloses cristallines (activité de 9,23µg de sucres réducteurs/mn.mg de protéines avec la cellulose microcristalline). La chromatographie sur couche mince indique que les produits de dégradation de la cellulose sont des oligosaccharides et même du cellobiose. Pourtant, produisant relativement peu de cellobiose, pas du tout de glucose et ayant un rapport élevé d'hydrolyse CMC/cellulose microcristalline (=26,5), cette cellulase peut être considérée comme une endocellulase.

Le pH optimum de cette enzyme est de 6,94; pH proche de la neutralité mais souvent rencontré pour les cellulases bactériennes. Groleau et Forsberg (1983) notent que la cellulase extracellulaire produite par *Bacteroides succinogenes* dans le rumen présente un pH optimum de 5,6-6,6. Les endoglucanases produites par *Sporocytophaga mixococcoides* (Goksoyr et Eriksen, 1980) possèdent un pH optimum 5,5-7,5 et 6,5-7,5. Les cellulases d'origine fongique ont des pH optimum plus acides de l'ordre de 3,5 à 5. Les pH optimum des cellulases endogènes produites par les insectes se situent entre 4,2 et 5,8; pour les cellulases produites par *Macrotermes mülleri* , ils sont de 4,2 à 4,5 (Rouland, 1986) et celle de *Trinervitermes trinervoïdes* présente son activité maximale à un pH de 5,8 (Potts et Hewitt, 1974).

Le poids moléculaire de la cellulase purifiée est de 67 500 Dalton. Cette valeur est légèrement supérieure à celles des cellulases bactériennes caractérisées mais reste du même ordre de grandeur (Goksoyr et Eriksen, 1980; Petré et coll., 1981; Groleau et Forsberg, 1983).

Le Km de l'endocellulase est de 0,41% (CMC), ce qui constitue une bonne affinité de l'enzyme pour ce substrat. Afin de mieux caractériser l'affinité de cette enzyme, il faudrait effectuer le Km sur des cellodextrines solubles comme le cellotriose, le cellotétraose, le cellopentaose.

L'activité spécifique de la cellulase sur CMC est de 1,36 µmol de sucres réducteurs/mn.mg de protéines. Il est difficile de comparer cette valeur avec celles données dans la littérature en raison de l'hétérogénéité des unités employées par les auteurs. Néanmoins, l'endocellulase de *Bacteroides succinogenes* (Groleau et Forsberg, 1983) possède une activité spécifique de 3,9 µmol de sucres réducteurs/mn.mg de protéines sur ce même substrat. Waldron et coll. (1986) précisent que l'activité de l'endocellulase produite par *Microbispora bispora* est de 4,3 µmol de sucres réducteurs/mn.ml à partir d'un milieu de culture contenant 1% d'Avicellulose + 0,5% de galactose et de nombreux minéraux. Cette activité atteint 5,6 µmol de sucres réducteurs/mn.ml si la source d'azote est l'urée et 4,62 µmol de sucres réducteurs/mn.ml si l'incubation se déroule à 60°C. Ces données ne tiennent pas compte des protéines, elles dépendent donc de l'inoculum. L'endocellulase extracellulaire de Ce2b présente une activité de 0,05 µmol de sucres réducteurs/mn.ml. Cette valeur semble être faible, mais aucune optimisation de culture n'a été entreprise et le milieu de croissance utilisé est relativement pauvre. Comme le précisent Robson et Chambliss (1984) qui ont comparé l'activité d'une endoglucanase de *Bacillus* avec celle de *Trichoderma reesei*, il semble que les performances cellulolytiques des bactéries soient toujours inférieures à celles de ce champignon utilisé actuellement en biotechnologies.

La purification de la xylanase produite par la souche Ce1b a pu être réalisée. Cette enzyme possède un Km de 0,2%, ce qui représente une très bonne affinité pour la xylane. Les Km obtenus avec diverses xylanases produites par *Bacillus sp.* varient entre 4,5 et 0,95% (Okazaki et coll., 1985). La valeur obtenue avec notre xylanase se rapprocherait de celle produite par le champignon *Trichoderma harzianium* dont le Km est de 0,66% (Tan et coll., 1985).

Le pH optimum d'activité de cette enzyme n'a pu être déterminé avec précision. Toutefois, il semble être supérieur à 7,54. Cette valeur relativement basique se rapproche de celles des xylanases produites par *Bacillus sp.* dont le maximum d'activité se situe entre 6 et 9,5 (Okazaki et coll., 1985).

Deux souches bactériennes ont été isolées à partir du tractus digestif de *Cephalotermes rectangularis*. Elles présentent des profils intéressants et peuvent nous permettre une meilleure compréhension du phénomène de la cellulolyse. Le tractus digestif du termite constitue donc un matériel de choix pour l'étude et la recherche de bactéries cellulolytiques. Des études plus approfondies méritent d'être entreprises sur ce biotope.

REFERENCES

BRADFORD M.N. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytic. Chem.*, **72** : 248-254.

GOKSOYR J.S., ERIKSEN J. 1980 . Microbial enzyme and bioconversion. *Economic microbiology* .Ed : Rose A.H., **5** : 283-329.

GRASSE P.P. , NOIROT C. 1959. L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia* , **10** : 365-372.

GROLEAU D., FORSBERG C.W. 1983. Partial characterization of the extracellular carboxymethylcellulase activity produced by the rumen bacterium *Bacteroides succinogenes*. *Can. J. Microbiol.* **29** : 504-517.

HEDRICK J.L., SMITH A. 1968. Size and charge isomer separation of molecular weights of proteins by disk gel electrophoresis. *Arch. Biochem. Biophys.*, **126** : 155-165.

HUNGATE R.E. 1969. A roll-tube method for cultivation of strict anaerobes. In : Norris J.R. and Ribbon D.W.(Eds), *Methods in Microbiology*, **3B**, pp 117-132, Academic Press Inc : London, New-York.

KRELINOVA O., KIRKU V., SKODA J. 1977 . The cellulolytic activity of some intestinal bacteria of termites. *J. Int. Biodeterior. Bull.*, **13** : 81-87.

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

LINEWEAVER H., BURK K. 1934 - The determination of enzyme dissociation constants. *J. Am. Chem. Soc.* **56** : 658-666.

MAC ILVAINE T.C. 1921. A buffer solution for colorimetric comparison. *J. Biol. Chem.* **49** : 183-188.

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

NELSON N. 1944. Photometric adaptation of Somogyi method for determination of glucose. *J. Biol. Chem.* , **1953** : 373-380.

OKASAKI W., AKIBA T., HORIKOSHI K., AKAHOSHI R. 1985. Purification and characterization of xylanases from alkalophic thermophilic *Bacillus sp. Agric. Biol. Chem.* **49**, 7 : 2033-2039.

PASTI M.B., BELLI M.L. 1985 . Cellulolytic activity of actinomycetes isolated from termite (Termitidae) gut. FEMS *Microbiology Letters.*, **26** : 107-112.

PETRE J., LONGIN R., MILLET J. 1981 . Purification and properties of an endo β-1,4 glucanase from *Clostridium thermocellum. Bioch. J.*, **63** : 629-639.

POTTS R.C., HEWITT P.H. 1973 . The distribution of intestinal bacteria and cellulase activity in the harvester termite *Trinervitermes trinervoïdes* (Nasutitermitinae). *Insectes sociaux*, **20**, 3 : 215-220.

POTTS R.C., HEWITT P.H. 1974 . Some properties and reaction characteristic of the partially purified cellulase from the termite *Trinervitermes trinervoïdes. Comp. Biochem. Physiol.*, 47B : 327-337.

ROBSON L.M., CHAMBLISS G.H. 1983 . Characterization of the cellulolytic activity of a *Bacillus* isolate. *Appl. Environ. Microbiol.* **47**, 5 : 1039-1046.

ROSNAY de J. 1979 . Biotechnologies et bio-industrie. Ed Seuil. 344 p.

ROULAND C. 1986 . Contribution à l'étude des osidases digestives de plusieurs espèces de termites africains. Thèse Doctorat Etat, Paris XII, 210 p.

ROULAND C., CHARARAS C., RENOUX J. 1986 a . Etude comparée des osidases de trois espèces de termites africains à régime alimentaire différent. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302** : 341-345.

ROULAND C., CIVAS A., RENOUX J., PETEK F. 1986 b . Purification and properties of cellulases from the termite *Macrotermes mülleri* (Termitidae, Macrotermitinae) and its symbiotic fungus *Termitomyces sp. Comp. Biochem. Physiol.*, **91B**, n° 3 : 449-458.

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

TAN L.U.L., WONG K.K.Y., YU E.K.C., SADDLER J.N. 1985 . Purification and characterization of two xylanases from *Trichoderma harzianus. Enzyme Microbiol.Technol.* **7** : 425-430.

THOMPSON N.S. 1983 . Hemicellulose as a biomass resource. *Wood and Agricultural Residues* (Ed E.J. Soltes) 101-119. Academic Press New York.

TISELIUS A., HJERTEN S., LEVIN O. 1956 . Protein chromatography on calcium phosphate columns. *Ann. Biochem. Biophys.*, **65** : 132-155.

WALDRON C.R., BECKER-VALLONE C.A., EVELEIGH D.E. 1986 . Isolation and characterization of a cellulolytic actinomycete *Microbispora bispora. Appl. Microbiol. Biotechnol.* **24** : 477-486.

WEBER K., OSBORN M. 1969 . The reliability of molecular weight determinations by Dodecyl-Sulfate-Polyacrylamide gel electrophoresis. *J. Biol. Chem.*, **244**, 16 : 4406 - 4412.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 79-87 (1993)

ETUDE BIOLOGIQUE DES POPULATIONS D'*ANCISTROTERMES GUINEENSIS* PRESENTES DANS LES PLANTATIONS DE LA SONASUT (SAHR - TCHAD)

Corinne ROULAND[1], Ahmed IKHOUANE [1], Naringar NAYALTA[2]

1 - Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII- Val de Marne, 94010 - CRETEIL

2- Service Agronomique, SONASUT, SAHR (TCHAD)

Résumé : Depuis quelques années, dans la plantation de la SONASUT au Tchad, se développe en grande abondance une espèce de termites *Ancistrotermes guineensis*. Ce termite consommant les racines et les tiges de canne adulte provoque une perte de rendement dans certaines parcelles. Ce travail a pour objectif de préciser la biologie de cette espèce et de rechercher les causes de sa récente pullulation sur ce site.

Mots-clés : *Ancistrotermes guineensis, Macrotermitinae, canne à sucre, ravageur.*

Abstract : Biological study of the population of *Ancistrotermes guineensis* in the SONASUT plantation (SAHR-TCHAD).
Since few years, in a sugar cane plantation (SONASUT-TCHAD), there is a pullulation of a fungus-growing termite species *Ancistrotermes guineensis*. This termite eats the roots and the stems of sugar canes, involving a loss of yield. This work gives new data on the biology of this species and tries to explain the cause of its recent pullulation.

Key words : *Ancistrotermes guineensis, Macrotermitinae, sugar cane, ravager.*

INTRODUCTION :

Depuis quelques années, dans la plantation de la SONASUT au Tchad, se développe une espèce de termite *Ancistrotermes guineensis*. Ce termite peu abondant dans la savane environnante semble peu à peu envahir les parcelles de canne qui sont dépourvues des autres espèces avec lesquelles il est en compétition en savane.

Dans la littérature, le genre *Ancistrotermes* est fréquemment cité comme susceptible de consommer de la matière végétale fraîche et donc de s'attaquer aux cultures. Ainsi des *Ancistrotermes* ont été signalés comme ravageurs du maïs en Ethiopie (WOOD *et al.*, 1977), du coton en Ouganda (HARRIS, 1969), de l'igname et du manioc en Afrique de l'Ouest (SANDS, 1977) et de la canne à sucre en Centrafrique (RENOUX *et al.*, 1991). C'est pourquoi une étude des populations d'*A. guineensis* a été entreprise afin de mettre au point un protocole efficace de lutte.

SITE ET METHODES

Site d'expérimentation :

La SONASUT qui a été créée en 1977, est installée sur les bords du Chari et couvre 4 000 Ha dont 3 500 récoltables. L'exploitation est répartie sur 33 parcelles circulaires (pivots) de 100 Ha environ. Durant la saison sèche, les pivots sont irrigués par une rampe d'arrosage mobile autour d'un axe. Durant la saison des pluies, les pivots sont drainés par un système de canaux. La production annuelle est d'environ 300 000 tonnes de cannes.

Méthodes d'étude des populations :

Pour chaque pivots 80 fosses de 50 cm de diamètre sur 40 cm de profondeur ont été

réalisées à l'aplomb d'une souche de canne. 40 fosses sont réalisées sur le pourtour du pivot, 20 fosses le long des pistes intérieures et 20 fosses le long des pistes principales.

Méthodes enzymatiques :

La recherche des activités enzymatiques est effectuée sur un broyat de tractus digestifs de termites ouvriers réalisé selon des techniques déjà décrites (Rouland *et al.*, 1991).

Le dosage des protéines est réalisé selon la méthode de Sedmak et Grossberg (1977).

Les sucres réducteurs produits par l'hydrolyse des polysaccharides sont dosé par la microméthode de Somogyi et Nelson (Williams *et al.*, 1978).

RESULTATS

Inventaire des espèces de termites présentes sur le site

Dans les plantations : 3 espèces principales ont été mises en évidence : deux espèces de termites champignonnistes, *Odontotermes obesus* et *Ancistrotermes guineensis* et une espèce xylophage, *Amitermes evuncifer*. Quelques nids de *Microtermes* sp. et de *Pseudacanthotermes militaris* ont également été détectés mais dans de moindres proportions.

Dans les savanes périphériques : En plus des espèces détectées dans les parcelles de canne à sucre et qui sont toutes retrouvées dans les savanes environnantes, les zones périphériques de la SONASUT se caractérisent par une grande diversité d'espèces et une grande densité de nids. En particulier, il existe de nombreuses termitières épigées de très grande taille, construites par les termites champignonnistes *Macrotermes bellicosus* et *Macrotermes subhyalinus rex.* D'autres termites dont les constructions sont moins importantes ou dont les nids sont hypogés ont également été trouvés en grand nombre. 10 espèces ont pu ainsi être déterminées, il s'agit de :

+ 7 espèces champignonnistes : *Macrotermes bellicosus, Macrotermes subhyalinus rex, Odontotermes obesus, Odontotermes pauperans, Ancistrotermes cavithorax , Pseudacanthotermes militaris* et *Microtermes* sp.

+ 1 espèce humivore : *Basidentitermes* sp.

+ 2 espèces xylophages : *Trinervitermes rhodesiensis* et *Amitermes evuncifer*.

Estimation des populations d'*Ancistrotermes guineensis* :

Les résultats obtenus sont donnés dans la figure 1. A l'heure actuelle, ce termite est présent dans tous les pivots de l'exploitation. Sur 7 pivots, on observe plus de 11 meules par souche ce qui fait compte tenu du nombre de souches à l'hectare, un chiffre de 150000 meules/ hectare soit d'après les estimations de population de Josens (1972) près de 500 millions de termites à l'hectare soit 5 fois plus que dans une savane tropicale humide comme la savane de Lamto. Les pivots 18 et 19 qui présentent une densité de près de 2000 nids à l'hectare sont particulièrement infestés.

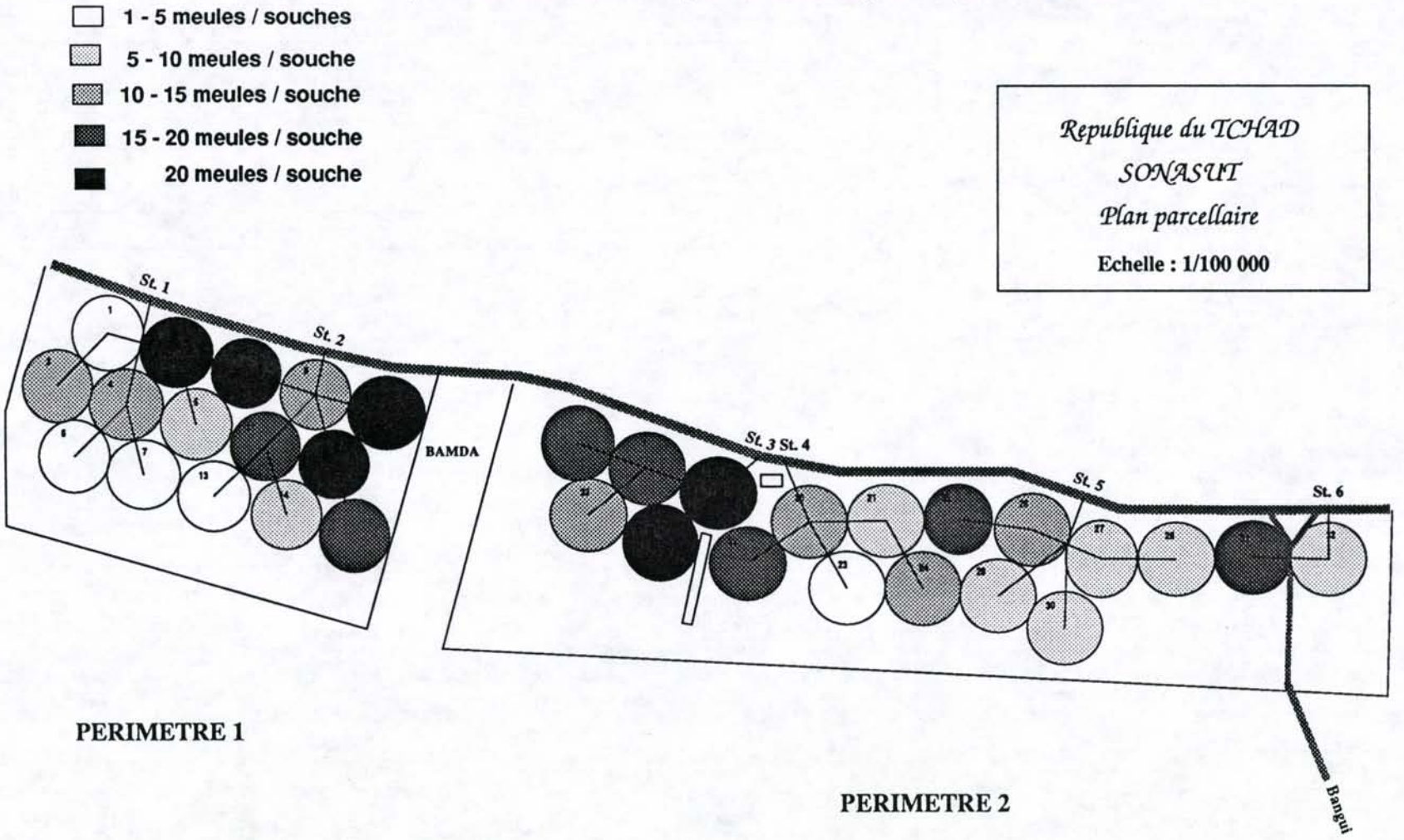
En deux ans (de novembre 1990 à novembre 1992), on a pu observer une nette augmentation des populations (Tableau 1) mais cette évolution est extrêmement variable d'un pivot à l'autre.

Biologie d'*Ancistrotermes guineensis* :

Structure du nid :

Le termite *Ancistrotermes guineensis* est un termite champignonniste dont le nid, à la SONASUT, se trouve toujours localisé dans les racines à l'aplomb des cannes, à une profondeur ne dépassant que rarement 35 cm. Le nid est entièrement hypogé, il est constitué d'un réseau de galeries et de chambres contenant soit une meule à champignon,

Fig. 1 : Estimation des populations d'Ancistrotermes présentes sur le site en 1992.
Population of Ancistrotermes present in the sugar cane plantation in 1992.



soit le couvain; au centre du nid se trouve la loge royale contenant la reine et le roi. Des zones d'une richesse en meules exceptionnelles ont été mises en évidence : ainsi, 1115 meules ont été déterrées dans une fosse de 1,5m x 2m x 0,3m. Dans ces zones très riches en meules, on observe la présence de plusieurs loges royales, 5 reines ont ainsi été récoltées dans la fosse précédemment décrite.

N° Pivot	Nov-90	Nov-92	% augmentation
2	10,3	18,02	**74,95**
4	3,25	6,25	**92,31**
9	18,22	19,36	**6,26**
10	18,85	22,6	**19,89**
11	6,53	13,3	**103,68**
12	7,21	20,77	**188,07**
13	0,32	0,41	**28,12**
14	0,46	4,57	**893,48**
15	4,74	14,39	**203,59**
17	11,82	16,42	**38,92**
18	26,81	24,76	**-7,65**
19	26,67	25,19	**-5,55**
21	2,61	7,29	**179,31**
24	2,16	9,13	**322,69**
30	1,25	2,68	**114,40**

Tableau 1 : Evolution des populations d'A. guineensis de novembre 90 à novembre 92
Evolution of termites populations from november 90 to november 92

Evolution saisonnière des nids : Quelle que soit la période considérée, la majorité des chambres à meule se trouve toujours dans les 30 premiers centimètres du sol. Par contre, dans les pivots qui ont été récoltés depuis peu de temps, on observe de nombreuses loges vides en surface (0-15cm), les meules à champignon ne se trouvant que dans les loges les plus profondes. Lorsque la canne est en repousse ou non récoltée, toutes les chambres contiennent des meules mais leur taille et leur structure sont extrêmement variables selon l'âge de la canne.

Dynamique des meules : Les travaux de Josens (1972) sur *A. cavithorax*, ont montré que les meules sont soumises à un renouvellement constant : elles sont consommées par leur face inférieure et simultanément, des matériaux frais sont apportés à leur face supérieure. Malgré ce renouvellement, les meules d'*Ancistrotermes* n'ont pas une durée de vie illimitée et il est possible de les regrouper en trois classes d'âge :

+ les meules en phase de croissance ou "jeunes" qui sont constituées de fines lames horizontales reposant sur des piliers. Ces meules présentent un velours mycélien peu développé et n'ont pas commencé à être consommées.

+ les meules en phase de renouvellement ou "en équilibre" qui se composent de parties fraîches et anciennes, ces dernières portant des traces de consommation plus ou moins visibles.

+ les meules en phase de régression ou "vieilles" qui sont fortement consommées et qui ne sont plus approvisionnées en matériaux frais.

Les tailles et les poids des meules sont très variés, c'est pourquoi, il nous a paru utile de différencier 5 catégories de meules : meules de type A : Pds moyen = 24,3± 2,4 g, meules de type B : Pds = 15,2 ± 2,1 g, meules de type C : Pds = 9 ± 1,2 g, meules de type D : Pds = 3,8 ± 0,6 g, meules de type E : Pds = 2 ± 0,3 g

Les meules de type C et D peuvent être soit des meules "jeunes", soit des meules "vieilles", plus rarement des meules "en équilibre"; par contre les meules de type A et B sont toutes des meules "en équilibre" et les meules E des meules "jeunes".

Ces différents types de meules ne se rencontrent pas au hasard dans les pivots. Il existe une corrélation entre l'âge de la canne et le type de meules rencontré (Fig. 2). Ainsi, dans les pivots récoltés en début de campagne, on trouve de nombreuses meules de type A et B; dans les pivots qui viennent d'être récoltés, on trouve de "vieilles meules" type C et D; dans les pivots en début de repousse, les meules sont essentiellement des meules "jeunes" de type C, D, E. Ainsi, il apparaît que contrairement à ce qui est observé en savane, la dynamique des meules dépend du cycle de la canne et non pas du cycle climatique.

Comportement alimentaire :

Impact des termites sur la canne :

+ *Attaques racinaires :* Les nids de cette espèce se développent particulièrement à l'aplomb des souches de canne dans la rhizosphère. L'observation au microscope optique des extrémités racinaires de souches présentant plus de 50 meules d'*Ancistrotermes* à leur base montre clairement des zones d'attaque sur les jeunes radicelles. Ces radicelles peuvent présenter soit des traces de morsure mandibulaire soit être dépouillées sur une longueur variable (de 1 à 5 cm) de leur tissus périphériques. Cette attaque entraîne une diminution de l'absorption des nutriments au niveau des racines et donc un ralentissement de croissance des cannes. Afin de quantifier ce ralentissement (tableau 2), il a été effectué une comparaison de la longueur des cannes de plus d'1m provenant de souches présentant plus de 50 meules dans leur système racinaire et de souches voisines ne présentant aucun nid d'*Ancistrotermes* à leur base.

N° pivot	Nbre de meules > 50	Nbre de meules = 0	% de perte
18	1m89 ± 0m12	2m43 ± 0m32	22 %
17	1m83 ± 0m15	2m51 ± 0m38	27 %
10	2m ± 0m16	2m50 ± 0m32	20 %

Tableau 2 : Evolution de la longueur des cannes en fonction du nombre de meules présentes dans les racines.

Variation of the cane lenght versus the number of fungus combs present in the cane roots.

+ *Attaques sur les tiges de canne adulte:* La présence, sur certaines cannes adultes, de galeries de terre, cimentant l'espace péricaulinaire, construites par les termites nous a conduit à analyser plus en détail ce type de cannes. Ces cannes dont les feuilles ont souvent un aspect flétri, présentent des perforations de leur paroi au niveau des entre-noeuds et dans la partie aérienne de la tige. Ces perforations sont très caractéristiques et ne peuvent en aucun cas être confondues avec les orifices de sortie des borers. Les tiges comportant ces orifices apparaissent vidées de leur parenchyme saccharifère. L'intérieur de la canne est remplie de terre stérile que le termite apporte au fur et à mesure de sa progression afin d'éviter les invasions bactériennes ou fongiques. Dans la plupart des cas, des termites sont encore présents en grand nombre à l'intérieur de la canne.

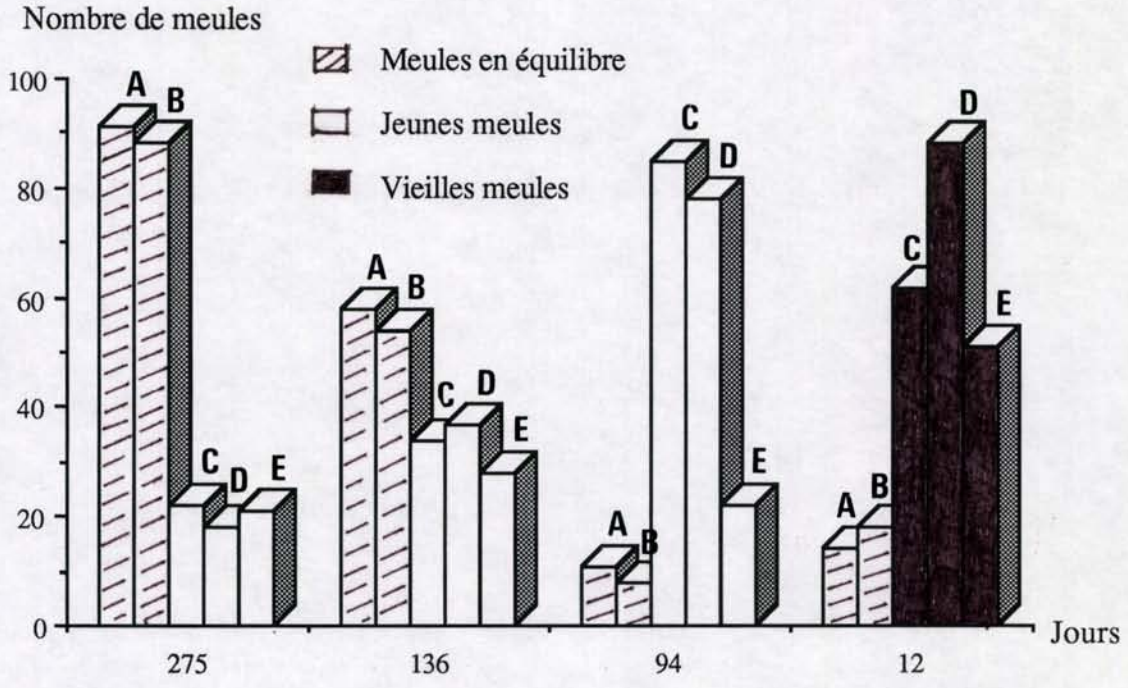


Fig. 2 : Répartition des différentes catégories de meules en fonction de l'âge de la canne. Repartition of the fungus combs according to the age of the sugar cane.

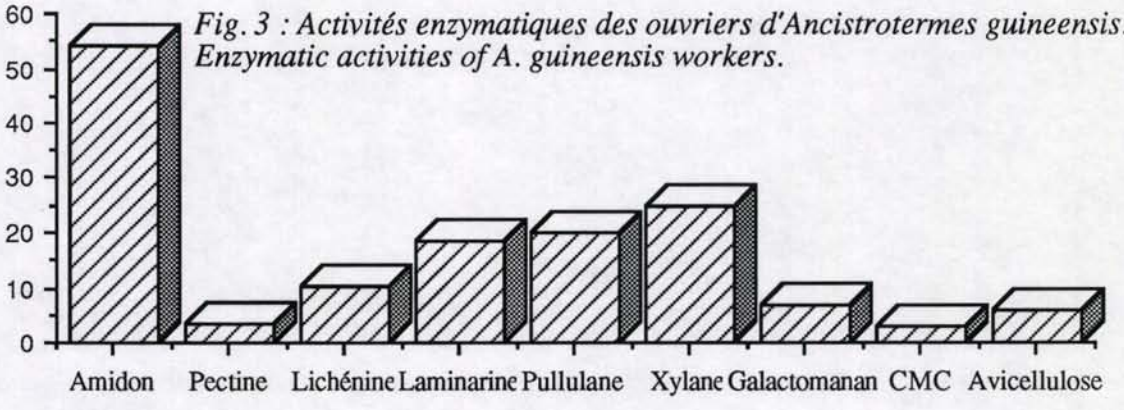
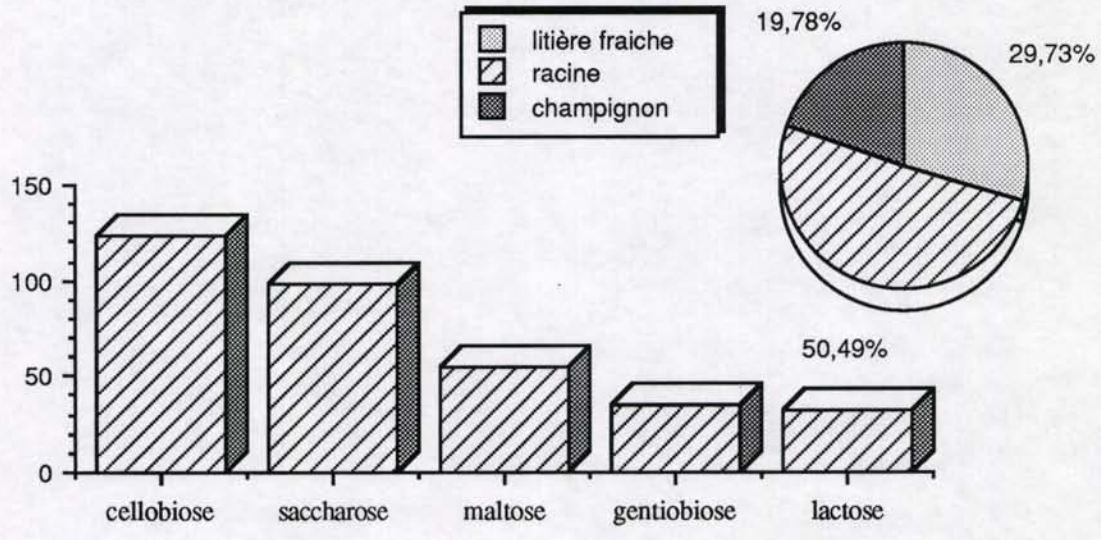


Fig. 3 : Activités enzymatiques des ouvriers d'Ancistrotermes guineensis. Enzymatic activities of A. guineensis workers.



Préférendum alimentaire :

Deux zones sont dégagées de tout paillis et dans chacune de ces zones sont disposés les appâts suivants enterrés ou non : 4 tiges de NCO 376, 4 "bottes" de paillis, 4 souches anciennes et 4 souches jeunes de NCO 376. L'expérimentation est laissée en place 6 jours et relevée tous les deux jours soit 3 fois.

Aucune attaque n'a été observée sur les appats disposés en surface, confirmant ainsi le fait que les *A. guineensis* ne récoltent pas sur le sol.

Appâts	1er relevé	2ème relevé	3ème relevé	% attaque
Paillis	0	0	0	0 %
Souches jeunes	2	4	8	100%
Souches vieilles	0	0	2	25%
Tiges	4	6	8	100%

Il apparait que lorsque le matériel végétal est enterré, les fragments de tiges sont aussi bien attaqués que les racines. En ce qui concerne les racines, le termite présente une nette préférence pour les souches jeunes. Le paillis, enterré ou non, n'est jamais attaqué.

Equipement enzymatique :

La détermination des enzymes digestives a été effectuée sur des termites ouvriers prélevés dans les plantations et congelés pour le transport et le stockage. Les résultats obtenus sont donnés dans la figure 3. Il faut noter, tout d'abord l'importance quantitative des différentes activités enzymatiques détectées. L'ensemble des substrats testés est bien dégradé mais on observe une activité enzymatique particulièrement importante sur les substrats (amidon, maltose, lichénine) spécifiques des racines. Il apparaît donc que la nutrition d'*Ancistrotermes* est assurée en majeure partie aux dépens de la strate racinaire mais qu'il possède cependant un équipement enzymatique suffisamment varié et actif pour dégrader la matière végétale des parties aériennes, en particulier, on peut noter la nette activité saccharase.

Comportement reproducteur :

Tous les nids quelle que soit l'état de la canne ou de l'irrigation présentent des sexués dans le même état de développement. L'essaimage serait donc fixé par le cycle climatique, comme pour les populations de savane, et non par le cycle cultural de la canne. L'essaimage se déroule fin avril début mai, peu de temps après les premières pluies.

Corrélation entre la présence d'*Ancistrotermes guineensis* et différents paramètres culturaux ou climatiques

+ *Variétés de canne* : Deux expérimentations ont été installées sur chacun des blocs suivants plantés en différentes variétés : pivot 25 bloc C planté en N12, pivot 33 bloc A en Q 75, pivot 18 bloc D en NCO 376 et pivot 03 bloc C en B41227. Les appâts sont constitués par des fragments de canne enterrés à 10 cm de profondeur. Tous les deux jours, le nombre de cannes attaquées est relevé. Il apparait que les termites consomment plus nettement les cannes des variétés NCO 376, Q 75 et B41 227 quelle que soit la variété de cannes sur laquelle les termites se nourrissent habituellement.

+ *Catégories* : le coefficient de corrélation obtenu (R = 0,4) n'est pas significatif, il n'existe pas de corrélation entre l'importance des nids de termites et le nombre de repousses des cannes.

+ *Profil racinaire* : le coefficient de corrélation est là aussi non significatif (R = 0,37), les infestations ne seraient pas corrélées à la profondeur racinaire.

+ *Rendement* : là aussi, le coefficient de corrélation n'est pas significatif (R = 0,39).

+ *Nématodes* : il n'existe visiblement aucune corrélation entre la présence de nématodes (Reversat, 1991) dans les parcelles et leur infestation en termites (R = 0,00).

+ *Traitements* : que l'on considère le traitement au Dursban (R = 0,003) ou celui au Temik (R = 0,43), les coefficients obtenus indiquent très clairement qu'il n'y a aucune relation (négative ou positive) entre ces traitements et l'état d'infestation des parcelles.

+ *Hauteur de la nappe phréatique* : Il existe une très nette corrélation entre la hauteur de la nappe phréatique en saison des pluies et le nombre de meules d'*Ancistrotermes* dans les pivots (R = 0,89).

CONCLUSION

Le termite *Ancistrotermes guineensis* est, en 1992, présent dans tous les pivots de la SONASUT avec une densité pouvant atteindre plus de 20 meules par souche de canne. Cette densité est en nette augmentation depuis 1990.

Cette étude a montré que ce termite se nourrissait essentiellement aux dépens de la strate racinaire de la canne mais qu'il était susceptible de consommer des tiges de canne vivante adulte comme cela avait été noté à la SOGESCA (RCA) pour les espèces *Microtermes subhyalinus* et *Ancistrotermes periphrasis* (Renoux *et al.*,1991). De plus, les ouvriers d'*A. guineensis* sont capables d'effectuer un choix dans les différentes variétés de canne: les NCO376, les Q75 et les B41227 étant plus attaquées que les autres variétés.

Les meules d'*A. guineensis* présentent une dynamique en relation avec le cycle cultural de la canne et non pas, comme c'est le cas en savane, le cycle climatique. Par contre, le cycle reproducteur est le même en savane que dans les plantations de cannes, c'est-à-dire qu'il est directement en relation avec le cycle climatique.

Aucune corrélation n'a pu être faite entre l'infestation en termites et la catégorie de la canne, les traitements insecticides ou nématicides, le profil racinaire, le rendement et la présence de nématodes. Seule la hauteur de la nappe phréatique en saison des pluies influence la population en termites, les pivots inondés présentant toujours un taux en termites largement inférieur à celui des autres pivots.

Bien que les causes de la pullulation d'*A. guineensis* dans les champs de canne à sucre de la SONASUT n'aient pas pu être déterminées avec précision, les nouvelles données concernant sa biologie obtenues au cours de ce travail sont actuellement utilisées pour la mise au point d'une méthode de lutte spécifique qui devrait permettre de résoudre à court terme le problème économique posé par ces termites ravageurs.

REFERENCES

HARRIS W.V. - 1969 - Termite as pests of sugar cane. In *Pests of sugar cane*. Eds. Williams J.R., Metcalfe J.R., Mungomery R.W. and Mathes R., Elsiever, Amsterdam, 225-235.

JOSENS G. - 1972 - Etudes biologique et écologique des Termites de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Thèse d'Université libre de Bruxelles, 262p.

RENOUX J., ROULAND C., MORA P., HASSEN N. - 1991 - Dégâts causés par les termites champignonnistes dans les cultures de canne à sucre en Afrique intertropicale. *Act. 1st Int. Coll. on sugar cane,* **1**, 124-130.

ROULAND C., LENOIR F., LEPAGE M. - 1991 - The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several species of fungus-growing termites. *Comp.*

Biochem. Physiol., **99**, 657-663.

SANDS W.A. - 1977 - The role of termites in tropical agriculture. *Outl. Agric.*, **9**, 136-143.

SEDMAK J.J., GROSSBERG S.E. - 1977 - A rapid, sensitive and versatile assay for protein using Coomassie brillant blue G250. *Anal. Biochem.*, **79**, 544-552.

WILLIAMS J., VILLAROYA H. PETEK F. - 1978 - Galactosidases II, III and IV from seeds of *Trifolium repens. Biochem. J.* , **175**, 1069-1077.

WOOD T.G., JOHNSON R.A., OHIAGU C.E. - 1977 - Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern guinea savanna near Mokwa, Nigeria. *Geo.Eco.Trop.*, **1**, 139-148.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 89-93 (1993)

LISTE DES ESPECES DE FOURMIS DU MAROC

Henri CAGNIANT[1] & Xavier ESPADALER[2]

[1]Laboratoire de Bio-Ecologie des Insectes, Université Paul-Sabatier, F-31062 Toulouse Cedex (France) et [2]Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, Bellatera, Barcelona (Espagne)

Résumé: La myrmécofaune marocaine, telle qu'elle est actuellement connue, rassemble 186 espèces de fourmis réparties sur 38 genres. Nos investigations ont porté sur le "Maroc atlantique", de l'Océan aux Atlas, la partie orientale ainsi que le Sahara exclus.

Mots-clés: *Formicidae, Maroc, faunistique.*

Abstract: List of ants species from Morocco.
The Moroccan myrmecofauna, as presently known, contains 186 species belonging to 38 genera. Our field investigations were carried out in the "Atlantic Morocco", from the Ocean to the Atlas, the oriental region and the Sahara being excluded.

Key words: *Formicidae, Morocco, faunistics.*

Pour chaque genre, les espèces sont citées par ordre alphabétique. Le signe (#) signifie qu'il s'agit d'une citation de la littérature non retrouvée par nous. Le signe (*) signale un endémique marocain. Les espèces en cours de description sont notées sp.

Genre *Amblyopone*

A. denticulata (Roger, 1859) (#)
A. emeryi Saunders, 1890

Genre *Proceratium*

P. algiricum Forel, 1899

Genre *Ponera*

P. coarctata (Latr., 1802)

Genre *Hypoponera*

H. eduardi (Forel, 1894)

Genre *Anochetus*

A. ghilianii (Spinola, 1853)

Genre *Dorylus*

D. fulvus (Westwood, 1840)

Genre *Aenictus*

A. vaucheri Emery, 1915

Genre *Leptanilla*

L. revelierei Emery, 1870 (#)
L. vaucheri Emery, 1899

Genre *Stenamma*

S. africanum Santschi, 1939
S. punctiventre Emery, 1908 (#)

Genre *Myrmica*

M. kabylica (Cagniant, 1970)
M. sp. 1
M. sp. 2 (Ifrane, Ktama)

Genre *Aphaenogaster*

A. atlantis Santschi, 1929 (#)
A. baronii Cagniant, 1988 (*)
A. crocea André, 1881
A. curiosa Santschi, 1933 (*)
A. dejeani Cagniant, 1982 (*)
A. espadaleri Cagniant, 1984 (*)
A. fallax Cagniant, 1991
A. gemella (Roger, 1862)
A. leveillei ssp. *laurenti* Santschi, 1939 (*)
A. mauritanica Emery, 1891
A. nadigi Santschi, 1923 (*)
A. praedo Emery, 1908 (*)
A. sardoa ssp. *anoemica* Santschi, 1910 (*)
A. senilis Mayr, 1853
A. sicardi Cagniant, 1990 (*)
A. subterraneoides sensu Forel, 1890
A. theryi Santschi, 1923 (*)
A. tinauti Cagniant, 1992 (*)
A. torossiani Cagniant, 1988 (*)
A. weulersseae Cagniant, 1989 (*)
A. wilsoni Cagniant, 1988 (*)
A. sp. (massif du Sirwa) (*)

Genre *Messor*

M. abdelazizi Santschi, 1921 (*)
M. antennatus Emery, 1908 (*)
M. barbarus (Linné, 1767)
M. berbericus Bernard, 1954
M. brevisponosus Stitz, 1917
M. capitatus (Latr., 1798)
M. foreli Santschi, 1923
M. hispanicus Santschi, 1919
M. lobicornis ssp. *normandi* Santschi, 1929 (#)
M. lusitanicus Santschi, 1929
M. marocanus Emery, 1908 (*)
M. maurus Santschi, 1927
M. medioruber Forel, 1905
M. minor (André, 1883)
M. picturatus Santschi, 1921
M. sanctus Forel, 1905
M. semirufus ssp. *grandinidus* Santschi, 1910
M. sordidus Forel, 1892 (#)
M. striativentris Forel, 1894
M. striatulus Emery, 1891
M. vaucheri Emery, 1908 (*)
M. sp. 1 (Grand Atlas, Anti Atlas, Moyen Atlas méridional) (*)
M. sp. 2 (Oumnass, Fes)

Genre *Goniomma*

G. maurum Santschi, 1926 (*,#)
G. otini Santschi, 1929 (*)

Genre *Oxyopomyrmex*

O. gaetulus Santschi, 1929 (*)
O. sp. 1 (Ifrane)
O. sp. 2 (Aïn el Auda, Sidi Amira, Es Zhiliga, El Had)

Genre *Pheidole*

P. megacephala (Fabr., 1793) (#)
P. pallidula (Nyl., 1848)
P. sinaitica Mayr, 1862

Genre *Cardiocondyla*

C. batesi Forel, 1894
C. mauritanica Forel, 1890
C. wroughtoni (Forel, 1890)

Genre *Crematogaster*

C. antaris Forel, 1894
C. auberti ssp. *laevithorax* Forel, 1902
C. laestrygon ssp. *maura* Forel, 1894

C. saharensis Santschi, 1921 (#)
C. scutellaris (Ol., 1791)
C. sordidula ssp. *marocana* Santschi, 1921 (*)

Genre *Monomorium*

M. areniphilum Santschi, 1919
M. monomorium Mayr, 1855 (#)
M. salomonis ssp. *pestiferum* Santschi, 1921
M. subopacum ssp. *mediterraneum* Mayr, 1861
M. sp. 1 (Ademine)

Genre *Solenopsis*

S. latro ssp. *gaetula* Santschi, 1936 (#)
S. lusitanica Emery, 1915

Genre *Leptothorax*

L. algiricus Forel, 1894
L. anacanthus Santschi, 1912 (*)
L. atlantis Santschi, 1911
L. bucheti Santschi, 1909 (#)
L. bugnoni Forel, 1894
L. cagnianti Tinaut, 1982
L. curtulus Santschi, 1929 (*)
L. fuentei Santschi, 1919
L. gaetulus Santschi, 1923 (*)
L. laurae Emery, 1884
L. marocanus Santschi, 1909 (*)
L. mauritanicus Santschi, 1909 (*)
L. nigritus Emery, 1878
L. obscurior ssp. *retifer* Santschi, 1929
L. oraniensis Forel, 1894
L. pan Santschi, 1936 (*)
L. personatus Cagniant, 1986 (*)
L. productus Santschi, 1918 (*)
L. recedens (Nyl., 1865)
L. santschii Forel, 1905
L. spinosus Forel, 1894
L. suberis Forel, 1894
L. tebessae Forel, 1890
L. theryi Santschi, 1921 (*)
L. trabuti Forel, 1894
L. tyndalei Forel, 1909
L. unifasciatus (Latr., 1798)
L. sp. 1 (Ktama)
L. sp. 2 (Tizi-n-Test)
L. sp. 3 (Dadès)
L. sp. 4 (Jb. Hébri)
L. sp. 5 (Tislit)
L. sp. 6 (Oukaimeden)
L. sp. 7 (Mamôra)

Genre *Epimyrma*

E. algeriana Cagniant, 1968

Genre *Chalepoxenus*

C. brunneus Cagniant, 1985 (*)
C. tramieri Cagniant, 1983

Genre *Tetramorium*

T. biskrensis ssp. *tingitana* Santschi, 1921 (*)
T. caldarium (Roger, 1857)
T. caespitum (Linné, 1758)
T. exasperatum Emery, 1891
T. marocanum Santschi, 1921 (*)
T. semilaeve ssp. *atlantis* Santschi, 1918
T. zahrae Santschi, 1923 (*)

Genre *Myrmecina*

M. graminicola (Latr., 1802)

Genre *Strongylognathus*

S. afer Emery, 1884

Genre *Iridomyrmex*

I. humilis (Mayr, 1868)

Genre *Technomyrmex*

T. vexatum (Santschi, 1920) (#)
T. sp. (Sebta)

Genre *Bothriomyrmex*

B. crosi Santschi, 1920
B. cuculus Santschi, 1920

Genre *Tapinoma*

T. nigerrimum (Nyl., 1886)
T. simrothi Krausse, 1909

Genre *Plagiolepis*

P. crosi Santschi, 1920
P. maura Santschi, 1920
P. schmitzi ssp. *barbara* Santschi, 1911
P. sp. 1 (parasite social)
P. sp. 2 (parasite social)

Genre *Acantholepis*

A. frauenfeldi ssp. *atlantis* Santschi, 1917

Genre *Cataglyphis*

C. albicans (Roger, 1859)
C. bicolor (Fabr., 1793)
C. bombycinus (Roger, 1859)
C. cubicus Forel, 1903 (*)
C. emmae Forel, 1909
C. gaetulus Santschi, 1929 (*)
C. mauritanicus Emery, 1906
C. ruber Forel, 1903

Genre *Camponotus*

C. alii Forel, 1890
C. atlantis Forel, 1890
C. barbaricus ssp. *serotinus* Menozzi, 1922 (*)
C. carinatus (Brullé, 1840)
C. cruentatus (Latr., 1802)
C. erigens Forel, 1894
C. fallax (Nyl., 1856)
C. foreli Emery, 1881
C. hölldobleri Cagniant, 1991 (*)
C. lateralis (Ol., 1791)
C. laurenti Santschi, 1939
C. micans ssp. *asniensis* Santschi, 1939 (*)
C. mozabensis Emery, 1899
C. obscuriventris Cagniant, 1991 (*)
C. pexus Santschi, 1929 (*)
C. seurati Santschi, 1915
C. sicheli Mayr, 1866
C. spissinodis Forel, 1909
C. thoracicus ssp. *magister* Santschi, 1925 (#)
C. thoracicus ssp. *martensis* Forel, 1907
C. tingitanus Santschi, 1929
C. vagus ssp. *ifranensis* Cagniant, 1986 (*)

Genre *Colobopsis*

C. truncatus (Spin., 1808)

Genre *Proformica* (les espèces nord-africaines constitueraient en fait un genre nouveau d'après D. AGOSTI, 1990)

P. theryi Santschi, 1936 (*)
P. menozii Santschi, 1923
P. sp. 1

Genre *Paratrechina*

P. longicornis (Latr., 1802)

Genre *Formica*

F. cunicularia Latr., 1798
F. fusca L., 1758
F. maura Santschi, 1929
F. rufibarbis Fabr., 1794

Genre *Lasius*

L. flavus (Fabr., 1794)
L. grandis Forel, 1909
L. lasioides (Emery, 1869)
L. myops Forel, 1894
L. tibialis Santschi, 1936 (*)

La liste ci-dessus est évidemment provisoire, car si certains genres comme *Aphaenogaster*, *Leptothorax* ou *Camponotus* ont fait l'objet d'une recherche systématique, d'autres restent bien moins connus (comme *Messor*, ou *Tetramorium*). En outre, des massifs d'accès difficile (Tichka, Igdet, Ourgh, Ghat, M'Goun, Mourik, ...) situés au coeur des systèmes atlasiques n'ont pu être atteints. Dans le genre *Aphaenogaster* par exemple, les processus de spéciation procèdent de la spéciation par isolement géographique combiné à une stratification altitudinale (CAGNIANT & ESPADALER, 1991); il est certain que ces massifs montagneux, dépassant généralement 3000 m, renferment des formes endémiques qui restent à découvrir.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Jean-Paul LACHAUD pour ses suggestions et son aide dans la réalisation de ce manuscrit.

RÉFERENCES

AGOSTI D., 1990. What makes the Formicini the Formicini ? *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 295-303.

CAGNIANT H. & ESPADALER X., 1991. Etat actuel des connaissances sur les Fourmis du Maroc: projet d'une faune. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **7**, 133-136.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 95-102 (1993)

PROPRIETES PHYSIQUES ET ETHOLOGIQUES DES PISTES DE SIX ESPECES DE MYRMICINES

Marie-Claire CAMMAERTS[1], Roger CAMMAERTS[1] & Alain DEJEAN[2]

[1]Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire (CP 160/11), Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles; [2]Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS 667), Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Résumé : Nous avons comparé l'évolution temporelle du suivi de pistes artificielles chez six espèces de Myrmicines (*Myrmica rubra, Pheidole pallidula, Tetramorium caespitum, T. semilaeve, T. impurum, T. aculeatum*), en fonction de leur évaporation, de leur renforcement éventuel par les fourrageuses, de la luminosité ambiante, de la présence du facteur synergique situé au niveau du dernier sternite abdominal des ouvrières et de l'humidification du support.

Les rapports entre les propriétés des pistes et certaines caractéristiques écologiques des espèces sont discutés.

Mots-clés : *Myrmicinae, piste, renforcement, synergie, luminosité, humidité.*

Abstract : Physical and ethological properties of the trails of six species of Myrmicinae

We have compared the temporal evolution of the following of artificial trails in six species of Myrmicinae (*Myrmica rubra, Pheidole pallidula, Tetramorium caespitum, T. semilaeve, T. impurum, T. aculeatum*), in relation to the evaporation of the trails, the possible reinforcement by foragers, the ambient luminosity, the synergistic factor present on the workers' last sternite and the moistening of the substratum.

The links between these properties and some ecological characteristics of the species are discussed.

Key words : *Myrmicinae, trail, reinforcement, synergy, luminosity, moisture.*

INTRODUCTION

Nos études éthologiques et chimiques de la piste de plusieurs espèces de fourmis nous ont conduits à nous poser les questions suivantes :
- quelle est la durée d'action des phéromones de piste ?
- les pistes sont-elles renforcées par des exploratrices ?
- le suivi d'une piste et son renforcement sont-ils identiques à la lumière et à l'obscurité?
- l'humidification du support influence-t-elle l'activité de la piste ?

Le présent travail répond à ces questions pour 6 espèces de Myrmicines qui ont déjà fait l'objet d'études en laboratoire. Ceci devrait permettre d'établir un lien entre l'écologie de ces espèces et les caractéristiques physiques et éthologiques de leur piste.

Les Myrmicines étudiées vivent dans des milieux parfois très différents. *Pheidole pallidula* et *Tetramorium semilaeve* nichent dans le sol de milieux secs méditerranéens. Trois espèces peuplent des milieux ouverts de la zone tempérée humide : *Tetramorium caespitum* habite surtout des sols chauds et pauvres (notamment sablonneux), *Myrmica rubra*, des sols tempérés plus riches (prés, jardins, friches), et *Tetramorium impurum*, des sols plus froids et pauvres (jusqu'à 2.400 m d'altitude dans les Pyrénées). Enfin, *Tetramorium (Macromischoides) aculeatum* est une espèce arboricole de la zone équatoriale africaine. Les ouvrières de ces espèces tracent des pistes à l'aide du contenu de

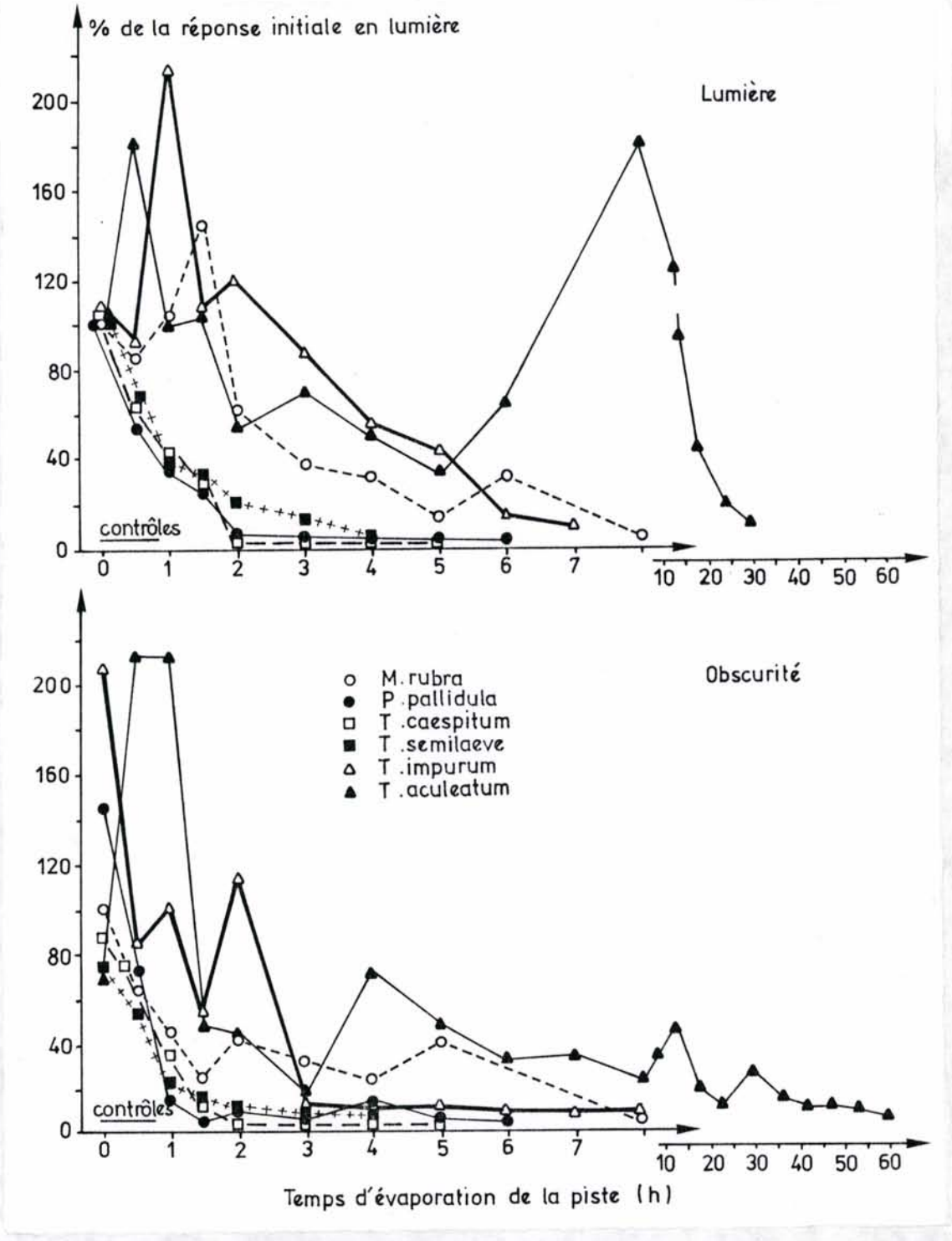


Figure 1. *Evolution temporelle des suivis de piste, à la lumière et à l'obscurité.*

Des pistes tracées depuis différents temps sont présentées aux ouvrières sur leur aire de récolte. Les médianes des nombres d'arcs de 10° parcourus le long des pistes sont exprimées en pourcentage de la réponse initiale observée à la lumière.

Figure 1. *Temporal evolution of the trail following, in the light and in the dark.*

Trails at different ages are presented to workers in the foraging area. The medians of the numbers of 10° arcs followed along trails are given in percentages of the initial response in the light.

leur glande à poison et disposent d'un facteur synergique au niveau de leur dernier sternite abdominal (CAMMAERTS 1982; CAMMAERTS et CAMMAERTS 1990; CAMMAERTS *et al.* 1991; CAMMAERTS *et al.,* inédit; DETRAIN et CAMMAERTS 1991).

MATERIEL ET METHODES

Récolte et élevage. Les espèces étudiées proviennent des régions suivantes : *P. pallidula* et *T. semilaeve* : Pyrénées-Orientales (Banyuls et Cap de Creus) ; *T. caespitum* : Lorraine (Esch-sur-Alzette) ; *T. impurum* : Ardennes (Vierves) ; *M. rubra* : région limoneuse de la Belgique (Bruxelles, La Louvière) ; *T. aculeatum* : Cameroun (Yaoundé, A. Dejean, leg.).

Au laboratoire, des fragments de sociétés sont maintenus dans des éprouvettes en verre dont le fond constitue un réservoir d'eau obturé par un bouchon de coton. Ces tubes sont placés des bacs de polyéthylène qui servent d'aire de récolte et dans lesquels de la nourriture (eau sucrée, insectes morts) est déposée en dehors des périodes d'expérimentation.

Réalisation et présentation de pistes artificielles - Quantification du suivi des ouvrières. Des circonférences (Diamètre proportionnel à la taille des ouvrières : 10 cm pour *M. rubra* et 6,3 cm pour les autres espèces) tracées au crayon sur du papier blanc extra-strong et divisées en arcs de 10°, sont marquées à la plume de normographe d'un extrait acétonique de 1,6 (*M. rubra*) ou 1 (autres espèces) glandes à poison, additionné ou non d'un extrait acétonique de 1,6 (*M. rubra*) ou 1 (autres espèces) derniers sternites d'ouvrière. Les concentrations par cm sont donc identiques pour toutes les espèces. Ces concentrations sont les plus proches de celles optimales (EVERSHED *et al.* 1982; CAMMAERTS et CAMMAERTS 1990; CAMMAERTS *et al.* 1991; CAMMAERTS *et al.*, inédit; DETRAIN et CAMMAERTS 1991). Ces pistes artificielles sont déposées sur une aire de récolte, sans récompense, alimentaire ou autre, et les nombres d'arcs parcourus sans discontinuité par quelques dizaines d'ouvrières sont notés durant 10 minutes. Les pistes sont ensuite enlevées, sauf lors des études du renforcement. Les suivis de piste sont quantifiés par les médianes (et quartiles) des nombres obtenus. Pour mieux comparer les six espèces entre elles, ces médianes sont ensuite exprimées en pourcentage de la réponse initiale observée à l'obscurité (dans le cas de l'étude de l'effet du facteur synergique et de l'humidification des pistes chez *T. aculeatum*) ou à la lumière (dans le cas de toutes les autres études).

Les expériences menées à la lumière le sont dans une ambiance lumineuse d'environ 6000 à 12000 erg/cm^2.sec. Les expériences menées à "l'obscurité" se font dans le noir, une lampe rouge de chambre photographique (environ 1500 erg/cm^2.sec) n'étant allumée au-dessus de l'aire de récolte que durant le temps de comptage.

L'humidification des papiers supportant les pistes est obtenue en plaçant ces papiers sur un drap de coton imbibé d'eau jusqu'au moment de leur présentation aux fourmis.

RESULTATS

Evolution temporelle du suivi de piste (Fig. 1)

Des pistes sont suivies après avoir été maintenues à l'écart des fourmis durant jusqu'à 30 h chez *T. aculeatum*, 7 h chez *M. rubra*, 3 h (à l'obscurité) ou 7 h (en lumière) chez *T. impurum*, 3 à 4 h chez *T. semilaeve*, 2 h chez *T. caespitum* et 1 h 1/2 chez *P. pallidula*.

Les réponses de *T. aculeatum, T. impurum* et *M. rubra* présentent, contrairement à celles des autres espèces, de brusques augmentations qu'un renforcement des pistes expliquerait. Une augmentation correspondrait au passage, durant un comptage, de quelques fourmis renforçant la piste (voir point suivant).

Les cinq espèces européennes suivent mieux leur piste à la lumière, à l'exception de *T. impurum* et *P. pallidula*, qui les suivent mieux à l'obscurité quand les pistes sont à leur

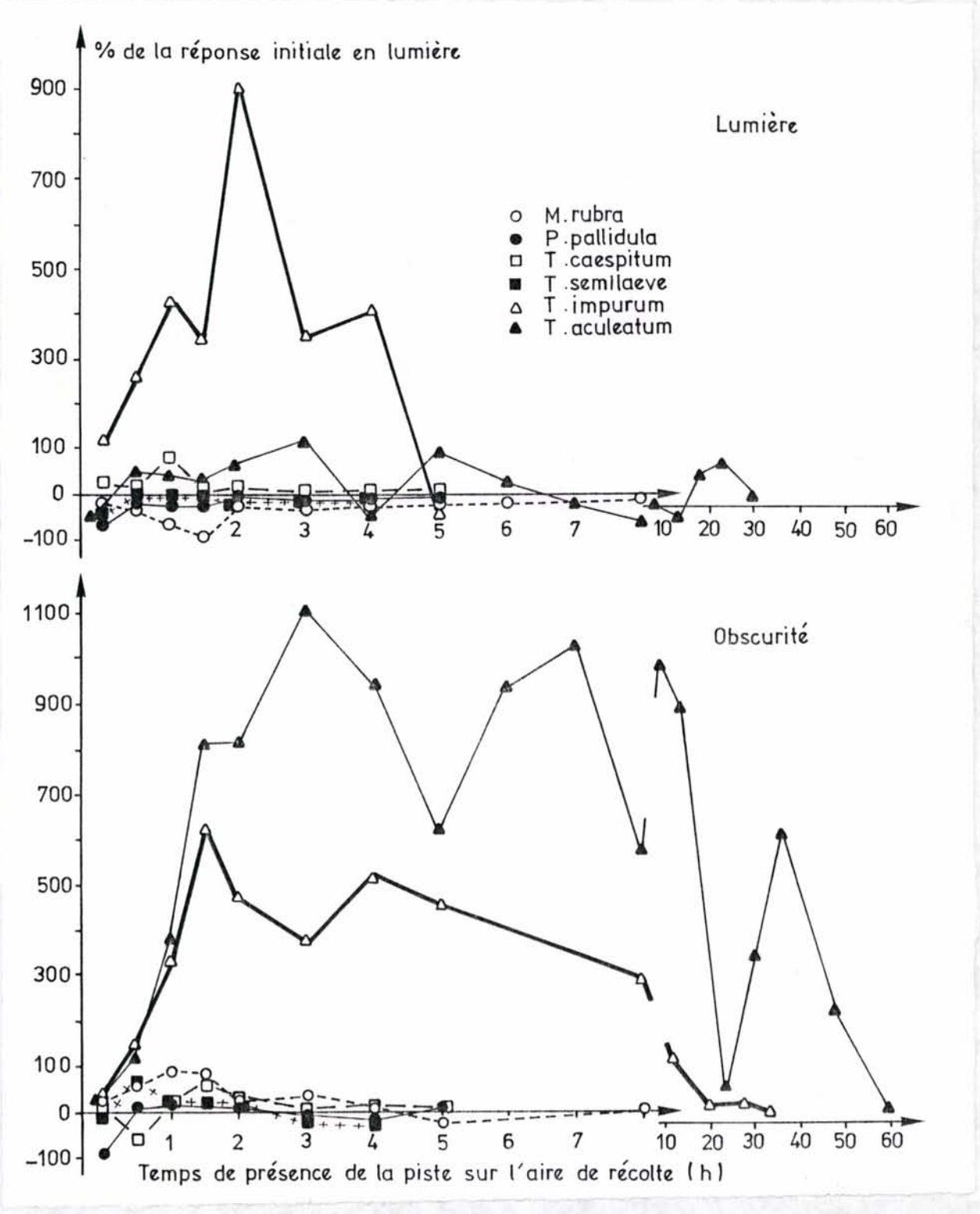


Figure 2. *Renforcement des pistes par les ouvrières à la lumière et à l'obscurité.*

Ce comportement est quantifié par la différence entre les valeurs de suivis de pistes laissées en place sur l'aire de récolte et celles de pistes présentées après avoir été tenues à l'écart des fourmis. Les suivis des fourmis sont quantifiés comme expliqué en Fig. 1.

Figure 2. *Reinforcement of trails by workers exposed to the light or to the dark.*

This behaviour is quantified by the difference between the following of trails remaining in the foraging area and of trails presented after isolation from ants. The trail following is quantified as in Fig. 1.

concentration optimale. L'espèce africaine, *T. aculeatum*, répond tantôt mieux à la lumière, tantôt mieux à l'obscurité.

Renforcement de la piste (Fig. 2)

Des pistes laissées sur l'aire de récolte depuis le temps initial de leur marquage peuvent être renforcées par les fourmis qui les suivent et permettent d'établir des graphiques similaires à ceux de la Fig. 1. Le renforcement peut être mesuré par les différences entre les valeurs des suivis de telles pistes et des suivis de pistes présentées après un temps connu d'évaporation (Fig. 1). Ces différences, représentées en Fig. 2, montrent que le renforcement est prononcé chez *T. aculeatum* et chez *T. impurum*, et plus particulièrement à l'obscurité chez la première de ces espèces. Des 4 autres espèces, *M. rubra* présente la meilleure évidence d'un renforcement, mais faible et à l'obscurité. Il est clair qu'en l'absence de récompense, *P. pallidula* ne renforce pas ses pistes.

Effet du facteur synergique (Fig. 3)

L'effet synergique d'un extrait de dernier sternite peut se déduire de la différence entre les suivis de pistes d'âges connus marquées ou non de cet extrait (Fig. 3). Cet effet est manifeste au début, sauf chez *T. semilaeve*. Chez *T. aculeatum*, il n'apparaît pleinement qu'après 15 minutes car, au départ, une piste augmente fortement la vitesse de déplacement des fourmis (CAMMAERTS *et al.*, inédit). Chez toutes les espèces, sauf chez *P. pallidula*, la synergie diminue rapidement au cours du temps : elle cesse après 15 minutes chez *T. caespitum*, après 15 à 30 minutes chez *T. aculeatum*, 30 à 45 minutes chez *T. impurum*, et 60 minutes environ chez *M. rubra*. Chez *T. impurum* et *T. aculeatum*, elle reprend ultérieurement de manière aléatoire, suite à un renforcement de la piste. Quant à *P. pallidula*, l'effet de son facteur synergique n'est pas très prononcé à sa concentration optimale mais il diminue ensuite lentement, prolongeant ainsi la durée de vie de la piste.

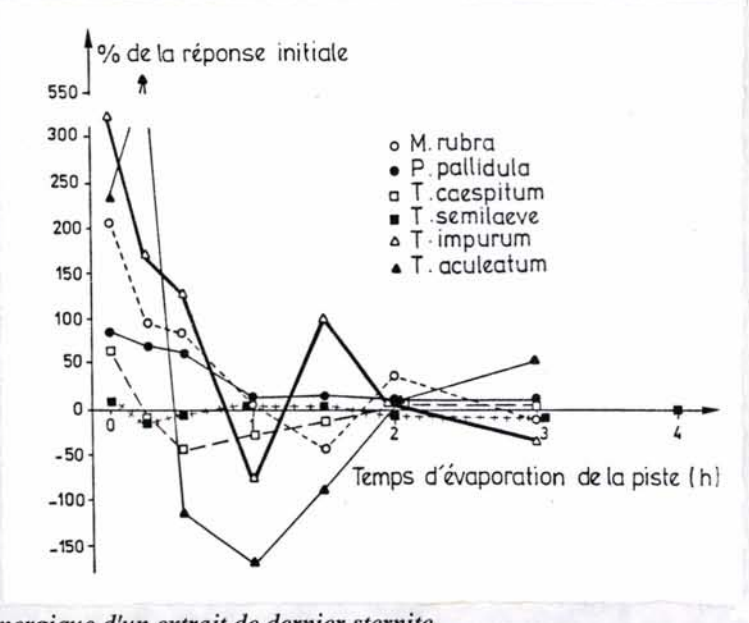


Figure 3. *Effet synergique d'un extrait de dernier sternite.*

Cet effet est quantifié par la différence entre les valeurs de suivis de pistes sèches marquées ou non de cet extrait, à l'obscurité (T. aculeatum) ou à la lumière (autres espèces). La différence est exprimée en pourcentage de la réponse initiale sur piste non marquée d'extrait de dernier sternite.

Figure 3. *Synergistic effect of a last sternite extract.*

This effect is quantified by the difference between the following of dry trails marked or not with this extract, in the dark (T. aculeatum) or in the light (other species). The difference is given in percentages of the initial response on trails not marked with a last sternite extract.

Effet de l'humidification du support sur le suivi de piste (Figs. 4, 5)

Il faut envisager le cas de pistes tracées uniquement avec des extraits de glandes à poison, et celui de pistes plus naturelles, marquées d'extraits de glandes à poison et de derniers sternites.

L'effet de l'humidification du support sur le suivi de la phéromone de piste peut s'évaluer par la différence entre les valeurs des suivis de pistes marquées uniquement de cette phéromone et humidifiées ou non (Fig. 4). Cet effet est négatif, sauf durant les 15 premières minutes d'évaporation, chez *T. impurum* et, à un moindre degré, chez *M. rubra*. L'effet destructeur de l'eau est le plus accentué chez *T. aculeatum*.

L'influence de l'humidification du support sur l'effet du facteur synergique de la piste peut se déceler à travers l'activité de ce facteur sur support humide. Cette activité est donnée par la différence entre les suivis de pistes humidifiées et marquées ou non du facteur (Fig. 5). Chez *P. pallidula*, *T. caespitum*, *T. aculeatum* et *M. rubra*, l'activité du facteur synergique sur support humide est quasi nulle, et entraîne même, chez les trois dernières espèces, des suivis inférieurs à ceux observés sur support sec. L'effet destructeur de l'eau sur le facteur synergique n'est complet qu'après 15 minutes chez *T. impurum* et après 30 minutes chez *T. semilaeve*. Chez cette dernière espèce, l'effet du facteur synergique, si difficile à percevoir sur support sec (Fig. 3), apparaît donc clairement sur pistes humides et subsiste une vingtaine de minutes.

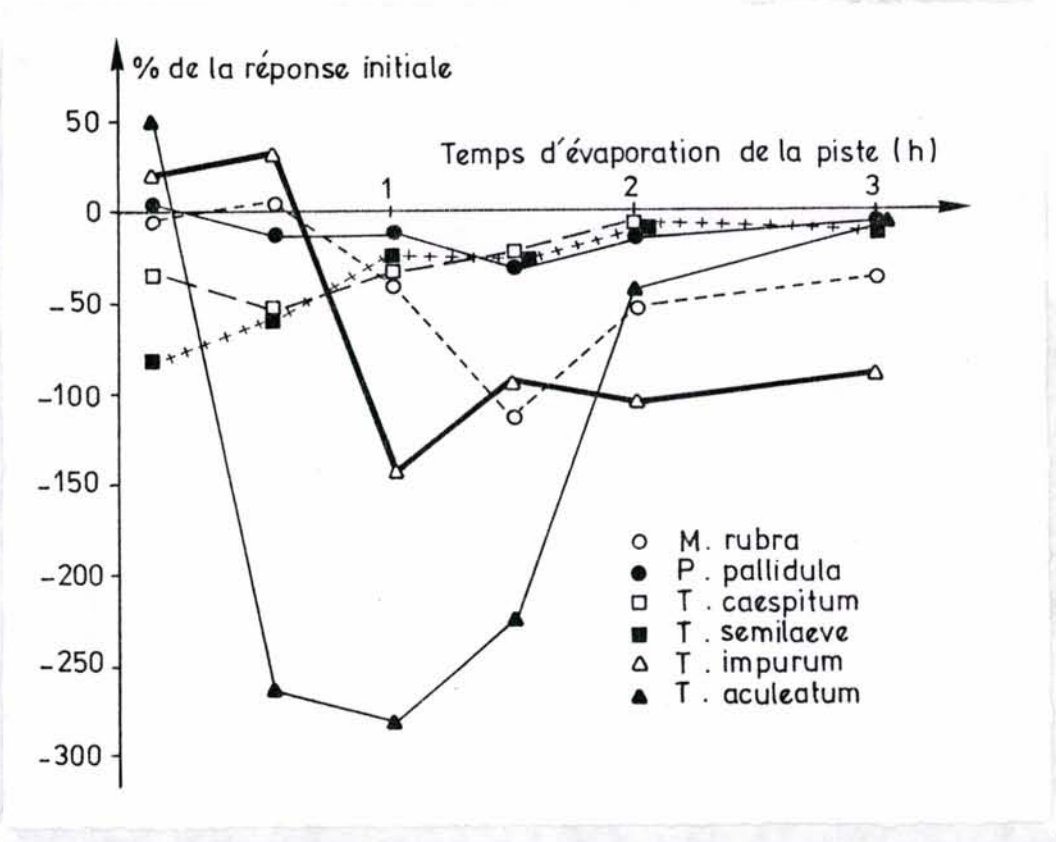


Figure 4. *Influence de l'humidification du support sur l'activité de la phéromone de piste.*

Cette influence est évaluée par la différence entre les valeurs de suivis de pistes marquées de la phéromone et humidifiées ou non, à l'obscurité (T. aculeatum) ou à la lumière (autres espèces). La différence est exprimée en pourcentage de la réponse initiale sur piste sèche.

Figure 4. *Effect of moistening the substratum on the activity of the trail pheromone.*

This effect is evaluated by the difference between the following of trails marked with the pheromone and moistened or not, in the dark (T. aculeatum) or in the light (other species). The difference is given in percentages of the initial response on a dry trail.

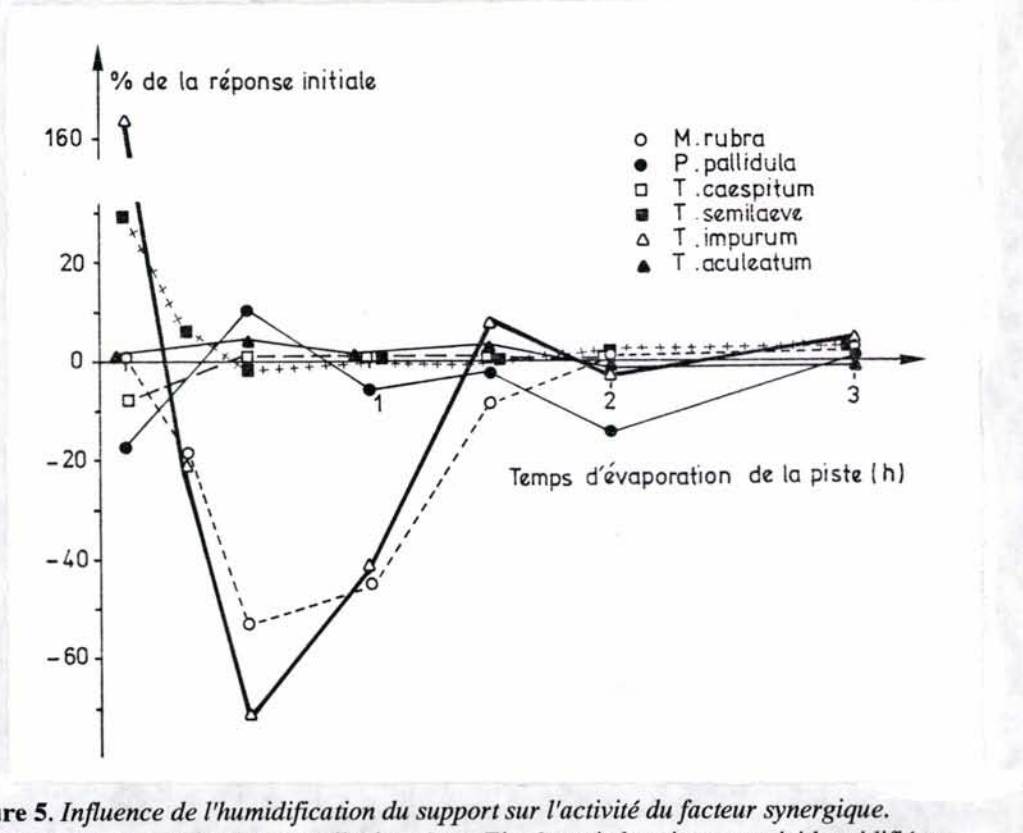


Figure 5. *Influence de l'humidification du support sur l'activité du facteur synergique. La procédure est identique à celle donnée en Fig. 3, mais les pistes sont ici humidifiées.*
Figure 5. *Effect of moistening the substratum on the activity of the synergistic factor. The procedure is identical to that of Fig. 3, except that the trails are moistened.*

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

La durée d'action de la phéromone de piste déposée à sa concentration optimale est la plus courte chez *P. pallidula*, *T. caespitum* et *T. semilaeve* (1 à 4 h), intermédiaire chez *M. rubra* et *T. impurum* (3 à 7 h) et la plus longue chez *T. aculeatum* (30 h environ).

En général, les espèces européennes étudiées suivent mieux leurs pistes à la lumière.

T. aculeatum, *T. impurum* et, dans une moindre mesure, *M. rubra*, renforcent leur piste à l'obscurité, sans récompense.

Sur piste sèche, l'extrait de dernier sternite a un effet synergique très bref chez *T. semilaeve* (durant moins de 10 minutes), durant 15 à 60 minutes chez *T. caespitum*, *T. aculeatum*, *T. impurum* et *M. rubra*, et persistant durant près de 4 h chez *P. pallidula*.

Chez toutes les espèces étudiées, l'humidification du support diminue radicalement, mais plus lentement chez *T. impurum* et *M. rubra*, le suivi des phéromones de piste. L'humidification du support anéantit aussi l'effet du facteur synergique (ce facteur une fois humidifié diminue même parfois l'activité de la phéromone de piste), sauf chez *T. semilaeve* où l'effet synergique persiste durant près de 20 minutes.

L'influence de la lumière sur le suivi et le renforcement des pistes pourrait être liée au mode de vie, nocturne (*T. aculeatum*) ou diurne (espèces européennes), des espèces étudiées.

L'évolution du suivi des pistes est fonction de la quantité restante de phéromone (elle-même fonction de la volatilité, du degré d'adsorption et de la stabilité des substances en cause). Mais elle dépend aussi de la sensibilité et de la réactivité des ouvrières. L'influence de l'humidification du support sur le suivi des pistes s'explique par les différentes solubilités dans l'eau des substances de piste. Les résultats suggèrent que, chez certaines espèces, le mélange "phéromone de piste et facteur synergique" soit plus soluble dans l'eau que la phéromone seule.

La durée d'action des pistes et leur perte d'activité suite à leur humidification sont connues chez d'autres fourmis. Ainsi, les pistes chimiques durent plus de 9 semaines chez *Oecophylla longinoda* (BEUGNON et DEJEAN 1992), 3 semaines chez une *Eciton* (SCHNEIRLA et BROWN 1950), 5 jours chez *Tetramorium bicarinatum* (BLUM et ROSS 1965), 1 jour chez *Monomorium pharaonis* et 2 à 3 heures chez *M. minimum* (BLUM 1966). Les pistes d'*Atta texana* et d'*O. longinoda* persistent sur support humide (MOSER et BLUM 1963; BEUGNON et DEJEAN 1992), celles de *T. bicarinatum*, pas (BLUM et ROSS 1965).

On peut tenter un premier rapprochement entre les particularités écologiques des espèces étudiées dans ce travail et les propriétés physiques et éthologiques de leurs pistes. *Tetramorium aculeatum*, vivant en milieu équatorial, dispose d'une phéromone de piste peu volatile et renforce ses pistes la nuit. Celles-ci sont cependant effacées à chaque pluie, c'est-à-dire quasi journellement. L'espèce méditerranéenne *P. pallidula*, dont la phéromone de piste est volatile et qui ne renforce pas ses pistes, dispose d'un facteur synergique peu volatil qui en prolonge l'activité. *Tetramorium impurum*, vivant en milieux pauvres et souvent froids dispose d'une phéromone de piste assez peu volatile et renforce sensiblement ses pistes. *Tetramorium caespitum* et *T. semilaeve*, qui peuplent des milieux assez pauvres et chauds, ne renforcent guère leurs pistes qu'elles tracent avec des substances volatiles mais elles parviendraient, de ce fait, à distinguer aisément les pistes récentes des plus anciennes. *Myrmica rubra*, de milieux plus riches, semble se situer entre ces extrêmes : elle dispose de phéromones moyennement volatiles et renforce légèrement ses pistes à l'obscurité. Les phéromones de piste et leurs substances synergiques ont sans doute été optimalisées en fonction de l'éthologie et de l'écologie de chaque espèce.

Remerciements. Ce travail a été réalisé grâce au projet CAMPUS "Impact des fourmis arboricoles sur les essences tropicales d'intérêt économique" (108/CD/90).

REFERENCES

BEUGNON, G. et DEJEAN, A., 1992. - Adaptative properties of the chemical trail system of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *Ins. Soc. 39*, 341-346.

BLUM, M.S., 1966. - The source and specificity of trail pheromones in *Termitopone, Monomorium* and *Huberia*, and their relation to those of some other ants. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), 41*, 155-160.

BLUM, M.S. et ROSS, N., 1965. - Chemical releasers of social behaviour. V. Source, specificity and properties of the odour trail pheromone of *Tetramorium guineense* (Formicidae : Myrmicinae). *J. Ins. Physiol., 11*, 857-868.

CAMMAERTS, M.-C., 1982. - Une source inédite de phéromone chez *Myrmica rubra* L. *Ins. Soc., 29*, 524-534.

CAMMAERTS, M.-C. et CAMMAERTS, R., 1990. - Etude éthologique de la phéromone de piste de *Tetramorium semilaeve* et *T. meridionale*. *Actes Coll. Ins. Soc., 6*, 253-260.

CAMMAERTS, M.-C., VERHAEGHE, J.-C., CAMMAERTS, R. et LESSEUX, R. 1991. - A hitherto unknown ethological factor in the ant *Tetramorium impurum* (Myrmicinae). *Behavioural Processes, 23*, 193-203.

DETRAIN, C. et CAMMAERTS, M.-C., 1991. - A new pheromone in the ant *Pheidole pallidula* (Myrmicinae). *Behavioural Processes, 24*, 123-132.

EVERSHED, R.P., MORGAN, E.D. et CAMMAERTS, M.-C., 1982. - 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants. *Ins. Biochemistry, 12*, 383-391.

MOSER, J.C. et BLUM, M.S., 1963. - Trail marking substance of the Texas leaf-cutting ant: source and potency. *Science, 140*, 1228.

SCHNEIRLA, T.C. et BROWN, R.Z., 1950. - Army-ant life and behavior under dry-season conditions. 4. Further investigations of cyclic processes in behavioral and reproductive functions. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 95*, 263-353.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 103-109 (1993)

LE DEVELOPPEMENT DE LA COLONIE DE *POLISTES*. ESSAI POUR UNE APPROCHE FORMELLE

Jacques GERVET et Françoise MEAD

CNRS- Ethologie, 31 Chemin Joseph-Aiguier, F - 13402 Marseille Cédex 09

Résumé : On a essayé de construire un modèle de développement de la colonie de *Polistes* à partir de deux règles de comportement : la règle des cellules libres (DELEURANCE, 1956) et l'existence d'une oophagie nutriciale. Le modèle rend compte de l'impact de l'abondance des proies sur la vie de la colonie, le fonctionnement résultant prenant une valeur adaptative. Il constitue une hypothèse nulle permettant de trouver de nouveaux mécanismes.

Mots-clés : *Polistes, développement colonial, abondance des proies.*

Abstract : The development of the Polistes colony. An attempt of formal approach.

We tryed to build a model for the development of the Polistes' colony, on the basis of two already known behavioral rules : the rule of free cells (DELEURANCE, 1956) and the existence of nutritional oophagy. This model allows to describe the effect of the level of prey availability on the life of the colony. It constitutes a null hypothesis that allows to find new mechanisms.

Key words : *Polistes, colonial development, prey availability.*

INTRODUCTION

On a souligné (REEVE, 1991) la plasticité du système reproducteur chez les Polistes : nombre de fondatrices, taille du nid, forme de la division du travail... varient fortement dans le genre, voire à l'intérieur d'une espèce. On peut aussi bien insister sur l'homogénéité du comportement : structure du nid, forme des rapports sociaux, activité bâtisseuse. Plutôt que d'opposer ces deux aspects, on a recherché comment quelques règles simples, peu variables, peuvent engendrer des variations adaptatives notables selon les conditions écologiques.

L'étude comporte deux étapes :

- le rappel des règles et le calibrage de leur intervention selon les facteurs écologiques ;
- une étude, par simulation, recherchant comment leur jeu combiné modèle le développement de la colonie.

MATERIEL ET METHODES

Règles de fonctionnement.

Deux règles, déjà reconnues par DELEURANCE (1956) sont prises en compte :

- la règle des cellules libres : un alvéole est ajouté au nid lorsque une guêpe sous

motivation de ponte ne trouve pas d'alvéole prêt à recevoir son oeuf ;
- l'oophagie nutriciale : une larve est, durant les premiers jours de sa vie, nourrie avec des oeufs récemment pondus.

Le jeu de ces règles lie le développement du guêpier à la ponte de la fondatrice : la règle des cellules libres ajuste la construction à la ponte. L'oophagie nutriciale, libérant des cellules précédemment occupées, bloque l'accroissement du nid. On néglige, pour le modèle, l'oophagie sans signification alimentaire, qui apparaît dans les colonies polygynes.

Les études expérimentales.

On a agi sur des facteurs écologiques de manière à modifier la mise en jeu de ces règles ; on analyse ensuite les effets en retour sur le développement de la société. Deux modifications ont été opérées :
- un refroidissement ménagé des oeufs, qui retarde leur éclosion et donc la venue de l'oophagie nutriciale ;
- une restriction, diversement sévère, de la disponibilité en proies qui retentit sur l'oophagie nutriciale, une guêpe détruisant d'autant plus d'oeufs qu'elle a moins de proies à sa disposition.

Les résultats ont permis de construire un modèle général qui peut à la fois décrire le développement du nid selon les conditions écologiques et servir d'hypothèse nulle pour mettre d'autres règles en évidence.

RESULTATS

Modèle de développement de la colonie

Nature des paramètres utilisés

Six paramètres conditionnent le développement de la colonie (Tableau I) :

cpo : cadence de ponte, nombre moyen d'oeufs pondus chaque jour ;
do : durée de développement d'un oeuf (de la ponte à l'éclosion) ;
dl : durée de développement d'une larve (de l'éclosion au filage du cocon) ;
dop : durée de la phase operculée, du filage du cocon à l'émergence de l'imago ;
oo : oophagie nutriciale, mesurée en nombre d'oeufs détruits pour nourrir une larve (nombre d'oeufs/larves) ;
ml : mortalité larvaire ; proportion des larves qui meurent avant operculation.

	Refroidissement	Raréfaction des proies
Cadence de ponte	*	
Durée du développement de l'oeuf	*	
Durée du développement larvaire	*	*
Durée du développement du stade operculé	*	
Oophagie nutriciale		*
Mortalité larvaire		*

Tableau I. *Effet de deux facteurs écologiques sur les paramètres de la vie du guêpier.*

Table I. *Effects of two ecological factors on the parameters of the colony-life.*

Schéma général du développement de la colonie

L'utilisation de ces paramètres conduit à un premier schéma de développement du nid, obtenu en donnant à ces paramètres des valeurs proches des valeurs moyennes

observées. Il montre l'apparition de couvées successives d'une taille à peu près constante. La taille du nid plafonne à 32 cellules : la libération de cellules, par émergence d'adultes ou oophagie, est ensuite suffisamment abondante pour permettre l'existence permanente de cellules libres.

Ce modèle permet de repérer quelques indices du développement de la colonie :
- la taille de la couvée larvaire est (do x cpo) ;
- le nombre d'imagos filles qui en résulte est (do x cpo) (1 - ml) ;
- le nombre d'oeufs détruits par oophagie nutriciale pour nourrir une couvée est : (do x cpo) x oo ;
- la durée séparant le début de deux couvées successives est : do (1 + oo). Ces couvées apparaîtront donc aux instants : do ; do + do (1 + oo) ; do + 2 do (1+oo) ;
- la date de l'apparition du premier imago fille, après la première ponte est : do + dl + dop.

Ce modèle suggère quatre remarques :
- Le réglage de l'apparition du premier imago fille et celui de l'apparition des couvées successives relèvent de paramètres pour une part indépendants ; de la sorte, l'état du couvain est très variable au moment où apparaissent les premières descendantes.
- Les paramètres pris en compte sont diversement affectés par les facteurs écologiques que nous avons expérimentés. Il en résulte une grande diversité de variantes dans le développement de la colonie.
- L'évolution du nid le conduit à une taille stable, qu'il ne peut dépasser et qui est pourtant bien plus faible que celle de nombreux nids naturels. Des mécanismes complémentaires doivent donc être recherchés.
- Enfin un modèle plus réaliste devrait prendre en compte une variabilité importante, qui tend à amortir les fluctuations de la courbe.

Effet de l'abondance des proies sur le développement de la colonie

Une baisse de la disponibilité en proies provoque un accroissement de l'oophagie nutriciale, de la mortalité larvaire et de la durée moyenne de développement des larves. L'effet sur les larves ne s'exerce pas uniformément au sein de la couvée : en cas de disette, les larves les plus grosses sont nourries en priorité. L'accroissement de la durée moyenne du développement larvaire résulte surtout d'une augmentation de la dispersion des valeurs : les premières larves de la couvée ont une durée de développement normale ; les suivantes ont une durée qui s'allonge progressivement. La mortalité larvaire, de même, frappe préférentiellement les larves puinées de chaque couvée.

Les paramètres plus haut définis ont permis de simuler le développement du nid pour deux degrés de manque de proies, ces degrés étant définis par des valeurs paramétriques d'ailleurs raisonnables au regard de l'observation. Les simulations consuisent aux remarques suivantes :
- Le manque de proies tend à accroître la durée entre couvées successives mais pas obligatoirement à réduire le nombre de larves présentes sur le nid en un moment précis : seul un jeûne très sévère, plus que dans les conditions simulées, opèrerait une telle réduction,
- Par contre, il retarde la croissance du nid et baisse sa taille finale: le nid ne dépasse pas 20 cellules dans la situation la plus sévère.
- Enfin, la différence la plus forte concerne le nombre d'imagos produits ; le premier imago apparaît, dans les deux conditions, dans le même délai. Mais le nombre des descendants produits varie fortement : après 70 jours, le nombre d'imagos est respectivement de 19 et 10 descendants dans les conditions de jeûne qui ont été simulées.

Influence du couvain sur la ponte

En fait, la cadence de ponte ne reste pas constante au cours de la saison. On a notamment montré (GERVET, 1964) que le couvain exerce une influence stimulante sur la ponte à partir du cinquième jour qui suit la première operculation (Tableau II).

Cette influence exige un couvain abondant. Au niveau du modèle, on systématise ce

constat en posant que la cadence de ponte double quand le nombre d'opercules atteint 10, et se stabilise à cette valeur.

		Périodes (en jours)						
		Avant E	-5 à op	op à +5	+5 à +1O	+10 à +20	+20 à +30	+30 à +40
cadence de ponte	P	2,2	1,8	2,9	4,2	3,9	4,3	4,3
	F	2,3	1,3	1,5	1,7	1,7	1,6	2
M. & W.		n. s.	n.s.	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02

Tableau II. *Evolution de la cadence de ponte selon l'état de développement du couvain. E : première éclosion ; op : première operculation ; M. & W. : Mann & Whitney*

Table II. *Development of the egg-laying ratio depending on the stage of the colony. E : first hatching ; op : first operculation ; M. & W. : Mann et Whitney*

Cette nouvelle règle accroît fortement la différence entre les lots ; en effet la sous-alimentation retarde le moment où l'importance du couvain atteint 10 opercules. Dans l'hypothèse la plus sévère du modèle théorique, ce nombre n'est même jamais atteint, de sorte que la cadence de ponte ne montre pas l'accroissement correspondant. En utilisant cette règle, on a analysé la variation du nombre de cellules à la fois pour un nid normalement alimenté et pour un nid fortement sous-alimenté ; 70 jours après la première ponte, le nid sous-alimenté stagne à 20 cellules alors que le nid bien nourri atteint une situation d'équilibre à près de 80 cellules. Une telle valeur limite est fréquente, mais il arrive aussi qu'on relève des valeurs bien supérieures, liées à d'autres mécanismes, non examinés ici. On note simplement que les règles utilisées suffisent pour entraîner une différence de taille allant du simple au quadruple.

Production de descendance et conséquences éco-éthologiques

		Nombre de jours écoulés depuis la première cellule											
		34	38	42	46	50	54	58	62	66	70	74	78
Imagos / larves	P	0,2	0,6	1	1,6	2,7	1,5	1,6	2	2,7	5,3	4	2,6
	FI	0,3	0,6	0,5	0,5	0,6	0,9	1	0,7	0,8	1	1,3	1,7
	FII	0,2	0,3	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,4	0,4	0,7	0,8	1,3

Tableau III. Rapport du nombre d'imagos au nombre de larves présentes sur le nid. *Evolution théorique dans 3 conditions différentes de disponibilité en proies. P : proies abondantes ; FI, FII : 2 situations définies de sous-alimentation.*

Table III. Ratio between the number of imagos and the number of larvae. *Theoretical variation under three different conditions of prey-availability. P : abundant preys ; FI, FII : 2 situations of prey-scarcity.*

Dans les divers schémas théoriques le nombre de larves tend à être du même ordre, mais celui des imagos produits diffère fortement. De ce fait, à un niveau écoéthologique on peut estimer que la charge de travail dévolue à chacun de ces imagos varie.

On a examiné, dans trois conditions théoriques, comment varie le rapport du nombre d'imagos déjà émergés au nombre de larves : quand les proies sont abondantes, ce rapport atteint 1 dès le 42ème jour après la première ponte, alors que cette valeur n'est durablement atteinte que vers les jours 70 à 78 dans les deux situations de sous-alimentation étudiées (Tableau III).

Il est probable qu'une telle différence a un effet sur le devenir des imagos. On sait (SOLIS et STRASSMANN, 1990, MEAD et GABOURIAUT, 1992) que l'importance du couvain larvaire est susceptible d'affecter le devenir des imagos nouvellement émergés. On peut supposer qu'une guêpe qui est fortement incitée au travail par la demande larvaire tend à devenir une ouvrière, alors qu'une autre, moins fortement incitée, abandonne la colonie et, soustraite à l'influence du couvain, a plus de chances de devenir une fondatrice au printemps suivant voire, peut être, au cours de la même saison de reproduction.

DISCUSSION

Le modèle ne rend pas compte de tous les avatars possibles de la vie d'une société. Ce que nous voudrions souligner, c'est à quel point un seul facteur écologique, ici une baisse de l'abondance des proies, peut produire des conséquences variées sur la vie ultérieure de la société : taille du nid, nombre d'adultes, taille du couvain... Ces caractéristiques sont engendrées par quelques règles, dont les conséquences s'enchaînent : oophagie nutriciale réglant le nombre d'oeufs, qui règle le nombre de cellules libres, qui règle la construction de nouvelles cellules...

La figure1 montre diverses conséquences du degré d'abondance des proies :

- La rareté des proies entraîne une forte oophagie nutriciale (retardant la naissance ultérieure de larves) et une notable mortalité larvaire, diminuant d'autant la production de nymphes et d'imagos. Par contre, la priorité donnée à l'alimentation des plus grosses larves fait que les premiers imagos apparaissent dans des délais normaux, bien qu'en petit nombre.
- Quand les proies sont abondantes, et donc les larves bien nourries, il y a peu d'oophagie nutriciale et de mortalité larvaire. L'abondance des nymphes qui en résulte exerce une action stimulante sur la ponte, qui quelques semaines plus tard accroît l'abondance du couvain larvaire.

Ces différences retentissent sur le rapport Nombre d'imagos / Nombre de larves :

- Quand les proies sont abondantes, le nombre d'Imagos produits devient rapidement important, nettement plus que celui des larves à nourrir ; en élevage, on observe alors que de nombreux imagos fillles restent inactifs, voire abandonnent le nid : il se peut que certains d'entre eux prennent alors la caste de fondatrice.
- Par contre, quand les proies sont rares, le nombre d'imagos produits est faible ; le rapport imagos/larves augmente plus lentement et, partant, l'incitation à travailler reste forte : les imagos deviennent des ouvrières. Si cette raréfaction est plus poussée encore, il arrive que les larves soient si peu nombreuses, lors de l'apparition des imagos, que leur pouvoir attractif est faible. La société se dissout alors et les imagos se dispersent, pouvant éventuellement devenir des fondatrices.

En fait, ces diverses conséquences ont une valeur adaptative :

- Un couvain larvaire bien nourri donne naissance à des imagos en surabondance par rapport aux besoins alimentaires. L'orientation de certains d'entre eux vers la caste de fondatrice, accroît le potentiel reproducteur de la reproductrice, dans une situation où un surplus d'ouvrières s'avère inutile.
- Par contre, une raréfaction des proies entraîne à la fois la réduction de l'investissement à un petit nombre de descendants et la spécialisation de tous ceux-ci dans l'approvisionnement, de telle manière qu'est exploité de manière optimale un environnement pauvre, pour, en fin de saison, fournir néanmoins quelques reproductrices.

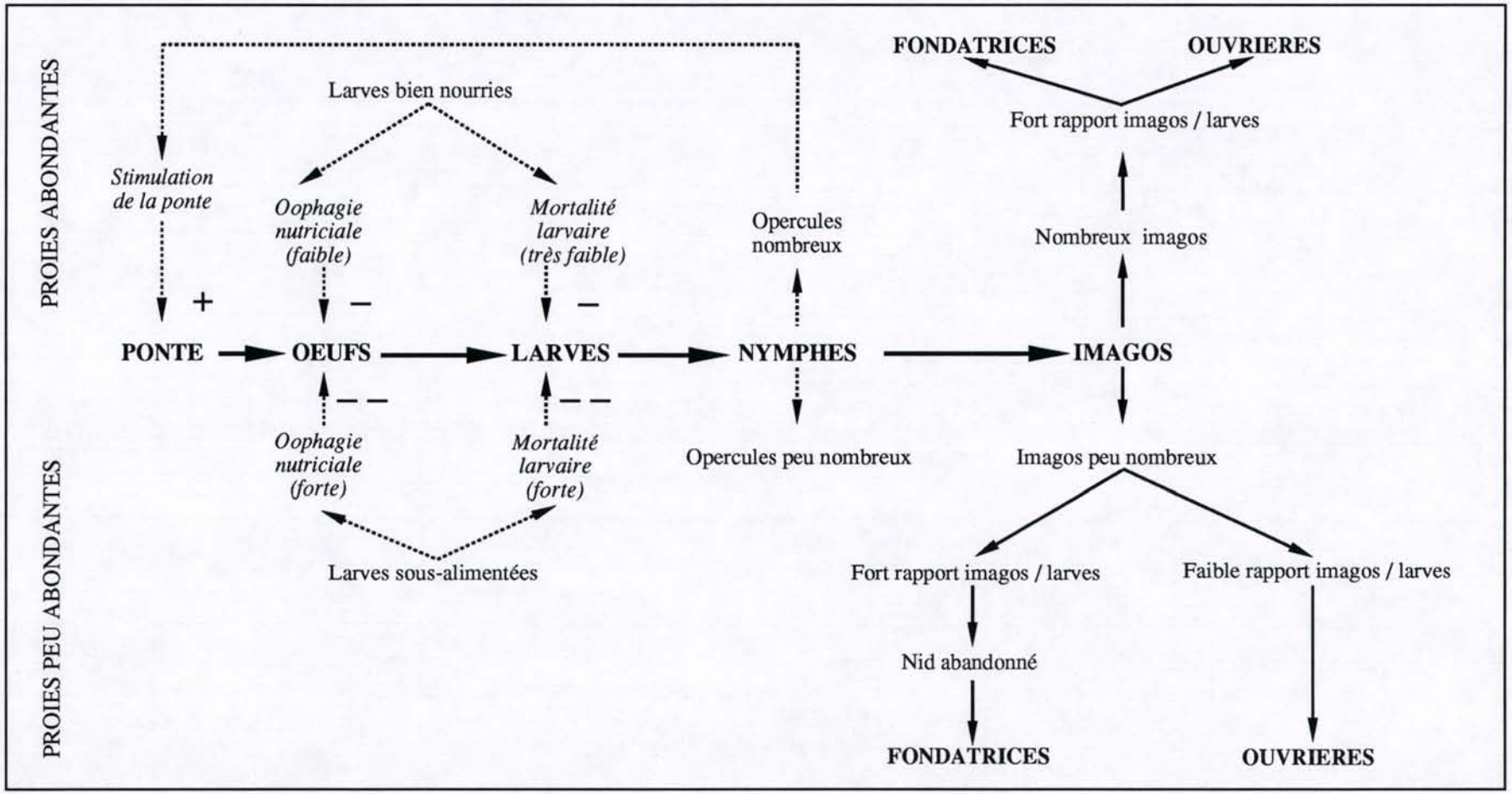


Fig. 1. *Ensemble des processus liant la production des descendantes au degré d'abondance des proies.*
Set of processes binding offspring production to the level of prey availability.

- Enfin, une raréfaction plus forte encore des proies conduit à une dissolution précoce de la colonie : la dispersion des futures fondatrices permet d'attendre des périodes éventuellement plus favorables pour une nouvelle fondation.

REFERENCES

DELEURANCE Ed.-Ph., 1956. Analyse du comportement bâtisseur chez *Polistes* (Hymen. Vesp.). L'activité bâtisseuse d'origine interne. In : *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'Homme*. Paris, Masson, p.105-150.

GERVET J., 1964. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L (Hymen. Vesp.). *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12ème s., **6**, 601-778.

MEAD F. et GABOURIAUT D., 1992. Post eclosion sensitivity to social context in *Polistes dominulus* Christ females. *Ins. Soc.* (sous presse)

REEVE H.K., 1991. Polistes. In : Ross K.R. et Matthews R.W. (eds) : *The social Biology of Wasps*, Ithaca and London, Comstock Publishing Associates, p.99-148.

SOLIS C.R. et STRASSMANN J.E., 1990. Presence of brood affects differentiation in the social wasp *Polistes exclamans* V. (Hymen. Vesp.). *Functional Ecology*, **4**, 539-541.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 111-116 (1993)

LA FLEXIBILITE DE LA CASTE CHEZ LES FEMELLES DE *POLISTES DOMINULUS* (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Françoise MEAD & Danielle GABOURIAUT

CNRS-Ethologie, 31 Chemin Joseph-Aiguier, F-13402 Marseille Cédex 09

Résumé: Les premières descendantes de colonies, parmi lesquelles on trouve les ouvrières, furent séparées de la reine et du nid 20 ou 30 jours après la date de la première émergence. Nous avons analysé chez ces femelles leur capacité à initier une fondation : - dans les jours qui suivent la séparation d'avec la reine et le nid ; - 2 et 4 mois plus tard ; - l'année suivante, après hivernage. La flexibilité de la caste que nous mettons en évidence chez *Polistes dominulus* est discutée dans le cadre des données biologiques de cette espèce.

Mots-clés: *Polistes, fondation, flexibilité de la caste.*

Abstract: **Caste flexibility in *Polistes dominulus* females (Hymenoptera, Vespidae).**

The first colonies'female offsprings, which included workers, were separated from the queen and the nest 20 or 30 days after the date of the first emergence. We analysed the ability of these females to initiate a colony founding : - within the some days following the separation ; - 2 or 4 months later ; - the following year, after wintering. The caste flexibility observed in *Polistes dominulus* is discussed in the light of the biological data on this species.

Key words: *Polistes, colony founding, caste flexibility.*

INTRODUCTION

Chez les Polistes, comme chez la plupart des Guêpes sociales primitives (JEANNE, 1980) il n'y a pas de différences morphologiques entre les reines et les ouvrières. Seuls des critères biologiques et comportementaux permettent de distinguer les deux types de femelles. Les ouvrières qui, très majoritairement émergent en début de colonie, sont caractérisées par une durée de vie généralement courte, mourant soit en fin de saison, soit au cours de l'hiver. Les futures reines apparaissent pour la plupart d'entre elles en fin de colonie. Elles se distinguent des ouvrières en ce qu'elles ne participent pas, ou très peu, aux tâches sociales et ont une durée de vie beaucoup plus longue, puisqu'elles passent l'hiver et fondent au printemps suivant. Physiologiquement, ces femelles sont caractérisées par des ovaires en état de diapause (PRATTE *et al.*, 1982) et par l'abondance des corps gras (EICKWORT, 1969). Chez les espèces sociales qui ne présentent pas de castes morphologiquement distinctes, on a pu en fait constater une certaine flexibilité dans les fonctions - ouvrière ou reproductrice - présentées par les femelles. Dès 1948, PARDI indiquait que dans les fondations polygynes de *Polistes dominulus*, une seule femelle - la dominante - devenait la pondeuse principale et parfois même la seule pondeuse, les autres fondatrices se comportant comme des ouvrières en effectuant les activités de récolte. De même, sur des nids en phase de post-émergence, on a pu observer que la mort prématurée d'une fondatrice - ou son retrait expérimental - fait apparaître parmi les descendantes une reine de substitution, qui commence à pondre des oeufs dans les quelques jours qui suivent la disparition de la reine. Chez les guêpes Polistines, des *potential queens* ont ainsi été

observées chez *P. dominulus* (PARDI, 1948), *P. exclamans* (STRASSMANN, 1981), plusieurs espèces du genre *Ropalidia* (GADAGKAR, 1980 ; GADAGKAR et JOSHI, 1983, 1984 ; STRASSMANN et MEYER, 1883) ainsi que dans le genre *Mischocyttarus* (LITTE, 1979). Chez *P. exclamans* (STRASSMANN, 1981), et *Ropalidia fasciata* (ITO et YAMANE, 1985) on a pu montrer que les femelles de la première couvée qui fondent des nids satellites ont pu être fécondées par des mâles apparus précocement dans la colonie.

Chez *P. dominulus*, on connaît très peu de choses sur les capacités de fondation des premières descendantes des colonies. Dans les conditions naturelles de développement des colonies, nous avons pu observer qu'un certain nombre d'ouvrières quittent la colonie précocement, après un séjour sur le nid variant selon les individus entre 4 et 20 jours. Nous avons pu constater que la disparition d'une ouvrière ne correspond pas obligatoirement à une disparition par mortalité. Que deviennent donc ces femelles qui quittent la colonie précocement ? Le travail présenté ici propose d'étudier au laboratoire les capacités de fondation immédiates ou différées des premières descendantes de colonies, après une séparation de la reine et du nid qui est intervenue 20 à 30 jours après la date de première émergence.

MATERIEL ET METHODES

Les colonies de *P. dominulus* utilisées pour notre expérimentation ont été fondées au laboratoire à partir de femelles récoltées dans la région marseillaise au cours de l'hiver. Dans cette région, les fondations débutent le plus généralement vers la mi-avril. Mais en condition de laboratoire, il est possible d'avancer de deux mois la date de fondation (PRATTE *et al.*, 1984).

Expérimentations. La capacité de fondation des premières descendantes de colonies développées en laboratoire fut étudiée de la façon suivante :

Capacité de fondation "immédiate", après une séparation d'avec la reine et le nid intervenue 21 à 24 jours après la première émergence. Le temps de présence des femelles au sein des colonies a varié selon les individus entre 1 et 24 jours.

Deux lots de colonies furent utilisés pour cette expérimentation :

- 11 colonies (lot I) fondées les 10-12 février (polygynes à la fondation, rendues monogynes dès le début de la phase de post-émergence) eurent leur première émergence entre le 11 et le 27 mars ; pour ces colonies, le retrait de la reine et du nid intervint entre le 1er et le 17 avril ;
- 5 colonies (lot II) fondées plus tardivement les 14-15 avril (4 colonies) et le 14 mai (1 colonie) eurent leur première émergence respectivement les 15-18 mai et le 13 juin ; pour ces colonies, le retrait de la reine et du nid intervint respectivement les 5-9 juin et le 6 juillet.

Au retrait des reines et des nids, les descendantes émergées au cours des deux premières décades de la phase de post-émergence furent placées dans des cages à fondation (24x18x16cm) à raison de 10 femelles environ par cage (les dix originaires de la même colonie). Dès qu'une femelle eut fondé un nid (2 cellules ou plus), elle fut retirée de la cage avec son nid. Quand deux femelles se sont associées pour fonder, elles ont été considérées comme fondatrices, dans la mesure où elles avaient toutes deux récolté du carton et initié le pédicelle. Au bout de 10 à 15 jours, les femelles furent placées dans des cagettes de 18x12x7cm, à l'extérieur sous abri et sans possibilité de construire.

Capacité de fondation "différée", l'année même de l'émergence : une première mise en fondation deux mois après le retrait du nid eut lieu pour les femelles des lots I et II (soit respectivement en juin et août) ; une deuxième mise en fondation eut lieu, pour le lot I seulement, 2 mois plus tard (en août), soit 4 mois après la séparation. Dans l'intervalle séparant les deux tests, les femelles furent à nouveau placées en cagette, à l'extérieur sous abri.

Capacité de fondation l'année suivante, après hivernage. Cinq autres colonies (lot III) fondées entre le 31 mai et le 3 juillet furent utilisées pour cette expérimentation. A l'issue du premier mois d'émergence, les descendantes furent séparées de la colonie et de la reine et placées dans 5 cagettes disposées à l'extérieur sous abri et ce, pendant tout le reste

de la saison et durant l'hiver. A l'issue de l'hivernage (avril-mai), les survivantes furent testées pour leur capacité à fonder un nid.

Observations comportementales. Pendant leur séjour au sein des colonies, les femelles furent observées presque tous les jours, deux heures durant, de façon à déterminer parmi celles-ci les ouvrières et les non ouvrières.

Conditions d'élevage. Les cages furent placées dans un local soumis aux conditions naturelles d'éclairement. Un éclairage supplémentaire par lampes a assuré, pendant 12 heures par jour, une température de 35-40°C. A l'extinction des lampes, la température est descendue à 20-25°C.

RESULTATS

Capacité de fondation "immédiate" des premières descendantes des colonies après la séparation de la reine et du nid.

Après leur séparation de la reine et du nid (intervenue au 21-24ème jour de la phase de post-émergence) toutes les femelles furent testées pour leur aptitude à fonder immédiatement un nid. Le tableau I donne les résultats obtenus avec les colonies précoces du lot I et avec les colonies tardives du lot II.

		Caractéristiques des colonies au retrait du nid				Fondation "immédiate"	
	Colonies	Nb cellules	Nb femelles	Nb ouvrières	Nb non ouvrières	Parmi les ouvrières	Parmi les non ouvrières
Lot I (N=11)	1	73	20	2	18	-	-
	2	104	21	8	13	-	-
	4	55	17	4	13	-	-
	5	58	21	3	18	-	-
	6	96	10	6	4	-	-
	7	94	16	3	13	-	-
	8	62	14	6	8	-	-
	9	88	17	6	11	5	1
	10	45	13	-	13	-	-
	11	37	10	-	10	-	-
	12	95	19	2	17	-	-
Lot II (N=5)	21	128	14	14	0	8	-
	23	80	14	7	7	-*	-
	25	119	24	18	6	2	-
	26	128	24	16	8	16	2
	28	186	19	15	4	12	2

* *3 ouvrières sont mortes accidentellement par défaut de sucre.*

Tableau I. *Capacité de fondation "immédiate", après la séparation des reines et des nids, chez les premières descendantes de colonies. Lot I : colonies fondées en février. Lot II : colonies plus tardives fondées en avril ou mai.*

Table I. *Ability of the colonies' first offspring to found a colony immediately after being separated from nests and queens. Set I : colonies founded in February. Set II : late colonies founded in April or May.*

La comparaison des résultats obtenus fait apparaître une différence sensible entre les deux lots. Sur les 11 colonies du lot I mises en expérimentation, une seule (colonie 9) a permis d'obtenir des fondations avec les descendantes ; et dans cette colonie, sur les 6 fondations obtenues, 5 furent le fait d'ouvrières et 1 d'une femelle non ouvrière. Par contre dans le lot II, on observe que dans 4 colonies sur les 5 mises en expérimentation, des

femelles furent capables d'initier une fondation. Comme dans le cas précédent, il apparaît que les fondations sont initiées dans la très grande majorité des cas (38 sur 42) par des ouvrières. Cependant la proportion d'ouvrières capables d'initier un nid a varié largement d'une colonie à l'autre.

L'examen comparé dans les deux lots de quelques caractéristiques des colonies (nombre de cellules, nombre de femelles émergées, nombre d'ouvrières) fait apparaître deux points : la proportion d'ouvrières au sein des colonies fut en moyenne 3 fois plus faible dans les colonies du lot I (0,22) que dans celles du lot II (0,74) ; la taille des nids y fut aussi beaucoup plus faible, atteignant en moyenne 73 cellules dans le lot I contre 128 dans le lot II, l'accroissement après la 1ère émergence étant pratiquement nul dans le lot I, alors que dans le lot II, les nids se sont accrus de 20 à 30 cellules.

Les différences apparues entre les deux lots dans la capacité de fondation des femelles sont vraisemblablement liées aux caractéristiques des colonies qui, rappelons-le, se sont développées à deux périodes distinctes de l'année, les unes au début du printemps, les autres deux mois plus tard.

Capacité de fondation "différée" l'année même de l'émergence.

Nos résultats montrent qu'il est possible d'obtenir des fondations l'année même de l'émergence : un petit nombre de femelles ont été capables d'initier une fondation 2 mois ou 4 mois après la séparation du nid (tableau II). Contrairement au cas des fondations qui suivent immédiatement le retrait du nid, les fondations obtenues furent cette fois aussi bien le fait d'ouvrières que de non ouvrières.

		1ère fondation "différée"			2ème fondation "différée"		
	Colonies	Nb femelles	Parmi les ouvrières	Parmi les non ouvrières	Nb femelles	Parmi les ouvrières	Parmi les non ouvrières
Lot I (N=11)	1	17	1	-	16	-	-
	2	21	-	-	19	1	1
	4	17	-	-	15	-	-
	5	19	-	-	17	-	-
	6	10	-	-	9	-	-
	7	16	-	-	16	-	-
	8	14	1	-	14	-	-
	9	17	-	-	17	-	-
	10	13	-	1	13	-	-
	11	10	-	-	9	-	-
	12	19	-	2	17	-	1
Lot II (N=4)	21	11	-	-			
	23	10	-	-			
	25	20	-	-			
	26	17	1	-			

Tableau II. *Capacité de fondation des premières descendantes de colonies (lots I et II) 2 mois (1ère fondation "différée") et 4 mois (2ème fondation "différée") après la séparation du nid.*

Table II. *Ability of the first colonies' offspring (Set I and II) to found a colony 2 months (1st "delayed foundation") and 4 months (2nd "delayed foundation") after being separated from the nest.*

Capacité de fondation l'année suivante, après hivernage.

La capacité des premières descendantes de colonies à survivre à l'hivernage puis à fonder (lot III) fut analysée en fonction du temps que les femelles avaient passé au sein des colonies (1-10 jours, 10-20 jours, 20-30 jours) et en fonction de la catégorie sociale -

ouvrière ou non ouvrière - à laquelle elles ont appartenu (tableau III).

	Femelles	Temps passé	Ouvrières			Non ouvrières		
	Nb	dans colonies	Nb	survie	fondations	Nb	survie	fondations
Lot III	24	1-10 jours	11	9	(9)	13	13	(13)
	21	10-20 jours	12	9	(7)	9	7	(6)
	32	20-30 jours	20	6	(5)	12	10	(7)

Tableau III. *Survie à l'hivernage et fondation chez les descendantes du premier mois d'émergence, en fonction du temps passé au sein des colonies.*

Table III. *Survival from wintering and colony founding among the offspring which emerged during the 1st month, in terms of time spent in the colonies.*

Les résultats montrent que, dans la mesure où les femelles ont survécu à l'hivernage, l'aptitude à fonder n'a pas différé entre les femelles quel que soit le temps passé dans la colonie ou la catégorie sociale (dans les conditions d'hivernage du lot étudié, le taux de fondations parmi les survivantes fut en moyenne de 83%). C'est seulement dans la survie à l'hivernage que des différences peuvent apparaître entre femelles, la survie pouvant dépendre, selon la catégorie sociale, du temps passé au sein de la colonie : chez les ouvrières une baisse significative de la survie est apparue lorsque le séjour au sein des colonies a dépassé 20 jours ($P < .02$; test du $\chi 2$).

DISCUSSION

Les expérimentations présentées ici montrent que chez *Polistes dominulus*, des femelles qui furent ouvrières au cours des 20 ou 30 premiers jours de la phase de post-émergence purent, après leur séparation du nid et de la reine, développer une fonction reproductrice et initier un nid, soit dans les quelques jours qui ont suivi le retrait du nid, soit 2 ou 4 mois plus tard, soit encore l'année suivante après l'hivernage.

On connaît depuis longtemps les capacités reproductrices des ouvrières, lorsque les colonies deviennent orphelines ou, en fin de saison, lorsque les femelles ne sont plus soumises à l'action inhibitrice de la reine et pondent alors dans le nid natal des oeufs non fécondés qui donneront des mâles. Plusieurs auteurs dont KHALIFA (1953) pour *P. dominulus* et MAKINO (1989) pour *P. riparius* ont fait état par ailleurs de la capacité des ouvrières à reconstruire un nouveau nid lorsque celui-ci a été détruit. Notre expérimentation de mise en fondation immédiate des premières descendantes de colonies après retrait de la reine et du nid a permis de tester chez toutes les femelles leur capacité à fonder et de préciser les conditions de telles fondations. Nous avons montré que seules les ouvrières furent capables d'initier une fondation dans les quelques jours qui ont suivi le retrait des nids. La capacité de fondation des ouvrières s'est montrée cependant variable d'une colonie à l'autre : d'une part une différence est apparue entre les ouvrières issues de colonies fondées précocement et les ouvrières de colonies fondées plus tardivement ; d'autre part des différences sont apparues entre ouvrières au sein d'un même lot. La capacité de fondation des ouvrières a pu dépendre non seulement des conditions d'éclairement et de température auxquelles les nids ont été soumis mais aussi de la quantité de travail qu'elles ont effectué ou encore des relations de dominance-subordination qu'elles ont pu développer avec la reine ou entre elles. L'absence de fondation immédiate chez la plupart des femelles non ouvrières est en accord avec les résultats d'une étude physiologique effectuée par PRATTE *et al.* (1982) qui ont montré que ces femelles entraient en diapause ovarienne.

Concernant les capacités de fondation des femelles 2 ou 4 mois après leur séparation de la reine et du nid, quelques femelles se sont montrées aptes à initier une fondation. Ces fondations "différées" ont pu être obtenues tant parmi les ouvrières que parmi les non ouvrières. Dans nos régions tempérées la période de reproduction des Polistes qui est relativement courte (avril-septembre), ne permet pas le développement de fondations

tardives ; il en est différemment dans les régions situées plus au sud où la période de reproduction s'étale davantage (février à novembre) offrant aux premières descendantes, qui quitteraient précocement la colonie, la possibilité de fonder leur propre nid. En outre la récolte par KHALIFA (1953) au Caire de femelles tout à fait matures en juin-juillet renforce la possibilité d'une deuxième reproduction par les descendantes de l'année.

Enfin notre expérimentation montre que les premières descendantes de colonies ont la possibilité de survivre et de fonder l'année suivante, dans la mesure où elles n'ont pas été ouvrières ou, si elles l'ont été, ne sont pas restées trop longtemps sur le nid. Ces résultats sont intéressants à analyser dans le cadre des observations en conditions naturelles dans la région de Marseille : les femelles - ouvrières ou non ouvrières - qui quittent la colonie après un séjour sur le nid inférieur à 20 jours auraient la possibilité de se reproduire l'année suivante.

L'ensemble de ces résultats témoigne d'une flexibilité de la caste chez *Polistes dominulus*. La production par les colonies d'individus qui ne sont pas définitivement liés à une caste constitue une stratégie avantageuse permettant à la colonie de répondre à de multiples aléas survenant dans l'environnement. Ainsi dans le cas d'une fin précoce des colonies, ou encore d'une destruction du couvain, des ouvrières auront encore la possibilité de devenir fondatrices, conservant ainsi le potentiel reproducteur des colonies.

REFERENCES

EICKWORT, K., 1969. Separation of the castes of *Polistes exclamans* and notes on its biology (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 16 : 67-72.

GADAGKAR, R., 1980. Dominance hierarchy and division of labour in the social wasp, *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera : Vespidae). *Curr. Sci.* 49 : 772-775.

GADAGKAR, R., et N.V. JOSHI, 1983. Quantitative ethology of social wasps : time-activity budgets and caste differentiation in *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera : Vespidae). *Anim. Behav.* 31 : 26-31.

GADAGKAR, R., et N.V. JOSHI, 1984. Social organization in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 64 : 15-32.

ITO, Y., et SK. YAMANE, 1985. Early male production in a subtropical paper wasp *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 32 : 403-410.

JEANNE, R.L., 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol.* 25 : 371-396.

KHALIFA, A., 1953. Biological observations on *Polistes gallicus* L. and *Polistes foederata* Koch, with special reference to stylopization. *Bull. Soc. Fouad. 1er Entom.* 37 : 371-404.

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

MAKINO, S., 1989. Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius* : two ways to reproduce after the loss of the original nest (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 36 : 116-128.

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

PRATTE, M., C. STRAMBI, J. GERVET, et A. STRAMBI, 1982. Paramètres physiologiques et éthologiques dans un guêpier de *Polistes gallicus* L. *Ins. Soc.* 29 : 383-401.

PRATTE, M., J. GERVET, et S. SEMENOFF T.C., 1984. L'évolution de la production de descendance dans le guêpier de Poliste (*Polistes gallicus* L.). *Ins. Soc.* 31 : 34-50.

STRASSMANN, J.E., 1981. Evolutionary implications of early males and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8 : 55-64.

STRASSMANN, J.E., et D.C. MEYER, 1983. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Anim. Behav.* 31 : 431-438.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 117-120 (1993)

EFFETS COMPORTEMENTAUX DU CHANGEMENT EXPERIMENTAL DE RANG HIERARCHIQUE CHEZ DES FONDATRICES DE *POLISTES DOMINULUS* CHRIST

Michel PRATTE

C.N.R.S. ETHOLOGIE. 31, Chemin Joseph-Aiguier, 13402 Marseille cedex 9

Résumé: L'expérience présentée consiste en l'échange de fondatrices de *Polistes dominulus* Christ provenant de colonies trigynes en phase de pré-émergence. On provoque ainsi la rencontre, sur l'un des deux nids, de deux guêpes de rang Alpha, et, sur l'autre nid, de deux guêpes de rang Bêta. Cette situation induit le changement de rang hiérarchique de l'une des deux femelles mises en présence, et le rétablissement d'une association fonctionnelle est obtenu dans la moitié des cas. Le profil comportemental individuel, observé après les échanges de guêpes, dépend principalement du rang occupé au moment de l'observation. Le principal effet d'un changement de rang est de retarder l'acquisition du comportement correspondant au nouveau rang. L'établissement de ce comportement passe par l'occupation physique d'un espace défini par rapport au nid, puis par la réponse graduelle aux divers stimuli émanant de cet espace.

Mots-clés: *Polistes, fondatrices, rang hiérarchique, profil comportemental*

Abstract: Behavioural effects of experimentally induced change of hierarchical rank on *Polistes dominulus* Christ foundresses.

The experiment consisted of exchanging *Polistes dominulus* Christ foundresses from pre-emergent trigynous colonies. Two Alpha rank wasps were made to meet on one nest, whereas two Beta wasps encountered each other on another nest. This situation induced a change of hierarchical rank in one of the two foundresses brought together. A trigynous association was reconstituted in roughly half of the cases studied. The individual behavioural profiles observed after wasps' exchanges were found to depend mainly on the rank held at the time of observation. The main effect of a wasp's previous rank seems to be the time lag in the acquisition of the behavioural profile corresponding to its new rank. The setting up of the new profile involves first occupying a specific space in relation to the nest, and gradually responding to the various stimuli emanating from this space.

Key words: *Polistes, foundresses, hierarchical rank, behavioural profile*

INTRODUCTION

Il existe, entre les fondatrices associées de *Polistes dominulus* Christ, une hiérarchie linéaire définissant les rangs Alpha, Bêta et Gamma des fondatrices. De nombreuses études de sociétés trigynes en phase de pré-émergence ont montré les caractéristiques physiologiques, endocrines et comportementales liées aux rangs. Pourtant on peut supposer une certaine plasticité comportementale qui se traduirait par la capacité de changer de rang hiérarchique, puis de s'intégrer dans une nouvelle association.

MATERIEL ET METHODES

Des changements de rang sont provoqués expérimentalement en rassemblant sur le nid de l'une d'elles, en présence d'une guêpe de rang Gamma, 2 fondatrices de rang identique, soit Alpha soit Bêta. Si une nouvelle association se forme, l'une des deux guêpes doit changer de rang social: l'une des deux Alpha mises en présence doit devenir Bêta ; de même, lors de la rencontre de deux Bêta, l'une d'elles doit devenir Alpha. Deux groupes de guêpes, de rangs Alpha et Bêta, n'ayant ni rencontré de fondatrices inconnues, ni changé de rang servent de lots témoins (PRATTE, 1989).

Les 36 colonies utilisées dans les lots expérimentaux, et les 31 colonies du lot témoin, sont âgées en moyenne de 3 semaines (depuis la fondation), et contiennent toutes des oeufs, des larves et des nymphes.

Les variables analysées sont les durées consacrées à certains items comportementaux sur une période de 12 heures répartie en 6 jours consécutifs. Les valeurs obtenues dans les différents groupes ont été comparées au moyen de tests statistiques non-paramétriques, appariés (Wilcoxon) et non appariés (Mann-Whitney).

RESULTATS

Formation de nouvelles associations. Après la mise en présence de deux guêpes de même rang, la différenciation de nouveaux rapports de dominance se fait dans un grand nombre de cas (15 cas sur 18 mises en présence de deux guêpes de rang Alpha, 16 cas sur 18 entre deux de rang Bêta), même si elle n'est pas toujours suivie par l'intégration effective dans une association fonctionnelle. Une nouvelle association trigyne est obtenue dans environ la moitié des cas. Parmi les 10 nouvelles associations obtenues après la mise en présence de 2 guêpes Alpha, on obtient 9 guêpes de rang Alpha ayant conservé leur rang après la rencontre, 9 Alpha ayant pris le rang Bêta, et 2 Alpha ayant pris le rang Gamma. Parmi les 9 nouvelles associations réunissant 2 guêpes de rang Bêta, on a 6 Bêta ayant conservé leur rang, 9 Bêta ayant pris le rang Alpha, 3 Bêta ayant pris le rang Gamma.

Effets d'un changement de compagnes sans changement de rang. Les effets du changement de compagnes sont observés en comparant le comportement des guêpes ayant conservé leur rang à celui des fondatrices du lot témoin (Fig.1 1a,1b,1c et Fig.1 2a,2b,2c). Le changement de compagnes affecte surtout le temps consacré aux relations de dominance/subordination, et induit, pour les guêpes de rang Alpha, un repos plus fréquent hors du nid. Il n'y a pas de différences significatives entre les durées des items correspondant au travail social ou à la reproduction.

Effets du changement de rang. Les fondatrices changeant de rang hiérarchique adoptent un profil semblable à celui de guêpes de même rang et n'ayant pas subi de changement: quel que soit leur rang antérieur, les Alpha ont des performances supérieures pour les activités au nid, alors que les Bêta passent plus de temps en activités hors du nid (Fig.1 1b,1c,1d,1e et Fig.1 2b,2c,2d,2e). Les différences entre les groupes d'Alpha peuvent être attribuées à l'effet du rang antérieur: repos au nid, inspection cellulaire et repos sur le gâteau sont significativement différents pour les 3 derniers jours. Il n'y a pas de différences significatives entre les groupes de Bêta. De plus, la comparaison des performances entre les 3 premiers et les 3 derniers jours d'observation montre que la mise en place du comportement est progressive. Si l'occupation des lieux, préférentiellement liée aux rangs, est immédiate (la surface du gâteau cellulaire pour l'Alpha, l'extérieur du nid pour les dominées), la reprise des activités (ponte pour l'Alpha, récoltes pour la Bêta) est retardée.

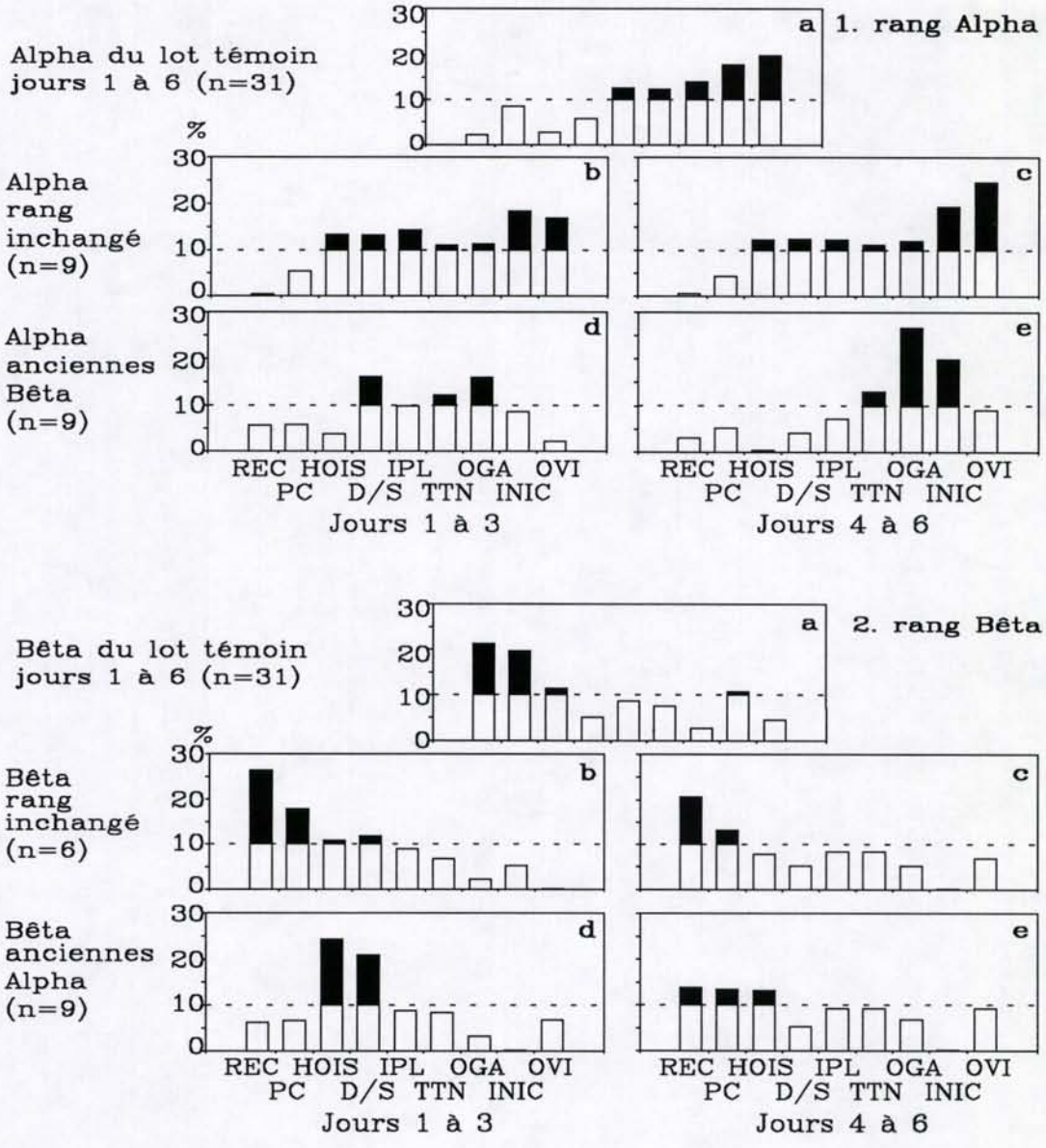


Fig.1. *Profils comportementaux des fondatrices selon leur rang hiérarchique, leur rang précédent et le nombre de jours depuis l'échange de guêpes. En abscisse, les items comportementaux: REC (récoltes alimentaires), PC (récolte de carton pour la construction), HOIS (repos hors du nid), D/S (relations de dominance/subordination), IPL (inspection du nid), TTN (temps total passé au nid), OGA (repos à la surface du gâteau cellulaire), INIC (construction de nouvelles cellules et du pédicelle), OVI (ponte et palpation antennaire de l'oeuf). En ordonnée, les pourcentages sont calculés à partir de la somme, pour les 10 groupes, des moyennes du temps passé dans chaque item, la ligne pointillée correspondant au niveau moyen commun.*

Behavioural profiles of the foundresses depending on their hierarchical rank, their previous rank and the number of days since exchanging wasps. On the abscissa, behavioural items: REC (foraging for food), PC (pulp gathering), HOIS (resting outside the nest), D/S (dominance and subordination relationships), IPL (checking cells), TTN (total time at the nest), OGA (resting on the face of the comb), INIC (cell initiation and pedicel reinforcement), OVI (ovipositing and egg antennating). On the ordinate, percentages are relative to the sum, over the 10 groups, of the average time spent on each item. The dotted line indicates the common average percentage.

DISCUSSION

Une fondatrice de *Polistes* déjà engagée dans une association de fondation peut être induite à adopter un nouveau rang hiérarchique - et un nouveau comportement - dans une nouvelle association avec des guêpes inconnues. L'échec d'un tel changement se situe plus au niveau de l'intégration en une association fonctionnelle qu'à celui de l'établissement de nouveaux rapports hiérarchiques. Les échecs montrent au moins que la différenciation sociale résultant de l'établissement de relations de dominance ne constitue pas un facteur suffisant pour assurer l'intégration d'une nouvelle arrivante dans la société.

Quand une fondatrice change de rang, elle tend à adopter le même profil comportemental que celui d'une fondatrice de même rang n'ayant pas subi de changement hiérarchique. Les différences persistant en fin d'expérience entre les divers profils pourraient indiquer des différences individuelles profondes. Les fondatrices forcées de changer de rang auraient, avant ce changement, simplement tenu le rang social adapté à leurs caractéristiques, ce qui rendrait difficile l'adoption du comportement approprié au rang nouvellement acquis. Cette hypothèse semble peu probable: l'acquisition du rang Alpha, par exemple, est favorisé par la priorité de résidence (PRATTE et GERVET, 1992), par l'état endocrine (RÖSELER *et al.*, 1984) et est lié à la taille de l'ovaire (GERVET, 1964). Mais toutes ces caractéristiques peuvent varier au cours du temps, selon l'histoire individuelle, et ne peuvent donc servir d'indices d'une propriété individuelle supposée stable.

Le principal effet du rang précédemment occupé par la guêpe semble être de retarder l'acquisition du profil correspondant au nouveau rang, le délai étant supérieur pour le passage de Bêta à Alpha que pour celui de Alpha à Bêta. Le retard dans la reprise de la ponte dans le premier cas est une conséquence de la régression ovarienne subie par les subordonnées (PARDI et CAVALCANTI, 1951). A un niveau plus comportemental, le changement plus rapide de profil d'Alpha à Bêta correspond peut-être à l'établissement d'une contrainte immédiatement perceptible par la guêpe qui doit se soumettre à une nouvelle dominante. RÖSELER *et al.* (1986) ont établi qu'une seule rencontre entre deux guêpes a des effets durables sur plusieurs jours grâce à la capacité de mémorisation du rang social. L'établissement du profil comportemental caractéristique d'un rang hiérarchique peut être décrit comme un processus à 2 étapes: d'abord l'occupation physique d'un espace situé par rapport au nid, puis la réponse progressive aux divers stimuli émanant de cet espace.

REFERENCES

GERVET J., 1964. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L. (Hyménoptère Vespidé). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. 12e série 6*:601-778

PARDI L., Cavalcanti M., 1951. Esperienze sul meccanismo della monoginia funzionale in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenopt. Vesp.). *Boll. Zool. 18*:247-252.

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

PRATTE M., GERVET J., 1992. Effects of prior residence and previous cohabitation on the *Polistes dominulus* Christ dominance hierarchy. *Ethology 90*:72-80.

RÖSELER P.-F., RÖSELER I., STRAMBI A., 1986. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp *Polistes gallicus* (L.) (Hymenopera Vespidae). *Monit. zool. ital.* (N.S.) *20*:283-290.

RÖSELER P.-F., RÖSELER I., STRAMBI A., AUGIER R., 1984. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp *Polistes gallicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol. 15*:133-142.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 121-126 (1993)

SWARMING BEHAVIOUR IN *POLYBIOIDES TABIDA* (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

FRANCESCATO E.°, S. TURILLAZZI°, A. DEJEAN°°.

°Dipartimento di Biologia Animale e Genetica, Università di Firenze, via Romana 17, 50125 Firenze (Italia)

°°Faculté de Sciences, Université de Yaoundé, B.P. 812, Yaoundé (Cameroun)

Summary: *Polybioides* is a genus of polistine wasps which lives in the tropical region of the Old World. In these wasps a new nest is founded by a swarm composed of some gynes followed by several workers.

In some experiments performed in Cameroun, during a study on *Polybioides tabida*, we induced swarming of two colonies after transplanting their nests (collected in the field and inevitably in part destroyed) into plastic boxes. The various phases of this collective behaviour were recorded from the time when the boxes were opened until the entire colony settled on their new nesting site and nest construction was initiated. During swarming, some individuals were observed dragging their abdomens on plant leaves on their way from the box to the nesting site. Our observations indicate that recruitment and trail pheromones also exist in this species of still little known genus of swarming polistine. This is similar to what has been observed in species of the south and central american swarming Polistinae.

Key words: *Vespidae, Polistinae, Polybioides, swarming behaviour.*

Résumé: Comportement d' essaimage de *Polybioides tabida* (Hymenoptera, Vespidae).

Polybioides est un genre de guêpes polistines qui vit dans les régions tropicales de l'Ancien Monde. Chez ces guêpes, la fondation d'un nouveau nid est réalisée par un essaim composé de quelques femelles accompagnées de plusieurs ouvrières.

Au cours d'expériences réalisée au Cameroun, lors d'un étude sur *Polybioides tabida*, nous avons induit l'essaimage de deux colonies après avoir transplanté leurs nids (récoltés en nature et inévitablement détruits en partie) dans de boîtes en plastique. Les différentes phases de ce comportament colletif ont été enregistrées, depuis l'ouverture de ces boîtes jusqu'à ce que toute la colonie soit installée dans son nouveau site de nidification et que la construction du nid soit initiée. Au cours de l'essaimage, certains individus ont été observés traînant leur abdomen sur les feuilles des plantes situées sur leur trajet entre la boîte et le site de nidification. Nos observations indiquent qu'un recrutement et des phéromones de piste existent également chez cette espéce appartenant à un genre encore peu connu de polistines essaimantes. Ceci est tout à fait comparable à ce qui a pu être observé chez des espéces de Polistinae essaimantes d'Amérique Centrale et du Sud.

Mots-clés: *Vespidae, Polistinae, comportement d'essaimage.*

INTRODUCTION

Swarm-founding Polistinae are a group of social vespids limited to the tropics. Their main characteristics are:

- a high number of individuals per colony (from hundred to over a thousand adults);
- large sized nests consisting of several combs protected by an envelope;

- new colonies founded by a queen accompanied by a swarm of workers, (JEANNE, 1980).

When they swarm, the wasps move to their new nesting site in a coordinated fashion by means of a communication mechanism based on trail pheromones (CHADAB & RETTENMEYER, 1979; JEANNE, 1981; WEST EBERHARD, 1982). This kind of communication is well known among the social insects and was first described in wasps by Naumann (1975) and Jeanne (1975). Observing various species of seven different genera of neotropical wasps, these authors noted that after leaving their old nest some individuals stroked their abdominal sternites over various types of substrates on their way to the new nesting site. Other individuals stopped on the scented trail, but did not mark it, and followed it through the vegetation. Jeanne (1981) confirmed experimentally that *Polybia sericea* uses chemical communication to migrate to a new nest. This species produces a particular substance in the Richards' gland (RICHARDS 1971, 1978) (situated on the anterior half of the 5th gastral sternite) which is applied during dragging behaviour (when the wasp rubs its abdomen over the substrate as it walks).

The genus *Polybioides* and some species of the genus *Ropalidia* are the only swarm-founding polistine wasps to live in the Old World tropics; *Polybiodides tabida* is found in the tropical forests of west Africa. In his description of the species, Bequaert (1918) states that new colonies are probably founded by swarming. Richards (1969) also analyzed 5 colonies of *P. tabida* and supplied data on the percentage of queens and workers as well as on nest architecture, whilst Van der Vecht (1966) described the typical disposition of the brood in the nest combs in his revision of east Asiatic and Indo-australian species. However, apart from the limited information from Darchen (1976) on colony foundation in *P. tabida*, the biology of this genus is still mostly unknown.

In this work we describe the swarming behaviour of *P. tabida* which was induced in two colonies.

MATERIALS AND METHODS

The experiments were conducted at Yaoundé (Cameroon) on 5th, 7th and 9th of February, 1992. Colonies of *P. tabida* were collected from the forest and taken to the study area, a garden in the town. The nests and their inhabitants were each kept in a small plastic cage (cm 20 X 30 X 20) for approximately two days. The wasps were fed on honey and meat and given water. One nest (N 1) only contained eggs whilst the others contained eggs, larvae and pupae (N 2 and N 3). Some individuals never returned to their nests during captivity. In nest N 1 the wasps devoured all the eggs, and some of the larvae from the cells in nest N 2. Just before the experiments, the cages containing the nests were placed in the centre of the study area (a bare clearing surrounded by trees) where a number of small shrubs were aligned to form a sort of "pathway" in a SW direction in continuation with the line of trees. The experiments began with the opening of the cage doors and the behaviour of the wasps was recorded with a portable videocamera.

RESULTS

Cluster formation

In the first and second experiments (N 1 and N 2), the cages were opened at 09.00 hours. Many individuals began to leave immediately and then, after a few short flights, they returned to the cage door. After a few minutes, the wasps clustered outside the cage in the shade.

More and more individuals joined the original cluster as they left the cage; then the cluster divided into two or three groups with an incessant exchange of wasps between

them.

The following behaviours were observed in the wasps arriving and leaving the periphery of the cluster:

- frequent grooming of wings and abdomen;
- exchange of liquids between individuals;
- antennation between individuals;
- defence position (with raised antennae).

In the middle of the cluster, many of the wasps were heaped one on top of the other and were apparently inactive. Aggressive interactions were never observed, and none of the individuals were seen rubbing their abdomens over the substrate near the cluster.

In this phase the wasps showed no aggression at all towards the observer.

The third experiment (N 3) was held at 15.52. The wasps never formed a true cluster, most of them stayed inside the cage, whilst others gathered outside in small groups of 5-6 individuals.

Swarming

In the first experiment, the wasps began swarming at approximately 10.30 (one and a half hours after the cage door had been opened) and stopped at 12.30. In the second experiment the wasps began swarming around 16.00 (7 hours after the start of the experiment) and stopped at 18.00. The third experiment was interrupted (when the cage door was shut) shortly before sunset, by which time the wasps had not given any signs of swarming.

Dragging behaviour

In the first and second experiments, after cluster formation and the initial orientation flights, some wasps were seen alighting on the leaves of the first shrubs forming the pathway and rubbing their last abdominal sternites in a particular fashion along the edges of the leaves, after which they flew on to the next bushes (Fig. 1). Other individuals flew around the marked leaves. There did not seem to be any special points which the wasps marked more than once.

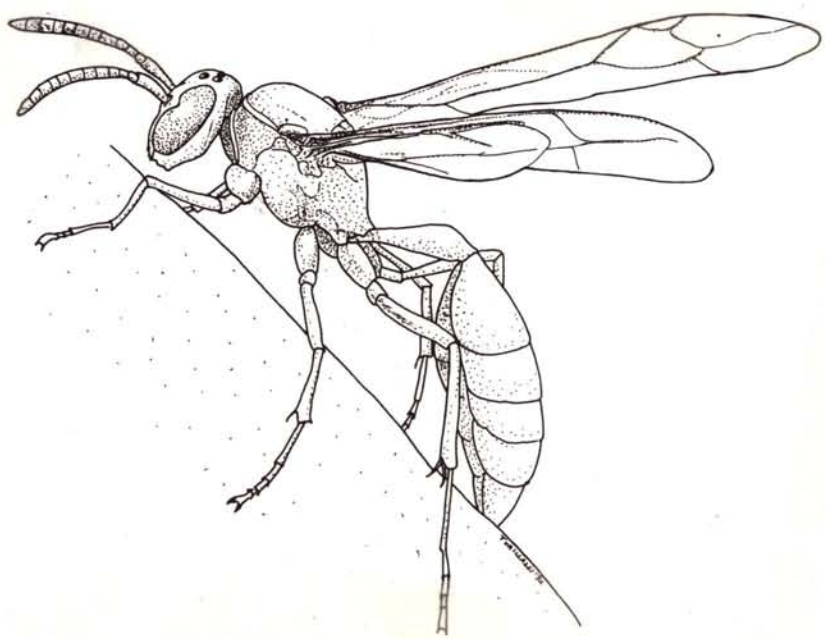


Figure 1. *Femelle de Polybioides tabida en train de traîner son abdomen sur le bord d'une feuille, au cours de l'essaimage.*

Figure 1. *A female of Polybioides tabida while dragging its abdomen over the edge of a leaf during swarming.*

Migration

Swarm migration was progressive: every now and then groups of individuals headed in the direction of the "pathway" following the leaves marked by their companions. In the first experiment (N 1), one marked female which had been followed along the "pathway" returned to the cluster for a few moments, thus confirming the impression that some individuals continue to ply between the new clustering site and the old one. The number of wasps engaged in abdomen stroking then gradually fell as more and more of their companions left the cluster in flight and followed the trail on the shrubs.

When a new aggregation was found (in experiments 1 and 2), the majority of wasps had already left the cluster. Even after the last wasps had left the cage, others still continued to return to inspect it.

In the first experiment, the aggregation (which would eventually have led to the foundation of a new nest since the beginnings of the first comb were already visible by the afternoon) was situated on a palm leaf about 3 metres above ground level and approximately 20 metres from the release point. In the second experiment, nest construction began on the branch of an euphorbia tree, about 2,50 metres above the ground and approximately 13 metres from the release point, and not more than 6 metres from the nest in the first experiment (Fig. 2).

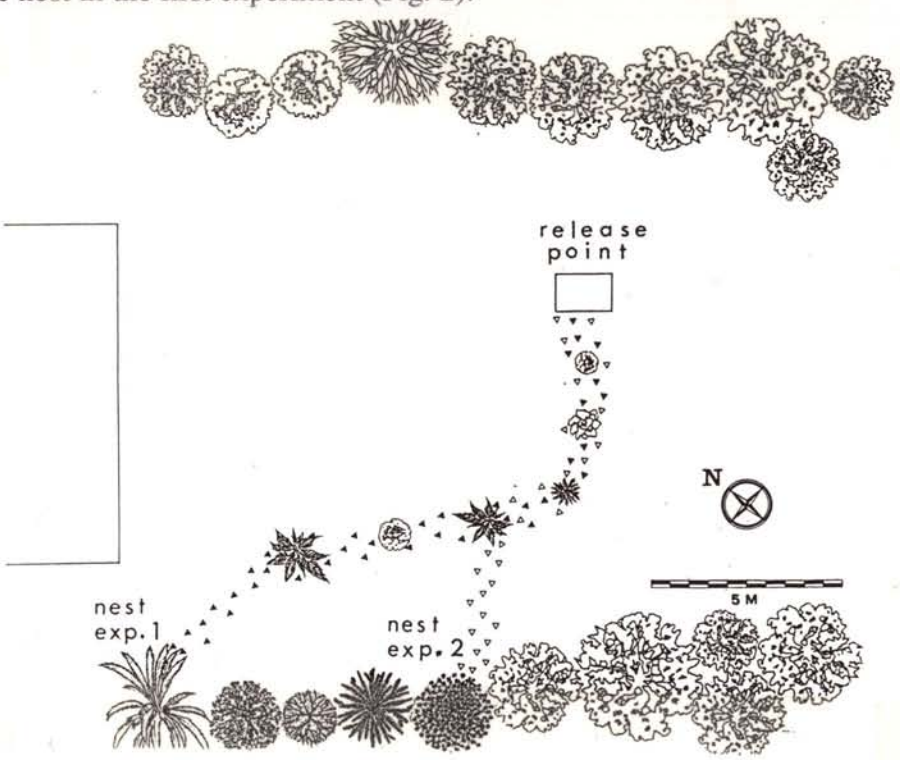


Figure 2. *Pistes suivies par les guêpes essaimantes lors de l'expérience 1 (triangles noirs) et de l'experiences 2 (triangles blancs).*

Figure 2. *Trails followed by the swarming wasps in experience 1 (black triangles) and in experience 2 (white triangles).*

CONCLUSIONS

Swarming in wasp colonies can occur after the departure of some of the queens and workers to found a new colony (reproductive swarm) or because the nest has been

damaged or disturbed by predators or for some other reason (absconding swarm) (RICHARDS & RICHARDS, 1951; WEST EBERHARD, 1982). Although these two types of swarms differ in some important aspects, it is believed that in both cases the wasps use the same mechanisms of communication (WEST EBERHARD, 1982).

The swarming behaviour observed in *Polybioides tabida* is similar to that described in species of neotropical swarming Polistinae (NAUMANN, 1975; JEANNE, 1975; FORSYTH, 1978). In *Polybia sericea*, for example, once the scout workers have found a suitable nesting site, they mark the trail for the rest of the colony by stroking their abdomen over various types of substrate and depositing small amounts of secretion produced by glands on the 5th gastral sternite (Richards glands) (JEANNE, 1981).

Evidently, individuals of *Polybioides* must also migrate by following the trail left by their companions. However, in *P. tabida* the anterior half of the 5th sternite is not modified in any way (see also JEANNE et al., 1983), nor does it bear Richards' glands (unpublished observations), thus the marking behaviour observed in this species probably triggers the release of a secretion produced by some other abdominal glands (perhaps the Dufour's gland).

One other difference that we observed in the swarming behaviour of *P. tabida* with respect to that described in *P. sericea* was the absence of marking behaviour in individuals clustering on the cage walls. The formation of these clusters, however, suggests that *Polybioides* also emit assembly pheromones.

Why the colony in the third experiment (N 3) did not swarm is not clear. In our opinion, the most plausible explanation is that the experiment took place too late in the day, giving the scout wasps only two hours before sunset to find a suitable nesting site. *P. sericea* takes 1-2 days to complete swarming (JEANNE, 1981).

These preliminary data suggest that some form of chemical communication also lies at the base of swarming behaviour in a species belonging to one of the two genera of swarming Polistinae found in the Old World. We hope that confirmation of these observations, future appropriate experiments and morpho-histological studies will help clarify the mechanisms and the origin of this behaviour as well as its relationship to similar manifestation described in neotropical swarm founding Polistinae.

AKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank Dr. C. Coster-Longman for the translation of the English text and Mr. Maurice Tindo who helped us during the collection of the nests in the field.

REFERENCES

BEQUAERT, J., 1918. A revision of the Vespidae of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, with a list of Ethiopian diplopterous wasps. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 39*: 1-384.

CHADAB, R., & C.W. RETTENMEYER, 1979. Observations on swarm emigrations and dragging behavior by social wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche 86*: 347-352.

DARCHEN, R., 1976. La formation d'une nouvelle colonie de *Polybioides tabidus* Fab., (Vespidae, Polybiinae). *C. R. Séances Acad. Sci. Paris (D) 282*: 457-459.

FORSYTH, A.B., 1978. Studies on the behavioral ecology of polygynous social wasps. *Ph. D. dissertation, Harvard University, Cambridge, MA.*

JEANNE, R.L., 1975. Behavior during swarm movement in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche 82*: 259-264.

JEANNE, R.L., 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol. 25*: 371-396.

JEANNE, R.L., 1981. Chemical communication during swarm emigration in the social

wasp *Polybia sericea* (Oliver). *Anim. Behav. 29*: 102-113.
JEANNE, R.L., H.A. DOWNING & D.C. POST, 1983. Morphology and function of sternal glands in polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Zoomorphology 103*: 149-164.
NAUMANN, M.G., 1975. Swarming behavior: evidence for communication in social wasps. *Sciences 189*: 642-644.
RICHARDS, O.W., 1969. The biology of some W. African social wasps (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). *Mem. Soc. Entomol. Ital. 48*: 79-93.
RICHARDS, O.W., 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biol. Rev. (Cambridge) 46*: 483-528.
RICHARDS, O.W., 1978. The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. *British Museum (Natural History), London.*
RICHARDS, O.W., & M.J. RICHARDS, 1951. Observation on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Trans. R. Entomol. Soc. London 102*: 1-170.
VECHT, VAN DER J., 1966. The East Asiatic and Indo-Australian species of *Polybioides* Buysson and *Parapolybia* Saussure (Hymenoptera, Vespidae). *Zool. Verhand. (Leiden) 82*: 1-42.
WEST EBERHARD, M.J., 1982. The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini). pp. 97-128 In: P. Jaisson (edit.), *Social Insects in the Tropics, Vol.1. Université Paris-Nord, Paris.*

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 127-134 (1993)

FLEXIBILITE SOCIALE CHEZ *EVYLAEUS ALBIPES* (F.) (HYMENOPTERA, HALICTINAE)

C. PLATEAUX-QUENU
Laboratoire de Biologie du Comportement et Physiologie
U.R.A. 1293, Université de Nancy I
54506 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

Résumé: Les diverses populations d'*Evylaeus albipes* présentent parfois des modes de vie différents. Dans le sud-ouest de la France (Dordogne), l'espèce produit une première couvée d'ouvrières et de mâles, puis une seconde couvée de sexués: futures fondatrices et mâles. Dans l'est de la France (Lorraine), l'espèce apparaît plus tardivement que dans le sud-ouest, avec un décalage d'environ un mois. Elle produit, non des ouvrières, mais directement, telle une espèce solitaire, une couvée unique de fondatrices et de mâles. On suppose qu'*Evylaeus albipes* possède un potentiel social qui s'exprime ou non, selon les conditions écologiques environnantes. On se demande si la sélection favoriserait le caractère solitaire dans les régions à courte saison chaude et le caractère social dans les régions à longue saison chaude.

Mots-clés: *eusocialité, forme sociale, forme solitaire, polygynie, potentiel social.*

Summary: Social flexibility in *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).

The various populations of *Evylaeus albipes* may sometimes exhibit different modes of living. In the south-west of France (Dordogne), each foundress produces a first brood composed of workers and males, then a second brood of sexuals: future foundresses and males. In the east of France (Lorraine), the species appears later on, with a delay of one month or so. Each foundress produces directly an only annual brood of future foundresses and males. It is assumed that *Evylaeus albipes* possesses a social potentiality which may or may not be expressed according to the variable environmental conditions. It is wondered if natural selection favours a solitary form in regions with a short warm season and a social form in regions with a long warm season.

Key-words: *eusociality, social form, solitary form, polygyny, social potentiality.*

INTRODUCTION

Les diverses populations d'*Evylaeus albipes*, espèce paléarctique (EBMER 1988), peuvent présenter des modes de vie différents.

Dans le sud-ouest de la France, en Dordogne (PLATEAUX-QUENU 1989), les fondatrices apparaissent vers la mi-avril. Elles produisent, en juin, une première couvée d'ouvrières et de mâles. Les ouvrières sont statistiquement plus petites que leur mère avec un large recouvrement de taille entre les femelles des deux castes. Elles sont très attractives pour les mâles. Elles entrent rapidement en activité, récoltent du

pollen tandis que leur mère, devenue reine, pond. La seconde couvée, résultant de l'activité commune de la mère et de ses filles, comporte les sexués, mâles et futures fondatrices apparaissant en juillet et en août. Les mâles fécondent les femelles, meurent avant l'automne. Les futures fondatrices se nourrissent, sont fécondées, passent l'hiver dans le nid natal. Ceci constitue un cycle classique d'Halictine eusociale annuelle.

Le présent travail concerne la biologie d'une population de l'est de la France (Villers-lès-Nancy) que je compare à celle du sud-ouest.

MATERIEL ET METHODES

Capturées dès leurs premières sorties, en mai et début juin 1991 et 1992, une vingtaine de fondatrices de la population de l'est sont élevées au laboratoire dans les mêmes conditions écologiques que celles du sud-ouest (PLATEAUX-QUENU 1989, 1992): grandes cages avec un volume de vol d'environ un mètre cube et des éléments de nidification remplis de terre de 15 X 37 X 1 cm, flanqués de parois vitrées; petites cages avec un volume de vol de 70 X 40 X 30 cm et des éléments de nidification de 26 X 16 X 1 cm; irrigation de la terre assurée par des cordons en nylon trempant dans l'eau par leurs extrémités libres; fleurs fraîches ou artificielles saupoudrées de pollen (*Cedrus atlanticus*, *Cirsium eriophorum* et *Salix caprea*); abreuvoirs contenant du miel dilué; éclairage assuré par des tubes néon de 18 W et des ampoules halogènes de 150 W placés au-dessus du plafond, vitré, de la cage; photopériode conforme à celle de la nature.

Des pré-conduits en forme d'Y, excavés dans certains éléments, favorisent la formation de nids polygynes en offrant deux entrées convergeant vers un conduit unique.

RESULTATS

1°) Cycle biologique.

E. albipes apparaît dans l'est de la France plus tardivement que dans le sud-ouest, avec un décalage d'environ un mois. J'ai encagé des fondatrices capturées en mai et début juin lors de leurs premières sorties. Elles sont entrées rapidement en activité. Elles ont produit, un mois plus tard,des femelles et des mâles en proportion sensiblement équivalente. Mais les femelles sont restées inactives, ont été fécondées et, après quelques sorties, ne se sont plus montrées.

J'ai constitué des groupes artificiels de 2 ou 3 nymphes femelles orphelines de première couvée: celles-ci n'ont pas, comme les futures ouvrières du sud-ouest (PLATEAUX-QUENU 1991), évolué en petites sociétés constituées d'une pondeuse et d'une ou de deux pourvoyeuses; elles sont demeurées inactives.

J'ai mesuré, à l'aide des paramètres habituels: largeur de la tête, longueur de l'aile, les descendants femelles obtenus en élevage et d'autres récoltés dans la nature en juillet et en août dans le même biotope que leurs mères (et aisément distinguables de celles-ci par leur pilosité intacte et la couleur grise de leurs ailes). J'ai noté qu'aucune

des femelles-filles prélevées dans la nature ne récoltait de pollen. La figure 1, bas, montre qu'il y a superposition de la taille des mères et des filles, en élevage comme dans la nature. La première couvée de la forme *albipes* de l'est est, en fait, une unique génération. Il s'agit d'une forme solitaire, dépourvue d'ouvrières. La forme sociale (figure 1, haut) montre une différence de taille entre les femelles des deux castes avec une large zone de recouvrement. Ce phénomène peut être illustré à l'aide d'exemples précis. La figure 2 montre que dans la forme sociale:
- la reine est la plus grande femelle de la société (l'examen d'une soixantaine de nids d'élevage n'a pas montré une seule exception à cette règle);
- le mâle ou les mâles ont tendance à apparaître avant les ouvrières; leur nombre est généralement inférieur à celui des ouvrières (20 à 50% de mâles selon les sociétés, PLATEAUX-QUENU 1989 et 1991).

Dans la forme solitaire, en revanche:
- la mère n'est pas forcément la plus grande du nid: elle donne naissance à des filles de taille voisine, éventuellement plus grandes qu'elle;
- l'étude de l'ordre d'émergence, indiqué sur la figure 2 par des chiffres arabes, montre que les sexes alternent - et ceci de façon plus ou moins régulière selon les nids- et que la sex ratio est voisine de 1/1.

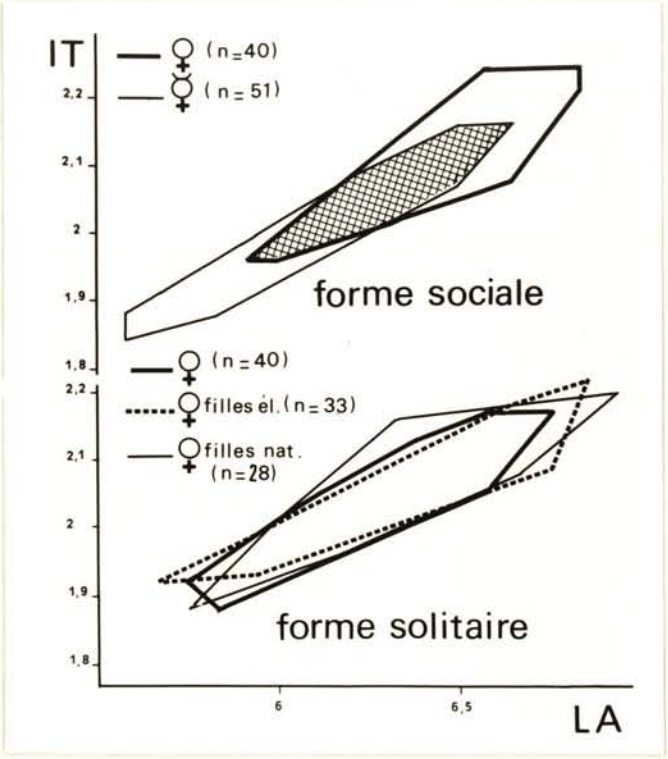


Fig. 1.- Comparaison des formes solitaire (bas) et sociale (haut) d'E. albipes. Variation de taille des fondatrices et de leurs filles (1ère couvée). Forme sociale: l'aire de droite représente les fondatrices, l'aire de gauche les ouvrières (zone de recouvrement en quadrillé). Forme solitaire: les aires représentant les fondatrices (—), les filles d'élevage (--) et les filles naturelles (—) sont superposées. LA: longueur de l'aile, lT: largeur de la tête, en millimètres.

Fig.1.- Comparison between the solitary form (below) and the social one (above) of E. albipes. Size variation of foundresses and their daughters (first brood). Social form: the right-hand area represents the foundresses, the left-hand area the workers (checkered area: size overlap). Solitary form: the areas of the foundresses (—), the laboratory reared daughters (--) and the natural daughters (—) are superposed. LA: wing length, lT: head width, in millimetres.

2°) Caractéristiques biologiques.

- Réouverture des cellules

Les fondatrices de l'est ferment les cellules

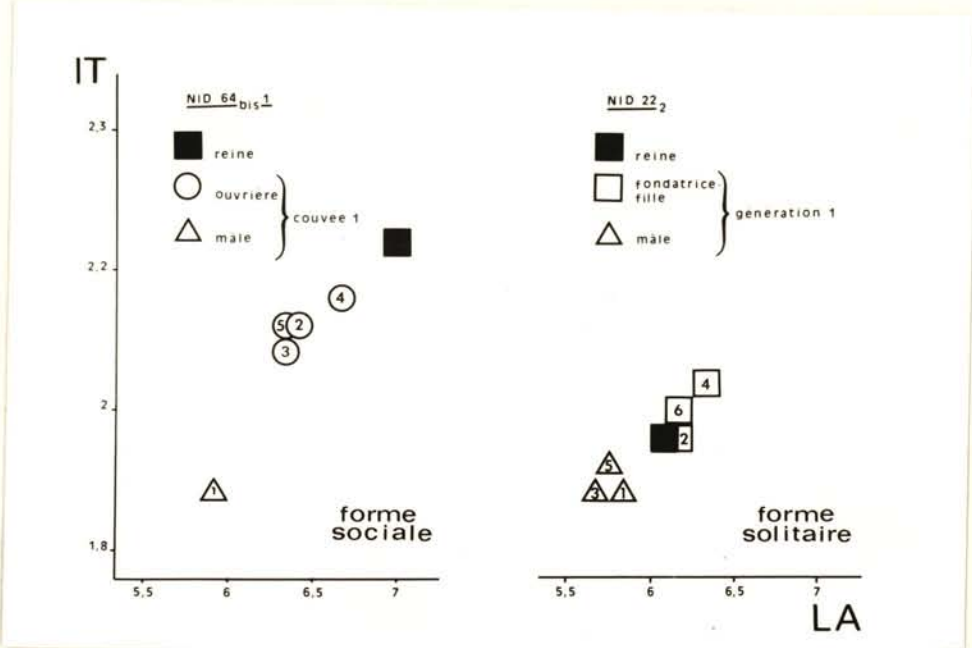


Fig. 2.- Population de deux nids d'E. albipes, l'un de la forme sociale (à gauche), l'autre de la forme solitaire (à droite) à l'éclosion de la première couvée. Les chiffres indiquent l'ordre d'émergence des adultes. LA: longueur de l'aile, lT: largeur de la tête, en millimètres.

Fig. 2.- Population of two nests of E. albipes, one belonging to the social form (on the left hand), the other to the solitary form (on the right hand), after the emergence of the first brood. The numbers indicate the order of emergence of the adults. LA: wing length, lT: head width, in millimetres.

à couvain sitôt l'oeuf pondu sur le pain d'abeille puis les rouvrent périodiquement, inspectent le couvain et referment les cellules de l'extérieur.

- Polygynie

Les fondatrices de l'est ont tendance à s'associer en nids polygynes. 11 fondatrices introduites dans une cage à 5 éléments d'élevage ont donné 5 nids monogynes et 2 nids trigynes. 12 fondatrices introduites dans une cage à 8 éléments ont donné 4 nids monogynes, 2 nids digynes et un nid tétragyne, laissant un élément inoccupé.

Donc: des nids polygynes se forment spontanément lorsqu'on introduit, dans une même cage, plusieurs spécimens de la forme solitaire. La présence de pré-conduits en forme d'Y facilite cette formation.

Dans tous ces nids polygynes, sans exception, l'une des femelles, la plus grande, se différencie en pondeuse, l'autre ou les autres jouant le rôle de pourvoyeuses: une monogynie fonctionnelle (PARDI 1943-1946, DELEURANCE 1950, GERVET 1956) apparaît. La polygynie s'assortit donc obligatoirement de semisocialité *sensu* MICHENER (1969).

- Présence de fondatrices âgées de 2 ans

Certaines fondatrices de la forme solitaire, ayant passé en diapause deux hivers successifs, peuvent manifester une activité au cours de leur deuxième année de vie. L'une d'entre elles est devenue la pon-

deuse principale d'une société trigyne incluant deux autres jeunes fondatrices, les auxiliaires (PLATEAUX-QUENU 1992, fig.7): c'est un cas de "delayed eusociality" ou d'eusocialité différée telle qu'elle a été définie par SAKAGAMI et MAETA (1989) travaillant sur *Ceratina*. Dans un autre exemple, une vieille fondatrice est devenue auxiliaire, travaillant avec deux autres jeunes auxiliaires et une jeune pondeuse, la plus grande du groupe tétragyne. Une vieille fondatrice, comme une jeune, s'adapte à la situation présente, devenant pondeuse ou auxiliaire selon qu'elle est, ou non, la plus grande du groupe.

DISCUSSION

E. albipes présente, selon l'endroit où elle se trouve, une forme solitaire et une forme sociale. La forme solitaire semble être assez largement répandue. Sa présence a été constatée dans l'est de la France (Lorraine, Vosges), au mont Ventoux (collection DESMIER de CHENON), en Suisse vers Le Brassus, au nord de l'Allemagne (communication personnelle de von der HEIDE), en Autriche (courbes phénologiques d'EBMER 1971). La forme sociale n'a été observée, à ce jour, que dans le sud-ouest de la France et en région parisienne. Il semblerait, mais cela reste à confirmer, que la forme solitaire soit plus répandue que la forme sociale. La situation inverse caractérise l'espèce voisine, *E. calceatus* qui, elle, est sociale dans l'est de la France et dont la forme solitaire n'est signalée qu'au mont Yokotsu, au Japon (SAKAGAMI et MUNAKATA 1972).

Résumons, à l'aide du tableau I, les principaux caractères des formes solitaire et sociale faisant apparaître la surprenante flexibilité sociale de l'espèce.

EVYLAEUS ALBIPES

FORME SOCIALE	FORME SOLITAIRE
♀ → ♀♀ + ♂♂ = 1ère couvée ♀ + ♀♀ → ♀♀ + ♂♂ = 2ème couvée	♀ → ♀♀ + ♂♂ = 1ère couvée = couvée unique
eusocialité immédiate inspection des cellules	inspection des cellules
facultatif: polygynie avec semisocialité eusocialité différée ?	*facultatif:* polygynie avec semisocialité eusocialité différée

Tableau I.- Caractéristiques biologiques comparées des formes sociale et solitaire d'E. albipes.

Table I.- Comparative biological characteristics of the social and solitary forms of E. albipes.

L'eusocialité immédiate correspond à la "non-delayed eusociality" de SAKAGAMI et MAETA (1989). La forme solitaire est totalement dépour-

vue d'ouvrières. L'eusocialité différée, "delayed eusociality" des auteurs précités, n'a pas été démontrée chez la forme sociale d'*E. albipes*. Cependant la capture, en Dordogne, au printemps, de quelques spécimens aux ailes usées parmi les jeunes fondatrices laisse supposer que certains sujets sont capables, comme ceux de la forme solitaire, d'hiverner à deux reprises.

L'inspection des cellules à couvain nécessite leur ouverture. Or l'ouverture des cellules, soit périodique, soit constante, est en corrélation avec le niveau social dans le sous-genre *Evylaeus* (PACKER et KNERER 1985). Les espèces qui rouvrent les cellules ou les laissent ouvertes présentent le niveau social le plus avancé; toutes sonteusociales; on en dénombre six: *albipes* (PLATEAUX-QUENU 1989), *calceatus* (PLATEAUX-QUENU 1973), *linearis*, *cinctipes* (espèce américaine), *malachurus* (KNERER et PLATEAUX-QUENU 1966, KNERER 1983) et *marginatus* (PLATEAUX-QUENU 1959). Or les fondatrices de la forme solitaire d'*E. albipes* pratiquent, tout comme celles de la forme sociale, la réouverture des cellules et l'inspection du couvain.

Par ailleurs, les fondatrices de l'une et l'autre forme ont tendance à se grouper en nids polygynes. Dans la forme sociale, la semisocialité évolue, en été, en eusocialité où deux générations, la mère et les auxiliaires d'une part, les ouvrières d'autre part, se trouvent impliquées. Dans la forme solitaire, la semisocialité n'est évidemment pas suivie d'eusocialité puisque la première couvée est unique. Ceci constitue un phénomène rare chez *Evylaeus*. *E. comagenensis* (PACKER et *al.* 1989, BATRA 1990) représente le seul exemple connu pour avoir, au printemps, des nids polygynes n'évoluant pas en sociétés estivales eusociales. D'après PACKER (1991), la combinaison semisocialité printanière-eusocialité estivale dérive d'une condition ancestrale à fondation monogyne. Si la semisocialité non suivie d'eusocialité était plésiomorphique, elle serait fréquente; or elle est rare. *Evylaeus* ne semble pas avoir emprunté la route semisociale dans son évolution vers l'eusocialité. En revanche une route directe, depuis un ancêtre solitaire jusqu'à l'eusocialité a pu survenir sans étapes intermédiaires (MICHENER 1985). Les formes solitaire et sociale d'*E. albipes*, décrites dans ce travail, semblent étayer ce point de vue.

E. albipes ne semble pas être socialement fixée. Elle a conservé une adaptabilité à des climats qui ne lui permettent pas d'être eusociale. Cette adaptation est-elle écologique, donc réversible au niveau des individus? L'espèce possèderait un potentiel social qui s'exprimerait plus ou moins selon les conditions écologiques environnantes. Cette adaptation est-elle le résultat d'une sélection qui favoriserait le caractère solitaire dans les régions à courte saison chaude et le caractère social dans les régions à longue saison chaude?

Des expériences ultérieures seront entreprises pour tenter de répondre aux questions suivantes:
- peut-on "solitariser" expérimentalement la forme sociale?
- peut-on "socialiser" expérimentalement la forme solitaire?

REFERENCES

BATRA S.W.T., 1990.- Bionomics of *Evylaeus comagenensis* (Knerer and Atwood)(Halictidae), a facultatively polygynous univoltine, boreal halictine bee. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 92, 725-731.

DELEURANCE E.P., 1950.- Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, 230, 782-784.

EBMER A.W., 1971.- Die Bienen des Genus *Halictus* Latr. S. L. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). *Nat. Jb. Linz*, 63-156.

EBMER A.W., 1988.- Kritische Liste der nicht-parasitischen Halictidae Oesterreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). *Linzer biol. Beitr.* 20/2, 527-711.

GERVET J., 1956.- L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym. Vesp.). *Ins. Soc.*, 3, n°1, 159-177.

KNERER G., 1983.- The biology and social behavior of *Evylaeus linearis* (Schenck)(Apoidea, Halictinae). *Zool. Anz., Jena* 211, 3/4, 177-186.

KNERER G. et PLATEAUX-QUENU C., 1966.- Sur l'importance de l'ouverture des cellules à couvain dans l'évolution des *Halictinae* (Insectes Hyménoptères) sociaux. *C. R. Acad. Sc.*, 263, 1622-1625.

MICHENER C.D., 1969.- Comparative social behavior of bees. *An. Rev. Entomol.*, 14, 299-342.

MICHENER C.D., 1985.- From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? *Fortschr. Zool.*, 31, 293-305.

PACKER L., 1991.- The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera: Halictidae): a phylogenetic approach. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29, 153-160.

PACKER L., JESSOME V., LOCKERBIE C., SAMPSON B., 1989.- The phenology and social biology of four sweat bees in a marginal environment: Cape Breton Island. *Can. J. Zool.*, 67, 2871-2877.

PACKER L. et KNERER G., 1985.- Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera; Halictidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 143-149.

PARDI L., 1943-1946.- La "Dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Entom. Univ. Bologna*, 15, 25-84.

PLATEAUX-QUENU C., 1959.- Un nouveau type de société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brullé. *An. Biol.*, 35, 9-10-11-12, 325-345.

PLATEAUX-QUENU C., 1973.- Construction et évolution annuelle d'un nid d'*Evylaeus calceatus* (Scop.)(Hym., Halictinae) avec quelques considérations sur la division du travail dans les sociétés monogynes et digynes. *Ins. Soc.*, 20, n°3, 297-320.

PLATEAUX-QUENU C., 1989.- Premières observations sur le caractère social d'*Evylaeus albipes* (F.)(Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 5, 335-344.

PLATEAUX-QUENU C., 1991.- Potentialités des ouvrières d'*Evylaeus albipes* (F.)(Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 7, 103-110.

PLATEAUX-QUENU C., 1992.- Comparative biological data in two closely related eusocial species: *Evylaeus calceatus* (Scop.) and *Evylaeus albipes* (F.)(Hym., Halictinae). *Ins. Soc.*, 39, n°4, sous presse.

SAKAGAMI S.F. et MAETA Y., 1989.- Compatibility and incompatibility of solitary life with eusociality in two normally solitary bees *Ceratina japonica* and *Ceratina okinawana* (Hymenoptera, Apoidea), with notes on the incipient phase of eusociality. *Jpn. J. Ent.*, 57, 417-439.

SAKAGAMI S.F. et MUNAKATA M., 1972.- Distribution and bionomics of a transpalaearctic eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evylaeus) calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Series VI, *Zool.*, 18, n°3, 411-439.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 135-143 (1993)

INDUCTION DES ARRETS DE VITELLOGENESE CHEZ UN INSECTE SUBSOCIAL: ROLE DES ECDYSTEROIDES ET DU CERVEAU.

Fouad SAYAH, Michel BREUZET & Antoinette KARLINSKY

Laboratoire de Physiologie des Insectes, Université Pierre et Marie Curie
4 Place Jussieu, F-75252 Paris Cedex.

Résumé: Chez la femelle adulte du Dermaptère *Labidura riparia,* deux phases comportementales et physiologiques bien contrastées alternent régulièrement. Au cours de phases d'activité générale, des neurohormones de la *pars intercerebralis* stimulent la synthèse d'hormone juvénile (JH) par le *corpus allatum* et la vitellogenèse se réalise; on constate parallèlement une montée des taux d'ecdystéroïdes. Peu avant l'ovulation s'observe un pic de 20-hydroxyecdysone (20E) et le taux d'hormone juvénile chute. Pendant les phases de soins maternels, des dégénérescences folliculaires s'installent. Des injections de 20E entraînent l'apparition prématurée des dégénérescences folliculaires. L'effet de la 20E est annulé par l'application de JH. Chez des femelles privées de *pars lateralis*, la vitellogenèse se déroule normalement et n'est pas perturbée par l'injection de 20E. Cette hormone n'agit donc pas directement sur l'ovaire ni sur le *corpus allatum.* En conclusion, le cycle de *L. riparia* serait régulé par le jeu d'au moins 2 centres cérébraux et 2 hormones: la *pars intercerebralis* stimule le *corpus allatum* dont la JH induit la vitellogenèse. Celle-ci s'accompagne d'une synthèse d'ecdystéroïdes. Un taux élevé d'ecdystéroïdes inhibe en retour la vitellogenèse, via la *pars lateralis* et probablement par l'intermédiaire d'un facteur allatostatique responsable d'une baisse du taux de JH.

Mots-clés: *Cycle reproducteur, régulations, ecdystéroïdes, hormone juvénile, pars lateralis.*

Abstract: Ovarian arrest induction in a subsocial Insect: role of ecdysteroids and brain.

The Dermaptera *Labidura riparia* females display two contrasting behavioural and physiological phases which alternate all along the imaginal life. During the first period, *pars intercerebralis* neurofactors trigger the juvenile hormone (JH) synthesis to induce the vitellogenesis; a peak of 20-hydroxyecdysone (20E) is observed at ovulation time. During the second period (egg-care period), JH titres are low, vitellogenesis stops and oocytes degenerate. Experimental anticipation of the 20E peak results in premature follicular atresy, which is suppressed by JH treatment. Females deprived of *pars lateralis* display a continuous vitellogenesis which is not disturbed by 20E injections. Thus, ecdysteroids do not act directly on ovaries nor on *corpus allatum*: the *pars lateralis* must be present. In conclusion, we can suggest a new hormonal scheme to explain the regulation of *L. riparia* cycles: the *pars intercerebralis* triggers the *corpus allatum* to produce JH that stimulates vitellogenesis; the concomitant increase of ecdysteroid titers exerts via the *pars lateralis* and probably via an allatostatic factor a feedback inhibition of vitellogenesis.

Key words: *Reproductive cycle, regulation, ecdysteroids, juvenile hormone, pars lateralis.*

INTRODUCTION

Les cycles reproducteurs des Insectes comportent une série d'étapes successives, souvent interdépendantes, et dont la régulation implique l'intervention de nombreux facteurs externes et internes, ces derniers étant essentiellement des facteurs endocrines et neuroendocrines. Des corrélations entre certains évènements physiologiques ou comportementaux et les fluctuations des taux d'hormones au cours des cycles ont souvent été mises en évidence chez les femelles adultes, surtout en ce qui concerne l'hormone juvénile. Chez de nombreuses espèces, cette hormone joue un rôle gonadotrope et stimule la vitellogenèse. Celle-ci se déroule souvent de manière continue, entrecoupée seulement de courtes périodes de ponte. La vitellogenèse peut aussi être interrompue; d'autres étapes s'intercalent alors dans le cycle normal : incubation des embryons, comme chez les blattes; gestation, comme chez certains pucerons ou chez la glossine; soins parentaux, diapause, etc. La régulation de ces diverses étapes n'est pas toujours bien connue.

Nous avons cherché à élucider les contrôles d'une de ces étapes chez un Insecte Dermaptère, *Labidura riparia*. Après une courte période de maturation sexuelle, la femelle de cet Insecte alterne régulièrement deux phases très contrastées tout au long de sa vie imaginale (Fig. 1): des phases épigées d'activité générale - prédation, prise alimentaire, accouplement - et des phases hypogées de soins maternels et de jeûne. Chacune dure une dizaine de jours (Fig. 1) (CAUSSANEL, 1975).

Au cours des premières se déroulent les vitellogenèses, sous le contrôle de l'hormone juvénile gonadotrope, dont la production est elle-même stimulée par un centre cérébral neuroendocrine, la *pars intercerebralis* (CAUSSANEL, 1975; CAUSSANEL et BREUZET, 1980). A la fin de chaque période de vitellogenèse, les oeufs mûrs sont chorionnés et la ponte ovulaire a lieu. Les taux d'hormone juvénile augmentent régulièrement durant la vitellogenèse, puis chutent au moment de la ponte ovulaire (BAEHR et coll., 1982).

La ponte ovulaire marque le basculement physiologique et comportemental de la femelle qui cherche alors à s'isoler, à s'enfouir et commence à jeûner. Si les conditions sont favorables, une ponte massive se produit et la phase de soins maternels commence. Au cours de cette phase, l'évolution des follicules ovariens n'est pas stoppée mais la vitellogenèse n'a pas lieu; en effet, les ovocytes dépassant une certaine taille critique dégénèrent les uns après les autres (CAUSSANEL, 1975). Durant cette phase d'arrêt de vitellogenèse, les taux d'hormone juvénile demeurent faibles. Ils remonteront peu avant l'éclosion des jeunes et assureront la reprise de la vitellogenèse qui accompagne le retour à une nouvelle phase d'activité générale.

Des fluctuations des taux d'ecdystéroïdes ont également été montrées chez les femelles adultes (BAEHR et coll., 1982; VANCASSEL et coll., 1984) mais leur signification et leur éventuelle intervention dans le réglage des cycles restait à établir. Nous avons donc vérifié les corrélations entre ces taux et certains évènements du cycle gonadotrophique (SAYAH et coll., 1991). Très faibles à l'émergence, les taux d'ecdystéroïdes circulants évoluent peu pendant la phase de maturation sexuelle et le début de la phase de vitellogenèse. Ils augmentent rapidement vers la fin de cette période, sont élevés au moment du dépôt du chorion et atteignent un pic au moment de l'ovulation.

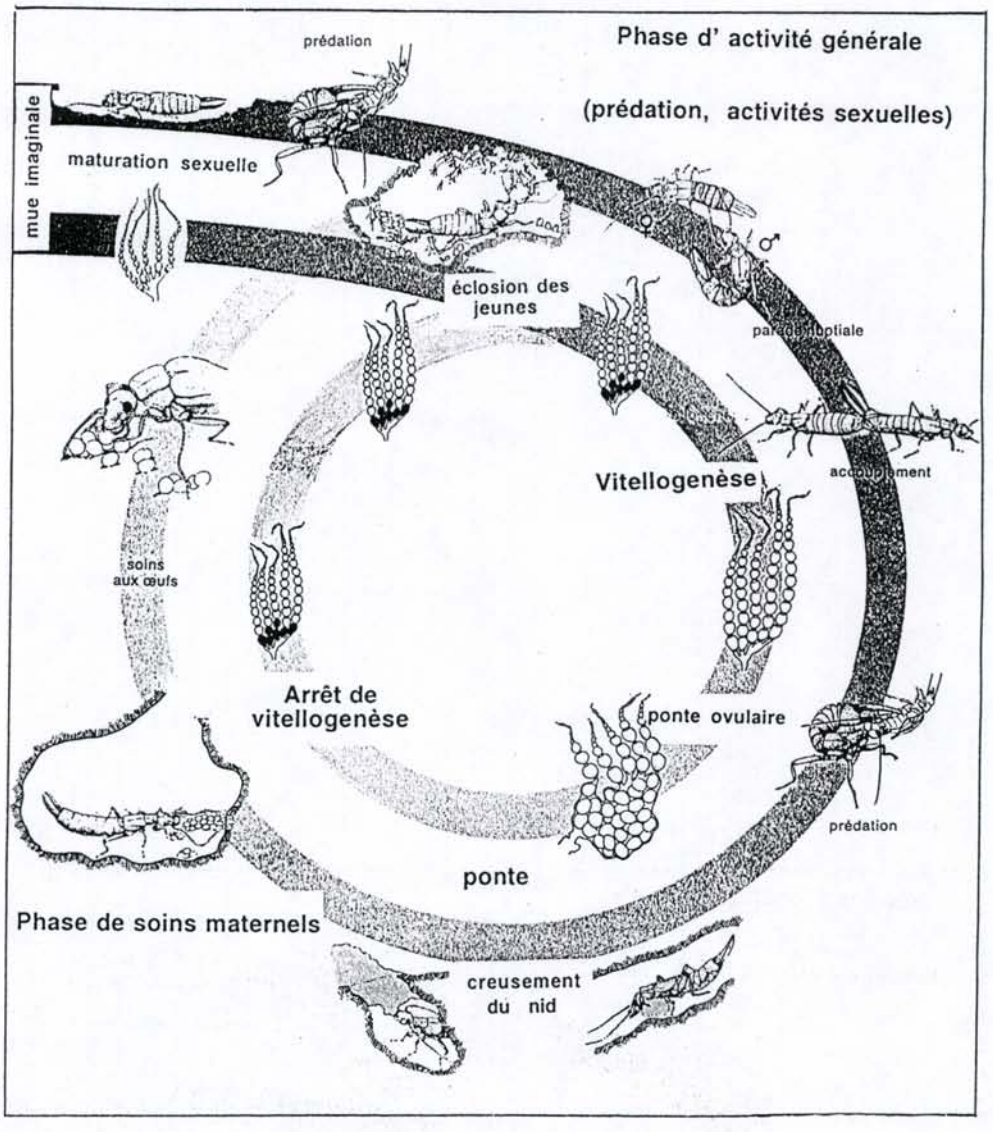


Figure 1: Cycle reproducteur de la femelle de Labidura riparia. Le cercle extérieur représente les deux étapes comportementales qui alternent au cours de sa vie imaginale: phases d'activité générale, phases de soins maternels. En parallèle le cercle intérieur figure l'évolution ovarienne: phases de vitellogenèse et phases d'arrêt de vitellogenèse. (d'après CAUSSANEL et KARLINSKY, 1981, modifié).

Figure 1: Reproductive female cycle of Labidura riparia. The external circle figures the behavioural phases: general activity periods and egg-care periods. In parallel, the internal circle figures the ovarian evolution: vitellogenesis phases and ovarian arrest phases. (modified from CAUSSANEL and KARLINSKY, 1981).

Ce pic coïncide avec l'apparition des premières dégénérescences ovariennes. Les taux d'ecdystéroïdes chutent ensuite au moment de la ponte et se maintiennent peu élevés durant la période de soins aux oeufs et d'arrêt de vitellogenèse. Ils remontent au cours de la phase de vitellogenèse suivante (Fig. 2).

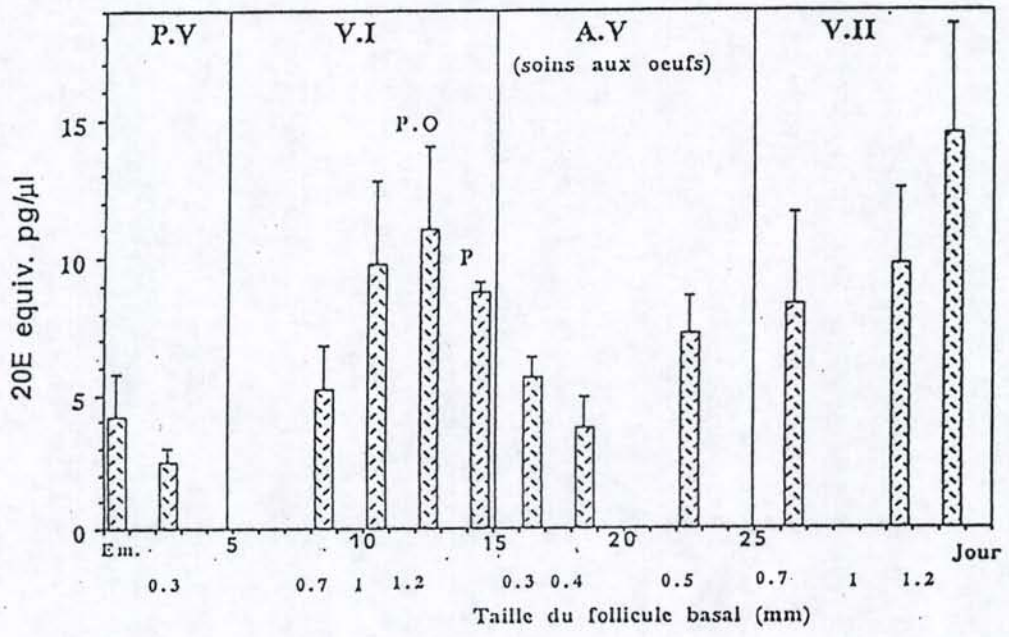


Figure 2: Evolution des taux d'ecdystéroïdes hémolymphatiques au cours du cycle chez la femelle de Labidura riparia (résultats exprimés en pg équivalents de 20E par µl d'hémolymphe). (d'après SAYAH et coll., 1991).

A. V. : arrêts de vitellogenèse; Em. : émergence; P. : ponte ; P.O : ponte ovulaire; P.V : prévitellogenèse (= phase de maturation sexuelle) ; V. I, V. II : première et deuxième phases de vitellogenèse.

Figure 2: Hemolymphatic ecdysteroid titer fluctuations during the female reproductive cycle of Labidura riparia (results expressed as pg 20E equivalents per µl of hemolymph) (from SAYAH et al., 1991).

A. V. : ovarian arrest period ; Em. : emergence; P : egg-laying; P.O : ovulation ;

P.V : previtellogenesis (= sexual maturation period) ; V.I ; V.II : first and second vitellogenic periods.

La coïncidence entre l'apparition des dégénérescences folliculaires et le pic des taux d'ecdystéroïdes circulants nous a suggéré la possibilité d'une intervention de ces hormones dans le déclenchement des phénomènes d'atrésie et donc dans la régulation de la deuxième phase du cycle gonadotrophique. Nous avons étudié les répercussions sur ces évènements d'apports d'ecdystéroïdes exogènes et également cherché à élucider le rôle d'un centre neurosécréteur cérébral, la *pars lateralis.*

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique: Les expériences sont menées sur des femelles adultes de *Labidura riparia* maintenues au laboratoire dans des conditions déjà décrites (CAUSSANEL, 1970). Dans ces conditions, la période de maturation sexuelle dure 5 jours, les phases d'activité générale et de soins aux oeufs 10 jours chacune. La première ovulation se produit vers le 13è jour et une ponte groupée survient le 15è jour.

Techniques microchirurgicales: La *pars lateralis* est cautérisée dans les 24 h qui suivent la mue imaginale selon la méthode précédemment décrite (SAYAH et coll., 1992).

Traitements hormonaux: Nous avons injecté des doses croissantes de 20-hydroxyecdysone (20E; Sigma Chemical Co) à de jeunes femelles selon la chronologie indiquée dans le tableau I. Certaines femelles ont reçu en application topique 5 µg d'hormone juvénile (JH III; Sigma Chemical Co), dose qui rétablit la vitellogenèse après allatectomie ou destruction de la *pars intercerebralis* (BREUZET 1975, 1976) Le 9ème jour, les ovaires sont prélevés et leur état de développement est noté. Ils sont ensuite pesés individuellement après avoir été essorés avec soin.

***Tableau I** : Traitement par la 20E: injections de diverses doses de 20E (en ng/femelle). Un groupe (+ JH) a également reçu 5 µg d'hormone juvénile/femelle. PL⁻ : femelles privées de pars lateralis à l'émergence.*

***Table I** : 20E treatments: injections of various doses (ng/female) of 20E. In one group of females (+JH), 5 µg of JH in acetone was topically applied on day 7. PL⁻ : females deprived of pars lateralis on day one.*

Animaux	n	6è jour	7è jour	8è jour	Dose totale 20 E (en ng/femelle)
Femelles normales	10	20	20	60	100
	8	40	40	120	200
	7	80	80	140	300
	7	100	100	200	400
Femelles normales + JH	8	100	100 + 5 µg JH	200	400
Femelles PL⁻	13	100	100	200	400

RESULTATS

Effet des cautérisations de pars lateralis

Contrairement à ce qu'on observe après cautérisation de la *pars intercerebralis* ou ablation du *corpus allatum*, la suppression des cellules neurosécrétrices de la *pars lateralis* n'empêche pas le développement ovarien; la vitellogenèse et la ponte ovulaire interviennent dans les délais normaux. Mais le cycle est perturbé : la vitellogenèse se déroule de façon continue, durant au moins une trentaine de jours. Les dégénérescences folliculaires normalement liées à la fin d'une phase de vitellogenèse n'apparaissent pas. Sur le plan comportemental, la femelle ne cherche pas à creuser un nid et la ponte n'est pas groupée comme chez les femelles normales; quelques oeufs sont émis quotidiennement, de façon dispersée, et la femelle ne leur prodigue aucun soin. En l'absence de *pars lateralis*, la phase de soins maternels et d'arrêt de vitellogenèse ne peut donc survenir.

Effet des ecdystéroïdes

Par des injections croissantes de 20E (voir tableau I), nous avons anticipé de quelques jours la montée des taux d'ecdystéroïdes au cours du premier cycle de vitellogenèse. Le pic réalisé expérimentalement se situe au 8è jour alors qu'il se produit normalement au 13è jour de la vie imaginale, lorsque s'achève la phase de vitellogenèse. Chez les femelles normales ainsi traitées, des dégénérescences folliculaires apparaissent prématurément dès le 9è jour et la vitellogenèse est stoppée. Cet effet est dose-dépendant ce que traduit le poids ovarien (Fig. 3).

L'action de la 20E est annulée lorsqu'on traite les femelles par l'hormone juvénile juste avant le pic anticipé de 20E (Fig. 3, 400+JH). La vitellogenèse se déroule alors normalement.

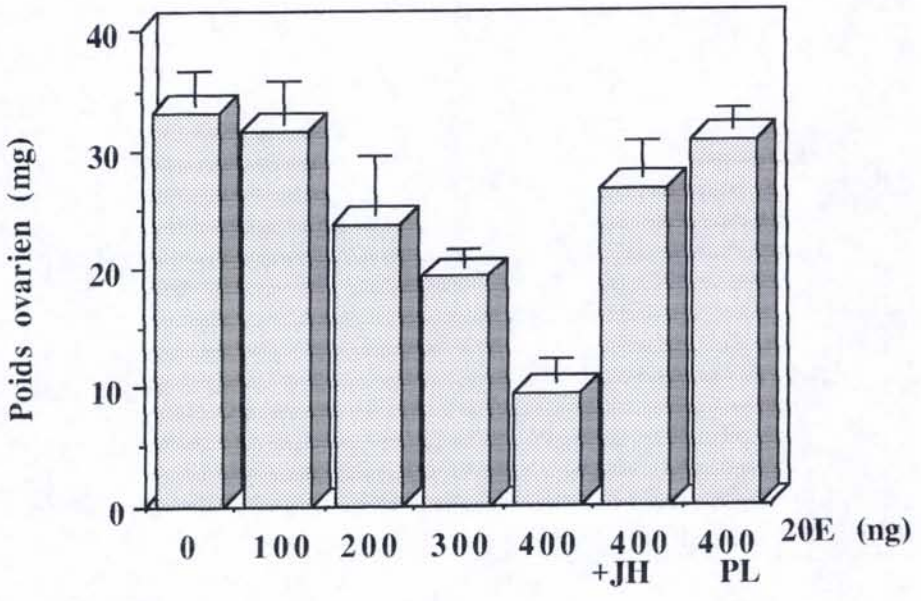


***Figure 3** : Inhibition de la vitellogenèse par la 20-hydroxyecdysone (20E) chez Labidura riparia. Le poids frais ovarien est utilisé comme indice de l'importance de la vitellogenèse. En abscisse : doses de 20E injectées en ng.*

O : animaux témoins ne recevant aucun traitement. 400 + JH : femelles recevant simultanément 400 ng de 20E et 5 µg d'hormone juvénile. 400 PL: femelles recevant 400 ng de 20E après cautérisation , à l'émergence, de la pars lateralis. Chaque point représente le poids frais moyen (± erreur standard) de 7 à 13 paires d'ovaires pesées individuellement. Les différences entre témoins et animaux traités par 300 ou 400 ng de 20E sont significatives (P < 0,003).

***Figure 3** : Inhibition of vitellogenesis in L. riparia by 20-hydroxyecdysone (20E). Ovarian weight is used as an index of vitellogenesis.*

Abscissa : 20E injected doses in ng. O : control animals receiving no 20E ; 400 + JH : females treated concomitantly with 400 ng of 20E and 5 µg of JH ; 400 PL: pars lateralis cauterized females injected with 400 ng of 20E. Each data point represents the mean ± SEM of fresh weight of 7-13 individual pair ovaries. The differences between control animals and animals injected with 300 or 400 ng of 20E are significant (P < 0.003)

Lorsque les injections de 20E sont pratiquées chez des femelles privées de *pars lateralis*, les dégénérescences n'apparaissent pas et la vitellogenèse a lieu, même après traitement par la dose maximale (Fig. 3, 400 PL).

DISCUSSION

Nos résultats nous amènent à intégrer deux nouveaux éléments endocrines : les ecdystéroïdes et la *pars lateralis*, dans l'interprétation des régulations du cycle reproducteur femelle de *Labidura riparia.*

Nous avons montré en effet qu'un taux élevé d'ecdystéroïdes peut induire un arrêt de vitellogenèse et l'apparition de dégénérescences folliculaires. Nous avons également montré que les ecdystéroïdes n'agissent pas directement sur l'ovaire mais nécessitent la présence de la *pars lateralis* et que l'action de la 20E peut être contrecarrée en modifiant la balance hormonale par un apport d'hormone juvénile.

De l'ensemble de ces faits nous pouvons déduire le schéma hypothétique suivant (Fig. 4): le taux élevé de 20E normalement observé à la fin de chaque vitellogenèse agirait sur la *pars lateralis*. Celle-ci serait alors responsable, directement ou indirectement, peut-être via la *pars intercerebralis,* d'une action allatostatique qui induirait à son tour une baisse du taux d'hormone juvénile. Cette baisse entraînerait l'arrêt de la vitellogenèse et l'atrésie des follicules ovariens, évènements qui marquent la deuxième phase du cycle reproducteur. Lorsque le taux d'ecdystéroïdes est faible, la *pars lateralis* ne serait pas stimulée et le facteur allatostatique ne serait pas produit; le *corpus allatum* libérerait alors de l'hormone juvénile et la vitellogenèse pourrait se dérouler. Une production permanente d'hormone juvénile résultant de l'absence du facteur allatostatique présumé expliquerait ainsi la vitellogenèse continue observée après destruction de la *pars lateralis*.

La régulation de l'activité des *corpora allata* par les ecdystéroïdes et par des facteurs cérébraux a fait l'objet d'un certain nombre d'études (revue de TOBE et STAY, 1985). L'intervention des ecdystéroïdes dans le contrôle de la synthèse d'hormone juvénile a déjà été suggérée chez d'autres Insectes, notamment chez des blattes comme *Diploptera punctata* (STAY et coll., 1980) et *Nauphoeta cinerea* (LANZREIN et coll., 1981). On a également montré leur intervention dans le contrôle des vitellogenèses; ainsi, des injections de divers ecdystéroïdes peuvent provoquer des arrêts de vitellogenèse chez la punaise *Oncopeltus fasciatus* (ALDRICH et coll., 1981). Chez les Diptères au contraire les ecdystéroïdes agiraient en synergie avec l'hormone juvénile pour stimuler la vitellogenèse (HAGEDORN, 1985). L'hypothèse d'une intervention de la *pars lateralis* dans le réglage des cycles reproducteurs par l'intermédiaire d'un facteur allatostatique a par ailleurs été proposée chez *Diploptera punctata* (RÜEGG et coll., 1983). On a mis en évidence chez le même insecte une activité allatostatique de neuropeptides issus de divers centres nerveux (RANKIN et STAY, 1987). En revanche, une fonction allatostimulante a été attribuée à la *pars lateralis* de *Locusta migratoria* (GIRARDIE et coll., 1981). La diversité des données recueillies chez les Insectes est le reflet de la diversité des stratégies reproductrices développées dans ce groupe.

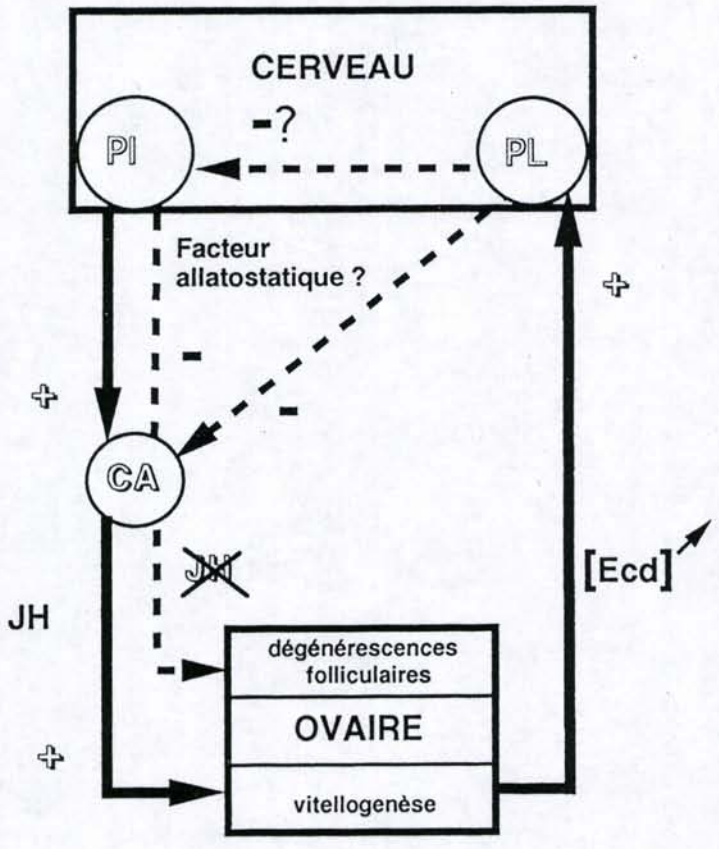


Figure 4 : Schéma d'interprétation des régulations hormonales du cycle reproducteur chez L.riparia : la pars intercerebralis (PI) stimule la production d'hormone juvénile (JH) par le corpus allatum (CA). L'hormone juvénile stimule la vitellogenèse. A la fin de la période de vitellogenèse, un taux élevé d'ecdystéroïdes circulants (20E) stimulerait la pars lateralis (PL) qui aurait - directement ou par l'intermédiaire de la PI - un effet allatostatique. L'activité des CA décroît alors, des follicules dégénèrent et la phase d'arrêt de vitellogenèse (=phase de soins maternels) commence.

N.B. Les stimuli externes, comme ceux provenant des embryons en développement durant la période de soins maternels ou plus tard l'éclosion des jeunes, ne sont pas pris en compte ici.

Figure 4 : Hypothetical diagram of hormonal regulations of the L. riparia female gonadotrophic cycle : the pars intercerebralis (PI) stimulates juvenile hormone (JH) production by the corpus allatum (CA). An increasing JH titer enhances vitellogenesis. At the end of the vitellogenic period a high ecdysteroid titre (20E) likely stimulates the pars lateralis (PL) cells to have, directly or via the PI, an allatostatic effect. CA activity decreases and follicles degenerate : the ovarian arrest period (=egg-care period) begins.

N.B. External stimuli, as those provided by the developing embryos during the egg-care period or, later, by eclosion, are not taken in account here.

REFERENCES

ALDRICH, J.R., SVOBODA, J.A. & THOMPSON, M.J. 1981. Cuticle synthesis and inhibition of vitellogenesis: Makisterone A is more active than 20-hydroxyecdysone in female milkweed bugs. *J. Exp. Zool., 218* : 133-137.

BAEHR, J.C., CASSIER, P., CAUSSANEL, C. & PORCHERON, P. 1982. Activity of *corpora allata*, endocrine balance and reproduction in female *Labidura riparia* (Dermaptera) *Cell. Tissue Res., 225* : 267-282.

BREUZET, M. 1975. Influence d'un mimétique de l'hormone juvénile sur le fonctionnement ovarien des femelles allatectomisées de *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère). *C. R. Acad. Sc. Paris, 281* : 815-818.

BREUZET, M. 1976. Influence d'un mimétique de l'hormone juvénile sur le fonctionnement ovarien des femelles de *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère) privées de *pars intercerebralis. C. R. Acad. Sc. Paris, 282* : 2095-2098.

CAUSSANEL, C. 1970. Principales exigences écophysiologiques du forficule des sables, *Labidura riparia* (Derm. Labiduridae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, (N S), *6* : 589-612.

CAUSSANEL, C. 1975. Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère) et leurs contrôles neuroendocrines. Thèse Doct. ès Sc., Univ. Paris 6. 127 p.

CAUSSANEL, C. & BREUZET, M. 1980. Les contrôles hormonaux des cycles ovariens chez la femelle d'un insecte Dermaptère *Lapidura riparia* Pallas. *Ann. Endocrinol.* : 21-30.

CAUSSANEL, C. & KARLINSKY, A. 1981. Les soins maternels d'un perce-oreille. *La Recherche, 125* : 1004-1007.

GIRARDIE, J., TOBE, S.S. & GIRARDIE, A. 1981. Biosynthèse de l'hormone juvénile C16 (JH-III) et maturation ovarienne chez le Criquet migrateur. C. R. *Acad. Sc. Paris, 293* : 443-446.

HAGEDORN, H.H. 1985. The role of ecdysteroids in adult insect. In : *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (G.A. Kerkut and L.I. Gilbert Eds.), Vol. 8, Pergamon Press, Oxford, pp. 205-261.

LANZREIN, B., WILHELM, R. & BUSCHOR, J. 1981. On regulation of *corpora allata* activity in adult females of the ovoviviparous cockroach. In: *Juvenile Hormone Biochemistry* (G.E. Pratt and G.P. Brooks Eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 147-160.

RANKIN, S.M. & STAY B. 1987. Distribution of allatostatin in the adult cockroach, *Diploptera punctata* and effects on *corpora allata in vitro*. *J. Insect. Physiol., 33 : 8* : 551-558.

RÜEGG, R.P., LOCOCO, D.J., & TOBE, S.S. 1983. Control of the *corpus allatum* activity in *Diploptera punctata*: Roles of *pars intercerebralis* and *pars lateralis. Experientia, 39* : 1329-1334.

SAYAH, F., BLAIS, C., BREUZET, M. & KARLINSKY, A. 1991. Ecdysteroids during the gonadotrophic cycle of the *Labidura riparia* females (Dermaptera). *Invert. Reprod. Dev. 19* : 185-192.

SAYAH, F., BREUZET, M. & KARLINSKY, A. 1992. Régulation des métabolismes protéique et lipidique au cours des cycles reproducteurs chez *Labidura riparia* (Insecte, Dermaptère). *C. R. Acad. Sc. Paris, 314* : 309-315.

STAY, B., FRIEDEL, T., TOBE, S.S. & MUNDALL, E.C. 1980. Feedback control of juvenile hormone synthesis in Cockroaches : possible role for ecdysterone. *Science, 27* : 898-900.

TOBE, S.S. & STAY, B. 1985. Structure and regulation of the *corpus allatum. Adv. Insect Physiol. 4:* 305-432.

VANCASSEL, M., FORASTE, M., STRAMBI, A. & STRAMBI, C. 1984. Normal and experimentally induced changes in hormonal hemolymph titers during parental behavior of the earwig *Labidura riparia. Gen. Comp. Endocrinol., 56* : 444-456.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 145-149 (1993)

DETECTION DU (Z,Z,E)-3,6,8-DODECATRIEN-1-OL PAR LES OUVRIERS ET LES ESSAIMANTS DE DEUX ESPECES DE TERMITES CHAMPIGNONNISTES : *PSEUDACANTHOTERMES SPINIGER* ET *P. MILITARIS* (TERMITIDAE, MACROTERMITIDAE)

Christian BORDEREAU[1], Alain ROBERT[1], Nathalie LADUGUIE[1], Odile BONNARD[1], Jean-Luc LE QUERE[2] et Ryohei YAMAOKA[3]

[1]*Université de Bourgogne, Laboratoire de Zoologie, URA CNRS 674, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France)*

[2]*INRA, Laboratoire de Recherche sur les Arômes, 21000 Dijon (France)*

[3]*Kyoto Institute of Technology, Department of Applied Biology, Kyoto 606 (Japan)*

Résumé : Du (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol de synthèse, alcool insaturé considéré comme étant la phéromone de piste de plusieurs espèces de termites inférieurs, a été testé sur deux espèces de termites supérieurs champignonnistes, *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*. Dans les tests de suivis de piste, les ouvriers se montrent extrêmement sensibles à cet alcool , mais uniquement à l'intérieur d'une gamme étroite de concentrations (entre 10^{-4} et 10^{-1} ng/cm). Les imagos essaimants sont 10 à 100 fois moins sensibles au dodécatrienol que les ouvriers, mais ils sont capables de suivre des pistes tracées avec des doses supérieures au ng/cm. Les fortes doses déclenchent des comportements d'excitation chez les essaimants mâles. Ces résultats sont tout à fait compatibles avec l'idée d'une dualité fonctionnelle (phéromone de piste, phéromone sexuelle) exercée par le dodécatrienol chez *Pseudacanthotermes*.

Mots-clés : *(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol, phéromone de piste, phéromone sexuelle, termites.*

Abstract : Detection of (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol by the workers and the alates of two fungus-growing termite species, *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae).

(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol is the trail following pheromone of several species of lower termites (Rhinotermitidae). We have studied the trail following activity of synthetic dodecatrienol in two species of higher fungus growing termites, *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris*. Bioassays showed that the workers of both species were very sensitive to this unsaturated primary C12 alcohol only within a limited range of concentrations (between 10^{-4} and 10^{-1} ng/cm). The alates were about 10 to 100 times less sensitive than the workers, but they were able to follow trails with high concentrations of dodecatrienol. The high levels of dodecatrienol induced excitation in males. These results well agree with the idea that dodecatrienol is the major component of both trail and sex pheromones in *Pseudacanthotermes*.

Key words : *(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol, sex pheromone, trail pheromone, termites.*

INTRODUCTION

En 1968, MATSUMURA et ses collaborateurs identifièrent la phéromone de piste d'un termite inférieur américain de la famille des Rhinotermitidae, *Reticulitermes virginicus*, comme étant le (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol (dodécatrienol). Cet alcool insaturé est également présent dans le bois de nourriture du termite. La même substance a

été retrouvée récemment chez deux autres espèces de Rhinotermitidae, *Reticulitermes speratus* (TOKORO et coll. 1990) et *Coptotermes formosanus* (TOKORO et coll. 1989). Elle a été isolée et identifiée chez des ouvriers privés préalablement de toute nourriture pouvant renfermer du dodécatrienol. Les auteurs japonais lui ont attribué un rôle de phéromone de piste mais, en raison des quantités extrêmement faibles présentes, ils n'ont pu la localiser au niveau de la glande sternale qui est connue pour sécréter les phéromones de piste et les phéromones sexuelles chez les termites. Du dodécatrienol a également été identifié chez un termite supérieur champignonniste *P. spiniger*, mais chez cette espèce, il intervient comme phéromone sexuelle (BORDEREAU et coll., 1991)

Nous avons testé l'activité biologique comme phéromone de piste du dodécatrienol synthétique chez les ouvriers et les essaimants de deux espèces de termites champignonnistes *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*.

MATERIEL et METHODES

Les études ont été réalisées au Congo, où *P. spiniger* et *P. militaris* cohabitent et prolifèrent dans les plantations de canne à sucre de la vallée du Niari.

Pseudacanthotermes spiniger essaime au mois de Mai, *P. militaris* au mois d'Avril. Dans les deux espèces, la réunion des sexes offre la particularité de s'opérer en plein vol, contrairement à la très grande majorité des autres espèces de termites où le phénomène s'effectue seulement après le retour au sol.

Les ouvriers des deux espèces récoltent en surface, à l'air libre ou sous placage de terre, des matériaux ligneux ou herbacés pouvant être situés à plusieurs mètres, voire plusieurs dizaines de mètres du nid. Pour leurs déplacements entre le nid et les zones de récolte, les ouvriers utilisent des galeries souterraines et, en surface, des pistes recouvertes ou non de galeries.

Les tests biologiques ont été réalisés sur place au Congo, à la température ambiante, au cours de deux séjours effectués en Avril 1991 et Avril 1992. Pour les ouvriers, les tests ont été faits avec des grands ouvriers prélevés dans le nid. Les ailés de *P. militaris* ont été récoltés au moment de l'essaimage, mais ceux de *P. spiniger* ont été prélevés dans le nid, une à deux semaines avant leur essaimage. Les individus testés ont été préalablement désailés.

Le test de suivi de piste consiste à tracer des pistes artificielles en Y de 10 cm de longueur, à l'aide d'une microseringue, sur un support en papier filtre (Whatman n°1) et à mesurer la distance moyenne parcourue par une série de 30 individus. On utilise une piste nouvelle et un individu nouveau à chaque test.

Le dodécatrienol de synthèse a été utilisé en solution dans du pentane bidistillé.

RESULTATS

Détection du dodécatrienol par les ouvriers (Fig. 1)

1. *Pseudacanthotermes spiniger*

Pour les ouvriers de *P. spiniger*, le seuil de réponse au dodécatrienol se situe à 10^{-4} ng/cm. On observe des réponses maximales pour des concentrations situées entre 10^{-3} et 10^{-2} ng/cm, puis une absence de réponse pour les concentrations supérieures 10^{-1} ng/cm.

De ces résultats, deux faits sont à souligner : l'extrême sensibilité des ouvriers de *P. spiniger* au dodécatrienol et leur incapacité à suivre des pistes tracées avec des concentrations égales ou supérieures à 1 ng/cm.

2. *Pseudacanthotermes militaris*

Les ouvriers de *P. militaris* possèdent la même sensibilité que ceux de *P. spiniger* vis-à-vis du dodécatrienol. Ils ne répondent plus au delà de 1 ng /cm de piste.

Détection du dodecatrienol par les essaimants (Fig. 2)

1. *Pseudacanthotermes spiniger*

Les résultats sont représentés sur la figure 2. On observe deux différences très nettes par rapport aux ouvriers de la même espèce. La sensibilité des essaimants au dodécatrienol est 10 à 100 fois moins grande que celle des ouvriers. Les essaimants sont capables de répondre à des doses de dodécatrienol supérieures au ng/cm de piste. On doit souligner également que les réponses données par les essaimants mâles et femelles ne sont pas significativement différentes. Mais, les doses supérieures au ng de dodécatrienol/cm de piste déclenchent chez les mâles des comportements d'excitation très nette se manifestant par des allers et retours rapides entre les deux extrémités de la piste. Ces comportements ne s'observent pas chez les femelles.

2. *Pseudacanthotermes militaris*

Les essaimants mâles de *P. militaris* apparaissent légèrement plus sensibles au dodécatrienol que ceux de *P. spiniger*, mais les différences ne sont pas statistiquement significatives. Comme chez *P. spiniger*, ils répondent aux doses supérieures au ng/ cm de piste, et les mâles manifestent une grande excitation sur les pistes tracées avec des concentrations de 10 ng/cm.

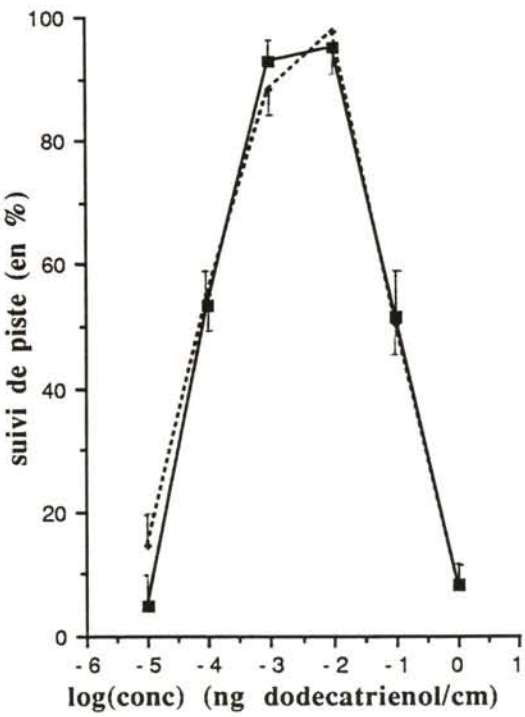


Figure 1. Tests de suivis de piste : activité du (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol de synthèse sur des grands ouvriers de Pseudacanthotermes spiniger (courbe en pointillés) et de P. militaris (courbe en trait plein).

Trail-following biossays : activity of synthetic (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol on large workers of Pseudacanthotermes spiniger (dotted line) and P. militaris (full line).

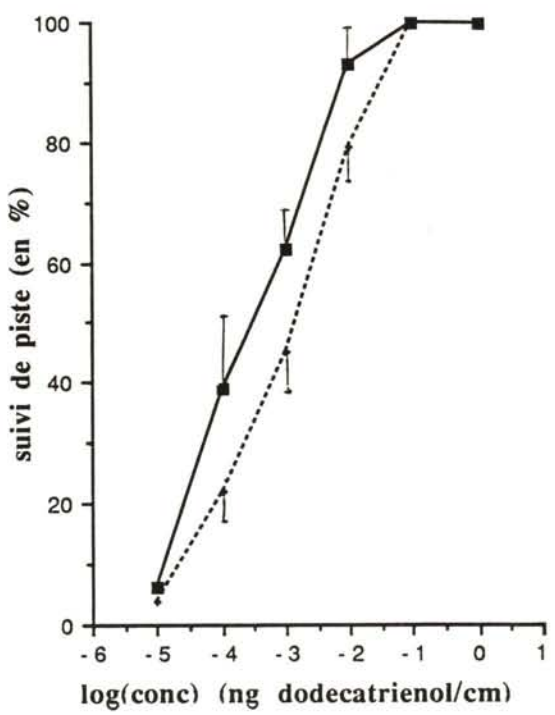


Figure 2. Tests de suivis de piste : activité du (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol de synthèse sur des ailés mâles de Pseudacanthotermes spiniger (courbe en pointillés) et de P. militaris (courbe en trait plein).

Trail following bioassays : activity of synthetic (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol on male alates of Pseudacanthotermes spiniger (dotted line) and P. militaris (full line).

DISCUSSION

Nos résultats montrent tout d'abord que les ouvriers de *P. spiniger* et *P. militaris* détectant le dodécatrienol à des doses infimes de l'ordre du 1/10ème de pg/cm sont aussi sensibles à cette substance que les ouvriers de *Reticulitermes virginicus* (MATSUMURA et coll., 1968, 1969), *R. speratus* (TOKORO et coll., 1990) et *Coptotermes formosanus* (TOKORO et coll., 1989). Cette très grande activité biologique du dodécatrienol, associée au fait qu'elle s'exerce dans une gamme étroite de concentrations, inférieure au ng/cm (MOORE, 1966; HALL & TRANIELLO, 1985) est parfaitement compatible avec l'hypothèse que cet alcool puisse être la phéromone de piste, ou du moins le composé majeur, chez *P. spiniger* et *P. militaris*. La présence de dodécatrienol est actuellement recherchée chez les ouvriers des deux espèces.

Ces résultats montrent que le dodécatrienol peut être considéré comme un signal très actif pouvant être reconnu par un grand nombre d'espèces de termites. Les récepteurs moléculaires du dodécatrienol se sont étonnamment conservés tout au long de l'évolution des termites. Non seulement, ils sont présents chez les termites inférieurs que sont les Rhinotermitidae (*Reticulitermes* et *Coptotermes*), et chez les termites supérieurs relativement primitifs que sont les Macrotermitinae (*P. spiniger* et *P. militaris*), mais ils sont également présents chez les termites supérieurs les plus évolués. Les ouvriers de *Nasutitermes lujae* détectent en effet le dodécatrienol à des doses de l'ordre du 1/10 voire 1/100ème de pg/cm (MARCEL-LADUGUIE et coll., en préparation).

Le dodécatrienol pouvant être assimilé à un signal anonyme selon HOLLDOBLER & CARLIN (1987), se pose le problème de la spécificité des pistes. On ne peut exclure la présence de composés quantitativement mineurs mais spécifiques (KAIB et coll., 1982). Cependant, chez *Pseudacanthotermes*, des tests de suivis de piste montrent que les ouvriers de *P. spiniger* choisissent préférentiellement les pistes de *P. militaris* plutôt que leurs propres pistes, et la réponse apparaît être plus quantitative que qualitative. En fait, il ne semble pas indispensable que les pistes de termites soient marquées spécifiquement, même pour des espèces occupant le même biotope comme c'est le cas pour *P. spiniger* et *P. militaris* au Congo. En effet, les déplacements les plus longs se font à l'intérieur d'un réseau de galeries souterraines bien individualisées et les déplacements en surface se font sur des pistes qui sont le plus souvent recouvertes de terre et donc isolées du milieu environnant. La recherche de nouvelles sources de nourriture peut s'effectuer temporairement à l'air libre, mais dans ce cas, la reconnaissance spécifique des individus déclenche des comportements d'agressivité et de fuite et permet d'éviter tout mélange de populations.

Chez les essaimants, le rôle du dodécatrienol apparaît double. On sait qu'à forte concentration,il exerce la fonction de phéromone sexuelle chez *P.spiniger* (BORDEREAU et coll., 1991) et très probablement aussi chez *P. militaris*, l'isolement reproducteur étant assuré avant tout par un décalage temporel des essaimages. Mais, les résultats présents montrant des comportements de suivis de piste très nets pour des solutions peu concentrées de dodécatrienol indiquent aussi la possiblité de son utilisation comme phéromone de piste. Ceci peut se produire notamment au moment de la promenade nuptiale qui suit le vol d'essaimage. Comme chez *Trinervitermes bettonianus* (LEUTHOLD & LUSCHER, 1974), on peut observer en effet des imagos essaimants séparés accidentellement au moment du tandem nuptial se retrouver grâce à un marquage chimique tracé au sol.

Ainsi, avec sa présence chez un grand nombre d'espèces et sa dualité fonctionnelle, le dodécatrienol des termites est un très bel exemple de la parcimonie phéromonale des insectes sociaux soulignée par BLUM & BRAND (1972), et PASTEELS (1976). Selon sa concentration et selon la caste sur laquelle il agit, le dodécatrienol induit deux comportements totalement différents.

REFERENCES

BLUM, M.S. & J.M. BRAND, 1972. Social insect pheromones: their chemistry and function. *Am. Zool. 12* : 553-576.

BORDEREAU, C., A. ROBERT, O. BONNARD & J.L. LE QUERE, 1991. (3Z,6Z,8E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol: sex pheromone in a higher fungus-growing, termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol. 17* : 2177-2191.

HALL, P. & J.F.A. TRANIELLO, 1985. Behavioral bioassays of termite trail pheromones. Recruitment and orientation effects of cembrene A, in *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) and discussion of factors affecting termite response in experimental contexts. *J. Chem. Ecol. 11* : 1503-1513.

HOLLDOBLER, B. & N.F. CARLIN, 1987. Anonymity and specificity in the chemical communication signals of social insects. *J. Comp. Physiol. 161* : 567-582.

KAIB, M., O. BRUINSMA & R.H. LEUTHOLD, 1982. Trail-following in termites: evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol. 8* : 1193-1205.

LEUTHOLD, R.H. & M. LUSCHER, 1974. An unusual caste polymorphism of the sternal gland and its trail pheromone production in the termite *Trinervitermes bettonianus*. *Ins. Soc. 21* : 335-342.

MARCEL-LADUGUIE, N., A. ROBERT, J.L. LE QUERE et C. BORDEREAU, 1992. Détection de la phéromone de piste et du dodécatrienol chez le termite *Nasutitermes lujae*.(en préparation)

MATSUMURA, F., H.C. COPPEL & A. TAI, 1968. Isolation and identification of termite trail following pheromone. *Nature 219* : 963-964.

MATSUMURA, F., A. TAI & H.C. COPPEL, 1969. Termite trail following substance, isolation and purification from *Reticulitermes* and fungus infected wood. *J. Econ. Entomol. 62* : 599-603.

MOORE, B.P., 1966. Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature 211* : 746-747.

PASTEELS, J.M., 1976. Evolutionary aspects in chemical ecology and chemical communication. *Proc. 15th Intern.Congr. Entomol.*, Washington, pp. 281-293.

TOKORO, M., M. TAKAHASHI, K. TSUNODA & R. YAMAOKA, 1989. Isolation and primary structure of trail pheromone of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Wood Res. 76* : 29-38.

TOKORO, M., R. YAMAOKA, K. HAYASHIYA, M. TAKAHASHI & K. NISHIMOTO, 1990. Evidence for trail pheromone precursor in termite *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Rhinotermitidae: Isoptera). *J. Chem. Ecol. 16* : 2549-2557.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 151-160 (1993)

MYRMECOPHILIE CHEZ DEUX LEPIDOPTERES LYCAENIDAE AU MAROC: *CIGARITIS ZOHRA* ET *CIGARITIS ALLARDI*

Alain ROJO DE LA PAZ

Laboratoire de Biosystématique des Insectes, Faculté des Sciences, Université du Maine, Avenue Olivier Messiaen, B.P. 535, F- 72017 Le Mans Cedex (France)

Résumé: Des études menées durant plusieurs années sur le terrain au Maroc ont montré que *Cigaritis zohra* et *Cigaritis allardi* sont associés à des fourmis du genre *Crematogaster: C. laestrygon* pour le premier, *C. auberti, C. antaris* et probablement *C. scutellaris* pour le second. Les larves des deux espèces demeurent phytophages tout au long de leur développement. Les sécrétions de la glande de Newcomer et des glandes en coupelle, ainsi que la fente située sur le dixième segment de la nymphe, sont léchées par les fourmis et semblent posséder un caractère attractif pour ces dernières. Par contre, l'évagination des organes éversibles latéraux a un effet répulsif envers les foumis qui lèchent les sécrétions de la glande de Newcomer à ce moment là. Ces organes sont également mis en action lorsque l'on dérange la chenille. Bien que *C. zohra* et *C. allardi* soient accompagnés tous deux par des fourmis tout au long de leur vie larvaire et nymphale, seul le premier pénètre à l'intérieur des foumilières. Ceci suggère que ces deux espèces représentent deux étapes dans l'évolution de la myrmécophilie chez les Lycaenidae, *C. zohra* présentant la forme la plus avancée.

Mots-clés: *Myrmécophilie, Lycaenidae, Cigaritis, fourmis, Crematogaster, organes myrmécophiliques, Maroc.*

Abstract: Myrmecophily among two Lycaenid butterflies in Morocco: *Cigaritis zohra* and *Cigaritis allardi.*

Field investigations carried out during several years in Morocco revealed that *C. zohra* and *C. allardi* are associated with ants of the genus *Crematogaster*: *C. laestrygon* for the former, *C. auberti, C. antaris* and probably *C. scutellaris* for the latter. Secretions from Newcomer's gland and dew patches, as well as the slit situated on the tenth segment of the pupa, are licked up by ants and seem to be attractive for them. On the other hand, the activation of the eversible lateral organs have a repulsive effect on ants which are imbibing secretions of the Newcomer organ at the same time. These organs are also activated when the caterpillar is disturbed. Although *C. zohra* and *C. allardi* are both tended by ants during their whole larval and nymphal life, only the former penetrate into ant nests. This suggests that the two species represent two steps in the evolution of myrmecophily among the Lycaenidae, *C. zohra* presenting the more advanced form.

Key words: *Myrmecophily, Lycaenidae, Cigaritis, ants, Crematogaster, myrmecophilous organs, Morocco.*

INTRODUCTION

De nombreuses espèces d' Arthropodes, notamment des Insectes, vivent en relation plus ou moins étroite avec les fourmis (voir la compilation effectuée par Hölldobler et Wilson, 1990). Parmi les Insectes, ce type de relations, appelée myrmécophilie, s'est particulièrement développé chez les Lépidoptères de la famille des Lycaenidae (Hinton,

1951; Atsatt, 1981; Henning, 1983 a; Cottrell, 1984; Pierce & Elgar, 1985; Pierce, 1987; Fiedler, 1989).

En Europe et dans le nord-ouest de l'Afrique, plus de 75% des espèces de Lycaenidae sont myrmécophiles (Fiedler, 1989). Cette proportion atteint 93% en Afrique du Sud (Pierce, 1987). Ce chiffre élevé est dû en grande partie à la sous-famille des Aphnaeinae, prépondérante dans cette région et dont les espèces présentent des relations très poussées avec les fourmis (Clark & Dickson, 1971; Claassens & Dickson, 1974, 1977; Henning, 1983 a, 1984).

La biologie particulière de ces espèces (Dumont, 1922; Larsen & Pittaway, 1982; voir également la bibliographie précédente ainsi que Cottrell, 1984 et Pierce & Elgar, 1985), la forme inhabituelle de la chenille, cylindrique (au lieu de limaciforme chez les Lycaenidae typiques), qui présente en outre un équipement très complet d'organes impliqués dans les relations avec les fourmis (Hinton, 1951; Clark & Dickson, 1956, 1971; Malicky, 1969; Larsen & Pittaway, 1982; Henning, 1983 b), font de ce groupe un matériel du plus haut intérêt pour l'étude de la myrmécophilie chez les Lycaenidae.

Les Aphnaeinae sont représentés dans la région Paléarctique par le genre *Cigaritis*: localisé en Afrique du Nord, il comprend trois espèces, dont deux, *C. zohra* et *C. allardi*, ont été signalées comme étant myrmécophiles au Maroc (Rojo de la Paz, 1990).

Il était donc intéressant, dans le cadre de l'étude de la myrmécophilie chez ces espèces, de connaître au préalable leur biologie de façon approfondie, notamment en ce qui concerne leurs relations avec les fourmis.

C'est le résultat des investigations concernant ce problème, menées sur le terrain durant plusieurs années au Maroc, qui est présenté ici.

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique

Cigaritis zohra (Donzel, 1847) et *Cigaritis allardi* (Oberthür, 1909) font partie de la famille des Lycaenidae (Lepidoptera). Ils appartiennent à un groupe très homogène, la sous-famille des Aphnaeinae (Riley, 1925; Stempffer, 1967; Higgins, 1975), mais sont parfois placés dans la sous-famille des Theclinae et abaissés au rang de tribu (Aphnaeini) (Eliot, 1973).

Dates et lieux d'étude

Les études ont été effectuées de 1984 à 1992 et se sont déroulées dans les montagnes marocaines.

Situation, nom et altitude des localités:

a - pour *C. zohra* :
- Moyen Atlas central: Ifrane (1580 m), Michliffen (1900 m);

b - pour *C. allardi* :
- Moyen Atlas central: Azrou (1450 m), Ito (1430 m);
- Monts Zaër-Zaïane: El Harcha (1000 m);
- Haut Atlas central: Tizi n' Test (2060 m);
- Haut Atlas oriental: Tassademt (980 m).

Plantes hôtes des chenilles

Ont été considérées comme telles les plantes réunissant les trois conditions suivantes: a - pontes du lépidoptère observées sur cette plante; b - chenilles trouvées sur cette plante; c - obtention d'adultes à partir de chenilles élevées sur cette plante au laboratoire depuis leur éclosion.

Leur identification à été réalisée à l'aide de la Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales (Quezel & Santa, 1962-1963).

Fourmis accompagnatrices et fourmis hôtes

Elles ont été récoltées : a - au contact des chenilles quand celles-ci se trouvaient à l'extérieur des nids (fourmis accompagnatrices); b - dans les nids contenant des chenilles (fourmis hôtes), puis stockées dans l'alcool.

Leur identification a été effectuée à partir d'une clé de détermination spécifique des *Crematogaster* d'Afrique du Nord (Cagniant, communication personnelle).

Localisation des chenilles et détermination de leur stade larvaire

Exception faite de l'intérieur des nids où il est facile de les trouver, l'emplacement où sont situées chenilles et nymphes est généralement signalé par la présence de fourmis qui s'agitent en tous sens dès qu'elles sont dérangées, tout en restant à l'endroit même, au lieu de fuir. C'est en explorant cette zone, en creusant le sol le cas échéant, que l'on peut trouver la ou les chenilles, qui sont très difficiles à repérer autrement.

Dans le cas où elles sont situées dans les galeries d'accès aux fourmilières, leur présence est souvent trahie par un cône de déjection composé de matériaux frais, facilement reconnaissables à leur couleur claire, situé au niveau de l'entrée de la galerie.

Les chenilles trouvées sont, soit stockées dans de l'alcool, soit ramenées au laboratoire pour y poursuivre leur élevage.

Le stade larvaire auquel se trouve la chenille est déterminé par comparaison de sa morphologie externe et de la taille de la capsule céphalique avec du matériel de référence obtenu par élevage au laboratoire à partir de l'oeuf.

RESULTATS

Cycle biologique

Le tableau 1 montre les cycles de développement des deux espèces de *Cigaritis* au cours d'une année (débutant ici au mois de mai: 05) en relation avec la localisation des différents stades larvaires et de la nymphe ainsi qu'avec la présence de fourmis à leur contact.

Les deux espèces ont chacune une génération par an. La majeure partie du cycle (11 mois) est occupée par les stades qui sont constamment en contact avec les fourmis: le stade larvaire, qui est de loin le plus long (10,5 mois) et le stade nymphal, beaucoup plus court (0,5 mois),

Mais, si les deux espèces passent le même temps au contact des fourmis, le lieu de ces contacts diffère considérablement.

En effet, aux deux premiers stades larvaires, quand la chenille de *C. zohra* n'a pas établi son lieu de repos sur la plante nourricière, celui-ci se trouve alors dans le nid de la fourmi hôte, au niveau des galeries d'accès à la fourmilière, entre 2 et 5 cm de l'entrée. Elle se tient ensuite exclusivement là du troisième à l'avant dernier stade. L'augmentation de taille de la chenille durant cette période nécessite un accroissement du diamètre de la galerie, travail probablement effectué par les fourmis, et qui se traduit au niveau de l'entrée par la présence de cônes de déjection composés de matériaux frais. Jusqu'à ce stade de développement, la chenille de *C. zohra* est toujours solitaire. Ensuite, après avoir effectué la dernière mue larvaire, elle pénètre à l'intérieur du nid où on la retrouve en compagnie du couvain et d'autres chenilles de la même espèce (jusqu'à une trentaine). Elles vont alors rester à l'intérieur du nid pendant plus de 7 mois, n'en sortant que pour se nourrir. C'est également à l'intérieur du nid qu'elles vont se nymphoser, généralement sous une pierre faisant office de solarium.

En revanche, contrairement à ce qui se passe chez *C. zohra*, la chenille de *C. allardi* ne pénètre jamais dans les fourmilières et la nymphose s'effectue à l'extérieur de celles-ci. On trouve les deux premiers stades sur la plante hôte où les chenilles sont solitaires. Les stades suivants se rencontrent dans des cavités ou des galeries situées dans le sol près de la plante hôte ou au pied de celle-ci, les chenilles étant groupées par 2 ou 3, rarement isolées. Elles vont ensuite dans d'autres abris, plus ou moins éloignés de la plante hôte et de la fourmilière, pour se nymphoser isolément. On trouve parfois des

nymphes sous la même pierre qu'un nid, mais toujours hors des limites de celui-ci.

Les chenilles des deux espèces sont diurnes au printemps, à l'automne et en hiver et sont nocturnes pendant les mois d'été.

		MOIS DE L'ANNEE											
		05		06		07	08	09 à 02		03		04	
Cz	I	A	O	L1	L2	L3 à Lu-1		Lu					N
	II		1	1/2	1/2	2		3					3
	III		0	+	+	+		+					+
Ca	I	A	O	L1	L2	L3 à Lu-2		Lu-1		Lu			N
	II		1	1	1	4		4		4			5
	III		0	+	+	+		+		+			+

Tableau 1: *Cycle biologique de Cigaritis zohra (Cz) et de Cigaritis allardi (Ca). **I**: stade de développement; **II**: lieu de repos de la chenille (quand elle ne se nourrit pas) et localisation de la nymphe; **III**: présence (+) ou absence (0) de fourmis accompagnatrices. **A**: adulte; **O**: oeuf; **L1, L2**... stades larvaires successifs; **Lu**: dernier stade larvaire (pour C. zohra, u = 6, 7 ou 8; pour C. allardi, u = 8); **N**: nymphe. **1**: plante-hôte; **2**: galeries d'accès au nid; **1/2**: plante-hôte **ou** galerie d'accès au nid; **3**: intérieur du nid, au contact du couvain; **4**: cavités ou galeries situées dans le sol près de la plante-hôte ou au pied de celle-ci; **5**: abris différents des précédents (4), généralement sous les pierres, plus ou moins éloignés de la plante-hôte et du nid. Ces cycles concernent un seul individu de chaque espèce supposé émergé début mai; la période de vol des adultes est, pour C. zohra: avril et mai (04 et 05), et pour C. allardi: mars à juin (03 à 06).*

*Life cycle of Cigaritis zohra (Cz) and Cigaritis allardi (Ca). **I**: developmental stage; **II**: resting-place of caterpillar (when not feeding) and localization of the pupae; **III**: presence (+) or absence (0) of tending ants. **A**: adult; **O**: egg; **L1, L2**...successive larval instars; **Lu**: last instar larvae (for C. zohra, u = 6,7 or 8; for C. allardi, u = 8); **N**: pupae. **1**: Host-plant; **2**: access galleries to ant nests; **1/2**: host-plant **or** access galleries to ant nests; **3**: interior of ant nest, in contact with ant brood; **4**: cavities or galleries located in the ground near the host-plant or at his foot. **5**: shelters differents from precedents (4), generally under stones, more or less distant from the host-plant and from the ant nest. These life cycles concern a single individual of each species supposed to be emerged at the beginning of may; the adult flying-period is, for C. zohra: april and may (04 and 05), and for C. allardi: march to june (03 to 06).*

Les plantes hôtes

C. zohra se nourrit exclusivement de *Coronilla minima* L. qui fait partie de la famille des Fabaceae.

Par contre, selon les localités, *C. allardi* utilise des plantes hôtes différentes appartenant à deux familles distinctes: a - Fabaceae: *Genista quadriflora* Munby à Azrou; b - Cistaceae: *Fumana thymifolia* (L.) Verlot à Ito, *Cistus salvifolius* L. à El Harcha, *Helianthemum hirtum ruficomum* (Viv.) M. au Tizi n' Test.

Les chenilles des deux espèces demeurent phytophages tout au long de leur développement.

Les fourmis associées

Dans tous les cas elles appartiennent au genre *Crematogaster* (Myrmicinae).

C. zohra est exclusivement associé à *C. laestrygon* (Emery, 1869).

De son côté, selon les localités, *C. allardi* est associé à des espèces différentes: *C. auberti* (Emery, 1869) à Azrou, Ito, El Harcha et *C. antaris* (Forel, 1894) au Tizi n'Test. A Tassademt, ce papillon est probablement également associé à *C. scutellaris* (Olivier, 1791): c'était la seule fourmi présente dans une aire de vol très réduite de *C. allardi* au centre de laquelle j'ai trouvé une femelle venant d'émerger et encore incapable de voler.

Les relations avec les fourmis

Les chenilles de *C. zohra* et de *C. allardi* sont très proches au point de vue de la morphologie externe. Elles possèdent un certain nombre d'organes impliqués dans les relations avec les fourmis (organes myrmécophiliques: voir Fig. 1): une glande de Newcomer, impaire, située sur la face dorsale du dixième segment (présente à partir du deuxième stade), une paire d'organes éversibles latéraux situés sur le onzième segment (fonctionnels dès le premier stade; les tubes sclérifiés n'apparaissent qu'au second), et selon l'espèce et les stades larvaires, de 0 à 3 glandes en coupelle (dish organs), impaires, situées sur les segments 5, 6 et 7 (se mettent progressivement en place au cours des derniers stades).

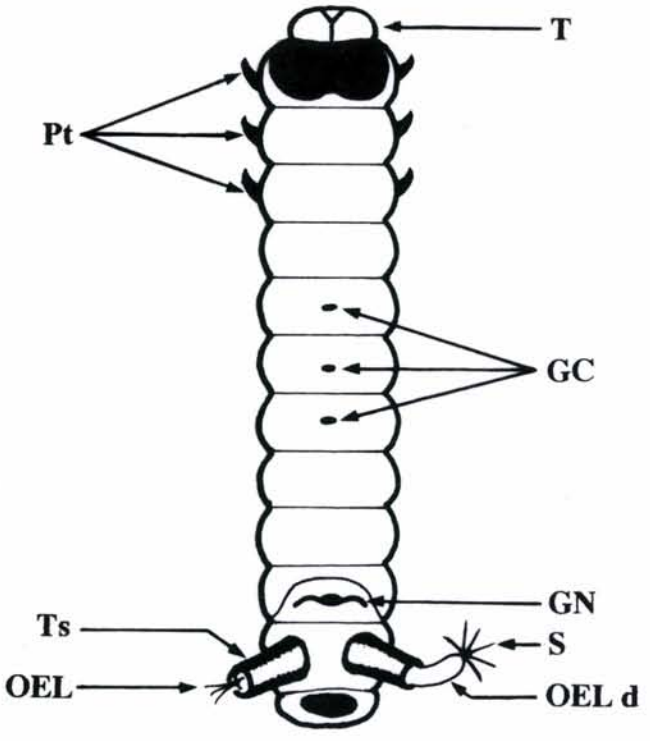


Figure 1: *Schéma d'une chenille de dernier stade de C. allardi en vue dorsale montrant les principaux organes myrmécophiliques (exception faite des cupules perforées). Les soies recouvrant la chenille n'ont pas été représentées.* ***GC****: glandes en coupelle;* ***GN****: glande de Newcomer;* ***OEL****: organe éversible latéral ;* ***OEL d****: organe éversible latéral dévaginé;* ***Pt****: pattes thoraciques;* ***S****: soies;* ***T****: tête;* ***Ts****: tube sclérifié.*

Schema of a last instar larva of C. allardi in a dorsal view showing the principal myrmecophilous organs (except the perforated cuppolas). Setae covering the caterpillar are not represented. ***GC****: dew patches or dish organs ;* ***GN****: Newcomer gland;* ***OEL****: tentacle organ ;* ***OEL d****: tentacle organ everted;* ***Pt****: thoracic legs;* ***S****: setae;* ***T****: head;* ***Ts****: sclerified tube.*

La glande de Newcomer et les glandes en coupelle produisent des sécrétions qui sont léchées intensément par les fourmis.

De temps à autre, alors qu'une fourmi est en train de lécher les sécrétions de la glande de Newcomer, la chenille fait converger vers cette dernière les deux tubes sclérifiés contenant les organes éversibles latéraux. Leur évagination provoque alors le contact des soies qui en ornent le sommet avec la tête de la fourmi occupée à lécher. Ceci à généralement pour effet immédiat de repousser la fourmi qui se met à l'écart et entreprend aussitôt de se nettoyer les antennes avec la première paire de pattes. L'éversion des organes est simultanée, ceux-ci restant dans leur position d'extension maximale pendant quelques dixièmes de secondes, coubés vers la glande de Newcomer, avant de se rétracter. La chenille répète immédiatement l'opération dans le cas où la fourmi ne se retire pas, et ce, jusqu'au retrait de cette dernière.

Ces organes entrent également en action dès que l'on dérange la chenille en la touchant. Mais dans ce cas, l'éversion se fait de façon asynchrone et la rétraction a lieu dès que l'évagination a atteint son amplitude maximale, l'opération étant généralement répétée plusieurs fois de suite, à raison d'environ trois fois par seconde. Le nombre d'éversions semble lié à l'intensité du contact: un simple effleurement, peut ne provoquer que l'évagination unique d'un seul des organes éversibles, ou même seulement que l'amorce du mouvement. En outre, contrairement au cas précédent, les tubes sclérifiés demeurent perpendiculaires à la surface du corps et l'éversion se fait dans leur prolongement.

Tout comme les chenilles, les nymphes de *C. zohra* et de *C. allardi* se ressemblent fortement. En particulier, toutes deux portent sur la partie dorsale du dixième segment une fente transversale d'environ 1 mm de longueur, à l'endroit qui correspond à la glande de Newcomer sur la chenille. Les fourmis lèchent fréquemment cette fente, ce qui donne à penser qu'elle laisse s'écouler des sécrétions produites par une glande sous -jacente.

DISCUSSION

Les cycles biologiques de *C. zohra* et de *C. allardi* sont conformes à ce que l'on observe chez les autres membres du groupe des Aphnaeinae, notamment en ce qui concerne: la durée de la vie larvaire (près de 11 mois pour certaines espèces); le nombre élevé de stades (jusqu'à 9) et sa variation intraspécifique; la variété des plantes hôtes utilisées (au moins vingt Familles différentes); le lieu des relations entre chenilles et fourmis (plantes pour les premiers stades, et, pour les chenilles plus âgées : plantes pendant qu'elles se nourrissent, abris divers le reste du temps, dont les nids de fourmis, avec nymphose dans ces abris); la nature des fourmis associées: presque exclusivement des Myrmicinae du genre *Crematogaster* (la principale exception étant la Formicinae *Acantholepis capensis* Mayr) (voir: Dumont, 1922; Hinton, 1951; Clark & Dickson, 1971; Claassens & Dickson, 1974, 1977; Larsen & Pittaway, 1982; Henning, 1983 a, 1984; Pierce & Elgar, 1985).

Les chenilles de *C. zohra* et de *C. allardi* sont phytophages tout au long de leur développement larvaire comme c'est le cas chez la plupart des Aphnaeinae et, à l'instar de celles des autres espèces du groupe, elles sont en permanence accompagnées de fourmis depuis leur éclosion jusqu'à la nymphose, la chrysalide elle-même étant l'objet constant de leurs soins (Dumont, 1922; Hinton, 1951; Clark & Dickson, 1971, Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 a, 1984).

Cette attention des fourmis envers les chenilles d'Aphnaeinae existe donc dès le premier stade larvaire, alors que la glande de Newcomer n'est pas encore présente: elle apparaît au deuxième ou au troisième stade selon les espèces (Hinton, 1951, Clark & Dickson, 1956, 1971; Claassens & Dickson, 1974, 1977; Henning, 1983 a, 1984); en outre, les glandes en coupelle (Dish Organs), apparaissent encore plus tard chez les chenilles appartenant aux genres qui en possèdent: *Spindasis*, *Crudaria* (Clark & Dickson, 1956) et *Cigaritis*. Ceci pose le problème du rôle des sécrétions de la glande de Newcomer (et, par extension, celui de celles des glandes en coupelle): en effet celles-ci

sont considérées par Fiedler et Maschwitz (1989 a) comme étant le facteur principal de l'établissement et du maintien de la relation entre les chenilles et les fourmis car ces sécrétions, du fait de leur concentration élevée en glucides (Maschwitz et coll., 1975), représentent un apport énergétique important pour ces dernières (Pierce et coll., 1987; Fiedler & Maschwitz, 1988) et déclenchent chez elles un comportement de recrutement alimentaire (Fiedler & Maschwitz, 1989 a, b).

L'établissement et le maintien de la relation qui existe entre le premier stade larvaire des Aphnaeinae et les fourmis pourraient être dûs, la glande de Newcomer étant absente, à de minuscules glandes épidermiques, les cupules perforées, qui sont présentes sur le corps des chenilles de tous les Lycaenidae (Malicky, 1969). Ces glandes produiraient des substances volatiles agissant comme des phéromones qui attireraient (Malicky, 1970; Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 b) et apaiseraient les fourmis (Malicky, 1970). Ces phéromones mimeraient celles du couvain des fourmis associées (Henning, 1983 b; Fiedler & Maschwitz, 1989 a; Elmes et coll., 1991; Rojo de la Paz & Lhonoré, 1992). Enfin, le pouvoir attractif de ces glandes pourrait aussi provenir du fait qu'elles sécrètent des acides aminés (Pierce, 1985).

Le premier stade larvaire des Aphnaeinae, *Cigaritis* compris, possède une paire d'organes éversibles latéraux fonctionnels (Clark & Dickson, 1956, 1971; Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 a) qui, selon Claassens & Dickson (1977), produiraient des substances volatiles dont une des fonctions serait de maintenir les fourmis au contact de la chenille quand celle-ci se déplace pour aller se nourrir. Ces organes pourraient donc également être impliqués dans la relation entre les larves de premier stade et les fourmis en maintenant ces dernières au contact des premières.

Sur la base d'études histologiques, Malicky (1969), affirmait que les organes éversibles latéraux étaient dans l'impossibilité de produire une quelconque sécrétion. Pourtant, l'éversion de ces organes par la chenille quand elle est dérangée, provoque la mise en alerte des fourmis alentour et une importante augmentation de leur activité motrice (Claassens & Dickson, 1977; Henning, 1983 a, 1984; Fiedler & Maschwitz, 1987). De plus, Henning (1983 b) a montré que des extraits de ces organes provoquaient effectivement la mise en alerte des fourmis, mais également que leur action sur les fourmis variait au cours du temps, passant en dix minutes de la répulsion à l'attraction.

Une autre fonction de ces organes rapportée par Clark & Dickson (1956), Claassens & Dickson (1974), et observée ici sur *Cigaritis*, consiste à chasser les fourmis de la glande de Newcomer.

Pour Hinton (1951), ces organes présentaient des fonctions différentes selon les espèces. Nos observations, qui ont révélé chez *Cigaritis* deux modes de fonctionnement différents, et les résultats de Henning (1983 b), mettant en évidence les variations au cours du temps de l'effet des extraits des organes éversibles, montrent qu'en fait ces derniers ont probablement plusieurs fonctions au sein de la même espèce: la chenille aurait la capacité de faire varier la composition chimique des substances volatiles émises en réponse à des stimuli différents.

Pour Fiedler & Maschwitz (1987), la mise en alerte des fourmis par la chenille les rend plus à même de chasser d'éventuels parasites ou prédateurs qui s'en approcheraient. D'une manière plus générale, il a été montré que la présence de fourmis au contact des chenilles protégeait celles-ci contre les attaques des parasites et prédateurs (Pierce & Mead, 1981; Pierce & Eastal, 1986; Pierce et coll., 1987), leur ménageant un "espace libre d'ennemis" (Atsatt, 1981), au besoin en parcourrant la plante hôte avant que la chenille provenant de son abri ne vienne s'y alimenter (Ross, 1966).

Cependant, cela n'entraîne pas la disparition de tout parasitisme (Claassens & Dickson, 1974; Claassens, 1976), le taux de celui-ci semblant dépendre du nombre de stades non accompagnés par les fourmis (Claassens, 1976), ou bien du lieu de repos de la chenille: en effet, les larves de dernier stade ou les nymphes de *C. zohra* récoltées sur le terrain ne sont pratiquement jamais parasitées, alors que celles de *C. allardi* le sont environ une fois sur trois (Rojo de la Paz, résultats non publiés). Le fait de passer quasiment toute sa vie larvaire et nymphale dans le nid de sa fourmi hôte donne ainsi à *C. zohra* un avantage certain sur *C. allardi* qui, lui, ne pénètre jamais dans les nids.

Cette entrée dans le nid représente donc une évolution vers une meilleure protection contre les parasites.

La pénétration dans les nids de fourmis semble s'accompagner d'une plus grande spécificité vis-à-vis de la fourmi hôte: *C. zohra* est associé à une seule espèce alors que *C. allardi* l'est avec au moins deux. On retrouve cette spécificité liée à l'entrée dans le nid chez *Maculinea* (Thomas et coll. 1989) ou *Lepidochrysops* (Clark & Dickson, 1971; Claassens, 1976). Les chenilles des espèces appartenant à ces genres présentent une autre particularité: une fois entrées dans le nid, elles sont nourries par trophallaxie par les fourmis ou même, dévorent le couvain de leur hôte (voir Cottrell, 1984). On peut donc faire l'hypothèse que l'étape suivante de l'évolution de *C. zohra* sera l'indépendance par rapport à la plante hôte, ce qui se traduira par le passage à un régime alimentaire aphytophage. Deux espèces appartenant aux Aphnaeinae semblent avoir atteint ce stade: des larves âgées de *Spindasis takanonis* Matsumura (Iwase, 1955) et de jeunes larves d'*Apharitis acamas* Klug (Larsen & Pittaway, 1982) ont été observées en train d'être nourries à partir de régurgitations effectuées par des *Crematogaster*.

Ce passage des Lycaenidae à l'aphytophagie est abondamment commenté par Cottrell (1984) et selon lui aurait eu lieu de façon indépendante dans chacun des groupes systématiques où elle est apparue; les observations réalisées sur le terrain permettent donc de penser que *C. zohra* présente un état plus avancé dans l'évolution de la myrmécophilie au sein des Aphnaeinae, et par suite des Lycaenidae, que *C. allardi*.

La biologie des Lycaenidae myrmécophiles est encore largement méconnue, mais même pour ceux chez qui elle est connue, beaucoup d'interrogations persistent, notamment en ce qui concerne la nature et le rôle des médiateurs chimiques des relations Lycènes-fourmis.

REFERENCES

ATSATT, P.R., 1981. Lyceanid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *Am. Nat. 118* : 638-654.

CLAASSENS, A. J. M., 1976. Observations on the myrmecophilous relationships and the parasites of *Lepidochrysops methymna methymna* (Trimen) and *Lepidochrysops trimeni* (Bethune-Baker) (Lepidoptera, Lycaenidae). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 39* : 279-289.

CAASSENS, A.J.M. & C.G.C. DICKSON, 1974. The early stages of *Aloeides thyra* (L.) (Lep.: Lycaenidae) with notes on ant association, distribution and general ecology of the species. *Entomol. Rec. J. Var. 86* : 253-258.

CLAASSENS, A.J.M. & C.G.C. DICKSON, 1977. A study of the myrmecophilous behaviour of the immature stages of *Aloeides thyra* (L.) (Lep.: Lycaenidae) with special reference to the function of the retractile tubercles and with additional notes on the general biology of the species. *Entomol. Rec. J. Var. 89* : 225-231.

CLARK, G.C. & C.G.C. DICKSON, 1956. The honey-gland and tubercles of the Lycaenidae. *Lepid. News 10* : 37-43.

CLARK, G.C. & C.G.C. DICKSON, 1971. *Life histories of the south african Lycaenid butterflies*. Purnell, Capetown. 272 pp.

COTTRELL, C.B., 1984. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zool. J. Lin. Soc. 80* :1-57.

DUMONT, C., 1922. Diagnoses de Lépidoptères nouveaux du Nord de l'Afrique. *Bull. Soc. Ent. Fr. 1922* : 215-220.

ELIOT, J.N., 1973. The higher classification of the Lycaenidae. (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bull. Brit. Mus.(Nat. Hist.) Entomol. 28* : 373-505.

ELMES, G. W., THOMAS, J. A. & J. C. WARDLAW, 1991. Larvae of *Maculinea rebeli* , a large blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant-nests. *J. Zool. Lond. 223* : 447-460.

FIEDLER, K., 1989 (91). European and West African Lycaenidae (Lepidoptera) and their association with ants. *J. Res. Lepid. 28* : 239-257.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1987. Functionnal analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidotera: Lycaenidae). III. New aspect of the function of the retracticle tentacular organs of Lycaenid larvae. *Zool. Beitr. N.F. 31* : 409-416.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1988. Functionnal analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). II. Lycaenid larvae as trophobiotic partners of ants - a quantitative approach. *Oecologia 75* : 204-206.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1989 a. Functionnal analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Release of food recruitment in ants by Lycaenid larvae and pupae. *Ethology 80* : 71-80.

FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ, 1989 b. The symbiosis between the weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, and *Anthene emolus*, an obligate myrmecophilous lycaenid butterfly. *J. Nat. Hist. 23* : 833-846.

HENNING, S.F., 1983 a. Biological groups within the Lycaenidae (Lepidoptera). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 46* : 65-85.

HENNING, S.F., 1983 b. Chemical communication between Lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 46* : 341-366.

HENNING, S.F., 1984. Life history and behaviour of the rare myrmecophilous Lycaneid *Erikssonia acraeina* Trimen (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Entomol. Soc. South. Afr. 47* : 337-342.

HIGGINS, L.G., 1975. *The classification of European butterflies*. Collins, London. 320 pp.

HINTON, H.E., 1951. Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera - a summary. *Proc. South. London Entomol. Nat. Hist. Soc. 1949-50* : 111-175.

HOLLDOBLER, B. & E.O. WILSON, 1990. *The ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732pp.

IWASE, T., 1955. The sixth aberrant feeder in Japan: *Spindasis takanonis* (Lycaenidae). *Lepid. News 9* : 13-14.

LARSEN, T.B. & A.R. PITTAWAY, 1982. Notes on the ecology, biology and taxonomy of *Apharitis acamas* (KLUG) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomol. Gaz. 33* : 163-168.

MALICKY, H., 1969. Versuch einer analyse der Okologischen Berziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). *Tijdschr. Entomol. 112* : 213-298.

MALICKY, H., 1970. New aspects on the association between Lycaenid Larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *J. Lepid. Soc. 24* : 190-202.

MASCHWITZ, U., WUST, M. & K. SCHURIAN, 1975. Bläulingsraupen als Zuckerlieferanten für Ameisen. *Oecologia 18* : 17-21.

PIERCE, N. E., 1985. Lycaenid butterflies and ants: selection for nitrogen-fixing and other protein-rich food plants. *Am. Nat. 125* : 888-895.

PIERCE, N.E., 1987. The evolution and biogeography of associations between Lycaenid butterflies and ants. In: *Oxford surveys in evolutionary biology*. (Harvey, P.H. and L. Patridge, Eds.) Oxford University Press. pp 89-116.

PIERCE, N.E. & S. EASTAL, 1986. The selective advantage of attendant ants for the larvae of a Lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus*. *J. Anim. Ecol. 55* : 451-462.

PIERCE, N.E. & M. A. ELGAR, 1985. The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous Lycaenid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol. 16* : 209-222.

PIERCE, N.E., KITCHING, R.L., BUCKLEY, R.C., TAYLOR, M.F. & K. F. BENBOW, 1987. The cost and benefits of cooperation between the Australian Lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behav. Ecol. Sociobiol. 21* : 237-248.

PIERCE, N. E. & P. S. MEAD, 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larva and ants. *Science 211* : 1185-1187.

QUEZEL, P. & S. SANTA, 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algerie et des régions désertiques méridionales*. CNRS, Paris. 1170 pp.

ROJO DE LA PAZ, A., 1990. Two new cases of myrmecophily in the Lycaenidae (Lepidoptera): biology of *Cigaritis zohra* (Donzel, 1847) and *Cigaritis allardi* (Oberthür, 1909) in Morocco. *Poster, 7th Congr. Soc. Europ. Lepid.*, Lunz am See.

ROJO DE LA PAZ, A. & J. LHONORE, 1992. *Maculinea alcon* and *Maculinea teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae): two steps in evolution of myrmecophily in lycaenid butterflies or two different strategies for entering into ant nests? *Poster, 8th Congr. Soc. Europ. Lepid.*, Helsinki.

RILEY, N.D., 1925. The species usually refered to the genus *Cigaritis* Boisd. (Lepidoptera, Lycaenidae). *Novit. Zool. 32* : 70-95.

ROSS, G.N., 1966. Life - history studies on mexican butterflies. IV. The ecology and ethology of *Anatole rossi,* a myrmecophilous metal - mark (Lepidoptera: Riodinidae). *Ann. Entomol. Soc. Am. 59* : 985-1004.

STEMPFFER, H., 1967. The genera of the african Lycaenidae (Lepidoptera: Rhopalocera). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol. 10* : 1-322.

THOMAS, J.A., ELMES, G.H., WARDLAW, J.C. & M. WOYCIECHOWSKI, 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nest. *Oecologia 79* : 452-457.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 161-172 (1993)

LA REPARTITION DU TRAVAIL SOCIAL DANS UNE JEUNE FONDATION DE LA FOURMI BULL-DOG *MYRMECIA CROSLANDI* TAYLOR

Pierre JAISSON[1,2], Dominique FRESNEAU[1] & Robert W. TAYLOR

[1]Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Unité Associée au CNRS n°667, Université Paris-Nord, 93430 Villetaneuse, France et [2]CSIRO, Division of Entomology, GPO Box 1700, Canberra 2601, ACT, Australie.

Résumé: L'étude du comportement individuel et de la division des rôles au sein d'une jeune fondation de la fourmi primitive *Myrmecia croslandi* TAYLOR fut réalisée jusqu'au stade de la quatrième ouvrière. A la fin des observations, la sortie dans le monde extérieur (la fondation est non claustrale dans le genre *Myrmecia*) ainsi que le comportement de garde à l'entrée du nid constituaient encore une part importante de l'investissement de la reine qui, parallèlement, accomplissait une part essentielle des activités de soins au couvain et des activités domestiques. Bien que plus restreint que celui de la reine, le répertoire de la première ouvrière fut relativement large. L'occupation de la partie centrale de la chambre de fondation, donc l'accès au couvain, resta surtout le propre de la reine, suivie de près par la seconde ouvrière. L'ouvrière 3 sembla remplir le rôle normalement dévolu à la sous-caste comportementale des inactives décrite chez plusieurs espèces des sous-familles Ponerinae et Myrmeciinae. Enfin, les activités de la quatrième ouvrière tendirent à s'orienter vers les soins au couvain et le fourragement. Les conséquences évolutives de cette stratégie de fondation où la reine reste longtemps la plus active dans l'ensemble des comportements fonctionnels (y compris ceux réalisés à l'extérieur du nid) sont analysées compte tenu de la position taxonomique et géographique de la sous-famille des Myrmeciinae.

Mots-clés: *Myrmecia, Myrmeciinae, Formicidae, fondation, polyéthisme, comportement, évolution.*

Abstract: Division of labour in an incipient colony of the bulldog ant *Myrmecia croslandi* Taylor.

The reported study of individual behaviour and division of labour in an incipient colony of the primitive ant *Myrmecia croslandi* TAYLOR continued to the stage where 4 workers were present. Non-claustral colony foundation seems to be the rule in *Myrmecia*. At the conclusion the queen was still prominently dedicated to guarding the nest entrance and to patrolling outside the nest. She was the most active individual present, contributing importantly to brood-care and domestic activities, and the major occupant of the central area of the single nest chamber, with maximum access to the brood, followed by worker 2. Worker 3 seemed to fill the role of the "inactive subcaste" described previously in mature colonies of several ponerine and myrmeciine species. Worker 1 had a relatively wide behavioural spectrum, though narrower than that of the queen. The activities of worker 4 comprised nursing and foraging. The evolutionary implications of this method of colony foundation (where the queen remains the most active nestmate in most functional behaviours - including out-of-nest activities - in worker-right incipient colonies) are analysed with regard to the taxonomic and biogeographic status of the subfamily Myrmeciinae.

Key words: *Myrmecia, Myrmeciinae, Formicidae, colony foundation, polyethism, behaviour, evolution.*

INTRODUCTION

Différents auteurs ont situé le genre *Myrmecia*, unique genre vivant de la sous-famille des Myrmeciinae depuis la synonymisation du genre *Promyrmecia* (BROWN, 1953), parmi les formes les plus archaïques de Formicidae, tant pour ses caractéristiques anatomiques qu'éthologiques (WHEELER, 1933; HASKINS et HASKINS, 1950; WILSON 1971). Au-delà d'un plan morphologique qui semble *a priori* très homogène, les 89 espèces actuellement reconnues et réparties en neuf groupes (OGATA, 1991; OGATA et TAYLOR, 1991) manifestent une variabilité à plusieurs titres. Ainsi, bien qu'elles ne soient distribuées que sur le continent Australien (si l'on excepte l'espèce Néo-calédonienne *Myrmecia apicalis*, jamais récoltée depuis un siècle) elles peuvent occuper des biotopes et vivre sous des climats fort variables d'une espèce à l'autre. Cette diversité apparaît également (de façon exceptionnelle dans le règne animal) au niveau chromosomique. En effet, le caryotype du genre *Myrmecia* va de $2n = 2$ (*M. pilosula*: CROSLAND et CROZIER, 1986) à $2n = 84$ (*M. brevinoda*: IMAI et coll., 1988), c'est-à-dire du nombre le plus bas pour un métazoaire d'un phylum situé au-dessus des Nématodes à l'une des formules chromosomiques les plus élevées parmi les Hyménoptères (le maximum connu, $2n = 94$, fut rencontré chez les fourmis *Nothomyrmecia macrops*, Nothomyrmeciinae, et *Platythyrea tricuspidata*, Ponerinae (IMAI et coll., 1990) et chez la guêpe sociale *Polistes exclamans* (HUNG et coll., 1981)). Cette variabilité chromosomique peut s'exprimer au sein même de ce qui était auparavant considéré comme une seule espèce. Ainsi, *Myrmecia pilosula* F. SMITH s'est avérée constituer un groupe de six espèces au moins, dont les formules chromosomiques vont de $2n = 2$ à $2n = 32$ (CROSLAND et CROZIER, 1986; IMAI et TAYLOR, 1989). L'espèce *Myrmecia croslandi* TAYLOR (1991), sur laquelle porte le présent travail, correspond en fait à l'ancienne *Myrmecia (pilosula)* $n = 1$.

Malgré des observations souvent minutieuses réalisées par quelques auteurs (WHEELER, 1933; HASKINS et HASKINS, 1950; FREELAND, 1958; GRAY, 1971), nous manquons d'informations sur la composante individuelle de la division des rôles au sein des sociétés de *Myrmecia*, qu'il s'agisse des sociétés adultes ou des fondations. C'est pourquoi, utilisant une technique de marquage, nous avons suivi quotidiennement le développement d'une jeune fondation de *Myrmecia croslandi* jusqu'au stade de quatre ouvrières. Notre but fut de préciser le rôle de la reine après l'éclosion des ouvrières et de vérifier si une certaine spécialisation fonctionnelle se mettait en place de façon précoce au cours de l'ontogenèse de la société, ce qui aurait pu constituer un trait évolutivement avancé.

MATERIEL ET METHODES

Le 12 Novembre 1988 au matin une reine fondatrice de *Myrmecia croslandi* fut repérée en activité de fourragement par P.J. dans une pelouse à proximité de l'entrée de l'*Australian National Insect Collection* (CSIRO Division of Entomology, Canberra). La fondation, qui fut récoltée le même jour, était enfouie dans le sol à une profondeur de 14 cm et comprenait, outre la reine, 1 cocon et trois larves d'ouvrières au dernier stade. Elle fut placée dans un nid JANET en plâtre de Paris comprenant une chambre circulaire unique de 5,5 cm de diamètre reliée à un monde extérieur (ou arène) de 15 x 15 cm par un tube de verre (longueur 3 cm; diamètre intérieur 8 mm). Dans cette arène fut disposée de la nourriture *ad libitum* sous forme de miel et d'insectes vivants. Des observations directes et des prises de vues photographiques automatisées de la fondation débutèrent 48 heures avant l'éclosion de la première ouvrière et furent distribuées aléatoirement pendant la période circadienne sur une durée d'un mois (du 13 Décembre 1988 au 12 Janvier 1989). Chaque ouvrière fut marquée dans les heures suivant l'émergence selon la technique de FRESNEAU et CHARPIN (1977).

Les observations directes et les prises de vues aboutirent à la réalisation de deux types de matrices de données réunissant les pointages fourmi-acte ou fourmi-localisation. Ces matrices de fréquences permettent une analyse des activités selon la répartition d'un budget temps. Elles correspondent à l'ensemble de l'étude ainsi qu'à chacune des périodes de l'ontogenèse de la société (voir Fig. 1, qui rassemble l'ensemble de l'information sur la composition de la société): reine seule; reine + ouvrière 1 (subdivisée en première et seconde semaine); période débutant à la naissance de l'ouvrière 2 et s'achevant à la fin des observations (subdivisée en première et seconde semaine); première et seconde semaine de la période d'existence de l'ouvrière 4. A partir de ces matrices, constituées grâce à une application du programme dBASE III réalisée par A. LENOIR, l'analyse a porté sur les quatre types de localisations individuelles (arène, tube d'accès à la chambre du nid, parties centrale ou périphérique de la chambre du nid), sur la distribution des actes et sur la distribution des comportements qui incluent les actes inscrits dans une même finalité fonctionnelle selon un regroupement inspiré de l'étude d'une société adulte de *Myrmecia croslandi* (FRESNEAU et coll., en préparation). Les zones centrale et périphérique de la chambre du nid étaient concentriques et de surfaces équivalentes. Lorsqu'un individu était placé transversalement sur les deux zones simultanément nous avons considéré qu'il se situait dans celle où se trouvait sa tête. Globalement, 470 observations du nid furent réalisées, représentant un total de 1313 pointages fourmi-acte-localisation.

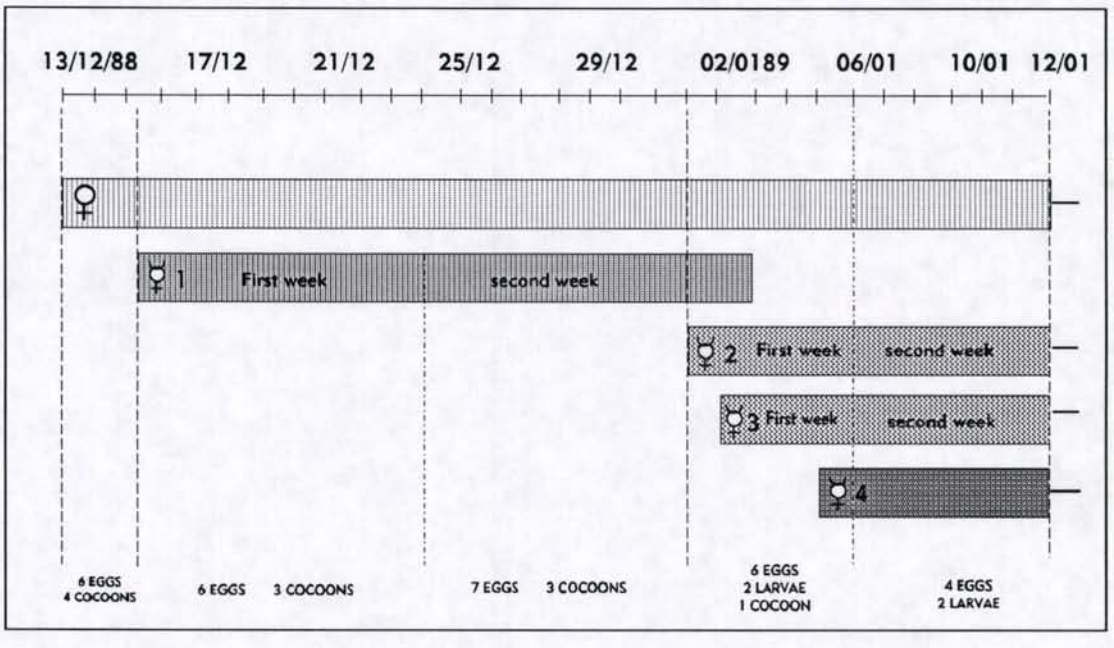


Figure 1. *Chronogramme représentant la composition (adultes et couvain) d'une jeune colonie de Myrmecia croslandi aux différents moments d'une étude de la sociogenèse portant sur un mois à compter de l'avant-veille de l'éclosion de la première ouvrière.*

Figure 1. *Chronography representing the composition (adults and brood) of an incipient colony of Myrmecia croslandi studied for its sociogenesis along a one-month period starting two days before the eclosion of the first worker.*

RESULTATS

La première ouvrière naquit deux jours après le début des observations, tandis que la seconde apparut deux semaines plus tard, à la veille de la naissance de l'ouvrière 3. La quatrième et dernière ouvrière a éclos juste une semaine avant la fin des observations. L'émergence des ouvrières s'est réalisée aux premières heures de la nuit (entre 20 H et 22 H) et dura moins de 30 minutes. Sur l'ensemble de l'étude, les 23 actes suivants apparurent:

Garde (*G*); fourrage (*F*); mange une proie (*FP*); transporte une proie (*TP*); transporte des matériaux (*TM*); manipule des matériaux (*MM*); transporte un oeuf (*TE*); palpe un oeuf (*PE*); lèche un oeuf (*LE*); aide la reine à pondre (*HQ*); transporte une larve (*TL*); palpe une larve (*PL*); lèche une larve (*LL*); donne un oeuf trophique à une larve (*FL*); transporte un cocon (*TC*); palpe un cocon (*PC*); lèche un cocon (*LC*); se toilette (*SG*); toilette une ouvrière (*AGW*); toilette la reine (*AGQ*); inactive dans le nid (*IN*); explore le nid (*E*); boit (*D*).

Tableau I. *Liste et fréquences des comportements fonctionnels issus du regroupement des actes (abréviations entre parenthèses) enregistrés sur l'ensemble de l'étude.*

Table I. *Functional behaviours (and their frequencies) resulting from lumping individual acts (abbreviated) recorded over the whole observation period.*

Comportements	Fréquences
Soins aux oeufs (TE, PE, LE, HQ)	9.1%
Soins aux larves (TL, PL, LL, FL)	5.9%
Soins aux cocons (TC, PC, LC)	4.6%
Activité non spécifique dans le nid (IN, E, MM, FP, TP, D)	56.8%
Activité domestique (TM, MM)[2]	2.8%
Fourragement (F)	6.4%
Garde (G)	5.7%
Auto-toilettage (SG)	4.6%
Toilettage d'une autre ouvrière (AGW)	3.3%
Toilettage de la reine (AGQ)	0.8%
Total:	100.0%

La localisation du couvain (composition indiquée en Fig. 1) s'est toujours située au centre de la chambre du nid, à l'exception des cocons, qui furent quelquefois déplacés à la périphérie. Le regroupement des 23 actes élémentaires par finalités fonctionnelles aboutit aux comportements décrits dans le Tableau 1. Les traits saillants de la division des rôles au cours de l'ontogenèse de la colonie furent les suivants:

Période reine seule: La reine fréquenta préférentiellement la zone périphérique de la chambre (44% du budget temps) ainsi que le tube d'accès (27% du budget temps). Mis à part la garde, les activités non spécifiques dans le nid (surtout représentées par l'inactivité), les soins aux cocons et le fourragement occupèrent essentiellement la fondatrice (respectivement 33%, 11% et 11% du budget temps). Compte tenu du nombre restreint de pointages (18), la distribution de l'activité de la reine dans tous les comportements fonctionnels (hormis ceux exclus par la composition de la colonie, Cf. Fig. 1) est particulièrement remarquable.

Période reine + ouvrière 1 (Fig. 2): Pendant toute la période, la reine demeura plus active que son ouvrière (respectivement: 22.6% et 63.6% d'inactivité); cependant,

l'ouvrière 1 fut beaucoup plus inactive au cours de la première semaine de sa vie (70.8%) que de la seconde (57.1%). Globalement, les deux individus exercèrent de façon équivalente la fonction de fourragement (respectivement 19 et 21 actes-localisations). Cependant, la comparaison entre la première et la seconde semaine montre que l'ouvrière 1 multiplia sa performance par huit (de 1,8 à 14,3% de son budget temps), ce qui témoigne d'une éthogenèse rapidement mise en place au cours des premiers jours de la vie et explique peut-être sa mort après seulement 18 jours d'existence. L'activité de garde de l'ouvrière 1 subit également une progression entre la première et la seconde semaine mais resta à un niveau relativement modeste (2% du budget temps sur l'ensemble de la période).

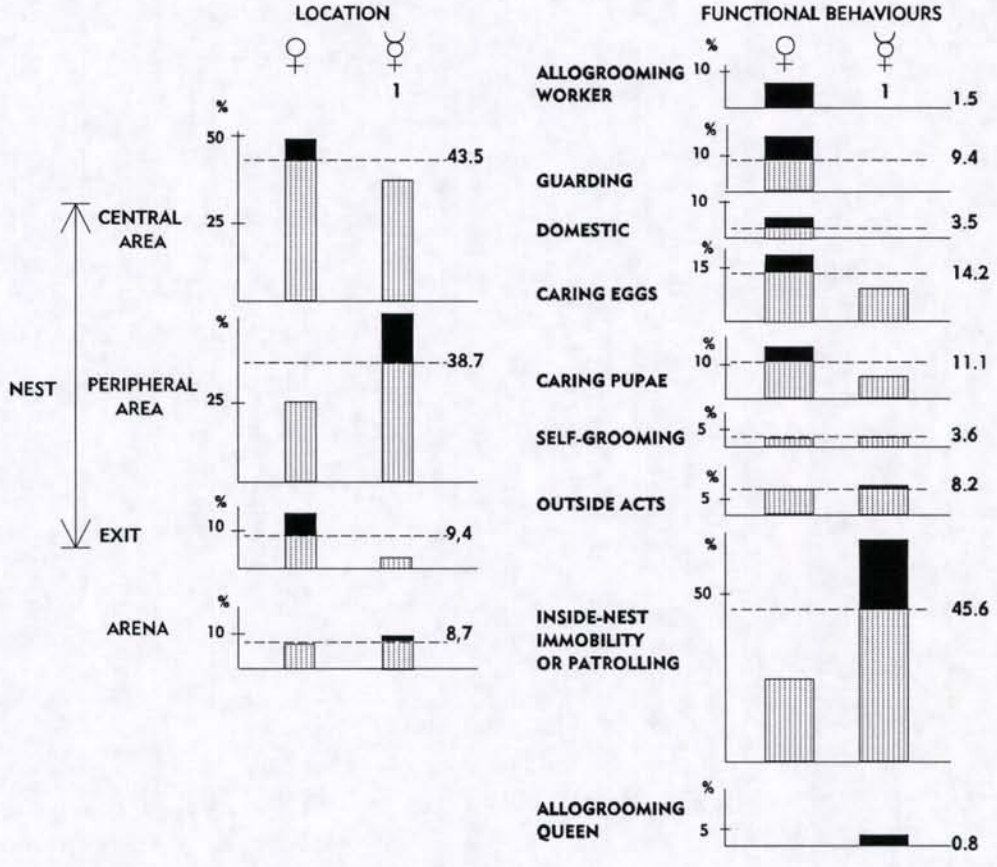


Figure 2. *Représentation graphique de la période reine + ouvrière 1: à gauche, distribution de la fréquentation des quatre zones du nid par les deux individus; à droite, distribution de leur budget temps entre neuf des dix comportements fonctionnels définis (Cf. Tableau 1). Les parties noircies des histogrammes correspondent aux occurrences comportementales supérieures à la moyenne des deux individus (ligne pointillée).*

Figure 2. *Graphical representation of the queen + worker 1 period: left, distribution of both individuals between the four areas of the artificial nest; right, distribution of their time budget between nine of the ten defined functional behaviours (see Table 1). The blocked parts of the histograms represent the behavioural occurrences higher than the average (dotted line) between both individuals.*

Malgré la présence de sa première ouvrière, la reine resta la gardienne principale: 16.7% de son budget temps sur l'ensemble de la période fut consacré à cette fonction, soit huit fois plus que pour son ouvrière; cependant, la reine manifesta une baisse sensible de son activité de garde entre la première (27.4%) et la seconde semaine (7.1%).

Du point de vue des localisations, l'ouvrière sembla souvent reléguée à la périphérie de la chambre du nid, qui représenta 61% des pointages de la première semaine et 44% de ceux de la seconde. Toutefois, cette baisse ne fut pas corrélative d'une tendance à se rapprocher davantage de la zone centrale de la chambre du nid (37% des pointages sur la période globale), où le couvain était rassemblé, mais plutôt de l'augmentation de son budget temps consacré au fourragement et à la garde, lequel passa de 3.7% à 17.5%. La reine demeura la soigneuse principale, ce qui est cohérent avec son occupation privilégiée de la zone centrale de la chambre. Cependant, cette fonction de nurse augmenta sensiblement en s'orientant fortement vers les oeufs lors de la seconde semaine, où elle atteint 40% du budget temps royal au lieu de 26.5% pour la semaine précédente. L'auto-toilettage représenta entre 3% et 4% du budget temps de la reine et de l'ouvrière, alors que le toilettage de l'ouvrière par la reine diminua sensiblement (de 11.5% à 7.1%), ce qui traduit simplement l'importance des léchages d'une jeune ouvrière dans la période qui suit son éclosion.

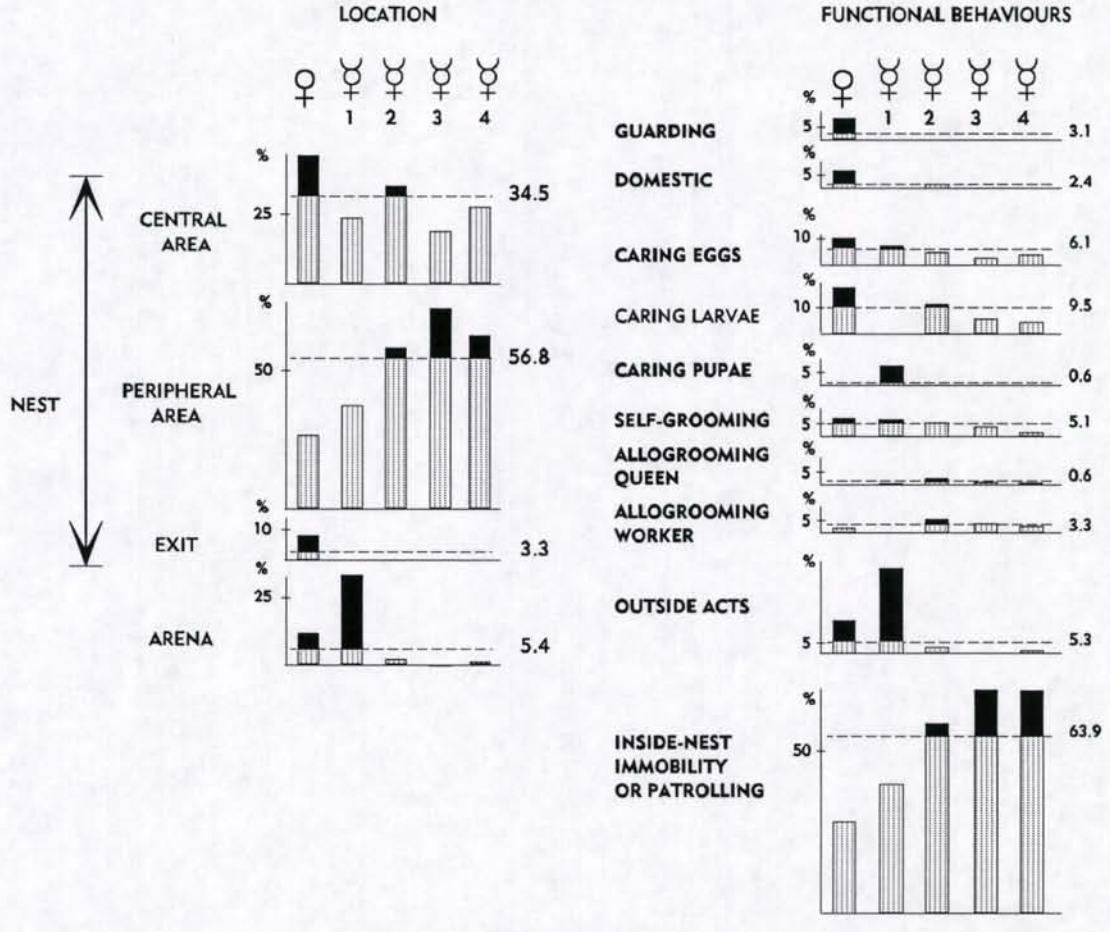


Figure 3. *Représentation graphique de la période débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2: à gauche, distribution de la fréquentation des quatre zones du nid par les cinq individus; à droite, distribution de leur budget temps entre les dix comportements fonctionnels définis (Cf. Tableau 1). Les parties noircies des histogrammes correspondent aux occurrences comportementales supérieures à la moyenne des cinq individus (ligne pointillée).*

Figure 3. *Graphical representation of the period starting with the eclosion of worker 2: left, distribution of the five individuals between the four areas of the nest; right, distribution of their time budget between the ten functional behaviours (see Table 1). The blocked parts of the histograms represent the behavioural occurrences higher than the average (dotted line) between the five individuals.*

Période débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2 (Fig. 3): Sur toute cette période, la reine demeura une fois encore l'individu le plus actif (31.5% d'inactivité, contre 46.4%, 67%, 79.3% et 78.7% respectivement pour les ouvrières 1 à 4). A la fin de sa vie, l'ouvrière 1 augmenta considérablement le nombre de ses sorties dans l'arène et devint la pourvoyeuse principale (35.7% de son investissement), ce qui correspond à ce qui est généralement observé à propos du polyéthisme d'âge. En revanche, son activité de garde disparut, cette fonction demeurant essentiellement remplie par la reine. Cette dernière augmenta son activité de fourragement après la mort de l'ouvrière 1 (de 3.6% à 12.1%). Sur toute la durée de la période, la reine réalisa pratiquement la moitié des pointages dans la zone centrale du nid, celle du couvain.

Parallèlement, les ouvrières 2 et 3 sortirent très peu (moins de 1,5%) et restèrent de piètres gardiennes (moins de 1% de leur budget temps). Elles occupèrent la zone centrale beaucoup moins fréquemment que la reine et apparurent fortement reléguées à la périphérie de la chambre du nid (60% des pointages pour l'ouvrière 2 et 77.5% pour l'ouvrière 3). Une certaine priorité de la fourmi 2 sur la fourmi 3 s'exprima pour l'occupation de la zone centrale: dans 54 cas l'ouvrière 2 fut au centre tandis que l'ouvrière 3 se tenait à la périphérie, l'inverse n'ayant été vérifié que dans 14 cas. Cette tendance se répercuta dans la distribution des activités de nurse (16.9% du budget temps pour l'ouvrière 2 contre 9% pour l'ouvrière 3). Dans cette dernière fonction encore, la reine assura la part la plus importante (29% des pointages) mais en manifestant une baisse par rapport à la dernière semaine de la période précédente. Cette régression relative correspondit vraisemblablement à la part plus importante prise par les ouvrières 1 et 2 dans cette fonction. L'ouvrière 4 se caractérisa par un taux très élevé d'activités non spécifiques dans le nid (80.7% dont 78.7% d'inactivité). Son investissement dans les soins au couvain stagna au même niveau que chez l'ouvrière 3 (8% et 9%); en revanche, elle développa relativement ses activités spécifiques tournées vers l'extérieur (*G* et *F*), qui représentèrent 3.3% de son budget, contre 1.9% en moyenne pour les ouvrières 2 et 3. Mais ce niveau demeura bien inférieur à ce qu'était l'investissement de l'ouvrière 1 dans le fourragement.

Sur les trois périodes que nous avons choisies d'analyser plus en détail ci-dessus, un comportement fonctionnel de la reine s'est avéré remarquablement stable pour le budget temps qu'elle y consacra et, une fois de plus, à un niveau nettement supérieur à chacune des quatre ouvrières: il s'agit des activités domestiques (transport et manipulation de matériaux, *TM* et *MM*). En effet, dans la période initiale où elle fut seule, la reine y consacra 5.6% de son budget temps, puis 6.3% dans la période reine + ouvrière 1 et enfin 6.6% pour celle débutant à l'éclosion de l'ouvrière 2.

DISCUSSION

L'analyse du profil comportemental de toutes les actrices de la société (la reine et ses quatre ouvrières) permet de dégager les conclusions suivantes: 1) jusqu'à la fin de l'étude la reine est demeurée la plus active dans des fonctions sociales très variées, si l'on excepte les soins aux cocons et le fourragement, où elle fut relayée par l'ouvrière 1 à la fin de sa vie. Cette dernière apparut nettement comme l'ouvrière la plus active et, après sa mort, l'ouvrière 2 participa aux soins au couvain tandis que la 4 intervint timidement dans le fourragement et la garde. La bi-potentialité de l'ouvrière 1, tournée à la fois vers les activités externes et les activités intra-nidales rappelle les fourmis primitivement éosociales du genre *Nothomyrmecia* (JAISSON et coll., sous presse). L'examen de la performance dans chaque comportement fonctionnel entre la première et la seconde semaine de vie de chaque fourmi (Fig. 4) montre des différences d'un comportement à l'autre et d'une ouvrière à l'autre.

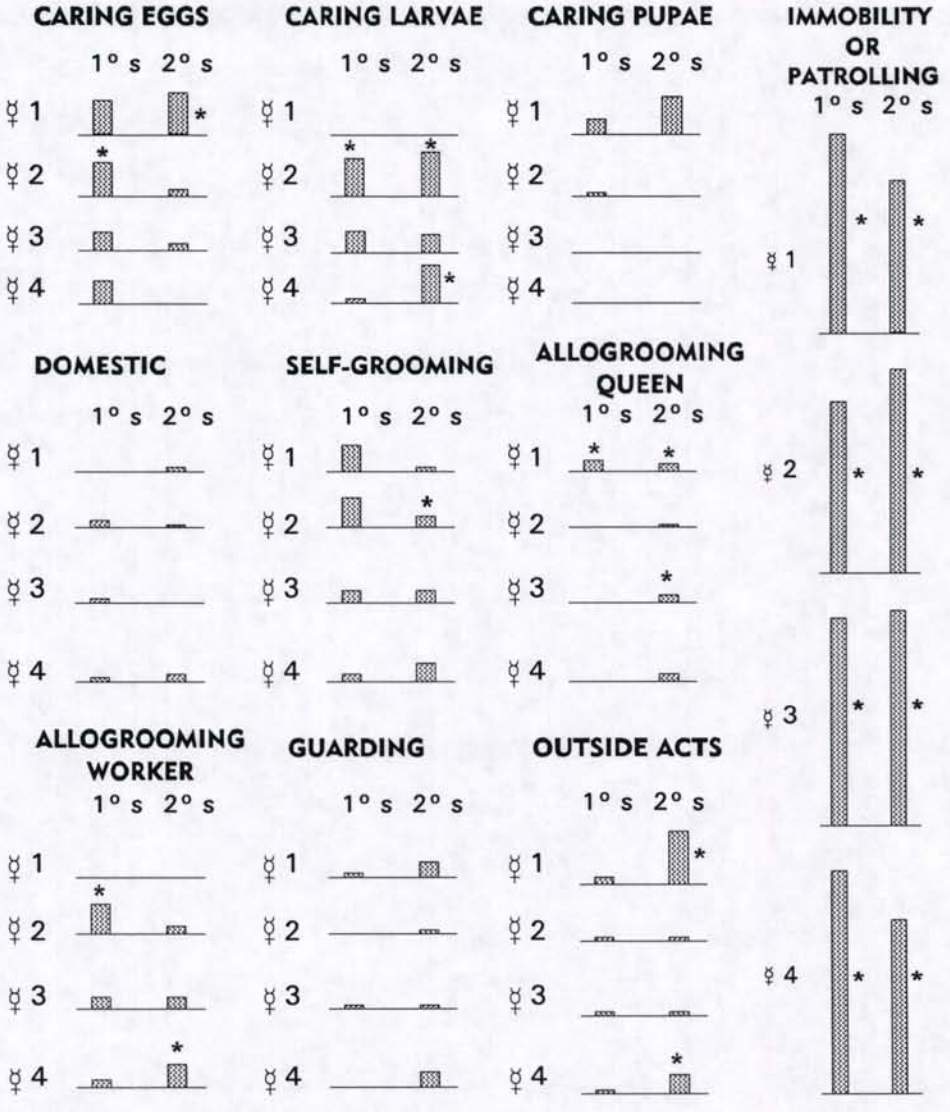


Figure 4. *Distribution des dix comportements fonctionnels entre les quatre ouvrières pour leurs première et seconde semaines de vie. Les astérisques signalent les valeurs individuelles supérieures à la valeur moyenne du groupe lors de l'observation.*

Figure 4. *Distribution of the ten functional behaviours between the four workers for their first and second week of life. Asteriscs mark individual values higher than the average of the existing group at the observation period.*

Parmi les comportements fonctionnels, seuls les soins aux oeufs, soins aux larves, auto-toilettages et toilettages aux ouvrières apparurent significativement dès la première semaine de vie. En revanche, les soins aux cocons, la garde et le fourragement se développèrent plutôt au cours de la seconde semaine. Les quatre ouvrières intervinrent dans le soin aux oeufs, mais seule l'ouvrière 1 maintint cette activité de soigneuse sur les deux semaines, confirmant ainsi son rapprochement du profil de la reine. Comme le montre la Fig. 4, les activités non spécifiques (incluant principalement l'inactivité) sont restées à un niveau élevé pour les quatre ouvrières, dont la plus inactive (n°3) semble avoir rempli le créneau de la sous-caste des inactives présente dans le sociogramme des sociétés adultes de *M. croslandi* (FRESNEAU et coll., *en prép.*) et de plusieurs espèces de

Ponérines, notamment dans les genres *Pachycondyla (Neoponera)* (FRESNEAU, 1984; PEREZ BAUTISTA et coll., 1985; FRESNEAU et DUPUY, 1988), *Ectatomma* (CORBARA et coll., 1986), *Megaponera* (VILLET, 1990a) et *Platythyrea* (VILLET, 1990b).

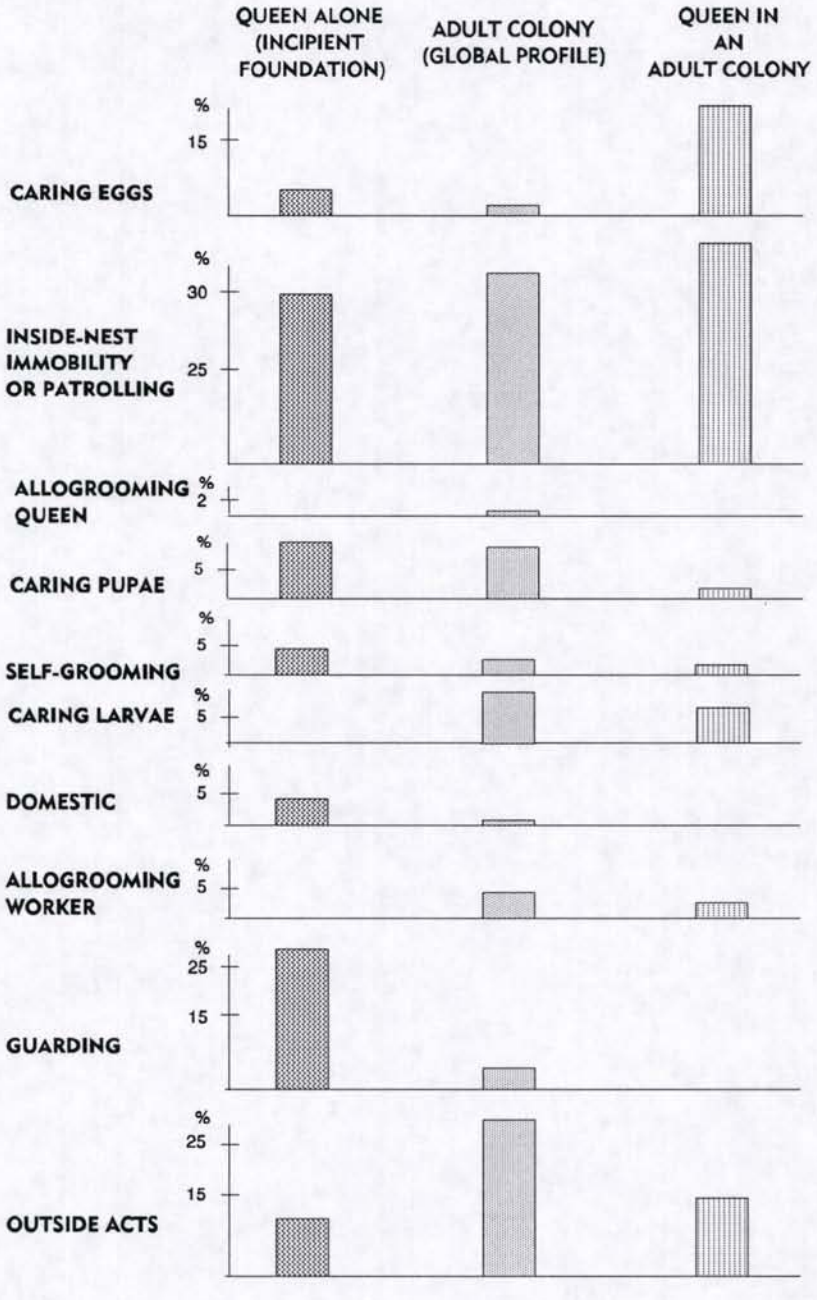


Figure 5. *Distribution du budget temps de la reine fondatrice de M. croslandi au cours de la première période (à gauche), comparée à celle d'une société adulte (au milieu) et à celle d'une reine dans une société adulte (à droite) (d'après Fresneau et coll., en prép.).*

Figure 5. *Distribution of the time budget of the founding queen of M. croslandi during the first period (left), compared to an adult society (middle) and to a queen in an adult society (right) (after Fresneau et al., in prep.).*

Le profil éthologique de la reine rappelle le profil collectif d'une société adulte de *Myrmecia croslandi* (FRESNEAU et coll., *en prép.*). Si l'on excepte que l'absence de larve et d'ouvrière sur cette période a interdit l'enregistrement de tout acte orienté vers elles, seule l'activité de garde de la fondatrice parut varier notablement. En revanche, le profil de la fondatrice se distingua nettement de celui d'une reine de *M. croslandi* au sein d'une colonie adulte (Fig. 5). En particulier, cette dernière concentre ses activités sur les soins aux oeufs, alors que notre fondatrice se consacra également de façon importante aux soins aux cocons, aux activités domestiques et à la garde à l'entrée du nid. La part plus élevée que prit cette dernière fonction chez notre fondatrice (27% du budget temps) par rapport au profil global d'une colonie adulte (3,8% du budget temps) peut facilement s'interpréter par le fait que la garde de l'entrée unique d'un nid adulte de *M. croslandi* nécessite la mobilisation d'une proportion restreinte d'individus, par rapport à la taille de la colonie.

Le statut primitif de l'organisation sociale de *M. croslandi* se trouve confirmé par cette étude. HASKINS et HASKINS (1950) avaient déjà remarqué la propension des reines de *M. pilosula* à sortir du nid et fourrager chez des colonies déjà très avancées dans leur sociogenèse. Notre étude montre également que la reine maintient un haut niveau d'activité, même avec quatre ouvrières, dans presque tous les comportements fonctionnels. Quant aux ouvrières, assez peu actives, elles ne semblent pas suivre un polyéthisme d'âge bien net: elles sont susceptibles de développer rapidement des activités de fourragement en même temps que des activités de soins, mais elles peuvent également montrer un niveau très élevé d'inactivité sans spécialisation, comme si le maintien du travail royal tendait à contrarier la suite chronologique classique d'un polyéthisme d'âge. A ce titre, si l'on considère comme critère le maintien d'un haut niveau d'activité chez la reine fondatrice et le monopole qu'elle exerce sur certains comportements fonctionnels, *M. croslandi* apparaît comme nettement primitive par rapport à des fondations de ponérines étudiées par différents auteurs, notamment *Ectatomma ruidum* (CORBARA et coll., 1986), et *Ectatomma tuberculatum* (LACHAUD et FRESNEAU, 1985 et 1987). Chez cette dernière espèce, la reine peut néanmoins encore participer à l'approvisionnement alors que la société comprend douze ouvrières (DEJEAN et LACHAUD, 1992).

La fondation non-claustrale, même si elle existe de façon exceptionnelle chez quelques espèces évolutivement avancées, est considérée comme une caractéristique commune à de nombreuses fourmis primitives (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER et WILSON, 1990). Au cours de cette période cruciale pour la future société, toute reine pratiquant ce mode de fondation est davantage exposée aux agents de sélection, notamment aux prédateurs. Pourtant, la sous-famille des Myrmeciinae domine la myrmécofaune d'une bonne partie du continent Australien. La question se pose de savoir pourquoi le mode de fondation non-claustral n'a pas contrarié ce succès. On peut sans doute évoquer l'existence d'un appareil piqueur particulièrement redoutable ainsi que d'une vision performante, mais cela ne saurait tout expliquer. Des caractéristiques écologiques propres à cette région du globe ont certainement rendu ce succès des fourmis bull-dog plus probable.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Conseil Scientifique de l'OTAN qui rendit cette étude possible en attribuant une bourse de recherche à P. JAISSON .

REFERENCES

BROWN, W.L., Jr., 1953. Characters and synonymies among the genera of ants. Part I. *Breviora*, *11*:1-13.

CORBARA B., J-P. LACHAUD et D. FRESNEAU, 1986. Organisation sociale d'une fourmi primitive néotropicale, *Ectatomma ruidum* ROGER: comparaison de deux méthodes d'enregistrement. *Act. Coll. Insectes. Soc.*, *3*:153-162.

CROSLAND, M.W.J. et R.H. CROZIER, 1986. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes. *Science*, *231*:1278.

FREELAND, J., 1958. Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia*. *Aus. J. Zool.*, *6*:1-18.

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

FRESNEAU, D., 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive: *Neoponera obscuricornis* EMERY (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, *31*:387-402.

FRESNEAU, D. et A. CHARPIN 1977. Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Ann. Soc Entomol. Fr. (N.S.)*, *13*:1-5.

FRESNEAU, D. et P. DUPUY, 1988. A study of polyethism in a ponerine ant : *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, *36*:1389-1399.

FRESNEAU, D., F. NICOLOSI, R.W. TAYLOR et P. JAISSON, *en préparation.* Social organization in primitive ants from Australia. II. *Myrmecia croslandi* TAYLOR et *Myrmecia fuscipes* CLARK.

GRAY, B., 1971. Notes on the biology of the ant *Myrmecia dispar* (CLARK). *Insectes Soc.*, *18*:71-80.

HASKINS, C.P. et E.F. HASKINS, 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaïc ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, *43*:461-491.

HÖLLDOBLER, B. et E.O. WILSON. 1990. *The Ants. Berlin: Springer-Verlag*, 732p.

HUNG, H.C.F., H.C. REED et S.B. VINSON, 1981. Chromosomes of four species of *Polistes* wasps. *Cariologica*, *34*:225-230.

IMAI, H.T. et R.W. TAYLOR, 1989. Chromosomal polymorphisms involving telomere fusion, centrometric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia (pilosula)* n = 1. *Chromosoma*, *98*:456-460.

IMAI, H.T., R.W. TAYLOR, M.W.J. CROSLAND et R.H. CROZIER, 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Jap. J. Genet.*, *63*:159-185.

IMAI, H.T., R.W. TAYLOR, M. KUBOTA, K. OGATA et M.Y. WADA, 1990. Notes on the remarkable karyology of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*, and the related genus *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, *97*:133-140.

JAISSON P., FRESNEAU D., TAYLOR R.W., LENOIR A., sous presse. Social organization in primitive ants from Australia. I. *Nothomyrmecia macrops* CLARK. *Insectes Soc.*

LACHAUD, J-P. et D. FRESNEAU, 1985. Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Act. Coll. Insectes Soc.*, *2*:195-202.

LACHAUD, J-P. et D. FRESNEAU, 1987. Social regulation in primitive ants. In: *From individual Characteristics to Collective Organization : the Example of Social Insects* (J-L. DENEUBOURG et J.M. PASTEELS eds.). *Experientia Supp.*, *54*:197-217.

OGATA, K., 1991. Ants of the genus *Myrmecia* FABRICIUS: a review of the species groups and their phylogenetic relationships (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Syst. Entomol.*, *16*:353-381.

OGATA, K. et R.W. TAYLOR, 1991. Ants of the genus *Myrmecia* FABRICIUS: a preliminary review and key to the named species (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Nat. Hist.*, *25*:1623-1673.

PEREZ BAUTISTA M., J-P. LACHAUD, et D. FRESNEAU, 1985. La división del trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, *65*:119-130.

TAYLOR, R.W., 1991. *Myrmecia croslandi* sp.n., a karyologically remarkable new Australian jack-jumper ant (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Aust. ent. Soc.*, *30*:288.

VILLET, M.H., 1990a. Division of labour in the Matabele ant *Megaponera foetens* (FABR.) (Hymenoptera: Formicidae). *Ecol., Ethol., Evol.*, *2*:397-417.

VILLET, M.H., 1990b. Social organization of *Platythyrea lamellosa* (ROGER) (Hymenoptera: Formicidae): II. Division of labour. *S.-Afr. Tydskr. Dierk.*, *25*:254-259.

WHEELER, W.M., 1933. *Colony-founding among Ants with an Account of Some Primitive Australian Species*. Harvard University Press, *Cambridge*, 179 p.

WILSON, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, *Cambridge*, 548 p.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 173-177 (1993)

DONNEES PRELIMINAIRES SUR LE COMPORTEMENT AGONISTIQUE ET REPRODUCTEUR DES DEUX CASTES DE MÂLES ERGATOÏDES DE LA FOURMI *HYPOPONERA BONDROITI* FOREL (PONERINAE)

K. YAMAUCHI 1, K. KINOMURA 2, B. CORBARA 3,4, K. TSUJI 3

[1]Department of Biology, Faculty of Education, Gifu University, Gifu 501-31 (Japan)
[2]Gifu Aikawa High School, Gifu 501-31 (Japan)
[3]Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Chikusa, Nagoya 464-01 (Japan)
[4]Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Appliquée Université Paris XIII, 93430 Villetaneuse (France)

Résumé: *Hypoponera bondroiti* est la seule espèce de fourmi connue à ce jour pour présenter deux castes de mâles ergatoïdes. Les mâles ailés y sont inexistants. Les mâles ergatoïdes majors, qui sont les plus grands individus de la société, sont fortement agressifs entre eux, luttant pour l'occupation du nid. Les minors peuvent coexister dans un même nid sans s'agresser. Ils sont par ailleurs tolérés par les majors. Les deux types de mâles ergatoïdes peuvent s'accoupler avec les deux catégories de femelles reproductrices : reines ailées ou ergatoïdes.

Mots-clés: *Mâle ergatoïde, dimorphisme, Formicidae, comportement agonistique, comportement reproducteur.*

Abstract: Preliminary report on the agonistic and reproductive behaviour of the two castes of ergatoid males in the ant *Hypoponera bondroiti* Forel (Ponerinae).

Hypoponera bondroiti is the only known species of ant having two castes of ergatoid males. Alate males are unknown in this species. Major ergatoid males are the largest individuals in the society, and are highly aggressive among each other, fighting for the occupation of the nest. Minor ergatoid males coexist in the same nest. Moreover, they are tolerated by the major ones. Both kind of ergatoid males can mate with both categories of reproductive females : alate queens and ergatoid queens.

Key-words: *Ergatoid male, dimorphism, Formicidae, agonistic behaviour, reproductive behaviour.*

INTRODUCTION

Chez la plupart des espèces de fourmis, les mâles quittent le nid, s'accouplent à l'extérieur et meurent. Au cours de leur brève vie intranidale, leur répertoire comportemental est la plupart du temps très limité. A l'exception connue des mâles de *Camponotus* spp. qui stockent et redistribuent de la nourriture liquide aux autres membres de la société (HÖLLDOBLER, 1964, 1966), leur contribution aux tâches dans le nid est

généralement nulle. Les mâles de Ponérines n'échappent pas à cette règle (voir en particulier CORBARA et coll., 1989; CORBARA, 1991 sur *Ectatomma ruidum*).

Cependant, un certain nombre de travaux ont révélé que le répertoire comportemental des mâles pouvait être plus riche lorsque ces derniers manifestaient des relations compétitives. C'est ainsi que chez *Pogonomyrmex* spp., les mâles entrent en compétition pour l'acquisition des femelles sur les leks après le vol nuptial (HÖLLDOBLER, 1976; HÖLLDOBLER & BARTZ, 1985). Au sein même du nid, HAMILTON (1979) a observé, chez la Ponérine *Hypoponera punctatissima,* des combats pouvant entraîner la mort d'un des protagonistes. Les mâles en question sont ergatoïdes (ils sont dépourvus d'ailes et ressemblent aux ouvrières de l'espèce) et cohabitent, chez cette espèce, avec des mâles ailés. Plus récemment, des combats de même type, mettant également en jeu des mâles ergatoïdes, ont été mis en évidence chez la Myrmicine *Cardiocondyla* spp. (KINOMURA & YAMAUCHI, 1987; STUART et coll., 1987; YAMAUCHI & KINOMURA, 1992).

Dans ce travail préliminaire, nous présentons les premières données sur le comportement des mâles ergatoïdes de *Hypoponera bondroiti* qui sont de deux types chez cette Ponérine. Il s'agit du premier cas où, chez les fourmis, est rapportée l'existence de deux castes de mâles ergatoïdes, une caste major et une caste minor. De plus, chez cette espèce, il existe trois catégories d'individus femelles : des ouvrières, des reines ergatoïdes (*sensu* PEETERS 1991), c'est-à-dire des femelle reproductrices dépourvues d'ailes, et des reines ailées normales.

MATERIEL ET METHODES

Hypoponera bondroiti Forel est une espèce rare qui niche dans et sous les morceaux de bois en décomposition. Nous en avons récolté une vingtaine de colonies qui proviennent toutes de la même station située à Ogimi, dans l'île d'Okinawa au Japon. Celles-ci ont été installées au laboratoire dans des boîtes d'élevage en plastique dont le fond est recouvert de plâtre. Le nid est figuré par une loge creusée dans ce plâtre et recouvert d'une lame mince de verre rouge.

Pour les observations morphologiques des mâles nous avons pris en compte la largeur de la tête (lT), la longueur de la tête (LT) et la largeur du pronotum (lP).

Les observations comportementales ont été réalisées à l'aide d'une caméra vidéo installée sur une loupe binoculaire. Comme la plupart des nids ne contenaient qu'un seul mâle ergatoïde major, pour observer les interactions entre deux mâles de ce type nous avons procédé par introduction d'un major dans une société déjà pourvue d'un tel mâle. Des expériences de contrôle avaient montré au préalable que des femelles provenant du même nid que le mâle introduit pouvaient être acceptées dans la société d'introduction sans être agressées.

RESULTATS

Dimorphisme des mâles

Les mesures effectuées nous ont permis de distinguer nettement deux castes de mâles présentant des caractéristiques morphologiques distinctes.

Les mâles ergatoïdes majors sont les plus grands individus de la société (lT = 0.68 ± 0.05 mm; LT = 0.82 ± 0.03 mm et lP = 0.40 ± 0.02 mm). Pour comparaison, les mesures relatives aux reines ailées sont les suivantes : lT = 0.55 ± 0.02 mm; LT = 0.65 ± 0.02 mm et lP = 0.45 ± 0.02 mm. Les majors présentent une tête large et allongée en forme de coeur et possèdent de fortes mandibules. Leur corps est de couleur brune avec une tête et un gastre plus sombres.

Les mâles ergatoïdes minors sont de taille comparable à celle des ouvrières (lT de 0.49 ± 0.02 mm contre 0.50 ± 0.02 mm; LT de 0.64 ± 0.04 mm contre 0.60 ± 0.02 mm et lP de 0.32 ± 0.01 mm contre 0.37 ± 0.02 mm). Leur tête est sub-rectangulaire. Le corps est uniformément brun jaunâtre à brun rougeâtre.

Compétition entre mâles ergatoïdes

Major vs major

Six expériences d'introduction ont été réalisées. Dans cinq cas le même scénario s'est répété. Dès que les deux mâles entrent en contact, l'un des deux attaque violemment l'autre à la suite (2 cas) ou non (3 cas) d'une antennation rapide mutuelle. L'attaquant mord son adversaire au niveau d'une patte, d'une antenne, du thorax ou du gastre et souvent replie son gastre pour en amener l'extrémité en contact avec le corps de son adversaire. Dans ce cas, nous n'avons jamais observé de goutte liquide émise comme dans le cas de *Cardiocondyla wroughtoni* (YAMAUCHI & KAWASE, 1992). Le rôle de la flexion du gastre reste donc inexpliqué. Au cours de ces interactions agonistiques les autres membres de la société n'interviennent pas. Les combats se terminent par la fuite hors du nid d'un des protagonistes. Dans 3 cas sur 5, le résident est victorieux.

La sixième expérience d'introduction s'est déroulée différemment. Le mâle major introduit est immédiatement très agressif vis-à-vis du major résident qui fuit à plusieurs reprises. Parallèlement, le major étranger est soumis à de nombreuses attaques et piqûres de la part des reines désailées. La dominance s'inverse progressivement, le mâle résident exerçant alors des antennations rapides et des montes avec recherche génitale sur le mâle étranger. Le mâle introduit ne cherche pas à fuir le nid; plus d'une semaine après la période d'enregistrement vidéo, il présente toujours un comportement de soumission par rapport au major résident.

Major vs minor

Si le plus grand nombre de rencontres major-minor n'aboutissent à aucune interaction particulière les montes des minors par les majors sont assez fréquentes. Cependant, les majors n'attaquent jamais les minors et ces derniers ne fuient jamais les majors. Dans le cas de l'expérience d'introduction major/major atypique relatée plus haut, le major étranger qui, au début de son introduction dans le nid, manifestait de nombreuses postures de monte vis-à-vis des deux minors résidents est, à la fin de l'expérience, également dominé par un des minors (antennations rapides, tentatives de monte et morsures au niveau des antennes).

Minor vs minor

La plupart des rencontres minor-minor n'aboutissent à aucune interaction particulière même si quelques montes peuvent être observées. Dans un cas nous avons observé un combat avec morsures.

Accouplement

Nous avons pu observer fréquemment les mâles ergatoïdes majors et minors s'accoupler, aussi bien avec les reines ailées qu'avec les femelles ergatoïdes. Les deux catégories de mâles peuvent s'accoupler à plusieurs reprises. nous n'avons jamais observé d'interférence entre minors et majors lors des accouplements.

DISCUSSION

Cette étude montre que l'on peut rencontrer deux types de mâles ergatoïdes dans une même colonie de l'espèce *Hypoponera bondroiti* alors que les mâles ailés y semblent

absents. Chez l'espèce voisine *H. eduardi*, LE MASNE (1956) a montré que dans certaines populations, les mâles ergatoïdes s'accouplent avec les femelles ergatoïdes qui sont encore dans leur cocon; dans d'autres populations, les mâles ailés ont pour uniques partenaires des reines ailées. Chez une autre *Hypoponera*, *H.* sp. 4 du Japon, mâles ailés et ergatoïdes coexistent dans un même nid avec reines ailées et ergatoïdes. En laboratoire, les mâles ergatoïdes de *H.* sp. 4 s'accouplent avec des reines ergatoïdes qui viennent d'émerger ou qui sont encore dans leur cocon; les mâles ailés ont pour partenaires les reines ailées. *Hypoponera bondroiti* présente un système plus souple avec des mâles ergatoïdes majors et minors qui peuvent indifféremment s'accoupler avec des reines ailées (et également désailées) ou ergatoïdes.

HAMILTON (1979) a montré que les mâles ergatoïdes de *H. punctatissima* qui possèdent de fortes mandibules, luttaient entre eux pour l'occupation des chambres du nid dans lesquelles émergeaient les femelles. Les mâles ergatoïdes majors de *H. bondroiti* ont une morphologie voisine de celle des mâles ergatoïdes de *H. punctatissima* et sont tout aussi agressifs que ces derniers entre eux. Par contre, les mâles ergatoïdes minors de *H. bondroiti* sont peu agressifs. Ils ne s'attaquent pas entre eux lorsqu'ils coexistent dans un même nid. Il est intéressant de remarquer que les deux catégories de mâles ergatoïdes ne s'agressent qu'exceptionnellement et qu'en particulier les majors tolèrent les minors qui sont en compétition avec eux pour l'accouplement avec les femelles. Les deux types de mâles ont adopté une stratégie inverse pour parvenir à se reproduire. Celle des majors est claire : ce sont de typiques combattants qui ont développé de fortes mandibules. Quant aux minors on peut avancer l'hypothèse qu'ils miment les femelles dont il partagent la morphologie.

REMERCIEMENTS

Une partie de ce travail a été réalisée lors d'un séjour post-doctoral de BC au Japon financé par la "Japan Society for the Promotion of Science". Les auteurs remercient le Professeur ITÔ Yoshiaki de l'Université de Nagoya pour ses vifs encouragements.

REFERENCES

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., 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.

HAMILTON W.D., 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: *Sexual selection and reproductive competition in insects* (M.S. Blum & N.A. Blum, Eds), Academic Press: New York, pp. 167-220.

HÖLLDOBLER B., 1964. Untersuchungen zum Verhalten der Ameisenmanuchen während der imaginalen Lebenzeit. *Experientia*, **20**, 329.

HÖLLDOBLER B., 1966. Futterverteilung der Mannchen in Ameisenstaat. *Z. f. Vergl. Physiol.*, **52**, 430-455.

HÖLLDOBLER B., 1976. The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1**, 405-423.

HÖLLDOBLER B. & BARTZ S.H., 1985. Sociobiology of reproduction in ants. In: *Experimental behavioral ecology and sociobiology* (B. Hölldobler & M. Lindauer, Eds), Sinauer Associates: Sunderland (Mass.), pp. 237-257.

KINOMURA K. & YAMAUCHI K., 1987. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *J. Ethol.*, **5**, 75-81.

LE MASNE G., 1956. La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Ins. Soc.*, **3**, 239-259.

PEETERS C., 1991. Ergatoid queens and intercastes in ants: two different adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Ins. Soc.*, **38**, 1-15.

STUART R.J., FRANCOEUR A. & LOISELLE R., 1987. Fighting males in the ant *Cardiocondyla*. *Naturwissenschaften*, **74**, 548-549.

YAMAUCHI K & KAWASE N., 1992. Pheromonal manipulation of workers by a fighting male to kill his rival males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *Naturwissenschaften*, **79**, 274-276.

YAMAUCHI K. & KINOMURA K., 1992. Dimorphic males and their reproductive strategies in the ant genus *Cardiocondyla*. In: *Evolution of insect society* (T. Inoue & S. Yamane, Eds), sous presse.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 179-182 (1993)

POLYGYNIE ET FORME DE POLYMORPHISME CHEZ UNE PONERINAE

Alain DEJEAN et Renée FENERON

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS 667)
Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Résumé: Chez l'espèce polygyne *Centromyrmex bequaerti*, le dimorphisme entre les castes ouvrière et reine est un des plus marqués de la sous-famille des Ponerinae. La répartition des tailles des ouvrières présente une grande variabilité mettant en évidence un polymorphisme monophasique. Bien que des ouvrières appartenant à toute la gamme des tailles soient représentées dans le service extérieur, les *media* paraissent davantage spécialisées dans cette activité. Les *major* appartiennent plutôt au service interne où elles jouent le rôle de gardiennes.

Mots-clés: *Ponerinae, polygynie, polymorphisme monophasique.*

Summary: Polygyny and a type of polymorphism in a Ponerinae.

In the polygynous species *Centromyrmex bequaerti*, the dimorphism between workers and queens is one of the most important among Ponerinae. The range of workers' size shows a large disparity resulting in a single, spreadout isometric curve indicating a monophasic polymorphism. Worker size and task performance are correlated. Although individuals of all sizes perform outside activities, *media* workers function more often as foragers, while *major* workers often play the role of guards, obstructing nest entrances.

Key words: *Ponerinae, polygyny, monophasic polymorphism.*

INTRODUCTION

Centromyrmex bequaerti (Forel), considérée comme une espèce "rare", a pu faire l'objet d'une étude détaillée lors d'une enquête écologique, portant sur les relations entre les termitières de *Cubitermes* et les fourmis, entreprise dans le Sud du Cameroun. Les sociétés de *C. bequaerti* sont installées dans les termitières de *Cubitermes fungifaber, C. subarquatus, C. suberenulatus* et *Ophiotermes sp.* Il s'agit dans tous les cas de termites humivores.

Ces fourmis occupent des loges de la termitière, dans lesquelles on trouve des ouvrières et du couvain. Plusieurs loges (jusqu'à 10 par termitière) contiennent aussi une reine, exceptionnellement deux. Ces loges communiquent par des galeries, les ouvrières passant d'une loge à l'autre, souvent en transportant du couvain. Une telle structure peut être assimilée à une forme de polycalisme.

MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été effectuée à partir de 5 sociétés récoltées à Akok, dans la réserve de Campo (Sud-Est du Cameroun) en décembre 1991. Elles contenaient respectivement 4, 4, 5, 9 et 10 reines. Ces sociétés ont été mises en élevage dans des tubes à essais de 22 x 2,5 cm dont le fond sert d'abreuvoir, débouchant dans des aires de chasse de 45 x 70 cm, recouvertes par un vitrage.

Pour 4 sociétés, ce dispositif a servi pour étudier la prédation. La cinquième, contenant 108 ouvrières, a été utilisée pour des études biométriques car, de toute évidence, il s'agit d'une espèce polymorphe où les ouvrières ont une longueur de l'ordre de 0,5 cm pour les *minor* et de 1 cm pour les *major*. Après mise en élevage,

un apport important de termites permet de distinguer les ouvrières du service extérieur qui sortent spontanément ou après avoir été recrutées, de celles du service intérieur qui restent dans le nid. La longueur totale ainsi que plusieurs mensurations de pièces sclérifiées ont été effectuées à l'aide d'un micromètre. La longueur des reines a également été évaluée.

RESULTATS

Répartition des tailles des ouvrières et des reines

La comparaison des longueurs totales des ouvrières et des reines permet de mettre en évidence un très important dimorphisme entre ces deux castes (Fig. 1A).

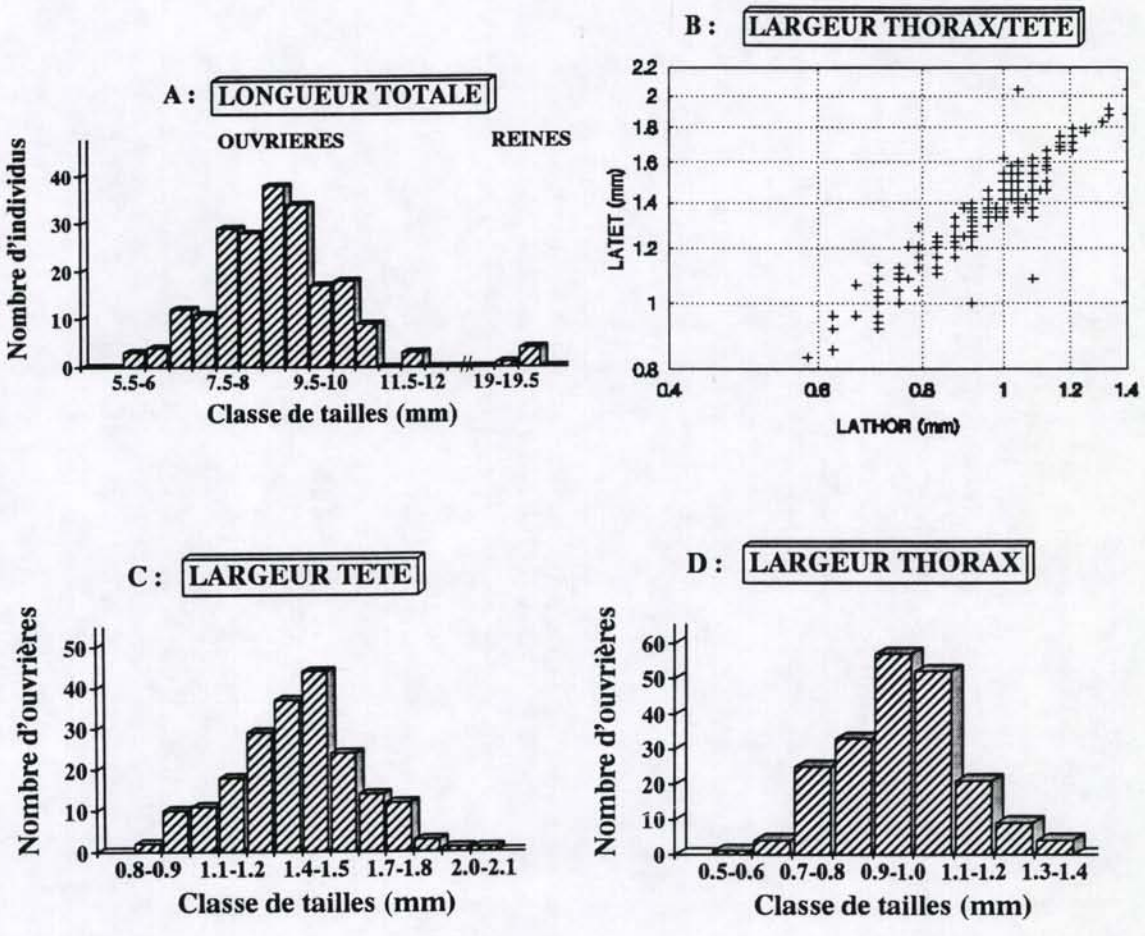


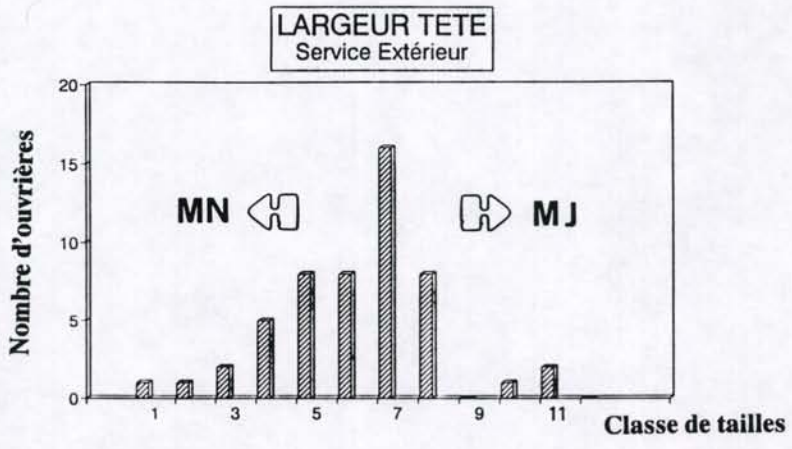
Figure 1. *Répartition des tailles des ouvrières et des reines. A: Distribution des longueurs totales des ouvrières (N=206) et des reines (N=4); B: mise en évidence d'une isométrie entre la largeur du thorax (LATHOR) et celle de la tête (LATET) chez les ouvrières; C: largeur de la tête des ouvrières; D: largeur du thorax des ouvrières.*

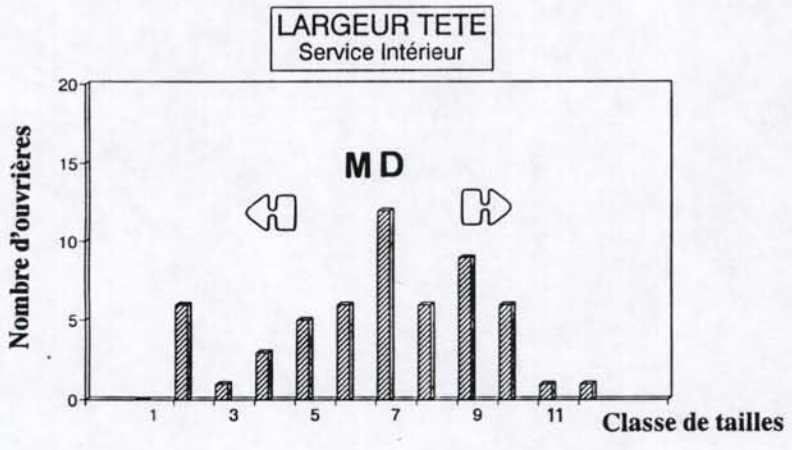
Figure 1. *Frequency distribution of workers and queens sizes. A: total body length of workers (N=206) and queens (N=4); B: isometry between thorax width (LATHOR) and head width (LATET); C: workers head width; D: workers thorax width.*

Les histogrammes construits à partir des mensurations de divers éléments sclérifiés montrent dans chaque cas des courbes unimodales, étalées (Fig. 1C et 1D). Ceci nous permet de distinguer des *minor*, des *media*, les plus nombreuses, et des *major*. Les mesures prises deux à deux permettent de mettre en évidence une isométrie, argument supplémentaire en faveur d'un polymorphisme monophasique (Fig. 1B).

Répartition des tailles entre ouvrières des services intérieur et extérieur

Le taux de présence d'ouvrières *minor* est très voisin entre ces deux groupes (17,3% et 17,8%). Par contre, la comparaison entre les taux respectifs de *media* et de *major* donne une différence très hautement significative (Fig. 2). Il y a plus de *media* qui interviennent dans le service extérieur que dans le service intérieur. Réciproquement, il y a plus de *major* qui restent dans le nid où, lors de la mise à jour des sociétés, on pouvait les voir obstruer de leur tête l'entrée des galeries permettant l'accès aux loges.





	MN	MD	MJ
SE	9 : 17,3%	40 : 76,9%	3 : 5,8%
SI	10 : 17,8%	29 : 51,8%	17 : 30,3%

$X^2 = 11,45 > 10,8$ $P < 0,001$

Figure 2. *Répartition des tailles (largeur de la tête) entre ouvrières des services intérieur et extérieur. MN = minor; MD = media; MJ = major.*
Figure 2. *Head width distribution of workers performing inside or outside activities. MN = minor; MD = media; MJ = major.*

La capture des proies

Les ouvrières de toutes tailles sont capables de capturer des ouvriers et des soldats de *Cubitermes*.

L'analyse de la capture de 100 ouvriers de *Cubitermes fungifaber* a permis de montrer que la phase de saisie n'est pas obligatoire (87% des cas). L'ouvrière qui découvre un groupe de termites pique successivement 5 à 15 individus et les regroupe avant de retourner au nid en déposant une piste chimique afin de recruter des congénères.

Face aux soldats, la saisie ne s'observe que dans 20% des cas (sur 50 cas observés) et la piqûre est portée le plus souvent au niveau des pièces buccales (42% des cas) alors que dans les conditions expérimentales, la proie pourrait être abordée latéralement ou par derrière. Il s'agit là vraisemblablement d'une adaptation à l'élimination des soldats qui bloquent les galeries avec leur tête.

DISCUSSION

Parmi les Ponérines, *Centromyrmex bequaerti* présente diverses particularités biologiques et éthologiques. Cette espèce, qui nidifie uniquement à l'intérieur des termitières, constitue des colonies structurées en un système de loges interconnectées rappelant certaines formes de polycalisme rencontrées chez les espèces plus évoluées.

A l'intérieur de ces sociétés coexistent plusieurs reines en nombre variable. Regroupées dans les nids d'élevage, elles ne manifestent aucune agressivité. Contrairement à de nombreuses Ponerinae, les reines se différencient nettement de la caste des ouvrières où se manifeste une grande variabilité de taille.

Chez *C. bequaerti*, la distribution des tailles des ouvrières suit une courbe unimodale mais largement étalée puisque les *major* peuvent être deux fois plus grandes que les *minor*. Une telle répartition met en évidence un polymorphisme monophasique sans que l'on puisse, toutefois, identifier de sous-castes morphologiques différentes. Cette forme de polymorphisme pourrait constituer une des premières phases conduisant à la différenciation de sous-castes physiques, très rares dans la sous-famille primitive des Ponérines. En effet, jusqu'à ce jour, seules *Megaponera foetens* (CREWE et coll., 1984), également spécialiste de la capture des termites et, dans une moindre mesure, *Paraponera clavata* (BREED & HARRISON, 1988) possèdent des ouvrières polymorphes.

L'étude de la corrélation entre polymorphisme et polyéthisme a permis de montrer que des ouvrières de toutes les classes de taille peuvent appartenir au service externe, mais que ce sont plutôt des *media* qui exercent cette activité, les *major* étant plutôt gardiennes. Ces résultats sont comparables à ceux déjà connus chez *Paraponera clavata* (BREED & HARRISON, 1988) et chez des Myrmicinae et des Formicinae polymorphes (PASSERA, 1984).

La capture des termites présente de nombreux points communs avec les observations effectuées sur *Megaponera foetens* (DEJEAN & CORBARA, 1990). Mais, alors qu'il y a organisation de colonnes chez *M. foetens* (LONGHURST & HOWSE, 1979), la chasse se déroule uniquement dans les galeries des termitières chez *C. bequaerti*.

REFERENCES

BREED M.D. & HARRISON J.M., 1988. Worker size, ovary development and division of labor in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Ent. Soc.*, **61**, 285-291.

CREWE R.M., PEETERS C.P. & VILLET M., 1984. Frequency distribution of worker sizes in *Megaponera foetens* (Fabricius). *S. Afr. J. Zool.*, **19**, 247-248.

DEJEAN A. & CORBARA B., 1990. La capture des termites par *Megaponera foetens* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6**, 157-164.

LONGHURST C. & HOWSE P.E., 1979. Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Ins. Soc.*, **26**, 85-91.

PASSERA L., 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat ed., Toulouse, 360 pp.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 8: 183-186 (1993)

GLANDES COXALES DE *PACHYCONDYLA OBSCURICORNIS* (FORMICIDAE, PONERINAE)

E. SCHOETERS et J. BILLEN

Institut de Zoologie, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, Belgique

Résumé : Jusqu'à présent il n'existait pas de données sur des structures glandulaires dans les pattes de *Pachycondyla obscuricornis*. Les membranes intersegmentaires entre le thorax et la coxa, ainsi que les membranes entre la coxa et le fémur, sont accompagnées d'une série de cellules glandulaires. Nous avons mené une étude morphologique et ultrastructurale de ces nouveaux groupes de cellules glandulaires chez les ouvrières adultes de cette espèce.

Mots-clés : *fourmis, Pachycondyla obscuricornis, glandes coxales, morphologie, ultrastructure.*

Summary : Coxal glands in *Pachycondyla obscuricornis* (Formicidae, Ponerinae).

Until now, no data were available on glandular structures in the legs of *Pachycondyla obscuricornis*. The intersegmental membranes between thorax and coxa, as well as the membranes between coxa and femur, were found to be accompanied by groups of secretory cells. We studied the morphology and ultrastructure of these novel coxal glands in adult workers of this species.

Key-words : *ants, Pachycondyla obscuricornis, coxal glands, morphology, ultrastructure.*

INTRODUCTION

Parmi les insectes, les fourmis et d'autres insectes sociaux possèdent plusieurs glandes exocrines. Les fourmis On peuvent être considérées comme de véritables "batteries glandulaires" vivantes. Par exemple, *Pachycondyla tridentata* possède un nombre important de glandes abdominales, situées à proximité des membranes intersegmentaires (Jessen et Maschwitz, 1983).

Certaines glandes exocrines sont également localisées dans les pattes. Billen (1986) a examiné la glande prétarsale de la guêpe *Polistes annularis*, laquelle est formée par une invagination de l'épithélium tégumentaire du dernier tarsomère. Une description de la morphologie de la glande tarsale du cinquième tarsomère des pattes a également été effectuée chez une *Amblyopone* (Hölldobler et Palmer, 1989) et chez les bourdons (Pouvreau, 1991). Les tarses peuvent également héberger des groupements de cellules glandulaires du type-3 selon la classification de Noirot et Quennedey (1974), comme on a observé chez *Amblyopone australis* (Hölldobler et Palmer, 1989) et chez certaines espèces de termites (Bacchus, 1979). Un autre exemple de glande épithéliale située dans les pattes concerne la glande tibiale des *Crematogaster* (Billen, 1984). Les glandes décrites ci-dessous chez *Pachycondyla obscuricornis* correspondent au type-3, et sont associées aux membranes intersegmentaires des coxae, ce qui représente une localisation nouvelle pour une structure exocrine chez les fourmis.

MATERIEL ET METHODES

Les ouvrières provenaient d'une colonie originaire du Brésil. Les fourmis ont été tuées par immersion dans l'azote liquide. Les pattes et les thorax ont été fixés dans le glutaraldéhyde à 2% dans le tampon cacodylate à 4°C, suivi d'une postfixation osmique à 2%. Les structures glandulaires et leurs parties cuticulaires respectives ont ensuite été déshydratées dans une succession de bains d'acétone afin de faire les inclusions dans l'Araldite. Plusieurs séries de sections semi-fines (1μm) ont été réalisées pour l'examen histologique à l'aide d'un microtome Reichert OmU2. Le bleu de méthylène et la thionine ont été utilisés comme colorants. Les coupes fines ont été contrastées dans un LKB 2168 Ultrostainer et observées au microscope électronique Zeiss EM 900.

RESULTATS

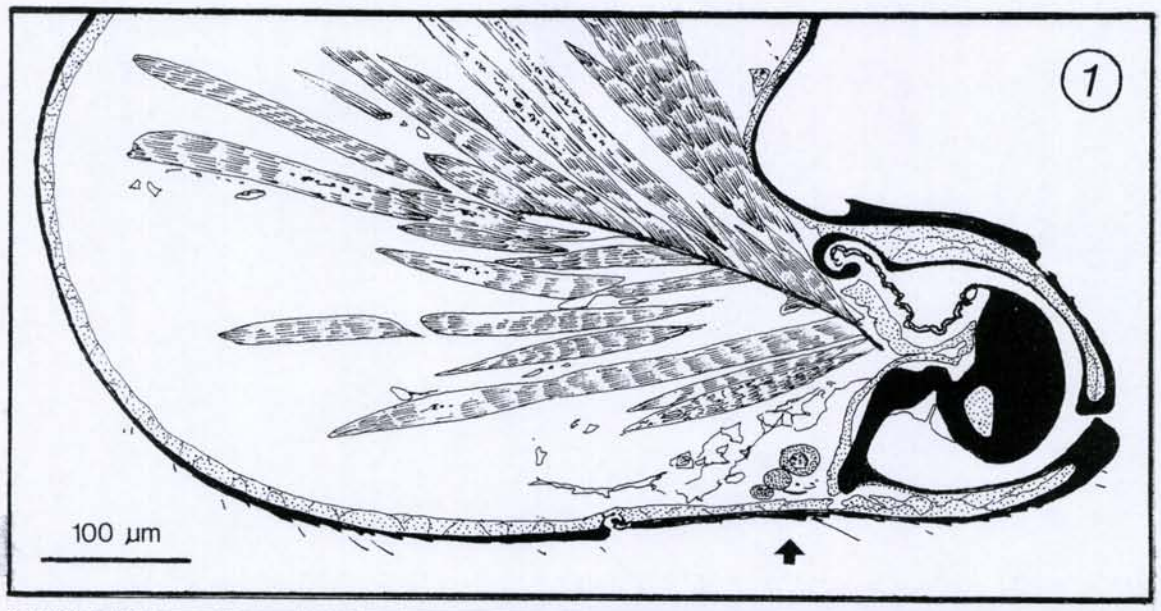
Les glandes coxales se trouvent dans les trois paires de pattes des individus examinés. Chaque glande est composée de quelques cellules sécrétrices de petite taille, qui débouchent dans la partie membraneuse entre les sclérites (Fig. 1). Les cellules sont caractérisées par la présence d'un appareil terminal, avec son canalicule intracellulaire et d'une gaine de microvillosités (Fig. 2), et appartiennent donc au type-3 selon la classification proposée par Noirot et Quennedey (1974). Dans cet appareil terminal nous avons pu observer une paroi interne présentant un aspect assez granulaire (Fig. 2). Nous n'avons pas pu déterminer avec certitude les renforcements discontinus, correspondant probablement à l'épicuticule, comme on les retrouve souvent dans des cellules glandulaires du type-3.

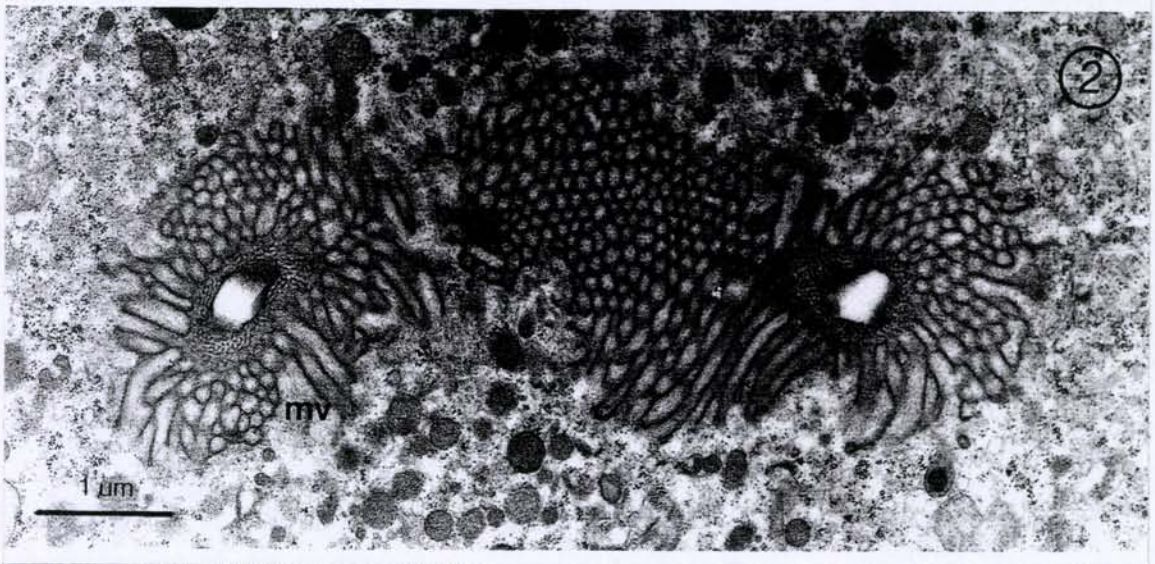
Les cellules contiennent des noyaux arrondis avec un chromatine dispersée. Le cytoplasme des cellules sécrétrices est relativement pauvre en organites (Fig. 3). Les mitochondries ne sont pas très abondantes. Il n'apparaît pas d'ergastoplasme, bien qu'il y ait de nombreux ribosomes libres. La membrane plasmique présente toujours une série d'invaginations basales (Fig. 3). Des corps de Golgi sont présents. Autour de l'appareil terminal nous avons observé quelques vésicules dont la densité aux électrons est légèrement supérieure à celle du cytoplasme, mais leur nature n'a pas encore été élucidée.

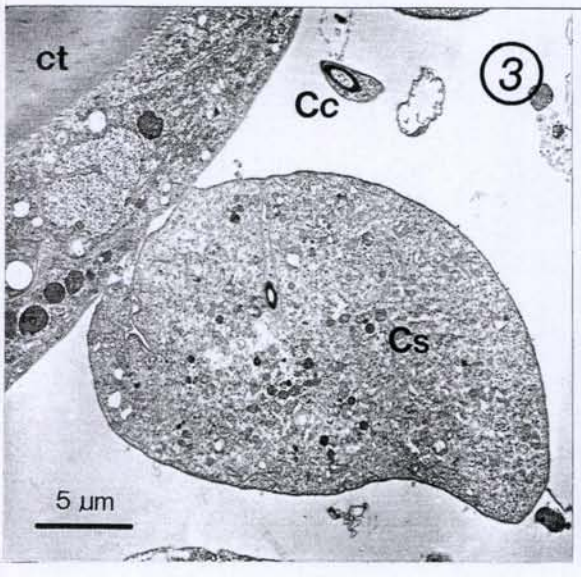
L'appareil terminal de chaque cellule se prolonge par un canal excréteur, formé d'une cellule du canalicule (Figs. 3,4), qui s'ouvre dans la membrane intersegmentaire. Le diamètre du canal excréteur montre une certaine variation le long de ce trajet. Près de la cellule sécrétrice son diamètre interne est d'environ 0.2 μm, tandis qu'à proximité des membranes son diamètre interne est de 0.6 μm (Fig. 4).

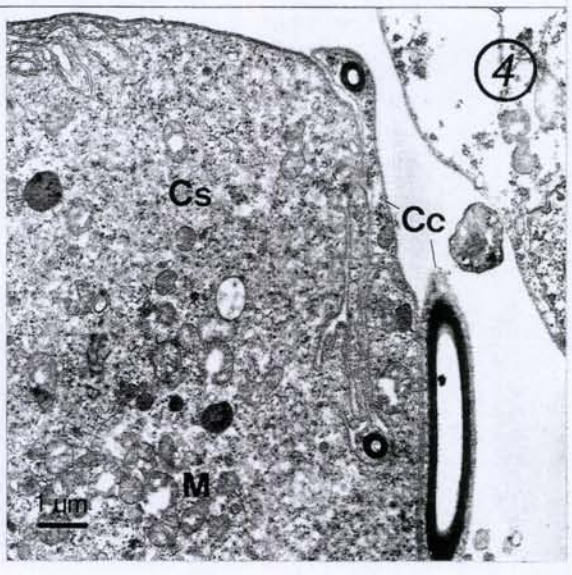
Fig. 1. *Représentation schématique de la position des glandes coxales (flèche).* **Fig. 2.** *Section à travers l'appareil terminal d'une cellule sécrétrice.* **Fig. 3.** *Cellule sécrétrice et cellule du canalicule près de la cuticule coxale.* **Fig. 4.** *Détail d'une cellule sécrétrice avec invaginations de la membrane plasmique, montrant la variation du diamètre du canal excréteur.*
Cc : cellule du canalicule, Cs : cellule sécrétrice, ct : cuticule, mv : microvillosités, M : mitochondries.

Fig. 1. *Schematical representation illustrating the position of the coxal glands (arrow).* **Fig. 2.** *Section through the end apparatus of a secretory cell.* **Fig. 3.** *Secretory cell and duct cell adjacent to the coxal cuticle.* **Fig. 4.** *Detail of a secretory cell with invaginations of the cell membrane. Note the variation of the diameter of the excretory duct.*
Cc : duct cell, Cs : secretory cell, ct : cuticle, mv : microvilli, M : mitochondria.


1
100 µm


2
mv
1 µm


ct
3
Cc
Cs
5 µm


4
Cs
Cc
M
1 µm

DISCUSSION

L'organisation ultrastructurale des cellules sécrétrices des glandes coxales est conforme aux autres glandes intersegmentaires (comme par exemple chez *P. tridentata* : Jessen et Maschwitz, 1983). Il s'agit de cellules du type-3 selon la classification proposée par Noirot et Quennedey (1974) présentant un appareil terminal intracellulaire. Nous n'avons pas pu observer la présence d'un réservoir à la fin du cycle d'activité comme l'ont décrit Bazire-Bénazet et Zylberberg (1979) pour les cellules de la glande tégumentaire de l'aiguillon chez *Atta*, peut-être du fait que nous avons fixé des individus jeunes. L'absence d'un ergastoplasme semble indiquer que les glandes coxales ne sont pas actives dans la production de substances de nature protéique.

La plupart des glandes que l'on trouve dans les pattes représentent des formations épithéliales, comme c'est le cas pour la glande tibiale de *Crematogaster* (Billen, 1984) et les glandes tarsales des Hyménoptères en général (Billen, 1986 ; Hölldobler et Palmer, 1989 ; Pouvreau, 1991). Des cellules sécrétrices du type-3 ont été trouvées dans les tarses d'*Amblyopone* (Hölldobler et Palmer, 1989) et parmi les termites Rhinotermitidae (Bacchus, 1979), bien que ces glandes débouchent à travers la cuticule tarsale au lieu de la membrane intersegmentaire, comme c'est le cas pour les glandes coxales.

La position des cellules glandulaires entre les structures fortement sclérifiées pourrait suggérer un rôle lubrifiant. Une fonction similaire a d'ailleurs été donnée pour certaines glandes intersegmentaires chez *P. tridentata* et d'autres ponérines par Jessen et Maschwitz (1983). Selon nos observations sur d'autres espèces (*Diacamma*, *Dinoponera*, *Atta*, etc.), des glandes coxales pourraient être communes chez les fourmis de grande taille et avec une cuticule fortement sclérifiée.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Dirk Corstjens pour son aide dans la microtomie et l'assistance technique pendant cette étude morphologique, ainsi que Dr. S. Aron et Dr. J.-P. Lachaud pour leurs corrections d'une version antériere de ce manuscrit. ES remercie l'Institut pour l'Encouragement des Recherches Scientifiques dans l'Industrie et l'Agriculture de Belgique (IRSIA-IWONL) pour son soutien.

REFERENCES

BACCHUS, S., 1979. New exocrine gland on the legs of some Rhinotermitidae (Isoptera). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol., 8* : 135-142.

BAZIRE-BENAZET, M. et 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., 1984. Morphology of the tibial gland in the ant *Crematogaster scutellaris*. *Naturwissenschaften, 71* : 324-325.

BILLEN, J., 1986. Étude morphologique des glandes tarsales chez la guêpe *Polistes annularis* (L.) (Vespidae, Polistinae). *Actes Coll. Insectes Soc., 3* : 51-60.

HÖLLDOBLER, B. et J.M. PALMER, 1989. Footprint glands in *Amblyopone australis* (Formicidae, Ponerinae). *Psyche, 96* : 111-121.

JESSEN, K. et U. MASCHWITZ, 1983. Abdominaldrüsen bei *Pachycondyla tridentata* (Smith) : Formicidae, Ponerinae. *Ins. Soc., 30* : 123-133.

NOIROT, C. et A. QUENNEDEY, 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entomol., 19* : 61-80.

POUVREAU, A., 1991. Morphology and histology of tarsal glands in bumble bees of the genera *Bombus*, *Pyrobombus*, and *Megabombus*. *Can. J. Zool., 69* : 866-872.

INDEX DES AUTEURS

Aron S. ..... pp. 47-**55**
Bach D. ..... pp. **47**
Beugnon G. ..... pp. 9-17-21
Billen J. ..... pp. 183
Bonnard O. ..... pp. 145
Bordereau C. ..... pp. **145**
Breuzet M. ..... pp. 135
Brun P. ..... pp. 31
Cagniant H. ..... pp. **89**
Cammaerts M.-C. ..... pp. **95**
Cammaerts R. ..... pp. 95
Casevitz-Weulersse J. ..... pp. **31**
Cazorla I.M. ..... pp. 63
Corbara B. ..... pp. 173
Déjean A. ..... pp. **25**-95-121-**179**
Delabie J.H.C. ..... pp. **63**
Djieto Lordon C. ..... pp. 25
Djob Bikoi J. ..... pp. 25
Encarnação A.M.V. da ..... pp. 63
Espadaler X. ..... pp. 89
Fawti N. ..... pp. 25
Fénéron ..... pp. 179
Francescato E. ..... pp. **121**
Fresneau D. ..... pp. 161
Gabouriaut D. ..... pp. 111
Gervet J. ..... pp. **103**
Ikhouane A. ..... pp. 79
Jaisson P. ..... pp. **161**
Karlinsky A. ..... pp. 135
Kinomura K. ..... pp. 173
Lachaud J.-P. ..... pp. 9-17-21
Le Quéré J.-L. ..... pp. 145
Lenoir-Labé F. ..... pp. **71**
Marcel-Laduguié N. ..... pp. 145
Mead F. ..... pp. 103-**111**
Nayalta N. ..... pp. 79
Passera L. ..... pp. **39**-47-55
Pastergue I. ..... pp. **17**-21
Plateaux-Quénu C. ..... pp. **127**

Pratte M. ..... pp. **117**
Robert A. ..... pp. 145
Rojo de la Paz A. ..... pp. **151**
Rouland C. ..... pp. 71-**79**
Sayah F. ..... pp. **135**
Schatz B. ..... pp. **9-17**-21
Schoeters E. ..... pp. **183**
Taylor R.W. ..... pp. 161
Tsuji K. ..... pp. 173
Turillazzi S. ..... pp. 121
Wehner R. ..... pp. **1**
Yamaoka R. ..... pp. 145
Yamauchi K. ..... pp. **173**

INDEX DES MOTS-CLES

Abeilles, 1
Abondance des proies, 103
Acantholepis capensis, 151, *frauenfeldi* ssp. *atlantis*, 89
Accouplement intranidal, 39
Acromyrmex octospinosus, *subterraneus brunneus*, 63
Aenictus vaucheri, 89
Agression, 39, 47
Aleurothrixus floccosus, 31
Amblyopone australis, 183, *denticulata*, *emeryi*, 89
Amitermes evuncifer, 79
Ancistrotermes cavithorax, *guineensis*, *periphrasis*, 79
Anochetus ghilianii, 89
Anoplolepis longipes, 39
Aphaenogaster sp., 1, 89, *atlantis*, *baronii*, *crocea*, *curiosa*, *dejeani*, *espadaleri*, *fallax*, *gemella*, *leveillei* ssp. *laurenti*, *mauritanica*, *nadigi*, *praedo*, *sardoa* ssp. *anoemica*, *senilis*, *sicardi*, *subterraneoides*, 89, *spinosa*, 31, *theryi*, *tinauti*, *torossiani*, *weulersseae*, *wilsoni*, 89
Apharitis acamas, 151
Aphis citricola, *gossipii*, 31
Apis mellifera, 1
Apprentissage spatial, 17, 21, spatio-temporel, 17, temporel, 9
Atta, 183, *cephalotes*, *sexdens*, *sexdens sexdens*, 63
Attini, 63
Australie, 161
Bacillus sp., 71
Bactéries, 71
Bacteroides succinogenes, 71
Basidentitermes sp., 79
Bothriomyrmex crosi, *cuculus*, 89
Boussole astronomique, 1
Bouturage, 39
Cacaoyère, 63
Cameroun, 25, 121
Camponotus spp., 173, *aethiops*, 31, *alii*, *atlantis*, *barbaricus* ssp. *serotinus*, *carinatus*, *cruentatus*, *erigens*, *fallax*, *foreli*, *hölldobleri*, *lateralis*, *laurenti*, *micans* ssp. *asniensis*, *mozabensis*, *obscuriventris*, *pexus*, *seurati*, *sicheli*, *spissinodis*, *thoracicus* ssp. *magister*, *thoracicus* ssp. *martensis*, *tingitanus*, *vagus*, 47, *vagus* ssp. *ifranensis*, 89
Canne à sucre, 79
Caractéristiques étho-physiologiques, 39, 95
Cardiocondyla spp., 173, *batesi*, 89, emeryi, 39, *mauritanica*, 89, nuda, 39, *wroughtoni*, 39, 89, 173
Casuarina, 31
Cataglyphis albicans, 89, *bicolor*, 1, 9, 89, *bombycina*, 1, *bombycinus*, *cubicus*, 89, *cursor*, 21, *emmae*, *gaetulus*, *mauritanicus*, *ruber*, 89
Cedrus atlanticus, 127
Centromyrmex bequaerti, 179
Cephalotermes rectangularis, 71

Chalepoxenus brunneus, tramieri, 89
Chrysomolidae Hispinae, 25
Cigaritis allardi, zohra, 151
Cirsium eriophorum, 127
Cistus salvifolius, 151
Citrus sp., 31, 63
Clémentiniers, 31
Coccus hesperidum, 31
Coelaenomenodera minuta, 25
Colobopsis truncatus, 89
Commerce humain, 39
Comportement, 161, agonistique, 173, d'essaimage, 121, reproducteur, 173
Contrôle royal, 47
Coptotermes formosanus, 145
Coronilla minima, 151
Corse, 31
Couvain sexué, 47
Crematogaster sp., 25, 183, *antaris*, 89, 151, *auberti*, 151, *auberti* ssp. *laevithorax*, 89, *laestrygon*, 151, *laestrygon* ssp. *maura, saharensis*, 89, *scutellaris*, 89, 151, *sordidula* ssp. *marocana*, 89
Crudaria, 151
Cubitermes fungifaber, subarquatus, suberenulatus, 179
Cyathula prostrata, 63
Cycle reproducteur, 135
Défoliation, 63
Dermaptera, 135
Développement colonial, 103
Diacamma, 183
Dialeurodes citri, 31
Dimorphisme des mâles, 173
Dinoponera, 183
Dioscorea sp., 63
Diploptera punctata, 135
Diplorhoptrum fugax, 39
Dispersion, 39
Dorylus fulvus, 89
Ecdystéroïdes, 135
Eciton, 95
Ectatomma ruidum, 9, 17, 161, 173, *tuberculatum*, 161
Epimyrma algeriana, 89
Erythrina fusca, 63
Espèces polydomiques, 39
Eusocialité, 127
Evolution, 161
Evylaeus albipes, calceatus, comagenensis, linearis, cinctipes, malachurus, marginatus, 127
Faunistique, 89
Ficus sp., 63
Flexibilité de la caste, 111
Fondation, 111, 161
Fondatrices, 117
Forme sociale, solitaire, 127
Formica cunicularia, 31, 89, *fusca*, 89, *lugubris*, 39, *maura, rufibarbis*, 89, *yessensis*, 39
Formicidae, 1, 9, 17, 21, 25, 31, 39, 47, 55, 63, 89, 95, 151, 161, 173, 179, 183
Fourmis arboricoles, 25, d'Argentine, 47, 55, champignonnistes, 63, vagabondes, 39

Fumana thymifolia, 151
Genista quadriflora, 151
Glandes coxales, 183
Goniomma maurum, *otini*, 89
Helianthemum hirtum ruficomum, 151
Hormone juvénile, 135
Humidité, 95
Hypoponera bondroiti, 173, *eduardi*, 89, 173, *punctatissima*, sp. 4, 173
Ichnantus sp., 63
Inga sp., 63
Iridomyrmex humilis, 31, 39, 47, 55, 89
Japon, 173
Labidura riparia, 135
Lasius emarginatus, 31, *flavus*, *grandis*, *lasioides*, *myops*, *tibialis*, 89, *neglectus*, 39, *niger*, 31, *sakagamii*, 39
Lepidochrysops, 151
Leptanilla revelierei, *vaucheri*, 89
Leptothorax sp., 89, *algiricus*, *anacanthus*, *atlantis*, *bucheti*, *bugnoni*, *cagnianti*, *curtulus*, *fuentei*, *gaetulus*, *laurae*, *marocanus*, *mauritanicus*, *nigritus*, *obscurior* ssp. *retifer*, *oraniensis*, *pan*, *personatus*, *productus*, *recedens*, *santschii*, *spinosus*, *suberis*, *tebessae*, *theryi*, *trabuti*, *tyndalei*, *unifasciatus*, 89
Locusta migratoria, 135
Longévité des reines, 39
Lumière polarisée, 1
Luminosité, 95
Lycaenidae, 151
Machromiscoides, 95
Macrotermes bellicosus, 79, *mülleri*, 71, *subhyalinus rex*, 79
Macrotermitinae, 79, 145
Maculinea, 151
Mâles ergatoïdes, 173
Maroc, 89, 151
Megaponera foetens, 161, 179
Mémoire visuelle, 21
Messor sp., 1, 89, *abdelazizi*, *antennatus*, *barbarus*, *berbericus*, *brevisponosus*, *capitatus*, 31, 89, *foreli*, *hispanicus*, *lobicornis* ssp. *normandi*, *lusitanicus*, *marocanus*, *maurus*, *medioruber*, *minor*, 31, 89, *picturatus*, *sanctus*, *semirufus* ssp. *grandinidus*, *sordidus*, *striativentris*, *striatulus*, 89, *structor*, 31, *vaucheri*, 89
Mexique, 9
Microbispora bispora, 71
Microtermes subhyalinus, 79
Mischocyttarus, 111
Modélisation, 103
Monomorium sp., 1, 89, *areniphilum*, 89, *destructor*, *floricola*, 39, *minimum*, 95, *monomorium*, 89, *pharaonis*, 39, 47, 95, *salomonis* ssp. *pestiferum*, *subopacum* ssp. *mediterraneum*, 89
Morphologie, 183
Mosaïque de fourmis, 25
Musa sp., 63
Myrmecia apicalis, *brevinoda*, *croslandi*, *pilosula*, 161
Myrmeciinae, 161
Myrmecina graminicola, 89
Myrmécofaune, 31, 89
Myrmécophilie, 151

Myrmica sp., 89, *rubra*, 47, 95, *kabylica*, 89
Myrmicinae, 25, 95
Nasutitermes lujae, 145
Nauphoeta cinerea, 135
Navigation, 1
Neuroéthologie, 1
Nidification, 121
Nothomyrmecia macrops, 161
Odontotermes obesus, *pauperans*, 79
Oecophylla longinoda, 25, 95
Oncopeltus fasciatus, 135
Ophiotermes sp., 179
Organes myrmécophiliques, 151
Osidases, 71
Oxyopomyrmex sp., *gaetulus*, 89
Pachycondyla (*Neoponera*), 161, *obscuricornis*, *tridentata*, 183
Palmeraies, 25
Paraponera clavata, 179
Paratrechina sp., 25, *bourbonica*, 39, *longicornis*, 39, 89
Pars lateralis, 135
Pheidole megacephala, 25, 39, 89, *pallidula*, 31, 89, 95, *sinaitica*, 89
Phéromones de piste, 95, 145, royale, 47, sexuelle, 145
Pistes, 95
Plagiolepis sp., 89, *crosi*, *maura*, 89, *pygmaea*, 31, 39, 47, *schmitzi*, 31, *schmitzi* ssp. *barbara*, 89
Platythyrea tricuspidata, 161
Pogonomyrmex spp., 173
Polistes sp., 103, *annularis*, 183, *dominulus*, 111, 117, *exclamans*, 111, 161, *riparius*, 111
Polybioides tabida, 121
Polyéthisme, 161
Polygynie, 39, 127, 179
Polymorphisme monophasique, 179
Ponera coarctata, 89
Ponerinae, 9, 17, 173, 179, 183
Potentiel social, 127
Proceratium algiricum, 89
Profil comportemental, 117, 161
Proformica sp., *theryi*, *menozii*, 89
Promyrmecia, 161
Pseudacanthotermes militaris, 79, 145, *spiniger*, 145
Pseudococcus citri, 31
Pseudomyrmex venefica, 39
Purification, 71
Rang hiérarchique, 117
Ravageur, 79
Reconnaissance du couvain, 47
Régulations, 135
Renforcement, 95
Repères visuels, 17, 21
Représentation spatiale, 21
Reticulitermes speratus, *virginicus*, 145
Retour au nid, 21
Ropalidia fasciata, 111
Rythmes d'activité, 9

Saissetia oleae, 31
Salix caprea, 127
Sex-ratio opérationnelle, primaire, 55
Solenopsis invicta, 47
Solenopsis latro ssp. *gaetula*, *lusitanica*, 89
Spathoglothis plicata, 9
Spécialisation alimentaire, 9, 17
Spindasis takanonis, 151
Sporocytophaga mixococcoides, 71
Stenamma africanum, *punctiventre*, 89
Stenamma diecki, 39
Stérilité des ouvrières, 39
Strongylognathus afer, 89
Synergie, 95
Tapinoma erraticum, *melanocephalum*, 39, *nigerrimum*, 89, *simrothi*, 31, 89, *sessile*, 39
Tchad, 79
Technomyrmex sp., *vexatum*, 89
Termitidae, 71, 79, 145
Tetramorium sp., 39, *aculeatum*, 25, 95, *bicarinatum*, 95, *biskrensis* ssp. *tingitana*, 89, *caespitum*, 89, 95, *caldarium*, *exasperatum*, 89, *impurum*, 95, *marocanum*, 89, *semilaeve*, 31, 95, *semilaeve* ssp. *atlantis*, *zahrae*, 89
Theobroma cacao, 63
Trema micrantha, 63
Trichoderma harzianium, *reesei*, 71
Trinervitermes bettonianus, 145, *rhodesiensis*, 79, *trinervoïdes*, 71
Ultrastructure, 183
Unicolonialité, 39
Vergers d'agrumes, 31
Vespidae, 103, 111, 117, 121
Vitellogenèse, 135
Wasmannia auropunctata, 39
(Z,Z,E)-3,6,8,-dodecatrien-1-ol, 145

KEY WORDS INDEX

Acantholepis capensis, 151, *frauenfeldi* ssp. *atlantis*, 89
Acromyrmex octospinosus, *subterraneus brunneus*, 63
Activity rhythm, 9
Aenictus vaucheri, 89
Aggression, 39, 47
Aleurothrixus floccosus, 31
Amblyopone australis, 183, *denticulata*, *emeryi*, 89
Amitermes evuncifer, 79
Ancistrotermes cavithorax, *guineensis*, *periphrasis*, 79
Anochetus ghilianii, 89
Anoplolepis longipes, 39
Ants mosaics, 25
Ants: arboricolous, 25, Argentine, 47, 55, leaf-cutting, 63, tramp species, 39
Aphaenogaster sp., 1, 89, *atlantis*, *baronii*, *crocea*, *curiosa*, *dejeani*, *espadaleri*, *fallax*, *gemella*, *leveillei* ssp. *laurenti*, *mauritanica*, *nadigi*, *praedo*, *sardoa* ssp. *anoemica*, *senilis*, *sicardi*, *subterraneoides*, 89, *spinosa*, 31, *theryi*, *tinauti*, *torossiani*, *weulersseae*, *wilsoni*, 89
Apharitis acamas, 151
Aphis citricola, *gossipii*, 31
Apis mellifera, 1
Atta, 183, *cephalotes*, *sexdens*, *sexdens sexdens*, 63
Attini, 63
Australia, 161
Bacillus sp., 71
Bacteria, 71
Bacteroides succinogenes, 71
Basidentitermes sp., 79
Bees, 1
Behavior, 161, agonistic, 173, nesting, 121, reproductive, 173, swarming, 121
Behavioral profile, 117, 161
Bothriomyrmex crosi, *cuculus*, 89
Brood recognition, 47
Budding, 39
Cameroon, 25, 121
Camponotus spp., 173, *aethiops*, 31, *alii*, *atlantis*, *barbaricus* ssp. *serotinus*, *carinatus*, *cruentatus*, *erigens*, *fallax*, *foreli*, *hölldobleri*, *lateralis*, *laurenti*, *micans* ssp. *asniensis*, *mozabensis*, *obscuriventris*, *pexus*, *seurati*, *sicheli*, *spissinodis*, *thoracicus* ssp. *magister*, *thoracicus* ssp. *martensis*, *tingitanus*, *vagus*, 47, *vagus* ssp. *ifranensis*, 89
Cardiocondyla spp., 173, *batesi*, 89, emeryi, 39, *mauritanica*, 89, nuda, 39, *wroughtoni*, 39, 89, 173
Caste flexibility, 111
Casuarina, 31
Cataglyphis albicans, 89, *bicolor*, 1, 9, 89, *bombycina*, 1, *bombycinus*, *cubicus*, 89, *cursor*, 21, *emmae*, *gaetulus*, *mauritanicus*, *ruber*, 89
Cedrus atlanticus, 127
Celestial compass, 1
Centromyrmex bequaerti, 179

Cephalotermes rectangularis, 71
Chalepoxenus brunneus, *tramieri*, 89
Chrysomolidae Hispinae, 25
Cigaritis allardi, *zohra*, 151
Cirsium eriophorum, 127
Cistus salvifolius, 151
Citrus orchars, 31
Citrus sp., 31, 63
Clementine orchards, 31
Coccus hesperidum, 31
Coelaenomenodera minuta, 25
Colobopsis truncatus, 89
Colonial development, 103
Colony foundation, 111, 161
Coptotermes formosanus, 145
Coronilla minima, 151
Corsica, 31
Coxal glands, 183
Crematogaster sp., 25, 183, *antaris*, 89, 151, *auberti*, 151, *auberti* ssp. *laevithorax*, 89, *laestrygon*, 151, *laestrygon* ssp. *maura*, *saharensis*, 89, *scutellaris*, 89, 151, *sordidula* ssp. *marocana*, 89
Crudaria, 151
Cubitermes fungifaber, *subarquatus*, *suberenulatus*, 179
Cyathula prostrata, 63
Dermaptera, 135
Diacamma, 183
Dialeurodes citri, 31
Dinoponera, 183
Dioscorea sp., 63
Diploptera punctata, 135
Diplorhoptrum fugax, 39
Dispersal, 39
Dorylus fulvus, 89
Ecdysteroides, 135
Eciton, 95
Ectatomma ruidum, 9, 17, 161, 173, *tuberculatum*, 161
Epimyrma algeriana, 89
Ergatoid males, 173
Erythrina fusca, 63
Etho-physiological characteristics, 39, 95
Eusociality, 127
Evolution, 161
Evylaeus albipes, *calceatus*, *comagenensis*, *linearis*, *cinctipes*, *malachurus*, *marginatus*, 127
Faunistics, 89
Ficus sp., 63
Food specialization, 9, 17
Formica cunicularia, 31, 89, *fusca*, 89, *lugubris*, 39, *maura*, *rufibarbis*, 89, *yessensis*, 39
Formicidae, 1, 9, 17, 21, 25, 31, 39, 47, 55, 63, 89, 95, 151, 161, 173, 179, 183
Foundresses, 117
Fumana thymifolia, 151
Genista quadriflora, 151
Goniomma maurum, *otini*, 89
Helianthemum hirtum ruficomum, 151
Hierarchical rank, 117

Homing, 21
Human activities, 39
Hypoponera bondroiti, 173, *eduardi*, 89, 173, *punctatissima*, sp. 4, 173
Ichnantus sp., 63
Inga sp., 63
Intranidal mating, 39
Iridomyrmex humilis, 31, 39, 47, 55, 89
Japan, 173
Juvenile hormone, 135
Labidura riparia, 135
Lasius emarginatus, 31, *flavus*, *grandis*, *lasioides*, *myops*, *tibialis*, 89, *neglectus*, 39, *niger*, 31, *sakagamii*, 39
Leaf-cutting, 63
Learning: spatial learning, 17, 21, temporal learning, 9, time-place learning, 17
Lepidochrysops, 151
Leptanilla revelierei, *vaucheri*, 89
Leptothorax sp., 89, *algiricus*, *anacanthus*, *atlantis*, *bucheti*, *bugnoni*, *cagnianti*, *curtulus*, *fuentei*, *gaetulus*, *laurae*, *marocanus*, *mauritanicus*, *nigritus*, *obscurior* ssp. *retifer*, *oraniensis*, *pan*, *personatus*, *productus*, *recedens*, *santschii*, *spinosus*, *suberis*, *tebessae*, *theryi*, *trabuti*, *tyndalei*, *unifasciatus*, 89
Lifespan of queens, 39
Locusta migratoria, 135
Luminosity, 95
Lycaenidae, 151
Machromiscoides, 95
Macrotermes bellicosus, 79, *mülleri*, 71, *subhyalinus rex*, 79
Macrotermitinae, 79, 145
Maculinea, 151
Male dimorphism, 173
Megaponera foetens, 161, 179
Messor sp., 1, 89, *abdelazizi*, *antennatus*, *barbarus*, *berbericus*, *brevisponosus*, *capitatus*, 31, 89, *foreli*, *hispanicus*, *lobicornis* ssp. *normandi*, *lusitanicus*, *marocanus*, *maurus*, *medioruber*, *minor*, 31, 89, *picturatus*, *sanctus*, *semirufus* ssp. *grandinidus*, *sordidus*, *striativentris*, *striatulus*, 89, *structor*, 31, *vaucheri*, 89
Mexico, 9
Microbispora bispora, 71
Microtermes subhyalinus, 79
Mischocyttarus, 111
Models, 103
Moisture, 95
Monomorium sp., 1, 89, *areniphilum*, 89, *destructor*, *floricola*, 39, *minimum*, 95, *monomorium*, 89, *pharaonis*, 39, 47, 95, *salomonis* ssp. *pestiferum*, *subopacum* ssp. *mediterraneum*, 89
Monophasic polymorphism, 179
Morocco, 89, 151
Morphology, 183
Musa sp., 63
Myrmecia apicalis, *brevinoda*, *croslandi*, *pilosula*, 161
Myrmeciinae, 161
Myrmecina graminicola, 89
Myrmecofauna, 31, 89
Myrmecophilous organs, 151
Myrmecophily, 151
Myrmica sp., 89, *rubra*, 47, 95, *kabylica*, 89

Myrmicinae, 25, 95
Nasutitermes lujae, 145
Nauphoeta cinerea, 135
Navigation, 1
Neuroethology, 1
Nothomyrmecia macrops, 161
Odontotermes obesus, *pauperans*, 79
Oecophylla longinoda, 25, 95
Oncopeltus fasciatus, 135
Ophiotermes sp., 179
Osidase, 71
Oxyopomyrmex sp., *gaetulus*, 89
Pachycondyla (*Neoponera*), 161, *obscuricornis*, *tridentata*, 183
Paraponera clavata, 179
Paratrechina sp., 25, *bourbonica*, 39, *longicornis*, 39, 89
Pars lateralis, 135
Pheidole megacephala, 25, 39, 89, *pallidula*, 31, 89, 95, *sinaitica*, 89
Pheromones: queen, 47, sexual, 145, trail, 95, 145
Plagiolepis sp., 89, *crosi*, *maura*, 89, *pygmaea*, 31, 39, 47, *schmitzi*, 31, *schmitzi* ssp. *barbara*, 89
Plantation: coccoa, 63, palm tree, 25, sugar cane, 79
Platythyrea tricuspidata, 161
Pogonomyrmex spp., 173
Polarized skylight, 1
Polistes sp., 103, *annularis*, 183, *dominulus*, 111, 117, *exclamans*, 111, 161, *riparius*, 111
Polybioides tabida, 121
Polydomous species, 39
Polyethism, 161
Polygyny, 39, 127, 179
Ponera coarctata, 89
Ponerinae, 9, 17, 173, 179, 183
Prey availability, 103
Proceratium algiricum, 89
Proformica sp., *theryi*, *menozii*, 89
Promyrmecia, 161
Pseudacanthotermes militaris, 79, 145, *spiniger*, 145
Pseudococcus citri, 31
Pseudomyrmex venefica, 39
Purification, 71
Queen control, 47
Ravager, 79
Regulation, 135
Reinforcement, 95
Reproductive cycle, 135
Republic of Chad, 79
Reticulitermes speratus, *virginicus*, 145
Ropalidia fasciata, 111
Saissetia oleae, 31
Salix caprea, 127
Sex-ratios: operational, primary, 55
Sexual brood, 47
Social form, solitary form, 127
Social potentiality, 127
Solenopsis invicta, 47

Solenopsis latro ssp. *gaetula, lusitanica*, 89
Spathoglothis plicata, 9
Spatial representation, 21
Spindasis takanonis, 151
Sporocytophaga mixococcoides, 71
Stenamma africanum, punctiventre, 89
Stenamma diecki, 39
Strongylognathus afer, 89
Synergy, 95
Tapinoma erraticum, melanocephalum, 39, *nigerrimum*, 89, *simrothi*, 31, 89, *sessile*, 39
Technomyrmex sp., *vexatum*, 89
Termitidae, 71, 79, 145
Tetramorium sp., 39, *aculeatum*, 25, 95, *bicarinatum*, 95, *biskrensis* ssp. *tingitana*, 89, *caespitum*, 89, 95, *caldarium, exasperatum*, 89, *impurum*, 95, *marocanum*, 89, *semilaeve*, 31, 95, *semilaeve* ssp. *atlantis, zahrae*, 89
Theobroma cacao, 63
Trail, 95
Trema micrantha, 63
Trichoderma harzianium, reesei, 71
Trinervitermes bettonianus, 145, *rhodesiensis*, 79, *trinervoïdes*, 71
Ultrastructure, 183
Unicoloniality, 39
Vespidae, 103, 111, 117, 121
Visual cues, 17, 21
Visual memory, 21
Vitellogenesis, 135
Wasmannia auropunctata, 39
Worker sterility, 39
(Z,Z,E)-3,6,8,-dodecatrien-1-ol, 145

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce volume n° 8 des "*Actes des Colloques Insectes Sociaux*" a été rendue possible grâce à la collaboration de Serge ARON, Guy BEUGNON, Christian BORDEREAU, Bruno CORBARA, Dominique FRESNEAU, Alain LENOIR, Luc PASSERA et Christian PEETERS, qui ont accepté de relire un certain nombre de manuscrits. Nous les en remercions vivement.

Nous remercions également très chaleureusement le Prof. Dr. Rüdiger WEHNER pour la page 4 de couverture due à sa plume amicale.