

# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL.1-COMPTÉ RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
LES EYZIES 22-24 sept. 1983

année du tricentenaire de la naissance de



Portrait de Réaumur  
par Jean-Jacques BALECHOU

René-Antoine FERCHAULT, Seigneur DE RÉAUMUR

DES ANGLÉS et DE LA BERMONDIÈRE

La Rochelle 28 février 1683 - La Bermondière 18 octobre 1757

## TABLE DES MATIERES

- Avant-propos, par Roger DARCHEN. (p.1)  
Réaumur et la connaissance des Insectes Sociaux, par Luc PLATEAUX (p.3)  
Liste des participants. (p.4)  
Conférence inaugurale
1. Castes and roles in reproduction among social insects, par D.J.C. FLETCHER. (p.5)
- Ethologie
2. Idiosyncrasie lors du déménagement de *Myrmica rubra* L. (Hym., Formicidae) par M. ABRAHAM, J.L. DENEUBOURG et J.M. PASTEELS. Idiosyncrasy during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (p.19)
  3. Polyéthisme et comportement de relation chez les fourmis, par A. BONAVITA-COUGOURDAN et L. MOREL. Polyethism and interactive behaviour in ants. (p.27)
  4. Techniques d'étude des séquences comportementales appliquées à l'analyse du recrutement alimentaire chez les fourmis, par P. CHAMPAGNE, J.L. DENEUBOURG, J.C. VERHAEGHE et J.M. PASTEELS. Techniques for the study of behavioural sequences. applied to the recruitment in ants. (p.31)
  5. Première approche des modalités du retour au nid chez les ouvrières chasseresses d'*Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae, Ponerinae), par A. DEJEAN, D. MASENS, K. KANIKA, M. NSUDI et M. BOKA. First approach of the homing procedure by foraging workers of *Odontomachus troglodytes* Santschi. (p.39)
  6. Exploitation de sources de nourriture par *Messor structor*. Interaction avec d'autres espèces de fourmis, par C. DELALANDE et A. LENOIR. Exploitation of different food sources by *Messor structor*. Interactions with two other species of ants. (p.49)
  7. Etude expérimentale de la fréquentation de différents sites (*Tapinoma erraticum*) par Ch. DUBUC et M. MEUDEC. Laboratory observations about the relationship between foraging activity and emigration in the ants *Tapinoma erraticum*. (p.27)
  3. Age et évolution des relations sociales dans les colonies mixtes de *Camponotus* et *Pseudomyrmex* (Hym., Formicidae), par C. ERRARD. Study of the social relationships in hetero-specific mixed colonies of ants. (p.67)
  9. Au confluent de deux études menées indépendamment sur les reines de *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae), par E.J.M. EVESHAM et M.C. CAMMAERTS. Confluence of two independant studies on queens of *Myrmica rubra* L. (p.73)

10. L'attractivité du couvain et comportement des ouvrières chez la fourmi Attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hym. Formicidae), par G. FEBWAY, F. MALLET et A. KERMARREC. Brood attractivity and worker behaviour of the attine ant *Acromyrmex octospinosus* (p.79)
11. Etude du polyéthisme et du développement des ovaires dans une colonie de *Pachycondyla obscuricornis* (Hym. Formicidae), par D. FRESNEAU. Polyethism and ovarian development in a *Pachycondyla obscuricornis* colony. (p.87)
12. La sélection de parentèle et l'origine phylogénétique de l'association polygyne chez les *Polistes*, par J. GERVET et M. PRATTE. Kin selection and phylogenetic origin of the polygynous association in the *Polistes*. (p.93)
13. Rôle du facteur alimentaire sur la durée de la phase grégaire chez l'araignée *Coelotes terrestris*, par J.M. JULITA, A. HOREL et B. KRAFFT. Feeding influences on the duration of the gregarious period in the spider *Coelotes terrestris*. (p.105)
14. Mise en évidence d'un recrutement de masse archaïque chez une Ponerinae néotropicale: *Ectatomma ruidum* Roger (Hym. Formicidae), par J.P. LACHAUD. Demonstration of an archaic mass recruitment in a neotropical Ponerinae ant *Ectatomma ruidum*. (p.107)
15. De l'analyse des mécanismes individuels aux modèles de comportement global chez les fourmis, par J.C. VERHAEGHE, J.L. DENEUBOURG, P. CHAMPAGNE et J.M. PASTEELS. From the analysis of individual mechanisms to the models of global behaviour in the ants (p.113)

#### Anatomie-Morphologie-Téatologie-Pathologie

16. Ultrastructure de la glande propharyngienne chez les fourmis Formicines (Hym. Formicidae), par J. BILLEN et G. PEUSENS. Ultrastructure of the proparyngeal gland of Formicine ants. (p.121)
17. Les larves à expansions latérales de *Crematogaster (Acrocoelia) scutellaris* (OL.) (Hym. Formicidae), par J. CASEVITZ-WEULERSSE. Larvae with lateral dilatations in *Crematogaster (Acrocoelia) Scutellaris*. (p.131)
18. Structures digestives des Termites. Le proventricule ou gésier, par D. LEBRUN. Comparative morphological study of the gizzard of french termites. (p.139)
19. Individus téatologiques chez les fourmis *Leptothorax*, par L. PERU. On teratogenic specimens in the *Leptothorax* ants. (p.141)

#### Ecologie

20. Recherches sur la vitesse des fourmis, par F. BERNARD. On speed of ants. (p.151)

21. A la recherche d'une méthode courte et pratique pour l'évaluation de la densité de population dans les nids de *Formica polyctena* Foerst, par R. CEUSTERS et A. VAN FRAUSOM. In search of a short and practical method to evaluate the population density in the nest of *Formica polyctena* Foerster. (p.161)
22. Les fourmis du "désert" de Crau: essai d'évaluation de la biomasse et de la consommation des espèces granivores, par G. DELYE. The ants of the steppe of Crau (France): evaluation of biomass and consumption of seed-harvesters. (p.167)
23. Observations préliminaires sur l'écologie d'espèces des genres *Leptothorax*, *Lasius* et *Plagiolepis*, et sur la position taxonomique des *Lasius niger* du sud de la France (Hym. Formicidae), par P. Du MERLE, M. BARBERO, J.P. BARTES, G. CALLOT et R. MAZET. Preliminary observations on the ecology of some *Leptothorax*, *Lasius* and *Plagiolepis* species, with remarks on the taxonomic position of *Lasius niger* from southern France. (p.171)
24. Intérêts et limites des principes d'optimisation en écologie des termites, par M. LEPAGE. Interest and limitation of optimization principles in termite ecology. (p.181)
25. Répartition et compétition sur le terrain de deux fourmis *Leptothorax nylanderi* et *L. parvulus*, par L. PLATEAUX. Repartition of the two ants *Leptothorax nylanderi* and *L. parvulus*, and competition in the field between them. (p.191)
- Biologie de la reproduction et déterminisme des castes-Hormones
26. Sur la constitution chimique de la survivone des abeilles par R. CHAUVIN. On the chemical constitution of the bee survivone. (p.203)
27. Hormone juvénile et déterminisme des castes chez les abeilles, par B. FOURNIER, B. DELAGE-DARCHEN et R. DARCHEN. Juvenile hormone and caste determination in the social bees. (p.205)
28. Fécondité des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr.: rôle de la polygynie, par B. MERCIER. Queen's fecundity of the polygynous ant *Plagiolepis pygmaea* Latr. (p.211)
29. Caractéristiques biologiques de la ponte et des reines de *Pheidole pallidula* (Myrmicinae) à la sortie de l'hivernation, relation avec la nature de la descendance, par L. PASSERA et J.P. SUZZONI. Biological characteristics related to the laying and the queens of *Pheidole pallidula* (Myrmicinae) at the overwintering: relationships with the bias of the offspring. (p.219)
30. Fondation tétragyne chez *Evyiaeus calceatus* (Scopoli) (Hym., Halictinae), par C. PLATEAUX-QUENU. Tetragynous foundation in *Evyiaeus calceatus* (Scopoli). (p.225)
31. Polygynie et polymorphisme des sexués chez *Nasutitermes princeps* (Desneux), par Y. ROISIN et J.M. PASTEELS. Polygyny and polymorphism of sexuals in *Nasutitermes princeps* (Desneux). (p.233)

32. Evolution comparée du taux de l'hormone juvénile et des ecdystéroïdes circulants chez les prénymphe reines et ouvrières de deux espèces de bourdons (*Bombus hypnorum* et *B. terrestris*), par A. STRAMBI, C. STRAMBI, P.F. RÖSELER et I. RÖSELER. Fluctuations of juvenile hormone and ecdysteroids titres in workers and queens prepupae of two species of Bombus (B. hypnorum and B. terrestris). (p.239)

INDEX DES AUTEURS

(p.249)

INDEX DES ESPECES ET MOTS-CLES

(p.251)

Communications et posters non publiés dans ce volume

- Des fourmis et des oeufs, par D. CHERIX et D. FLETCHER.
- Origine et mode de transmission de la phéromone inhibitrice de la production de soldats chez *Nasutitermes tujae* (Isoptera, Nasutitermitidae), par P. LEFEUVRE et C. BORDEREAU.
- Rôle des organismes vivants et en particulier de certains termites dans la dégradation des pigments bruns d'origine foliaire, par F. TOUTAIN.
- Influence de l'éloignement phylogénétique sur les relations sociales au sein des colonies mixtes hétérosécifiques chez les fourmis, par C. ERRARD.
- Étude comparative des stratégies d'approvisionnement chez trois *Ponerinae* néotropicales, par J.P. LACHAUD et D. FRESNEAU.
- Variabilité des protéines de l'hémolymphe chez quelques espèces de fourmis (Hyménoptères Formicidae), par M. NOWBAHARI et A. LENOIR.
- Enzymes des glandes digestives et de l'intestin moyen de différentes abeilles sans dards. Problèmes de coévolution par B. DELAGE-DARCHEN et R. DARCHEN.
- Effets de la séparation sur la reconnaissance du groupe ou de l'individu chez *Myrmica ruginodis* Nyl. et *Myrmica laevinodis* Nyl par A.M. LE ROUX et G. LE ROUX.
- Un nouveau groupe d'agent pathogènes des abeilles en Aquitaine: les spiroplasmes, par C. MOUCHES et J. ALBISETTI.

Films présentés

- Rituels de ponte chez une abeille sociale mexicaine (*Melipona beecheii*), par R. DARCHEN. Document de recherche, réalisation A.R. DEVEZ. Film couleurs 16mm, version française, Production et distribution SFRS Paris, durée 12 mn.
- Construction des premières cellules d'un nid de *Polistes* nymphal, par G. DEMOLIN. Document de travail, Film couleurs 16mm, réalisation G. DEMOLIN, durée 12 mn.
- La fermeture des sociétés chez les fourmis primitives, par D. FRESNEAU. Document de recherche, Film couleurs, version française 16mm, production et distribution SFRS Paris, Réalisation P. WAUQUER durée 24 mn.



## AVANT-PROPOS

En 1972 la Station Biologique des Eyzies accueillait la réunion annuelle de section française de l'U.I.E.I.S., il y avait 26 participants. En 1983, récurrence, cette fois on a compté 94 inscriptions! Il est peu probable que l'attrait touristique de la région ait joué plus fort une fois que l'autre. Il faut inscrire plutôt ce deuxième chiffre au bénéfice de la vitalité de notre association dont les réunions annuelles constituent des foyers vivants d'échanges dans une ambiance amicale. Mais en liaison avec cette émulation, un problème nouveau est apparu, celui du nombre des communications proposées. En effet, elles sont si nombreuses qu'il n'est plus possible de les passer toutes en 2 jours et demi en laissant à chacun un temps de parole et de discussion suffisants.

Une possibilité pour réduire le nombre de ces communications consisterait en l'élimination des communications hors thème, mais, alors, on les sanctionnerait presque toutes!

Ou bien ne retenir pour ces réunions que les thèmes regroupant la majorité des chercheurs et n'accepter que les communications en accord avec le thème choisi mais, dans ce cas, des sujets peu traités dans notre association, mais pourtant très importants, seraient régulièrement passés sous silence, ce qui n'est pas souhaitable. On tournerait rapidement en rond avec du comportement, du comportement... et encore du comportement.. (par exemple).

Une autre possibilité, celle que nous avons choisi pour la réunion des Eyzies 1983 a été le principe de 2 salles de conférences travaillant concomitamment. Cette solution n'a pas reçu l'aval de tous, notamment des plus curieux qui voulaient tout entendre. C'est un peu le problème de la quadrature du cercle qui est dorénavant posé aux organisateurs de ces réunions annuelles. Souhaitons néanmoins que ces manifestations de vitalité ne nous fassent point verser dans un académisme rigoureux qui serait sclérosant à brève échéance.

Les chercheurs les moins chevronnés, les plus jeunes ou les plus timides ont le droit de s'exprimer dans nos assemblées de manière à se côtoier en vue des manifestations internationales. Il faut leur laisser, et l'occasion et le temps de s'exprimer. Notre association ne pêchera pas par la médiocrité mais y gagnera à plus long terme en permettant à ceux-là de s'épanouir. Car si nous nous réunissons c'est pour causer entre nous de ce qui constitue une grande partie de notre vie où nous mettons le meilleur de nous-mêmes. Souhaitons que nos réunions continuent à nous y aider et remercions les collègues belges, espagnols, suisses de leur présence dans nos rangs. Eux aussi contribuent à la vitalité de l'association.

Roger DARCHEN



REAUMUR ET LA CONNAISSANCE DES INSECTES SOCIAUX

"A peine toutes les parties de la jeune abeille sont assés desséchées, à peine ses ailes sont-elles en état d'être agitées, qu'elle sçait tout ce qu'elle aura à faire dans le reste de sa vie. Qu'on ne s'étonne pas qu'elle soit si bien instruite, et de si bonne heure; elle l'a été par celui même qui l'a formée. Elle semble sçavoir qu'elle est née pour la société, et qu'elle doit travailler à s'acquitter des soins qu'on a pris pour elle;...".(*Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, tome 5, onzième mémoire, 1740, p.601).

"Ma première idée fut que la guêpe détachoit du chassis de quoi bâtir, et cette idée se trouva vraie: je l'observai avec attention, je vis qu'elle sembloit ronger le bois, que ses deux dents agissoient avec une extrême activité; elles coupoient des brins de bois très fins. La guêpe n'avaloit point ce qu'elle avoit ainsi détaché, elle l'ajoutoit à une petite masse de pareille matière (sic!) qu'elle avoit déjà ramassée entre ses jambes."(*Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, tome 5, sixième mémoire, 1742, pp.180-181 ).

"Toutes sont nées pour la société; il n'y a point dans le genre des fourmis, du moins n'en connois-je point, des espèces dont les individus vivent solitaires, comme il y en a dans le genre abeilles, et dans celui des guespes. Mais les sociétés de fourmis de différentes espèces se conduisent différemment." (*Histoire des Fourmis*, Lachevallier, 1928: inédits de Réaumur rédigés vers 1742 et conservés dans les archives de l'Académie des Sciences).  
(N.D.L.R.: les termites sont inclus dans les fourmis comme "fourmis blanches").

"Si je rapporte des pareils faits ce n'est assurément ni pour les faire croire ni pour les combattre, mais parce qu'ils nous montrent les progrès de l'esprit humain. Ce que des sçavants ont débité autrefois sérieusement à d'autres sçavants à peine aujourd'hui des nourrices crédules le conteroit elles à leurs enfants."  
(*Histoire des Fourmis*, p.12).

PORTRAIT EXTRAIT DE "La vie et l'oeuvre de Réaumur", 1962, Centre International de Synthèse. (Avec l'aimable autorisation des Presses Universitaires de France).

NOTA: La Bernardière est à une lieue et demie au Sud de Bagnols de l'Orne à la frontière du Maine et de la Normandie.

Textes réunis par L. PLATEAUX

UNION INTERNATIONALE POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX  
Section Française

COLLOQUE ANNUEL : Les EYZIES, 22-24 septembre 1983

LISTE DES PARTICIPANTS:

Eric ALONSO OMECINA (Barcelone), Anna ALSINA (Barcelone), Francis BERNARD (Nice), Johan BILLEN (Diepenbeek), Annie BONAVITA-COUGOUROAN (Marseille), Christian BORDEREAU (Dijon), Jordi BOSCH (Barcelone), Marie-Claire CAMMAERTS (Bruxelles), Janine CASEVITZ-WEURLERSSE (Paris), Xia CEROA (Barcelone), Robert CEUSTERS (Louvain), Philippe CHAMPAGNE (Bruxelles), Rémy CHAUVIN (Ivoy le Pré), Daniel CHERIX (Lausanne), Dolorès COMPANY (Barcelone), Roger DARCHEN (Les Eyzies), Alain OEJEAN (Zaire), Bernadette DELAGE-DARCHEN (Les Eyzies), Christian DELALANOE (Tours), Pierre OELEPORTE (Paimpont), Edouard DELEURANCE (Marseille), Gérard DELYE (Marseille), Guy DEMOLIN (Malaucène), Jean-Louis OENEUBOURG (Bruxelles), Christiane OUBUC (Tours), Paul DU MERLE (Avignon), Christine ERRARD (Villetaneuse), Elizabeth EVESHAM (Bruxelles), Gérard FEBWAY (Petit-Bourg), Dave FLETCHER (Athen USA), Bernard FOURNIER (Taince), Dominique FRESNEAU (Villetaneuse), Marie-Teresa GARCIA CANADAS (Barcelone), Evelyne GARNIER-SILLAM (Créteil), Jacques GERVET (Marseille), Anne et Norbert GRIMAL (Toulouse), Marie-Teresa GUIMERA-SALAS (Barcelone), Sophie HERRAULT (Toulouse), Pierre JAISSON (Villetaneuse), Guy JOSENS (Bruxelles), Bertrand KRAFFT (Nancy), Jean-Paul LACHAUD (Villetaneuse), Daniel LEBRUN (Nantes), André LEOUX (Toulouse), Patrick LEFEUVE (Nogent sur Marne), Michèle LEMAIRE (Paris), Georges LE MASNE (Marseille), Alain LENOIR (Tours), Michel LEPAGE (Paris), Anne Marie et Guy LE ROUX (Tours), Anna-Isabel MARTIN CORZO (Barcelone), Béatrice MERCIER (Toulouse), Madeleine MEUOEC (Tours), Laurence MOREL (Marseille), Claude MOUCHES (Pont de la Maye), Man vash NOWBAHARI (Tours), Elisenda OLIVELLA PEOREGAL (Barcelone), Luc PASSERA (Toulouse), Jacques PASTEELS (Bruxelles), Laurent PERU (Paris), Eric PROVOST (Marseille), Jacques RENOUX (Créteil), Yves ROISIN (Bruxelles), P.F. et I. ROSELER (Würzburg), Corine ROULAND (Créteil), Alain STRAMBI (Marseille), Serge SANDRAGNE (Toulouse), Jean-Pierre SUZZONI (Toulouse), François TOUTIN (Nancy), Josef VAN-BOVEN (Louvain), Anne VAN-FRAUSUM (Louvain), Jean-Claude VERHAEGHE (Bruxelles), Jorge ORTIZ DE PABLO (Barcelone), F.Borja VILA MIQUEL (Barcelone).

## CASTES AND ROLES IN REPRODUCTION AMONG SOCIAL INSECTS

par

David J.C. FLETCHER

Department of Entomology, University of Georgia,  
Athens, GA 30602, U.S.A.

Résumé: Les castes et leurs rôles dans la reproduction chez les insectes sociaux.

Certaines sociétés d'insectes sont monogynes (une seule reine pondreuse) alors que d'autres sont polygynes (plus d'une reine pondreuse). La polygynie ne peut pas être simplement interprétée à la lumière de l'une ou de l'autre des principales théories concernant l'origine et l'évolution de la socialité chez les insectes ("kin. selection" et manipulation parentale) à moins d'être considérée comme une adaptation secondaire. Si la monogynie est apparue premièrement dans l'évolution, elle aurait évolué à travers la compétition entre les reines, mais chez quelques insectes sociaux, les ouvrières tuent les reines surnuméraires. Chez l'abeille du Cap, *Apis mellifera capensis* les ouvrières pondreuses sont plus semblables aux reines que celles des autres sous-espèces d'abeilles et leurs descendants sont toutes des femelles. Toutefois, dans les colonies orphelines, ces ouvrières pondreuses ne sont pas agressives les unes envers les autres. Leurs nombres sont contrôlés par les ouvrières plus âgées, qui sont les plus "ouvrières" dans une colonie. Comparativement, dans les colonies de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, les ouvrières tuent la majorité des reines vierges devenant reproductivement actives, lorsque les colonies sont rendues orphelines. Elles tuent aussi les reines surnuméraires durant la fondation pléométrique.

Les expériences décrites ici suggèrent que les ouvrières réagissent à la quantité de phéromone royale présente dans une colonie lorsqu'elles exécutent des reines et qu'elles sont capables de distinguer les reines sur la base de la quantité de phéromone produite par chaque reine. La quantité de phéromone inhibitrice produite par une reine de fourmi de feu est positivement corrélée avec sa production d'oeufs. Ainsi les ouvrières tuent les reines faiblement fertiles pour commencer et conservent la reine la plus productrice. La quantité de phéromone inhibitrice sécrétée peut être corrélée avec les quantités d'autres phéromones produites par les reines, ou dans le cas de l'abeille du Cap, par les pseudoreines. La meilleure interprétation de la régulation du nombre de reines par les ouvrières est que, comme la polygynie, il s'agit d'une adaptation évolutionnaire secondaire.

Mots-clés: monogynie, polygynie, castes, sélection parentale, *Apis*, *Solenopsis*, colonies orphelines, pléométrie, reines vierges, phéromone inhibitrice, colonies orphelines, comportement agressif.

Summary: Some insect societies are monogynous (have only one egg-laying queen) and other are polygynous (have more than one egg-laying queen). Polygyny cannot readily be interpreted in the light of either of the main theories concerning

the origin and evolution of insect sociality (kin selection and parental manipulation) unless it is a secondary adaptation. If monogyny is primary evolutionarily, it could have evolved through competition between queens, but in some social insects workers kill supernumerary queens. In the Cap bee, *Apis mellifica capensis*, laying workers are more queenlike than those of other subspecies of honey bees and their offspring are all female. However, in queenless colonies these laying workers are not aggressive towards one another. Their numbers are controlled by older bees, which are the most workerlike bees in a colony. Similarly, in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta* workers kill most of the virgin queens that become reproductively active when colonies are made queenless. They also kill supernumerary queens during pleometrotic colony founding.

Experiments are described that suggest that workers respond to the quantity of queen pheromone present in a colony when they execute queens, and that they also discriminate among queens on the basis of the quantity of pheromones each queen produces. The amount of inhibitory pheromone produced by a queen fire ant is positively correlated with her egg production. Thus, workers kill poor egg producers first and retain the most fertile queen. The amount of inhibitory pheromone secreted may be correlated with the amounts of other pheromones produced by queens, or in the case of Cap bee, by pseudoqueens.

The best interpretation of the regulation of queen number by workers is that, like polygyny, it is a secondary evolutionary adaptation.

Key-words: monogyny, polygyny, castes, kin selection, *Apis*, *Solenopsis*, virgin queens, aggressive behaviour, inhibitory pheromone, pleometrosis, queenless colonies.

I do not intend to review much literature concerning the role of different castes in the regulation of reproduction in social insects, because I propose to concentrate on an aspect that seems to have received little attention, namely, the role of workers in the regulation of queen number.

It has been estimated that there are more than 20,000 species of social insects (WILSON, 1982). We really know very little about any of these, but the best known among them is surely the honey bee, *Apis mellifica* L., which has been studied for generations, because of its economic importance to humankind, and because its societies have long had intrinsic fascination for us. Thus, the social structure of the honey bee colony seems to serve as a paradigm that influences many of our assumptions about other social insects. One of the most conspicuous features of honey bee societies is that they almost always have only one queen, that is, they are rather strictly monogynous. It is not surprising, therefore, that one of the most common assumptions about other social insects is that their colonies are also monogynous, with certain notable exceptions, of course. However, an increasing number of examples of polygyny are now coming to light, even in groups where one might least expect it, as for example in *Macrotermes* spp. (R. LEUTHOLD, pers. comm.).

I believe that it is important to question whether polygyny in various species is a primary evolutionary trait,

or whether it is a secondary adaptation. It is important because it has a strong bearing on the two main theories concerning the evolution of eusociality among insects, that is, on theories concerning the origin of a sterile worker caste. These theories are: 1) that workers evolved through a process of kin selection in which nonreproducing females increase their inclusive fitness by helping to rear the offspring of a close relative instead of rearing offspring of their own; and 2) that workers evolved through parental manipulation, that is, they are females in which the reproductive function has been suppressed, or severely reduced, as a result of the manipulation of parental investment. For a review of these theories see STARR (1979).

The term "altruism", applied to the first theory is curiously inappropriate. It is defined by WILSON (1975) as, "Self-destructive behavior performed for the benefit of others". Clearly, the cost of an altruistic act exceeds the benefit, whereas by definition in kinship theory the inclusive fitness of an individual is increased only when benefits exceed the costs. An individual invests something, mostly labor, and receives interest on that investment, so altruism, as applied to the evolution of sociality, is really capitalism in disguise.

Queen number is important to kinship theory because the coefficient of relationship between cooperating individuals is greatest in monogynous colonies in which the queen is inseminated by a single male, and it is diminished both by polygyny and by the number of males with which a queen mates if this is more than one. It is also important to the theory of parental manipulation, because the investment interests of all the queens must somehow be reconciled. Do queens in functionally polygynous colonies compete? No clear general answer to this question has been obtained. Some evidence suggests that they do compete and some that they do not.

Perhaps the main problem with both the kin selection and parental manipulation models is that each attempts to explain too much. I agree with the view that they are not mutually exclusive (MICHENER and BROTHERS, 1974; CROZIER, 1979) and I believe that both will encounter an increasing number of difficulties if exclusivity is maintained. This is not to say that a synthetic theory will resolve the difficulties either, although it may help. What is needed is a great deal more information about individual species of social insects, as this will probably show an even wider diversity of phenomena to be explained. Certainly, much of the new information we are deriving from our studies of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren, do not seem to fit comfortably into either theory.

Let us assume that in evolutionary terms monogyny is primary. How could it have evolved? WILSON (1971) suggested that it evolved through competition between queens, and there is plenty of evidence from monogynous insect societies to support this hypothesis. In primitively eusocial bees, e.g. *Lasius glossus*, *Bombus*, and in primitively eusocial wasps, e.g. *Polistes*, females compete directly by behaving aggressively towards one another. This results in the formation of dominance hierarchies and regression of the ovaries of subordinate individuals (MICHENER, 1974;

FREE, 1955; PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969). In many highly eusocial species, queens are also highly antagonistic towards one another. For example, in the honey bee, queens usually fight to the death, as first reported by HUBER in 1792. So too do queens of the ant *Camponotus ligniperda*, which in oligogynous colonies, normally occupy different territories within the nest (HOLLOBLER, 1962). However, in many species of social insects workers participate in the elimination of supernumerary queens. For example, LUSCHER (1952) reported that this occurs in the termite *Kaloterms flavicollis*, and it also occurs in colonies of stingless bees, (KERR, 1969; SILVA et al., 1972), and even in the honey bee as reported by DARCHEN and LENSKY (1963). This behavior does not seem to be in accord with the hypothesis that monogyny evolved through competition between queens. WILSON's tentative solution was that workers may remove those queens with the last familiar odor if some of the odor differences are genetic in origin. It seems to me that there must be more to it than that, and my interest in the problem began some years ago while I was still in South Africa.

It had been reported by ANDERSON (1963, 1968) that when a colony of Cape bees, *Apis mellifica capensis*, is made queenless, severe fighting breaks out among the workers and many of them are stung to death. Earlier, SAKAGAMI (1958) had reported that aggression also occurs among queenless workers of the Italian honey bee, *Apis mellifera ligustica*, although the aggression was of a milder nature than in the Cape bee. Here too, no clear association was found between the level of aggression and degree of ovary development. I reinvestigated the nature of this aggressive behavior using the Cape bee.

The Cape bee is much darker than the adansonii bee, which is essentially a yellow race. The color difference is especially well marked between queens. There is no geographic barrier between the two subspecies, but the Cape bee is confined to a small area within the winter rainfall region of South Africa (RUITNER, 1977). It is exceptional among honey bees, because it is the only subspecies in which the eggs of laying workers give rise obligatorily to females (workers or queens) instead of to males as in other subspecies, including the adansonii bee. In other words they reproduce by thelytokous parthenogenesis.

Functional laying workers develop in 4-8 days after queen loss, and at first they lay eggs in a haphazard way, as do other subspecies, but as their ovaries develop and the abdomen elongates, they lay more like true queens, placing a single egg at the bottom of a cell. Since all their offspring are female, the cappings over worker cells are flat instead of dome-shaped. Workers of the capensis bee are also more queenlike than those of adansonii. They have many more ovarioles per ovary and some have a well-developed spermatheca. The degree of ovary development attained by functional laying workers is substantial, but is nevertheless much less than that of a normal queen.

To investigate the nature of the reported aggressive behavior among queenless workers, I installed 3 colonies in observation hives that had rows of windows through which individual bees could easily be captured, marked with different colored paints and returned to the colony. I also fitted each hive a dead bee trap, so that I could record any mortality that might occur. To leave the hive, workers had to pass through small holes that would not permit them to take dead bees with them.

When released dead bees dropped down a tube about 0.8 m long into a darkened bottle from which they could be removed as required without disturbing the colony.

In each of the 3 colonies the first signs of aggression appeared less than 24 hours after dequeening. It became apparent very quickly that among the bees that appeared to be fighting there were two distinct behavioral categories, aggressors that mauled, bit, and/or stung others, and victims that seldom retaliated but were either very submissive, or attempted to escape, often successfully. The overwhelming majority of bees originally marked as aggressors remained aggressors thereafter, and hardly any victims, among those that survived, subsequently displayed aggressive behavior (Table 1). Thus, the aggression cannot really be described as fighting. In each colony about 2000 bees out of a total of 7000 were stung to death during the first 10 days of the experiment when aggression was at its most intense.

	Behavior subsequent to marking			
	attacking		being attacked	
	n	%	n	%
Aggressors	1678	98.5	25	1.5
Victims	49	2.3	1691	97.2

Table 1. Behavioral attributes of the Cape honey bee workers involved in aggressive interactions during 22 days in a queenless condition.

Some victims became functional laying workers. Of these 78 were given individual recognition marks. On 156 occasions thereafter physical contacts between marked pairs were observed, but they were not aggressive towards one another.

To determinate whether there was a relationship of any kind between behavior and degree of ovarian development, 3 new colonies were installed in the observation hives, and on day 3, 6, and 9 after dequeening, i.e. during the period when aggression was most severe, 20 aggressors and 20 victims were captured from each colony to determine their degree of ovarian development. This amounted to a total of 180 aggressors and 180 victims.

The results showed that there was a general increase in ovarian development through time, but that this increase was much greater among victims than among aggressors. In fact, 40% of the victims captured on day 9 were functional laying workers, but no aggressor attained that status. When the ages of aggressors and victims were determined in a third experiment, I found that victims were mainly young bees, whereas aggressors

were mostly bees older than about 18 days, that is, they were essentially comprised of foragers. Frequent aggression was displayed towards functional laying workers, but this was, for the most part, of a mild nature. When they were eventually killed, the workers tended to ball them in the manner of true queens rather than stinging them as they did victims with less well developed ovaries.

Clearly, aggression among queenless workers of the Cap bee does not consist of attempts by ovary developed individuals to either dominate each other behaviorally, as in primitively eusocial insects, or to eliminate each other in the manner of honey bee queen. Since aggressors are older bees that remain more workerlike with regard to their degree of ovary development, and victims are mostly younger bees become more queenlike with time, the behavior closely resembles the elimination of supernumerary queens by workers as in the examples given earlier. Evidently, many young bees signal their developing reproductive capability, before their ovaries are well developed, and hence the attacks upon them. Recent studies on the pheromones of Cap bees (HEMMLING et al., 1979; CREWE and VELTHUIS, 1980) support this conclusion.

To determine what specific mechanisms are involved in the regulation of queen number by workers, I used the fire ant, *Solenopsis invicta*, as the experimental animal, after I had moved to the United States of America

The fire ant was introduced into the United States in about 1940 through the port of Mobile, Alabama (BUREN, 1972). It spread extraordinarily rapidly, and is now present in 9 southeastern states from North Carolina to Texas, covering an area that is approximately the size of France. It is still spreading. The main reasons it is considered a pest are: Firstly, when colonies are disturbed, thousands of workers respond very quickly and administer very painful stings. Hence the name "fire ant". Within 24 hours a sterile pustule appears on the site of each sting, which becomes itchy and leaves an unsightly red lesion for several weeks. A small percentage of people are highly allergic, and there have even been a few deaths. Large number of people are stung, because the ants nest in open, sunny areas, and are therefore common on lawns and in recreation areas. A second reason the fire ant is considered a pest is that its earthen mounds cause damage to farm machinery on croplands, and they are very numerous. There may be as many as 300 per hectare. Mature colonies may contain upwards of 200,000 ants (LOFGREN et al., 1975).

We keep colonies in the laboratory in large trays, the sides of which are treated with Fluon (a teflon suspension) to prevent escapes. In the tray are several Petri dish nests each about 16 cm in diameter and containing a hard, damp plaster. We feed these colonies on an artificial diet consisting mostly of ground beef, eggs, and vitamins, and we supplement this liberally with mealworms and crickets. These colonies rear numerous sexual forms, both male and female, which assures us they are in excellent condition for experimental work.

Fire ant colonies are usually monogynous. The queen becomes physogastric, but remains mobile. She can weight up to 27 mg, but more usually 22-24 mg, and lays about 1000 eggs per day. The ovaries of workers are too vestigial ever to become functional, so the question of queen control over worker reproduction does not arise. On the other hand, mature colonies can produce three to four thousand female reproductives each year, and while they remain in the parental

nest, they are prevented from becoming reproductively active, that is, from laying eggs, by an inhibitory primer pheromone produced by the mother queen of the colony (FLETCHER and BLUM, 1981 a). Previously, it was thought that, in ants, stimuli derived from mating during a nuptial flight, or flight itself, were necessary for ovary development to occur in young queens. Current investigations being carried out by my colleagues and myself with other species of ants, suggest that such inhibition of virgin queens is probably common in the Formicidae.

If one removes the mother queen from a colony of fire ants containing virgin queens, some of the virgins dealate and their ovaries develop rapidly. However, within a few days the workers begin to kill some of the dealates, and they usually retain only 1-4, from whose eggs many males are reared before the colony dies out. This behavior is very similar to the killing of potential and actual laying workers by nonlaying workers in colonies of the Cape bee, except that there is no ambiguity whatever about the role of the workers. They clearly exercise control not only over queen number, but also over which individual queens will be permitted to lay eggs. They also exercise similar control in a completely different context.

In common with many other species of ants, such as *Lasius flavus*, fire ant colonies are established claustrally either by single queens (haplometrotically) or by a number of queens together (pleometrotically). During pleometrosis some fighting occurs between queens, but the first workers that they rear are mainly responsible for the elimination of supernumerary queens. For three years we started large number of colonies with 5, 10, or 15 newly mated queens each, and in every case the first workers reared (minims) progressively killed queens until each colony became monogynous. They seized queens by the appendages and held them down while others dismembered them.

In my investigations into the mechanisms involved in the regulation of queen number by workers, I made use of the fact that polygynous colonies of fire ants sometimes occur in North America. I tested the responses of workers from both monogynous and polygynous field colonies to foreign queens from each of these two types of colonies. I did this first while the workers were queenright and then again after they had been queenless for 48 hours. There were 22 replications of each treatment. When queenright, workers from monogynous colonies killed foreign queens from both monogynous and polygynous colonies and when they were queenless they accepted queens from monogynous colonies but still killed most of these from polygynous colonies (Table 2).

Workers from polygynous colonies also killed queens from monogynous colonies when they were queenright, but they accepted the queens from polygynous colonies. When they were queenless they accepted queens from both types of colonies (Table 2).

Based on these results I predicted that if I introduced multiple, recently mated queens to queenless workers, the monogynous colonies would kill all but one of them, and those from polygynous colonies would retain more than one. There were 3 replications of each of the two treatments and 25 queens from a single mating flight were introduced to each of these. The result, assessed

Source of foreign queens	Source of workers			
	Monogynous colonies		Polygynous colonies	
	Queenright	Queenless	Queenright	Queenless
Monogynous colonies	1	19	0	19
Polygynous colonies	0	8	21	22

Table 2. Rejection of foreign queens by workers fire ants.

There were 22 test units per treatment and the number that accepted the introduced queens was recorded. Each unit consisted of approximately 5000 workers and 5 cc of worker brood.

6 weeks later, were essentially in accord with the prediction. The mean number of queens retained by the workers from monogynous colonies was 1.8, with 6 of these re-establishing monogyny and two others retaining 2 and 6 queens respectively. The mean number of queens retained by the workers from polygynous colonies was 10.7 with only one colony becoming monogynous and the other 7 retaining 9-15 queens each.

An obvious difference between the queens of monogynous and polygynous field colonies is their degree of physogastry. As I have already indicated, queens of monogynous colonies are physogastric. Most of their body weight is, therefore, made up of their greatly enlarged ovaries. Queens in polygynous colonies on the other hand, are relatively nonphysogastric. Their fertility is correspondingly lower. I had previously shown this for queens collected in the field by means of a simple oviposition test (FLETCHER et al., 1980). This consists of temporarily removing queens from their colonies and isolating them on damp plaster for a period of 5 hours. During this time they continue to lay eggs and the number they lay is proportional to their degree of ovarian development, as measured by the maximum number of oocytes per ovariole (FLECHTER and BLUM, in press).

I confirmed this difference in fertility between the queens of monogynous and polygynous colonies by subjecting the queens in the experiment, in which multiple queens were introduced to queenless workers six weeks after the introduction. The queens in the colonies that became monogynous laid a mean of 104 eggs, and those in colonies that became polygynous laid a mean of only 41 eggs during the 5 hours of the test.

From the result I had obtained in the experiments with both the Cape bees and the fire ants, I formulated an hypothesis concernig two pheromonal mechanisms that seemed to me to be involved in the regulation of queen number by workers (FLETCHER and BLUM, 1983). The hypothesis has four parts as follows:

(i) Workers recognize queens by means of pheromones produced only by female reproductives. The exocrine secretion (or secretions) consists of a number of compounds forming a mixture that is characteristic of a species. Hence, queenless workers are able to recognize and accept foreign queens of their own species.

(ii) The various constituents of this pheromonal complex are produced in different proportions by different queens, thereby providing each queen with a unique odor. Workers recognize the singular pheromonal blend of their own queen and can therefore distinguish her from all other queens of the same species. Hence, the same pheromonal mixture permits both species and individual recognition of queens by workers.

(iii) Queens also produce other pheromones, such as the inhibitory pheromone, and the quantity of queen pheromones circulating in a colony is maintained within some optimal range. Wide deviations in the amount of these pheromones cause changes in worker behavior that tend to restore the level to within the optimal limits. Queenlessness causes a pheromonal deficit, resulting in the production, or acceptance, of a replacement queen, whereas the presence of supernumerary queens raises the level above a tolerance threshold and causes workers to behave aggressively towards some queens.

(iv) Queens produce different amounts of pheromones and there is a positive correlation between amount and fertility. Selection of queens by workers depends on their position in the pheromonal hierarchy; the poorest queen is destroyed first and the most productive queen is left unharmed.

To determine whether workers do, in fact, discriminate among queens in a manner consistent with the hypothesized quantitative pheromonal mechanism, I designed several experiments. Dr. Daniel CHERIX helped me to carry out these experiments. In the first one, we divided each of 12 monogynous colonies containing 30,000 to 40,000 workers and a physogastric queen (minimum weight = 21.7 mg) into two. The queenright half was discarded. After 72 hours, pairs of physogastric and relatively nonphysogastric queens foreign to the workers were introduced together into the queenless half, and the responses of the workers were recorded. The use of exclusively foreign queens ensured that the workers would not be able to discriminate between pairs on the basis of familiar or unfamiliar odors, i.e. a qualitative pheromonal mechanism. Moreover, to eliminate any possible effects of age on pheromone production, all the queens were from a mating flight that had occurred 2.3 years previously. A reduction in food supply was used as the means of obtaining relatively nonphysogastric queens, which were, however, still laying eggs. The mean weights of the queens in the two categories were 24.2 mg and 16.2 mg.

The workers killed the relatively nonphysogastric queen in 10 of the 12 replicates, in one they killed both, and in one they retained the relatively nonphysogastric queen. This experiment was then repeated with queens of unknown age but with somewhat greater difference in degree of physogastry. Here, the mean weights of the two categories were 23.2 and 15.4

mg. The workers killed the relatively nonphysogastric queen in all 12 replicates.

To test whether the fertility of a queen, as measured by body weight, is related to pheromone production, the inhibitory pheromone content of physogastric and relatively nonphysogastric queens was compared. Newly mated queens from a single mating flight were put into artificial nests where they established new colonies haplomorphotically. After 10 weeks, 14 of them were introduced into large queenless colonies to make them physogastric (first to only a small part of each colony, so that the workers would not kill them) and 14 others were left in their colonies, which were still too small for the queens to become physogastric. After a further 5 weeks, when the mean weights of the two groups of queens were 20.1 and 10.7 mg, all the queens were killed by freezing and their corpses were assayed for their inhibitory pheromone content. The method used was described by FLETCHER and BLUM (1981 b). The physogastric queens were found to contain appreciable quantities of the pheromone, and the relatively nonphysogastric queens very little, if any. I cannot say, of course, that the inhibitory pheromone is definitively involved in the quantitative pheromonal mechanism, but it is the only fire ant queen pheromone that can be assayed quantitatively.

Next, to test the hypothesized quantitative pheromonal effect on workers at the level of the colony, 12 monogynous colonies were divided into two, as before, and two physogastric foreign queens (minimum weight = 21.7 mg) were introduced simultaneously into each queenless half after 72 hours. With this arrangement, the workers could not discriminate between the queens on the basis of either the qualitative or quantitative mechanisms, yet the hypothesis predicted that they would have to kill one of them, because too much queen pheromone would be present. They, in fact, killed one queen in 11 of the 12 replicates, and both queens in the twelfth. It is of interest that the queens usually lost weight before they were killed, that is, their pheromone production, according to the hypothesis, was reduced.

The results of these experiments are evidently consistent with a quantitative pheromonal mechanism for the discrimination among queens by workers of monogynous fire ant colonies. On the other hand, the workers of polygynous colonies appear to have a higher threshold of tolerance for the queen pheromone(s) involved. This difference is probably not great, however, since each of the queens in a polygynous colony, being of lower fertility than the physogastric queens of monogynous colonies, produce less of the pheromone(s). We have recently confirmed this, at least in the case of the inhibitory pheromone (WILLER and FLETCHER, unpublished data).

The discrimination of queens by workers on the basis of quantitative pheromonal effect is not inconsistent with WILSON's hypothesis that monogyny evolved through competition between queens. Instead of engaging rivals in direct combat, a queen may simply outcompete them pheromonally, since workers kill the poor pheromone producers first (young Cape bees with poorly developed ovaries, and the less physogastric fire ant queens). There is, of course, a chicken-and-egg problem regarding

the ability of a queen to compete successfully for the food resources in the first place. Possibly, the workers feed her more in response to a pheromone output that is already higher than that of the other queens present.

These investigations with Cape bees and fire ants show that both the queen and worker castes play important roles in the regulation of reproduction in colonies of social insects. In honey bees it is the queens themselves that play the main role in the maintenance of monogyny, but functional laying workers in queenless colonies are not mutually aggressive and their numbers are regulated by workers. Each laying worker, being of lower fertility than a queen, presumably produces less queen pheromones, so that a colony will tolerate a number of them and becomes temporarily polygynous. In fire ants, on the other hand, the regulation of queen number is almost exclusively the role of the workers. There is some, but not much, animosity among queens during pleometrotic colony founding, but the queens of mature colonies are not aggressive towards one another (FLETCHER and BLUM, unpublished data).

The implications of the regulation of queen number by workers for theories concerning the evolution of insect sociality will require detailed analysis, but if monogyny is indeed primary evolutionarily, this mode of regulation almost certainly represents a secondary adaptation.

## References

- ANDERSON R.H., 1963.- The laying worker of the Cape honeybee, *Apis mellifera capensis*. *J. Apic. Res.*, 2, 85-92.
- ANDERSON R.H., 1968.- The effect of queen loss on colonies of *Apis mellifera capensis*. *S. Afr. J. Agric. Sci.*, 11, 383-388.
- BUREN W.F., 1972.- Revisionary studies on the taxonomy of the imported fire ants. *J. Ga. Entomol. Soc.*, 7, 1-26.
- CREWE R.M., VELTHUIS H.H.W., 1980.- False queens: a consequence of mandibular signals glands in honeybees. *Naturwissenschaften*, 67, 467-469.
- CROZIER R.H., 1979.- Genetics of sociality. In *Social Insects*, I, 223-286; ed. H.R. HERMANN, Academic Press, New York.
- DARCHEN R., LENSKY J., 1963.- Quelques problèmes soulevés par la création de sociétés polygynes d'abeilles. *Insectes Soc.*, 10, 337-357.
- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., 1981 a.- Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science*, 212, 73-75.
- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., 1981 b.- A bioassay technique for an inhibitory primer pheromone of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *J. Ga. Entomol. Soc.*, 16, 352-356.
- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., 1983 a.- Regulation of queen number by workers in colonies of social insects. *Science*, 219, 312-314.
- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., 1983 b.- The inhibitory pheromone queen fire ants: effects of disinhibition on dealation and oviposition by virgin queens. *J. Comp. Physiol.*, In press.
- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., WHITT T.V., TEMPLE N., 1980.- Monogyny and polygyny in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 73, 658-661.
- FREE J.B., 1955.- The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies. *Brit. J. Anim. Behav.*, 3, 147-153.
- HEMMLING C., KOENIGER N., RUTTNER F., 1979.- Quantitative Bestimmung der 9-oxodecensäure im Lebenszyklus der Kapbiene (*Apis mellifera capensis* Escholtz). *Apidologie*, 10, 227-240.
- HOLDOBLER B., 1962.- Zur Frage der Oligogynie bei *Camponotus ligniperda* Latr. and *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). *Z. Angew. Entomol.*, 49, 337-352.
- HUBER F., 1792. *Nouvelles observations sur les abeilles*. Paris, Genève, 2 vol.

- KERR W.E., 1969.- Some aspects of the evolution of social bees. *Evolut. Biol.*, 3, 119-175.
- LOFGREN C.S. , BANKS W.A., GLANCEY B.M., 1975.- Biology and control of imported fire ants. *Ann. Rev. Entomol.*, 20, 1-30.
- LUSCHER M., 1952.- Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtieren bei der Termiten *Kaloterme flavicollis* Fabr. *Z. Vergl. Physiol.*, 34, 123-141.
- MICHENER C.D., 1974.- *The Social Behavior of Bees*. Harvard Univ. Press Cambridge, Mass.
- PARDI L., 1948.- Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* , 21, 1-13.
- RUTTNER F., 1977.- The problem of the Cape bee (*Apis mellifera capensis* Escholtz): Parthenogenesis- size of population- evolution. *Apidologie*, 8, 281-294.
- SAKAGAMI S.F., 1954.- Occurrence of an aggressive behavior in queenless hives, with considerations on the social organization of honeybee. *Insectes Soc.*, 1, 331-343.
- SILVA D.L.N. da, ZUCCHI R. and KERR, 1972.- Biological and behavioral aspects of the reproduction in some species of *Melipona*. *Anim. Behav.*, 20, 123-132.
- STARR C.K. , 1979.- Origin and evolution of insect sociality: a review of modern theory. In *Social Insects I.*, 35-79. ed. H.R. HERMANN, Academic Press, New York.
- WEST-EBERHARD M.J., 1969.- The social biology of polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool.*, Univ. Mich., N°. 140, 1-100.
- WILSON E.O., 1971.- *The Insect Societies*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- WILSON E.O., 1975.- *Sociobiology* . Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- WILSON E.O., 1982.- Of insects and man. In *The Biology of social Insects* M.D. BREED, C.D. MICHENER, and H.E. EVANS eds. Westview Press, Boulder, Colorado, 1-3.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 19-25, Ed. SF. UIEIS. Press Univ. Paris 12 (1984)

IDIOSYNCRASIE LORS DU DEMENAGEMENT DE *MYRMICA RUBRA* L.  
(HYMENOPTERA FORMICIDAE)

par

Martine ABRAHAM, Jean-Louis DENEUBOURG et Jacques M. PASTEELS

Departement de Biologie Animale  
et  
Service de Chimie Physique II  
Faculté des Sciences, Université de Bruxelles  
8-1050 Bruxelles

Résumé: L'activité de 57 ouvrières a été suivie au cours de 10 séries de 5 tests de déménagement au rythme d'un par jour. On montre l'existence d'une idiosyncrasie qui se maintient sur une période d'environ 3 mois; son alteration coïncide avec l'éclosion de jeunes ouvrières. L'idiosyncrasie paraît peu influencée par la mise au travail temporaire des fourmis normalement moins actives.

Mots-clés: *Formicidae*, *Myrmica rubra*, déménagement, polyéthisme, idiosyncrasie.

Summary: Idiosyncrasy during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L.

The individual activity of 57 workers was followed during nest-moving experiments (10 sets of 5 daily tests over a period of 3 months). The workers were chosen from a mother colony as foragers of the same pigmentation. The division of labour amongst the workers with regard to carrying activity in moving follows an exponential distribution. The carrying behavior is stochastic; hence, it is not possible to characterize each individual by a measurement of its idiosyncrasy. Nevertheless, idiosyncrasy has been measured by dividing the workers into two groups according to their level of activity during the first set of moving. A coefficient is defined, based on the probability that an average ant will start carrying during a unit measure of time. This parameter may be used to differentiate the two group's activity, which are seen to remain distinct for a period of about 3 months. This difference was only temporarily affected by a set of experiences during which the workers of the 2 groups moved separately. After 3 months, the 2 group's activity becomes more or less identical, concordantly with the eclosion of numerous young workers.

Key-words: *Formicidae*, *Myrmica rubra*, nest-moving, polyethism, idiosyncrasy.

#### INTRODUCTION

Chez les insectes sociaux, la division du travail la mieux comprise est celle qui dépend de castes morphologiques ou résultant d'un polyéthisme fonction de l'âge des individus. Cependant, il semble qu'au sein d'une même caste, les ouvrières manifestent indépendamment de leur âge des différences marquées d'activité (idiosyncrasie) dont la signification dans l'organisation du travail de la société reste mal comprise. Tout au plus a-

t-il été démontré chez certaines espèces que cette idiosyncrasie peut être modifiée de manière adaptative selon les circonstances. Il existerait une régulation sociale dont les mécanismes restent obscurs et telle que l'activité des ouvrières dépend de la composition de la société et des tâches à réaliser (MEUDEEC, 1977; LE ROUX et LE ROUX, 1979).

Si la division du travail liée à l'âge des ouvrières est bien établie chez *Myrmica rubra*, espèce monomorphe, (WEIR, 1958), l'éventuelle existence d'une idiosyncrasie des ouvrières reste peu analysée (ABRAHAM, 1980). Cet aspect de la division du travail est abordé ici en observant l'activité individuelle des ouvrières au cours d'expériences de déménagement. Celui-ci a été choisi car, d'une manière ou d'une autre, toutes les ouvrières doivent y participer.

En particulier, nous nous sommes posé les questions suivantes:

1. *Peut-on reconnaître une idiosyncrasie des ouvrières et comment peut-on la mesurer?*
2. *Quelle est sa stabilité au cours du temps?*
3. *Comment une expérience préalable influence-t-elle la réalisation des tâches?*

#### MATERIEL ET METHODES

La colonie expérimentale, constituée à partir d'une société d'environ 1000 fourmis, comporte 57 ouvrières, 2 reines, et environ 120 unités de couvain. Les ouvrières ont été choisies le plus identiques possible (fourrageuses de même teinte). Les fourmis sont marquées individuellement. Sur un fin fil métallique, noué autour du pétiole on a enfilé une rondelle de plastique coloré. Le nid, constitué d'une boîte de Pétri ( $\varnothing$ : 3cm), est installé sur une aire de 20x20 cm, reliée à une seconde aire de même dimension par un pont de 20cm de longueur. Les fourmis ont toujours accès à l'ensemble du dispositif.

Le déménagement est initié en déversant tout le contenu du nid dans une petite enceinte située sur le bac II. Pour éviter la dispersion du couvain par les ouvrières affolées, la colonie est maintenue dans cette enceinte pendant 15 minutes. Au terme de ce délai, l'enceinte est enlevée, et l'exploration commence quasi immédiatement. On note l'identité de chaque fourmi franchissant le pont, le moment, ainsi que le type de passage (passage simple, transport de larve, de nymphe...). Ces conditions expérimentales apparemment brutales ont pour avantage essentiel d'obtenir un déménagement complet de la société dans des temps raisonnables.

On impose à la colonie 10 séries de 5 déménagements se succédant à raison de 1 par jour. Après la première série (E), la colonie est divisée en deux sous-groupes: A+ (plus actives), et A- (moins actives) (voir § suivant); chacun sera soumis indépendamment à 5 déménagements. La colonie est ensuite refusionnée, et participe à 9 séries de déménagements F1 à F9, s'échelonnant à plusieurs semaines d'intervalle. L'ensemble des expériences s'étale sur une période de 225 jours, de octobre 1981 à juin 1982.

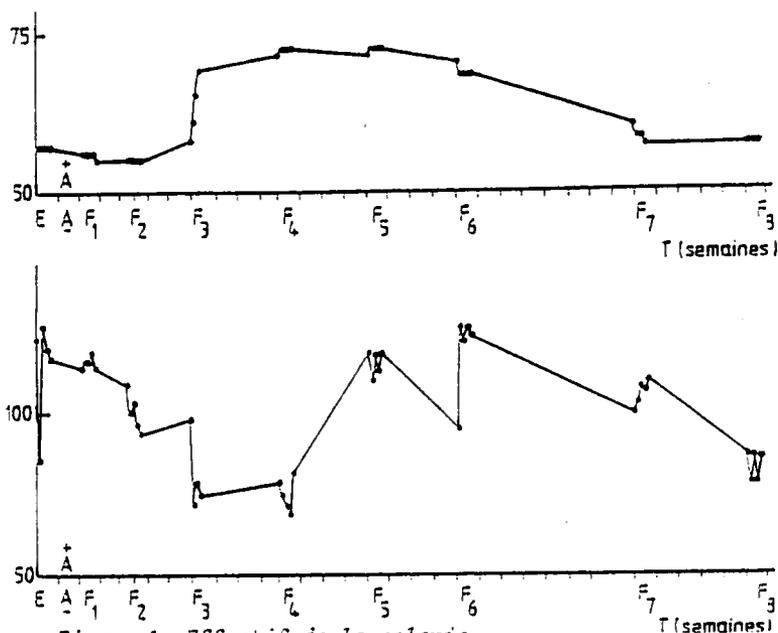


Figure 1: Effectif de la colonie

- 1a. Nombre d'ouvrières
- 1b. Nombre de transports (couvain + adultes),  
donnant une bonne estimation de la quantité de couvain.

La fig.1 illustre les modifications de composition de la colonie au cours du temps. Des ouvrières éclosent peu avant les tests F3. La mortalité est comparable au sein des 2 groupes d'ouvrières. Avant les tests F5, on ajoute du couvain, compensant ainsi les larves qui se sont métamorphosées.

## RESULTATS

### CINETIQUE DU DEMENAGEMENT

Malgré les conditions expérimentales drastiques, le déménagement reste structuré (fig. 2). On reconnaît les phases principales d'un déménagement induit en modifiant progressivement les conditions du nid (ABRAHAM & PASTEELS, 1980):

1. EXPLORATION: caractérisée par le passage d'ouvrières ne transportant pas de couvain.
2. TRANSPORTS: Aux passages simples s'ajoutent des transports, de couvain essentiellement. Le flux de transport s'accélère au cours du temps. Cette phase se termine avec l'épuisement du tas de couvain.
3. PHASE FINALE: Les ouvrières recherchent et transportent couvain et adultes égarés.

Les groupes et les comportements d'invitation caractéristiques d'un recrutement commencent à apparaître avant la fin de la phase d'exploration. Par rapport au déménagement étudié

précédemment, la durée du processus est considérablement raccourcie, tant au niveau de l'exploration que des transports.

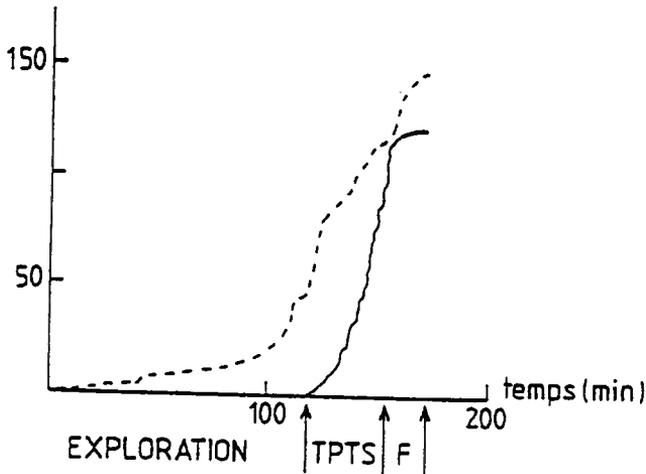


Figure 2: Dynamique d'un déménagement. Cumulative des passages avec transport (---) et sans transport (—).  
TPT: transport, F: phase finale de l'exploration.

#### IDIOSYNCRASIE

Le nombre de transports effectués par les fourmis lors d'un déménagement montre une très grande variabilité entre individus. En sommant les performances individuelles au sein d'une série de 5 manipulations, on peut construire un histogramme donnant le pourcentage d'ouvrières appartenant à des classes d'activité croissante. On retrouve l'allure exponentielle de la distribution décrite précédemment (ABRAHAM, 1980). Cette distribution résulte-t-elle de différences intrinsèques entre les animaux? Il y a alors idiosyncrasie. L'alternative supposerait que tous les individus possèdent des potentialités identiques (exactement les mêmes matrices de transitions comportementales). La distribution exponentielle résulterait alors simplement du hasard et des contraintes agissant sur l'ensemble de la société. Pour tenter de répondre à cette question, nous avons suivi les performances de chaque fourmi dans l'ensemble des déménagements imposés à la colonie. L'absence d'idiosyncrasie se verrait confirmée par des distributions aléatoires des performances, tandis qu'inversement un déterminisme absolu se traduirait par une constance remarquable de celles-ci. Comparons les rangs des individus classés d'après le nombre de transports effectués. Le test de Kendall (SIEGEL, 1956) appliqué aux 5 manipulations de chaque série montre ( $p < 0.005$ ) que les performances ne sont pas distribuées au hasard. Il y a donc idiosyncrasie, en tous cas sur une courte période de temps (5 jours). L'information ainsi obtenue reste

cependant vague. En effet, 1. On ne sait pas comment l'idiosyncrasie se distribue au sein de la population; porte-t-elle sur toute la société ou sur quelques individus aux particularités extrêmes? 2. Le nombre de transports est un paramètre composite conditionné en tous cas par le moment de mise au travail de l'individu et son rythme d'activité.

Plusieurs résultats (qui seront développés dans une publication ultérieure) convergent dans le même sens pour montrer qu'au niveau individuel, l'idiosyncrasie selon le rythme est négligeable. D'autre part, le flux de transport à chaque instant (nombre de transports/minute) est proportionnel au nombre d'ouvrières entrées en activité. On peut donc négliger les effets d'accélération globale.

C'est donc le moment de leur mise au travail qui caractérise au mieux les fourmis. Ce paramètre n'est cependant mesurable que si toutes les ouvrières se mettent effectivement en activité, ce qui n'est envisageable que sur une manipulation de durée infinie. L'équation (I) décrit l'évolution temporelle du nombre de fourmis actives:

$$A = \alpha(N-A)$$

où A est le nombre de fourmis actives au temps t et N le nombre total de fourmis.

L'ajustement de cette équation aux données expérimentales permet de déterminer la valeur de  $\alpha$ . Etant donné l'aspect stochastique du comportement, il est illusoire ici de vouloir caractériser chaque individu mais par contre on peut définir des groupes dont on suivra les performances moyennes. Dans cette étude, les ouvrières sont redistribuées en 2 groupes égaux suivant les scores atteints au terme de la première série de déménagements. Chaque groupe est caractérisé par un  $\bar{t}_i$  pour chaque déménagement et un  $R_i = \bar{t}_i / (\bar{t}_1 + \bar{t}_2)$   $i=1,2$  est calculé sur la moyenne des 5 déménagements d'une série. La figure 3 donne l'évolution de ces rapports au cours des 3 mois.

En raison de la définition même des groupes, les différences sont marquées lors de la première série. On constate qu'elles résistent à l'expérience de fission-refusion et se maintiennent en s'amenuisant pendant 3 mois environ. Cette homogénéisation des deux groupes a lieu à un moment (F3) où la composition sociale est perturbée par la naissance de nombreuses ouvrières. Celles-ci commencent à transporter dès la série F4. En F3 survivaient trop peu d'ouvrières des 2 groupes originaux et les valeurs obtenues sont peu fiables.

#### CONCLUSIONS

Le travail n'est pas réparti également entre ouvrières de même classe d'âge d'une société monomorphe. Cette disparité est due en partie à des caractéristiques intrinsèques des ouvrières (idiosyncrasie). S'il est sans doute illusoire de vouloir mesurer l'idiosyncrasie au niveau de l'individu, par contre, il est possible de reconnaître des groupes d'ouvrières plus actives et d'autres moins actives.

Lors de la série de test effectués sur la colonie

scindée, les ouvrières les moins actives doivent déménager, et donc travailler. Par contre, certaines ouvrières classées parmi les actives ne travaillent pas. Cette expérience forcée des moins actives et cette "mise au repos" partielle des ouvrières les plus actives n'a eu qu'une influence temporaire sur l'activité des ouvrières après réunion des groupes.

La différence entre les 2 groupes d'ouvrières s'observe encore après trois mois, ce qui suggère une très grande stabilité de l'idiosyncrasie. Elle tend à s'estomper au cours du temps, parallèlement à un changement démographique de la société, dû à l'apparition de nouvelles ouvrières. De nouvelles analyses pourront préciser les relations entre les 2 phénomènes et la redistribution des tâches. Quelle que soit la composition sociologique de la société, la distribution des tâches garde une allure exponentielle, observée aussi chez d'autres espèces (MOGLICH et HOLLOBLER, 1974; LENOIR et ATAYA, 1984). Celle-ci reste à expliquer à l'aide du modèle dynamique dont les éléments ont été exposés ici.

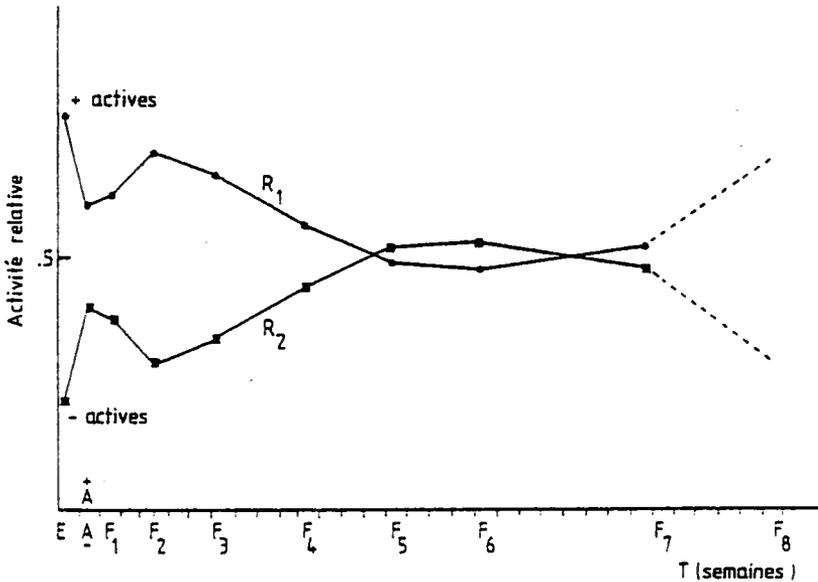


Figure 3: Mesure relative de l'activité de transport au cours des tests successifs.

## Références

- ABRAHAM M., PASTEELS J.M., 1980.- Social behaviour during Nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.). *Insectes sociaux*, 27, 127-147.
- ABRAHAM M., 1980.- Comportement individuel lors de déménagements successifs chez *Myrmica rubra* L. C.R. *UIEIS* set française- Lausanne, 7-8 septembre 1979, 17-19.
- LENOIR A., ATAYA H., 1983.- Polyéthisme et répartition des niveaux d'activité chez la fourmi *Lasius niger* L. Z. *Tierpsychol.*, sous presse.
- LE ROUX A.M., LE ROUX G., 1979.- Activité et agressivité chez des ouvrières de *Myrmica laevinodis* Nyl. (Hym. Form.). Modification en fonction du groupement et de l'expérience individuelle. *Insectes Sociaux*, 26, 354-363.
- MEUDEC M., 1977.- Le comportement de transport du couvain lors d'une perturbation du nid chez *Tapinoma erraticum*. Rôle de l'individu. *Insectes Sociaux*, 4, 97-125.
- MÖGLICH M., HÖLLEBLER B., 1974.- Social carrying behaviour and Division of Labour during Nest-Moving in ants. *Psyche*, 81, 219-236.
- SIEGEL S., 1956.- *Non parametrical Statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill Kogakusha- 312 pp
- WEIR J.S., 1958.- Polyethism in workers of the Ant *Myrmica*. *Insectes Sociaux*, 4, 97-125.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 27-30, Ed. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

## POLYETHISME ET COMPORTEMENTS DE RELATION CHEZ LES FOURMIS

par

Annie BONAVIDA-COUGOURDAN et Laurence MOREL

Département de Psychophysologie Comparée. Institut de Neurophysiologie  
et Psychophysologie

C.N.R.S.- INP 7- 31, Chemin Joseph-Aiguier  
13402 Marseille Cédex 09.

**Résumé:** Le polyéthisme ne concerne pas seulement la fonction sociale des ouvrières. Il se manifeste aussi dans les interactions trophallactiques ainsi que dans les interactions agressives qui mettent en jeu une ouvrière immature ayant subi une privation sociale précoce. Ces faits ont été mis en évidence chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop.

**Mots-clés:** polyéthisme, trophallaxie, comportement agonistique, ontogénèse, *Formicidae*, *Camponotus*.

**Summary:** Polyethism and interactive behaviour in ants.

The polyethism does not only concern the various tasks of workers in the colony. It also appears in the behaviour of workers that perform trophallactic contacts or in the agonistic behaviour involving a socially deprived callow worker. This is evidenced here in *Camponotus vagus* Scop.

**Key-words:** polyethism, trophallactic behaviour, agonistic behaviour, ontogeny, *Formicidae*, *Camponotus*.

Les ouvrières de Fourmis exercent dans leur société des fonctions différentes qui peuvent, du moins dans les vues classiques, être mises en relation avec l'âge des individus et certaines de leurs caractéristiques anatomiques et physiologiques. Nous montrons ici que les ouvrières qui effectuent des tâches différentes, placées dans une même situation d'interaction, trophallactique ou agonistique, ne se comportent pas de la même manière: le polyéthisme apparaît dans les interactions sociales et non pas seulement dans la répartition des tâches.

Notre étude a porté sur *Camponotus vagus* Scop. (Formicinae). Nous avons analysé les conduites des ouvrières âgées appartenant à deux sous-castes fonctionnelles: -des récolteuses prélevées dans l'espace extérieur là où est déposée régulièrement la nourriture, et -des nourrices prélevées à l'intérieur du nid alors qu'elles soignent le couvain. Ont été étudiées également, dans leur relation avec des ouvrières âgées, des immatures âgées de quelques heures à quinze jours, à partir de la sortie du cocon.

### A. POLYETHISME ET COMPORTEMENT TROPHALLACTIQUE

Le comportement de l'ouvrière dans une relation trophallactique a été étudié en fonction de ses caractéristiques propres et de celles de sa partenaire: l'état d'immaturité éventuel, la fonction sociale exercée par chacune. Nous avons enregistré pendant toute la durée du contact la succession des différentes positions et mouvements d'antennes constituant des unités comportementales qui ont été définies précédemment pour la donneuse et pour la receveuse (BONAVIDA-COUGOURDAN, 1983)

1- Pour l'étude des contacts trophallactiques entre ouvrières âgées, 2 types de tests ont été réalisés: les uns (210) entre ouvrières récolteuses, les autres (95) entre une ouvrière nourrice qui est donneuse et une ouvrière récolteuse, qui est receveuse.

a.- Pour ces deux types de contacts trophallactiques, nous avons observé une grande variabilité dans les successions des unités comportementales de la donneuse: dès que ces successions comptent plus de 4 actes (cas le plus fréquent), elles sont toutes différentes. La variabilité des successions est plus élevée quand la donneuse est une récolteuse (157 successions différentes sur 210 contacts étudiés) que s'il s'agit d'une nourrice (59 successions différentes sur 95 contacts). La différence entre les rapports (187/210 et 59/95) est hautement significative ( $t = 5,51$ ). Cette variabilité moins grande quand la donneuse est une nourrice peut être mise en relation avec le fait que celle-ci manifeste, au cours d'un contact, moins de changements d'actes, moins de répétitions d'actes qu'une donneuse récolteuse: dans 29% des successions, le contact trophallactique entre une nourrice et une récolteuse ne comporte qu'une seule unité comportementale; c'est le cas seulement pour 2% des contacts si les deux partenaires sont des récolteuses.

b.- Nous avons comparé, d'autre part, les fréquences d'apparition des différentes unités comportementales de la donneuse selon qu'elle est récolteuse ou nourrice. Cette comparaison a été faite tout d'abord sans tenir compte du rang de l'acte, puis pour l'acte initial, enfin pour l'acte final. Dans les trois cas, les différences entre nourrices et récolteuses sont hautement significatives (test du  $\text{Khi}^2$ ). Il faut souligner que la manifestation d'un acte particulier, l'acte 7 (BONAVITA-COUGOURDAN, 1983), qui peut être interprété comme une tentative de rupture, est plus liée à la fonction sociale, récolteuse ou nourrice (c'est la récolteuse qui manifeste le plus souvent cet acte à la fin du contact), qu'au rôle temporaire de donneuse ou de receveuse (Ibid, BONAVITA-COUGOURDAN et MOREL)

2- Nous avons analysé des contacts trophallactiques entre une ouvrière âgée et une immature: la receveuse est une jeune ouvrière dont l'âge varie entre quelques heures et 9 jours, la donneuse, une nourrice (180 tests) ou bien une récolteuse (151 tests); ce dernier cas est expérimental, il ne correspond pas à une situation naturelle.

Il faut rappeler que l'activité antennaire de l'ouvrière âgée est différente selon qu'elle donne de la nourriture à une immature ou à une autre ouvrière âgée (MOREL, 1982, 1983 a) Nous avons constaté que la variabilité des séquences\* n'est pas différente (test  $t$ , n.s.) quelle que soit la fonction sociale de l'ouvrière qui donne à l'immature. Les fréquences d'apparition des actes ne sont pas différentes ( $\text{Khi}^2$ , n.s.) que les donneuses soient nourrices ou récolteuses, sauf en ce qui concerne la fréquence d'un seul acte (acte 6), rare d'ailleurs, en position finale. Le comportement d'une ouvrière âgée qui donne à une immature est donc pour l'essentiel indépendant de sa fonction sociale. Nous avons effectué la même analyse pour le comportement

de l'ouvrière immature en situation de receveuse face à une donneuse, récolteuse ou nourrice. Il n'apparaît pas non plus de différence significative, que l'on considère la variabilité des séquences ou la fréquence d'apparition des actes. Par conséquent contrairement à ce qui avait été observé chez la receveuse récolteuse (âgée), la possibilité de modulation du comportement de receveuse par la fonction sociale de la donneuse n'existe pas encore chez la jeune ouvrière de moins de 9 jours.

#### B. POLYETHISME ET COMPORTEMENT AGRESSIF

Les liens éventuels entre fonction sociale et comportement agonistique ont été étudiés lors d'interactions entre une ouvrière âgée et une immature de la même société, celle-ci ayant subi une privation sociale précoce (MOREL, 1982, 1983,a,b). Il était intéressant de rapprocher ces résultats de ceux qui viennent d'être indiqués pour l'activité trophallactique. La probabilité d'apparition de ce comportement agressif chez les deux partenaires, ouvrière immature et ouvrière âgée, ne dépend pas de la fonction sociale de cette dernière. Par contre, la fonction sociale de l'ouvrière âgée, récolteuse ou nourrice, est associée à des différences quant à la répartition temporelle et à l'intensité de son comportement agressif mais aussi celui de sa partenaire:

-quand l'ouvrière âgée est une nourrice, le comportement agressif des deux partenaires est peu intense et se limite aux premières minutes de la rencontre (tests de Wilcoxon significatifs)

-quand il s'agit d'une récolteuse, les manifestations agressives peuvent être plus marquées; elles se répartissent tout au long du test, sans qu'apparaissent d'habituations (test de Wilcoxon, n.s.).

#### C. CONCLUSION

Les relations interindividuelles étudiées, trophallactiques ou agressives, peuvent varier dans leur forme et leur intensité selon la fonction exercée par les ouvrières à l'intérieur de la société; ces variations dépendent à la fois de la nature de chacune des partenaires et du type de relation dans lequel elles sont engagées.

En ce qui concerne le comportement trophallactique la fonction sociale-récolteuse ou nourrice- intervient quand les partenaires sont des ouvrières âgées et cela à différents niveaux: variabilité des successions d'actes et fréquences d'apparition des différentes unités comportementales chez la donneuse, manifestation de l'acte qui correspond à une tentative de rupture du contact trophallactique chez la donneuse ou la receveuse. Par contre, la fonction sociale de la donneuse n'intervient pas quand la receveuse est immature.

Dans le comportement agressif, manifesté ici par suite de conditions expérimentales, la fonction sociale de l'ouvrière âgée module le comportement des deux individus engagés dans la relation agonistique, dans son intensité et sa répartition temporelle au cours du test. Il apparaît donc que la fonction

sociale qu'exerce une ouvrière est, dans une large mesure, associée avec la forme des relations qu'elle établit avec les autres membres de sa société. Le polyéthisme ne concerne pas seulement la fonction sociale des individus, il apparaît aussi dans les interactions sociales.

#### Références et notes

- \* Pour l'étude des séquences, seule la première occurrence de chaque acte est prise en compte alors que pour les successions, nous avons tenu compte de tous les actes apparus.
- BONAVITA-COUGOURDAN A.- 1983. Activité antennaire et flux trophallactique chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Insectes Soc.*, 30, 423-442.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., MOREL L.- Les activités antennaires au cours des contacts trophallactiques chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. ont-elles valeur de signal?, proposé pour publication.
- MOREL L., 1982.- Mise en place des processus de régulation du comportement agressif et de la reconnaissance entre ouvrière d'une société de *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae). In " *La communication chez les sociétés d'Insectes*"; A. de HARO, X. ESPADALER eds., Presses Universidad Autonoma de Barcelona, 127-136.
- MOREL L., 1983 a. Relation entre comportement agressif et privation sociale précoce chez les jeunes immatures de la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera: Formicidae), *C.R. Acad. Sci. Paris*, III, 296, 449-442.
- MOREL L., 1983 b.-*Contribution à l'étude des interactions sociales chez les jeunes ouvrières de Camponotus vagus Scop. Développement du comportement trophallactique et régulation de l'agressivité.*, Thèse du 3ème cycle, Marseille, 164 p.

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 31-37, Ed. SF JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

TECHNIQUES D'ETUDE DES SEQUENCES COMPORTEMENTALES  
APPLIQUEES A L'ANALYSE DU RECRUTEMENT ALIMENTAIRE  
CHEZ LES FOURMIS

par

Philippe CHAMPAGNE\*, Jean-Louis DENEUBOURG\*,  
Jean-Claude VERHAEGHE et Jacques M. PASTEELS

Departement de Biologie Animale

et

Service de Chimie Physique II \*

Faculté des Sciences

Université Libre de Bruxelles, B-1050 Bruxelles

(\* Boursier I.R.S.I.A)

Résumé: Le comportement de la recruteuse de *Tapinoma erraticum* est décrit quantitativement à l'aide d'un système d'équations stochastiques. Cette méthode s'avère prometteuse notamment dans la mesure du composant stochastique du comportement et de ses variations en fonction des conditions écologiques ou d'espèce à espèce. En particulier, il résulte de ce travail que la définition d'une séquence comportementale typique pour la présente espèce s'avère être une notion illusoire.

Mots-clés: *Tapinoma erraticum*, recrutement, diagramme séquentiel, séquences comportementales, modèles mathématiques, Formicidae.

Summary: Techniques for the study of behavioural sequences, applied to the recruitment in ants.

Classical stochastic equations are used to describe the sequential behaviour of *Tapinoma erraticum*'s recruiter. Three conditions have been analyzed: food source 1 M sugar, known substratum; food source 1 M sugar, unknown substratum;\*. From the observation of 25 ants, the matrix of transition probabilities has been computed. The transition processes are taken as first order Markov. The interest of this model is a measure of the noise in the recruiter behaviour, the determination of the relation between noise and ecological situation and interspecific comparisons

It appears that *T. erraticum* shows small variations in its observable behaviour from one condition to another. It results also from these first calculations that the concept of a typical behavioural sequence found in the literature for other species is for *T. erraticum* an illusion.

key-words: *Tapinoma erraticum*, recruitment, flow diagram, behavioural sequences, mathematical models, Formicidae.

#### INTRODUCTION

Les fourmis ont développé de multiples stratégies en vue d'une exploration optimale de leur milieu. Celle-ci implique différents comportements en relation avec l'écologie des espèces considérées. Des paramètres tels que population du nid, polycalie, agressivité, vitesse des fourmis, permanence des sources, régime alimentaire, ... doivent être pris en considération. La composante aléatoire du comportement joue elle aussi un rôle important (PASTEELS and al., 1982; DENEUBOURG and al., 1983).

\* food source 0.1 M sugar, unknown substratum.

Dans une large mesure, la récolte de la nourriture fait appel à des stratégies de recrutement classiquement répertoriées selon trois modes: tandem, groupe et masse. Cependant il a été démontré que deux de ces modes peuvent chez certaines espèces se succéder de manière progressive au cours du recrutement (VERHAEGHE, 1982; DE GEYTER, 1982). Nous considérons cette classification comme idéalisée, les trois modes se distribuant selon un continuum.

Deux approches complémentaires sont utilisées pour analyser le recrutement. D'une part, l'étude au niveau individuel essaie de fractionner et de déterminer les mécanismes mis en jeu. D'autre part, celle au niveau de la société. Dans le présent travail, nous analysons le comportement individuel d'une ouvrière de *Tapinoma erraticum* découvrant une source de nourriture.

#### METHODES

Les fourmis sont disposées dans un nid d'observation de façon à pouvoir suivre en permanence un individu quelconque (VERHAEGHE, 1982). Nous avons considéré les aires topographiques et temporelles suivantes:

- Aire de récolte avant entrée au nid;
- Périphérie du nid avant entrée au nid;
- Intérieur du nid;
- Périphérie du nid après sortie du nid;
- Aire de récolte après sortie du nid.

La périphérie du nid et le nid occupent approximativement la moitié du bac d'élevage. L'autre moitié forme l'aire de récolte, qui selon qu'elle est recouverte\* ou non, constitue de ce fait un substrat connu ou inconnu. Au cours de l'observation la recruteuse peut revenir à la nourriture à plusieurs reprises. Un cycle est défini comme la succession des comportements manifestés par la recruteuse à partir du moment où elle découvre la source jusqu'au moment où elle y revient en ayant transité par le nid.

Trois conditions expérimentales sont étudiées:

Source saccharose 1 M sur substrat neuf; source saccharose 1 M sur substrat connu; source saccharose 0.1 M sur substrat neuf.

Nous avançons l'hypothèse que toute transition comportementale ne dépend que du comportement de départ (chaîne de Markov d'ordre 1). Il s'en suit que les résultats sont agencés en une matrice de probabilité de transition carrée, dont le diagramme séquentiel donne une représentation graphique.

#### Diagramme séquentiel

Le bruit semble relativement important mais il est impossible à ce niveau d'en avoir une mesure ou une interprétation (fig.1).

Le diagramme séquentiel forme un réseau d'enchaînement des comportements duquel il est impossible de déduire une séquence aboutissant à la description d'une chaîne comportementale typique.

#### Analyse du réseau comportemental à l'aide d'un modèle

Afin d'essayer d'obtenir une mesure de la composante probabiliste du comportement de la recruteuse, de dégager des paramètres permettant de décrire de manière synthétique les séquences comportementales et de procéder à des comparaisons

\* d'une feuille de papier calque avant l'expérience

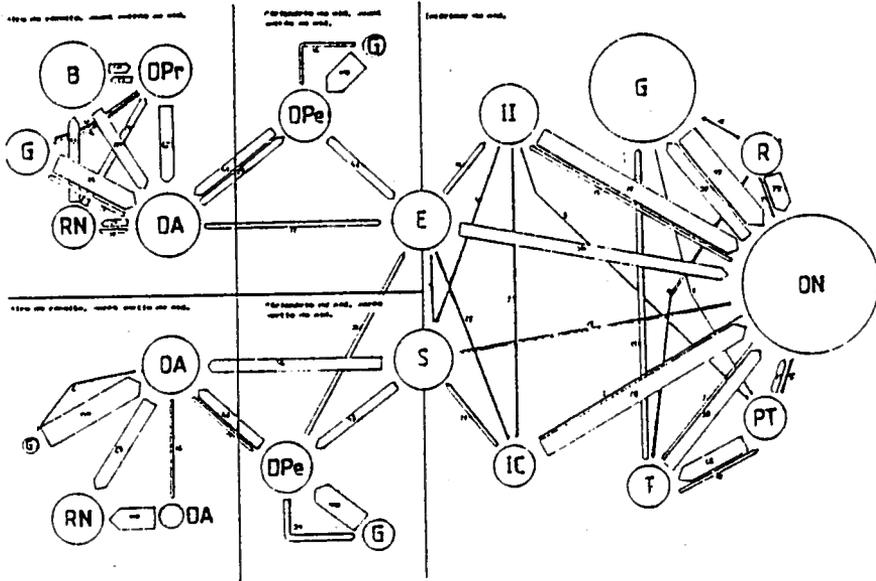


Figure 1: diagramme séquentiel de *T. erraticum*:

Conditions expérimentales: source 1 M saccharose, substrat connu. Légende des actes: B:boire; Dpr, DA, Dpe et DN: déplacement respectivement à proximité de la source, sur l'aire de récolte, à la périphérie du nid et dans le nid; II et IC: invitation individuelle et collective; PT et T position de trophallaxie et trophallaxie; G: autonettoyage; RN: retour à la nourriture; E et S: entrée du nid et sortie du nid; R: reconnaissance; A: arrêts. L'épaisseur des flèches est proportionnelle aux probabilités de transition. Celles-ci sont données (multipliées  $\times 100$ ) par les chiffres au-dessus des flèches.

interspécifiques, nous avons établi un système d'équations stochastiques. Ce modèle décrit de manière séquentielle, étape par étape, le comportement de la recruteuse en considérant les actes comme instantanés. Une description temporelle, prenant en compte la durée de vie des actes a été également développée, mais nous ne traitons ici que du mode séquentiel.

#### Probabilité comportementale

Soit  $p_{ni}$  la probabilité qu'à la même étape la recruteuse manifeste le comportement  $i$ :

$$p_{ni} = \sum_{j=1}^n p_{n-1,j} \Psi_{ji} \quad (1)$$

ou  $\Psi_{ji}$  est la probabilité de transition de  $j$  vers  $i$ . L'acte

l est le comportement de départ (boire) et k l'acte retour à la nourriture en fin de cycle.

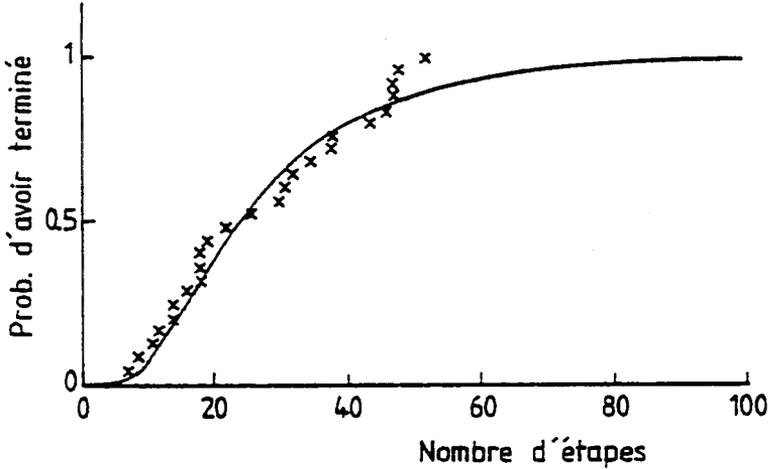


Figure 2: Probabilité d'avoir terminé le cycle à la nième étape. Conditions expérimentales source 1 M saccharose, substrat connu.

$p_n = \sum_{i=1}^{k-1} p_{ni}$  est la probabilité de présenter un acte quelconque à la nième étape et  $1 - p_n$  celle d'avoir terminé le cycle à cette étape. (fig.2).

L'accord entre les résultats expérimentaux et théoriques montre que le modèle reproduit l'expérience et que l'hypothèse markovienne est une bonne approximation.

Séquences comportementales et leur probabilité

La probabilité de réalisation d'une séquence quelconque peut être calculée à partir de la matrice des probabilités de transitions comportementales. La probabilité d'une séquence particulière allant de 1 à k en m étapes en passant par les actes a,b ... est donnée par:

$$Q = \Psi_{1a} \Psi_{ab} \Psi_{bc} \dots \Psi_{xk}$$

La figure 3 donne le classement des probabilités des séquences (limité arbitrairement aux séquences de probabilité supérieure à  $10^{-4}$ ) et la probabilité cumulée de celles-ci. Chaque séquence a une probabilité de réalisation maximale très faible ( $10^{-3}$ ) et la probabilité cumulée des quelques 300 séquences les plus probables n'atteint pas 0.1. Ce calcul prédit que 90% des observations possibles seront donc constituées d'une multitude de séquences de probabilité excessivement faible.

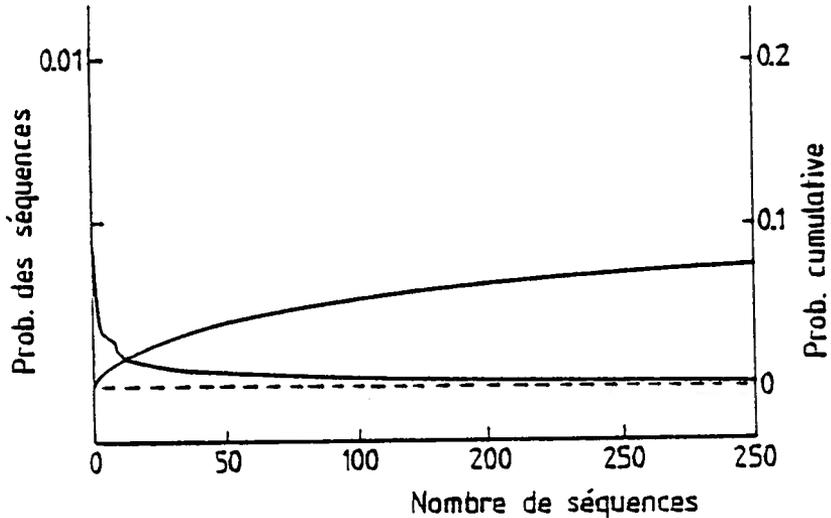


Figure 3: Probabilité des séquences et probabilité cumulative.  
Conditions expérimentales: source 1 M saccharose,  
substrat connu.

Signalons que pour *T.erraticum* une séquence très probable est généralement constituée d'un nombre minimum d'actes (pratiquement ceux nécessaires pour terminer le cycle, et que certains comportements importants dans le déroulement du recrutement (par exemple l'invitation) peuvent ne pas y être présents. Une séquence très probable n'est donc pas nécessairement une séquence plus efficace que les autres.

#### Entropie de la séquence comportementale de la recruteuse

Une mesure de l'aspect stochastique du comportement de la recruteuse peut être obtenue à partir du calcul de l'entropie en fonction du déroulement du cycle (fig.4).

#### Entropie

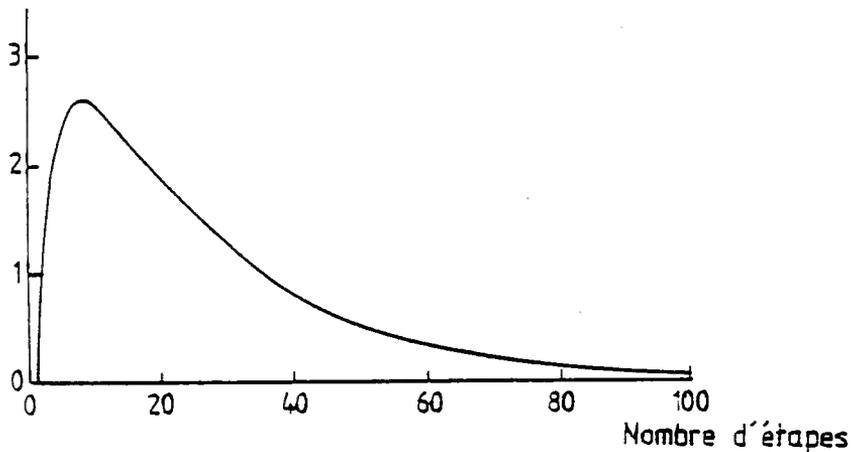


Figure 4: Evolution séquentielle de l'entropie.  
Conditions expérimentales: source 1 M de saccharose,  
substrat connu.

Nous avons utilisé la formule de Shannon pour la calculer. L'entropie dans ce contexte n'est pas associée à l'idée de transfert d'information mais est simplement une mesure du caractère stochastique du comportement de la recruteuse.

Nous constatons, en regardant la figure 4, une augmentation rapide du désordre et de l'imprévisibilité du système jusqu'à un maximum se situant aux environs de la huitième étape, qui correspond au nombre minimum de pas pour terminer le cycle. Le système gagne dès lors plus ou moins rapidement en prévisibilité, en fonction des caractéristiques de la matrice des probabilités de transition. L'intérêt essentiel d'un tel calcul est de disposer d'une fonction simple permettant des comparaisons entre différentes conditions expérimentales ou interspécifiques. La comparaison des résultats obtenus par cette méthode montre que le comportement de la recruteuse de *T. erraticum* présente de très faibles variations pour les trois situations expérimentales étudiées.

#### DISCUSSION

Cette méthode, au même titre que les autres, est sensible à la définition de l'éthogramme (nombre d'actes différents) qui peut influencer la valeur de l'aspect probabiliste du comportement de la recruteuse. Des comparaisons interspécifiques nécessitent donc des définitions semblables. Il est à remarquer qu'une définition trop fine des comportements (=définition d'un nombre élevé) est préférable car dans l'analyse on peut toujours procéder à des regroupements. De nombreux auteurs auteurs se limitent à l'utilisation d'un petit nombre d'actes, considérés a priori comme essentiels pour le bon déroulement du recrutement, les conduisant ainsi à une description qualitative "déterministe". De plus la méthode nécessite évidemment un nombre minimum de manipulations ( les tests de fiabilité sont en préparation), et une homogénéité la plus grande possible entre les individus, étant donné que la matrice des transitions comportementales est l'addition des matrices présentées par chaque individu. Enfin cette technique offre l'avantage de poser une seule hypothèse: celle que nous sommes face à un processus de transition markovien de premier ordre.

#### CONCLUSIONS

*Tapinoma erraticum* semble peu sensible aux variations de la richesse de la source de nourriture, et à la connaissance préalable du substrat. D'autres tests confirment ces constatations (Ph. Champagne, en prép.). Il s'agit d'une espèce opportuniste ce qui est confirmé d'une part par sa grande propension à déménager, et d'autre part par nos connaissances sur son comportement d'affouagement en présence d'autres espèces de fourmis occupant la même niche. En effet *T. erraticum* n'entre pas en compétition physique avec ces espèces (observations personnelles). Le peu de sensibilité à la concentration de la nourriture peut paraître surprenant. N'oublions cependant pas que cette analyse ne porte que sur la partie visible du comportement et n'apporte aucune information sur le rôle de la piste, fondamental dans le recrutement de masse.

L'aspect stochastique du comportement des recruteuses chez cette espèce semble revêtir une importance considérable. Le résultat le plus évident qui ressort de cette analyse est l'absence de toute séquence particulière qui se détacherait du réseau comportemental. Une multitude de séquences, toutes plus ou moins équiprobables et à faible probabilité sont possibles. Les études en cours portant sur d'autres espèces vont dans le même sens mais font apparaître des espèces plus déterministes et des séquences typiques alors que pour *T. erraticum* la séquence type est un mythe.

REMERCIEMENTS: Nous tenons à remercier Messieurs les Professeurs Prigogine et Nicolis pour les discussions fructueuses qui nous ont permis de mener à bien ce travail.

#### Références

- DENEUBOURG J.L., PASTEELS J., VERHAEGHE J.C., 1983.- Probabilistic behaviour of ants: A strategy of errors? *J. Theor. Biol.* à paraître.
- DE GEYTER A., 1982.- *Le recrutement alimentaire chez Leptotroch Uni-fasciatus (Hym. Formicidae): étude comportementale et dynamique.* Mémoire de licence, U.L.B., Bruxelles.
- PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C. and DENEUBOURG J.L., 1982.- The adaptative value of probabilistic behavior during food recruitment in ants: experimental and theoretical approaches. In "*The Biology of Social Insects*". M.D. BREED, C.D. MICHENER et H.E. EVANS eds., Westview Press Boulder, Colorado, 297-301.
- VERHAEGHE J.C., 1982.- Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, 29, 67-85.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 39-47, Ed SF. MIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

PREMIERE APPROCHE DES MODALITES DU RETOUR AU NID CHEZ  
LES OUVRIERES CHASSERESSES D'ODONTOMACHUS TROGLODYTES SANTSCHI  
(FORMICIDAE, PONERINAE)

par

A. DEJEAN, D. MASENS, K. KANIKA, M. NSUDI, et M. BUKA.

Département de Biologie-Chimie. I.S.P.Kikwit, Zaïre

(Projet C.N.R.S. Biodynamique des sols tropicaux).

Résumé: Le retour au nid des ouvrières pourvoyeuses d'*O. troglodytes* est direct. Il s'appuie sur une orientation où la perception de la pente et la direction de la source de lumière dominant. Il n'y a pas utilisation de pistes ni vraisemblablement, de repères topographiques visuels proches. On a observé un marquage du territoire par dépôt de produits d'origine anale. Ce marquage joue un rôle sur le comportement de l'ouvrière qui rentre au nid. Les pourvoyeuses ont une excellente mémoire et sont capables de se rendre directement vers un groupe de proies après avoir été soumises à une série de déplacements déclenchés par une expérimentation.

Mots-clés: *Odontomachus*, *Ponerinae*, orientation, retour au nid.

Summary: First approach of the homing procedure by foraging workers of *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae Ponerinae).

The workers of *O. troglodytes* hunt alone and, probably forage randomly. Their homing is direct and they are guided by the origin of the available light source and the angle of the immediate slope. There is no utilisation of trail nor visual topographical reference mark. The society territory is marked by deposition of anal products released, by the workers. When a worker comes back to the nest, its passage in a place where territorial marking is removed is disturbed when it leaves the nest to seek a group of prey. We have no good explanation for interpreting this phenomenon.

The worker have a very good memory in regards to their orientation. For example, if we displace the artificial nest during the worker's search of a group of prey, the worker returns to the initial site of the nest. Then it begins a search for the nest, sets the prey on the ground and resumes its for the new location of the nest. When it finds the nest, the worker return directly for the prey which it had left and directly takes it back to the nest. After having deposited the prey in the nest, the worker is able to return directly from the new site of the nest to the group of prey.

Key-words: *Odontomachus*, *Ponerinae*, orientation, homing.

#### INTRODUCTION

Chez de nombreuses espèces de fourmis prédatrices, les ouvrières pourvoyeuses chassent individuellement. La prédation se divise ici en trois grandes phases: la recherche des proies, la capture et le retour au nid. Ces trois phases sont liées à une notion de rentabilité énergétique qui dans le cas des

fourmis est très favorisée par une quatrième phase: le recrutement des congénères. En ce qui concerne la prédation chez de nombreuses espèces on ne rencontre cette quatrième phase que dans de très rares cas. Dans les conditions optimales d'exploitation du milieu le retour au nid doit être direct, c'est ce que nous avons pu voir dans de nombreux cas chez *Odontomachus troglodytes* (DEJEAN 1982)

#### MATERIEL ET METHODE

*Odontomachus troglodytes* est une Ponerinae très répandue en Afrique tropicale humide (révision du genre: BROWN 1976), que l'on trouve facilement en pleine forêt dans la région de Kikwit au Zaïre. Les ouvrières mesurent près de 1 cm de long et possèdent des yeux bien développés. Les termites constituent leurs principales proies.

Pour ce travail nous avons utilisé cinq dispositifs expérimentaux constitués d'une table de 80x60 cm. Certains dispositifs sont recouverts d'un vitrage permettant d'effectuer au feutre le relevé exact du déplacement des fourmis. La surface des tables est recouverte de papier calque qui constitue l'aire de chasse divisée en carreaux de 10x10 cm. Les nid où se trouve la société comprend un tube à essai dont le fond est garni de coton humide débouchant dans une boîte de 8 cm de diamètre sur 10 cm de hauteur, constituant l'anti-chambre. Les observations pour chaque nid sont effectuées tous les 4 jours, rythme d'approvisionnement des sociétés. Les proies sont soit des ouvriers *Cubitermes* (3 à 4mm), soit des sauterelles (15mm). Elles sont disposées à une distance de 60 à 70 cm du nid à des endroits différents d'une fois à l'autre.

Pour l'enregistrement des observations nous avons ronéotypé des fiches sur lesquelles l'aire de chasse divisée en carreaux est représentée. Lors de observations du déplacement d'une ouvrière, nous reproduisons sur une fiche l'image approximative de ce déplacement. Les problèmes que nous nous posons permettent de se contenter de cette approximation pour la plupart des cas, sinon, nous utilisons les systèmes recouverts d'un vitrage. Toutes les ouvrières de la société sont marquées en fonction de leur sous-caste. Les pourvoyeuses sont connues individuellement afin d'éviter les interférences. Quand une ouvrière trouve une proie, nous retirons les autres ouvrières se trouvant sur l'aire de chasse. Elles sont réintroduites après l'expérience.

#### RESULTATS

##### I- Comparaison des trajets "aller" (recherche des proies) et retour au nid (fig.1).

a/ Petites proies: ouvrières de *Cubitermes* (48 cas).- Dans tous les cas, le trajet retour est différent du trajet aller.- Il dure moins longtemps que l'aller ( de quelques secondes à 2 minutes ,contre 10 à 40 minutes).- Il est plus court que l'aller et dans 83% des cas il fait moins de la moitié.- Il peut être effectué presque en ligne droite (46%) ou être très direct bien que légèrement sinueux (31%). Toutefois, il peut comporter une ou plusieurs boucles (21%). -Il y a une nette variation inter-individuelle. Certaines ouvrières rentrent au nid de façon très directe dans toutes les observations qui les concernent.

b/ Grosses proies: sauterelles (30 observations). -Le retour dure beaucoup plus longtemps que précédemment, de l'ordre de 5 à 10 minutes.-L'ouvrière tire la proie et se déplace donc en marche arrière alors que pour les petites proies, elle se déplace en marche avant. Pour 86,6% des situations, l'ouvrière doit se réorienter en cours de route. Elle abandonne alors sa

proie, part en marche avant et effectue un "tour" pouvant la conduire au nid (33,3% des cas). Ensuite elle reprend sa proie et rectifie sa trajectoire pour regagner le nid. Ce manège peut se répéter à deux reprises (13,3%). Le retour en ligne droite ou très direct n'a jamais été observé. Il est toujours assez sinueux.

### II. Inversion de la pente lorsque la pourvoyeuse chargée de sa proie rentre au nid.

Pente inférieure à 10% (24 cas): nous n'avons noté aucune modification du comportement. Pente de l'ordre de 30% (10 cas): dans tous les cas au moment de l'inversion de pente, l'ouvrière fait demi-tour, puis, effectue une recherche qui semble être de type aléatoire en ayant ou non déposé sa proie en route.

### III-Mise en place d'un obstacle entre les proies et le nid (fig.2a).

a/-Protocole:41 essais où un obstacle constitué par une règle de 50 cm de long pour 1 cm de hauteur est placé à mi-chemin entre le groupe de termites et le nid pendant que la pourvoyeuse capture une proie.

#### b/ Résultats:

-Au retour vers le nid, la pourvoyeuse dépose sa proie au sol, dès la rencontre de l'obstacle (90% des cas). Ensuite, elle contourne l'obstacle, longe ou non l'autre bordure puis effectue un "tour" d'orientation pouvant la conduire au nid (86,5% des cas). L'ouvrière revient ensuite à l'obstacle, le contourne, retrouve la proie, la prend en charge, fait demi-tour et arrive à l'extrémité de l'obstacle. De là, elle va directement au nid en utilisant un chemin qu'elle n'a jamais employé.

-Pour des cas restants on trouve soit une recherche de "type aléatoire", après rencontre de l'obstacle et dépôt de la proie, (7,3%) soit un contour de l'obstacle, proie maintenue entre les mandibules et une recherche du nid sinuose mais semblant orientée (2,5%).

### IV-Évolution des itinéraires d'une ouvrière effectuant une série d'aller-retour après la découverte d'un groupe de proies.

a/ L'aire de chasse est libre (34 cas).

Tous les cas sont semblables. Lors du 1er retour au nid, l'ouvrière qui ramène la 1ère proie emprunte un trajet plus ou moins direct. Ensuite, globalement, les trajets que l'on rencontre montrent une amélioration croissante tendant vers la ligne droite.

b/ Un obstacle est disposé sur l'aire de chasse (3 cas fig.2).

Il s'agit de la suite de l'expérience précédente. -Pour 6 essais, lors du deuxième trajet aller, l'ouvrière va directement vers l'obstacle (perpendiculairement à ce dernier) le longe, et de là va directement vers les proies. Au retour, on a un processus symétrique. -Pour les 2 essais restants, lors du 2ème aller, l'ouvrière a franchi l'obstacle. - En aucun cas nous n'avons observé l'itinéraire le plus court. - Quand on retire l'obstacle, dans tous les cas l'ouvrière a regagné directement soit le nid soit les proies.

### V- Brouillage d'un éventuel système de repères olfactifs (pistes, traces suivies ou ponctuelles, marquage territorial).

a/ Protocole: pendant que la pourvoyeuse capture une proie, nous disposons une feuille de papier calque (21x30 cm) de texture identique à celle qui constitue le substrat de l'aire de chasse, en travers de l'axe nid-proies.

b/ Résultats (fig. 3)

1°/-Dans 86% des situations l'ouvrière monte tout d'abord sur la feuille de papier en gardant sa trajectoire, sur une distance variable. Ensuite, elle rebrousse chemin, longe ou contourne la feuille, son mode de déplacement montrant une nette perturbation. Elle finit par regagner le nid.- Dans 7% des observations, l'ouvrière contourne la feuille de papier sans monter dessus.- Dans les 7% restants, l'ouvrière franchit la feuille de papier comme si rien n'était.

2°/-On laisse la feuille de papier durant plusieurs aller et retour (12 observations) (fig. 3b).-Pour les trajets "aller", l'ouvrière franchit la feuille de papier en gardant sa trajectoire initiale (10 cas) ou, parfois (2 cas) l'évite comme s'il s'agissait d'un obstacle. -Pour les trajets retour, les proportions s'inversent. L'ouvrière généralement évite la feuille de papier (11 fois) sinon, elle la franchit (1 fois).

3°/- On retire la feuille de papier (11 observations, fig. 3c). -A l'aller, dans tous les cas la fourmi franchit l'emplacement où se trouvait la feuille de calque. - Au retour, dans trois situations, elle évite cet emplacement.

#### VI-Rotation de la source de lumière par rapport à l'aire de chasse.

a/ Protocole: Nous avons fait pivoter l'aire de chasse de 180°. le système expérimentale étant placé dans une pièce éclairée par une seule face. L'éclairage est perpendiculaire à l'axe nid-proie (33 observations).

b/ Résultats: Dans 91% des observations l'ouvrière a poursuivi sa trajectoire, ne se rendant pas compte que le substrat pivotait. Ainsi, elle arrive dans une zone où elle devrait rencontrer le nid. On la voit alors circuler lentement en palpant le sol de ses antennes, son trajet devenant sinueux. Plus ou moins vite, elle pose la proie et reprend sa recherche, sur un parcours "en rosette" repassant par la proie (10 fois), ou, directement sur un parcours qui correspond à un déplacement de "type aléatoire". Quand elle finit par trouver le nid, elle revient directement à la proie et la ramène tout aussi directement. Pour les 9 observations restantes, la pourvoyeuse chargée de sa prise pivote avec la table et arrive au nid où elle dépose la proie.

#### VII- Rôle d'un repère topographique: déplacement du nid.

a/ Protocole: pendant qu'une pourvoyeuse découvre un groupe de proies, nous déplaçons le nid d'une vingtaine de centimètres par rapport à l'axe position initiale du nid-proies. On suppose que ce nid dont l'antichambre fait 5 cm de diamètre pour 10 cm de hauteur, placé sur une aire de chasse plane constitue un repère topographique bien visible (48 observations).

b/ Résultats (fig. 4):-Dans 94% des cas, nous observons la succession d'actes suivante: l'ouvrière regagne l'emplacement initial du nid. A ce moment là, elle cherche sur place en effectuant un déplacement lent et sinueux, et en palpant le sol. Vient ensuite le dépôt de la proie puis une nouvelle recherche où l'on retrouve souvent au début un déplacement "en rosette",

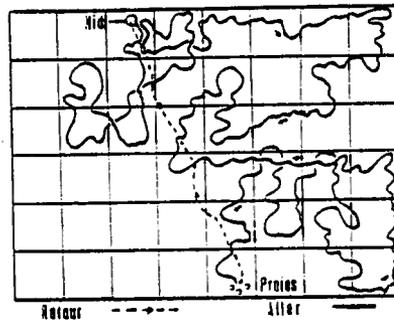


Fig. 1: Trajet de recherche de proies avec retour presque en ligne droite (22 cas sur 48 soit 45,8%).

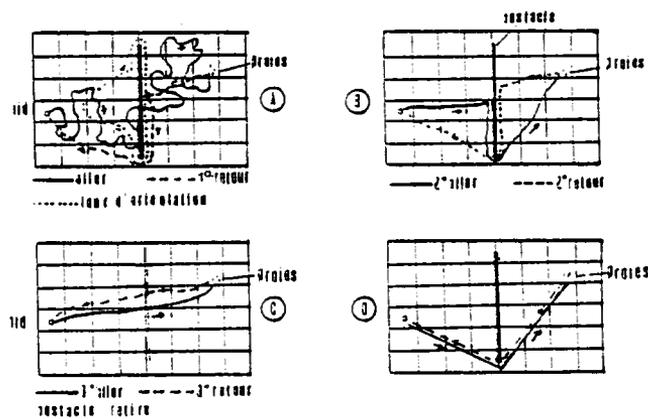


Fig. 2: Enregistrement d'une série d'allers et retours d'une ouvrière soumise à un test: on a placé un obstacle entre le nid et le groupe de proies au moment où elle découvrait ces dernières.  
 a/ Enregistrement du premier trajet aller.  
 b/ 2ème aller et 2ème retour, l'obstacle est maintenu.  
 c/ L'obstacle est enlevé.  
 d/ hypothèse du trajet le plus direct non observée.

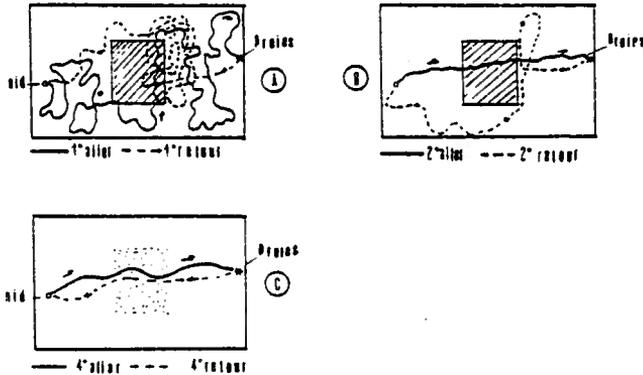


Fig.3: Disposition d'une feuille de papier vierge, de la même texture que celle qui recouvre l'aire de chasse, entre le nid et le groupe de proies, au moment où une ouvrière découvre ces dernières.

a/ Premier retour. L'ouvrière monte sur la feuille de papier en gardant sa trajectoire, puis, se montre perturbée et finit par contourner cette feuille.

b/ Au 2ème aller, la feuille de papier est franchie comme si de rien n'était (10 cas sur 12), alors qu'au 2ème retour, elle est évitée (11 cas sur 12).

c/ Après retrait de la feuille de papier, dans tous les trajets aller (11 cas sur 11), l'ouvrière va directement vers les proies, alors que pour les trajets retour, elle ne le fait que 8 fois sur 11. Pour les trois cas restants, elle évite l'emplacement de la feuille de papier.

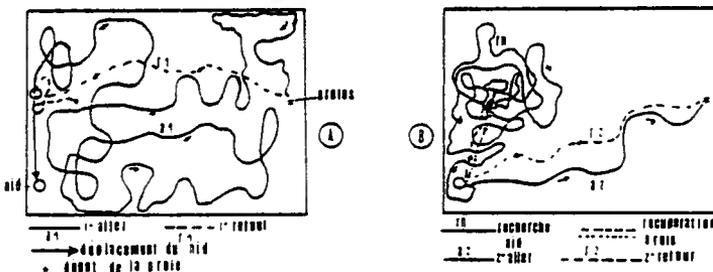


Fig.4: Déplacement du nid pendant que l'ouvrière découvre un groupe de proies.

a/ Trajet de recherche puis premier retour. Dépôt de la proie quand l'ouvrière ne retrouve pas le nid.

b/ L'ouvrière après avoir retrouvé le nid revient directement chercher la proie qu'elle vient de déposer et la ramène au nid. Ensuite, elle se rend directement au nouvel emplacement du nid jusqu'au groupe de proies.

repassant par la proie, puis un itinéraire de "type aléatoire". Quand le nid est atteint (entre 10 et 45 minutes), l'ouvrière revient directement à la proie qu'elle ramène au nid selon un trajet tout aussi direct. Après avoir déposé la proie dans le nid, l'ouvrière se rend alors directement au groupe des proies de départ puis rentre au nid tout aussi directement. - Dans 2% des cas, nous avons rencontré une variante où l'ouvrière effectue deux dépôts successifs de proies. - Pour les 4% restants, l'ouvrière garde la proie entre les mandibules pendant toute la durée de la recherche du nouvel emplacement du nid. - Lors d'un essai supplémentaire, l'expérience a été répétée trois fois de suite sur une ouvrière, c'est à dire que lorsque l'ouvrière revient au nid avec une 2ème, puis une 3ème proie, celui-ci a été déplacé. Chaque fois nous avons trouvé la séquence avec dépôt de proie. l'ouvrière ne s'égarait pas et était capable d'effectuer des trajets directs dès qu'elle retrouve les nouveaux emplacements du nid successifs.

#### DISCUSSION ET CONCLUSION

A notre connaissance peu de travaux ont été effectués sur l'orientation chez les Ponerinae. FRESNEAU (communication personnelle) parle d'une orientation visuelle et d'une navigation par rapport à la canopée chez *Pachycondyla apicalis*.

Nos chasseresses qui effectuent une recherche des proies qui semble être de type aléatoire ont un comportement tout à fait comparable à celui des exploratrices connues classiquement, qui, d'après JANDER et DAUMER (1974) ont une orientation primaire (utilisation de stimuli externes). L'orientation secondaire étant utilisée par les ouvrières recrutées suivant une piste.

L'orientation primaire fait appel à plusieurs critères dont:

- 1°.- Repères visuels lointains (orientation par rapport à la source de lumière). BRUN fait faire demi-tour à des *Lasius niger* et des *Myrmica* en utilisant un écran et un miroir (in Raigner 1952). SUDD (1967) fait effectuer une rotation du système d'élevage où se déplacent des *Myrmica rubra*. Cette expérience, que nous avons reprise, permet de mettre en évidence l'utilisation de repères visuels lointains préférentiellement à celle de repères topographiques proches chez les ouvrières, qui conservent leur cap. Les *Odontomachus* font de même.
- 2°.- Repères topographiques proches.  
Ils sont généralement utilisés par les exploratrices d'espèces à "psychisme très bien développé" comme les *Myrmecocystus* (Formicinae) (expérience de Cornetz in RAIGNER 1952).
- 3°.- Evaluation des distances.  
Elle est généralement mise en évidence par la rotation du système d'élevage. Quand les ouvrières d'*Odontomachus troglodytes* ont parcouru une distance correspondant au trajet proies-nid, elles changent de comportement: leur trajet devient sinueux alors qu'il était direct, leur vitesse de déplacement décroît, leurs antennes palpent le sol. Cette évaluation de la distance par les fourmis est connue. RAIGNER (1952) nous cite SANTSCHI à ce sujet ainsi que BRUN pour qui ce "sens" repose sur l'enregistrement des

répétitions successives des mouvements musculaires. Il y aurait aussi mémorisation de tous les actes (virages, montées...etc). A ce sujet, SUDD (1967) parle de sens "cinoesthétique", JANDER et DAUMER (1974) d'orientation endocrinétique. Que faut-il penser de cela?

- 4°.- Les repères territoriaux sont connus chez une Formicinae du genre *Oecophylla* (HOLLDÖBLER et WILSON 1977) et chez une Ponerinae du genre *Rhytidoponera* (HASKINS et HASKINS 1977). IL y a un dépôt anal contenant une phéromone territoriale. Ces dépôts sont effectués au hasard sur le sol des aires de chasse des nids d'élevage. Nous avons observé le même phénomène chez *O. troglodytes*. Les marques sont bien distinctes et sont d'autant plus clairessemées que l'on s'éloigne du nid lors des premiers jours de l'installation de la société sur une aire de chasse. Ensuite, le territoire étant limité, cela n'est plus perceptible. Dans la nature, par contre on pourrait ainsi avoir un gradient d'odeurs à reconstituer après chaque pluie. En introduisant une feuille de calque piège sur l'aire de chasse où le territoire est bien marqué, nous perturbons l'ouvrière qui fait la navette entre le nid et un groupe de proies, durant les trajets retour, rarement durant les trajets aller. Nous ne savons pas interpréter cette différence.
- 5°.- Utilisation des pistes: Nous n'avons pas observé d'établissement de véritables pistes, mais il n'est pas exclu qu'il n'y ait dépôt de traces par contact des pattes sur le sol. Cela pourrait fournir une explication pour les trois cas (sur 11) où une ouvrière après avoir fait la navette entre le nid et un groupe de proies en présence d'une feuille de calque en travers de l'axe nid-proies, évite l'emplacement où se trouvait cette feuille après qu'on l'ait retirée.
- 6°.- Tournoiements de Turner: D'après cet auteur (in RAIGNER 1952), les ouvrières exploratrices qui rentrent au nid, arrivées dans une zone proche de ce dernier, effectuent des tournoiements qui leur permettent de retrouver l'entrée du nid. Nous n'avons observé cela qu'après une intervention expérimentale (retrait du nid, rotation de l'aire de chasse).
- 7°.- Utilisation de la pente: Le résultat observé chez *O. troglodytes* est classique. SUDD (1957) compare l'utilisation de la pente à celle des repères visuels lointains.
- 8°.- La mémoire des ouvrières est mise en évidence par la dernière expérimentation. JANDER (1957) a montré, chez un *Camponotus*, une mémoire visuelle de 5 jours.

En conclusion les ouvrières d'*O. troglodytes* sont capables de s'orienter pour rentrer au nid. Elles utilisent plusieurs facteurs comme la perception de la pente et de repères visuels lointains. Les repères visuels topographiques proches n'auraient pas de rôle. Les ouvrières procédant au marquage de leur territoire. L'odeur du territoire joue un rôle sur le comportement. Dans la chasse, les ouvrières n'utilisent pas de pistes pour le retour au nid. Nous avons pu mettre en évidence

une stratégie permettant à l'ouvrière de se réorienter à la suite d'une perturbation du milieu. Deux actes principaux se retrouvent constamment: le dépôt de la proie et le "tour d'orientation" avant de revenir chercher la proie. Cette stratégie est très liée à la mémoire de l'insecte.

#### Références

- BOVET P., 1981.- Modèles aléatoires de l'exploration. *Bull. S.F.E.C.A.*, 1, 11-18.
- BOVET P., 1983.- Analyse et modèle de trajets exploratoires de fourmis. *Bull. S.F.E.C.A.*, 2, 33-39.
- BROWN W.L. jr, 1976.- Contribution toward a reclassification of the Formicidae. VI. Ponerinae tribe Ponerini, sub-tribe *Odontomachus*. *Stud. entomol. Bras*, 19, 67-171
- DEJEAN A., 1982.- *Quelques aspects de la prédation chez les fourmis de la tribu des Dacetini (Formicidae-Hyrmicinae)* Thèse doc. Etat Toulouse, 263 p.
- HASKINS C.P., HASKINS E.F., 1983.- Situation and location specific factors in the compatibility response in *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Psyche*, 90, 163-174.
- HÖLLEDOBLER B., WILSON E.O., 1977.- Weaver ant: social establishment and maintenance of territory. *Science*, 195, 900-902.
- JANDER R., DAUMER K., 1974.- Guide line and gravity orientation of blind termites foraging in the open (Termitidae: Macrotermes, Hospitalitermes). *Insectes Soc.*, 21, 45-69.
- JANDER R., 1957.- Visual orientation, woodants. *Z. vergl. Physiol* 40, 162-238.
- RAIGNER A., 1952.- *Vie et moeurs des fourmis*. Payot, 221 p.
- SUDD S.H., 1967.- *An Introduction to the behaviour of ants*. Edward Arnold publishers, 200 p.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 49-56, Ed. SF-UIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

EXPLOITATION DE SOURCES DE NOURRITURE PAR MESSOR STRUCTOR  
INTERACTION AVEC DEUX AUTRES ESPECES DE FOURMIS (HYM. FORMICIDAE)

par

Christian DELALANDE et Alain LENOIR

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie-Faculté des Sciences  
Parc de Grandmont, F-37200 Tours

Résumé: L'étude du comportement de récolte réalisée en été a permis de mettre en évidence une orientation préférentielle vers certaines sources de nourriture et une évolution dans l'exploitation des diverses sources de nourriture, avec une réorganisation de l'activité des diverses sorties de la colonie. Les interactions entre *Messor*, *Formica rufibarbis* et *Tetramorium caespitum* révèlent une complémentarité entre les trois espèces dans l'exploitation de ce milieu.

Mots-clés: *Messor*, *Formicidae*, récolte alimentaire, *Formica*, *Tetramorium*, rythme circadien.

Summary: Exploitation of different food sources by *Messor structor*. Interaction with two other species of ants (Hym. Formicidae).

Food collection was studied on one big colony in Touraine (France) during august 1983, with two types of food sources: 6 distributors supplied each morning and 1 natural area covered with Gramineae. The daily rhythm indicated a diurnal activity with a falling activity during the hottest hours. It was observed that the different food sources were not exploited on the same rate and that the exploitation of the sources evolved during the observation period, with a reorganisation of the activity of the different holes of the colony. *Formica rufibarbis* and *Tetramorium caespitum* present complementary strategies for the exploitation of this habitat.

Key-words: *Formicidae*, *Formica*, *Messor*, *Tetramorium*, food-collection, circadian rhythm.

Ce travail, réalisé pendant l'été 1983 a pour but d'étudier l'activité de récolte chez la fourmi moissonneuse *Messor structor*. On a abordé aussi les relations entre cette espèce et deux autres fourmis abondantes dans le même habitat.

MATERIEL ET METHODES

Le terrain choisi se situe à Saché (Indre et Loire). Il s'agit d'une cour abritée, dont le sol est en grande partie dénudé, dans laquelle vit une colonie de *M. structor* comportant de nombreuses sorties. Pour l'écologie et la structure du nid de cette espèce on se référera aux travaux de DELAGE (1968).  
Dispositif expérimental

5 distributeurs de graines sont placés sur l'aire de récolte (Fig. 1). Une aire, A1, recouverte de Graminées, *Digitaria sanguinalis*, est limitée par une bande de plastique. Les *Messor* y accèdent par deux orifices distants de un mètre l'un de l'autre. Dans chaque distributeur, et à chaque orifice, on place une cellule photovoltaïque reliée à un enregistreur graphique, permettant

de comptabiliser automatiquement et en continu l'activité des fourmis. Chaque matin à 8h30, on retire les graines restant de la veille et, on place 90 graines de Ray-Grass dans chaque distributeur.

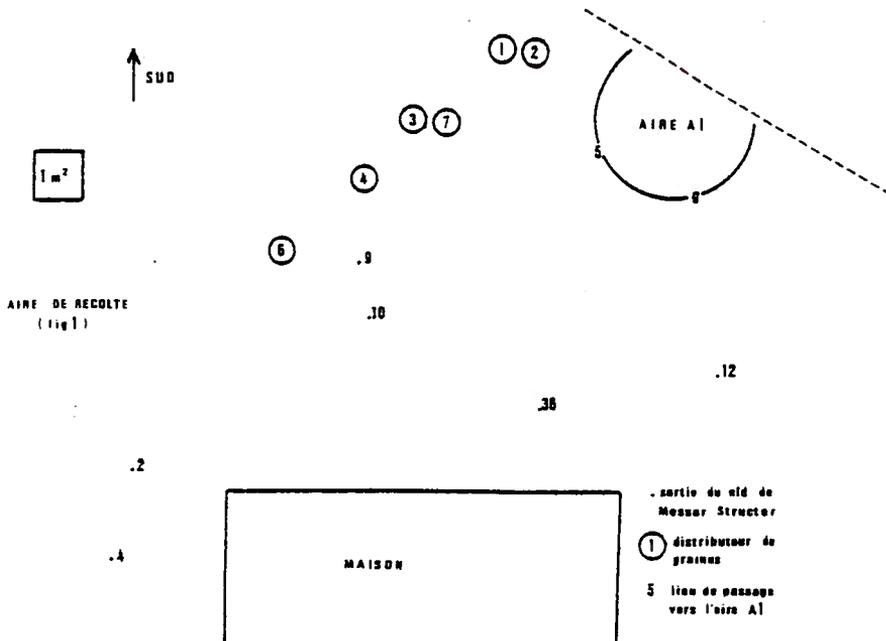


Figure 1: Plan de l'aire de récolte  
 \* sortie du nid de Messor structor  
 ① distributeur de graines avec le numéro de la cellule  
 ⑤ -lieux de passage vers l'aire A1 (n° de la cellule)

Les données recueillies sont les suivantes: fréquence de passage des Messor dans chaque distributeur et vers l'aire A1; nombre de graines récoltées par distributeur; nombre de Formica et Ietramorium caespitum présentes sur l'aire de récolte; graines et insectes récoltés par Formica et Ietramorium; activité des Messor par sortie; température au sol; humidité ambiante.

#### RESULTATS

I- Activité des Messor par distributeur et vers l'aire A1 (fig.2)

Les 20 et 21 Août, on observe une augmentation de l'activité vers l'aire A1; le passage n°5 est beaucoup plus fréquenté que le passage n°9. Ces fourmis proviennent des sorties 9 et 10. Les 22, 23, 24 Août, on observe une baisse de fréquentation du passage n°5; l'activité s'oriente de façon préférentielle

vers les distributeurs 3,4,6,7 et le passage n°9. Les données recueillies à chaque sortie nous indiquent que les fourmis se dirigeant vers les distributeurs 3,4,6,7 proviennent des sorties 9 et 10 les fourmis se dirigeant vers le passage n°9 proviennent de la sortie 36. Les 27 et 28 Août l'activité des *Messor* s'oriente vers les distributeurs 1 et 2 qui n'étaient pas exploités auparavant. On assiste ainsi, entre les 15 et 31 Août à une nouvelle répartition de l'activité au sein de la colonie: les fourmis provenant de la sortie 36, exploitant l'aire A1; les fourmis provenant des sorties 9 et 10, exploitant les distributeurs 1,2,3,4,6 et 7.

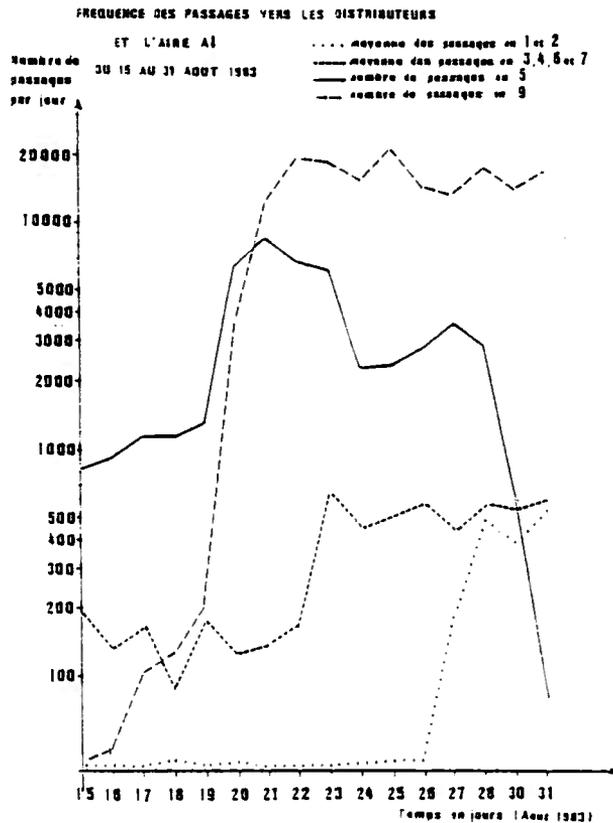


Figure 2: Fréquence des passages vers les distributeurs et l'aire A1 du 15 au 31 Août 1983

## II-Récolte des graines dans les distributeurs

Du 15 au 22 Août, 15% à 5% des graines sont récoltées en moyenne par distributeur par jour (distributeurs 3,4,6 et 7). A partir du 23 Août, toutes les graines sont récoltées dans les distributeurs. Du 15 au 26 Août, aucune graine n'est récoltée dans les distributeurs 1 et 2. A partir du 29 Août toutes les graines sont récoltées dans ces deux distributeurs. On remarquera que la phase préalable de prospection dans les distributeurs 3,4,6 et 7 n'apparaît pas pour les distributeurs 1 et 2.

## III- Activité des *Messor* les 24 et 25 Août.

On présente ici l'activité sur deux journées consécutives à titre d'exemple (fig.3,4,5 et 6).

### a) Influence de la température

On observe une baisse d'activité lorsque la température au sol est supérieure à 26°C.

### b) Activité sur l'aire A1

C'est à dire une source de nourriture continue. L'activité est importante de 8h à 22h, faible de 22h à 8h du matin. On observe donc un rythme circadien diurne.

### c) Activité vers les distributeurs

Le 24 Août, la découverte des graines en 3,4,6 et 7 a lieu à peu près simultanément mais l'activité de récolte s'oriente de façon préférentielle vers les distributeurs 3 et 7. Le temps de latence entre l'exploitation des distributeurs 3 et 7 et des distributeurs 4 et 6 semble confirmer l'influence de la température au sol sur l'organisation de la récolte. En outre, si l'on compare l'activité par distributeur les 24 et 25 Août et compte tenu des 2 facteurs: distance distributeur-nid et distributeurs groupés ou isolés; on peut supposer que l'attractivité des sources de nourriture varie en fonction des conditions du milieu.

En effet le 24 Août la récolte débute par les distributeurs 3 et 7, le 25 Août, elle débute par les distributeurs 4 et 6. On observe que l'activité vers les distributeurs persiste après la récolte des graines.

A partir de ces quelques données, nous pouvons mettre en évidence deux aspects: une orientation préférentielle vers certaines sources de nourriture et une modification de l'activité à l'intérieur du nid, qui permettent de caractériser l'ajustement de la colonie à l'environnement. Cependant si l'activité de récolte des *Messor* est influencée par les conditions du milieu, en particulier la température au sol ou l'état des graines, on peut mettre en avant le rôle joué par les relations interspécifiques.

## IV- Occupation du site par les 3 espèces

Dans le but d'établir le régime alimentaire de *Messor*, *Formica rufibarbis* et *Tetramorium caespitum*, nous avons observé pendant cinq jours tous les transports de proies et de grains par les 3 espèces. Nous pouvons dresser le schéma provisoire de la figure 7 en sachant qu'il ne tient pas compte d'éventuels transports d'aliments liquides dans le jabot, qui ne pourraient guère exister que pour les *Formica* exploitant éventuellement des pucerons en dehors de l'aire étudiée.

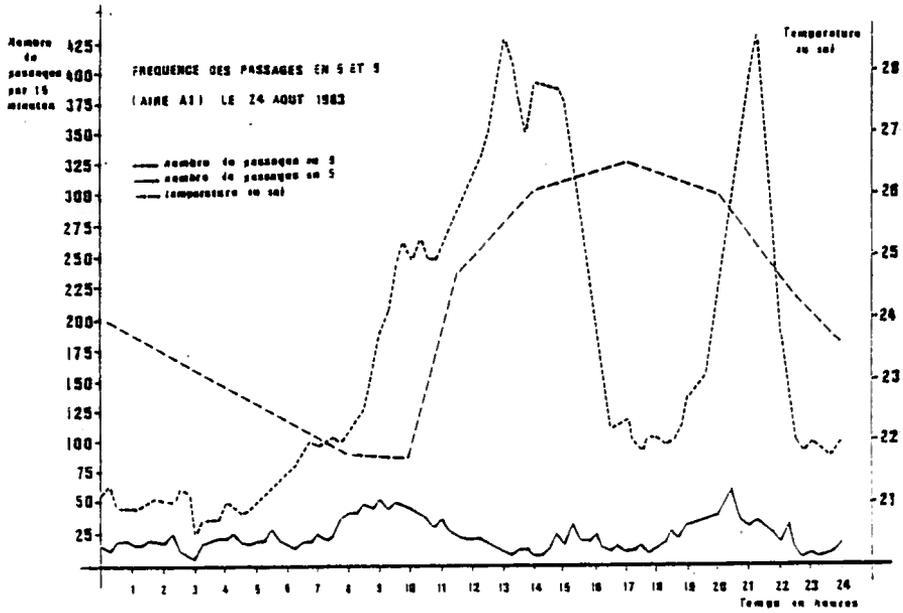


Figure 3: Fréquence des passages en 5 et 9 (Aire 1) le 24 Août 1983

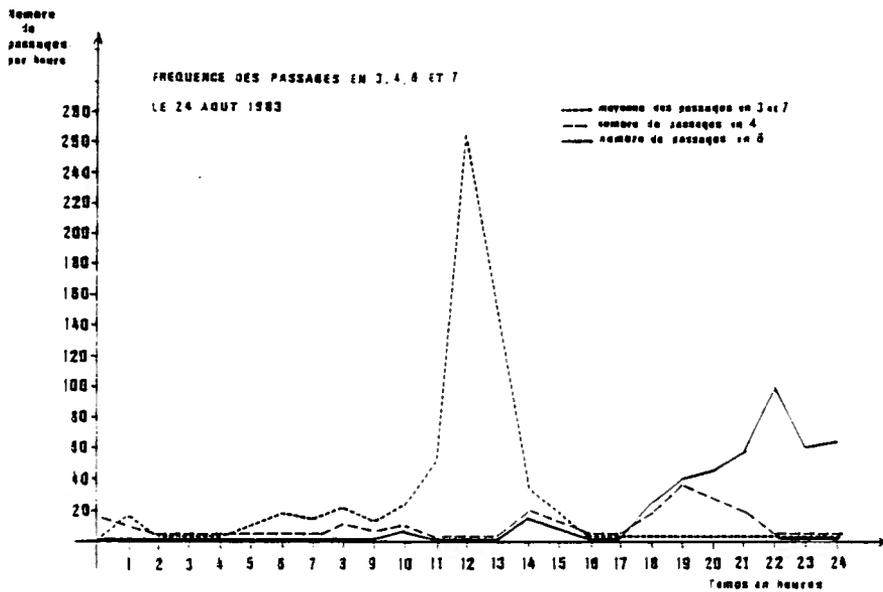


Figure 4: Fréquence des passages en 3, 4, 6 et 7 le 24 Août 1983

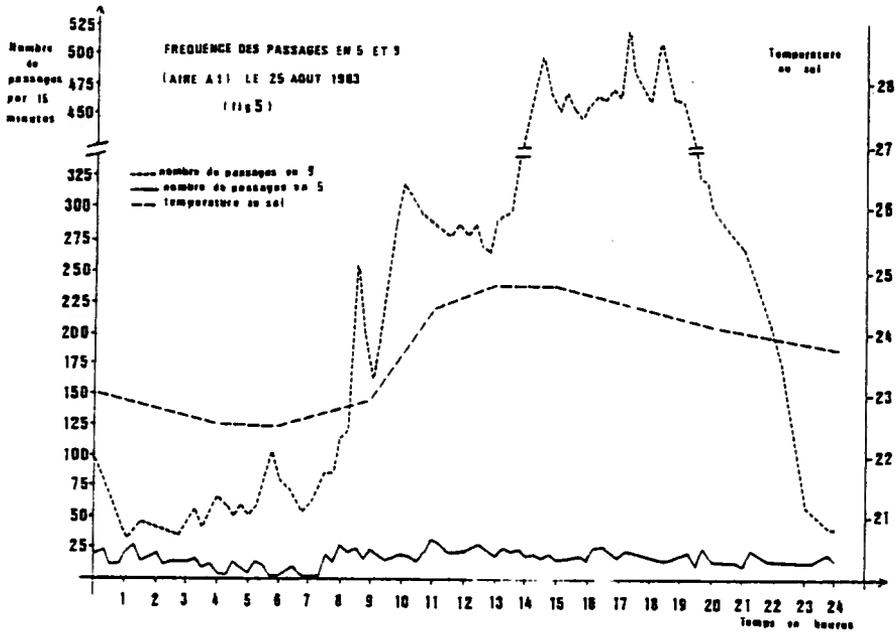


Figure 5: Fréquence des passages en 5 et 9 (Aire A1) le 25 Août 1983

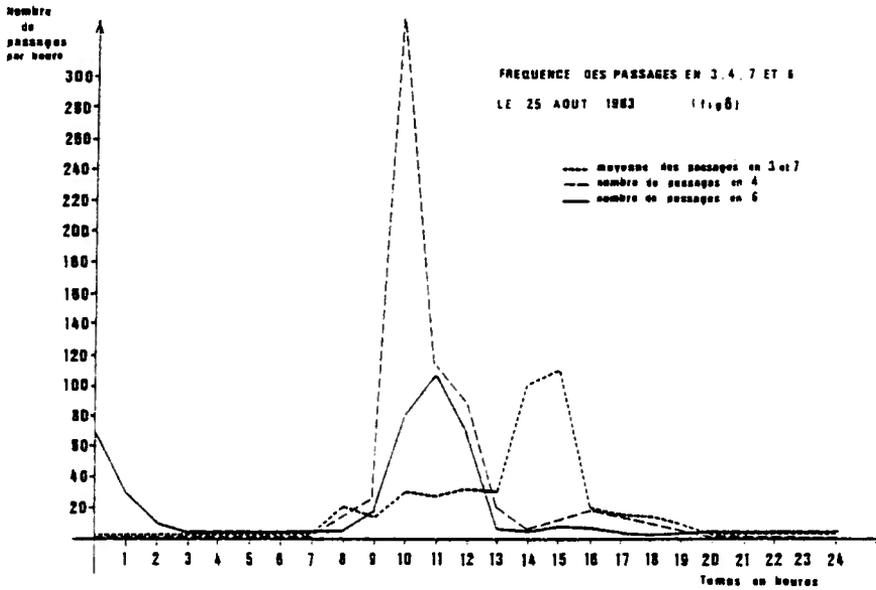


Figure 6: Fréquence des passages en 3, 4, 6 et 7 le 25 Août 1983

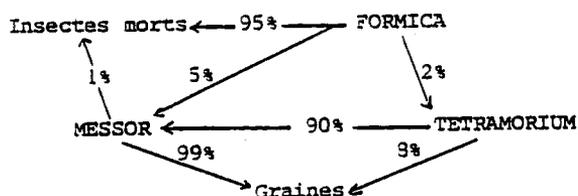


Figure 7: Interaction entre les trois espèces de fourmis de l'habitat étudié

Nous avons aussi totalisé pendant une journée, le nombre de *Formica* et *Tetramorium* présentes sur l'aire de récolte. On observe un nombre élevé de *Tetramorium*; cependant ces fourmis demeurent bien localisées entre l'aire A1 et le distributeur 5; elles sont peu mobiles et attaquent les *Messor* qui passent à proximité de leur colonie. Cette stratégie semble être une adaptation locale à la présence des *Messor*, en effet les colonies voisines ne présentent pas ce comportement. Les *Tetramorium* sont diurnes avec un maximum d'activité aux heures les plus chaudes, à peu près synchronisé avec la présence des *Messor* dont elles se nourrissent. Les *Formica*, peu nombreuses sur le site étudié, sont très mobiles à toute heure de la journée, sans pic d'activité apparent. Il semble donc que les trois espèces étudiées ici présentent des stratégies tout à fait complémentaires dans l'exploitation de l'habitat étudié.

#### DISCUSSION

L'orientation préférentielle vers certaines sources de nourriture et la répartition de l'activité de récolte à l'intérieur du nid semble caractériser l'organisation de la récolte, (voir par exemple BERNSTEIN, 1975; RISSING et WHEELER, 1976). La récolte devient effective après une période de prospection: les distributeurs 3,4,6 et 7 sont visités du 15 au 22 Août mais seulement 15% des graines en moyenne, par distributeur sont récoltées. Si l'on s'en tient au calcul du rapport:

$$\frac{\text{Nombre de passages par distributeur par jour}}{\text{Nombre de graines récoltées par distributeur par jour}}$$

nous obtenons un indice moyen de 10 pour les distributeurs 3,4,6 et 7 du 15 au 22 Août et de 5,5 pour la période du 23 au 31 Août. Compte tenu de ces quelques données nous ne pouvons mettre en évidence l'effet de la distance entre la source de nourriture et la colonie sur le comportement alimentaire: la récolte des graines des distributeurs 1 et 2 (les plus éloignés) débute aussitôt après leur découverte. DAVIDSON (1978), avait montré que la sélectivité des *Pogonomyrmex* augmente avec la distance de foraging.

Cette étude nous permettra de comparer le comportement alimentaire devant une source continue (Aire A1) et une source discontinue (distributeur) et l'éventuel phénomène de compétition

entre ces deux types de sources de nourriture. On précisera ultérieurement la répartition des tâches au sein de la colonie de *Messor structor*: rejet des enveloppes des graines, rejet de terre, stockage des graines. Nous ne pouvons pas conclure, compte tenu des données recueillies à un partage dans l'espace temps de l'activité entre *Messor*, *Formica* et *Tetramorium* tel que l'ont par exemple observé BARONI-URBANI et AKTAC (1981) dans les steppes de Turquie. On se demande si le partage des réserves alimentaires tel qu'il a été défini plus haut (fig. 7; *Tetramorium* en compétition avec *Messor*, pour les graines et prédateur des *Messor*) entraîne une répartition spatio-temporelle des espèces en présence. La question est posée aussi de savoir si l'on peut parler de complémentarité entre stratégies (*Messor*, *Formica*, *Tetramorium*) adaptée à un site spécifique et caractérisant un équilibre dynamique plutôt que de compétition entre espèces (GAUTIER-HION, 1979). Cela signifierait éventuellement que la disparition totale ou partielle de la colonie de *Messor* due, par exemple, à une baisse sensible de la production de graines pourrait induire une disparition des *Tetramorium* compte tenu de l'interdépendance entre ces deux espèces? Le choix préférentiel vers certaines sources de nourriture, la réorganisation de l'activité des *Messor*, sont-ils induits uniquement par la qualité et la quantité des graines sur le terrain? Quelle est l'influence des 2 autres espèces sur l'ajustement des *Messor* au milieu?

#### Références

- BARONI-URBANI C., 1981.- The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative Anatolian semi-steppic environment. *Mitt. Schweiz Ent. Ges.*, 54, 33-56.
- BERNSTEIN R.A., 1975.- Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56, 213-219.
- DAVIDSON D.W., 1978.- Experimental test of the optimal diet in two social insects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4, 35-41.
- DELAGE B., 1968.- Recherches sur les fourmis moissonneuses du bassin aquitain. *Ecologie et Biologie. Bull. Biol. Fr. Belg.*, 102, 315-367.
- GAUTIER-HION A., 1979.- Niche écologique et diversité des espèces sympatriques dans le genre *Cecopithecus*. *La terre et la vie*, 33, 493-507.
- RISSING S.W., WHEELER J., 1976.- Foraging responses of *Veromessor pergandei* to changes in seed production. *Pan. Pacific. Entomol.*, 52, 63-72.

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 57-66, Ed. SF-UIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

ETUDE EXPERIMENTALE DE RELATIONS ENTRE L'ACTIVITE D'AFFOURAGEMENT  
ET L'EMIGRATION CHEZ LA FOURMI TAPINOMA ERRATICUM

par  
Christiane DUBUC et Madeleine MEUDEC

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie  
Faculté des Sciences  
Parc de Grandmont, F-37200 Tours

Résumé: La comparaison de la fréquentation, par des fourmis *Tapinoma erraticum*, de différents sites (sites alimentaires et nids potentiels) montre que: a) Deux sources de nourriture identiques ne sont pas exploitées de façon équivalente- b) Un nid potentiel proche d'une source de nourriture est très visité. Mais il ne sera pas systématiquement choisi comme nouveau nid en cas de déménagement- c) Un nid quitté reste longtemps attractif et a de fortes chances d'être réinvesti après une nouvelle perturbation. L'existence d'un réseau souple de pistes chimiques permettrait un ajustement progressif de la réponse d'une colonie au cours du passage de la situation alimentaire à la situation de déménagement.

Mots clés: *Recrutement*, *Emigration*, *Tapinoma erraticum*, *Formicidae*

Summary: Laboratory observations about the relationship between foraging activity and emigration in ants *Tapinoma erraticum*.

The frequency with which *T. erraticum* visited artificial sites (food sites and potential nests) located on a square (150x150 cm) were compared. Two colonies were observed over a 3 weeks period. The flux of workers at the entrance of each site was measured by means of a photoelectric cell linked to a counter. After a foraging period, two emigrations phases were artificially induced. A foraging phase preceded the second emigration.

Results showed that: 1) Two identical food sources were not exploited with the same intensity. Before the first emigration, the same site was the most exploited every day. After the first emigration, a differential visiting frequency was observed too, though preference varied from one day to the next. 2) A potential nest located next to a food source was very frequented. However, such nests were not systematically chosen when the ants emigrated. 3) A recently abandoned nest remained attractive to the ants long after their emigration. Colonies willingly returned to it when perturbed.

A system of chemical trails would allow the workers to orientate themselves in the experimental situation. The structure of this system would evolve with new discoveries made when wandering off chemical trails. This network of trails would make possible gradual adjustments to new situations (eg. switch from a foraging situation to an emigration phase) in that it provides information on the possibilities of the environment. This information is integrated with the other stimuli to determine the choice of a new nesting site.

Keywords: *Recruitment*, *Emigration*, *Tapinoma erraticum*, *Formicidae*

## INTRODUCTION

*Tapinoma erraticum* est une fourmi opportuniste qui doit son nom au fait qu'elle déménage très souvent (FOREL, 1874) Elle pratique un recrutement de masse lors de l'emigration (MEUDEC, 1979) et lors de l'exploitation d'une source alimentaire (CHAMPAGNE, 1980). Nous avons étudié au laboratoire la fréquentation de différents sites (sites alimentaires et sites de nidification potentiels) par des colonies passant, dans le même environnement, d'une situation alimentaire à une situation de déménagement. Ceci afin de voir s'il existe une continuité entre les deux situations, en particulier dans quelle mesure le choix de l'emplacement d'un nouveau nid après une perturbation est lié à l'utilisation et à la connaissance préalables du milieu.

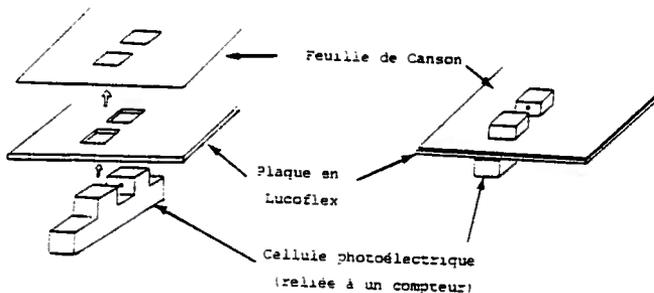
Les travaux concernant le choix d'un site de nidification sont peu nombreux: lors de l'essaimage chez les abeilles, ce choix se fait après plusieurs jours d'exploration et répond à des critères tels que la protection contre le vent, l'espace disponible, les possibilités de construction et d'éloignement par rapport à l'ancien nid qui permet l'exploitation de nouvelles aires de récolte (LINDAUER, 1967); chez la fourmi légionnaire *Neivamyrmex nigrescens*, "les émigrations sont généralement précédées par des raids, se poursuivent sur une colonne de raid réussi et se terminent près des sites de raid" (MIRENDA et al., 1982).

Nous avons tenté de déterminer ici l'influence sur le choix d'un site des facteurs suivants: proximité de sources de nourriture, connaissance antérieure (par l'exploration) des nids proposés, et connaissance d'un nid pour y avoir séjourné.

## MATERIEL ET METHODES

Une plaque carrée de 150 cm de côté est percée d'orifices dans lesquels on peut emboîter des cellules photoélectriques. Chacune de ces cellules est reliée à un compteur: on peut ainsi détecter et comptabiliser tout passage d'un animal coupant le rayon lumineux.

Figure 1: Schéma de montage d'une cellule photoélectrique



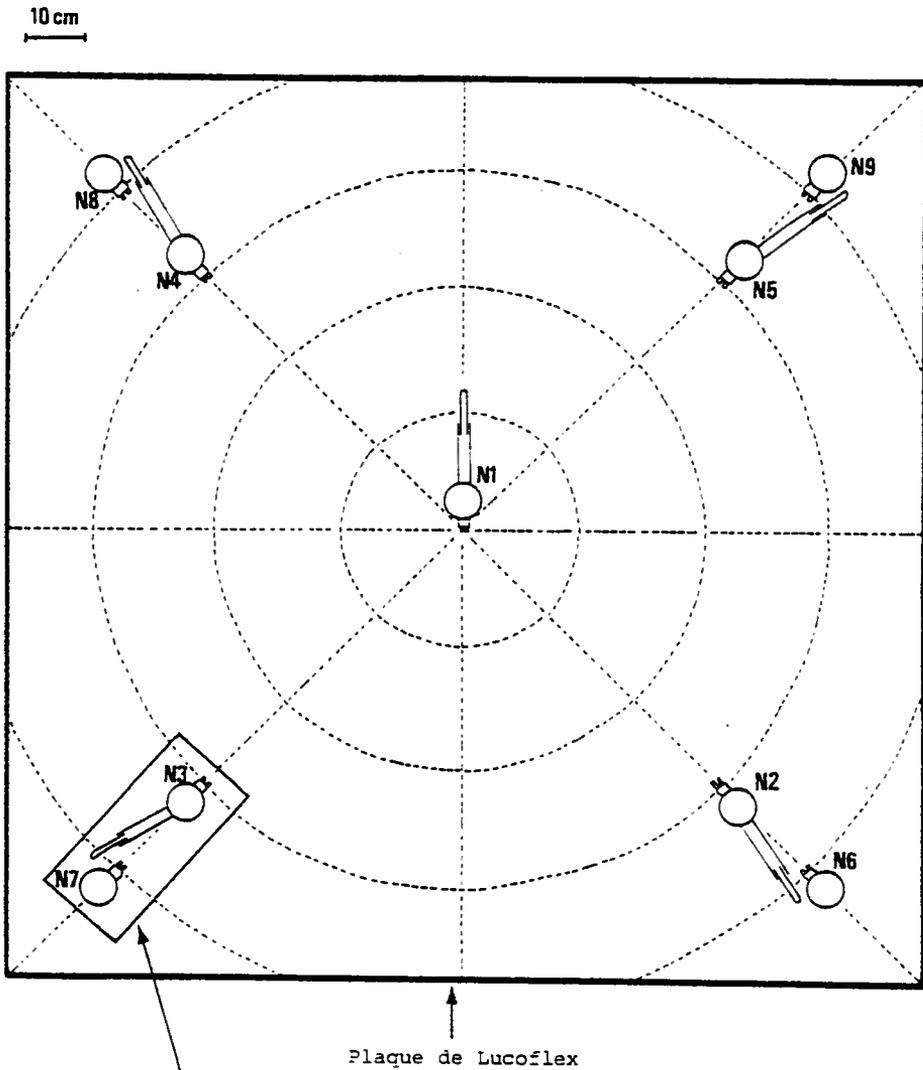
Une feuille de papier canson recouvre toute la plaque et constitue un substrat qui absorbera les substances chimiques éventuellement émises par les fourmis. Les différents sites sont déposés sur la plaque de telle façon que leur ouverture débouche au niveau des cellules. (Fig.2a et 2b).

Les résultats décrits ici portent sur deux colonies récoltées au printemps 1983 et comportant une reine et approximativement 250 ouvrières pour la colonie A, une reine et 1000 ouvrières pour la colonie B. Le couvain est constitué essentiellement de larves et d'œufs. La colonie observée est installée au départ au centre de la plaque, en N1 (voir la fig. 2a pour la répartition des sites) ; N6 et N7 contiennent de la nourriture (miel et larves de Tenebrio) N8 et N9 sont vides.

Les compteurs sont photographiés toutes les heures pendant la durée de l'observation. On obtient ainsi une évaluation de la fréquentation de chaque site.

Il faut noter qu'on a aucune information sur le sens des passages et que l'évaluation du nombre de passages est approximative: d'une part, le stationnement ou l'agitation d'ouvrières devant le rayon lumineux conduit à une surestimation du trafic; d'autre part, il existe une période réfractaire pour la réponse du capteur: si 2 fourmis se suivent de trop près, un seul passage est enregistré.

Toutefois un tel dispositif permet une étude comparative de la fréquentation des différents sites.



Détail agrandi Fig. 2b

Figure 2a: Répartition des différents sites sur la plaque.

— Tracé de repérage  
 N1 = nid central  
 N2, N3, N4, N5 = Sites de nidification potentiels  
 N6, N7, N8, N9 = Sites d'alimentation

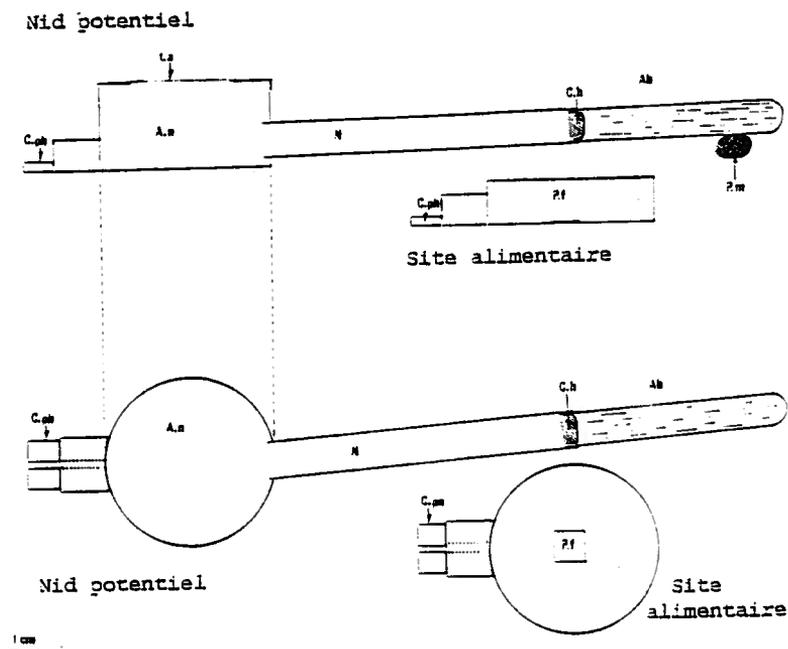


Figure 2b: Détail d'un nid et d'un site alimentaire

A.n.: avant nid; Ab.: abreuvoir contenant de l'eau distillée; C.h.: bouchon de coton humide; C.ph.: cellule photoélectrique; N: Nid entouré d'un manchon de carton noir; P.f.: Carré de papier sur lequel est déposée de la nourriture; P.m.: support de pâte à modeler; C.p.m.: tamis d'aération.

Les observations ont lieu dans une salle non climatisée et sous éclairage artificiel (lumière de 7h à 21h). Les déménagements sont induits expérimentalement. La perturbation consiste à enlever le manchon noir qui entoure le nid où la colonie est installée et à remplacer l'abreuvoir (fig. 2b) par un morceau de coton sec.

La chronologie des opérations est la suivante:

- 9 mai: installation des colonies dans le dispositif
- du 10 au 15 mai: observation des colonies en situation alimentaire
- 16 mai: la première perturbation est induite: les colonies déménagent le 18 mai (colonie 3) et le 19 mai (colonie 4)
- jusqu'au 26 mai: deuxième phase alimentaire
- 27 mai: deuxième perturbation: les deux colonies déménagent le lendemain.

## RESULTATS

Comparaison de la fréquence relative des différents sites: définition d'une fréquence relative:

Pour chaque site, on définit une fréquence relative  $f_i = \frac{F_i}{F_T}$  pour une période donnée. La fréquentation d'un site au cours d'une journée étant le nombre de passages devant la cellule correspondant à ce site pendant la journée considérée (de 0h à 24h),  $F_i$  sera calculée en faisant la somme des fréquentations pour tous les jours de la période considérée.  $F_T$  est la somme des fréquentations  $F_i$  de tous les sites autres que celui occupé par la colonie pendant la période concernée et pour lesquels la cellule photoélectrique fonctionne. Les fréquentations relatives ainsi obtenues sont visualisées sur la figure 3 où elles sont représentées par des flèches d'épaisseur proportionnelle à leur valeur.

### Fréquentation des sources de nourriture

Globalement sur chaque période considérée (fig.3) les sources de nourriture N6 et N7 ne sont pas fréquentées de la même façon. Avant et pendant la première perturbation, N6 est avantagé pour la colonie A, N7 pour la colonie B. La comparaison des fréquentations des différentes sources (par 1 test de  $\chi^2$ ) pour chaque journée montre une mise en place progressive de cette préférence: elle devient très nette et systématique en fin de phase d'installation et jusqu'à la veille du déménagement ( $\chi^2$  significatif tous les jours au seuil = 0.005).

Après le premier déménagement, l'information fait défaut pour la colonie A. Pour la colonie B, la préférence semble globalement s'inverser mais elle devient moins nette et varie d'un jour à l'autre.

### Fréquentation des nids potentiels

Bien que tous identiques, les nids potentiels ne sont pas tous fréquentés de façon similaire.

#### 1) Avant et pendant la première perturbation

Les nids proches des sources de nourriture (N2 et N3) sont plus fréquentés que les nids éloignés (N4 et N5).

Pour la colonie B, cette différence est significative (test du  $\chi^2$ , = 0.005) tous les jours jusqu'à la veille du déménagement.

Pour la colonie A, la fréquentation de N2 est significativement supérieure à celle des nids N4 et N5 réunis pendant toute la durée de la perturbation ( $\alpha = 0.005$ ).

Le premier déménagement a abouti au choix des nids N2 pour la colonie A, N4 pour la colonie B.

Si l'on considère la fréquentation de ces nids avant le déménagement, on constate que les deux colonies représentent des situations extrêmes:

La colonie A a déménagé vers le nid N2, c'est à dire le nid qu'elle visitait le plus avant et pendant la perturbation.

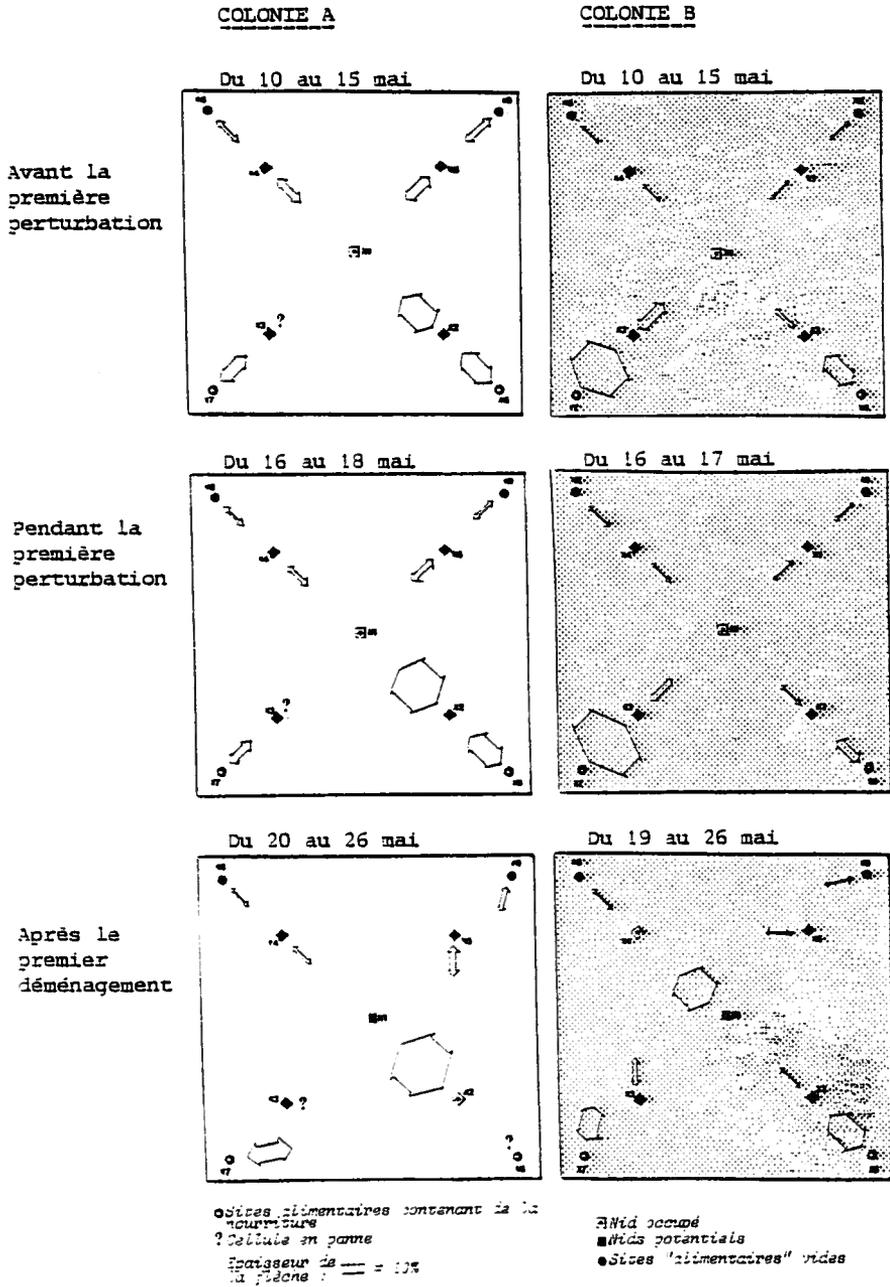


Figure 3: Fréquentation relative des différents sites proposés

En revanche, la colonie B a choisi le nid N4 qui était le moins fréquenté jusqu'à la veille du déménagement.

#### 2) Après la première perturbation

On observe dans les deux cas une fréquentation très importante du nid N1 qui vient d'être quitté (elle représente encore 70 à 80% de l'activité sur l'ensemble des nids potentiels après 5 jours).

Après la deuxième perturbation, c'est vers ce nid N1 que les 2 colonies reviendront.

### DISCUSSION

#### Focalisation sur une source de nourriture

Les deux sites étant totalement identiques, une préférence pourrait être due à l'orientation des sites (par rapport à l'éclairage de la salle) ou à leur disposition relative. Mais ces observations peuvent traduire un phénomène d'emballement débutant de façon aléatoire: en début d'observation, le substrat est propre donc pauvre en signaux chimiques. Les fourmis explorent le milieu dans toutes les directions et lorsque l'une d'entre elles découvre une source d'alimentation et s'y nourrit, elle revient au nid en déposant sur le substrat une piste odorante. Cette succession a été décrite par CHAMPAGNE (1980).

Même si les 2 sources de nourriture sont découvertes en même temps par deux ouvrières différentes, il y a peu de chances pour que ces deux ouvrières reviennent au nid exactement en même temps: la première arrivée va donc recruter des congénères vers le site découvert par elle. Il se créera ainsi un écart de concentration de phéromone entre les deux pistes menant aux deux sources, écart qui se creusera d'autant plus que la piste la plus "concentrée" a une plus forte probabilité d'être suivie (DENEUBOURG et al., 1982) entièrement par des ouvrières recrutées et renforcée à leur retour.

Tant que les conditions ne changent pas, le phénomène peut s'amplifier. En revanche, après un déménagement, il y a complexification du réseau de pistes. Les différences d'attractivité entre les pistes pourraient alors être moins stables et moins nettes, d'où les fluctuations de la "préférence" pour une source alimentaire d'un jour à l'autre.

#### Exploration des sites de nidification potentiels avant le déménagement

Les nids les plus fréquentés avant et pendant la perturbation sont les nids proches des sources de nourriture. Cette corrélation pourrait s'expliquer par des "déviation" des fourrageuses. Des ouvrières suivant une piste peuvent en effet la quitter à tout moment et, selon DENEUBOURG et al., (1982), la dispersion des fourmis qui en résulte augmenterait les chances de nouvelles découvertes et permettrait une exploitation optimale des ressources alimentaires dans le cas d'un recrutement vers des sources agrégées. Plus généralement, on peut concevoir ici que la dispersion des fourmis aboutit à leur donner une

certaine "connaissance" des possibilités du milieu dont elles disposent, du point de vue non seulement des ressources alimentaires mais également des possibilités de nidification.

#### Exploration du nid après le premier déménagement

La fréquentation très importante du nid quitté (N1) peut s'expliquer par le fait que la piste menant à ce nid est très attractive (piste de déménagement avec un trafic intense). Toutefois, la phéromone de piste est une substance volatile et pour rester attractive après plusieurs jours, il est probable que la piste a été entretenue. Or si l'on admet que le marquage a lieu essentiellement lorsqu'une ouvrière revient au nid pour recruter des congénères, il faut supposer que le nid N1 est demeuré lui-même très attractif bien que les conditions y soient défavorables.

#### Critères de choix d'un site

On n'a pas trouvé de liaison simple entre le choix d'un nouveau nid et la proximité d'une source de nourriture puisque dans un cas (colonie A), les animaux adoptent un nid proche d'une source alimentaire, alors que c'est l'inverse pour la colonie B. Dans les expériences au laboratoire sur la fourmi légionnaire *Netivamyrmex nigrescens*, TOPOFF et MIRENDA (1980) constatent également que cette liaison n'est pas obligatoire et concluent que, si le choix du nid peut être lié à la localisation des ressources alimentaires, c'est en dernier lieu la qualité du nid qui déterminera ce choix.

De la même façon, le fait qu'un site potentiel ait été très fréquenté par les fourmis (on peut donc supposer qu'il était bien "connu") n'implique pas que le déménagement se fasse vers ce site: si la colonie A a déménagé vers le site qu'elle avait le plus visité, la colonie B a choisi au contraire le site le moins fréquenté. En revanche, un nid qui a déjà été habité semble très attractif dans les conditions de l'expérience: les deux colonies sont revenues vers leur nid d'origine après la deuxième perturbation.

Le phénomène sous-jacent à la fréquentation plus ou moins stable des différents sites est l'existence d'un réseau de pistes qui peut se complexifier et se restructurer au cours du temps. Chez *Camponotus socius* (HOLLOBLER, 1971) et chez *Oecophylla longinoda* (HOLLOBLER et WILSON, 1978), les mêmes pistes sont produites au cours du recrutement alimentaire et de l'émigration, seul le comportement d'invitation varie.

Lors de la transition situation alimentaire-situation de déménagement, les ouvrières de *Tapinoma erraticum* pourraient donc utiliser le réseau de pistes pré-existant et cette information se superposerait à d'autres facteurs, en particulier les caractéristiques des nids potentiels, pour orienter le déménagement. Des relevés ont été réalisés dont l'analyse permettra peut-être de déterminer dans quelle mesure les mêmes pistes sont utilisées dans les deux situations.

## Références

- CHAMPAGNE P., 1980.- Le recrutement alimentaire chez *Tapinoma erraticum* (Dolichoderine). Mémoire de licence. Université Libre de Bruxelles
- DENEUBOURG J.1., PARRO M., PASTEELS J. M., VERHAEGHE J.C., CHAMPAGNE P., 1982.- L'exploitation des ressources chez les fourmis: un jeu de hasard et d'amplification. In "La Communication chez Les Sociétés d'Insectes" A. de HARO et X.ESPADALER éd., Presses Universidad Autonoma de Barcelona, 97-106.
- FOREL A., 1874.- *Les fourmis de la Suisse*. H.Georg. Ed. Bâle, Genève, Lyon p.167.
- HOLLOBLER B., 1971.- Recruitment behavior in *Camponotus socius*. 2. Vergleich. *Physiol.*, 75, 123-142.
- HOLLOBLER B., WILSON E.O., 1978.- The multiple recruitment systems of the African Weaver Ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 19-60.
- LINDAUER M., 1967.- *Communication among social bees*. Harvard University Press, Cambridge (Mass.), p.143.
- MEUDEC M., 1979.- Comportement d'émigration chez la fourmi *Tapinoma erraticum* (Formicidae, Dolichoderinae). Un exemple de régulation sociale. *Bull.Biol.Fr.Belg.* 113, 321-374.
- MIRENDA J.T., EAKINS D.G., TOPOFF H., 1982.- Relationship of raiding and emigration in the nearctic army ant *Neivamyrmex nigrescens* (Cresson). *Insectes Sociaux*, 29, 308-331.
- TOPOFF H., MIRENDA J., 1980.- Army ants do not eat and run: influence of wood supply on emigration behaviour in *Neivamyrmex nigrescens*. *Anim.Behav.*, 28, 1040-1045.

AGE ET EVOLUTION DES RELATIONS SOCIALES DANS LES COLONIES MIXTES:  
*CAMPONOTUS* ET *PSEUDOMYRMEX*  
 (HYMENOPTERA : FORMICIDAE)

par

Christine ERRARD

Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S. n°885,  
 Laboratoire d'Éthologie et de Sociobiologie  
 Université Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.  
 et Laboratoire d'Éthologie,  
 C.I.E.S., Tapachuala, Chiapas, Mexique.

Résumé: Dans les colonies mixtes réalisées (*Camponotus senex-Camponotus abdominalis*, *Camponotus senex-Camponotus speciosus*, *Camponotus senex-Pseudomyrmex ferruginea*) on confirme que la probabilité d'obtenir une société mixte à partir des adultes est d'autant plus grande que les individus utilisés sont plus jeunes et que la distance phylogénétique entre les espèces en présence est plus faible. L'intégration sociale et les relations hétérospécifiques ont été évaluées en notant la position des fourmis dans le nid ainsi que les comportements ayant un rapport direct avec l'approvisionnement, la distribution de nourriture, l'élevage du couvain, les toilettes. A l'intérieur du genre *Camponotus* l'association serait du type symbiotique alors que dans une colonie mixte associant deux sous-familles (*Camponotus senex-Pseudomyrmex ferruginea*), elle ressemblerait plutôt à un parasitisme social.

Mots-clés: *Formicidae*, *Pseudomyrmecinae*, colonies mixtes, relations sociales, âge, distance phylogénétique, *Formicinae*, *Camponotus*, *Pseudomyrmex*.

Summary: Study of the social relationships in hetero-specific mixed colonies of ants (Hymenoptera, Formicidae)

In the artificial mixed colonies, the results obtained before have been confirmed with other species: the probability to obtain a mixed society from adults is all the more high as the animals used are younger and the phylogenetic distance between the species faced each other is smaller. The social integration and the hetero-specific relationships were evaluated by noting the position of the ants in the nest as well as the behaviours which have a direct connection with the foraging, the trophallactic behaviour, the brood-breeding and the grooming. For the *Camponotus* species, the association would be of the symbiotic type as well as it would be like a social parasitism in a mixed colony which connects two subfamilies (*Camponotus senex-Pseudomyrmex ferruginea*).

Key-words: *Formicidae*, *Formicinae*, *Pseudomyrmecinae*, mixed colonies, social relationships, age, phylogenetic distance, *Camponotus*, *Pseudomyrmex*.

## INTRODUCTION

Nous savons que dans la nature, il existe des associations d'espèces différentes au sein d'une même société; de très nombreux cas répartis dans diverses sous-familles montrent que ces formes d'association prennent alors un caractère de "parasitisme social" ou de "symbiose sociale" (FOREL, 1898; MANN, 1912; WHEELER, 1926; WEBER, 1943; STUMPER, 1950). Expérimentalement, FIELDE, dès 1903, a réalisé des sociétés mixtes artificielles à l'aide d'espèces ne pratiquant jamais ce type d'association. Nous avons repris ce modèle expérimental des sociétés mixtes artificielles afin de nous permettre de mieux comprendre les mécanismes qui peuvent préfigurer la mise en place de relation interspécifiques dans les colonies mixtes naturelles.

Ce travail nous a permis d'examiner, en conditions contrôlées, le développement de la reconnaissance interspécifique ainsi que sa plasticité en fonction de l'âge et de l'éloignement phylogénétique des individus et de mettre en évidence le rôle d'un contact permanent depuis l'émergence sur l'organisation des relations sociales entre adultes au sein de ces colonies. Pour aborder ce problème, nous avons constitué des sociétés mixtes à partir de fourmis appartenant à la sous-famille des *Formicinae* et à celle des *Pseudomyrmecinae*.

## MATERIEL ET METHODES

Les espèces étudiées ont été récoltées à Iapachula au Mexique et les expériences réalisées sur place en août et septembre 1982. Une colonie mixte associe deux 2 espèces. Elle est formée de 10 jeunes ouvrières de chaque espèce, qui sont introduites dans le tube expérimental avec 5 nymphes ou 5 cocons de leur couvain respectif. Toutes les ouvrières sont du même âge et rassemblées dans le tube expérimental soit dès l'émergence, soit après 1 à 7 jours de vie en groupes homospécifiques. Des colonies témoins ont été également réalisées comprenant 20 ouvrières d'une seule espèce et leur couvain respectif (10 nymphes ou cocons).

### 1) Evaluation et cohabitation

a-chaque jour un relevé ponctuel de la position de tous les animaux de la colonie (enregistrements photographiques) a été réalisé afin de déterminer l'occupation de l'espace qui a été traduite grâce à une échelle arbitraire estimant le degré de cohésion sociale depuis le partage strict de l'espace jusqu'à son utilisation de façon homogène par les deux espèces.

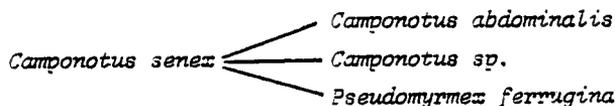
b-les colonies n'étant alimentées que lors des observations, nous avons évalué le niveau de recouvrement spatial et temporel de l'espace vital en notant toutes les minutes, les comportements d'approvisionnement qui succèdent à l'introduction de nourriture.

Un indice I, dit de "tolérance" est calculé en fonction de la présence simultanée des 2 espèces sur la source de nourriture. Il tend vers 0 lorsque les rapports entre les deux espèces sont conflictuels et, au contraire, tend vers 1 dans le cas où l'intégration des deux espèces est totale.

### 2) Interactions sociales

Les relations interindividuelles sont analysées en quantifiant plus particulièrement les interactions non agnostiques homo. et hétérospécifiques,

c'est à dire les échanges trophallactiques, le transport du couvain et les toilettes interindividuelles. Les associations réalisées sont les suivantes:



Les expériences ont été réalisées sur 2 colonies test (minimum) pour chaque type d'association.

## RESULTATS

### 1) Evaluation de la cohabitation

a- On constate que la cohésion sociale s'établit d'autant plus vite que les fourmis sont placées en colonies mixtes plus rapidement après l'émergence, et qu'au delà d'un certain âge, la confrontation se termine très vite par l'extermination de l'une des espèces par l'autre.

b- La tolérance sur la source de nourriture s'installe progressivement et diminue au fur et à mesure que l'âge de mise en présence des individus augmente.

### 2) Relations interindividuelles

La figure 1 montre que les relations entre *C. senex* et *C. abdominalis*, *Camponotus sp.* ou *P. ferruginea* sont assez complexes. Lorsque *C. senex* est associée à *C. abdominalis*, les relations prennent simultanément les caractères de parasitisme et de symphilie, où *C. senex* serait néanmoins le principal bénéficiaire. Cependant, les *C. senex* s'approvisionnant une fois et demi plus que dans la colonie témoin, elles seraient stimulées par la présence de *C. abdominalis* (pour ce comportement). Dans l'association *C. senex*, *Camponotus sp.*, les relations semblent être du même type, les *C. senex* étant plus passives. Elles contribuent néanmoins à une partie des tâches de la colonie. Dans ce cas, l'essentiel de l'approvisionnement est assuré par *Camponotus sp.* bien que pour les 2 espèces ce comportement soit semblable à celui observé dans les colonies témoins. Enfin dans l'association avec *P. ferruginea*, *C. senex* aurait la fonction d'hôte, *P. ferruginea* vivant à ses dépens. Dans ce cas les *C. senex* s'approvisionnent deux fois plus que dans la colonie témoin tandis que l'approvisionnement des *P. ferruginea* est plus faible que chez les témoins. Cette association a donc un effet stimulant important pour *C. senex*.

## CONCLUSIONS

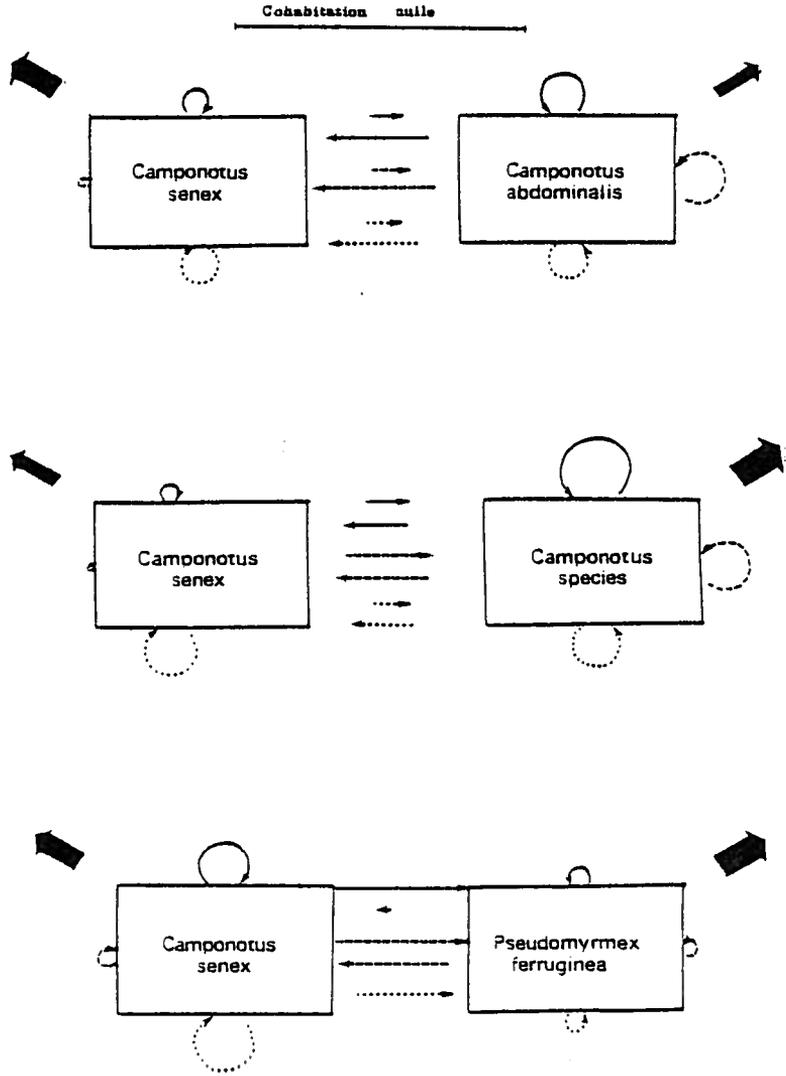
Ces résultats font apparaître des différences au niveau de l'évolution des relations hétérosécifiques en fonction des espèces en présence. De même les comportements homosécifiques de *C. senex* évoluent en fonction de la nature du partenaire. Le fait que la cohabitation s'établisse d'autant plus lentement que les fourmis sont rassemblées plus tard après l'émergence, ceci rappelle un phénomène de type habituation ou du type "imprégnation" semblable à celui étudié dans la reconnaissance des cocons

par les adultes (JAISSON, 1973,1975; JAISSON et FRESNEAU, 1978). En effet, lorsque l'association réunit les espèces dès l'émergence les individus ont tendance à se regrouper, l'agressivité interspécifique décroissant en fonction des jours suivant cette mise en contact, au bénéfice des comportements non-agonistiques. Mais lorsque les fourmis sont rassemblées après un certain délai, une des espèces est souvent rejetée de la source de nourriture pendant une période plus ou moins longue, ce comportement rappelant des phénomènes de compétition trophique semblables à ceux étudiés dans la nature (KAUDEWITZ, 1955; DE VROEY, 1980; SWAIN, 1980).

Dans le cas présent, cette hostilité s'atténuant plus ou moins rapidement, nous avons pensé qu'il se forme au sein de la colonie mixte, une odeur coloniale commune aux deux espèces; à moins que l'hostilité des 2 partenaires soit réduite par suite d'une familiarisation réciproque et progressive ayant débuté suffisamment tôt. Finalement, ceci suppose l'existence d'une période critique pour la création de relation préférentielles entre les différentes espèces, période pendant laquelle la jeune fourmi est susceptible de modifier son répertoire comportemental en fonction de son environnement social.

*Figure 1: Résultats des relations sociales homo et hétérospécifiques dans les différentes associations.*

- La longueur des flèches représente le pourcentage des comportements de trophallaxie.
  - La longueur des flèches représente le pourcentage des comportements de transport au couvain.
  - ..... La longueur des flèches représente le pourcentage des comportements de toilette.
- L'épaisseur des flèches représente le pourcentage de la prise directe sur la source de nourriture.



## Références

- DE VROEY C., 1980.- Relations interspécifiques chez les fourmis  
*C.R. UFEIS. Sct. française- Lausanne, 7-8 septembre 1979, 107-113.*
- FIELDE A.-M., 1903.- Artificial mixed nests of ants. *Biol. Bull.*, 5, 320-325.
- FOREL A., 1898.- La parabiose chez les fourmis. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 34, 380-384.
- JAISSON P., 1973.- L'imprégnation dans l'ontogénèse du comportement de soins aux cocons chez les Formicines. *Proc. VIIth congr. IUSSI, London, 176-181.*
- JAISSON P., 1975.- L'imprégnation dans l'ontogénèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Först.), *Behaviour*, 52, 1-37.
- JAISSON P., FRESNEAU D., 1978.- The sensitivity and responsiveness of ants to their cocoons in relation to age and methods of measurement. *Animal Behaviour*, 26, 1064-1071.
- KAUDEWITZ F., 1955.- Zum Gastverhältnis zwischen *Crematogaster scutellaris* Ol. mit *Camponotus lateralis bicolor* Ol. *Biol. Zentralbl.*, 74, 69-87.
- MANN W.M., 1912.- Parabiosis in Brazilian ants. *Psyche*, 19, 36-41.
- STUMPER R., 1950.- Etudes Myrmécologiques X. la myrmécobiose. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 44, 31-43.
- SWAIN R.B., 1980.- Trophic competition among parabiotic ants. *Insectes Sociaux*, 27, 377-390.
- WHEELER W.M., 1926.- *Les sociétés d'insectes*, Doin, Paris, 448p.
- WEBER N.A., 1943.- Parabiosis in Neotropical "ant gardens". *Ecology*, 24, 400-404.

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 73-78. Ed. SF- UIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

AU CONFLUENT DE DEUX ETUDES MENEES INDEPENDEMMENT SUR LES  
REINES DE *MYRMICA RUBRA* L. (FORMICIDAE)

par

Elizabeth J.M. EVESHAM et Marie Claire CAMMAERTS

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire  
Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles,  
50 Avenue F.D. Roosevelt, 8-1050 Bruxelles

Résumé: Chez *Myrmica rubra* Les ouvrières acceptent immédiatement des reines venant de nids voisins, mais agressent, puis progressivement acceptent des reines venant de nids distants de 3 ou 50 km. La régression de l'agressivité est inhérente aux ouvrières. Ces dernières n'en oublient pas pour autant l'odeur de leurs propres reines. Privées de toutes reines, elles subissent en plusieurs mois, des changements physiologiques et éthologiques liés, provoquant une régulation au sein de leur société et en assurant finalement la survie.

Mots-clés: *Formicidae*, reines, agrégation, agressivité, régulation sociale, *Myrmica*  
Summary: Confluence of two independant studies on queens of *Myrmica rubra* L.

Workers of *Myrmica rubra* immediatly surround and accept queens from neighbouring nests. To see whether workers really adopt the queens, feed them and take care of queen-laid eggs has yet to be investigated. Workers first attack queens from nests a few kms apart, then progressively reduce their aggressiveness and surround the alien queens. However, the aggregations then obtained differ statistically from those observed around the workers' own queens. The decrease in the ants aggressive reactions are essentially due to worker adaptation to noval stimuli (learning?), rather than to (ethological, physiological) changes affected by the queens. Workers also attack then accept the queens from nests about 50 kms apart, but they do not forget the chemical (and perhaps other factors) information about their own queens. These results favour the existance of a general " *M. rubra* queen odour" with local and regional characteristics. Workers maintained without queens always remember the particular information relative to their queens when later presented to them. Ethological and physiological modifications occur in queenless workers which aid the survival of the society.

Key-words: *Formicidae*, queens, aggregation, aggressiveness, social regulation, *Myrmica*

INTRODUCTION

Nos travaux précédants relatifs au pouvoir agrégatif des reines de *M. rubra* (COGLITORE et al., 1981; EVESHAM, 1982) nous ont amenés à nous demander s'il existait une odeur générale de reine de *M. rubra*, et/ou des odeurs de reines différent selon les individus, les sociétés, les localités et les zones géographiques plus vastes. Pour répondre à cette question, nous avons abordé l'étude des réponses d'ouvrières vis-à-vis de reines venant de sociétés étrangères, en utilisant pour le présent

travail et successivement, des nids distants de quelques mètres, des nids éloignés de quelques kms et des sociétés distantes d'une cinquantaine de kms.

#### MATERIEL ET METHODES

La réponse agrégative d'ouvrières vis-à-vis d'une reine fut quantifiée comme précédemment (COGLIORE et al., 1981; CAMMAERTS et al., 1984):

-en présentant la reine successivement à 3 lots de 50 ouvrières, chaque fois pendant une heure.

-en comptant chaque fois, toutes les 5 minutes, le nombre d'ouvrières agrégées autour de la reine,

-et en calculant la moyenne des relevés effectués.

#### RESULTATS

1. Les ouvrières acceptent et entourent immédiatement les reines venant de nids éloignés de quelques mètres. Statistiquement, il n'y a aucune différence entre les agrégations alors observées et celles déclenchées par des reines indigènes. Des expériences sont en cours afin de tester si ces reines voisines sont simplement acceptées ou entièrement adoptées par les ouvrières, celles-ci les nourrissant alors et prenant soin de leur progéniture.

2. Dans un premier temps, les ouvrières attaquent des reines issues de nids distants de quelques kms en les agrippant, essentiellement au niveau des pattes. Après quelques minutes les fourmis s'avancent vers les reines, mandibules écartées, et s'arrêtent, immobiles comme freinées dans leur comportement de morsure. Puis, progressivement, elles s'agrègent autour des reines étrangères, mais leur agrégations restent toujours moindres que celles observées autour des reines indigènes. La décroissance de l'agressivité manifestée à l'égard des reines étrangères est très rapide en début d'expérience (Fig. 1). Elle résulte essentiellement d'une adaptation des ouvrières à des stimulations (olfactives...) nouvelles, plutôt que de changements (physiologiques et/ou ethologiques) effectués par les reines afin de se rendre "acceptables" par les ouvrières. En effet, en présentant, pendant une heure, des reines étrangères à des ouvrières, puis, aux mêmes ouvrières, pendant une seconde heure expérimentale, d'autres reines venant des mêmes nids étrangers, on observe nettement moins de comportements agressifs au cours de la seconde heure expérimentale. Par contre, en présentant d'abord des reines à des ouvrières qui leur sont étrangères, puis les mêmes reines à d'autres ouvrières venant des mêmes nids étrangers, on n'observe quasi aucune différence entre les nombres d'attaques subies par ces reines au cours de leur première et de leur seconde présentation.

3. Les ouvrières attaquent aussi, puis entourent peu à peu des reines issues de nids distants de 50 kms environ (Fig. 1). Néanmoins, après avoir ainsi quasi accepté des reines étrangères, elles reconnaissent très rapidement leurs propres reines, et s'agrègent parfaitement autour d'elles. Il n'existe en effet aucune différence significative entre les agrégations alors observées et celles obtenues avant les présentations de reines étrangères.

4. EVESHAM (en préparation) a montré que les jeunes

ouvrières de *M. rubra* doivent apprendre l'odeur de leurs reines pendant une période critique d'environ 6 semaines, sans quoi elles sont incapables d'y répondre ensuite. Le présent travail montre que les fourmis âgées d'1 ou de 2 ans sont capables d'accepter des reines étrangères, donc d'apprendre des éléments d'information propres à ces reines. Une question se pose alors: des ouvrières ayant avoisiné leurs reines pendant plus de 6 semaines en ont-elles définitivement acquis la connaissance, ou des contacts réguliers avec ces reines sont-ils nécessaires au maintien de cette connaissance?

Deux sociétés de *M. rubra* furent réparties en deux lots égaux d'ouvrières, l'un privé l'autre pourvu de reines, et la réponse agrégative d'ouvrières de chaque lot vis-à-vis des reines fut quantifiée régulièrement, au cours du temps, pendant près de 5 mois. D'autre part, pour l'un des deux nids expérimentaux 5 ouvrières de chaque lot, parfois prélevées soit à l'extérieur, soit à l'intérieur du nid, furent disséquées, et leur développement ovarien évalué par la surface de la projection orthogonale dessinée en chambre claire, de l'ensemble de leurs ovarioles, isolées sous binoculaire (Gross.:32X) et disposées dans un plan frontal, par rapport à l'animal. Enfin, au terme de toutes les expériences, les fourmis de chaque lot utilisé furent disséquées, et les histogrammes des valeurs caractérisant leur développement ovarien furent établis. Les résultats obtenus se lisent sur la figure 2.

Les ouvrières privées de reines montrent, après quelques semaines, une nette diminution de leur réponse agrégative vis-à-vis de ces reines, ainsi qu'un développement ovarien manifeste. Ensuite, seules quelques fourmis situées au sein du nid continuent à subir ce développement ovarien, tandis que leurs congénères nettement plus enclines à sortir du nid, présentent un arrêt de développement, voire même une dégénérescence au niveau de leurs ovaires, leur réponse agrégative vis-à-vis des reines étant alors qualitativement et quantitativement semblables à celles d'ouvrières toujours maintenues en présence de reines.

Ces observations montrent d'une part que les fourmis gardent la connaissance des informations acquises au début de leur vie, au sujet des reines rencontrées, et d'autre part, que des ouvrières privées de reines subissent des changements physiologiques et éthologiques, probablement liés les uns aux autres, assurant sans doute, en fin de compte, la survie de la société.

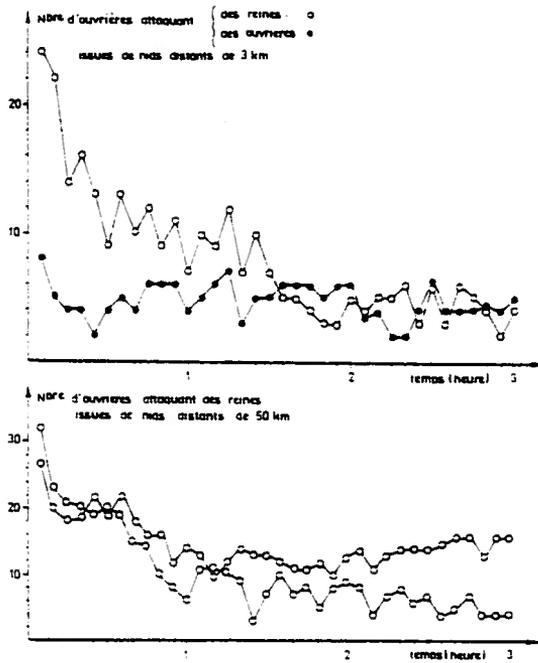


Figure 1.

Evolution au cours du temps de l'agressivité manifestée par des ouvrières à l'égard de reines étrangères.

Figure 2. - Changements éthologiques et physiologiques d'ouvrières maintenues avec (sigles noirs) ou sans (sigles clairs) reines. Histogrammes, établis au terme des expériences, des valeurs appréciant le développement ovarien des fourmis des nids utilisés.



## Références

- CAMMAERTS M.-C., SCANNU M., 1984.- Etude de facteurs expliquant la variabilité des groupements d'ouvrières de *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera-Formicidae) autour de leurs reine. *Annales Soc. Roy. Belg.* sous presse.
- COGLITORE C., CAMMAERT M.-C., 1981.- Etude du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica rubra*. *Insectes Sociaux* , 28, 353-370.
- EVESHAM E.J.M., 1982.- Regulation of the production of female sexual morphs in the ant *Myrmica rubra* L. PH. D. Thesis, University of Southampton.
- EVESHAM E.J.M.-The sensitization of young workers to their queens in the genus *Myrmica*. En préparation.

Actes Coll. Insectes Soc., 1. 79-86, Ed. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

ATTRACTIVITE DU COUVAIN ET COMPORTEMENT DES OUVRIERES  
DE LA FOURMI ATTINE *ACROMYRMEX OCTOSPINOSUS*  
(REICH) (HYM. FORMICIDAE)

par

Gérard FEBVAY, François MALLET et Alain KERMARREC

Station de Zoologie et Lutte Biologique I.N.R.A. - C.R.A.A.G.  
Domaine Duclos F-97170 Petit-Bourg  
Guadeloupe (F.W.I.)

Résumé: Le comportement de transport d'objets découverts hors du nid, est utilisé pour essayer de caractériser les signaux intervenant dans la reconnaissance des larves par les ouvrières d'*Acromyrmex octospinosus*. Plusieurs stimuli agissent successivement: reconnaissance visuelle (attraction à courte distance), inspection tactile (prise de l'objet) et reconnaissance chimique pour la rentrée au nid (perception de l'espèce, de la colonie).

Mots-clés: Attines, Fourmis champignonnistes, Larves, attractivité, Formicidae.

Summary: Brood attractivity and worker behaviour of the attine ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera, Formicidae).

The different behavioural steps leading from discovery to transport to the colony of objects encountered outside the nest are used to characterize the major signals involved in brood recognition by *Acromyrmex octospinosus* workers.

Tests with artificial baits, heterospecific larvae and homospecific larvae (from their own and other nests; freeze-dried or freeze-dried) show that all the larvae are attractive at close range (visual recognition). Tactile examination is essential however before an object can be carried to the nest. Workers can discriminate exactly between the different test objects. Artificial baits and heterospecific larvae are carried directly to the dump. Homospecific larvae are brought to the nest, but in different ways according to their origin. Seventy-eight percent of larvae from other nests are first carried to the dump to be liked and cleaned and then brought to the nest. Workers use this path with only 31% of the larvae from their own colony. The final recognition is chemical: homospecific freeze-dried larvae are carried inside the nest, but homospecific freeze-dried larvae are carried to the dump.

Key-words: Formicidae, Attinid, Larvae, attractivity, Fun-gus-growing ants.

#### INTRODUCTION

Les fourmis champignonnistes des genres *Atta* et *Acromyrmex*, décrites comme invertébrés dominants du Nouveau-Monde par WHEELER (1907) sont considérées comme premier fléau de l'agriculture néotropicale (CRAMER, 1967). La liste des plantes découpées par les Attines pour la culture de leur symbiote est très étendue

(FENNAH, 1950). La défoliation touche essentiellement les cultures vivrières, les plantes maraichères et ornementales, les vergers, les prairies et certains arbres cultivés pour la cellulose (AMANTE, 1967, 1968; CHERRET, 1968; TROPMAIR, 1973). La seule méthode de lutte envisageable passe par l'utilisation d'appâts contenant un biocide; récoltés par les fourmis fourrageuses ils contamineront toute la société (MALATO et al, 1977). Le renforcement de l'attractivité des granulés, pour éviter le nécessaire et contraignant dépôt ponctuel des appâts à l'entrée des nids et permettre éventuellement un traitement extensif par zone, reste un problème posé.

Une importante littérature existe sur les relations adultes-larves chez les fourmis. La reconnaissance spécifique des larves, le déménagement du couvain lors d'une alarme et la réintégration dans le nid de larves découvertes à l'extérieur sont décrits pour de nombreuses espèces: LE MASNE (1953) (*Ponera eduardi*); GLANCEY et al (1970); WALSH et TSCHINKEL (1974); BIGLEY et VINSON (1975) (*Solenopsis invicta*); BRIAN (1975) (*Myrmica rubra*); JAISSON (1972, 1974, 1975, 1980) (*Formica*); ROBINSON et CHERRETT (1974) (*Atta cephalotes*); MEUDEC (1973, 1977, 1978) (*Tapinoma erraticum*); LE MOLI et PASSETTI (1977, 1978) (*Formica rufa*); LENOIR (1981) (*Lasius niger*). Ces différents comportements sont également observés pour la ttrine présente en Guadeloupe: *Acromyrmex octospinosus*. Nous étudions le mécanisme de cette reconnaissance dans le but d'évaluer la possibilité d'utiliser en retour les phéromones du couvain d'*Acromyrmex octospinosus* afin d'augmenter la spécificité et l'attractivité des appâts et d'induire leur intégration au nid.

#### MATERIEL ET METHODES

Les essais sont conduits sur trois nids plats du laboratoire contenant une reine, du couvain (oeufs, larves et nymphes) et dont l'entretien et la culture du champignon symbiotique sont assurés par les ouvrières. Il sont gardés à 25-30°C. 70-80% HR et approvisionnés quotidiennement avec du matériel végétal varié.

Le test comportemental retenu pour cette étude est le transport par les ouvrières, de différents objets découverts hors du nid: 1) Larves (4ème stade) de leur propre nid. Ces larves sont prélevées dans le nid 2 heures avant le début du test. 2) Larves (4ème stade) d'autres colonies. 3) Larves d'une autre espèce (*Acromyrmex hystrix* en provenance du Venezuela). 4) Larves de leur propre nid congelées. La congélation pendant 30 minutes tue les larves sans altérer les composants chimiques cuticulaires. 5) Larves de leur propre nid lyophilisées (12 heures sous une pression inférieure à 400 millitorrs). La lyophilisation permet d'éliminer une grande partie des composés chimiques volatils tout en conservant la forme des larves. 6) Leurres en caoutchouc. Ces leurres de taille similaire aux larves sont lavés à l'hexane pendant 12 heures (soxhlet).

Le test débute par le dépôt d'un objet sur le plateau d'affouragement à environ 15 cm de l'entrée du nid. Trente observations par nid pour chacune des 5 catégories d'objets sont réalisées. Les différentes phases du comportement des ouvrières et leur quantification sont les suivantes: 1) Rencontre, définie comme le passage d'une ouvrière à 0,5 cm de l'objet. Le temps écoulé entre le dépôt de l'objet et la première rencontre est mesuré (3 classes: inférieur à 1 mn, compris entre 1 et 10 mn et supérieur à 10 mn). 2) Rencontre intéressée: arrêt de l'ouvrière sur l'objet et reconnaissance antennaire. Avant la prise ou dans les 10 mn qui suivent le dépôt le rapport du nombre de rencontres intéres-

sées sur le nombre de rencontres totales est calculé. Le pourcentage de rencontres intéressées suivies de la prise de l'objet est également un paramètre retenu. 3) Prise de l'objet avec mesure du temps écoulé entre la première rencontre et la prise (trois classes de temps:  $t < 1mn$ ,  $1mn < t < 10mn$  et  $t > 10mn$ ). 4) Quatre comportements sont définis après la prise de l'objet. A: entrée directe de l'objet au nid; B: entrée finale au nid avec au moins un passage par la décharge de la société; C: dépôt final à la décharge avec au moins un passage par le nid; D: dépôt direct à la décharge.

#### RESULTATS

Les résultats sont reportés globalement pour les trois nids étudiés aux tableaux 1 à 4. La comparaison des distributions des observations entre les 3 nids, pour chaque catégorie d'objets et selon les 3 classes de temps (première rencontre et prise) ou les 4 types de comportement, à l'aide du test du khi 2 n'a pas révélé de différences significatives.

Objets déposés	Classes de temps entre le dépôt et la 1ère rencontre			Rapport du nombre de rencontres intéressées sur le nom- bre de ren- contres to- tales
	inférieur à 1 mn	compris entre 1 et 10 mn	supérieur à 10 mn	
Larves du nid	70	30	0	1
Larves d'une autre colonie	75	23	2	1
Larves d'une autre espèce	74	26	0	0,97
Larves con- gelées	34	16	0	1
Larves lyophi- lisées	75	25	0	0,38
Leurres	28	59	13	0,54

Tableau 1: Première rencontre: Fréquence d'observation (%) selon 3 classes de temps écoulé après le dépôt. (Nombre d'observations par catégorie d'objets: 30 sur 3 nids différents)

Larves du nid	Larves d'une autre colonie	Larves d'une autre espèce	Leurres
92	99	77	19

Tableau 2: Rencontre intéressée: pourcentage de rencontres intéressées suivies de la prise de l'objet.

Objets déposés	Classes de temps entre la première rencontre et la prise de l'objet		
	Inférieur à 1mn	Compris entre 1 et 10 mn	Supérieur à 10 mn
Larves du nid	95	5	0
Larves d'une autre colonie	91	9	0
Larves d'une autre espèce	50	45	5
Larves congelées	82	18	0
Larves lyophilisées	85	15	0
Leurres	3	36	61

Tableau 3: Prise de l'objet: Fréquence d'observation (%) selon 3 classes de temps écoulé après la première rencontre (Nombre d'observations par catégorie d'objets 90 sur 3 nids différents).

La distribution de la première rencontre selon les 3 classes de temps est significativement différente ( $p < 0,001$ ) entre les larves du nid et les leurres neutres ( $\chi^2 = 38,7$ ). Les leurres sont rencontrés (principalement au hasard) pour 60% entre 1 et 10 mn après le dépôt. Par contre les larves sont découvertes pour 70% dans la première minute qui suit le dépôt (Tableau 1). Cette différence révèle l'attraction des

Objets déposés	Types du comportement (voir Matériel et Méthodes)			
	A	B	C	D
Larves du nid	69	31	0	0
Larves d'une autre colonie	22	78	0	0
Larves d'une autre espèce	0	0	6	94
Larves congelées	12	78	6	4
Larves lyophilisées	0	0	16	84
Leurres	0	1	3	96

*Tableau 4: Transport de l'objet: Fréquence d'observation (%) selon les 4 types de comportement définis dans Matériel et Méthodes (Nombre d'observations par catégorie d'objets 90 sur 3 nids différents.*

larves, corroborée par le comportement des ouvrières. Lors du passage de l'une d'elles dans un rayon inférieur à 5 cm autour d'une larve, elle modifie sa direction pour venir palper cette dernière. Ce comportement n'est que rarement obtenu avec les leurres. Cette attraction reste observable pour des larves homospécifiques d'autres colonies ou des larves d'une autre espèce ( $\chi^2 = 5,47$ , NS) ainsi que pour des larves congelées ou lyophilisées ( $\chi^2 = 5,75$ , NS). Ces résultats suggèrent que l'origine de l'attraction n'est pas spécifique. Elle n'est pas à rechercher dans le faible mouvement des larves, l'émission de signaux sonores ou la présence de produits volatils car les larves tuées par le froid ou lyophilisées restent attractives. La reconnaissance des larves par la vue serait alors la cause de cette attraction.

Le rapport du nombre de rencontres intéressées sur le nombre de rencontres totales, avant la prise ou dans les 10 mn après le dépôt, de 0,54 pour les leurres, atteint 1 pour les différentes larves à l'exception de celles lyophilisées (0,88). Cependant si pour les larves homospécifiques, plus de 90% des rencontres intéressées sont suivies de la prise (Tableau 2) on en n'observe que 77% pour les larves d'une autre espèce. Le déclenchement de la deuxième phase comportementale (la prise) paraît, pour partie, être spécifique. Les observations selon les 3 classes de temps entre la première rencontre et la prise de l'objet (Tableau 3) confirment cette hypothèse. Alors que pour les larves homospécifiques (vivantes, congelées ou lyophilisées) la prise s'effectue pour plus de 30% des cas dans la minute qui suit la première rencontre, seules 50% des larves

d'une autre espèce sont prises dans la première minute, et 5% ne le sont qu'après 10 minutes. Si la lyophilisation a permis d'éliminer toutes substances volatiles cuticulaires, le stimulus déclenchant la prise doit être tactile. Les larves d'*Acromyrmex hystrix* étant de taille et de forme similaires aux larves d'*Acromyrmex octospinosus*, cette reconnaissance pourrait être liée à la pilosité.

Le comportement des ouvrières après la prise de l'objet (Tableau 4) montre une identification très précise des objets transportés. Les leurres sont déposés dans la décharge de la société (à l'exception d'un cas où il fut entré au nid et utilisé comme matériel de construction). Les larves de la colonie sont dans tous les cas réintégrées dans le nid et déposées avec le couvain présent (pour 30% seulement, cette intégration n'est pas directe). Les larves homospecificques d'autres colonies sont perçues différemment. Si toutes sont finalement adoptées au nid, près de 80% passent par la décharge où elles sont intensivement léchées. Cette différence comportementale pour les larves de même espèce suppose une signature chimique du nid. Le transport des larves d'une autre espèce directement à la décharge (comportement similaire à celui avec des leurres) montre l'existence d'une reconnaissance spécifique des larves. Celle-ci est d'origine chimique car les larves homospecificques congelées sont entrées dans le nid et adoptées à 90% tandis que les larves homospecificques lyophilisées sont toutes déposées à la décharge.

#### DISCUSSION

L'étude comportementale du transport de différents objets par les ouvrières d'*Acromyrmex octospinosus* nous a permis d'approcher la caractérisation des principaux signaux intervenant lors de la reconnaissance des larves. Plusieurs stimuli (visuel, tactile et chimique) paraissent intervenir successivement dans la perception du couvain et déclenchent les différentes phases comportementales. Une\* visuelle des larves (forme, couleur) est responsable de l'attraction à courte distance (inférieure à 5cm). La prise de l'objet est alors plus ou moins rapidement déclenchée suite à une inspection tactile. La reconnaissance finale qui induit la rentrée au nid a une origine chimique et se situe à deux niveaux: -perception de l'espèce,- perception de la colonie. Cette reconnaissance chimique à 2 niveaux est décrite par MEUDEC (1978) chez *Tapinoma erraticum* et ROBINSON et CHERRET (1974) signalent chez *Atta cephalotes* la différence de comportement des ouvrières face à du couvain homospecificque de leur propre colonie et d'une colonie étrangère. Les signaux physiques intervenant dans la perception des larves ont été moins étudiés. Cependant plusieurs auteurs suggèrent leur importance: BRIAN (1975) (*Myrmica*) ROBINSON et CHERRET (1974) (*Atta cephalotes*) et MEUDEC (1978) sur *Tapinoma erraticum* montrent que l'odeur est un facteur principal de reconnaissance sans toutefois éliminer le rôle des signaux physiques.

L'importance du signal chimique dans le transport final des larves par les ouvrières d'*Acromyrmex octospinosus* à l'intérieur du nid nous suggère que les phéromones du couvain pourraient être utilisées comme "clés d'entrée" des appâts toxiques. Les recherches sont poursuivies dans cette voie en menant en parallèle l'extraction, fractionnement et étude éthologique.

\* reconnaissance

## Références

- AMANTE E., 1967.- A formiga saua *Atta capiguara*, praga das pastagens. *Biologico*, 33, 113-120.
- AMANTE E., 1968.- Emprego de nova isca à base de Dodecacloro (Mirex 0.45%) no combate à formiga saua *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908) e *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera : Formicidae). *Biologico*, 34, 123-128
- BLIGLEY W.S., VINSON S.B., 1975.- Characterization of a brood pheromone isolated from the sexual brood of the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 68, 301-304.
- BRIAN M.V., 1975.- Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav.*, 23, 745-756.
- CHEERETT J.M., 1968.- The foraging behaviour of *Atta cephalotes* (L) (Hymenoptera Formicidae). 1- Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* 37, 387-403.
- CRAMER H.H., 1967.- *Plant protection and world crop production*. Bayer Pflanzenschutz, Leverkusen. 523p.
- FENNAH R.G., 1950.- Parasol ants, their life history and methods for their control. *Proceeding of the Agricultural Society of Trinidad and Tobago, Supplement by the Department of Agriculture*. 17 pages
- GLANCEY R.M., STRINGER C.E., CRAIG C.H., BISHOP P.M., MARTIN S.B., 1970.- Pheromone may induce brood-tending in the fire ant, *Solenopsis saevissima* (Hym, Formicidae) *Nature*, 226, 363-364.
- JAISSON P., 1972.- Note préliminaire sur l'ontogénèse du comportement de soin au couvain chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Först): rôle d'un mécanisme probable d'imprégnation. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 275, D, 2721-2723.
- JAISSON P., 1974.- Etude du développement des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*F. Polyctena* Först) élevée en milieu précoce hétérospécifique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 279, D, 1205-1207.
- JAISSON P., 1975.- L'imprégnation dans l'ontogénèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Först). *Behaviour*, 32, 1-37.
- JAISSON P., 1980.- Les relations parentales chez les hyménoptères sociaux. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20, 771-778.
- LE MASNE G., 1953.- Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis, *Ann. Sci. Nat.*, 11<sup>e</sup> sér., 15, 1-56

- LE MOLI F., PASSETI M., 1977.- The effect of early learning on recognition, acceptance and care of cocoons in the ant *Formica rufa* L. *Att. Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Cic. Stor. Nat. Milano*, 118, 49-64.
- LE MOLI F., PASSETI M., 1978.- Olfactory learning phenomena and cocoon nursing behaviour in the ant *Formica rufa* L. *Boll. Zool.*, 45, 389-397.
- LENOIR A., 1981.- Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L. *Socio-biology*, 6, 153-178.
- MALATO G., KERMARREC A., TROUP J.M., 1977.- Données nouvelles sur l'invasion de la Guadeloupe par *Acromyrmex octospinosus* REICH. (*Formicidae, Attini*). I. Aspects biogéographiques et perspectives du contrôle chimique. *Nouv. Agron. Antilles, Guyane*, 3, 473-485.
- MEUDEC M., 1973.- Note sur les variations individuelles du comportement de transport du couvain chez les ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. *C.R. Acad. Sci. Paris.*, 277, D 357-360.
- MEUDEC M., 1977.- Le comportement de transport du couvain lors d'une perturbation du nid chez *Tapinoma erraticum*. Rôle de l'individu. *Insectes Sociaux*, 24, 345-352.
- MEUDEC M., 1978.- Response to and transport of brood by workers of *Tapinoma erraticum* (Formicidae, Dolichoderinae) during nest disturbance. *Behavioural Processes*, 3, 199-209.
- ROBINSON S.W., CHERRETT J.M., 1974.- Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood pheromones of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L) (Formicidae, Attini) as a component in an attractive bait. *Bull. Ent. Res.*, 63, 519-529.
- TROPPEMAYER., 1973.- *Doctoral thesis*. University of Rio Claro. Sao Paulo, Brasil.
- WALSH J.P., TSCHINKEL W.R., 1974.- Brood recognition by contact pheromone in the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Anim. Behaviour*, 22, 695-704.
- WHEELER W.M., 1907.- Fungus growing ants of North America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 23, 669-807.

Actes Coll. Insectes Soc., 1. 87-92, Ed.SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12, (1984)

ETUDE DU POLYETHISME ET DU DEVELOPPEMENT DES OVAIRES  
DANS UNE COLONIE DE *PACHYCONDYLA OBSCURICORNIS*  
(HYM., FORMICIDAE)

par

Dominique FRESNEAU

Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S. N°985

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie,

Université Paris XIII, F-93430 Villataneuse

et

Laboratoire d'Ethologie C.I.E.S., Tapachula, Chiapas, Mexique.

Résumé: L'étude fine du polyéthisme par l'observation des activités individuelles dans une colonie de *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *obscuricornis* a été suivie d'une dissection de tous les membres de la colonie. L'état ovarien de chaque fourmi est en relation avec son rôle social: développé chez les soigneuses, l'ovaire paraît totalement régressé chez les fourrageuses. Le même phénomène s'observe aussi bien chez les reines que chez les ouvrières, seul un faible polymorphisme ovarien séparant les deux castes. La confusion entre les rôles reproducteurs et parentaux dans cette espèce primitive sont discutés.

Mots-clé: *Ponerinae*, *Pachycondyla*, polyéthisme, développement des ovaires, castes.

Summary: Polyethism and ovarian development in a *Pachycondyla obscuricornis* colony.

A detailed study of polyethism by the observation of individuals in a *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *obscuricornis* colony, was followed by a dissection of each member of the colony. The ovary development of each ant is closely related to its social status. The ovaries are well developed amongst the nurses, but totally degenerated amongst the foragers. All the intermediate conditions between these extremes were observed. This is equally true for the gynes and workers castes, being very weakly marked the ovary polymorphism between this two castes. This apparent relation with the relative integration of the queens into those behaviours normally performed by the workers suggests a confusion of the reproductive and parental tasks. This characteristic could constitute a primitive socialization of these ants.

Key-words: *Ponerinae*, *Pachycondyla*, polyethism, ovarian development, castes.

#### INTRODUCTION

L'organisation sociale des fourmis repose sur une division stricte des rôles parmi la caste femelle: les reines ont le monopole de la fonction reproductrice, tandis que les ouvrières stériles assurent l'élevage du couvain, l'entretien et l'approvisionnement de la colonie. Il arrive pourtant que des ouvrières puissent pondre en présence de la reine: c'est le cas par exemple chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973) et *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1969). Les oeufs pondus par les ouvrières ont alors une fonction trophique,

mais dans quelques espèces comme *Temnothorax recedens* (DEJEAN et PASSERA, 1974), *Myrmica rubra* (SMEETON, 1981) il a été démontré que les ouvrières non fécondées pondent des oeufs reproducteurs qui donneront une partie des mâles de la société. Toutes les ouvrières ne partagent pas cette aptitude; WEIR (1958) dans le genre *Myrmica* et OTTO (1958) dans le genre *Formica* ont observé que les jeunes ouvrières nourrices présentaient des ovaires plus développés que les fourrageuses plus âgées. CEUSTERS et coll. (1981) et BILLEN (1982) ont montré qu'il existait une relation étroite entre le développement ovarien et la stratification des ouvrières de *F. polycetena* et *F. sanguinea* dans le nid. Chez les Ponerinae, nous avons pu observer l'existence d'un polyéthisme continu dans les sociétés de *Pachycondyla apicalis* (FRESNEAU et DUPUY, sous presse). L'intégration des reines aux tâches assurées par les ouvrières semble courant. Ceci nous a conduit à nous interroger sur l'existence d'un polymorphisme ovarien en relation avec le statut social.

#### MATERIEL ET METHODES

Une colonie de *Pachycondyla obscuricornis*, récoltée dans la forêt Lacandonne (Chiapas, Mexique), fut installée dans un nid artificiel en plâtre. Elle comprenait 64 Fourmis (effectif courant dans cette espèce): 7 femelles désaillées 57 ouvrières, 20 oeufs, 15 larves, 8 cocons. Le marquage individuel (FRESNEAU et CHARPIN, 1977) a permis l'observation en lumière rouge de chaque fourmi. Chaque observation, faite par balayage systématique, comprenait l'identification de chaque individu dont l'activité et la localisation étaient notées. La revue complète de toutes les fourmis, était opérée en 5 à 7 minutes, nous avons obtenu ainsi une sorte "d'instantané" des comportements réalisés dans la société à un moment donné. L'étude comportementale fut menée à bien durant 6 jours à raison de 10 revues journalières. Leur addition a formé un échantillon assez ample de comportement (60 observations x 64 individus = 3840 pointages individuels). A l'issue de cette période d'observation, la colonie fut sacrifiée et chaque fourmi disséquée et fixée. L'analyse des ovaires a porté sur la mesure des ovarioles et des ovocytes les plus développés.

#### RESULTATS

##### 1°) Construction de l'éthogramme social:

Selon la méthode utilisée, il est difficile de réaliser un classement des fourmis sans privilégier a priori certains critères comportementaux. Les méthodes de la taxonomie numérique nous ont aidé à résoudre ce problème. Un exposé très détaillé de ces résultats est intégré dans un autre article (cf FRESNEAU, en préparation). Nous en résumerons les principales étapes: l'utilisation d'un algorithme de classification automatique a permis de sélectionner sur un dendrogramme 5 groupe de fourmis regroupées en fonction de la similitude de leurs profils comportementaux. L'analyse des profils moyens manifestés par chaque groupe permet alors d'associer à ces groupes des rôles sociaux.

- 1- Les soigneuses d'oeufs (9 fourmis).
- 2- Les soigneuses de larves et de cocons (17 fourmis).
- 3- Les inactives (20 fourmis) qui représentent le groupe dominant dans le nid, manifestent des

activités "non altruistes" telles que les toilettes individuelles, comportements alimentaires, l'inactivité etc...

- 4- Les domestiques et préfourrageuses (5 fourmis) ont un statut intermédiaire entre les inactives et les "fourrageuses", elles assurent en outre les transports de matériaux divers et les déchets.
- 5- Les fourrageuses (13 fourmis) se singularisent par leur séjour prolongé hors du nid. Elles chassent et assurent l'approvisionnement de société. Les femelles désaillées se répartissent dans ces différents groupes: 5 d'entre elles ont été classées parmi les soigneuses de larves et de cocons (gr 2), et une autre parmi les préfourrageuses (gr 4), la dernière parmi les fourrageuses (gr 5).

## 2°) Résultats de la dissection:

### a- Le polymorphisme ovarien entre femelles et ouvrières

La dissection des ovaires a montré un faible polymorphisme entre les castes. Chaque ovaire comprend au maximum 3 ovarioles dont l'un est en général plus long et contient un ovocyte basal allongé. Les oeufs pondus ont l'aspect de bâtonnet de 1,2 à 1,5 mm de long sur 0,4 mm de large. Nous n'avons pas rencontré d'ergatogynes, seules les femelles possèdent des ocelles. Leurs ovaires se différencient de ceux des ouvrières par trois caractères:

- la présence d'une spermathèque,
- des ovarioles légèrement plus allongés et
- un nombre plus important d'ovocytes en développement.

Trois femelles avaient une spermathèque pleine, ceci confirme la possibilité de la polygynie dans cette espèce.

### b-Étude de la relation entre l'état ovarien et le statut social.

Le diagramme de corrélation de la figure 1 est construit d'après la méthode d'analyse graphique de BERTIN (1977). Il est constitué d'un damier où figurent en colonnes les groupes de fourmis sélectionnés par le dendogramme et en ligne 5 états ovariens permettant de classer tous les individus. Après permutation des lignes et des colonnes dans un ordre cohérent, nous avons disposé chaque fourmi dans la case lui correspondant. La diagonalisation des points est alors l'indice d'une relation entre les deux variables. Il est aussi possible d'ajouter une troisième dimension au graphique en donnant à chaque point un diamètre proportionnel à la fréquence des soins du couvain. La grande majorité des soigneuses occupent le quadrant supérieur gauche et les fourrageuses le quadrant opposé. Entre ces deux extrêmes les fourmis inactives et domestiques occupent les zones centrales. Cette disposition des points illustre clairement que l'appartenance au service "extérieur" de la société est liée à une dégénérescence des ovaires aussi bien chez les femelles que chez les ouvrières. Une analyse plus détaillée suscite deux remarques.

1- Les groupes 2 et 3 présentent une hétérogénéité assez importante. Sept individus du groupe 2 ont des ovarioles vides, trois d'entre eux possèdent des corps jaunes, témoins d'une activité ovarienne sans doute antérieure aux observations et à la dissection. Cet état ovarien intermédiaire n'existe pas dans le groupe 3 où les fourmis sont nettement séparées en deux sous-groupes. Onze possèdent des ovaires développés avec de petits ovocytes. Les 9 autres ont des ovarioles vides ou des ovaires totalement atrophiés. Cette hétérogénéité doit être soulignée car ces ouvrières sont totalement confondues par l'analyse comportementale. Ceci suggère que les groupes 2 et 3 seraient constitués de fourmis de maturation différentes. D'autres observations effectuées dans d'autres sociétés ont révélé que les fourmis néonates restent inactives durant les six premiers jours de leur vie adulte. Ils s'orientent ensuite en majorité vers les activités de soins du couvain ou vers les activités domestiques. Durant cette phase d'inactivité, les jeunes ouvrières sont fréquemment léchées par les fourmis qui les entourent. En effectuant des calculs séparés au sein du groupe 3 on peut remarquer que le rapport des léchages reçus sur le total des léchages interindividuels est égal à 0,9 chez les inactives possédant de petits ovocytes, tandis qu'il est égal à 0,6 (plus équilibré) chez les inactives dont les ovarioles sont vides ou atrophiés. Il paraît donc probable que les premières soient juvéniles et possèdent des ovaires encore immatures, et que les secondes moins léchées soient plus âgées et possèdent des ovaires en voie de régression. Dans les deux cas il s'agirait de fourmis à statut intermédiaire, mais évoluant en sens inverse.

2- Le diagramme montre aussi l'importance de l'ovocyte basal dans l'aptitude à soigner le couvain. On peut étudier plus précisément cette liaison à partir des fréquences d'activité de soins du couvain et de la longueur de l'ovocyte principal. Ceci n'est possible que sur l'échantillon des 30 fourmis possédant des ovocytes  $> 0,05$  mm. Le calcul d'un coefficient de corrélation par rang ( $\rho$  de Spearman) aboutit à une valeur  $\rho = 0,587$  significative à  $P < 0,01$ . Ce résultat indique que la probabilité de soigner le couvain est plus importante chez les fourmis dont les ovarioles peuvent développer de grands ovocytes. Il y aurait donc une liaison entre le comportement parental et l'aptitude reproductrice. Pour vérifier cette hypothèse, nous entamons une étude détaillée afin de préciser une éventuelle synchronisation de la ponte et des maxima de comportement de soin au couvain. Une étude histologique en cours sur une espèce voisine *P. apicalis* (MERCIER et FRESNEAU en préparation) aboutit à des résultats analogue. Elle précise notamment que dans une colonie avec reine, seules les ouvrières soigneuses ont des ovocytes chorionnés. Une régulation hormonale du comportement social à l'échelle de l'individu ou même du groupe fonctionnel est donc envisageable.

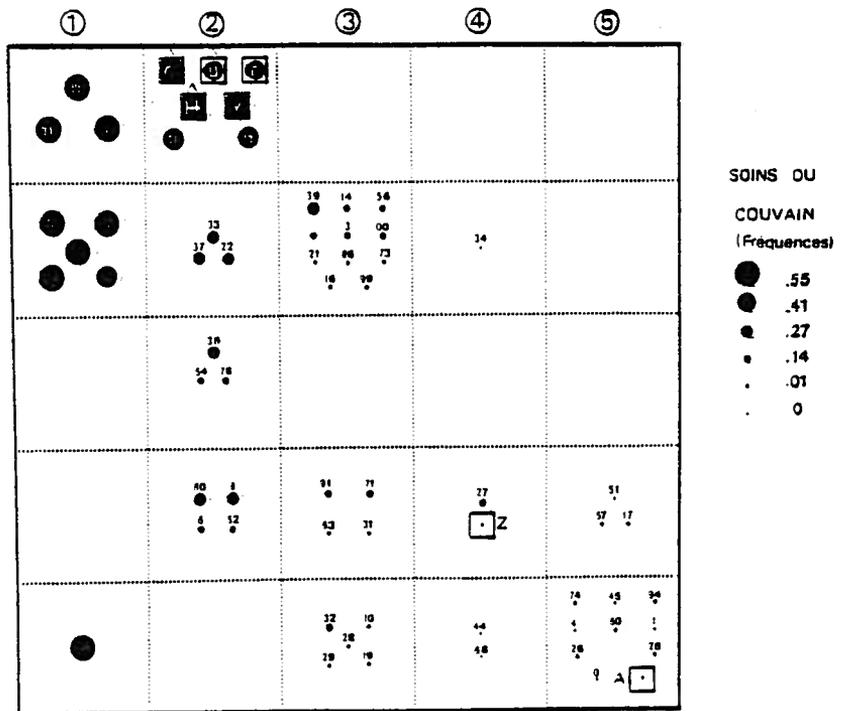
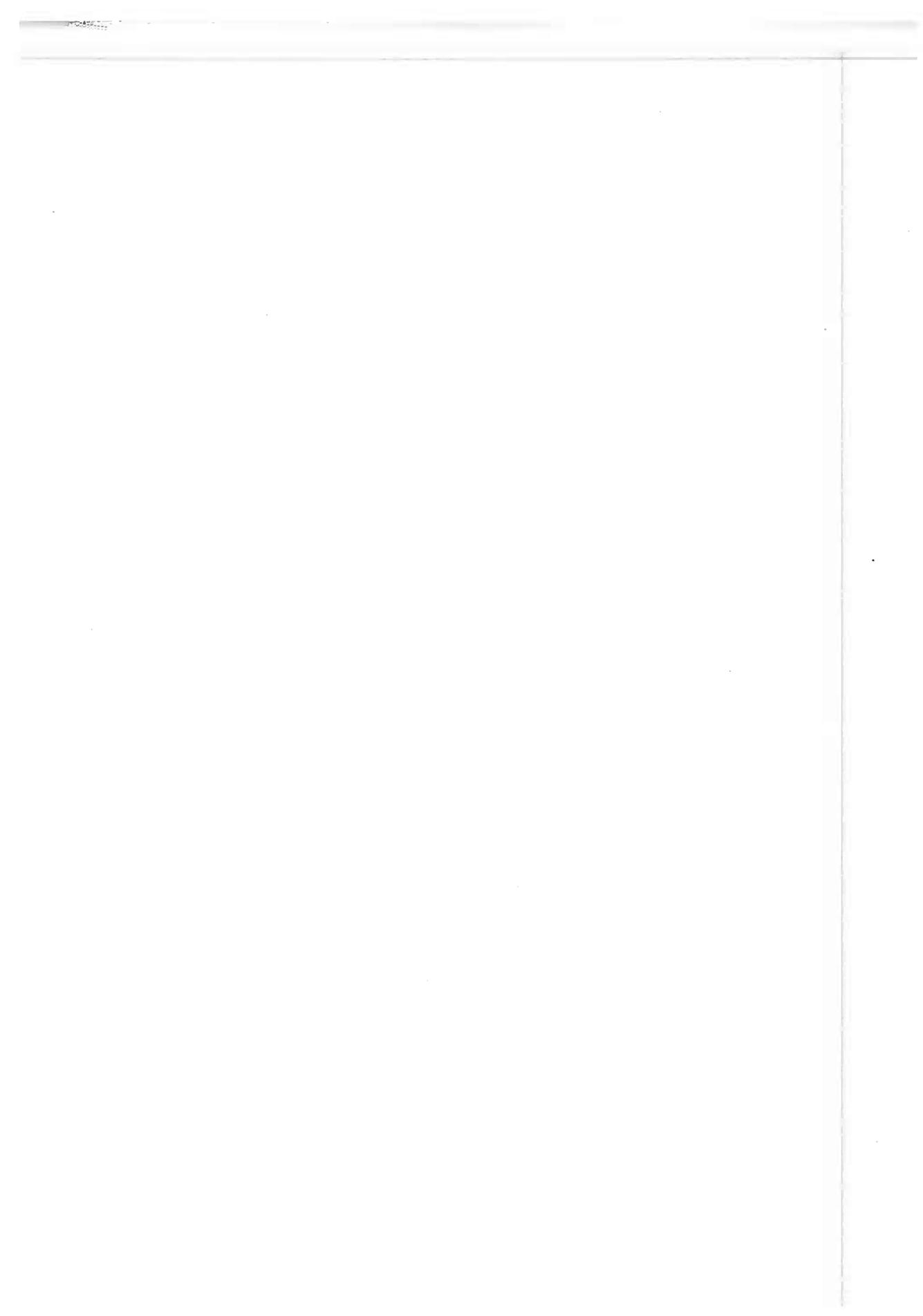


Figure 1: Représentation graphique de la relation entre l'état ovarien et les rôles sociaux des fourmis dans une colonie de Pachycondyla obscuricornis.

- En colonne: 1 Fourmis soigneuses d'oeufs  
 2 Fourmis soigneuses de larves et de cocons  
 3 Fourmis socialement inactives  
 4 Fourmis domestiques et préfourrageuses  
 5 Fourmis fourrageuses

- Ouvrières
- Femelles non fécondées
- △ Reines



## DISCUSSION

Chez *P. obscuricornis*, l'état des ovaires est globalement lié au statut polyéthique de fourmis. Ce résultat est conforme à ce qu'on observe dans le genre *Myrmica* où l'âge des ouvrières influe à la fois sur leur fertilité et sur leur développement social (WEIR, 1958 et 1959). Chez *Myrmica rubra*, SMEETON (1982) propose même le modèle suivant:

les jeunes ouvrières, après une phase d'inactivité de quelques semaines où elles accumulent des réserves, pondent quelques oeufs reproducteurs. Ces mêmes ouvrières deviennent alors nourrices et produisent des oeufs trophiques. Plus tard, elles acquièrent le statut de fourrageuse tandis que leurs ovaires régressent. Ces quelques exemples montrent que dans les espèces monomorphiques où le polyéthisme est lié à l'âge des ouvrières, le développement ovarien suit globalement la même évolution. La physiologie ovarienne pourrait même constituer un indice plus précis que l'âge de l'orientation préférentielle des ouvrières dans les activités de la colonie. SMEETON suppose en effet que les ouvrières juvéniles, possédant des ovaires peu développés, évolueront plus rapidement vers le statut de fourrageuse. Nos résultats sont compatibles avec cette hypothèse et suggèrent l'intervention possible d'une régulation hormonale du comportement social. Chez *P. obscuricornis* l'éventuelle synchronisation de l'oviposition et du comportement parental suggère une analogie avec le comportement solitaire. La faible différenciation physiologique et comportementale des castes entre reines et ouvrières traduit le caractère primitif de l'organisation sociale habituellement accordé aux espèces de Ponerinae.

## Références

- BERTIN J., 1977.- *La graphique et le traitement graphique de l'information*. Flammarion, Paris. 223 p.
- BILLEN J., 1982.- Ovariole development in workers of *Formica sanguinea* Latr. (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, 29, 86-94.
- BRIAN M.V., 1973.- Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, 21, 691-698.
- CEUSTERS R., BERTRANDS H., PETIT M., VAN DE PEER H., 1981.- Polyethisme chez *Formica polyctena* Först et *Myrmica rubra* L. Stratification des ouvrières dans le nid selon leur état physiologique par rapport à un gradient de température. *Bull. Sect. Fr. U.I.E.I.S., Toulouse*, 38-44.
- DEJEAN A., PASSERA L., 1974.- Ponte des ouvrières et inhibition royale chez la fourmi *Temnothorax recedens* (Nyl.) (Formicidae Myrmicinae). *Insectes Soc.*, 21, 343-356.
- FRESNEAU D., CHARPIN A., 1977.- Une solution photographique au problème du marquage des petits insectes. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 13, 423-426.
- FRESNEAU D., DUPUY P.- A study of polyethism in a ponerine ant *Neoponera apicalis* (Hym. Formicidae). *Anim. Behav.* (sous presse)
- MERCIER B., FRESNEAU D.- Histologie des ovaires et étude du comportement social des reines et des ouvrières chez une fourmi ponerine (en préparation).
- OTTO D., 1958.- Über die Arbeitsleilung in Staate von *Formica rufa*, *rufo pratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Wiss. Abh. ätsch. Akad. Landwirtschaftswiss.* Berlin 30.
- PASSERA L., 1969.- Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latr. et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis Xene* st. (Hym. Formicidae). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 11, 327-482.
- SMEETON L., 1981.- The source of males in *Myrmica rubra* (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, 28, 263-278.
- SMEETON L. 1982. The effect of age on the production of reproductive eggs by workers of *Myrmica rubra*. *Insectes Soc.*, 29, 465-474.
- WEIR I.S., 1958.- Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. Part II. *Insectes Soc.*, 5, 315-339.
- WEIR I.S., 1959.- Interrelation of queen and workers oviposition in *Myrmica*. *Phys. Zool.*, 32, 63-77.

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 93-104, Ed. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

LA SELECTION DE PARENTELE ET L'ORIGINE PHYLOGENETIQUE  
DE L'ASSOCIATION POLYGYNE CHEZ LES *POLISTES*

par  
Jacques GERVET et Michel PRATTE

C.N.R.S. - I.N.P. 5  
8.P. 71, F-13277 Marseille Cedex 9

Resumé: La sélection de parentèle moyennant quelques hypothèses complémentaires, a été invoquée par M.-J.WEST pour expliquer l'association polygyne chez les *Polistes*. Ce modèle est couramment utilisé pour guider l'analyse des conduites sociales chez les *Polistes*. Au prix d'autres hypothèses, nous présentons un modèle, dit de sélection d'affinité, qui nous paraît mieux adapté, et tentons d'en dégager des suggestions pour l'étude de l'Evolution du Comportement.

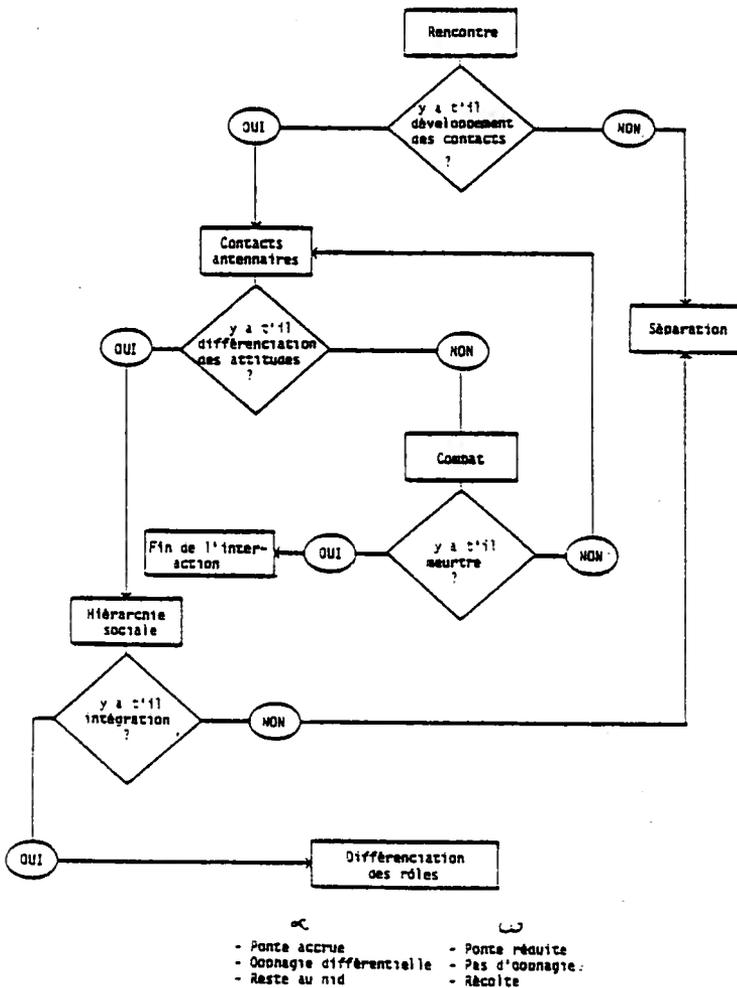
Mots clés: *Vespidae*, *Polygynie*, *Polistes*, *selection de parentèle*.

Summary: Kin-selection and phylogenetic origin of polygynous association in the *Polistes*.

Among certain species of *Polistes* wasps, as with other *Vespidae*, polygynous nest foundation is known to often take place: several females form an association in order to found a colony. a certain division of labour occurs in that the dominant foundress produces nearly all the of spring whereas the subordinates are responsible for foraging. HAMILTON found this behaviour hard to reconcile with evolutionary theory, since kin-selection did not convincingly explain how subordinate wasps come to forget their own reproduction in order to care for larvae which are less closely related to them than their own progeny would have been. The model proposed by M.-J.WEST overcomes this difficulty mathematically by showing that a "genetic advantage" can be derived by the subordinate foundress on two conditions: that the main egg-layer and the subordinate wasp are closely related genetically; and that the subordinate wasp's own fecundity is weak. In this paper, a slightly different model is proposed which does not necessarily exclude the one described above. According to our model, which is based on affinity selection, a prerequisite for the successful founding of a colony is the presence of an appropriate behavioural trait in all its members. From the evolutionary point of view, it thus becomes unnecessary to search for the conditions under which the behaviour typical of subordinates spreads through the population. The point is now to find the conditions favouring the constant enhancement, within the population, of a character which, depending on how it is controlled by immediate factors, will result in behaviour

which is either that of a dominant foundress or that of a subordinate female. This model, which is naturally not incompatible with possible kin-selection mechanisms, seems to hold two advantages: 1) it is based on a seemingly reasonable hypothesis concerning social behaviour; 2) and it brings the evolutionary problem to bear on the population as a whole rather than on an individual animal. The main difference with respect to M.-J. WEST's formula is that parameter  $r$ , representing the degree of *genetic relationship*, disappears and is replaced by the *affinity condition*.

Key-words: *kin-selection*, *Vespidae*, *Polistes*, *polygyny*.



## 1° PRESENTATION DU PROBLEME

Chez certaines espèces de *Pcolistas*, et d'ailleurs chez divers autres Vespides, la fondation est souvent polygyne: à la différence du cas typique, plusieurs reines s'associent soit pour une fondation en commun (fondation polygyne), soit par intégration d'une nouvelle reine à un guêpier pré-existant. On sait depuis longtemps (PARDI, 1942; DELEURANCE, 1946) qu'il existe entre ces reines une différenciation des rôles et, il y a une vingtaine d'années, j'ai montré moi même la spécialisation dans la ponte d'une seule guêpe, la pondeuse principale, tandis que les autres, jouant un rôle d'auxiliaire, produisent peu de descendants.

Le mécanisme évolutif par lequel une telle polygynie est maintenue n'est pas évident et HAMILTON se disait embarrassé par ce cas: à la différence des ouvrières qui soignent leurs soeurs, les auxiliaires ne s'occupent au mieux que de leurs nièces. On ne comprend donc pas par quel processus la sélection naturelle conserve (voire crée?) un comportement qui les exclut de la reproduction.

M.-J. WEST a proposé une solution basée sur un processus de sélection de parentèle; si elle est apparentée à la guêpe jouant le rôle de pondeuse principale, l'auxiliaire peut avoir intérêt à la vie polygyne si le surplus de descendance obtenu grâce à son aide est notablement plus fort que la descendance qu'elle aurait eue en fondant pour son propre compte; le surplus doit être d'autant plus important que les guêpes sont moins étroitement apparentées, donc plus éloignées génétiquement.

M.-J. WEST démontre ainsi qu'une guêpe a "intérêt" à devenir auxiliaire plutôt qu'à fonder seule lorsque est satisfaite la condition (que je donne ici pour le cas de la digynie) (formule un peu différente de celle de WEST) :

$$\frac{P(f+j)-P_f}{P_j} > \frac{1}{r}$$

où  $f$  désigne la "founder", la fondatrice qui est rejointe,  
 $j$  la "joiner", qui l'a rejointe et est devenue auxiliaire,  
 $P(f+j)$  la production de la société digyne,  
 $P_f$  la production de la fondatrice seule,  
 $P_j$  la production qu'aurait eue la joiner si elle avait fondé seule

$r$  est le degré de parenté (fraction des gènes en commun entre la joiner et la founder)

Le degré de parenté entre  $j$  et la descendance qu'elle élève est  $r/2$

Selon M.-J. WEST, la réalisation de cette condition est facilitée par le double fait que:

-les guêpes qui s'associent sont souvent des soeurs ( $r = 3/4$  en cas d'accouplement unique de leur mère). Si, par contre,  $r$  est très faible, la condition devient presque impossible.

- $P_j$  est généralement faible, la guêpe "joiner" étant une guêpe peu féconde dont, en tout état de cause, la ponte aurait été faible si elle avait fondé seule.

Sans examiner pour l'instant la validité de ces deux hypothèses annexes, on écrit la condition de WEST en faisant apparaître la production de la colonie:

$$P(f+j) > P_f + \frac{P_j}{r}$$

La formule de M.-J.WEST a connu un succès important au point qu'aux U.S.A. notamment elle généralement utilisée comme paradigme de base pour l'analyse du comportement des Vespides; incitant à des observations très nombreuses elle s'est donc montrée féconde.

Le point que je souhaite examiner, c'est pourtant les hypothèses implicites qui légitiment le raisonnement, et, partant, délimitent le domaine de validité des résultats obtenus. Je voudrais ensuite montrer comment d'autres systèmes d'hypothèses, que je crois légitimes, conduisent à un autre type de processus. Je voudrais voir les conditions et les enjeux de cet autre modèle sans vouloir prétendre qu'un modèle soit exclusif de l'autre.

Une condition implicite est donnée par la question même que pose WEST après HAMILTON, en demandant quel est "l'avantage génétique", pour une guêpe de prendre un comportement de "joindre" plutôt que de fonder seule. HAMILTON sans anthropomorphisme, explique clairement le sens de cette formule: est "avantageux" un trait de comportement qui entraîne une transmission accrue, à la génération suivante, du génotype qui a accompagné son apparition.

La question implique donc que ce qui est maintenu par sélection naturelle, c'est le comportement de la joindre, sélectionné pour son propre compte (celui de la "founder" l'étant de son côté), que ce soit par le bénéfice qu'en tire la descendance directe ou la descendance apparentée.

Mais, en fait, comme toute interaction sociale, la réalisation d'une société polygyne implique au moins deux individus, et, par conséquent en supposant que des différences génétiques existent entre espèces pratiquant et ne pratiquant pas la polygynie, c'est l'existence simultanée de ces différences chez tous les membres du groupe qu'il faut étudier à la fois.

Nous sommes, pour ce faire, réduits aux hypothèses mais, pour affier la conjecture que nous choisirons, il nous a paru important d'examiner au préalable en quoi diffèrent, chez les Polistes, les animaux pratiquant et ne pratiquant pas l'association polygyne.

## 2° DEROULEMENT DU COMPORTEMENT AU COURS DE L'ASSOCIATION POLYGYNE.

Les événements conduisant à la réalisation d'une société polygyne (dogyne, pour prendre un cas schématique) représentent une chaîne non obligatoire comportant des choix successifs. Lorsque deux guêpes se rencontrent, que ce soit ou non à proximité d'un nid, il peut en résulter une indifférence

réci-proque, parfois après une courte palpation antennaire. Eventuellement l'une d'elle recule en face d'une attitude menaçante (mandibules entr'ouvertes) de l'autre. Il n'y a pas alors développement d'une relation suivie. Chez plusieurs espèces de *Polistes* celles qui se limitent à une fondation rigoureusement monogyne ont un comportement de ce type.

Lorsque les contacts antennaires se développent, ils prennent une forme voisine chez toutes les espèces de *Polistes*. Deux cas sont possibles:

.les contacts se développent symétriquement; leur intensité croît rapidement et débouche sur une forte agressivité. Un violent combat se déclenche, pouvant être meurtrier.

.les combats se répètent jusqu'à ce que les attitudes se différencient: l'une des guêpes arrête ses mouvements antennaires et se fige en une attitude d'acinesse. Cette différenciation des attitudes est prise comme marquant l'établissement d'une échelle de dominance.

Quand les guêpes cohabitent ensuite sur le même guêpier, on note une différenciation des rôles concernant la ponte, l'oophagie différentielle ainsi que la division du travail pour les tâches d'approvisionnement.

Ce schéma (cf figure p.94) montre que la réalisation d'une société polygyne implique un certain nombre de comportements chez les sujets qui s'y engagent; nous avons indiqué trois points de choix possibles qui marquent autant de conditions nécessaires, éventuellement réglées par les mécanismes responsables de la spéciation. Mais un tel schéma n'est encore qu'une inférence logique à partir de l'observation d'un cas typique; pour tenter d'éprouver sa validité, on a tenté de schématiser divers types d'observations.

### 3° DIVERSES FORMES D'INTERACTION ENTRE GUEPES ET CONSEQUENCES POUR LA REALISATION D'UNE SOCIETE POLYGYNE.

Le schéma interactif exposé est fort loin de se réaliser dans tous les cas de rencontres entre fondatrices de *Polistes* d'une même espèce; l'examen de la variation des observations permet de conjecturer la nature des facteurs qui interdisent ou permettent sa réalisation.

Deux types de variations sont examinés.

#### a) Variation intra-spécifique

Les observations peuvent montrer une certaine diversité selon le passé propre des deux guêpes qui se rencontrent:

#### situation sociale antérieure.

La rencontre de deux dominantes donne lieu à des contacts antennaires plus intenses et à un combat bien plus violent (plus souvent meurtrier) que celle de deux subordonnées. Dans tous les cas, la différenciation est cependant nécessaire à la poursuite d'une cohabitation; elle intervient, parfois discrète, dans toutes nos expériences les guêpes ne pouvant pas se séparer.

age.

Son effet se combine au précédent.; en particulier les dominantes qui sont dans cette position depuis plusieurs semaines montrent des réactions intenses et une difficulté accrue à passer subordonnées. Même après différenciation des attitudes, l'effet de l'âge combiné à celui de la situation antérieure continue à se faire sentir: la guêpe refuse plus souvent de s'intégrer au nid en situation subordonnée et abandonne la colonie parfois après plusieurs jours; la dominante peut rester agressive après même la différenciation des attitudes au point que, lors de certaines expériences, il est difficile de continuer à observer des sociétés digynes tant la dominante marque de propension à tuer son auxiliaire pourtant parfaitement subordonnée (de toute façon cette reprise de l'agressivité se fera à la naissance des ouvrières).

Par contre, lorsque l'intégration se fait et que l'agressivité disparaît, la différenciation ultérieure est assez générale.

- . la perte de l'agressivité chez la guêpe qui passe subordonnée est l'aspect le plus immédiat et le plus constant.

- . la différenciation des comportements ophagiques est aussi assez générale.

- . la différenciation des pontes est plus inconstante mais fréquente.

- . enfin la division du travail en ce qui concerne l'approvisionnement a une rigueur qui varie selon la tâche considérée.

Parmi les points de choix indiqués:

- Le premier s'observe rarement dans nos expériences; les guêpes se rencontrent. Les relations se développent; seule une guêpe très peu active se retire.

- La différenciation parfois longue et difficile, se produit fatalement.

- Par contre l'intégration ultérieure est loin d'être une nécessité: de nombreux sujets peuvent abandonner le nid s'ils passent subordonnés; d'autres restent agressifs: même la dominante ne peut plus adopter une subordonnée nouvelle. On a même décrit un type de guêpe particulier dit "sténocène" qui ne s'intègre qu'en situation dominante. Par contre, si l'intégration se fait, la différenciation est générale.

b) Variation d'une espèce à l'autre.

PERNA, PICCIOLI, et TURILLAZZI (1942) ont voulu comparer une espèce ne pratiquant normalement pas la fondation polygyne (*P. foederatus*) en induisant une polygynie artificielle par un accroissement de la densité. L'agressivité interindividuelle est faible; une échelle de dominance s'établit entre les guêpes et certaines cohabitent sur un même nid. Les auteurs observent ainsi des nids digynes, trigynes et même tétragynes. Le point le plus caractéristique, dans leurs observations est que la différenciation des attitudes ne s'accompagne d'aucune division du travail: l'ophagie différentielle est réciproque, la ponte reste bien développée.

On a donc dans ce cas, une claire différenciation hiérarchique (qui est le mode normal de relation chez les *Polistes*)

qui remplace la persistance d'agressivités réciproques (que l'on peut observer chez d'autres hyménoptères) mais n'entraîne aucune division du travail. Dans la situation naturelle, il y a alors séparation des guêpes qui cessent de fréquenter le même nid. Ce point suggère que ce qui distingue deux espèces dont l'une pratique la fondation polygyne, ce n'est pas tant l'existence d'une différenciation des attitudes (débouchant sur une hiérarchie sociale) que le choix, après différenciation, de cohabiter spontanément sur un même guêpier, ce choix s'accompagnant alors d'une différenciation secondaire de divers comportements.

Parmi les caractéristiques qui favorisent l'association polygyne, il y a donc:

- le fait de développer des contacts antennaires lors d'une rencontre, c'est à dire l'acceptation d'une certaine proximité, facilitée par l'hivernage. Ce fait est sans doute facilité par ce que Klahn a appelé "philopatrie", c'est à dire la tendance à rester ou à revenir au lieu de naissance, ce qui en retour, conduit à faciliter une fondation polygyne entre guêpes apparentées. Il est significatif à cet égard-même si le fait est encore à préciser- que la tendance à s'associer entre soeurs ne se manifeste que lorsque les guêpes ont hiverné ensemble sur le nid.

- le fait, après développement d'une agressivité intraspécifique lors de la maturation reproductrice, que l'établissement d'une hiérarchie sociale supprime l'intolérance réciproque: le sujet subordonné reste au guêpier, le sujet dominant cesse d'agresser son compagnon. Deux facteurs comportementaux faciliteront donc la fondation polygyne: le fait que les soeurs restent ensemble, voire hibernent sur leur nid de naissance commun; le fait que la différenciation hiérarchique suffise à empêcher l'intolérance réciproque se manifestant (selon le rang de chacun) par le départ du guêpier ou la persistance d'une agressivité. Ces deux facteurs ont en commun la caractéristique de représenter des traits communs aux guêpes: le problème évolutif concerne donc l'apparition (ou la persistance) d'un trait de comportement à la fois chez tous les membres de la société polygyne.

#### 4° PRESENTATION DU MODELE.

Comme tout modèle concevable (comme celui de M.J.WEST) celui que nous proposons représente la formalisation de quelques hypothèses qu'il est préférable d'explicitier. Nous postulons que la différence entre une espèce strictement monogyne et une autre qui pratique la fondation polygyne indique une différence de comportement existant à la fois chez tous les membres du guêpier polygyne. Nous proposons que cette différence représente une différence réactionnelle unique, dont la modalité précise dépend de la position sociale immédiate de l'individu concerné. Cette hypothèse paraît raisonnable; certains traits (ceux que nous avons cités) doivent être présentés par tous les membres de la société.

Outre ces postulats, nous utiliserons une convention,

qui n'est pas nécessaire mais ne vise qu'à faciliter l'exposé: nous posons que la différence entre ces deux conduites repose sur la présence d'un constituant génétique (quelque peu métaphorique) unique, susceptible d'exister sous deux formes, l'une permettant l'association polygyne et l'autre s'y opposant. On cherche alors à quelles conditions l'une de ces formes peut être sélectionnée contre l'autre.

Avec ces conventions, la réalisation d'une société polygyne nécessite la rencontre de deux guêpes (au moins) possédant la conduite polygyne. Il suffit que l'une d'elle présente la conduite alternative pour que l'association soit impossible: les deux guêpes se séparent, chacune fondant alors pour son propre compte ou tentant de rejoindre un autre guépier.

Pour poser une formulation simple, on pose que:

.chaque guêpe effectue une rencontre avec une autre guêpe, au terme de laquelle se décide la stratégie reproductrice adoptée.

.le type de rencontre effectué se fait à proportion des fréquences respectives des deux génotypes dans la population.

Il est clair que ces hypothèses sont fort approximatives, mais une formulation plus approchée ne changerait pas les conditions de l'avantage; tout au plus affecterait-elle la rapidité à laquelle la constitution génétique la plus favorable se répandrait dans la population. Nous utilisons donc les hypothèses prises pour des raisons de clarté d'exposition.

Dans de telles conditions, on peut appeler:

Pf la production moyenne d'une guêpe (founder) qui fonde seule,

P(f+j) la production moyenne d'une colonie digyne, formée pour reprendre les termes de WEST d'une fondatrice (founder) rejointe par une compagne (joiner) qui devient auxiliaire.

On néglige provisoirement les différences entre les productions propres Pf et Pj.

Si on appelle p la fréquence dans la population, à un instant précis de la constitution polygyne et (1-p) celle de la conduite alternative, on a p<sup>2</sup> rencontres de deux guêpes "polygynes" conduisant à la réalisation de sociétés digynes produisant p<sup>2</sup> x P(f+j) descendantes à la génération suivante, (1-p)<sup>2</sup> rencontres de deux guêpes "monogynes", dont chacune amène la réalisation de deux sociétés monogynes produisant 2(1-p)<sup>2</sup> x Pf descendants 2p(1-p) rencontres de deux guêpes dont l'une à constitution "monogyne" et l'autre à constitution "polygyne". Chacune de ces rencontres faite de cohabitation possible donnera lieu à deux colonies, dont l'une est fondée par une guêpe potentiellement "polygyne" et l'autre par une guêpe potentiellement "monogyne". Si l'on pose que la production moyenne est la même pour ces deux constitutions, ce type de rencontre entraîne donc une production:

$$2p(1-p) \times 2Pf.$$

Si on suppose que chaque guêpe transmet sa constitution génétique à ses descendants et en appelant  $p'$  et  $p''$  l'effectif dans la génération suivante, des deux constitutions génétiques, on a :

$$p' = p^2 xP(f+j) + 2p(1-p)xPf$$

$$p'' = 2(1-p)^2 xPf + 2p(1-p)xPf \text{ soit } P'' = 2Pf(1-p).$$

Si on remplace ces effectifs par la proportion ( $p'$  et  $p''$ ) des deux types d'animaux dans la génération suivante, on a la condition évidente  $p' + p'' = 1$ .

Ce qui s'écrit, en remplaçant  $p'$  et  $p''$  par les valeurs calculées :

$$p^2 xP(f+j) + 2p(1-p)xPf + 2(1-p)xPf = 1$$

D'où, en résolvant et en mettant en facteur :

$$p^2 xP(f+j) + 2Pfx(1-p^2) = 1$$

soit, en isolant dans un membre les termes en  $p^2$  :

$$p^2 xP(f+j) - 2p^2 xPf = 1 - 2Pf \quad (1)$$

La configuration génétique "polygyne" sera sélectionnée si l'on a :  $p' > p$

Cette condition peut s'écrire :

$$p^2 xP(f+j) + 2Pfxp(1-p) > p$$

soit, en divisant par  $p$  et en résolvant la parenthèse :

$$pxP(f+j) + 2Pf - 2pxPf > 1$$

En groupant les termes en  $p$  dans le même membre de l'inéquation

$$pxP(f+j) - 2pxPf > 1 - 2Pf$$

On peut remplacer le terme  $(1 - 2Pf)$  par sa valeur (exprimée en  $p^2$ ) donnée par l'équation (1) :

$$pxP(f+j) - 2pxPf > p^2 xP(f+j) - 2p^2 xPf$$

ou :

$$P(f+j)x(p-p^2) > 2Pfx(p-p^2)$$

Ce qui peut s'écrire :

$$P(f+j) > 2Pf \quad (2)$$

Intuitivement, ce résultat obtenu par calcul, peut se déduire par simple bon sens : avec les hypothèses retenues les rencontres entre une guêpe "polygyne" et une guêpe monogyne ne donnent pas lieu à association ; la fréquence des constitutions respectives se transmet inchangée à la génération suivante. La seule différence ne peut donc provenir que du poids respectif des cas où se rencontrent deux guêpes potentiellement polygyne donnant lieu à une société digyne, et des cas où se rencontrent deux guêpes potentiellement monogynes, qui se traduisent par la fondation de deux sociétés monogynes.

Avec des hypothèses moins restrictives, et au prix d'un calcul légèrement plus complexe on obtient une formule peu différente.

Quelle qu'en soit la forme précise, la formule que nous proposons diffère de celle de M.-J.WEST par un point important: elle ne comporte pas le paramètre  $r$ , interprété comme indiquant l'apparement des guêpes associées. La sélection naturelle peut donc opérer sans condition particulière concernant l'apparement préférentiel des guêpes qui s'associent.

Il n'y a là ni mystère, ni tour de passe-passe; ce résultat est obtenu au prix d'une autre condition, qui joue un rôle équivalent: celle qui veut que l'association polygyne ne se fasse qu'entre guêpes possédant en commun le gène soumis à sélection. On a exposé en quoi cette condition ne nous paraît nullement déraisonnable. On souligne maintenant en quoi il rejoint les équations de Hamilton. Cet auteur définit le paramètre  $r$  comme la probabilité pour qu'un gène soit présent dans un individu concerné dès lors qu'il se trouve dans le sujet. L'appellation de "degré de parenté" signifiant que cette probabilité n'est réglée que par la proximité de parenté, les accouplements se faisant au hasard; la condition que nous avons posée—la présence d'un gène commun—signifie qu'en ce qui concerne ce gène, cette probabilité vaut 1. De ce fait on retrouve la formule proposée en faisant  $r=1$  dans la formule de M.-J.WEST. L'originalité du mécanisme que nous proposons est double; elle concerne à la fois le mécanisme et ses conséquences.

—Le mécanisme. C'est dans le cours même de l'exercice du comportement de fondation que se place le phénomène facilitant la sélection. Les deux guêpes ayant un trait de comportement commun tendent à se grouper ensemble; c'est l'exercice même du comportement qui incite à ce regroupement. Nous parlons d'un regroupement par affinité et, pour cette raison, parlerons de sélection d'affinité pour désigner ce mode de sélection naturelle où les liens d'affinité remplacent les liens de parenté.

—Les conséquences. Un tel regroupement par "affinité" a une efficacité importante pour favoriser la sélection du trait génétique commun, ce qui est illustré par le fait que tout se passe comme si, pour ce trait, on avait  $r=1$ . Le regroupement a donc une influence importante sur la transmission de ce trait.

Par contre la condition d'affinité n'implique aucune conséquence particulière concernant les autres traits génétiques. Deux animaux qui ont un trait commun ne sont pas obligatoirement, en ce qui concerne un autre trait génétique, plus proches que des individus pris au hasard dans la population.

Deux nuances sont toutefois à apporter:

—Dans la mesure où les caractères neutres (en ce qui concerne la fonction ainsi étudiée) ont une certaine liaison avec le caractère ici sélectionné, l'affinité tend aussi à développer une certaine homogénéité touchant ces caractères.

—L'association par affinité combine ses effets avec la parenté, la probabilité à priori pour une guêpe ayant un caractère génétique "social" étant plus forte de retrouver ce caractère chez un élément apparementé que chez un individu quelconque de la population.

## Références

- DELEURANCE E.P., 1950.-Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes. *C.R. Acad.Sci. Paris*, 230, 782-784.
- GERVET J., 1968.-L'effet de groupe dans la société polygyne de Polistes (Hymen. Vesp.). L'effet de groupe chez les animaux. *Coll. Intern. CNRS*, 173, 77-103.
- HAMILTON W.D., 1964.-The genetical basis of social behaviour. I. *J. Theoret. Biol.*, 7, 1-16. II. *J. Theoret. Biol.*, 7, 17-32.
- PARDI L., 1942.-Ricerche sui Polistini. 5. La poligina iniziale di *Polistes gallicus* L. *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, 15, 25-34.
- PERNA B., PICCIOLI M.T., S. TURILLAZZI, 1978.- Osservazioni sulla poligina di *Polistes foederatus* Khol (Hymenoptera Vespidae). indotta in cattività. *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, 34, 55-63.
- WEST M.-J., 1967.-Foundress associations in polistine wasps: Dominance hierarchies and the evolution of social behavior. *Science*, 157, 1584-1585.



ROLE DU FACTEUR ALIMENTAIRE SUR LA DUREE DE LA PHASE GREGAIRE  
CHEZ L'ARAIGNEE COELOTES TERRESTRIS

par

J.M. JULITA, A. HOREL et B. KRAFFT

Laboratoire de Biologie du Comportement  
Université de NANCY I

BP 239, F-54506 Vandoeuvre les Nancy Cedex

Mots-clés: *alimentation, araignée, Coelotes, vie grégaire, dispersion des jeunes.*

Feeding influences on the duration of the gregarious period in the spider *Coelotes terrestris*

Key-words: *feeding, spider, Coelotes, aggregative life, dispersion of the youngs.*

RESUME

Les résultats obtenus dans cette étude mettent en évidence le rôle du facteur "proie" dans la durée de la phase grégaire des jeunes *Coelotes terrestris*. En prenant comme critère la date de première sortie d'un jeune, on observe que les araignées du lot nourri "ad-libitum" (ou lot +) se dispersent en moyenne deux fois plus tard (86 jours) que les araignées dont le nourrissage est censé tendre vers l'affaement (ou lot -) (34 jours en moyenne). D'autres résultats tendent à montrer que le lot-pourrait être comparé aux animaux observés dans la nature, ceux-ci se dispersant à la même date et présentant aussi du cannibalisme envers leur mère (TRETZEL, 1961). Les résultats du lot + font apparaître que l'accroissement de la durée de vie grégaire s'accompagne d'un taux de mortalité moyen faible (25 %) chez les jeunes, comme chez la mère. 12 survivants sur 15 individus d'un poids moyen, à la dispersion, supérieure à 20 milligrammes et on ne relève aucun cas de cannibalisme envers la mère. On observe la réunion de tous ces résultats pour aucune des portées du lot -.

Si l'étude faite sur *Coelotes* a permis de mettre en évidence l'influence de facteurs environnementaux (ici la disponibilité du milieu en proies) sur l'évolution sociale ontogénétique, en retardant la date de dispersion des jeunes, ou "désocialisation" nous pouvons émettre l'hypothèse de l'influence de ces mêmes facteurs au cours de la phylogenèse de la socialisation chez les araignées, en considérant le modèle offert par *Coelotes terrestris* comme une image en miroir de ce processus.

Références

- TRETZEL E., 1961.- Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae) Z. Morph. Ökool. Tiere, 50, 375-342.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 107-111, Éd. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

MISE EN EVIDENCE D'UN RECRUTEMENT DE MASSE ARCHAÏQUE  
CHEZ UNE PONERINAE NEOTROPICALE:  
*ECTATOMMA RUIDUM* ROGER (HYM., FORMICIDAE)

par  
Jean Paul LACHAUD

Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S. n°985;  
Laboratoire d'Éthologie et Sociobiologie  
UNIVERSITE PARIS XIII  
F-93430 Villetaneuse

et Laboratoire d'Éthologie, CIES, TAPACHULA, CHIAPAS, Mexique.

**Résumé:** Chez *Ectatomma ruidum*, la découverte d'une source de nourriture à proximité du nid est suivie, dans un quart des cas, de la sortie groupée de fourrageuses sur le secteur où est placée la source. Le recrutement d'un type apparemment nouveau consiste en une activation sélective de fourrageuses, spécialisées sur la même portion de territoire que la recruteuse, qui sortent alors dans la direction de leur aire de chasse habituelle. Le guidage jusqu'à la source s'effectue sans l'aide d'une piste chimique ni d'un leader et semble dû, principalement, à l'odeur de la source de nourriture.

**Mots-clés:** *Ectatomma*, recrutement de masse, activation sélective, plasticité comportementale, évolution, Formicidae.

**Summary:** Demonstration of an archaic mass recruitment in a neotropical ponerine ant: *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera Formicidae)

The discovery of an important food source, near the nest, by one or two foragers of the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger results in a large increase of their activity, expressed as rapid shuttling between the food source and the nest. More than 30% of the total activity recorded in the food sector is due to the action of these two workers. Nevertheless, the proportion of the total activity due to these discoverers can sometimes be more moderate and represent as little as third of the activity recorded in the food sector. After a variable amount of time following the return of the first discoverer of the food source, one can record an increasing number of foragers' departures onto this sector, without any specific guidance by the recruiting ant. Notwithstanding an apparent orientating effect of the information transmitted by the recruiter this is very imprecise and doesn't allow the foragers encounter the food source with precision but only allows them go to the general direction. In spite of its archaic characteristics, this mass recruitment, recorded for the first time within the Ponerinae, agrees with the high evolutive level accorded to *E. ruidum* within this sub-family.

**Key-words:** *Ectatomma*, mass recruitment, selective activation, behavioral plasticity, evolution, *Formicidae*.

Divers auteurs ont montré qu'il existe, chez les Formicidae, une gradation dans la complexité des techniques de recrutement généralement assez bien corrélée avec le niveau d'évolution sociale de l'espèce (voir revue par WILSON, 1971 et PASSERA, 1984). Certaines espèces appartenant à la sous-famille des Ponerinae (considérée comme primitive) sont capables néanmoins de présenter des modes de recrutement relativement complexes pouvant parfois, comme dans le cas de *Leptogenys ocellifera* (MASCHEWITZ et MUHLENBERG, 1975), se situer à la limite du recrutement de masse, mais dans tous les cas les ouvrières recrutées sont guidées par un leader qui est la recruteuse. Seule l'espèce *Ectatomma ruidum* semble faire exception à cette règle en présentant une forme archaïque de recrutement de masse se caractérisant par l'absence de leader.

Les expériences ont été réalisées sur le terrain, dans une plantation de café près de Tapachula au Mexique, en fin de saison des pluies et pendant le pic d'activité journalière principal, entre 9h00 et 13h00. Elles ont porté sur *Ectatomma ruidum* Roger, une Ponerinae terricole, commune dans les plantations et les savannes aussi bien qu'en forêt humide (WEBER, 1946). Deux cercles (10 cm et 100 cm de diamètre, respectivement) sont figurés à l'aide d'un fil autour de l'entrée principale des nids ainsi que deux axes perpendiculaires, délimitant ainsi 4 secteurs de territoires orientés. L'enregistrement consiste à noter en continu, pour chaque secteur, la totalité des entrées et des sorties des fourrageuses ainsi que l'orientation prise lors de ces mouvements. Les observations ont été réalisées en trois étapes: 1) l'étape initiale (A-B) sert de témoin propre à chaque expérience; 2) au cours de la seconde (C-D) de la nourriture est déposée à 50 cm de l'entrée du nid sur l'un quelconque des 4 secteurs définissant ainsi le secteur expérimental. Les deux premières fourrageuses (fourmis I et II), considérées comme recruteuses potentielles, sont marquées individuellement et suivies dans tous leurs mouvements; 3) la troisième étape (D-E) suit le retrait de la source de nourriture.

L'analyse détaillée de 12 expériences permet de distinguer deux types de réponses comportementales fondamentalement différents.

-Dans la majorité des cas (75% des cas étudiés) la très forte augmentation d'activité enregistrée pendant la phase CD (voir fig. 1a) est due essentiellement à l'activité de la première découvreuse, ou éventuellement des deux premières, qui effectuent de fréquents allers et retours entre la source de nourriture et l'entrée du nid. La fourmi I assure en moyenne, dans ce cas, 45% de l'activité générale de la société et la seconde 14%, soit à elles deux près de 60% de l'activité générale et environ 85% de l'activité enregistrée sur le secteur expérimental. Sur ce secteur les 15% d'activité restants sont réalisés seulement par un petit nombre d'autres fourrageuses. Après retrait de la source de nourriture la participation de ces dernières tend à augmenter tandis que celle des fourmis I et II chute de façon importante.

-Dans quelques cas (25% des cas analysés) l'activité des ouvrières autre que les fourmis I et II peut devenir bien plus importante que précédemment (voir fig. 1b). Les fourmis I et II n'assurent plus que 19% de l'activité générale soit

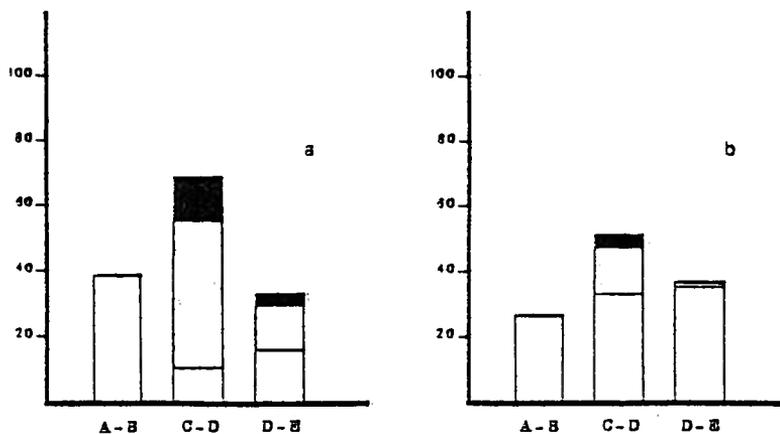


Figure 1- Répartition de l'activité sur le secteur expérimental (avec source).

En ordonnée: le pourcentage de l'activité par rapport à l'activité générale.

En abscisse: les différentes phases de l'expérience.

A-B: phase témoin; C-D: phase expérimentale; D-E: phase post-expérimentale.



a) pas de recrutement (75% des cas)

b) recrutement (25% des cas).

environ 37% de l'activité sur le secteur expérimental. Quant aux 63% restants, ils sont assurés par un nombre relativement important de fourrageuses (jusqu'à 12 ouvrières pouvant sortir à 1 mn d'intervalle). Cette activité élevée persiste pendant toute la phase D-E alors que celle des fourmis I et II pratiquement s'annule.

Dans ces quelques cas, après un temps variable suivant le retour de la fourmi I au nid, on observe sur le secteur expérimental la sortie plus ou moins groupée de plusieurs fourrageuses qui se dispersent immédiatement sur cette portion de territoire. D'après des observations réalisées à la suite de marquages individuels de plusieurs fourrageuses il semble bien que ces groupes puissent comprendre des individus spécialisés sur la même portion de territoire que la recruteuse mais pas des individus spécialisés sur d'autres secteurs ce qui est en accord avec ce que l'on connaît de la rigidité des aires de chasse individuelles chez *E. ruidum* (LACHAUD et coll., 1984).

Les ouvrières I et II ne font généralement pas partie de ces groupes de fourrageuses, ou bien lorsqu'elles en font partie, ne se trouvent pas à leur tête, ce qui exclut tout guidage éventuel. Il faut néanmoins remarquer que, dans les conditions expérimentales (source à 50 cm du nid), ces fourrageuses recrutées ne suivent apparemment pas de trajet précis et ne trouvent que rarement la source. Lorsque la source est plus proche de l'entrée (20 à 30 cm) on note une amélioration dans l'efficacité du recrutement puisqu'un nombre relativement important d'ouvrières retrouvent alors la source.

L'action de la (ou des) recruteuse(s) se traduit, semble-t-il, par une augmentation de l'état d'excitation portant sélectivement sur les fourrageuses spécialisées sur le même secteur de territoire que la recruteuse. On note en effet qu'il n'y a aucune restructuration des effectifs de fourrageuses aux dépens des secteurs non expérimentaux car l'activité sur ces secteurs n'est pas modifiée pendant toute la durée de l'expérience, l'augmentation d'activité n'apparaissant que sur le secteur expérimental. Le guidage vers la source ne dépend ni de la présence d'un leader qui serait la recruteuse ni, semble-t-il, d'une piste chimique mais serait en relation vraisemblablement avec l'odeur de la source de nourriture. Cette forme de recrutement par activation sélective constitue le premier pas vers le recrutement de masse qui se caractérise essentiellement par l'absence de leader dans le groupe des fourrageuses recrutées. Dans le cas d'*E. ruidum* cette non intervention d'un leader qui serait la recruteuse est certaine, même s'il reste encore à préciser le mécanisme exact du recrutement, et constitue le premier cas de ce type rapporté non seulement chez les Ponerinae mais également pour l'ensemble des Formicidae.

Cette capacité, même rare, de recours à une stratégie opportuniste sous l'effet de la pression de certains facteurs expérimentaux témoigne d'un degré de plasticité comportementale très important confirmant ainsi le niveau évolutif élevé reconnu au genre *Ectatomma* (FRESNEAU et coll., 1982; LACHAUD et coll., 1984) au sein de la sous-famille des Ponerinae.

## Références

- FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISSEON P., 1982. Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: *Social Insects in the Tropics*, P. JAISSEON, Ed. Presses de l'Univ. Paris-Nord, Vol.I., p.158-180.
- LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., 1982. Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines. *Folia Entomol. Mex.*, in press.
- MASCHWITZ U., MUHLENBERG M., 1975. Zur Jagdstrategie einiger orientalischer *Leptogenys*-Arten (Formicidae: Ponerinae) *Oecologia*, 20, 65-83.
- PASSERA L., 1984. *La vie sociale des fourmis, ou l'autre façon de conquérir la terre.* sous presse.
- WEBER N.A., 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *Ectatomma ruidum* Roger. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 48, 1-16.
- WILSON E.O., 1971. *The insect societies.* Harvard University Press. Cambridge (Mass.), 548 p.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 113-119, Ed. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

DE L'ANALYSE DES MECANISMES INDIVIDUELS AUX MODELES  
DE COMPORTEMENT GLOBAL CHEZ LES FOURMIS

par

Jean-Claude VERHAEGHE, Jean-louis DENEUBOURG+,  
Philippe CHAMPAGNE\* et Jacques M. PASTEELS

Departement de Biologie Animale

et

Service de Chimie Physique II -

Faculté des Sciences

Université Libre de Bruxelles

8-1050 Bruxelles

\* boursier I.R.S.I.A.

**Résumé:** L'étude du fonctionnement de la société de fourmis peut se faire à deux niveaux complémentaires qui sont d'une part l'analyse du comportement individuel et d'autre part l'étude du comportement global. La modélisation permet de relier ces deux niveaux. Lorsque deux sources de nourriture identiques en tous points (qualité, volume, distance au nid...) sont présentées à une colonie de *Tetramorium caespitum* celle-ci sélectionne l'une des deux sources et l'exploite beaucoup plus intensément que l'autre. La source surexploitée est choisie au hasard. Nous montrons ici comment l'utilisation d'un modèle permet de mettre en évidence les comportements individuels qui génèrent ce phénomène collectif.

**Mots-clés:** *recrutement, comportement, modèles mathématiques, Formicidae.*

**Summary:** From the analysis of individual mechanisms to the models of global behaviour in the ants.

Two complementary levels are necessary to study the dynamic and the organization of the ants societies: the individual level and the collective level. Mathematical models are the tools which link these two levels. When two identical food sources (same dimension, same quality, same distance to the nest, ...) are presented to a colony of *Tetramorium caespitum* the colony selects one food source which is much more exploited. The selection of this source is a random process. We show here how a mathematical model is able to explain this collective phenomenon from experimental observations of individual behaviour.

**Key-words:** *recruitment, behaviour, mathematical models Formicidae.*

"... it follows that the reconstruction of mass behavior from a knowledge of the behavior of single colony members is the central problem of insect sociology..."

E.O. WILSON "The insect societies", 1971.

## INTRODUCTION

Nous avons, depuis quelques années, développé deux voies d'approche du fonctionnement de la société qui, pour être complémentaires, se basent néanmoins sur des techniques très différentes tant sur le plan expérimental que théorique (VERHAEGHE et DENEUBOURG, 1983; DENEUBOURG et al., 1982; PASTEELS et al., 1982; DENEUBOURG et al., 1983). La première est l'étude du comportement individuel. Les techniques utilisées, dont le détail est donné dans ce même compte-rendu (CHAMPAGNE et al.), aboutissent à formuler soit des matrices de transitions comportementales, soit des lois régissant telle ou telle partie du comportement. La seconde est l'étude du comportement global de la société. Ici les paramètres mesurés sont d'ordre macroscopique: ils concernent des flux ou des populations d'ouvrières. L'outil permettant de relier ces deux niveaux d'observation est bien entendu, le modèle mathématique qui doit être basé autant que possible sur des mécanismes au niveau individuel et simuler raisonnablement les observations faites au niveau global et ce, dans un spectre de conditions expérimentales aussi larges que possible.

Les deux exemples que nous allons évoquer concernent le recrutement alimentaire chez les fourmis et il est nécessaire avant de les aborder de rappeler la forme du modèle déjà utilisé (VERHAEGHE and DENEUBOURG, 1983)

$$\dot{X} = aX - (N-X) - bX \text{ (terme de départ)} \quad (I)$$

terme      terme de saturation  
d'arrivée

Le recrutement alimentaire: terme de départ.

La forme du terme de départ est l'expression de deux hypothèses minimales: -d'une part qu'il n'y a pas interaction entre ouvrières à la source en ce qui concerne leur départ, car dans le cas contraire, b deviendrait une fonction de X, -d'autre part que la probabilité de quitter la source reste constante au cours du temps car dans le cas contraire il eut fallu écrire  $b = f(\tau, \beta)$ ,  $\beta$  étant ici la durée de l'acte Précisons d'emblée qu'en ce qui concerne la cohésion du modèle avec les observations au niveau global, cette forme donne entière satisfaction, dans toutes les conditions expérimentales testées jusqu'à présent.

Voyons maintenant quels enseignements l'étude du comportement individuel peut nous apporter concernant les interactions individuelles à la source, la réponse ne peut venir que de l'étude de ces interactions elles-mêmes, et/ou, indirectement, de l'adéquation du modèle aux observations macroscopiques. Le second point peut être mis en rapport avec les études que nous avons récemment menées sur les durées des actes d'une séquence comportementale. Le taux de départ des ouvrières étant fonction de la durée du temps de boisson, voyons comment évolue une population de  $X_0$  ouvrières qui ont commencé à boire en même temps (fig. 1).

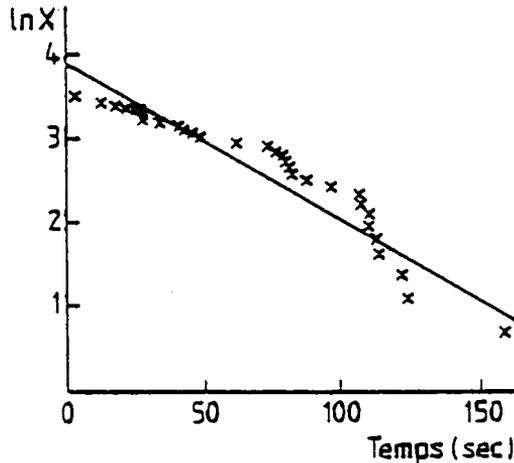


Figure 1 : Décroissance du nombre de fourmis ( $X$ ) à la source en fonction de leur temps d'alimentation. Conditions expérimentales: 0.1 M saccharose, territoire inconnu.

Cette population connaît une décroissance exponentielle:  $X = X_0 e^{-\frac{t}{b}}$ . Incidemment, cette loi se vérifie pour tous les actes ayant une durée mesurable chez *Tetramorium*, *Tapinoma* et *Lepto thorax*. La décroissance exponentielle est pour certains actes précédée d'une phase de latence. L'analyse individuelle confirme donc que la probabilité de quitter un acte est une constante et le modèle se trouve ainsi conforté. Selon que les mesures sont faites au départ de la source ou à l'entrée du nid, le terme  $b$  dépend de la durée d'un acte (boire) ou d'une succession d'actes (début de boisson jusque entrée au nid), et représente l'inverse du temps moyen correspondant.

On peut montrer que dans ce dernier cas aussi, la courbe de décroissance peut être approximée par une exponentielle.

Le recrutement alimentaire: terme d'arrivée.

De nouvelles observations macroscopiques ont récemment mis en cause la forme du terme d'arrivée tel qu'il est présenté dans l'équation (I). L'expérience décisive était la suivante (PARRO, 1982). Deux sources équidistantes et identiques sont présentées simultanément à un nid de *Tetramorium caespitum*. On peut aisément décrire cette situation grâce à un système d'équations du type:

$$\dot{X} = aX (N-X-Y-E) - bX + cE \quad (\text{II}, a)$$

$$\dot{Y} = aY (N-X-Y-E) - bY + cE \quad (\text{II}, b)$$

$$\dot{E} = (a'X + a'Y)(N-X-Y-E) - qE - 2cE \quad (\text{II}, c)$$

où E sont les fourmis "égarées": elles ont été recrutées, sont sorties du nid et ont perdu la piste. qE est leur terme de retour spontané au nid et cE le terme de redécouverte par hasard des sources. Ce système répond à la forme générale de l'équation (I). Il admet comme unique solution l'exploitation égale des deux sources. Ceci est démenti par l'expérience qui montre une surexploitation d'une source par rapport à l'autre dans la plupart des conditions expérimentales.

Quels éléments avons-nous ignorés dans le système II ? Rappelons que *T. caespitum* utilise une stratégie de recrutement par groupe et que le premier système décrit parfaitement cette stratégie. Nous avons cependant constaté que chez cette espèce, le recrutement de groupe évolue vers un recrutement de masse au fur et à mesure que la population d'ouvrières s'accroît autour de la source (VERHAEGHE, 1982). Or dans un recrutement de masse, c'est la piste qui est le moteur essentiel. Par quel biais la piste va-t-elle influencer sur l'arrivée des ouvrières à la source? La probabilité d'atteindre l'extrémité d'une piste (P) (= fraction d'individus recrutés arrivant à la source) est une fonction croissante de la quantité de phéromone de piste (C) (DENEUBOURG et al., 1982).

Il faut donc remplacer a, le taux de recrutement dans (I) et (II) par a°P où a° représente le taux d'ouvrières sortant du nid. La dépendance de P en C est prise de la forme:

$$P = \frac{C}{g + C}$$

où g est un facteur qui contrôle la probabilité de suivre la piste en fonction de sa concentration. En supposant que celle-ci est proportionnelle à X (C = RX) nous obtenons:

$$P = \frac{X}{g + X} \quad \text{et } 1-P = \text{probabilité de se perdre} = \frac{g}{g + X}$$

En fait, la dépendance de la probabilité en fonction de la concentration est plus complexe que celle proposée ici. Nous l'avons simplifiée dans un souci de clarté mais le lecteur désirent connaître le détail de cette équation peut se référer à DENEUBOURG et al. (1982). En remplaçant a par a°P dans le système (II), celui-ci devient:

$$\dot{X} = \frac{X^2}{g + X} (N-X-Y-E) - bX - cE \quad (\text{III}, a)$$

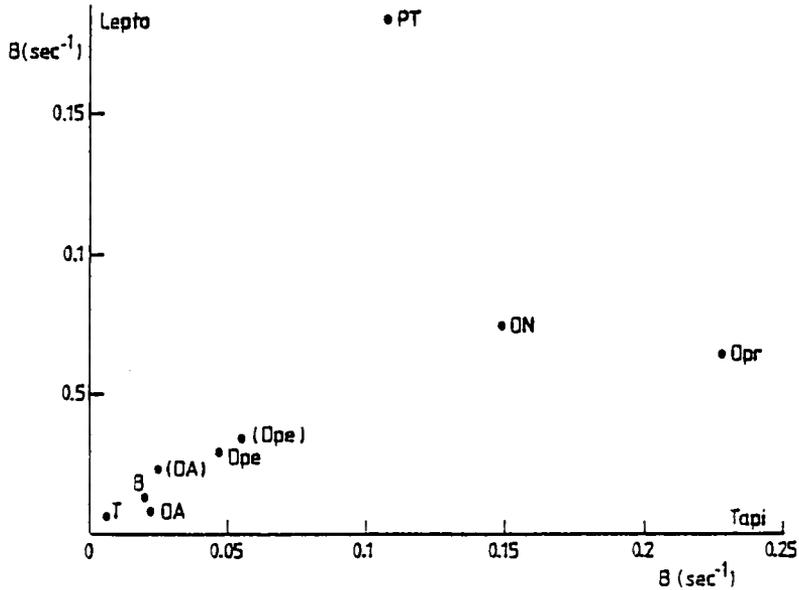


figure 2 : relations entre durée de vie des actes chez Tapinoma erraticum et Leptothorax unifasciatus dans les mêmes conditions expérimentales (1 M saccharose, substrat inconnu). Chaque acte est caractérisé par deux valeurs -l'inverse de son temps moyen chez Leptothorax (axe vertical) et chez Tapinoma (axe horizontal). Légendes des actes: B: boire; DPr et DN: déplacements à proximité de la source et dans le nid; DA et (DA): déplacements sur l'aire de récolte avant entrée au nid et après sortie du nid; DPe et (DPe): déplacements à la périphérie du nid avant entrée au nid et après sortie; PT et T: position de trophallaxie et trophallaxie.

$$\dot{Y} = \frac{\alpha Y^2}{g + Y} (N - X - Y - E) - bY - cE \quad (\text{III}, b)$$

$$\dot{E} = \left( \frac{\alpha gX}{g + X} + \frac{\alpha gY}{g + Y} \right) (N - X - Y - E) - pE - 2cE \quad (\text{III}, c)$$

Ce type d'équation permet alors de rendre compte du phénomène de bifurcation et de sélection d'une des deux sources car pour certaines conditions les fluctuations qui se produisent spontanément dans le système pourront être amplifiées (NICOLIS et PRIGOGINE, 1977). La différence majeure par rapport au système (II) réside dans le fait que le terme de recrutement  $a$  est devenu une fonction non linéaire, ce qui d'un point de vue biologique implique une communication plus complexe entre les individus.

En conclusion, le modèle mathématique, qui prétend jeter un pont entre les observations faites au niveau macroscopique et au niveau microscopique tire sa substance des lois observées à ces niveaux sans pouvoir négliger jamais ni l'un, ni l'autre. Par son essence, il est prédictif en ce qui concerne les phénomènes macroscopiques mais il permet également de soupçonner des mécanismes au niveau individuel en suggérant certaines de leurs caractéristiques sur le plan mathématique.

#### Le niveau communautaire.

Les modèles mathématiques peuvent également permettre de comprendre des situations plus complexes telles que l'exploitation simultanée d'un même champ trophique par des sociétés appartenant à plusieurs espèces. Là aussi, l'étude du comportement individuel fournit de précieuses indications pour l'élaboration de modèles plurispécifiques.

La figure 2 compare, acte par acte, les performances de deux espèces sympatriques. Comme on le voit, une espèce est plus rapide que l'autre et ce pour presque tous les actes.

La compréhension de telles différences systématiques entre espèces sympatriques s'avère indispensable pour interpréter les cinétiques de recrutement dans le cas de compétition pour un même champ trophique.

REMERCIEMENTS: Nous tenons à remercier Messieurs les Professeurs Prigogine et Nicolis pour leurs suggestions fructueuses et l'enthousiasme qu'ils ont manifesté pour ce travail.

## Références

- DENEUBOURG J.L., PASTEELS J., VERHAEGHE J.C., 1983.- Probabilistic behaviour of ants: A strategy of errors? *J. Theor. Biol.* à paraître.
- DENEUBOURG J.L., PARRO M., PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C., CHAMPAGNE P., 1982.- L'exploitation des ressources chez les fourmis: un jeu de hasard et d'amplification. In *La communication chez les insectes sociaux*. A. de HARO et X. ESPADALER eds, Presses Univ. Autonoma Barce lone, 97-106.
- NICOLIS G., PRIGOGINE I., 1977.- *Self-organization in Non-equilibrium Systems*, Wiley, New York.
- PARRO M., 1981.- *Valeur adaptative du comportement probabiliste lors du recrutement alimentaire chez Tetramorium impurum*. Mémoire Licence, Université libre de Bruxelles, Bruxelles.
- PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C., DENEUBOURG J.L., 1982.-The adaptative value of probabilistic behavior during food recruitment in ants: experimental and theoretical approach. In "*The Biology of social insects*." M.D. BREED, C.D. MICHENER, H.E. EVANS eds. Westview Press, Boulder Colorado, 297-301.
- VERHAEGHE J.C., 1982.- Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hym. formicidae), *Insectes Soc.*, 29, 67-85.
- VERHAEGHE J.C., DENEUBOURG J.L., 1983.- Experimental study and modelling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). *Insectes Soc.*, 30, 347-360.
- WILSON E.O., 1972.- *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard, University Press, Cambridge, Massachusetts.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 121-129. Ed. SF-JIEIS. Presses Univ. Paris 12 (1984)

ULTRASTRUCTURE DE LA GLANDE PROPHARYNGIENNE  
CHEZ LES FOURMIS FORMICINES  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

par  
Johan BILLEN (\*) et Gertie PEUSENS

Limburgs Universitair Centrum, Dept. 38M, 3-3610 Diepenbeek,  
et  
Laboratorium voor Systematiek en Ecologie, K.U. Leuven  
Naamsestraat 59, 3-3000 Leuven

**Résumé:** Les cellules sécrétrices de la glande propharyngienne sont caractérisées par des cisternes d'ergatoplasme très abondantes ainsi que des noyaux assez polymorphes. Chaque cellule est pourvue d'un appareil terminal qui est un ductule chitineux entouré d'une gaine de microvillosités. Le système excréteur de la glande consiste en des cellules de canalicule, qui forment la liaison entre l'appareil terminal des cellules sécrétrices individuelles et un des deux atriums du pharynx.

**Mots-clés:** *morphologie, ultrastructure, glande propharyngienne, Formicidae, Formicinae.*

**Summary:** Ultrastructure of the propharyngeal gland of Formicine ants (Hymenoptera, Formicidae).

The propharyngeal gland of ants consists of two clusters of numerous secretory cells that open into one of the two lateral pouches of the pharynx by means of individual excretory ducts. The glandular cells are characterized by a very well developed rough endoplasmic reticulum and polymorphic nucleus. Other organelles such as mitochondria are much less abundant. Each cell is supplied with elaborated microvillar area. Upon leaving the cell, the intracellular ductule continues as an excretory duct forming part of duct cell, and which eventually opens near the anterolateral edge of the pharyngeal plate. According to the well developed endoplasmic reticulum, the propharyngeal gland in ants is supposed to be the source of a proteinaceous secretion. Its structural relationship to the pharynx and its occurrence in the three ant castes may point to a function in individual digestion.

**Key-words:** *morphology, ultrastructure, propharyngeal gland, Formicidae, Formicinae.*

INTRODUCTION

Parmi les tissus de la tête chez les insectes se trouvent plusieurs glandes exocrines. Sauf la glande frontale chez les termites et la glande mandibulaire des Hyménoptères sociaux qui jouent un rôle dans la production des substances défensives, la plupart de ces glandes se trouvent en relation anatomique directe avec le tube digestif et ont une fonction alimentaire.

(\*): aspirant du F.N.R.S. belge

A cause d'une série de dénominations variables selon l'auteur, on s'est troublé depuis longtemps par une confusion de noms, qui à notre avis a été mise au point d'une manière satisfaisante par EMMERT (1968). Une des glandes qui a prêté à une confusion considérable est la glande propharyngienne des fourmis (appelée fautive-ment glande maxillaire par quelques auteurs). Sa morphologie par microscopie optique a été étudiée dans plusieurs travaux (BAUSEWEIN, 1960; EMMERT, 1968; KURSCHNER, 1971; BECK, 1972), tandis qu'une description de l'organisation cellulaire était jusqu'à maintenant inexistante. En vue d'une description ultrastructurale comparative des glandes exocrines chez les fourmis, nous rapportons ici la morphologie de la glande propharyngienne chez une dizaine d'espèces appartenant à la sous-famille des Formicinae. A cet égard, aussi bien les caractères cytologiques des cellules sécrétrices que le système excréteur de la glande sont considérés.

#### MATERIEL ET METHODES

Les glandes propharyngiennes étudiées proviennent d'ouvrières de 10 espèces de fourmis Formicinae (Camponotus aethiops, C. lateralis, Cataglyphis nodus, Formica cunicularia, F. fusca, F. pratensis, F. sanguinea, Lasius flavus nearcticus, L. fuliginosus et Plagiolepis oymaia). Les glandes sont fixées dans le glutaraldéhyde à 2% dans un tampon cacodylate 0.05 M additionné de saccharose 0.15 M à pH 7.3 et postfixées dans le tétroxyde d'osmium à 2% dans le même tampon. Les inclusions sont faites dans l'Araldite, les coupes contrastées sont observées au microscope Philips EM 400.

#### RESULTATS

La glande propharyngienne se trouve chez les trois castes des fourmis. Elle est composée de nombreuses cellules sécrétrices assez volumineuses qui débouchent dans un des deux atriums latéraux du pharynx (Fig. 1 et 2). Chaque cellule est caractérisée par la présence d'un appareil terminal, qui consiste en un canalicule intracellulaire assez sinueux (diamètre interne 0,3 micron), entouré d'une gaine très nette de microvillosités (Figs. 3-5). La paroi interne de cette ductule montre un aspect assez granulaire et probablement correspond à l'endocuticule tégumentaire; des renforcements apicaux discontinus et denses aux électrons représentent l'épicuticule (Figs. 4 et 8). Les cellules contiennent des noyaux très polymorphes avec des granules dispersés de chromatine (Fig. 3). Leur cytoplasme est pour la plupart occupé de cisternes d'ergatoplasme, tandis que d'autres organelles comme des mitochondries sont beaucoup moins abondantes (Fig. 6). Chez des individus plus âgés, l'on trouvera de nombreuses inclusions myéloïdes ainsi que des vésicules lipidiques (Fig. 7). Dans ces individus-ci, les microvillosités de l'appareil terminal peuvent être déformées par la formation d'espaces extracellulaires assez étendus (Fig. 8).

L'appareil terminal de chaque cellule continue comme un canal excréteur qui est formé par une cellule de canalicule (Fig. 9). Les canaux individuels s'unissent (sans fusion) en formant des faisceaux qui débouchent dans un des atriums du pharynx. Les contacts intercellulaires sont caractérisés par des jonctions septées bien élaborées, tandis que le cytoplasme de ces

cellules est très restreint (Fig. 10 et 11).

#### DISCUSSION

L'organisation ultrastructurale des cellules sécrétrices de la glande propharyngienne est conforme aux autres glandes tégumentaires. Ce sont les cellules glandulaires du "type 3" selon QUENNEDEY (1975) qui sont pourvues d'un appareil terminal intracellulaire. Chez les insectes sociaux, on observe une organisation cellulaire analogue pour les glandes mandibulaires (STEIN, 1962) et métasternales (TULLOCH et coll., 1959) ainsi que pour la glande de Koshewnikow (HEMSTEDT, 1969) et la glande à poison (OWEN et BRIDGES, 1976).

Aussi la glande (hypo-)pharyngienne des abeilles (BEAMS et al., 1959) qui probablement est homologue à la glande propharyngienne des fourmis (EMMERT, 1968; DELAGE-DARCHEN, 1976) montre des caractères morphologiques assez comparables à nos résultats, tandis qu'il existe des différences essentielles. Surtout l'appareil terminal montre des particularités remarquables chez les abeilles par la présence des corpuscules de sécrétion délimités de membranes qui sont drainés par la canalicule intracellulaire de l'appareil terminal. D'autre part, des trachéoles intracellulaires sont observées fréquemment chez l'abeille (BEAMS et coll., 1959), tandis que leur présence chez la glande propharyngienne des fourmis reste toujours extracellulaire (Fig. 3). Les espaces extracellulaires dans la région des microvillosités chez les individus plus âgés correspondent probablement à la formation d'un réservoir à la fin d'un cycle d'activité comme décrit par BAZIRE-BENAZET et ZYLBERBERG (1979) pour les cellules de la glande intégumentaire de l'aiguillon chez *Atta*. Les inclusions myéloïdes très abondantes chez les individus âgés peuvent indiquer une phase de dégénération. Il a été montré que ces inclusions contiennent des glycoprotéines (QUENNEDEY et BROSSUT, 1975).

Selon les cysternes d'ergatoplasme qui occupent la plupart de ses cellules, la glande propharyngienne des fourmis (ainsi que la glande pharyngienne de l'abeille) est la source d'une sécrétion riche en protéines. Ces données sont en rapport avec la présence d'une activité enzymatique dans la glande (invertase, AYRE, 1967; amylase et  $\alpha$ -glucosidase, SCHMIDT, 1974). La position anatomique de la glande par rapport au pharynx peut d'ailleurs indiquer un rôle digestif, qui serait soit individuel soit social.

Comparant avec la glande pharyngienne chez les abeilles où elle a une fonction sociale par la sécrétion de la gelée royale uniquement chez les ouvrières (elle n'existe pas chez les reines et les mâles, DELAGE-DARCHEN, 1976), la présence de la glande propharyngienne chez les mâles des fourmis peut être en faveur de la digestion individuelle.

## Références

- AYRE G.L., 1967.- The Relationship between Food and Digestive Enzymes in Five Species of Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Can. Ent.*, 99, 408-411.
- BAUSENWEIN F., 1960.- Untersuchungen über Sekretorische Drüsen des Kopf- und Brustabschnittes in der *Formica rufa*-Gruppe. *Acta. Soc. Entomol. Cechosloveniae*, 57, 31-57.
- BAZIRE-BENAZET M., ZYLBERBERG L., 1979.- An Integumentary Gland Secreting a Territorial Marking Pheromone in *Atta* sp.: Detailed Structure and Histochemistry. *J. Insect Physiol.*, 25, 751-765.
- BEAMS H.W., TAHMISAN T.N., ANDERSON E., DEVINE R.L., 1959.- An Electron Microscope Study on the Pharyngeal Glands of the Honeybee. *J. Ultrastructure Research*, 3, 155-170.
- BECK H., 1972.- Vergleichende Histologische Untersuchungen an *Polyergus rufescens* Latr. und *Raptiformica sanguinea* Latr. *Insectes Sociaux*, 19, 301-342.
- DELAGE-DARCHEN B., 1976.- Les Glandes Post-Pharyngiennes des Fourmis. Connaissances Actuelles sur leur Structure, leur Fonctionnement, leur Rôle. *Ann. Biol.*, 15, 63-76.
- EMMERT W., 1968.- Die Postembryonalentwicklung sekretorischer Kopfdrüsen von *Formica pratensis* Retz, und *Apis mellifica* L. (Ins., Hym.). *Z. Morph. Tiere*, 63, 1-62.
- HEMSTEDT H., 1969.- Zum Feinbau der Koshewnikowschen Drüse bei der Honigbiene *Apis mellifica* (Insecta, Hymenoptera). *Z. Morph. Tiere*, 66, 51-72.
- KURRSCHNER I., 1971.- Zur Anatomie von *Formica Pratensis* Retzius, 1783. *Beitr. Ent.*, 21, 199-210.
- OWEN M.D., BRIDGES A.R., 1976.- Aging in the Venon Glands of Queen and Worker Honey Bees (*Apis mellifera* L.): some Morphological and Chemical Observations. *Toxicon*, 14, 1-5.
- QUENNEDEY A., 1975.- Morphology of Exocrine Glands Producing Pheromones and Defensive Substances in Subsocial and Social Insects. *Proc. Symp. I.U.S.S.I., Dijon 1975*, 1-21.
- QUENNEDEY A., BROSSUT R., 1975.- Les Glandes Mandibulaires de *Elaberus cranifer* Burm. (Dictyoptera, Blaberidae). Développement, Structure et Fonctionnement. *Tissue & Cell*, 7, 503-517.
- SCHMIDT G.H., 1974.- Steuerung und Geschlechtsregulation im Waldameisenstaat. in: *Sozialpolymorphismus bei Insekten* G.H. Ed., Wiss. Verl. ges. mbh, Stuttgart, p.404-512.

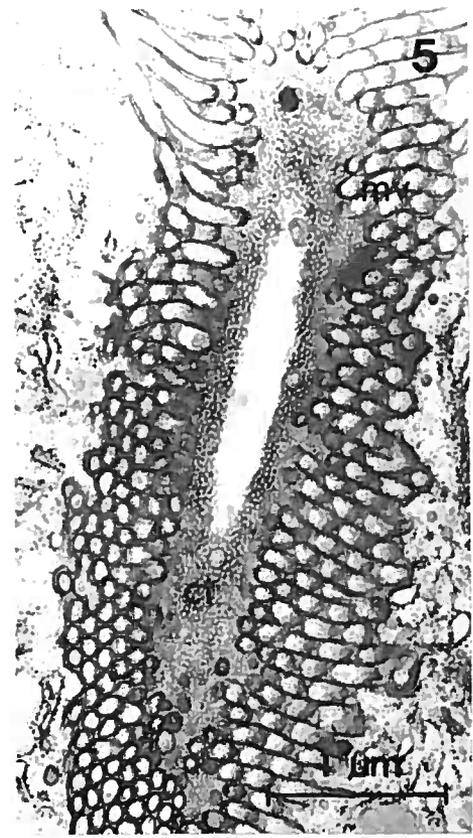
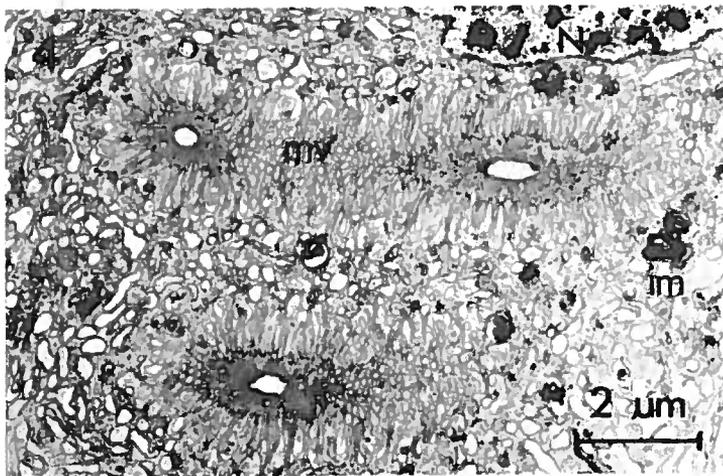
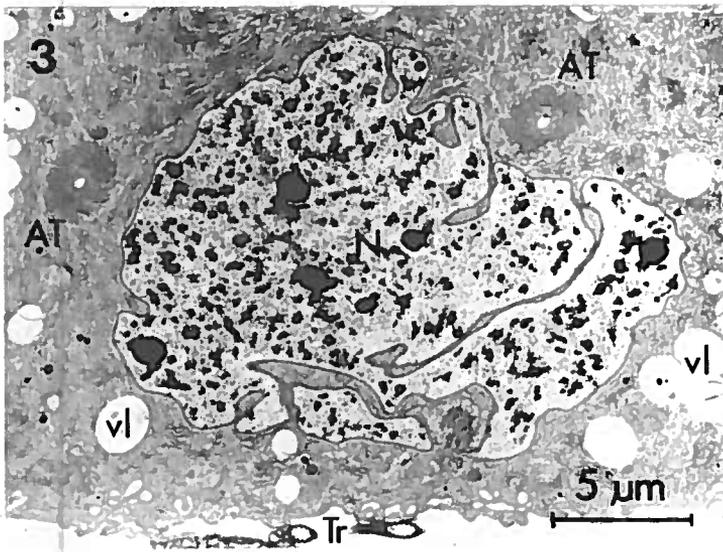
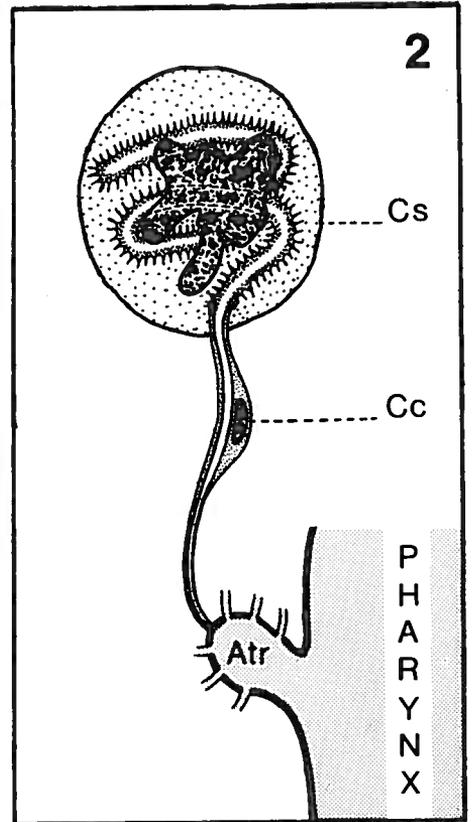
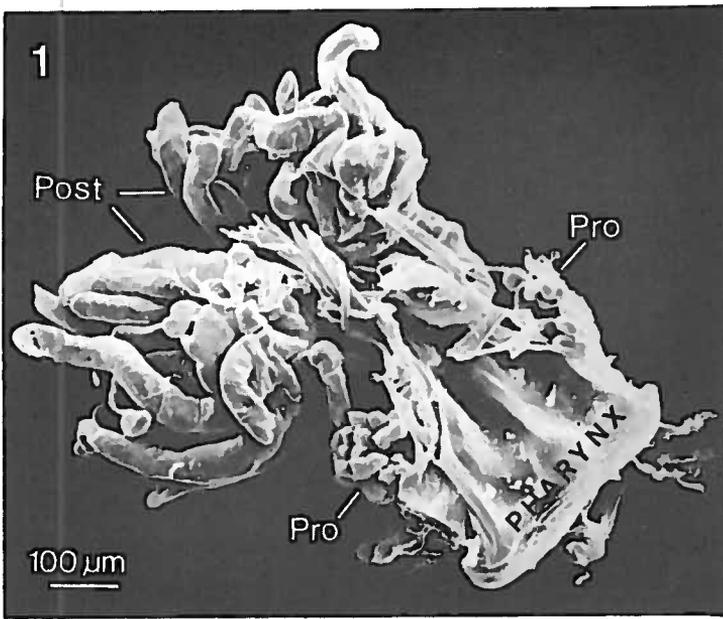
- STEIN G., 1962.- Über den Feinbau der Mandibeldrüse von Hummel-  
männchen. *Z. Zellforsch.*, 57, 719-736.
- TULLOCH G.S., SHAPIRO J.E., HERSHENOV B., 1962.- The Ultrastructure  
Of the Metasternal Glands of Ants. *Bull. Brooklyn Ent.  
Soc.*, 57, 91-101.

Planche I:

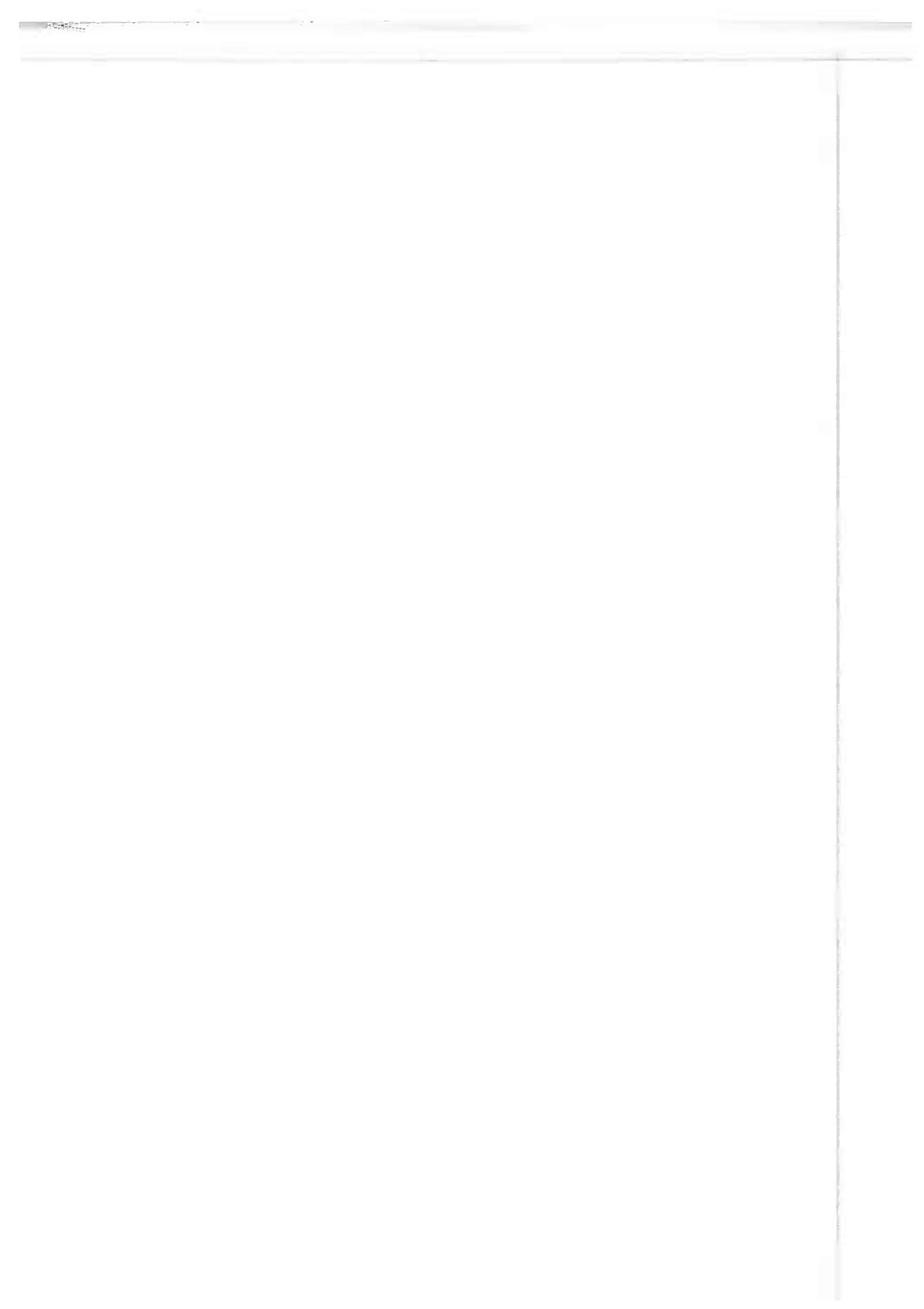
- Fig. 1. Vue ventrale des glandes pro- et postpharyngiennes de F. cunicularia.
- Fig. 2. Schéma des éléments formant la glande propharyngienne.
- Fig. 3. Noyau polymorphe et cytoplasme de la cellule sécrétrice chez C. nodus.
- Fig. 4. Sections à travers l'appareil terminal chez un mâle de F. pratensis.
- Fig. 5. Détail de l'appareil terminal montrant la paroi cuticulaire granulaire entourée par une gaine de microvillosités chez C. nodus.

Abréviations:

AT: appareil terminal, Atr: atrium, Cc: cellule de canalicule, Cs: cellule sécrétrice, ct: cuticule, im: inclusions myéloïdes, mv: microvillosités, N: noyau, Tr: trachéoles, vl: vésicules lipidiques.



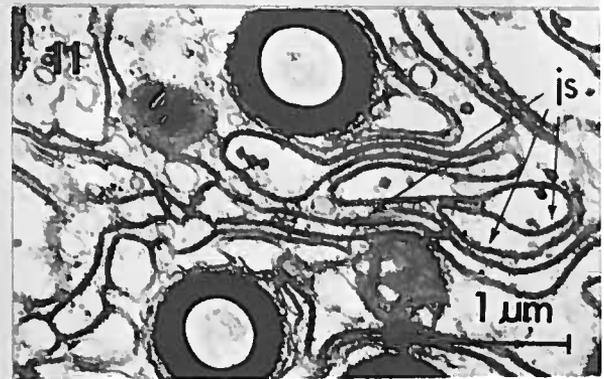
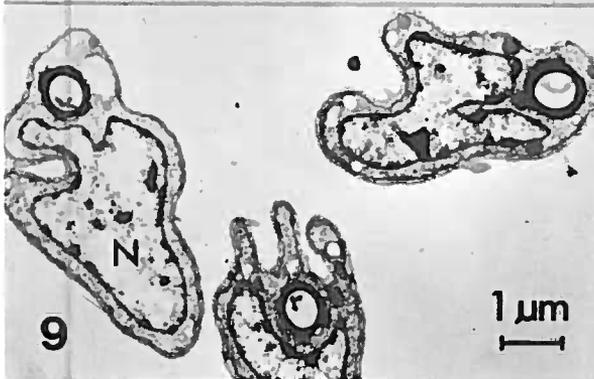
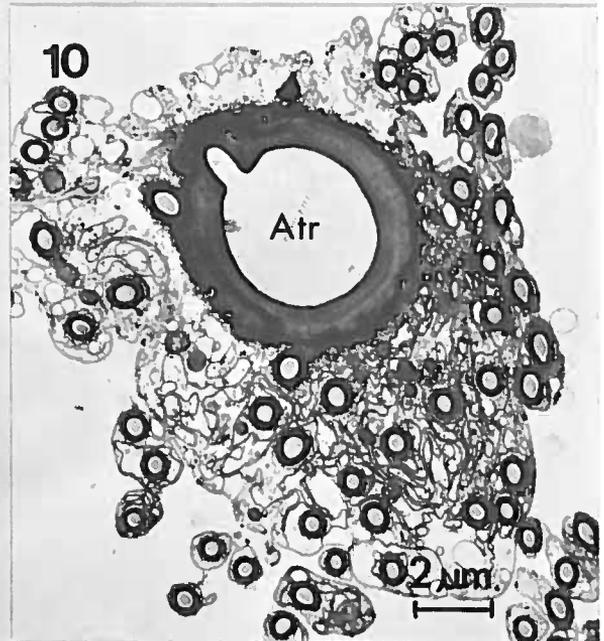
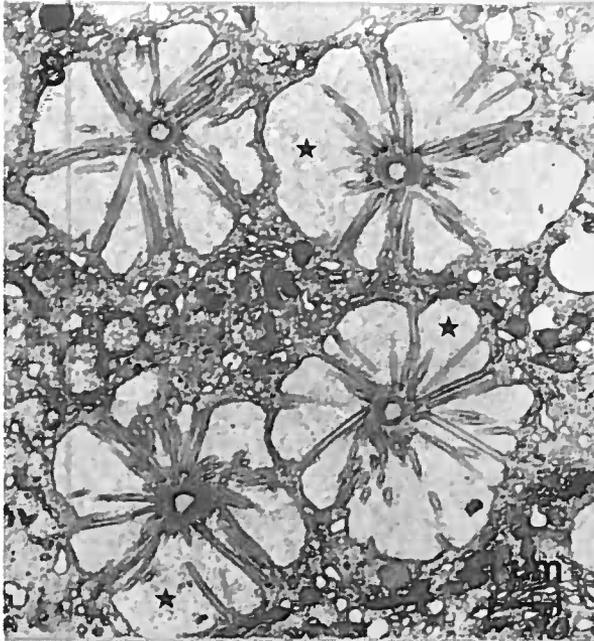
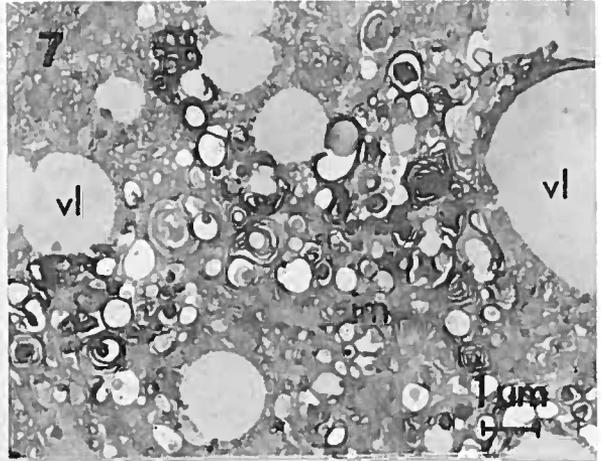
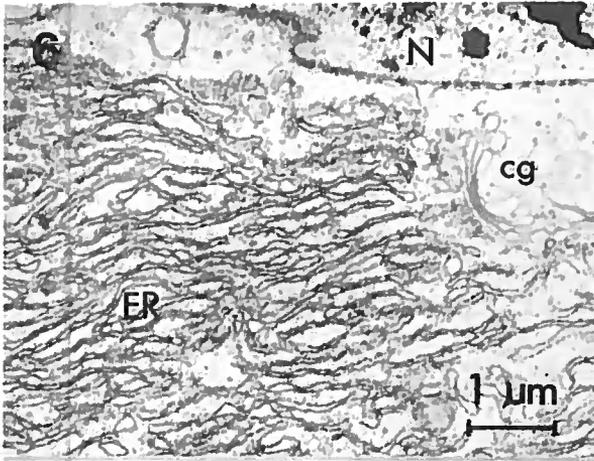
**Planche 1**



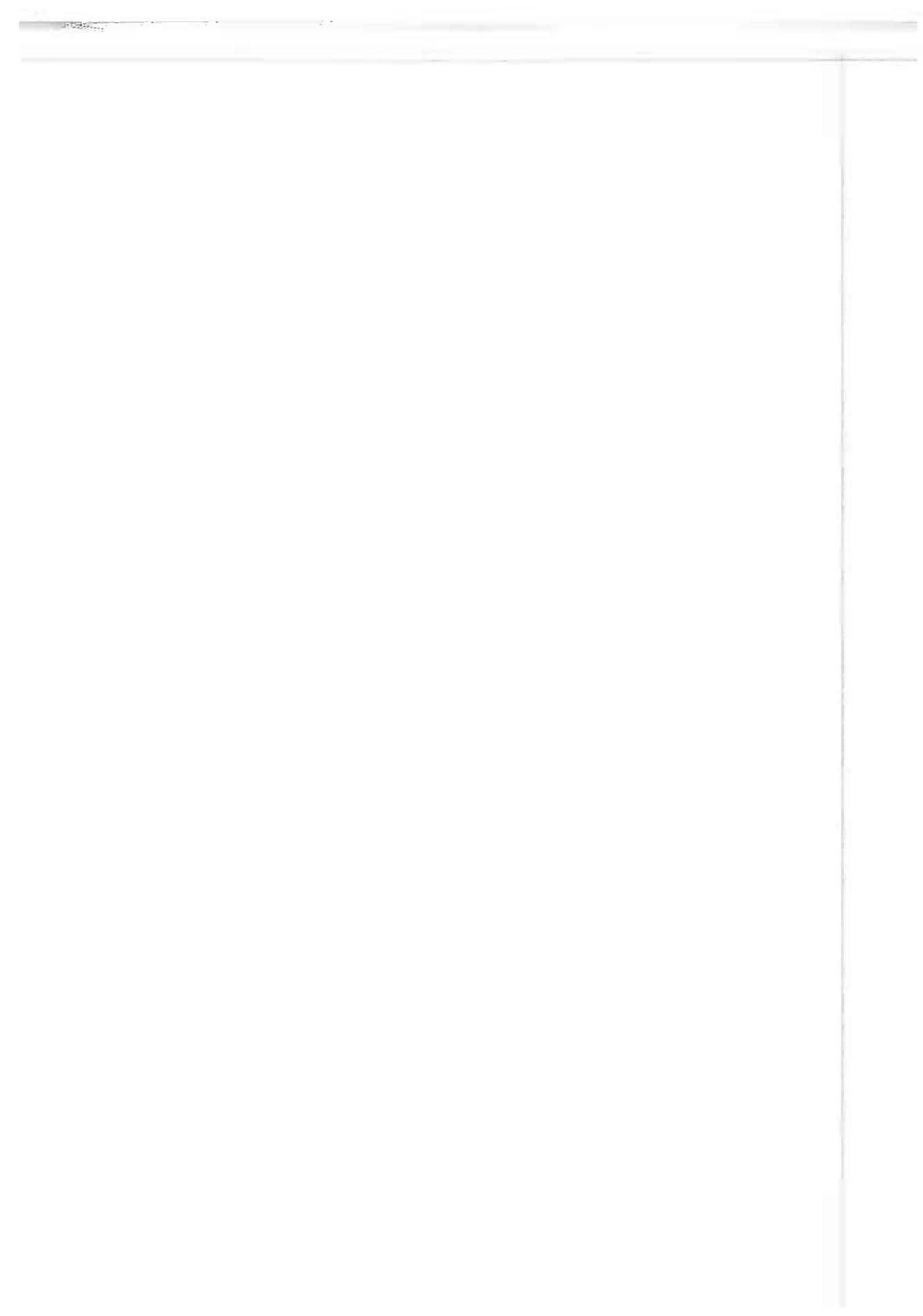


*Planche II:*

- Fig. 6. Ergatoplasme (ER) et corps de Golgi (cg) chez C. lateralis
- Fig. 7. Inclusions myéloïdes (im) et vésicules lipidiques (vl) chez une reine de F.fusca (âge 1½ an).
- Fig. 8. Formation d'espaces extracellulaires (\*) dans la région des microvillosités de l'appareil terminal chez une vieille ouvrière de F.fusca.
- Fig. 9. Section transversale à travers les cellules de canalicule chez C.nodus.
- Fig. 10. Débouchement des canaux excréteurs dans l'atrium chez C.aethiops.
- Fig. 11. Détail de la figure précédente montrant les jonctions septées (js).



**Planche 2**



LES LARVES A EXPANSIONS LATÉRALES DE CREMATOGASTER (ACROCOELIA)  
SCUTELLARIS (OLIVIER) (HYM. FORMICIDAE).

par

Janine CASEVITZ-WEULERSSE

Muséum National d'Histoire Naturelle,  
Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée,  
45 rue Buffon, F-75005 Paris

**Résumé:** Les larves de Crematogaster scutellaris (Ol.) se présentent, aux stades deux et trois, sous deux formes possibles: l'une semblable à celle des larves de toutes les Crematogaster, l'autre caractérisée par la présence de 5 à 7 paires d'expansions latérales plus ou moins développées. La forme, la nature des expansions, les facteurs agissant sur leur apparition et leur rôle sont étudiés. Une hypothèse est proposée: ces larves représenteraient le "stock" de larves susceptibles de devenir des reines. Les expansions seraient des organes d'exsudation et (ou) des dispositifs facilitant l'accroissement important des larves de reines au cours du troisième et dernier stade.

**Mots-clés:** Formicidae, Larves à expansions latérales, Crematogaster.

**Summary:** Larvae with lateral dilatations in Crematogaster (Acrocoelia) scutellaris (Olivier) (Hym. Formicidae)

Larval development in the species Cr. scutellaris (Ol.) is carried out in three stages for the worker, the queen and the male (CASEVITZ-WEULERSSE, 1983). The second and the third stages are able to take the typical form of Crematogastrini larvae (WHEELER and WHEELER, 1952; 1960) or a very unusual form in which 5 to 7 pairs of more or less well-developed lateral dilatations are shown. No particular structure (glandular or excretory) was observed with a light microscope in morphological and histological studies. With a scanning microscope a pore can sometimes be seen at the top of some of the dilatations. Rearing experiments proved that these dilatations may appear at the second stage and perhaps at the third stage. Once the larvae have acquired the dilatations, they keep them until pupation; they never return to the "normal" form. They all seem to be females. No male larvae were ever found with dilatations. All these special larvae received as much food as the others. Several samples were collected in the field from nests having the same size and also from artificial nests during a nine-month period between January and September. The percentage of larvae with dilatations is nearly null in January; 48% at the beginning of the active period at the end of February; 34% during the period of intensive sexual brood-rearing at the end of June and during July; less than 20% in September after the emergence of males and queens. The following hypothesis is proposed: these larvae are so abundantly fed that they acquire dilatations which may be compared to the special organs named "exudatoria" by WHEELER, (1913) (cf. EIDMANN, 1926); these larvae may represent a "stock" of future queens. The mechanism of formation of the dilatations as well as the factors that influence the choice of the larvae

that will be abundantly fed are as yet unknown.

**Key-words:** *Formicidae*, *Crematogaster*, larvae with lateral dilatations.

*Crematogaster scutellaris* effectue son développement larvaire en trois stades, qu'il s'agisse de l'ouvrière, de la femelle sexuée ou du mâle (CASEVITZ-WEULERSSE, 1983). Les larves peuvent avoir la morphologie typique des larves de *Crematogaster*, décrite par WHEELER et WHEELER (1952; 1960) ou bien une forme tout à fait inhabituelle: elles portent sur les flancs des expansions ou mamelons pairs. SEURAT (1900) puis EIDMANN (1926) ont attribué cette forme particulière au "stade âgé", le dernier stade avant la nymphose. Au cours de l'étude biométrique effectuée pour déterminer le nombre de stades larvaires, nous avons constaté que si le premier stade se présente toujours sous le même aspect simple, par contre les deuxième et troisième stades se présentent sous l'une ou l'autre forme. Dans les nids on peut trouver soit les deux types de larves en proportions variables, soit seulement la forme classique. Il ne s'agit donc pas du dernier stade larvaire mais de l'un des aspects que peuvent prendre les stades deux et trois.

Cet aspect représente-t-il une étape transitoire dans le développement des larves? Dans quelles conditions apparaissent les expansions, ont-elles une fonction particulière? Une première série d'observations ne prétend pas donner de réponses définitives mais permet déjà d'écarter quelques hypothèses envisagées à propos de ces larves peu ordinaires chez les Fourmis.

Les larves à expansions ont une forme générale subcylindrique presque droite (fig. 1a) ou au contraire ramassée "en soucoupe" (fig. 1b). Elles portent sur les flancs cinq à sept paires de mamelons plus ou moins allongés. Les plus développés se situent au niveau des premiers segments abdominaux; le prothorax et les derniers segments abdominaux en sont dépourvus. Ces mamelons sont tantôt d'un blanc laiteux et apparaissent comme des prolongements du corps, tantôt presque transparents et semblent remplis d'un liquide clair. Proportionnellement au corps de la larve les expansions paraissent plus développées chez des larves de stade deux ou de stade trois jeunes que chez des larves de stade trois âgées ou prénymphe. En particulier, chez les prénymphe de reines qui ont subi un accroissement important (sans mue supplémentaire) par rapport aux prénymphe d'ouvrières (8 mm de long pour la prénymphe de reine, 4 à 4,5 mm pour celle de l'ouvrière), les mamelons sont presque invisibles et ont la forme de petites papilles (fig 2); tout se passe comme si ces expansions ne grossissaient pas en même temps que le corps de l'animal. Les larves de mâles ne semblent pas porter d'expansions. Ce point reste à préciser. Il est en effet très difficile de distinguer les larves mâles avant la fin du troisième stade et, dans les nids, on trouve plus fréquemment des nymphes que des prénymphe mâles. Le stade trois mâle serait peut être très court.

Au microscope optique, sur des larves montées *in toto* après avoir été tuées à l'alcool chaud, potassées et colorées au noir chlorazol, on observe souvent des épaisissements sombres, comme des verrues disposées irrégulièrement à la surface des expansions.

Des coupes histologiques longitudinales de 7 microns d'épaisseur n'ont rien montré de bien particulier. On observe cependant au niveau des expansions un décollement entre la cuticule et l'épiderme et ce dernier présente à leur base des cellules plus grandes que dans les autres régions (fig. 3).

Au microscope électronique à balayage, sur des larves tuées à l'alcool chaud, nettoyées, déshydratées et passées au point critique avant métallisation, nous avons parfois observé la présence d'un pore à l'extrémité de quelques expansions. Des pores sont également visibles sur les flancs de larves simples. Mais il n'en a pas été vu sur toutes les larves étudiées (une trentaine).

En conclusion de ces premières observations, jusqu'à maintenant aucun signe morphologique ou anatomique précis d'une activité sécrétrice ou excrétrice n'a été trouvé au niveau de ces expansions.

Nous avons pensé que les formes à expansions pouvaient correspondre à une phase particulière des stades deux et trois: être une forme transitoire prise par les larves au cours de leur développement ou bien être l'indication d'une pause avec arrêt de nutrition, en rapport avec la mue. Nous avons réalisé quelques expériences pour tester ces deux hypothèses. Des larves des deux sortes sont installées en élevage avec des ouvrières en nombre suffisant (chez *Cr. scutellaris*, il faut environ 200 ouvrières pour assurer le développement de 30 à 40 larves). Les individus utilisés sont issus d'une colonie prélevée juste avant le début des expériences au mois de février, époque de la reprise d'activité chez cette espèce. Ouvrières et larves sont placées dans des nids en tubes de verre type Plateaux-Chauvin, à la température du laboratoire (20°C) avec lumière naturelle et nourries de *Drosophiles* congelées, d'oeufs d'*Ephestia* et de boulettes de miel mélangé à du sable fin.

Si l'on élève trente à quarante larves sans expansions de stades deux et trois dans ces conditions, au bout d'un mois et demi environ, quelques larves à expansions apparaissent dans les élevages. Par exemple: -lot A: sur 30 larves, 2 disparues, 2 de stade trois avec expansions- lot B: sur 35 larves, 1 disparue, 5 larves à expansions (4 de stade deux et 1 de stade trois). Si l'on n'élève que des larves de stade deux il semblerait que l'on obtienne un plus grand pourcentage de larves à expansions dans un même temps.

A partir de lots ne renfermant que des larves à expansions de stades deux et trois ou de stade deux seul, non seulement on n'obtient pas de larves à forme simple mais il y a une très forte mortalité dans les élevages et les larves survivantes ne sont pas en bon état. En nourrissant des groupes de larves mixtes (larves simples et larves à expansions) avec du miel coloré au rouge neutre, nous constatons que les deux sortes de larves sont nourries. En effet, chez toutes, le tube digestif est coloré en rose vif. Ces diverses expériences montrent d'une part qu'une fois acquise la forme à expansions, les larves ne reprennent pas une forme simple et continuent leur développement

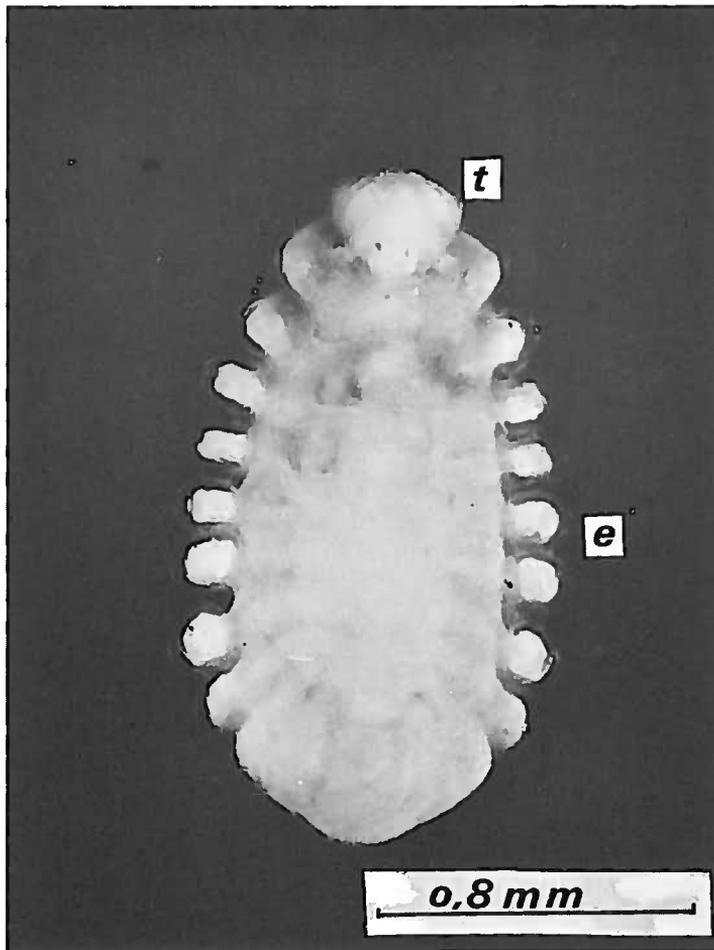
Figure 1a- Larve "en soucoupe" photographiée vivante au photomacroscope Wild M400 en face ventrale (photo J. Legrand) (t = tête; e = expansions).

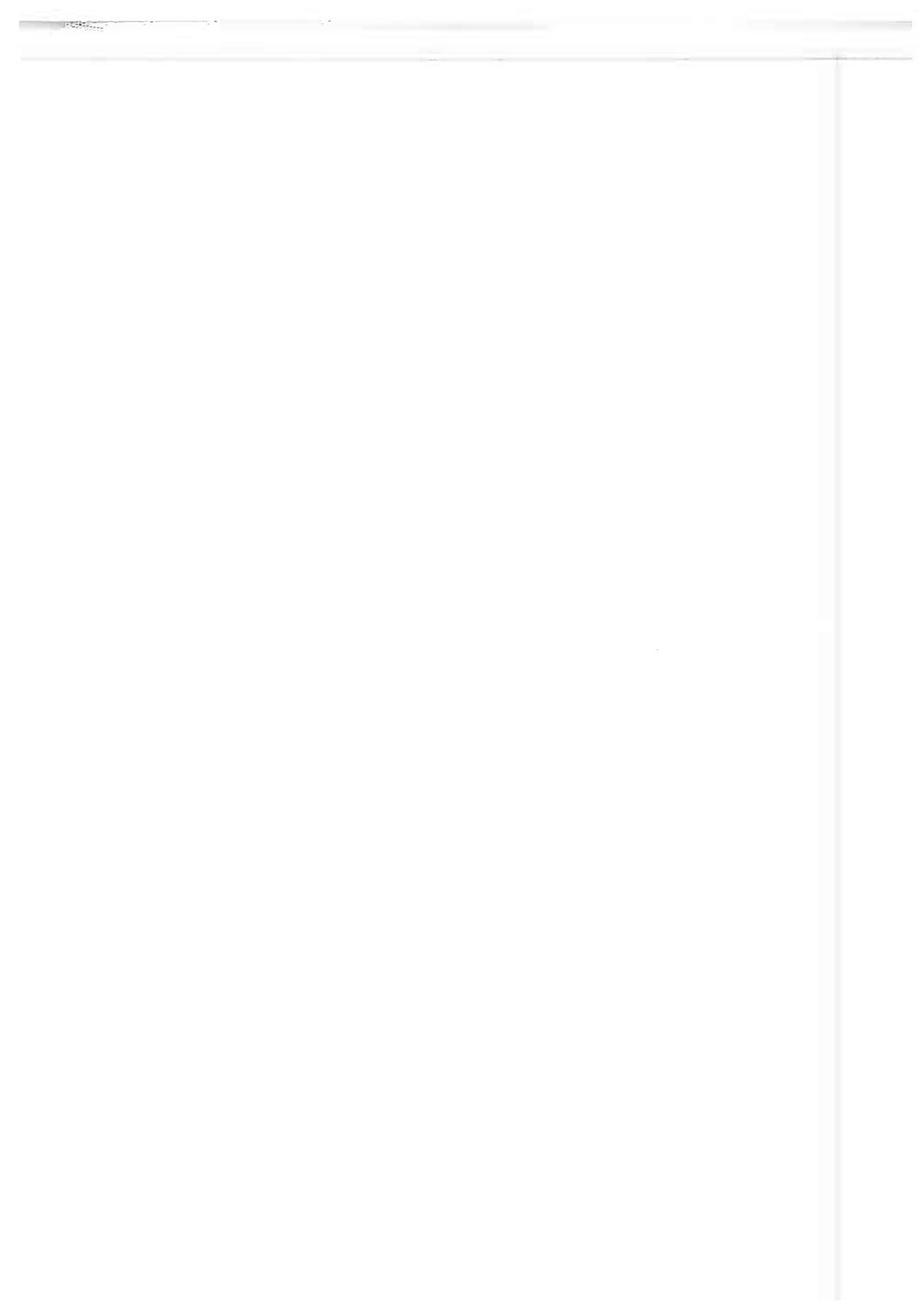
Figure 1b- Larve droite photographiée vivante au photomacroscope Wild M400 en face ventrale (photo J. Legrand) (t = tête; e = expansions).

**fig 1a**



**fig 1b**







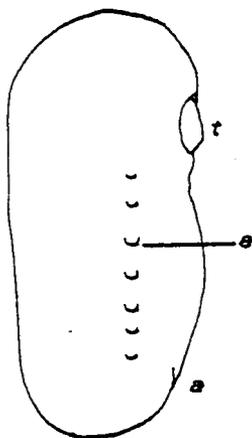


Figure 2 - Schéma d'une prénymphe d'ouvrière de profil. Les expansions latérales prennent ici l'allure de mamelons (t = tête; e = mamelons; a = anus).

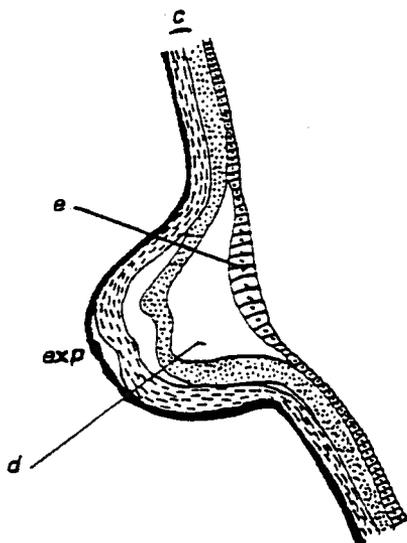


Figure 3- Schéma d'une coupe longitudinale au niveau d'une expansion latérale (c = les trois couches de la cuticule; e = épiderme dont les cellules sont plus grandes à la base de l'expansion; d = décollement des trois couches de la cuticule; exp. = expansion latérale).

sous la forme à expansions jusqu'à la nymphose et d'autre part que ces larves sont nourries comme les autres.

Des échantillons de larves ont été prélevés dans des lieux variés à diverses périodes de l'année: quinze prélèvements ont été effectués de janvier à fin septembre dans des nids à peu près de la même taille (plusieurs milliers d'individus). Une première étude de ces échantillons a montré

-1) un pourcentage de larves à expansions différent selon l'époque considérée; par exemple, dans trois nids installés sur des chênes-liège (Bagnols-en-Forêt): -en janvier 1% (nombre de larves constituant l'échantillon = 600); -à la fin de février au moment de la reprise de l'activité 48% (n = 1358 larves); -à la fin juin et en juillet, en pleine période d'activité et de préparation des sexués 34% (n = 398);

-2) un pourcentage de moins de 20% de larves à expansions dans des populations provenant de lieux divers mais toutes prélevées en septembre, les sexués étant prêts à essaimer ou même ayant déjà quitté le nid. C'est un moment où il se produit une pause dans l'activité de *Cr. scutellaris*. Les colonies de récolte se déploient toujours comme en plein été mais dans le nid la reine ne pond plus et le couvain n'est plus représenté que par des larves, de stade deux et trois. Un peu plus tard, en octobre ou novembre, la majorité du couvain est sous la forme de prénymphe ou de nymphes qui éclosent avant l'hiver.

Des analyses de prélèvements effectués dans de jeunes colonies - c'est à dire dans des colonies peu développées comportant seulement quelques centaines d'ouvrières de très petite taille mais un couvain abondant - et l'observation de fondations, au laboratoire, montrent qu'il est exceptionnel de trouver des larves à expansion dans les jeunes nids. La proportion de larves à expansions présentes dans le nid serait donc en rapport d'une part avec la période du cycle annuel d'activité envisagée. d'autre part avec l'âge de la société.

Nous ajouterons que, chez une *Acrocoelia* méditerranéenne, *Cr. auberti* Emery, très proche de *Cr. scutellaris* d'un point de vue morphologique, mais de biologie et de comportement très différents, on ne rencontre pas de larves à expansions. Une autre *Acrocoelia*, africaine, *Cr. rivali* v. *luctuosa* Menozzi, présente des larves à expansions décrites par MENOZZI (1930). Mais les structures observées par celui-ci ne se retrouvent pas chez *Cr. scutellaris*. Dans d'autres sous-genres africains, *Atopogyne* et *Oxygyna*, DELAGE-DARCHEN a trouvé des espèces possédant des larves à expansions plus développées qui n'ont pas encore été étudiées.

Des quelques observations exposées ci-dessus que conclure? Les larves à expansions ne sont pas des larves en diapause. Elles sont bien nourries. Elles abondent dans les grands nids à l'époque où l'activité est la plus intense. L'hypothèse d'une sécrétion quelconque au niveau des expansions apparaît peu probable. Par contre l'hypothèse d'EIDMANN (op.cit.) qui suppose que ces expansions peuvent avoir une fonction excrétrice est intéressante bien que la réalité de cette excrétion n'ait pu encore être mise en évidence. Nous avons vu plusieurs fois,

au laboratoire, des ouvrières saisir ces larves et lécher (nettoyer?) successivement chaque expansion. EIDMANN compare ces formations aux organes d'exsudation de certaines fourmis, les "exsudatoria" comme les nomme WHEELER (1918). En tout cas, la présence d'un liquide qui remplit parfois les expansions donne aux larves un aspect turgescents. Il pourrait donc s'agir de larves gavées et une autre hypothèse est proposée, qui ne va pas à l'encontre de celle d'EIDMANN s'il est confirmé ultérieurement que seules les larves femelles présentent des expansions, on peut alors supposer qu'il s'agit d'un "stock" de larves "choisies" par les ouvrières pour devenir des reines et donc particulièrement bien nourries; les expansions, de plus, faciliteraient la distension subie par le tégument de la larve de reine au cours de la croissance du dernier stade; en admettant qu'il s'agisse bien du "stock" de futures reines, certaines seulement donneront des reines, les autres s'arrêtant en chemin et devenant des ouvrières.\*

Il resterait encore 1) à préciser comment et quand apparaissent les expansions latérales, aux stades deux et trois ou bien seulement au stade deux; 2) à expliquer comment se fait la sélection des larves et comment se détermine ensuite le devenir particulier de chaque larve à expansions latérales, reine ou ouvrière.

\* Cette hypothèse doit beaucoup à L. Plateaux que je remercie pour ses suggestions.

#### Références

- CASEVITZ-WEULERSSE J., 1983.- Les larves de *Crematogaster (Acrococelia) scutellaris* (Olivier) (Hymenoptera-Formicidae). *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 88, 258-257.
- EIDMANN H., 1926.- Die Ameisenfauna der Balearen. *Z. Morph. Okol. Tiere.*, 6, 694-742.
- MENOZZI C., 1930.- Formiche della Somalia italiana meridionale. *Soc. entomol. ital.*, 9, 76-130.
- SEURAT L.G., 1900.- Observations biologiques sur les parasites des Chênes de la Tunisie. *Ann. Sci. nat. Zool.* 8ème série, 11, 1-34.
- WHEELER G.C., WHEELER J., 1952.- The ant larvae of the myrmicine tribe *Crematogastrini*. *J. Washington Acad. Sci.*, 42, 248-262.
- WHEELER G.C., WHEELER J., 1960.- The ant larvae of the subfamily Myrmicinae. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 53, 98-110.
- WHEELER W.M., 1918.- A study of some ant larvae, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among insects. *Proc. Amer. phil. Soc.*, 57, 293-343.

## STRUCTURES DIGESTIVES DES TERMITES—LE PROVENTRICULE OU GESIER.

par

Daniel LEBRUN

Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux  
 Université de Nantes  
 2 rue de la Houssinière  
 F-44072 Nantes Cedex

Mots-clés: *Termites*, *Reticulitermes*, *Kaloterms*,  
*gésier*, *dent*, *pulvillus*.

Summary: Comparative morphological study of the gizzard of french termites.

The morphology of the internal armature of the Termites gizzard has been studied by scanning electron microscopy. The structural differences are small between *Reticulitermes lucifugus* Rossi and *Reticulitermes santonensis* Feytaud but are noticeable between these two *Reticulitermes* species and *Kaloterms flavicollis* and mainly concern the teeth and pulvilli.

Key-words: *Termites*, *Reticulitermes*, *Kaloterms*,  
*gizzard*, *teeth*, *pulvillus*.

## RESUME

Une ultime trituration du bois par les Termites est effectuée dans le gésier ou proventricule dont l'organisation structurale nous paraît mieux connue grâce à la microscopie électronique à balayage. Cette méthode d'observation a été appliquée aux Termites français qui regroupent les deux espèces *lucifugus* et *santonensis* du genre *Reticulitermes* et le termite exclusivement méditerranéen, *Kaloterms flavicollis*. Le gésier des Termites, en général, présente une grande uniformité de structure. A son niveau, les plis épithéliaux différencient un ensemble de 48 pièces disposées en six séries répétitives. Chaque série est formée de 4 pièces différentes, I, II, III, IV, d'importance inégale, présentant l'alternance I IV III IV II IV III IV. Le microscope électronique à balayage précise la morphologie propre et les caractéristiques cuticulaires de chaque élément. La trituration du bois dans le gésier est assurée principalement par les processus odontiformes des éléments I et II au nombre de 12, disposés en couronne. Chez *Reticulitermes* les dents sont de deux types, en hachoir ou acéré; ces dernières prédominent chez *R. santonensis*. Les dents de *Reticulitermes* sont recouvertes d'écaillés imbriquées, à bord denticulés. Chez *Kaloterms flavicollis*, les dents sont plus puissantes, mieux individualisées et toute de même forme cylindro-conique; leur surface est entièrement lisse. Outre les dents les éléments I et II portent des excroissances en forme de tubercules appelées pulvilli qui obturent largement la lumière du gésier. Les pulvilli I sont beaucoup plus développés. Les pulvilli des *Reticulitermes* sont garnis de pseudo-écaillés à bord finement dentelé. Chez *Kaloterms*

*flavicollis*, les pulvilli sont recouverts de fines soies leur donnant un aspect pileux. Entre les éléments I et II, font saillie, mais de façon moindre, les éléments III qui montrent une forme lancéolée. Leur face supérieure est garnie de petits tubercules très serrés; les parois sont frangées de digitations. Chez *Kaloterms flavicollis*, leur forme est comparable mais la surface est entièrement lisse; des bactéries peuvent s'y observer. Les éléments IV bordent de chaque côté les trois autres types d'éléments; ils apparaissent comme de simples lames bordées de nombreuses digitations.

A la lumière de cette étude, sont précisées des différences structurales au niveau du tube digestif entre les deux genres *Kaloterms* et *Reticulitermes*; celles-ci sont beaucoup moindres entre les deux espèces *lucifugus* et *santonensis*. L'on peut envisager le rôle mécanique dans la digestion du bois, des différents éléments du gésier. Grâce à un mouvement de bascule les dents principalement et les pulvilli exercent un travail de trituration, de râpe et de compactage des particules de bois qui vont former le bol alimentaire. Grâce à leurs franges de digitation, les éléments III et IV assurent le triage et la répartition des particules. De ces recherches, étendues au tube digestif de différents termites, peuvent découler des informations d'ordre systématique et une meilleure compréhension de la physiologie digestive de ces insectes.

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 141-149 Ed. SF-UIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

## INDIVIDUS TERATOLOGIQUES CHEZ LES FOURMIS LEPTOTHORAX

par  
Laurent PERU

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés  
Université Pierre et Marie Curie  
105, boulevard Raspail F-75006 Paris

Résumé: 35 Fourmis tératologiques du genre *Leptothorax* et genres proches ont été examinées. La plupart des anomalies céphaliques et thoraciques consiste en des délétions de segments mais deux cas de formations multiples des appendices sont décrits. Les trois-quarts des monstruosité affectent l'abdomen, principalement la pétiole, le postpétiole et la segmentation. L'origine de ces individus est discutée.

Mots-clés: *Myrmicinae*, *Leptothorax*, tératologie, *Formicidae*.

Summary: On teratogenic specimens in the *Leptothorax* ants

Eighty-five abnormal specimens of *Leptothorax* ants ( and nearly related genera) either collected in nature or bred in nests have been closely examined by the author. The natural frequency of such specimens is estimated as being less than 0.05 per cent. Most of these cephalic and thoracic abnormalities are constituted of segment losses: ants hairing lost one of two eyes, five-legged specimens and two *Leptothorax nylanderii* queens, respectively hairing four and two legs, are described. However, two *L. nylanderii* worker and eight-legged worker (due to the duplication of the left fore leg). Most of the three-fourth of the described abnormalities concerns the abdomen. The most frequent of these affect either the petiole or the postpetiole: coalescent joints or none. In 3 cases, the postpetiole takes the form of an extra-tergit (heteromorphosis). Two other categories, one grouping the abnormalities of the segmentation, the other the various stages of the distension of the abdomen, more particularly of the petiole and postpetiole, are also described. The origin of these abnormalities is much talked over and the author leans for a genetic determinism.

Key-words: *Formicidae*, *Myrmicinae*, *Leptothorax*, teratology.

### INTRODUCTION

Les monstruosité des Fourmis ont fait l'objet de nombreuses descriptions portant le plus souvent sur un petit nombre d'individus, voire un seul. Disposant d'un matériel tératologique assez abondant pour le genre *Leptothorax* et genres proches (tribu des *Leptothoracini*) (1), j'ai pu examiner et tenter de classer 35 cas. Classiquement et théoriquement, nous pouvons

(1) Une bonne partie de ce matériel provient des collections de MM. L. PLATEAUX (Paris) et G. ESPADALER (Barcelone), que je remercie très vivement.

séparer les malformations en deux catégories, génétiques et somatiques. Les malformations génétiques les plus connues sont les mosaïques sexuelles, gynandromorphes et ergatandromorphes. Les malformations somatiques résultent d'accidents de nymphose ou du développement embryonnaire ou larvaire, de phénomènes pathologiques et traumatiques. Il est par ailleurs nécessaire de distinguer de la tératologie *sensu stricto* les formes anatomopathologiques (sécréteergates de *Formica*, individus mermithisés de *Pheidole*, individus parasités par des larves de Cestodes de *Leptothorax*, etc...) et les intercastes d'origine trophique.

De la revue qui va suivre, j'ai volontairement écarté les mosaïques sexuelles et des individus, fréquents en élevage, présentant des troubles de la métamorphose (2): ces derniers présentent des appendices bouclés et souvent un habitus ramassé et élargi; leur apparition semble résulter de traumatismes nymphaux et peut être d'avitaminoses; ils ont été à maintes fois signalés chez les Formicidae: BIBIKOFF(1949), BUSCHINGER & STOEWESAND(1971)- individu n° 95-DONISTHORPE(1927), ESPADALER(1981)....

Les 25 Fourmis examinées se répartissent en 47 exemplaires d'élevage (8 reines ou intercastes supérieures, 32 ouvrières, 7 mâles) et 38 naturels (7 reines, 28 ouvrières, 3 mâles). La fréquence naturelle de ces anomalies est, d'après mes captures, inférieure à 0.05%. Nous avons choisi de classer ainsi les individus tératologiques:

-Anomalies de la tête	7 cas, soit 8.2% du total
-Anomalies du thorax	13 cas, soit 15.3%
-Anomalies de l'abdomen	65 cas, soit 76.5%
-Anomalies des pétiote et postpétiote	31 cas, soit 36.5%
-Anomalies de la segmentation	17 cas, soit 20%
-"Gonflements"	17 cas, soit 20%

#### I. ANOMALIES DE LA TÊTE (7 cas: 6 ouvrières, 1 mâle)

Un seul cas de schistomélie ternaire concerne l'antenne gauche d'une ouvrière d'élevage de *Leptothorax nylanderii* (figure 1) sur un funicule de 12 articles naissent une première branche d'un article, entre les articles 6 et 7, puis une seconde de 5 articles largement coalescents, entre les articles 7 et 8.

Tous les autres cas se rapportent à des délétions de segments: chez le mâle de *Leptothorax unifasciatus*, figuré en 2, l'antenne droite et le segment céphalique correspondant ont disparu. Cinq ouvrières de *L. maurum*, provenant d'une même société parasitée par *Epimyrma* présentent des délétions oculaires la tête de trois d'entre elles est représentée aux figures 3, 4 et 5.

#### II. ANOMALIES DU THORAX (13 cas: 4 reines, 5 ouvrières, 4 mâles)

Dans 12 cas, il s'agit de délétions plus ou moins marquées de segments thoraciques. Deux mâles, l'un de *Leptothorax parvulus* l'autre de *L. tubero-interruptus*, présentent une division du pronotum en deux parties (pronotoschisis), résultant de la perte du scutum. Cinq exemplaires possèdent 5 pattes, par perte

(2) dysplasies, selon la nomenclature de BALAZUC. La terminologie des termes de cet auteur (1948,1958).

de la patte antérieure gauche et du segment thoracique correspondant (une ouvrière de *L. nylanderi* et un mâle de *L. tristis*), par perte de la patte médiane gauche (un intercaste d'*Harpagoxenus sublaevis*) ou de la droite (l'ouvrière de *L. unifasciatus*, à la figure 6, possède, par compensation, un double tarse à sa patte médiane gauche) et par perte de la patte postérieure gauche (une ouvrière de *L. (Mychothorax) muscorum*). La reine d'élevage de *L. nylanderi* (figure 7) ne possède que quatre pattes et deux ailes, par délétion des moitiés gauches du meso- et du metathorax. La disparition complète des pro- et mesonotum ont conduit à la forte réduction thoracique d'une autre reine d'élevage de *L. nylanderi* à deux pattes (figure 8). Un cas unique de polymélie affectant une ouvrière d'élevage de *L. nylanderi* est représenté à la figure 9: la patte antérieure gauche et la moitié gauche du pronotum sont re-dupliquées trois fois et il en résulte donc un animal à huit pattes.

III. ANOMALIES DE L'ABDOMEN (65 cas: 11 reines, 49 ouvrières, 5 mâles).

A. Anomalies des pétiote et postpétiote (31 cas: 5 reines, 24 ouvrières, 2 mâles)

1°) Coalescences et soudures (10 cas: 1 reine, 3 ouvrières, 1 mâle). Pratiquement toutes les modalités de soudures se rencontrent: pétiote et postpétiote, pétiote et epinotum, postpétiote et gastre. Deux cas trouvés chez des ouvrières de *Leptothorax nylanderi* sont illustrés aux figures 10 et 11. La coalescence peut être telle que le postpétiote se soude à l'epinotum.

2°) Délétions (7 cas: 1 reine, 5 ouvrières). Chez tous ces individus, le pétiote et le postpétiote ont disparu et le gastre s'insère sur l'epinotum: à la figure 12, est représenté un intercaste d'*Harpagoxenus sublaevis* atteint de cette anomalie mais la face déclive du pétiote subsiste en partie à la surface du premier tergite.

3°) Hétéromorphoses (3 cas: 1 reine, 1 ouvrière, 1 mâle). Ces intéressantes anomalies concernent le postpétiote qui présente l'aspect d'un tergite, chez une reine de *L. parvulus* (figure 13) et un mâle de *L. nylanderi* tous deux d'élevage. Une ouvrière de *L. nigriceps* présente une héli-nétéromorphose: la moitié gauche de son postpétiote est transformée en hémitergite surnuméraire (figure 14).

4°) Autres anomalies (11 cas: 2 reines, 9 ouvrières). Dans ce groupe, j'ai rassemblé un certain nombre d'anomalies mineures concernant surtout le postpétiote: gonflement, déformations réductions, etc...

B. Anomalies de la segmentation (17 cas: 3 reines, 11 ouvrières, 3 mâles).

1°) Epigastroschisis (2 cas). La division du premier tergite du gastre en deux hémitergites égaux a été observée chez un mâle d'élevage et une reine de *Leptothorax nylanderi*.

2°) hélicomérie (14 cas: 2 reines, 10 ouvrières, 2 mâles). Ces anomalies concernent le plus souvent le premier segment du gastre; le sternite et le tergite sont partiellement soudés en une structure hélicoïdale (voir le gastre de l'ouvrière de *L. nigriceps* à la figure 15). Le postpétiote peut également

être impliqué: il devient plus ou moins lamellaire et accolé au premier tergite; à la figure 20 est représenté le gastre d'une reine d'élevage de *L. nylanderii* atteinte de cette monstruosité. Un cas extrême est un mâle d'élevage de *L. nylanderii*, dont l'épino-tum, le pétiole, le postpétiole et le premier segment du gastre, largement coalescents, affectent cette structure.

3° Inversion gastrale (1 cas). Une ouvrière d'élevage de *L. kraussei* présente une anomalie complexe du gastre (figure 16), interprétée comme telle.

C. "Gonflements" (17 cas: 3 reines, 14 ouvrières) J'ai regroupé sous ce vocable des exemplaires d'aspect très proche, caractérisés par des pétioles et postpétioles énormes et un épino-tum déformé et élargi, dont les épines sont réduites. Les gonflements simples (6 cas) n'affectent pas le gastre. Dans les autres cas, le gastre est réduit à deux tergites, comme chez la reine d'élevage de *L. nylanderii* figurée en 18. Le postpétiole peut être lamellaire (voir la reine de *L. nylanderii* de la figure 19) et très réduit (une ouvrière d'élevage de *L. (Mychothorax) acervorum*).

#### DISCUSSION

Il ne peut être question de détailler ici les nombreuses descriptions d'individus tératologiques chez les Fourmis. La compilation de BALAZUC (1958) recense la plupart des cas connus à cette date. Dans l'important travail de BUSCHINGER & STOEWESAND (1971) sont décrites 97 Fourmis anormales, principalement des *Leptothoracini*. SOKOLOWSKI & WISNIEWSKI (1975) étudient 39 monstruosité chez les *Formica*. Citons également les récentes contributions d'ESPADALER (1981), FRANCOEUR (1981) et LORBER (1983). L'origine de ces anomalies n'est pas encore connue. Expérimentalement WISNIEWSKI (1979) induit des déformations d'appendices, typiquement dysplasiques, chez les *Formica*, par effet du froid aux stades larvaires et nymphal. Pour les autres monstruosité, nous en sommes réduits aux hypothèses. Certains auteurs les considèrent comme somatiques, résultant de blessures infligées aux larves ou aux nymphes lors de manipulations par les mandibules des ouvrières: la similitude d'aspect de certaines aberrations chez des espèces et des castes différentes serait alors étonnante. D'autre part, l'aspect des individus monstrueux n'est pas traumatique: il arrive en élevage que des nymphes soient accidentellement piquées par des ouvrières; à l'éclosion, les imagos sont partiellement décolorés et la zone de la piqûre est nécrosée; de même, de légers écrasements au stade nymphal provoquent des dépigmentations. Ajoutons également que les larves difformes que nous avons pu observer en élevage ont toujours donné des adultes tératologiques, ce qui suppose une origine précoce des anomalies (Ce sont surtout les délétions et les anomalies de la segmentation du gastre qui peuvent être ainsi détectées aux stades larvaires). Enfin, et malgré la fréquence basse des individus anormaux, il semble que certaines sociétés soient prédisposées à leur production: ainsi, une société de *Leptothorax nylanderii*, récoltée dans les Landes contenait 10 individus tératologiques pour la segmentation du gastre.

Sans exclure la possibilité que certaines des aberra-

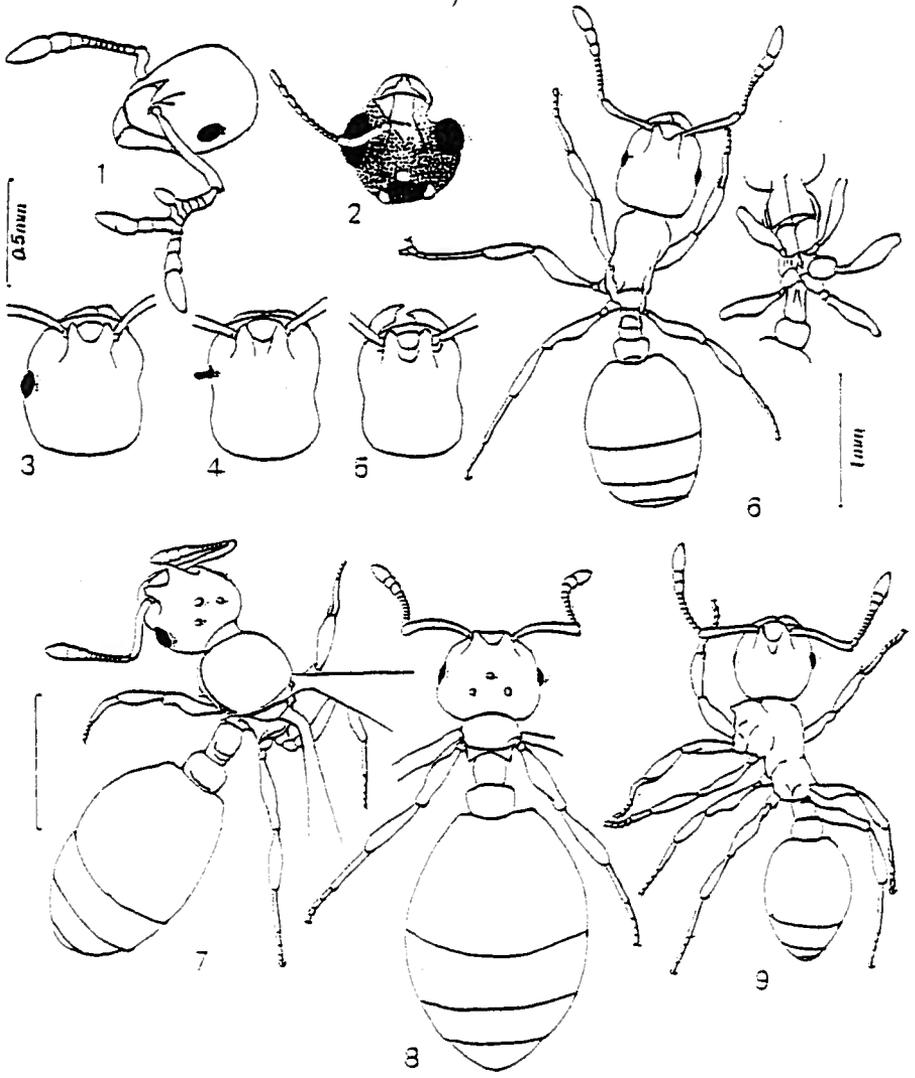
rions observées, comme les gonflements de l'abdomen et certaines soudures pétiolaires, aient une origine relativement tardive lors du développement larvaire, les hétéromorphoses, les formations multiples, les délétions, les coalescences et les anomalies de la segmentation supposent une origine précoce, que nous pouvons soupçonner d'être génétique. L'analyse de la descendance de certaines sociétés devrait permettre d'étayer cette hypothèse.

#### Références

- BALAZUC J., 1948.- La tératologie des Coléoptères et expériences de transplantation chez *Tenebrio molitor*. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, 25, 1-293.
- BALAZUC J., 1958.- La tératologie des Hyménoptéroïdes. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 127, 167-203.
- BIBIKOFF M., 1949.- Anomalie chez des Fourmis du genre *Myrmica* Mitt. *Schweiz. Ent. Ges.*, 22, 253-256.
- BUSCHINGER A., STOEWESAND H., 1971.- Teratologische Untersuchungen an Ameisen (Hymenoptera: Formicidae). *Beitr. Ent.*, 21, 211-241.
- DONISTHORPE H., 1922.- On some abnormalities in ants. *Ent. Rec.*, 34, 81-85.
- ESPADALER - GELABERT X., 1981.- Estats teratològics en Formigues. In *II sessió conjunta d'entomologia, Barcelona, Març 1981*, 87-91.
- FRANCOEUR A., 1981.- Un mâle sans yeux composés de *Formica subsericea* (Formicidae, Myrmicinae). *Naturaliste Can.*, 108, 107-110.
- LORBER B.E., 1983.- Deux formes tératologiques viables de *Myrmica* (Hym. Formicidae, Myrmicinae). *L'entomologiste*, 39, 56-70.
- SOKOLOVSKI A., WISNIEVSKI J., 1975.- Teratologische Untersuchungen an Ameisen-arbeiterinnen aus der *Formica rufa* Gruppe (Hym., Formicidae). *Insectes Sociaux*, 22, 117-134.
- WISNIEVSKI J., 1979.- Über Kälte-krüppel bei Ameisen aus der *Formica rufa* Gruppe. *Waldhygiene*, 13, 13-15.

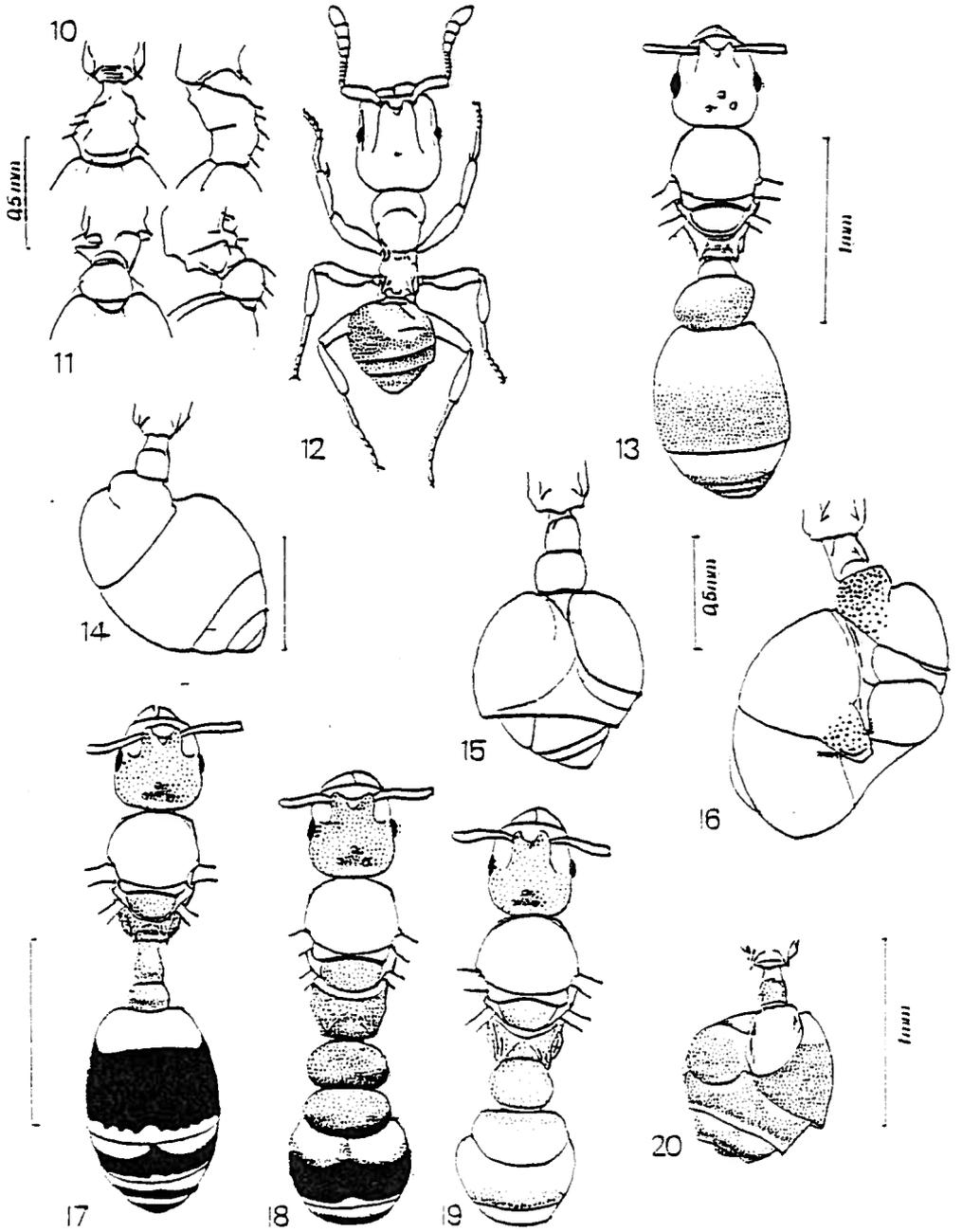
## Planche I:

- Fig. 1: ouvrière de Leptothorax nylanderi (Förster) (16/09/70, col. D118, élevage); schistomélie ternaire de l'antenne gauche.
- Fig. 2: mâle de L. unifasciatus (Latr.) (05/07/83, colonie originaire des Charentes-Maritimes, élevage); hém-atrophie droite de la partie antérieure de la tête; absence de l'antenne droite.
- Fig. 3: ouvrière de L. maurum Santschi (06/82, Ain Leuh/ Maroc); absence de l'oeil composé droit.
- Fig. 4: ouvrière de L. maurum (idem); absence totale de l'oeil droit et partiel de l'oeil gauche.
- Fig. 5: ouvrière de L. maurum (idem); absence des deux yeux composés.
- Fig. 6: ouvrière de L. unifasciatus (03/08/82, col. 20805, Forêt de la Coubre, Charentes-Maritimes); perte de la patte médiane droite; le tarse de la patte médiane gauche est dédoublé; vue dorsale de l'animal et vue ventrale du thorax.
- Fig. 7: reine de L. nylanderi (19/06/73, col. D.163, élevage); hém-atrophie gauche du thorax; absence des pattes médiane et postérieure et des deux ailes gauches.
- Fig. 8: reine de L. nylanderi (19/09/79, col. D.85AA, élevage); atrophie du thorax; absence du pronotum et du mesonotum.
- Fig. 9: ouvrière de L. nylanderi (24/06/81, col. D.213CC, élevage); reduplication de la patte antérieure gauche et d'une portion du pronotum.



## Planche II:

- Fig. 10: ouvrière de L. nylanderi (31/10/81, col.11020, Dieulefit, Drôme); vues dorsale et latérale des pétiole et postpétiole coalescents.
- Fig. 11: ouvrière de L. nylanderi (31/08/83, col.30719, Saubion, Landes); vues dorsale et latérale du pétiole asymétriquement soudé à l'épinotum.
- Fig. 12: intercaste d'Harpagoxenus sublaevis Nyl. (08/05/82, col.20514, Schluaderbach, Sudtyrol/Italie); absence totale du postpétiole et partielle du pétiole, qui subsiste à la surface du 1er tergite.
- Fig. 13: reine de L. parvulus (Schenck) (22/09/77, col.D.172, élevage); hétéromorphose du postpétiole à apparence de tergite.
- Fig. 14: ouvrière de L. nigriceps Mayr (18/05/81, col.10505, Toblach, Sudtyrol/Italie); héli-hétéromorphose du postpétiole à apparence d'hémitergite gauche surnuméraire.
- Fig. 15: ouvrière de L. nigriceps (22/05/81, col.10541, Toblach, Sudtyrol/Italie); hélicomérite du premier segment du gastre.
- Fig. 16: ouvrière de L. kraussei Em. (27/06/78, col.D.217, élevage); anomalie complexe de la conformation du gastre.
- Fig. 17: reine normale de L. nylanderi.
- Fig. 18: reine de L. nylanderi (07/04/78, col.D.22AGA, élevage); gonflement des pétiole et postpétiole; le gastre est réduit à deux tergites.
- Fig. 19: reine de L. nylanderi (28/08/74, col.D.111, élevage); anomalie proche de la précédente, mais le postpétiole est lamellaire.
- Fig. 20: reine de L. nylanderi (10/07/70, col.D.128, élevage); anomalie de la segmentation du premier tergite, impliquant le postpétiole; vue dorsale au gastre.





## RECHERCHES SUR LES VITESSES DES FOURMIS

par

Francis BERNARD

35 Avenue Ratti

F-06000 Nice

Résumé: Les vitesses ont été mesurées sur le terrain, pour 13 espèces nord-africaines et 43 de France méridionale. Le record de rapidité a été trouvé sur *Cataglyphis albicans*, avec 2 mètres 80 par seconde, soit deux fois celui de *C. bombycina* des dunes sahariennes. Les *Formica* ne font en moyenne que 18 cm par seconde, et la plus lente est *Messor barbara*, avec 3,4 cm.

Ensuite, la biologie des *Cataglyphis*, passablement omnivores, est résumée. Les facteurs biométriques des vitesses montrent que la longueur relative du tarse les favorise: il fait 62% de la patte chez *C. albicans*, moins de 50% chez les fourmis moins rapides. L'argile sèche est le terrain le plus favorable. Les 6 espèces dominantes dans les biotopes sont toutes rapides, les formes relativement rares sont plutôt lentes. L'influence des températures a été étudiée à Touggourt (Sanara nord), où, pour une augmentation de 10°C, la vitesse est multipliée par 3 à 4 chez les fourmis rapides.

Mots-clés: *Cataglyphis*, vitesse de déplacement, *Formicidae*.

Summary: On the speed of ants.

The speed of ants has been measured on the ground, for 13 north-african species and 43 species of southern France. The record has been discovered on *Cataglyphis albicans*, in Morocco and Algeria, with 2,80 meters by second, two times more than *C. bombycina* of saharian sands. The *Formica* runs, as mean, by second only 18 cm, and the slowest is *Messor barbara*: 3,4 cm by second.

The biology of the *Cataglyphis*, rather omnivorous, is resumed. Biometry shows that the relative length of the tarsus in the leg, advantages speed: it is 62% in *C. albicans*, less than 50% in all other ants. Dry clay is the better ground. The 6 species prevailing by their number of nests are all relatively fast. The species more rare as nest numbers are almost all slow. The influence of temperatures has been studied at Touggourt (northern Sanara). Here, for a growing of 10 centigrade degrees, speed is multiplied by 3 to 4 for the fastest ants.

Key-words: *Cataglyphis*, *Formicidae*, speed.

## INTRODUCTION, METHODES.

L'idée de mesurer les vitesses de fourmis ne fut suggérée en 1959, à l'Université Harvard, par les myrmécologues américains W.L. BROWN et E.J. WILSON. Comme je leur parlais de mes tournées au Sanara, ils me dirent: "vous devriez mesurer les vitesses de course des *Cataglyphis* du désert. Fourmis les plus rapides du monde." Aussi, de 1960 à ce jour, nous avons mesuré, en plus de 5 espèces de *Cataglyphis*, d'autres fourmis variées, dont 13 espèces nord-africaines et 43 de France méridionale. Les vitesses constatées vont de quelques centimètres par seconde (certains *Messor* et *Leptothorax*) à 2 mètres 80, record du petit *Cataglyphis albicans* (5mm,3) qui peut parcourir ainsi 438 fois sa taille.

Les 62 espèces étudiées seront comparées dans l'ordre systématique habituel, les seules vraiment rapides étant les Dolichoderinae, des Formica et des Cataglyphis, donc des groupes supérieurs dans cet ordre. Enfin les relations avec divers facteurs (abondance de l'espèce, son régime, effet des terrains et des densités végétales...) seront précisées. De plus, nos mesures des surfaces oculaires et antennaires serviront à conclure que seuls les Cataglyphis les plus rapides ont des antennes très développées.

Notre méthode est simple. Il faut opérer sur des ouvrières libres courant spontanément. Si l'on prend une fourmi et que l'on mesure sa vitesse après l'avoir reposée sur le sol, l'expérience prouve qu'elle est souvent désorientée allant alors plus vite ou plus lentement que sa moyenne habituelle. Chaque espèce a été mesurée de 4 à 10 fois, si possible en plusieurs localités car des races locales peuvent être plus véloces. Par exemple, le gros Messor capitatus fut observé, d'une part à Fréjus (Var), d'autre part près de Mascara, sur les hauts plateaux algériens. Les deux résultats furent analogues, et, partout, les ouvrières portant une grosse graine allaient aussi vite (6 à 7 cm/sec.) que leurs compagnes sans charge.

Parallèlement à la direction de l'insecte, on pose à terre un mètre métallique, puis, avec un compte-seconde, on note le temps mis pour faire 10,20 ou plus de 50 centimètres, selon la rapidité constatée. Entre les divers résultats, on citera plus loin la vitesse maxima, pour donner une idée des meilleures possibilités de l'espèce. Jusqu'ici, les plus grandes ouvrières ont été seules suivies, sauf pour Pheidole, dont les "soldats" (3 à 4 mm) allaient aussi vite, à Fréjus, que les petites (2,5 à 2,6 mm), soit 8 cm/seconde.

Il restera donc, d'une part à étudier les plus petits individus, d'autre part à mesurer, sur des branches, les formes arboricoles (Dolichoderus, Colobopsis etc...), qui, généralement, vont moins vite que les Fourmis du sol. La température influe naturellement beaucoup. A Tougourt, les Fourmis courent 5 à 10 fois plus vite à 42° qu'à 23°. On décrira ce phénomène au chapitre VII. Avouons que, souvent, les températures n'ont pas été mesurées. Mais on peut indiquer qu'en France on a opéré surtout en été, par des températures vraisemblables de 22° à 27°. En Algérie, il y avait 25° à 32°. La plupart des données ont été obtenues le matin, entre 10 heures et midi.

## I. VITESSES ET SYSTEMATIQUE

Un premier fait apparaît nettement: en moyenne, les 18 Myrmicinae étudiés ont une vitesse de 6,7 cm/sec., soit 12,6 fois leur taille. Les 3 Dolichoderinae donnent 13,8 cm/sec., soit 42 fois leur taille. Depuis les Myrmicinae, les plus inférieurs, la vitesse moyenne est multipliée par 3,5.

La seule sous famille primitive un peu connue est celle des Dorylinae, où 5 espèces d'Anomma ont été mesurées par RAI-GNIER et VAN BOVEN (1955). En moyenne, elles font, en une seconde, de 12 à 24 fois leur taille. Des rapidités du même ordre s'obtiennent dans les genres Tapinoma, Serviformica et Formica, Insectes de vitesses moyennes ou assez rapides. Mais les Anomma du Congo vont par troupes immenses, souvent de millions d'ouvrières, et la vitesse d'une large colonne est toujours inférieure à celle d'une isolée, dont on ignore ici les possibilités. Les Myrmicinae ne vont guère plus vite qu'Anomma. Leur maximum connu est celui de Pheidole pallidula (29 à 30 fois sa taille), et le minimum chez Messor barbara: seulement 3,4 fois sa taille, alors que les Leptothorax, réputés comme les plus lents pour E.O. WILSON,

font de 5 à 7 fois leur longueur par seconde.

L'ensemble des *Formica* (7 espèces mesurées) correspond à 20 à 30 fois leur taille, la plus rapide jusqu'ici étant *F. curicularia*, commune dans les jardins (30,6 fois sa longueur). Cela contraste avec les 6 *Cataglyphis* connus (13 à 438 fois leur taille, en moyenne 109 fois). Aussi allons nous considérer spécialement ce dernier genre. Les grands *Camponotus* sont les Formicinae les plus lents (12 à 15 fois leur taille). Par contre, les *Lasius* (3 mesurés) sont deux fois plus rapides, de 25 à 30 fois leur corps par seconde. Parmi les Dolichoderinae, de biologie comparable à celle des *Lasius*, la plus rapide est *Iridomyrmex humilis* (fourmi d'Argentine, pullulant sur la côte d'Azur): 58 fois sa taille. Mais notre banale *Tapinoma erraticum* l'égale presque: 43 fois sa taille, tandis que *T. simrothi*, envahisseuse si nuisible au Maghreb, ne fait en moyenne que 28 fois sa longueur (mêmes résultats en Camargue, dans l'Atlas et au Sahara).

## II. BIOLOGIE DES CATAGLYPHIS

Voici le seul genre de Fourmis d'origine très probablement saharienne. Sur 20 espèces recensées, 12 habitent le Sahara, 2 l'Europe et 6 le Moyen-Orient et l'Asie centrale. Une inédite vient d'être trouvée en Mongolie, donc un désert froid, par PISARSKI et DLUSKI. En outre, les formes les plus primitives, comme *C. immae* Forel, mesurée par nous au Sahara central, sont également du grand désert. Le sous-genre inférieur *Monocombus* contient *C. cursor*, commun en France du sud, et *C. viaticus* de l'Atlas, qui atteint 1800 m. dans l'Aurès. Ils ne sont pas très rapides: 12 à 17 fois leur taille, et les *Cataglyphis* proprement dits ont pour type *C. bicolor* banal du Sahara aux côtes africaines et à la Grèce, qui ne parcourt en une seconde que 13 fois sa taille.

Mais le record: *C. albicans* est aussi un *Cataglyphis* ty pique. Le sous-genre supérieur est *Machaeromyrma* Forel, reconnaissable à ses immenses palpes maxillaires poilus. Il n'y a que deux espèces, dont la plus grande est *C. bombycina* déjà cité, et la plus petite *C. lucasi*, du Tassili des Ajjer, nous avons découvert le mâle de *lucasi*, très voisin de celui de *bombycina*. Pour autant que l'on sache (4 espèces seulement sont connues à cet égard), les *Cataglyphis*, surtout insectivores, sont en fait plus ou moins omnivores. On voit *C. bicolor* et *albicans* transporter souvent de petits fruits (raisins, olives, ...). Ils sont souvent coprophages portant des crottes de Rongeurs. L'espèce la plus inattendue écologiquement a été *C. halophila*, décrite par nous du chott El Djerid, le plus grand des chott maghrébins, retrouvée ensuite au chott Es Chergui du sud oranais. Elle niche dans la croûte salée du chott, et, dans son nid, on trouve des crottes de Rongeurs: Mérlones et Gerbilles, qui traversent le chott la nuit.

### Coloration de *C. albicans*:

Le type *albicans*, décrit à Londres par ROGER, est noir luisant, mais son nom vient de la pubescence argentée des flancs du thorax. Les formes sahariennes sont le plus fréquemment jaune d'or au rouge clair. C'est à Dider, lieu inhabité du Tassili, que nous avons pu comprendre l'origine, surtout thermique, de ces couleurs variées: Dider (qui signifie carrefour chez les Touareg) est un simple croisement de deux pistes, entre Djanet et Cherif, à 1400 m. d'altitude.

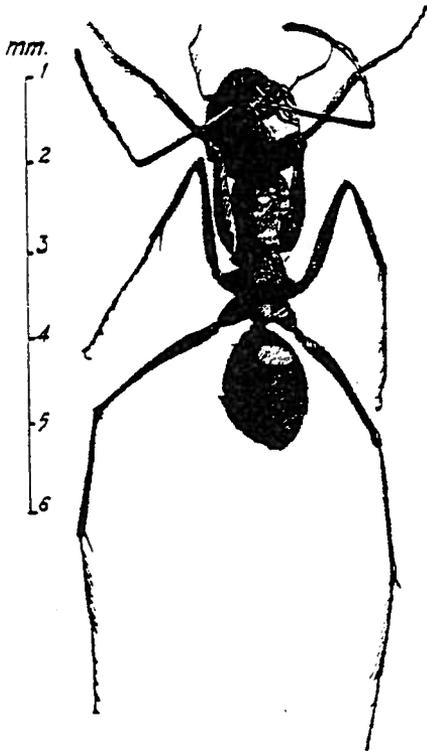


Fig.1-Cataglyphis albicans Roger, Fourmi la plus rapide au monde (2,30m au plus par seconde, soit 438 fois sa taille(5,3 mm), agrandie de 1,1 fois. Couleur noire (lieux froids, brune ou jaune d'or (terrains chauds). 50 à 200 ouvrières par société.

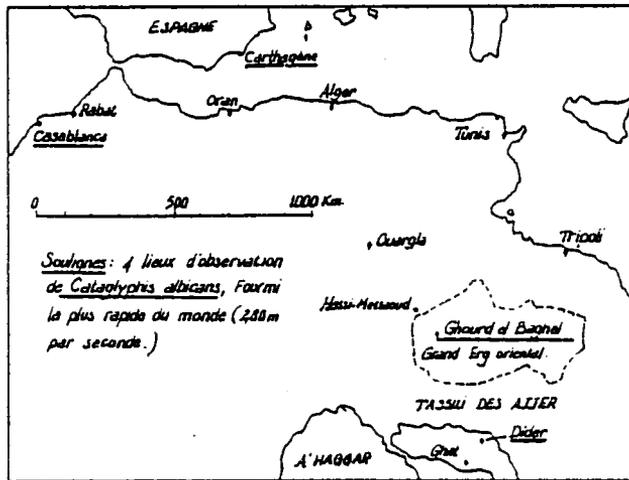


Fig.2- Schéma des principaux lieux où la vitesse de Cataglyphis albicans fut mesurée. Ghourd el Baghel (en arabe: vallée de la chèvre) est sur une dune du grand Erg oriental, où il y avait une station pétrolière de Sinclair Petroleum. Dider, carrefour inhabité du Tassili, vers 1450 m., est la seule station où C. albicans était l'unique Fourmi (40 nids sur 100 pierres), et renseignait sur l'origine thermique des colorations de cette espèce.

ce lieu est sur grès calcaires siluriens. Son grand intérêt est d'être notre seule station uniquement peuplée par C.albicans. Sur 100 pierres, 40 recouvraient des nids de cette Fourmi. J'ai fait là les observations suivantes: Les pierres à l'ombre d'un rocher, ou exposées au vent froid du Nord, n'avaient que des Fourmis noires. Les pierres au soleil et abritées du Nord ne recouvraient que des albicans jaunes d'or. Les pierres en lieux ni très chauds ni trop froids possédaient des albicans intermédiaires, bruns ou rouge-foncé (races tarquia de SANTSCHI et cana de FOREL). Ces "races" des anciens spécialistes ne doivent être le plus souvent que des effets thermiques sur la coloration. D'ailleurs, quand on élève des Leucothorax nylanderii, les ♀ ont des taintes claires à 30°, des taintes foncées entre 15 et 25°. Autre exemple d'effet de la température: dans l'oasis de Ghardaïa, albicans est jaune ou orangé sur le sable chaud. Sur les plateaux rocheux environnants, assez froids, il est toujours noir, comme sur les côtes algériennes. Dans la collection du Muséum de Paris, on voit que la plus petite espèce est C.adenensis, aussi celle dont les pattes sont les plus longues par rapport au corps. Serait-elle plus rapide qu'albicans?

### III. BIOMETRIE GENERALE

Les rapports de longueur: patte postérieure/queue et tarse postérieur/patte ont été calculés. Une dimension intéressante est aussi à préciser: la longueur du métatarse. Quand la Fourmi court, ses tarsi sont en partie allongés sur le sol, mais les métatarses, long de 0,5 à 1,3 mm, restent plus ou moins verticaux, ce qui soulève d'autant l'Insecte au dessus du sol. Les deux Cataglyphis les plus rapides ont aussi les métatarses les plus longs, ce qui facilite notamment leur progression en terrains meubles (sables ou argiles).

Rapport patte/queue. En gros, les espèces rapides ont des pattes longues, faisant de 0,8 à 1 par rapport au corps. Les plus lentes font seulement 0,43 à 0,63 du corps.

Rapport tarse/patte. Il n'est que de 0,45 à 0,50 pour les Fourmis lentes ou peu rapides. Seules les "très rapides" (50 à 70 fois leur taille par seconde) ont un tarse supérieur à 58% de la patte. Mais les deux "ultra-rapides" offrent deux cas distincts. C. albicans a un tarse plus grand que la moitié de la patte, chose rare, et C.bombycina a des tarsi plus courts (41% de la patte), mais aussi est de moitié moins rapide qu'albicans.

### IV. RELATIONS AVEC LE TERRAIN ET SE VEGETATION

En 1980, nous avons publié une note sur les terrains préférés des Fourmis, pour onze sortes de terrains. Ces données reposent sur des comptages de fourmilières dans des carrés de 100 m<sup>2</sup>, assez nombreux pour que leurs moyennes soient valables. Il y a en effet 260 relevés sur calcaire, 305 sur roches siliceuses et 30 sur sable. Généralement, les vitesses sont faibles sur roches siliceuses (9 à 14 fois la taille par seconde), moyennes sur calcaire et argiles (15 à 17 fois), sauf pour C.albicans qui, sur argile, son terrain favori, atteint 438 fois sa taille. Les roches métamorphiques (gneiss, micaschistes...) correspondent à de plus grandes vitesses. Le flysch (grès argileux) est le meilleur substrat pour la banale Formica rufa, qui a là son optimum à Turini (Alpes maritimes, 1700m), et est assez rapide (au plus 23 fois sa taille). Les meilleurs vitesses sont pour les 8 Fourmis avec le plus de nids sur sables, et pour les 5 indifférentes, qui peuvent abonder aussi bien sur calcaires,

siliceuses, sables et argiles, ce qui explique leur abondance relative (au moins 15% du total des fourmilières). Ce sont par exemple *Pheidole palliula* en Provence, *Monomorium salomonis* au Maghreb, *Tapinoma simothi* au Maghreb et en Camargue, et *Iridomyrmex humiliss* sur la côte d'Azur.

Quant à la végétation, les vitesses moyennes par catégories de plantes donnent des relations très nettes. Nous pouvons établir les listes des Fourmis surtout de forêts (comme *Formica gagates*), surtout de maquis à ligneuses basses dominantes (comme *Pheidole* et *Camponotus cruentatus*), enfin surtout de prairies (comme *Lasius alienus* et *Dipiorhaptum pygmaeum*). Comme moyennes de vitesses, ces trois milieux s'écartent bien peu les uns des autres. Ainsi, la rapidité d'une espèce n'est pas plus gênée par des prairies denses (2000 à 4000 herbacées sur 100 m<sup>2</sup>) que par des maquis (200 à 400 ligneuses basses, Cistes, Bruyères ou Genêts), et reste pratiquement égale à sa vitesse en forêts pauvres en plantes basses. Pour des Insectes de pentes fortes (23 à 45°, comme *Aphaenogaster subterranea* et *Camponotus sylvaticus*, la vitesse relative est de 12 fois la taille, donc petite. Sur pentes faibles (2 à 5°), préférées par divers *Messor* et *Lasius*, la vitesse moyenne égale 23 fois la taille, donc deux fois plus. Cela n'a rien d'étonnant, mais il valait mieux le vérifier par des chiffres mesurés. La donnée la plus démonstrative ici est le %nu (% du terrain sans plante) On l'a évalué sur la base de nos 640 comptages de végétation. Les sols à % nu élevé (45 à 97% nus) coïncident avec les plus grandes vitesses. Donc, si les divers types de végétations montrent des effets analogues, quand même, un sol un sol à végétaux rares favorise beaucoup mieux la rapidité. Là aussi, rien de surprenant, mais il convenait de la vérifier.

#### V. RELATIONS AVEC L'ABONDANCE DES ESPECES

Il vaut mieux remplacer les termes vagues de "commun" ou "rare" par des pourcentages des nids de l'espèce dans une région. On peut distinguer ainsi quatre catégories principales de fréquences:

**Dominantes** (13 à 34% des fourmilières, en moyenne 21%). 7 espèces sont dans ce cas, par exemple *Pheidole* en Provence et *Monomorium salomonis* dans tout le Maghreb. Ces dominantes sont rapides: en moyenne 41 fois leur taille par seconde.

**Très communes** (6 à 11%, moyenne 7%). Brusquement bien moins rapides: 18 fois leur taille; il y en a 9 espèces.

**Communes** (3 à 5%, moyenne 3,6%). Chose inattendue, elles sont bien plus rapides que les très communes. Leurs 16 espèces contiennent 3 *Cataglyphis* et 3 *Formica*, ce qui justifie ce résultat, car les "très communes" n'avaient que *Formica fusca*

**Assez communes**: 0,4 à 5,7, moyenne 1,3%. Elles sont lentes, 3 fois plus que les précédentes, leur seule Fourmi rapide est *Tapinoma erraticum*.

**Assez rares**: 0,1 à 1,3, moyenne 0,6%. Possèdent plusieurs *Myrmica* et *Messor*. vitesse de l'ordre du groupe précédent des assez communes.

Enfin, les espèces rares (moins de 0,1 % des nids) ont fait l'objet de trop peu de mesures pour conclure.

## VI. VITESSES ET REGIMES ALIMENTAIRES

On séparera les Myrmicinae des Formicinae, étant donné leurs vitesses généralement si différentes. A priori, les insectivores seraient de loin les plus rapides. Or elles comprennent plusieurs *Aphaenogaster*, fourmis lentes à moyenne faible (moins de 5 fois leur taille), d'où la lenteur des insectivores Myrmicins. Chez les Formicinae, sans *C.albicans* elles se montrent à peine plus véloces que les omnivores du même groupe. Si leur moyenne inclut *albicans*, elle monte au dessus de 50 fois leur taille. Les granivores sont presque toutes lentes (3 à 11 fois leur taille), à l'exception du petit *Monomorium (Equesimessor) chobauti*. C'est FOREL, en 1898, au Sahara, qui a découvert la vitesse de cet Insecte, traînant à reculons, entre ses pattes, des graines plumeuses d'*Aristida*. Nous avons trouvé au Gassi Touil (nord de l'Erg oriental) une race locale du *M.chobauti* courant droit non à reculons, mais également très vite. Les omnivores restent assez lentes, même chez les Formicinae *Camponotus*. Dernière sorte de régime: les lècheuses, absorbant surtout le miellat des Pucerons et des Coccides. Parmi elles, seules les Doichoderinae (*Tapinoma*, *Iridomyrmex*) sont très rapides. Chez les Formicinae, les *Lasius* sont en général assez lents. Les Myrmicinae lècheuses, élevant souvent des Pucerons de racines dans leur nid, sont des *Crematogaster*, assez lents. Quand on déränge la société, rien de plus drôle de voir les ouvrières tirant sur leur bétail, pour extraire ses longs becs des racines.

Notons à ce propos que des insectivores de principe, comme les Fourmis rouges, ont souvent une prépondérance de Pucerons parmi leurs proies, d'après WELLENSTEIN et d'autres auteurs, tels les acymécologues de Lausanne. Mais elles doivent manger les Pucerons au lieu de les lécher.

## VII. EFFETS DES TEMPERATURES

Nos seules mesures valables ont été faites du 16 au 21 mai 1979, dans l'oasis de Touggourt (480 km au SE d'Alger). Un carré de 100 m<sup>2</sup> y fut délimité, à 500 mètres N de l'hôtel de l'Oasis. Voici d'abord les fourmières trouvées dans ce carré: 2 de *Cataglyphis bicolor* (environ 100 ♀ par nid), 3 de *Tapinoma sirothi* (souvent plus de 10000 ♀ par nid), 2 d'*Acantholepis frauenfeldi* (plus de 1200), Un du petit *Monomorium subopacum*, Un de *Camponotus thoracicus* (sans doute au moins 500 ♀).

Au total, il devait y avoir au moins 35.000 Fourmis dans ce carré, dont 30.000 *Tapinoma*, Insecte très nuisible, entretenant des Homoptères sur Palmiers et plantes basses. *T. sirothi* provient de la Palestine, et a dû arriver ici vers 1900, probablement introduite par des pèlerins revenant de la Mecque.

FOREL ne l'avait pas signalée en 1898. La flore locale comprenait 3 palmiers, 15 petits Roseaux et 12 plantes basses. Ainsi plus de mille Fourmis par plante, tandis que, près d'Alger et en Provence, il y a rarement plus de 100 ♀ par plante. Parmi ces Fourmis, le *Tapinoma* et *Camponotus thoracicus* sont plutôt nocturnes. Au lever du soleil (à 5H locales), on voit dans ce carré 30 à 30 *Tapinoma* errantes, et 3 à 12 *Camponotus*.

Comme vitesse, le résultat le plus surprenant concerne l'*Acantholepis*, petite Fourmi de 3,4 mm. Elle s'est révélée, comme vitesse absolue, la plus rapide: 14 à 25 cm/seconde, soit plus que le gros *Cataglyphis bicolor*, long de 9 à 10 mm. (3 à 9 cm/sec.). La température allait de 23°, au lever du soleil,

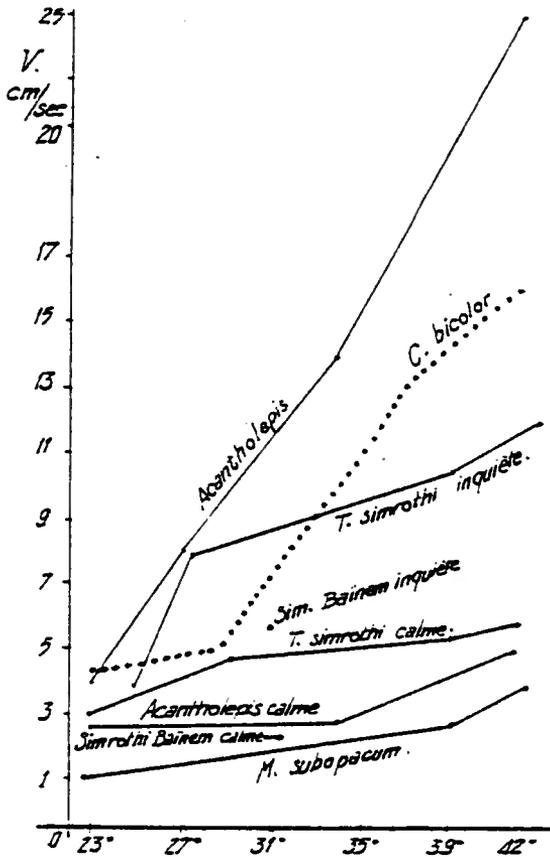


Fig. 3: Résumé de l'influence des températures (23° à 42°, en abscisse), étudiée en mai dans l'oasis de Touggourt. Cette influence est maximum et remarquable pour le petit *Acantholepis frauenfeldi* (Mayr), long de 3 à 4 mm. La vitesse de *Tapinoma simrothi* (Krausse, très nuisible, est moyenne). *Cataglyphis bicolor* (Fab.) est bien moins rapide que la plupart de ses congénères. *Monomorium subopacum* est le plus lent, 7 fois plus que *M. salomonis*, très dominant au Sahara (65% des fourmillières).

à 42 ou 43° entre 14 et 15 heures. On pouvait donc étudier les effets de près de 20° d'écart. Aux heures les plus chaudes, *A. frauenfeldi* pouvait parcourir par seconde 76 fois sa taille, *C. bicolor* au plus 18 fois, *T. simrothi* 33 fois. Le plus lent était *Monomorium subopacum* (4 à 12 fois sa taille).

Estimation du Q10.

C'est sur des réactions chimiques (oxydation du sucre par le permanganate) que VAN'HOFF, en 1890, a établi sa "loi du Q10": pour une augmentation de température de 10°, la vitesse de la réaction double.

La vie étant une somme de réactions chimiques, rien d'étonnant à ce que bien des actes animaux: vitesse, rythme respiratoire, etc..., obéissent sensiblement à cette loi. Pour *A. frauenfeldi*, Q10 allait de 3,3 à 3,5 selon les intervalles thermiques utilisés. *C. bicolor* donne 2,6, *T. simrothi* de 1,25 à 3,0. Les valeurs sont donc un peu supérieures à celles de VAN'HOFF. Mais des Q10 bien plus élevés (3,5 à 4,4) ont été obtenus sur des Coléoptères (*Tribolium*) et des Infusoires ciliés. Il faudrait évidemment ajouter à ces mesures de Touggourt celles de bien d'autres Fourmis. Nous pensons le faire plus tard.

#### VIII. VITESSES ET ORGANES DES SENS

Sur toutes les espèces ci-dessus, nous avons eu l'occasion de mesurer yeux et antennes, et, d'évaluer leurs surfaces sensibles (nombre de facettes pour l'œil, surface du funicule et de sa massue pour l'antenne). On va utiliser la longueur totale de l'antenne, qui varie de 2 à 5,0 mm, et les nombres de facettes, allant de 300 à 1950. Ces dimensions ne s'accroissent pas régulièrement selon la vitesse des Fourmis. Par exemple l'œil est bien plus grand pour la moyenne des "assez rapides" et "très rapides". Chez les deux "ultra-rapides" il augmente nettement (1700 facettes, au lieu de 1920 pour les "assez rapides"). Ces variations tiennent surtout aux nombres de *Cataglyphis* dans chaque sorte de vitesse.

La longueur de l'antenne est maxima pour les "ultra-rapides": 5 mm. Elles peuvent donc détecter un obstacle ou un ennemi de plus loin. En somme, les organes des sens nous apportent peu de relations intéressantes, mais il convenait d'en utiliser nos mesures.

#### CONCLUSIONS

Des mesures de vitesse sur 52 espèces de Fourmis montrent la supériorité écrasante de deux *Cataglyphis* nord-africains: *C. bombycina* (1,44 m par seconde), et surtout *C. albicans* (au plus 2,30 soit 438 fois la longueur de son corps). Les autres Fourmis connues font au plus 58 fois leur taille en une seconde (*Eridomyrmex*) et 71 fois (*Acantholepis frauenfeldi*). Les *Formica* font 20 à 30 fois leur propre longueur. *Grosso modo*, les Dolichoderinae et Formicinae sont, en moyenne, 3 fois plus rapides que les Myrmicinae, en relation avec leurs pattes et leurs tarsi proportionnellement plus grands. Pour mettre en place les 6 *Cataglyphis* mesurés, la biologie de ce genre est résumée. Ce groupe, d'origine certainement saharienne, contient une vingtaine d'espèces décrites, dont 12 nord-africaines. Les colorations de *C. albicans*, allant du jaune d'or au rouge et au noir, paraissent très modifiables par la température, les formes noires habitant des lieux plus froids ou plus humides. Le record de vitesse d'*albicans* est peut-être en re

lation avec la longueur de ses tarse: seule espèce dont le tarse est plus long que la moitié de la patte. Les rapidités sont faibles sur roches siliceuses, et moyennes sur calcaires et argiles, sauf pour *albicans* qui va le plus vite sur argile, son terrain favori au Sahara. La nature de la végétation (ligneuse ou herbacée) a peu d'influence sur les vitesses, sauf si le % nu de la station (proportion du sol sans plante) dépasse 45%. Si l'on exclut *albicans* des moyennes de régimes alimentaires seules les Fourmis granivores sont vraiment lentes, et les insectivores, *a priori*, les plus rapides, le sont à peine plus que les omnivores ou les lècheuses de Pucerons. Les températures, surtout mesurées à Touggourt en mai, agissent beaucoup sur la vitesse. Pour 10° d'augmentation, celle-ci est multipliée par 1,2 à 3,5 selon l'espèce ou l'intervalle thermique considéré.

Quand aux organes des sens, ils ont peu de relations avec les vitesses, sauf la longueur totale de l'antenne, maximum chez la plupart des rapides.

#### Références

Il est étonnant que, jusqu'ici, seul RAIGNER et VAN BOVEN aient mesuré des vitesses de Fourmis, sur les colonies d'*Anomma* au Congo. Nos autres références concernant surtout des recherches écologiques, en France ou au Maghreb.

BERNARD F., 1950.-Les Fourmis du Tassili des Ajjer. *Inst. des recherches sahariennes*, série du Tassili, 70-141.

-1964. Recherches écologiques sur les Fourmis des sables sahariens. *Revue Ecol. Biol. sol* 4, 615-638.

-1980. Influence du terrain sur les Fourmis en région méditerranéenne. *Biol. Ecol. méditer.* VII, 189-90.

-1983. *Fourmis et leurs milieux en France méditerranéenne*. Paris, Editions Masson, 157 p.

BRIAN .M.V. Ed, 1978.- *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press, International Biological Programme n° 13, 408 P.

CAGNIANT H., 1973.- *Contribution à l'étude des Fourmis de forêts d'Algérie*. Thèse Univ. de Toulouse, 450 p.

CORNETZ V., 1910.- Trajet de Fourmis et retour au nid. *Inst. gén. de Psychologie*, 10, 1-8.

-1912. DE la durée de la mémoire des lieux chez la Fourmi. *Archives de Psychol.*, 12, 122-138.

RAIGNIER A., VAN BOVEN J., 1955.- Etude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma*. *Annales Musée royal du Congo belge*, Tervueren, 356 p.

SANTSCHI F., 1929.- Révision des *Cataglyphis*. *Rev. Zool. suisse*, 96, 25-70.

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 161-166 Ed. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

A LA RECHERCHE D'UNE METHODE COURTE ET PRATIQUE POUR L'EVALUATION  
DE LA DENSITE DE POPULATION DANS LES NIDS DE *FORMICA POLYCTENA*  
*FOERSTER* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).

par

Robert CEUSTERS et Anne VAN FRAUSUM

Katholieke Universiteit Leuven

Labaratoire de systématique et d'écologie,

Naamsestraat 59 B-3000 Leuven

**Résumé:** Dans les travaux de HOLT (1955) et HORSTMANN (1974, 1982) une méthode rigoureuse est élaborée pour l'évaluation de la densité de population chez les fourmis des bois. Cette méthode, basée sur la procédure "marquage-relâchement-recapture" prend trop de temps pour être pratique dans le but de faire le relevé des nombreux nids d'une colonie.

Nous essayons de trouver une méthode satisfaisante moyennant un échantillonnage unique à l'aide de carrés autour du nid et d'une sonde dans le nid. Les données de quatre grands nids nous donnent des nombres d'individus entre 500 000 et 1 250 000. Les résultats s'accordent bien avec ceux de HORSTMANN.

**Mots-clés:** *Formica*, densité de population, dessin d'échantillonnage, *Formicidae*

**Summary:** In search of a short and practical method to evaluate the population density in the nests of *Formica polyctena* Foerster (Hymenoptera, Formicidae)

Authors as HOLT (1955) and HORTSMANN (1974, 1982) have provided convincing results in determining the population density of red wood ants. Nevertheless the mark-release-recapture method used in this work is a time consuming and labour intensive procedure and some theoretical assumptions are difficult to fulfill. In social insects individual marks are easily lost by grooming or trophallaxis and age polyethism and nest stratification prevent a complete mixing of the colony members.

In order to obtain a practical and short method we carried out a preliminary scheme of direct sampling inside and outside four ant nests. By means of a probe with a volume of 0.15 dm<sup>3</sup> the over- and underground parts of the nests were sampled on specially determined spots. The inhabited volume of the nest was estimated and the probable nest population calculated with the geometric mean of the samples.

On the surface of the nest and on radiating lines, on tracks and between tracks, series of samples were taken with rings of 3.14 dm<sup>2</sup> or square of 25 dm<sup>2</sup>. The numbers of workers on the surface of the nests were estimated with the geometric mean of the samples. The diminishing numbers of ants on the radiating lines are best fitted with a power curve ( $y = ax^b$ ) and the outside population was evaluated with the calculated curves. Our approximative population numbers range between 500 000 and 1 250 000, well in agreement with the numbers of HORSTMANN. These preliminary results are sufficiently convincing to set up a more elaborate scheme to test the validity of this simple

and short sampling method.

**Key-words:** *Formica*, population density, sampling design  
Formicidae.

#### INTRODUCTION

Dans les travaux de HOLT (1955), GOLLEY & GENTRY (1964), STRADLING (1970) et surtout de HORTSMANN (1974, 1982) diverses méthodes ont été élaborées pour l'évaluation de la densité de population chez les fourmis. Ces méthodes sont basées sur autant de procédures: (1) marquage-relâchement-recapture, (2) détermination de la durée moyenne des allers-retours-séjours dans le nid, (3) la valeur moyenne des nombres de passages à un point déterminé par unité de temps, (4) prises directes d'échantillons par unité de volume dans le nid à l'aide de récipients enfouis pour un temps ou moyennant un sondage direct.

Ces méthodes montrent néanmoins des inconvénients aussi bien sur le niveau théorique que pratique. La technique de marquage prend beaucoup de temps il y a une perte considérable de marques, les nombres de recaptures sont parfois faibles en proportion des nombres d'individus en question, le mélange des animaux dans le nid est loin d'être complet, à cause du polyéthisme et de la stratification dans le nid. Les récipients enfouis pour un temps dans le dôme constituent un milieu artificiel pour les fourmis dans lequel le remaniement du matériel de construction n'est pas possible. Dans le sondage direct l'égalité des volumes échantillonnés est problématique. Le nid souterrain, qui contient tout le temps un nombre considérable de fourmis, est insuffisamment incalculé.

Nous ne sommes pas capables nous mêmes de surmonter ces inconvénients. Ce que nous cherchons, c'est une méthode qui nous permet d'évaluer assez vite le nombre probable d'habitants dans le nid, moyennant un échantillonnage restreint et direct. Ce que nous présentons sont des tentatives préliminaires pour obtenir des résultats comparables à ceux des auteurs cités. Ces tentatives nous donnent des indications pour un travail ultérieur.

#### METHODES

HOLT (1955) a discuté la dispersion des fourmis autour du nid. Il trouve une diminution exponentielle d'individus sur les pistes avec la distance parcourue. Cette diminution est expliquée par le fait qu'à partir des pistes sur toute la longueur les fourmis se dispersent en quête de proies et cette dispersion à partir des pistes est à son tour exponentielle. La fidélité aux pistes n'est pas totale (ROSENGREN, 1977) avec conséquences que les fourmis des différentes pistes se superposent sur le terrain.

Ces données créent une situation compliquée pour construire un modèle de dispersion des fourmis autour du nid. Une méthode simple d'approche consiste à supposer que les nombres des fourmis autour du nid diminuent radialement avec la distance suivant la fonction géométrique ( $y = ax^b$ ), aussi bien sur les pistes que sur le terrain entre les pistes. A l'aide de ronds ou de carrés métalliques on prend des échantillons sur le dôme, sur le terrain entre les pistes et sur les pistes. On a utilisé des ronds de 2 dm de diamètre et des carrés de 5 cm de côté, les deux avec des parois rigides de 15 cm de hauteur dont le bord inférieur est aiguë pour l'enfoncer dans le sol. Les parois sont enduits à

l'huile de paraffine pour éviter l'échappement des fourmis. Les fourmis sont collectionnées et comptées au laboratoire.

Pour le calcul des nombres de fourmis à la surface du dôme on prend la moyenne géométrique des échantillons pris. Pour les pistes, en moyen cinq par nid, on prend des échantillons sur toute la largeur par unité de distance et les nombres de fourmis se trouvant momentanément sur les pistes sont évalués avec la courbe calculée. Pour le terrain entre les pistes une courbe est calculée avec les nombres de fourmis par unité de surface sur des lignes rayonnant à partir du nid. La longueur des pistes donne une indication de la distance parcourue par les fourmis. Les arbres sont supposés de faire partie du terrain de dispersion. Nous avons préféré la fonction géométrique à la fonction exponentielle parce que la première donne toujours une meilleure corrélation avec les données que la dernière.

En ce qui concerne l'intérieur du nid la plus grande difficulté consiste à déterminer le volume habité par les fourmis. HORSTMANN (1982) a utilisé des récipients enfouis dans le nid suivant les zones de températures préférées par les fourmis. Avec une sonde de volume fixe (0.15 dm<sup>3</sup>) nous prenons des échantillons bien situés dans le dôme et aussi profondément que possible dans le nid souterrain. En prenant les coordonnées du point d'insertion sur le dôme, l'angle d'attaque et la profondeur atteinte par la sonde on peut localiser exactement l'échantillon. L'évaluation des nombres montre que seulement un tiers du nid épigé et souterrain est vraiment occupé par les fourmis. Ce volume approximatif est mis en compte pour le calcul des nombres d'habitants.

#### RESULTATS

Les quatre grands nids en cause sont examinés pendant le mois de septembre. Les fourmis sont en train de se retirer du terrain et de préparer l'hibernation avec conséquence que les ouvrières d'extérieur ne sont plus nombreuses. La figure 1 donne les caractéristiques de chaque nid avec les nombres de fourmis dans les échantillons à la surface du nid (N/3.14dm<sup>2</sup>) et dans le nid épigé et souterrain (N/0.15 dm<sup>3</sup>). Le nid LUCHI 25 est exceptionnel dans le sens qu'il possède une base énorme, élevée sur le terrain. Le dôme est désert, les fourmis se trouvent dans la profondeur. Il y a encore une grande activité extérieure pour le temps de l'année.

Le tableau I donne le nombre de fourmis dans les échantillons sur les pistes et entre les pistes par unité de distance et de surface.

Les courbes géométriques résultantes sont représentées. Les résultats des calculs pour les quatre nids sont donnés dans le tableau II. En général les résultats obtenus nous donnent des totaux d'habitants comparables à ceux de HORSTMANN, qui trouve 838 000 fourmis pour un nid moyen avec 43% ou 360 340 ouvrières d'extérieur.

Le travail ultérieur consistera à tester la validité des suppositions faites en travaillant un nid moyen bien choisi. Un grand nombre d'échantillons, dispersés dans l'année, nous permettra de mettre des limites de confiance pour les moyennes et les courbes géométriques et de bien délimiter le volume habité du nid.

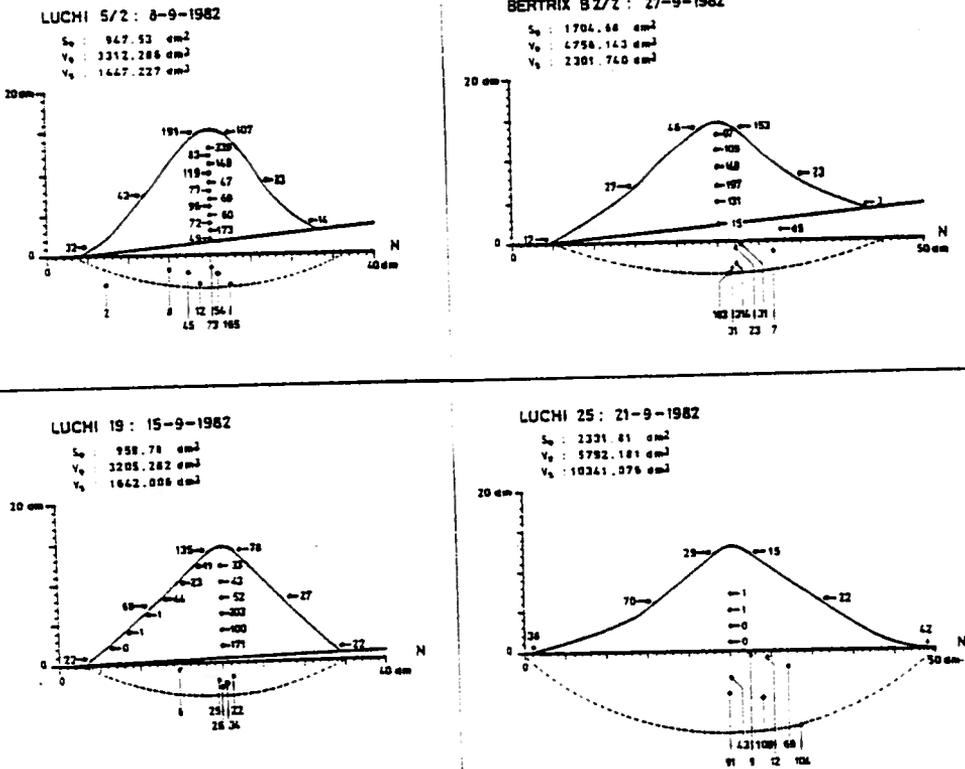


Figure 1. Caractéristiques de quatre nids de *Formica polyctena*.  
 La coupe transversale est faite dans l'axe nord-sud.  
 Les nombres à la surface du nid représentent les échantillons pris avec des ronds de 3.14  $\text{dm}^2$  de surface, les nombres dans le nid épigé et souterrain sont les échantillons pris avec une sonde d'un volume de 0.15  $\text{dm}^3$ .  
 N: nord;  $S_e$ : surface du nid épigé;  $V_e$ : volume du nid épigé;  $V_s$ : volume du nid souterrain.

LUCHE 5/2			LUCHE 19			LUCHE 25			BERTRIX 3 2/2		
D, dm	N/dm <sup>2</sup>	N/dm	D, dm	N/dm <sup>2</sup>	N/dm	D, dm	N/dm <sup>2</sup>	N/dm	D, dm	N/dm <sup>2</sup>	N/dm
12	9.55	19.0	17	6.68	-	12	3.48	-	20	2.96	37.8
14	7.64	15.0	19	-	14.0	20	2.88	-	30	0.40	11.0
20	4.14	13.0	20	6.37	-	27	-	200.0	50	0.56	7.3
25	2.23	19.0	25	5.37	4.5	30	4.46	190.0	70	0.20	2.4
30	-	22.0	30	3.18	3.0	45	3.32	-	100	-	3.4
35	0.32	-	35	2.23	5.5	50	-	14.8	150	-	3.6
40	0.64	14.0	40	1.27	6.0	70	1.84	21.4	200	-	3.0
45	0.95	-	45	1.27	6.3	100	3.28	8.0	334	-	2.2
50	0.64	7.5	50	1.59	4.0	150	1.12	-			
60	-	7.5	55	1.27	-	158	-	3.2			
70	-	3.5	60	0.95	7.0	200	0.36	5.4			
80	-	5.0	65	1.27	-	250	0.44	2.6			
90	-	7.5	70	0.95	7.0	296	-	1.6			
100	-	7.5	80	0.95	5.0	300	0.12	-			
150	-	3.0	90	0.64	3.3						
200	-	0.5	100	0.95	2.3						
			150	0.64	1.0						
			200	-	0.5						

Entre pistes			Sur pistes		
N = 2006.38D <sup>-2.1446</sup>	N = 199.68D <sup>-1.2311</sup>	N = 5987D <sup>-0.9174</sup>	N = 373.73D <sup>-1.7664</sup>		
r = -0.9194	r = -0.9332	r = -0.3324	r = -0.8537		
N = 298.91D <sup>-0.9305</sup>	N = 326.30D <sup>-1.0778</sup>	N = 50209.35D <sup>-1.7988</sup>	N = 347.50D <sup>-0.9578</sup>		
r = -0.8204	r = -0.8425	r = -0.9512	r = -0.8780		

Tableau I. Relation entre la distance du nid (D) et le nombre de fourmis entre les pistes (N/dm<sup>2</sup>) et sur les pistes (N, dm) avec les courbes géométriques correspondantes.

	LUCHE 5/2	LUCHE 19	LUCHE 25	BERTRIX 3 2/2
Entre les pistes	21 606	36 261	189 971	17 400
Sur les pistes (S)	5 760	2 710	25 005	5 145
Sur le dôme	14 568	14 058	23 735	12 608
Subtotal fourmis d'extérieur	41 934 5%	103 029 18%	238 711 19%	35 153 3%
Dans le dôme	687 115	388 337	-	373 295
Dans le nid souterrain	120 795	71 640	1 016 153	254 537
Subtotal fourmis d'intérieur	307 910 95%	459 977 82%	1 016 153 81%	1 227 832 97%
Total	349 344	563 006	1 254 364	1 262 985

Tableau II. Densité de population dans quatre nids de Formica polyctena.

## Références

- GOLLEY F.B., GENTRY J.B., 1964.- Bioenergetics of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 45, 217-250
- HOLT S.J., 1955.- On the foraging activity of the wood ant. *J. Anim. Ecol.* 24, 1-34.
- HORSTMANN K., 1974.- Die Umlaufzeit bei den Aussendienstarbeiterinnen der Waldameisen (*Formica polyctena* FOERSTER) . *Waldhygiene*, 10, 241-246.
- HORSTMANN K., 1982.- Die Energiebilanz der Waldameisen (*Formica polyctena* FOERSTER) in einem Eichenwald. *Insectes Sociaux*, 29, 402-421.
- ROSENGREN R., 1977.- Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group )  
I. Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zoologica Fennica* 149, 1-30.  
II. Nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zoologica Fennica* 150, 1-30.
- STRADLING D.J., 1970.- The estimation of worker ant populations by the mark-release-recapture method: an improved marking technique. *J. Anim. Ecol.* 39, 575-591.

Actes Coll. Insectes Soc., t. 167-170. Ed. SF-JIEIS. Presses Univ. Paris 12 (1984)

LES FOURMIS DU "DESERT" DE CRAU: ESSAI D'EVALUATION DE LA BIOMASSE ET DE LA CONSOMMATION DES ESPECES GRANIVORES.

par  
Gérard DELYE

Laboratoire de Zoologie, Université de Provence  
Place V.Hugo, F-13331 Marseille Cedex 3

**Résumé:** La biomasse fraîche des *Messor* varie de 0,27 à 0,57 kilogramme par hectare suivant les stations. Leur productivité atteint 740 kilocalories par hectare et leur consommation 12300 kilocalories par hectare; cette énergie est fournie par 20 à 30 kilogrammes de fruits et de graines dont la production en Crau est de 200 à 400 kilogrammes par hectare.

**Mots-clés:** *Formicidae*, *Messor*, fourmis moissonneuses, steppe, biomasse, consommation.

**Summary:** The ants of the steppe of Crau (France): evaluation of biomass and consumption of seed-harvesters.

Two species of seed-harvesters ants, *Messor barbarus* and *Messor sanctus* live in the xeric steppe of Crau (a plain in south eastern France). Their biomass is estimated to 0.27 kilogramme.hectare<sup>-1</sup> in a poor plot and to 0.57 kilogramme.hectare<sup>-1</sup> in a richer one. Production (in the richer plot) is roughly 740 kilocalories.hectare<sup>-1</sup> and consumption 12300 kilogrammes.hectare<sup>-1</sup>. This energy is supplied by 20 to 30 kilogrammes of fruits and seeds; production of fruits and seeds reaches 200 to 400 kilogrammes.hectare<sup>-1</sup> in Crau.

**Key-words:** *Formicidae*, *Messor*, harvester-ants, steppe, biomass, consumption.

#### INTRODUCTION

La plaine de la Crau (Bouches du Rhône), ancien delta de la Durance, est en partie occupée par le "coussou" une steppe à *Asphodelus fistulosus* et *Stypa capillata*. Pâturée par les moutons depuis des siècles, cette steppe présente un aspect original, avec de très nombreux galets entre lesquels poussent des plantes basses. L'aridité du coussou tient à la météorologie (faibles précipitations, insolation, vents fréquents et violents) et à la faible épaisseur du sol, isolé par une couche rocheuse imperméable de la nappe phréatique sous-jacente. Dans ce milieu se maintient un peuple animal caractérisé par un acridien endémique (*Prionotropis rhodanica*) et des oiseaux devenus rares en Europe: Outarde, Ganga, Oedicnème.

Le "coussou" est menacé par des travaux de génie civil (proximité du complexe industriel de Fos-sur-mer) et par l'extention des cultures, aussi le conseil régional a-t-il demandé à l'Université de Provence une étude sur cet écosystème pour préparer sa protection. Un des thèmes retenus a été l'évaluation de la productivité et l'importance de la consommation par les insectes et par les oiseaux.

Des écosystèmes arides ont été étudiés dans le sud des U.S.A.: les auteurs ont mis en évidence le rôle des fourmis granivores. Dans le "désert" étudié par GOLLEY et GENTRY (1964), *Pogonomyrmex badius* consomme près de la moitié de la production de graines, les oiseaux et les rongeurs se partagent le reste. Il n'y a pas de rongeurs granivores en Crau; la consommation des oiseaux est en cours d'étude; j'ai donc entrepris l'étude des deux fourmis granivores du "coussou", *Messor barbarus* (L). et (*M. sanctus* Forel).

#### METHODES

Deux parcelles de 1 hectare ont été délimitées, l'une dans le centre de la Crau, dans une zone à végétation presque exclusivement herbacée, l'autre plus au nord, dans une zone où les chamaephytes (Thym, Lavande) sont abondants.

Les nids sont repérés et leur emplacement reporté sur un plan à grande échelle.

Hors de la parcelle, quelques nids "adultes", c'est-à-dire ayant fourni des sexués, sont fouillés et leur population recueillie aussi complètement que possible, ainsi que le contenu des greniers. La couche de poudingue sur laquelle repose le sol de la Crau, généralement assez compacte pour que les fourmis ne la pénètrent pas, limite la profondeur des fouilles à une cinquantaine de centimètres.

Production et consommation ont été évaluées au laboratoire: deux sociétés complètes (*M. barbarus* avec 1720 ouvrières et *M. sanctus* avec 2590 ouvrières) sont suivies de la sortie d'hibernation à la fin d'août. Les graines fournies sont pesées, ainsi que les rejets et ce qui reste à la fin de l'expérience. Les ouvrières nouvellement écloses sont dénombrées toutes les semaines. Les équivalents énergétiques des tissus animaux et végétaux sont empruntés à GOLLEY (1961).

Les deux espèces diffèrent par leur polymorphisme, beaucoup plus fort chez *M. barbarus* que chez *M. sanctus*, mais les poids moyens des ouvrières calculés sur la population complète du nid sont voisins 3,6 milligrammes pour *M. sanctus*, 4 milligrammes pour *M. barbarus*. Je n'ai pas pu mettre en évidence de différences nettes entre les rythmes d'activité ni entre les techniques de récolte des deux espèces; *M. barbarus* ramène plus fréquemment que son congénère des fruits et des graines de grande taille (gousses de *Medicago*, épis d'*Aegilops*) et néglige les petites graines comme celles de *Brachypodium* qui sont abondamment récoltées par *M. sanctus*. Leur niches écologiques paraissent très voisines, j'ai étudié les deux espèces ensemble.

#### RESULTATS

Les sociétés "adultes" de *M. sanctus* sont formées, en moyenne, de 3000 ouvrières et 1500 petites larves, en hiver; les écarts sont faibles, la population des nids fouillés allant de 1950 à 4600 ouvrières. L'effectif des sociétés de *M. barbarus* est de beaucoup plus variable: le plus petit nid fouillé contenait environ 1800 ouvrières, le plus grand plus de 5500, mais il existe des nids énormes, assez rares, où doivent vivre plusieurs dizaines de milliers d'ouvrières.

Dans la parcelle du centre de la Crau vivent 21 sociétés de *Messor*, dans celle du nord vivent 44 sociétés. L'application du test du voisin le plus proche (CLARK et EVANS, 1964), donne pour les deux parcelles un R voisin de 1, indiquant une répartition aléatoire des nids.

La production des sociétés élevées au laboratoire à été d'environ 30% de la biomasse initiale, avec un rendement écologique (rapport de l'équivalent énergétique de la production à l'équivalent énergétique de la consommation) de 6%. En estimant la population moyenne des nids, pour les deux espèces, à 3000 ouvrières d'un poids moyen de 4 milligrammes et à 1500 larves d'un poids total de 0,3 grammes, la biomasse fraîche est de 273 grammes dans la parcelle du centre et de 572 grammes dans celle du nord, en hiver.

Pour la parcelle la plus peuplée, l'équivalent énergétique de la biomasse des *Messor* est de 927 kilocalories par hectare (30% de matière sèche donnant 5,4 kilocalories par gramme). La production est d'environ 740 kilocalories par hectare, nécessitant une consommation de 12300 kilocalories. Cette énergie est fournie par 3,1 kilogrammes de tissus secs et assimilables de graines (4 kilocalories par gramme); compte tenu de l'hydratation, du poids des enveloppes et des déchets, les *Messor* doivent récolter quelques dizaines de kilogrammes de graines brutes par hectare et par an.

#### DISCUSSION

L'évaluation du rendement écologique des sociétés de *Messor* est le résultat le plus incertain de cette étude. En élevage, les ouvrières sont abondamment nourries, leur dépense d'énergie est minime, elles ne subissent aucune prédation: il est vraisemblable que, dans la nature, ce rendement est moins élevé. Cependant, la valeur de 0,5% pour le rendement écologique de *Pogonomyrmex badius* obtenu par GOLLEY et GENTRY en 1964 (à l'aide de méthodes indirectes vivement critiquées par WIEGERT et PETERSEN, 1983) semble sous-estimée. Plusieurs auteurs obtiennent chez des insectes phytophages non sociaux, en élevage, des rendements voisins de 10%. ROGER, LAVIGNE et MILLER, 1972, estiment la consommation de *Pogonomyrmex occidentalis* dans une pelouse rase, à 3000 kilocalories par hectare et par an, valeur du même ordre que celle de la consommation des *Messor* de Crau. La consommation des *Messor* doit être comparée à la production végétale. D'après DEVAUX, 1982, cette dernière, en 1982, année relativement sèche, a été, dans des parcelles soustraites au pâturage par les moutons, de 200 à 400 kilogrammes par hectare de graines et de fruits avec toutes leurs enveloppes. La production, certainement plus faible, des zones pâturées, n'a pas encore été évaluée. Les récoltes des *Messor* 20 à 30 kilogrammes au minimum, par hectare et par an, représentent donc une fraction importante de la production végétale; mais compte tenu de l'absence de rongeurs granivores et de la faible densité des oiseaux, le facteur nourriture ne semble pas devoir limiter le peuplement en fourmis granivores. La répartition aléatoire des nids indique d'ailleurs que la concurrence entre sociétés est faible, et que l'espace et les ressources alimentaires sont incomplètement utilisées.

L'aspect qualitatif de la production végétale et de son utilisation reste à étudier: chaque espèce montre des préférences dans ses récoltes, en fonction de la taille, mais

peut être aussi de la composition de l'albumen des graines. Le rôle des autres fourmis (20 espèces) n'a pas non plus été étudié. Il existe peu de concurrentes directes: deux espèces de *Tetramorium* récoltent occasionnellement des graines. Les espèces insectivores peuvent être en partie responsables de la disparition très rapide des femelle fondatrices après l'essaimage. L'absence de jeunes sociétés dans les parcelles étudiées peut être due au bon équilibre du peuplement, ou bien à la grande rareté des fondations réussies.

#### Références

- CLARK P.J., EVANS F.C., 1954.-Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology*, 35, 445-453.
- DEVAUX J.P., 1982.- Etude des relations trophiques végétation-insectes-oiseaux de la plaine de la Crau (B. du Rhône) dans des parcours à moutons en zone semi-aride. *Rapport M.E.R. contrat 1411 (81-411)*.
- GOLLEY F.B., 1961.- Energy values of ecological materials. *Ecology*, 42, 581-584.
- GOLLEY F.B., GENTRY J.B., 1964.-Bioenergetics of the southern harvester ant *Pogonomyrma badius* *Ecology*, 45, 217-225.
- ROGERS L., LAVIGNE R., MILLER J.L., 1972.- Bioenergetics of the western harvester ant in a short grass plain ecosystem. *Environ. Entomol.*, 1, 763-768.
- WIEGERT R.G., PETERSEN C.E., 1983.- Energy transfer in insects. *Ann. rev. Entomol.*, 28, 455-486.

Actes Coll. Insectes Soc., 1. 171-179, Ed. SF-JIEIS Presses Univ. Paris 12 (1984)

OBSERVATIONS PRELIMINAIRES SUR L'ÉCOLOGIE D'ESPÈCES DES GENRES  
*LEPTOTHORAX*, *LASIUS* ET *PLAGIOLEPIS* ET SUR LA POSITION TAXONOMIQUE  
DES *LASIUS NIGER* DU SUD DE LA FRANCE (HYM., FORMICIDAE)\*

par

Paul DU MERLE (1), Marcel BARBERO (2), Jean-Pierre BARTHES (3),  
Gabriel CALLOT (3) et René MAZET (1)

- (1) I.N.R.A., Station de Zoologie Forestière, Av. Vivaldi, F-84000 Avignon.  
(2) Université d'Aix-Marseille III, Laboratoire de Botanique et Ecologie  
Méditerranéenne, F-13397 Marseille Cedex 13.  
(3) I.N.R.A., Laboratoire de Science du sol, F-34060 Montpellier Cedex

Résumé: Les peuplements en Fourmis de 274 pelouses des Préalpes du Sud ont été étudiés dans leurs rapports avec le climat, le sol et la végétation. Certains des résultats relatifs à 3 couples d'espèces étroitement apparentées (*Leptothorax niger* et *L. grouvellet*, *Lasius niger* et *L. alienus*, *Plagiolepis pygmaea* et *P. cf. vindobonensis*) sont présentés. Des liaisons sont établies entre la distribution ou l'abondance de ces espèces et, selon les cas, la température, l'humidité, la nature du substratum géologique, la texture du sol, le degré de recouvrement de la végétation herbacée. Il est très vraisemblable que les populations méridionales françaises de *Lasius niger* n'appartiennent pas à la même espèce que celle de l'Europe moyenne.

Mots-clés: *Formicidae*, *écologie*, *climat*, *sol*, *végétation*, *taxonomie*.

Summary: Preliminary observations on the ecology of some *Leptothorax*, *Lasius* and *Plagiolepis* species, with remarks on the taxonomic position of the *Lasius niger* from Southern France (Hym., Formicidae).

The ant communities of 274 grasslands of the region of Diois (French Southern Prealps, département of Drôme) have been studied in relation with climate, soil and vegetation. Some of the results concerning 3 pairs of closely related species are reported. Earlier observations made at Mont-Ventoux, 50 km more in the south, are also taken into account.

*Leptothorax niger* For. and *L. grouvellet* Bondr. very rarely coexist and therefore have decidedly distinct ecologies. *Niger* proves to be much more thermophile. It occupies the eumediterranean vegetation level together with the foot of the supramediterranean one whereas *grouvellet* is a typical supramediterranean species and follows it in altitude. Moreover *niger* always lacks on marly substratums, which on the contrary very well suit *grouvellet*. The nature of the substratum possibly only acts on *niger* because of its effects on soil texture, for the ant, unlike *grouvellet*, also seems very sensitive to this last factor. *Lasius niger* L. and *L. alienus* Foerst. too very rarely coexist and therefore markedly differ in their ecology. *Alienus* requires less heat and occurs up to higher altitudes. Moreover it proves to be hygrophile

\* Travail réalisé dans le cadre de l'action concertée D.S.R.S.T. "Structure, dynamique et mise en valeur des formations à chêne pubescent".

and prefers very dense grasslands at low and medium altitudes whereas *niger* is more xerophile and prefers more open grasslands. Thus the preferences of the 2 species are reversed in comparison with what is observed in Middle Europe. This suggests that the french south-eastern populations of *niger* are not conspecific with the populations occurring more in the north of Europe. *Plagiolepis pygmaea* Latr. and *P. cf. vindobonensis* Lom. often coexist in the Diois; the latter is frequent (21% out of the 2560 observed *Plagiolepis* colonies). Their altitudinal distributions are exactly the same. According to the grasslands the ratio between the number of *cf. vindobonensis* colonies and the total number of *Plagiolepis* colonies may take all the values from 0 to 1. This extreme variability of the observed situations and the lack *cf. vindobonensis* on the Mont-Ventoux remain widely unexplained. It was however noticed that the 2 species differently react against the percentage cover of the herbaceous vegetation.

Key-words: Formicidae, ecology, climate, soil, vegetation, taxonomy.

#### INTRODUCTION

Les observations ont été réalisées dans la région du Diois (secteur des Préalpes du Sud situé dans la moitié sud du département de la Drôme) et plus précisément dans la zone couverte par la feuille au 1/50 000ème de Dieulefit. 274 pelouses, s'étageant de 360 à 1600 m d'altitude (des vallées aux sommets des montagnes) et choisies de façon à refléter au mieux la diversité écologique de la région, ont été étudiées. On a exclu de cet échantillon les pelouses en ambiance forestière, de même que les formations végétales à strate arbusive importante. Chaque pelouse a fait l'objet d'une description détaillée de ses caractéristiques topographiques, géo-pédologiques et botaniques, puis d'un examen de son peuplement en fourmis: inventaire des espèces, abondance relative et indice d'abondance absolue (nombre des colonies découvertes en 1 h de recherches à 2 personnes) des colonies de chacune.

Les informations recueillies sont encore très loin d'avoir été toutes analysées. On se limitera, dans cette note, à rapporter quelques résultats relatifs à l'action de certains seulement des facteurs étudiés sur la distribution ou l'abondance d'espèces étroitement apparentées des genres *Leptothorax*, *Lasius* et *Plagiolepis*. En sus des données relatives au Diois, il sera parfois fait usage de celles recueillies au cours d'une étude antérieure des peuplements de fourmis du Mont-Ventoux (Vaucluse), montagne située une cinquantaine de km plus au sud (DU MERLE et LUQUET, 1978; DU MERLE, 1978).

#### RESULTATS

##### I LEPTOTHORAX NIGER FOREL ET LEPTOTHORAX GROUVELLEI BONDROIT

*Leptothorax grouvellei*, décrit par BONDROIT en 1918 puis tombé dans l'oubli, fut retrouvé tout d'abord au Ventoux en petit nombre (DU MERLE, 1978), puis dans le Diois où cet insecte est fréquent. Très proche morphologiquement de *L. niger* il

s'en distingue surtout, chez les ouvrières, par des épines beaucoup plus longues (ESPADALER et al., 1983).

73 des pelouses du Diois abritaient l'une au moins des deux espèces, à savoir:

- 19 *niger* seul
- 52 *grouvellei* seul (149 colonies découvertes autotal)
- 2 *niger* + *grouvellei*

Au total (Diois + Ventoux), *niger* et *grouvellei* ne coexistaient que dans 3 des 91 pelouses habitées par ces fourmis. Celles-ci présentent donc manifestement des écologies bien distinctes.

On envisagera successivement les effets sur chacune d'elles des 3 facteurs suivant du milieu: climat, nature du substratum géologique, texture du sol.

a) Climat: Dans le Diois, en exposition S (au sens large), les 2 espèces ont été trouvées aux altitudes suivantes:

*niger*: 360-970 m; fréquent au-dessous de 700 m (16 pelouses occupées sur les 18 étudiées), presque exceptionnel plus haut (5 pelouses occupées sur les 43 d'altitude 710 à 970 m; dans ce cas comme dans le précédent, les pelouses sur substrat marneux n'ont pas été prises en compte, pour des raisons qui seront exposées plus loin).

*grouvellei*: 710-1050 m; absent des 54 pelouses d'altitude inférieure ou égale à 700 m, fréquent de 710 à 950 m (32 pelouses occupées sur 71).

Les 2 espèces se succèdent donc en altitude, *niger* se révélant ainsi nettement plus thermophile que *grouvellei*. Leurs distributions bioclimatique respectives, telles qu'on peut les déduire des observations faites dans le Diois et au Ventoux, sont d'ailleurs les suivantes: *niger* occupe l'ensemble de l'étage eu-méditerranéen et le niveau inférieur, de transition, du supraméditerranéen, il est exceptionnel plus haut; *grouvellei* est absent de l'étage eu-méditerranéen, exceptionnel dans le niveau inférieur du supraméditerranéen, présent dans le reste de cet étage, sans doute jusqu'à son plafond; aucune des 2 espèces ne pénètre dans l'étage montagnard méditerranéen.

b) Nature du substrat: *niger* a été observé sur grès calcaire, calcaire gréseux, calcaire dur et calcaire dur - chailles. En revanche, il n'a jamais été rencontré sur les substrats "marneux" au sens large: calcaires marneux, marnes, étouffis mixtes de calcaires non marneux ou de grès calcaires et de calcaires marneux ou de marnes. Il est en particulier absent des 51 pelouses du Diois implantées sur ce type de substrat et d'altitude n'excédant pas 700 m. A l'inverse, *grouvellei* a été observé sur tous les substrats ci-dessus énumérés, exception faite des grès calcaires, absents de son domaine bioclimatique dans l'échantillon des pelouses étudiés. Les milieux marneux lui conviennent même particulièrement bien (25 pelouses occupées sur 73 entre 710 et 950 m d'altitude).

c) Texture du sol: Il n'a pas été observé de liaison entre cette variable du milieu et la distribution de *grouvellei*. Il

n'en va pas de même pour *niger*, comme le montre la fig. 1, où sont portés sur un triangle de texture, d'une part les sols des pelouses habitées par l'espèce, d'autre part les sols des pelouses non occupées par celle-ci bien que situées dans son aire bioclimatique optimale (altitude n'excédant pas 700 m). On observe une nette opposition entre 2 groupes de sols, suggérant que *niger* évite les textures de type argilo-limoneux.

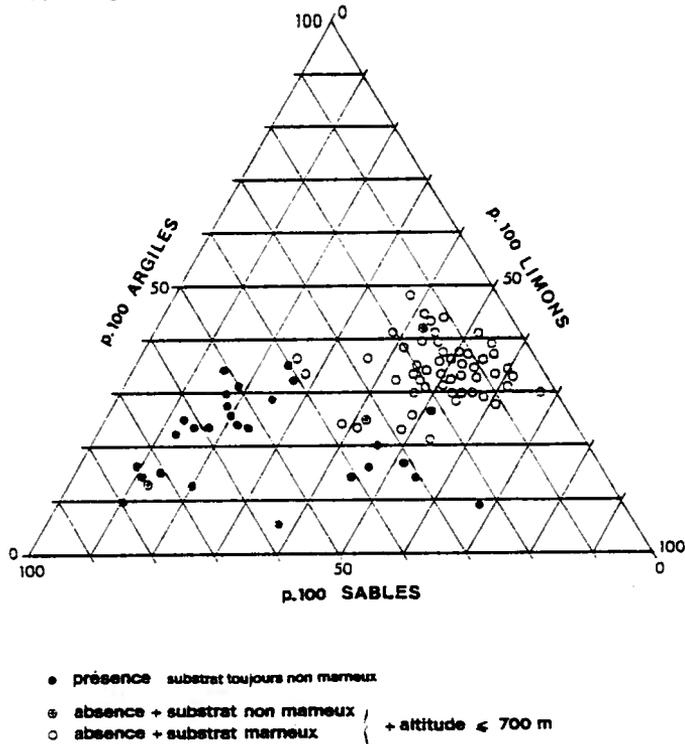


Figure 1.- Comparaison de la texture des sols des pelouses habitées par *Leptothorax niger* (Diois+Ventoux) et de la texture des sols des pelouses non habitées par cette espèce bien que d'altitude n'excédant pas 700 m (Diois).

Malheureusement, il y a identité à peu près totale, dans notre échantillon, entre substrat "marneux" et ce type de texture. Il n'est donc pas possible, actuellement, de déterminer lequel des 2 facteurs "nature du substrat" ou "texture du sol" exerce réellement un effet sur la fourmi, l'hypothèse d'un effet simultané de l'un et de l'autre n'étant d'ailleurs pas à exclure. L'étude d'autres cas de figure (par ex. de sols argileux sur calcaire dur) permettra seule d'apporter une réponse à cette question.

#### II- LASIUS NIGER L. ET LASIUS ALIENUS FOERSTER

132 pelouses du Diois abritaient l'une au moins

des deux espèces, à savoir:

51	<i>niger</i> seul
79	<i>alienus</i> seul
2	<i>niger</i> + <i>alienus</i>

Au total (Diois + Ventoux), *niger* et *alienus* ne coexistaient que dans 5 des 207 pelouses habitées par ces fourmis, lesquelles, tout comme les précédentes, présentent donc sans aucun doute des écologies bien distinctes. Dans le Diois, elles ont été trouvées aux altitudes suivantes:

*niger*: 490-1070 m + 1300 m, cette dernière localisation correspondant à des conditions écologiques très particulières (gradins sur falaise exposée au SE, donc milieu anormalement chaud).

*alienus*: 520-1580 m; l'espèce atteint donc les sommets de la zone étudiée; au-dessous de 800 m. elle n'a été observée qu'en exposition N.

Rappelons qu'au Ventoux, qui culmine à 1909 m, les distributions altitudinales respectives des 2 espèces sont les suivantes: en versant S, *niger* est commun du pied du massif (360 m) jusque vers 1200 m et devient très rare plus haut, tandis qu'*alienus* est presque absent; en versant N, *niger* est commun jusque vers 900 m puis devient très rare, tandis qu'*alienus* se rencontre entre 1100 m et 1400 m d'altitude. Au total, *alienus* monte donc nettement plus haut en altitude (ou tolère des climats nettement plus froids) que *niger*. Par ailleurs, il est absent des milieux chauds du Ventoux, où *niger* abonde souvent, mais se rencontre à basse altitude dans le Diois, seulement en exposition N il est vrai, et se montre même parfois abondant sur les bords de la Méditerranée, par ex. aux environs de Marseille et dans l'île de Port-Cros (BERNARD, 1950, 1958), ce qui indique qu'il peut, dans certaines conditions, supporter lui aussi des climats chauds.

La fig. 2, relative au Diois, montre comment évolue la fréquence des pelouses occupées par chaque espèce en fonction du recouvrement de la végétation herbacée et de l'altitude. L'effet de l'altitude s'exerce différemment sur *niger* et sur *alienus*: c'est à basse altitude (moins de 700 m) que sont le plus fréquents les milieux favorables au premier (26 pelouses occupées sur 66, soit 39%) alors que c'est à des altitudes nettement plus importantes (1000-1300 m) que sont le plus fréquents ceux favorables au second (28 pelouses occupées sur 43, soit 65%). On observe donc une nette tendance d'*alienus* à se distinguer de *niger* par une préférence pour les milieux froids.

On constate également que *niger* est rare ou très rare dans les pelouses à très fort recouvrement (plus de 95%), alors que c'est dans ces mêmes pelouses, plus humides que les autres durant la période de sécheresse estivale, qu'*alienus* est de loin le plus fréquent à basse et moyenne altitude. Au-dessous de 700 m, cette espèce n'a d'ailleurs été trouvée que dans des milieux anormalement humides: pelouses exposées au N, les unes extrêmement denses (recouvrement supérieur à 99%), à *Brachypodium pinnatum* et *Carex glauca*, sur substrat marneux, d'autres (non représentées sur la fig. 2 car ne faisant pas

Altitude (m)	360-700	700-1000	1000-1300	1300-1600
Nbre pelouses étudiées	6 24 15 9 12	21 30 13 13 12	6 10 9 6 12	6 22 11 4 13

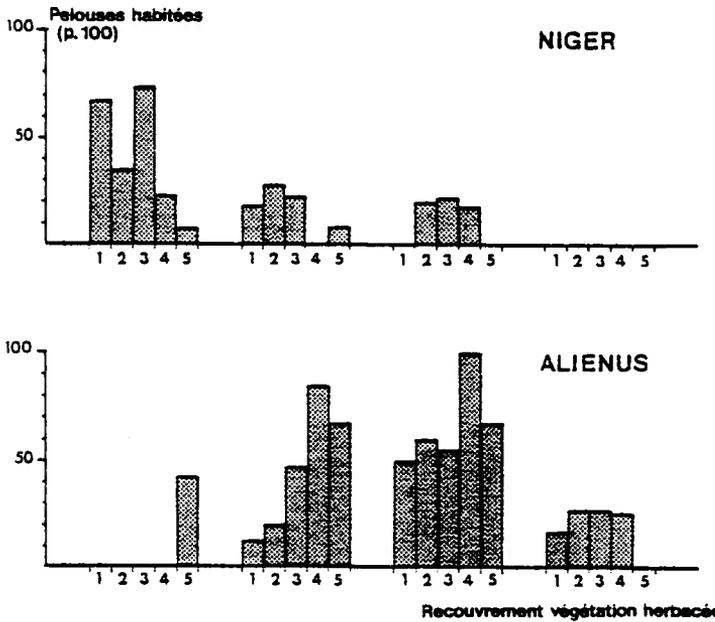


Figure 2.- Fréquences relatives des pelouses habitées par *Lasius alienus* en fonction de l'altitude et du degré de recouvrement de la végétation herbacée (1: < 50%, 2: 50-80%, 3: 80-95%, 4: 95-99%, 5: > 99%).

partie des 274 pelouses ayant fait l'objet de relevés complets) moins denses (90-95%), à *Deschampsia flexuosa*, sur des sols développés sur des grès acides et présentant une hydromorphie temporaire dès -20 cm. Or, ce sont également des milieux humides qu'occupe *alienus* dans l'île de Port-Cros et aux environs de Marseille (BERNARD, 1950, 1958). Il apparaît donc que, dans le Sud-Est de la France, *alienus*, tout en étant moins exigeant en chaleur que *niger*, se montre nettement plus hygrophile que lui, ce qui explique probablement sa quasi-absence ou son absence du versant S et du bas du versant N du Ventoux, voire même peut-être sa préférence pour les pelouses d'altitude dans le Diois. Ces observations sont en totale contradiction avec ce qui est communément admis dans les contrées plus septentrionales, à savoir qu'*alienus* est une espèce xérophile et *niger* une espèce hygrophile (voir par ex. GÖSSWALD, 1938 et 1941). On conçoit aisément que la xérophilie d'*alienus* sous des climats froids se transforme en hygrophilie sous des climats beaucoup plus chauds, d'autant qu'une même station, qualifiée de sèche aux environs de Würzburg (Allemagne) où travaillait GÖSSWALD, le serait sans doute d'humide

dans le midi méditerranéen français. En revanche, le fait que *niger* soit d'autant moins hygrophile que le climat est plus chaud, au point qu'il y ait inversion entre les préférendums de cet insecte et d'*alienus* lorsqu'on passe de l'Europe moyenne au sud-est de la France, paraît inexplicable. Il est dès lors très vraisemblable que les populations méridionales françaises de "*Lasius niger*" ne sont pas en fait des *niger* mais relèvent d'une autre espèce, méconnue jusqu'à ce jour et d'écologie très différente. Il ne semble pas-mais ceci demande à être confirmé- que ce nouveau taxon corresponde aux formes intermédiaires entre *niger* et *alienus* étudiées récemment par PEARSON (1982,1983) dans le sud de l'Angleterre.

### III- PLAGIOLEPIS PYGMAEA LATR. ET PLAGIOLEPIS CF. VINDOBONENSIS LOMNICKI

A ce jour, *pygmaea* est le seul *Plagiolēpis* à avoir été trouvé au Ventoux. Dans le Diois en revanche, sur 2560 colonies de *Plagiolēpis* observées, 2023 correspondaient à des *pygmaea* tandis que 537 (soit 21%) correspondaient à une autre espèce, s'en distinguant sans ambiguïté par le 3ème article de son funicule antennaire 2 fois plus long environ que le 2ème et à peu près aussi long que le 4ème. Cette particularité caractérise aussi bien *P. vindobonensis* Lomnicki que *P. schmitzi* Forel, deux espèces sans doute bien distinctes mais dont la morphologie comparée paraît n'avoir jamais été étudiée.

135 pelouses du Diois abritaient des *Plagiolēpis*, à savoir :

33	<i>pygmaea</i> seul
13	<i>cf. vindobonensis</i> seul
59	<i>pygmaea</i> + <i>cf. vindobonensis</i>

Les 2 *Plagiolēpis* coexistaient donc dans près de 30% des pelouses, ce qui montre que leurs écologies se recouvrent assez largement et distingue ce couple d'espèces de ceux traités précédemment. Dans le Diois, les distributions altitudinales de *pygmaea* et de *cf. vindobonensis* sont exactement les mêmes: 360 à 1070m.(\*) dans deux pelouses voisines à 360 m. Dans la Sierra Nevada, au sud de l'Espagne, *schmitzi* ne se rencontre que dans les milieux extrêmement chauds du thermo-méditerranéen, étage bioclimatique à peu près non représenté en France; *pygmaea* lui succède en altitude, occupant les étages eu- et supraméditerranéen (TINAUT RANERA, 1981). L'espèce du Diois atteint quant à elle, tout comme *pygmaea*, le haut du supraméditerranéen. Ce ne peut donc être *schmitzi*, raison pour laquelle nous la nommons provisoirement *cf. vindobonensis*. L'absence de *cf. vindobonensis* au Ventoux et l'extrême variabilité des situations observées dans le Diois, où le rapport entre le nombre de ses colonies et le nombre total de colonies de *Plagiolēpis* peut prendre, selon les pelouses, toutes les valeurs de 0 à 1, restent encore largement inexplicables.

Des divers facteurs du milieu dont nous avons testé- il est vrai superficiellement pour le moment- les liaisons avec la distribution spatiale et l'abondance des 2 espèces, un seul s'est en effet révélé apporter un début d'explication: le degré

\* Les deux insectes ont été trouvés dans la même pelouse à 1070 m,

de recouvrement de la végétation herbacée. Au-dessous de 1070 m, les fréquences relatives des pelouses occupées respectivement par *pygmaea* et par *cf. vindobonensis* sont les suivantes en fonction de ce facteur :

Recouvrement	<i>Pygmaea</i>	<i>Cf. vindobonensis</i>	Nbre de pelouses étudiées
< 50%	44,8	41,3	29
50-95%	76,4	34,9	106
> 95%	47,4	7,0	57

A la différence de *pygmaea*, *cf. vindobonensis* est donc au moins aussi fréquent dans les pelouses de faible recouvrement que dans celles de recouvrement moyen, et surtout il n'est que très rarement présent dans les pelouses très denses. De plus, son indice d'abondance absolue dans ces dernières paraît être toujours très faible. Les nombres maximums de colonies observées en 1 h de recherches à 2 personnes ont été en effet de :

6 pour *cf. vindobonensis* dans les pelouses de recouvrement supérieur à 95%,

91 pour *pygmaea* dans ces mêmes pelouses,

84 pour *cf. vindobonensis* dans les pelouses de recouvrement compris entre 50 et 95%.

## Références

- BERNARD F., 1950.- Notes biologiques sur les cinq fourmis les plus nuisibles dans la région méditerranéenne. *Rev. Path. Vég. Ent. Agric. Fr* , 29, 26-42.
- BERNARD F., 1958.- Les fourmis de l'île de Port-Cros. Contribution à l'écologie des anciennes forêts méditerranéennes. *Vie et Milieu*, 9, 340-360.
- BONDROIT J., 1918.- Les fourmis de France et de Belgique. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 87, 1-174.
- DU MERLE P., 1978.- Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du Mont Ventoux.II. Les peuplements de fourmis. *La Terre et la Vie* , supplément 1 "Le massif du Ventoux, Vaucluse", 161-218.
- DU MERLE P., LUQUET G., 1978.- Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du Mont Ventoux. I. Remarques préliminaires et définition des milieux étudiés. *La Terre et la Vie*, supplément 1 "Le massif du Ventoux, Vaucluse", 147-160.
- ESPADALER X., DU MERLE P., PLATEAUX L., 1983.- Redescription de *Leptothorax grouvellei* Bondroit, 1918. Notes biologiques et écologiques (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, 30, 274-286.
- GÖSSWALD K., 1938.- Über den Einfluss von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen. I. Die Lebensdauer ökologisch verschiedener Ameisenarten unter dem Einfluss bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur. *Ztschr. f. wiss. Zool.* 151, 337-381.
- GÖSSWALD K., 1941.- Über den Einfluss von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen. II. Über den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 154, 247-344.
- TINAUT RANERA J.A., 1981.- *Estudio de los Formicidos de Sierra Nevada*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 463 p.



**INTERET ET LIMITES DES PRINCIPES D'OPTIMISATION  
EN ECOLOGIE DES TERMITES**

par  
**Michel LEPAGE**

Laboratoire de Zoologie (LA 258), E.N.S.,  
46 rue d'Ulm, F-75230 Paris Cedex 05

**Résumé:** L'écologie évolutive permet une approche globale des stratégies exprimées par les espèces sous l'action de la sélection naturelle. Certes, une telle démarche réclame que les hypothèses implicites soient clairement précisées. L'écologie des insectes sociaux, et en particulier celle des termites, manque cruellement d'hypothèses unificatrices: les principes d'optimisation développés dans l'ouvrage d'OSTER et WILSON (1978) peuvent apporter un outil théorique et méthodologique de mise en ordre du réel. Cet article expose brièvement à propos des 3 périodes de la vie d'une colonie de termites (fondation, croissance et reproduction), comment une telle approche peut être faite.

**Mots-clés:** *Termites, écologie, optimisation.*

**Summary:** Interest and limitation of optimization principles in termite ecology

The optimization theory allows a global approach of complex structures and behaviours in terms of natural selection (Darwinian fitness). Several criticisms can be expressed to these models, particularly the need for a clear statement of implicit assumptions. In the field of social insects ecology, (OSTER & WILSON (1978) brought a set of unifying hypothesis. The present paper briefly exposes how the optimization tool can be utilized to explain life history strategies in termites. Three stages are distinguished in a colony life. First, the founding stage, where the global energy content of the system is a crucial threshold, leading up the colony to invest in a first brood of numerous but small workers. In the growing stage (or ergonomic stage), the colony builds up its potential and sets different foraging and feeding strategies: the main problem to resolve being the ratio between net profit per unit forager and their number. Then, in the reproductive stage, the perennial termite colony should find a compromise between its optimal sexuals production and its inclusive fitness. Finally, this paper stress the need for further studies in termite ecology, on the base of both unifying concepts and efficient technics of data collecting.

**Key-words:** *Termites , ecology, optimization.*

**Les principes d'optimisation: introduction**

L'utilisation et la formulation mathématique des modèles d'optimisation ont d'abord été développées au 19<sup>e</sup> siècle dans le domaine des lois physiques (principe de Fermat). Appliquée à la thermodynamique (second principe), l'optimisation permet de déterminer, par une approche globale, la trajectoire exacte

suivie par un système. Sinon cette trajectoire ne pourrait être calculée que par la résolution d'équations différentielles locales successives.

Les travaux de FISCHER (1930) ont amorcé l'application des principes d'optimisation en écologie évolutive (théorème de la sélection naturelle). Cette écologie évolutive réunit alors en un corpus théorique des lois issues de l'écologie et des lois issues de la génétique. Cette approche suppose (en simplifiant), que sont sélectionnés les individus dont la morphologie, la physiologie, le comportement, leur permettent de résoudre un problème donné.

On peut cependant s'interroger (MAYNARD-SMITH, 1978) sur l'hypothèse de l'adaptation des espèces qui forme la base de la théorie néo-Darwinienne de l'évolution: cette théorie n'est-elle pas invérifiable et irréfutable donc scientifique? (cf. également CALOW & TOWNSEND, 1981). Dans ce cas, tout effort d'explication fonctionnelle basée sur des principes d'optimisation ne serait qu'un simple test intellectuel et, si l'on y prenait garde, l'optimisation en écologie ne serait qu'un "théorème de Pangloss" (HALDANE, 1949): chaque animal accomplit les fonctions qui maximisent les chances de survie de son espèce!

Selon MAYNARD-SMITH (1978), tout modèle d'optimisation devrait définir clairement 3 séries de présomptions: les phénotypes ou les stratégies possibles, ce qui doit être maximisé (en fait, il s'agit de la valeur sélective globale de l'individu), et enfin le mode de transmission de cette stratégie. La mise en oeuvre de la théorie suppose donc que l'on puisse connaître l'ensemble des solutions possibles à un problème donné et que, à chaque solution, il soit possible d'associer un nombre ou une fonction qui exprime sa valeur. La solution sélectionnée sera donc celle qui possède la plus grande valeur ou le moindre coût. Le point crucial de cette approche sera de déterminer ce qui constitue un profit ou un coût pour un organisme tel qu'une société de termites.

La critique principale que l'on peut donc faire à des modèles d'optimisation, c'est qu'il seraient non testables. Des efforts importants devront donc être consacrés à la mise au point de méthodes adéquates. Dans la plupart des cas, la méthode comparative reste la plus prometteuse. Appliquée aux sociétés de termites, ces principes d'optimisation seraient, dans une première phase, un outil d'organisation de faits empiriques. Une définition plus précise des modèles réclamerait évidemment une élaboration ultérieure en langage mathématique.

L'optimisation appliquée aux sociétés de termites

Selon OSTER & WILSON (1978) "chaque colonie doit extraire la plus grande quantité possible d'énergie de son environnement et convertir cette énergie en croissance de la colonie, tout en se protégeant de ses ennemis, et ceci dans le but de maximiser sa reproduction". Défense et récolte combinées doivent permettre la production maximale de sexués. Tout modèle d'optimisation devra déterminer le meilleur moyen de distribuer une ressource limitée selon différentes alternatives. Ainsi que le précisent eux-mêmes Oster et Wilson, il s'agit alors de définir ce que signifient "le meilleur moyen" ainsi qu'une "ressource limitée".

Pour aborder ces problèmes, il sera nécessaire de préciser: 1) L'état du système "colonie de termites", sa structure par âges, par castes, le sex-ratio... On se heurte ici à l'échantillonnage correct des populations, difficulté

particulièrement ardue dans le cas des termites. 2) La réalité du schéma suivant: la structure par castes de la colonie permet une meilleure efficacité ergonomique, d'où la production d'un couvain de reproducteurs plus important, et enfin une plus grande valeur adaptative. 3) Les contraintes: les ressources étant limitées, il faut isoler les variables qui traduisent l'effet de la sélection naturelle.

Afin d'étudier comment se mettent en place les différentes stratégies au cours de la vie d'une colonie de termites, on distinguera (cf. OSTER & WILSON, 1978) un stade de fondation de la colonie, un stade ergonomique de croissance et un stade de reproduction. Ces différentes étapes ont déjà été envisagées par différents auteurs et pour différentes espèces de termites (BODOT, 1969; COLLINS, 1977; DARLINGTON, 1982; KALSHOVEN, 1930 in BODENHEIMER 1937; LEPAGE, 1974; NOIROT, 1969, 1980; NUTTING, 1969).

#### a-Fondation et premières étapes de la jeune colonie

Ce stade apparaît particulièrement critique, surtout pour les espèces dont les parents ne semblent pas se nourrir avant d'être pris en charge par le premier couvain d'ouvriers. L'énergie globale dont dispose la colonie naissante est limitée (les réserves des parents). Les données obtenues pour l'espèce Macrotermes michaelsoni (LEPAGE, en prep.), montrent que l'énergie globale du système (parents + couvain) décroît jusqu'à environ 130 jours après la fondation et qu'il faut attendre près de 320 jours pour que la colonie retrouve une énergie totale voisine de celle de départ, alors que la population compte déjà en moyenne 270 individus.

L'investissement de la jeune colonie s'orientera vers la production d'un grand nombre d'ouvriers de petite taille (cf. OSTER & WILSON, 1978). On constate en effet que, pour les espèces comprenant plusieurs castes, ce sont les petits ouvriers qui apparaissent en général les premiers (GRASSÉ & NOIROT, 1955; LEPAGE, en prep.). D'autre part, les premiers individus sont de taille nettement plus réduite que dans les colonies plus matures, alors que souvent (exemple de M. michaelsoni), les poids des oeufs et des premières larves n'en diffèrent pas fondamentalement. Chez cette même espèce, on met en évidence des corrélations inverses pour un âge donné, entre la population totale des colonies et le poids moyen individuel des castes d'ouvriers (alors que ces corrélations sont positives pour la caste des petits soldats). Ensuite, la survie de la jeune colonie dépend du processus d'enclenchement de la physogastrie de la reine (SIEBER & LEUTHOLD, 1982). Il est possible, au moyen des données disponibles, de construire un modèle pour ces jeunes colonies qui tienne compte de l'ensemble des relations à l'intérieur du système. Il sera alors possible de tester l'effet, sur la croissance ultérieure du modèle, de variables: température, une ou plusieurs femelles fondatrices...

#### b- La phase de croissance de la colonie

Après les premières étapes de la fondation, la population de la colonie s'accroît exponentiellement. Au cours

de cette période, la colonie augmente son potentiel. En cela, elle ne diffère pas d'une entreprise (selon l'expression d'OSTER, 1976), essayant de maximiser ses profits en fonction des ressources dont elle dispose. Le flux d'énergie qui traverse le système "colonie" est alors le moteur essentiel de son fonctionnement: la colonie ayant à résoudre le problème de la relation entre le profit net par jour et par ouvrier (G) et leur nombre (N). OSTER, (1976), dans le cas des Bourdons, postule que le profit net pour la colonie,  $O(N) = GN - \alpha N^2$  ( $\alpha$  exprime l'effet de la compétition entre récolteurs et la limitation des ressources).

Afin d'accroître le gain net par ouvrier, la population met en oeuvre différentes stratégies de récolte et d'utilisation de la nourriture. Les stratégies utilisées par les Macrotermitinae sont relativement bien connues (LEPAGE 1981 a & b, 1982 a & b).

Parmi ces stratégies, il faut citer le déplacement de l'aire de récolte selon les cycles journaliers et saisonniers, et l'ajustement de la récolte selon les besoins de la colonie (LEPAGE 1981 a; cf. CHARNOV, 1976). Cet aspect a été modélisé par TOWNSEND & HUGHES (1981) : pour toute distribution de la nourriture, il y a une allocation théorique de l'effort de recherche qui doit maximiser la récolte. Il s'agit d'optimiser l'énergie recueillie par rapport au temps de récolte (cf. SCHOENER, 1971).

Selon ce schéma, l'énergie recueillie est une mesure de la valeur sélective des colonies dans cette phase ergonomique. OSTER et WILSON supposent que l'efficacité de la récolte a été optimisée au cours du temps évolutif par des forces sélectives qui ont agit sur le comportement et les propriétés des castes. Il serait possible de trouver dans la littérature de nombreux exemples illustrant ces choix stratégiques des espèces : en ce qui concerne les termites, des travaux récents ont posé le problème (DELIGNE & PASTEELS, 1982; NOIROT, 1980 et en prep.).

Un aspect n'a peut-être pas encore reçu toute l'attention nécessaire dans le cas des termites: il s'agit des stratégies de digestion et défécation (cf. SIBLY, 1981). Pour obtenir l'animal la colonie de termites doit venir à bout des défenses de la proie (le matériel végétal), et ensuite ingérer les molécules lorsqu'elles sont brisées en unités plus petites. Si nous considérons le système constitué par la colonie de termites et ses réserves, on peut supposer que la quantité d'énergie obtenue par 1g de nourriture (pour un équipement enzymatique donné) sera fonction du temps de séjour de cette nourriture dans le système. Le poids de nourriture emmagasiné dans le tube digestif des ouvriers (et dans les meules pour les termites champignonnistes) est égale au produit du taux d'entrée dans le système (la récolte) par la période de digestion (avant que les résidus ne soient évacués). De cette constatation découlent deux possibilités: ou bien maximiser l'énergie obtenue en augmentant cette période de digestion dans le cas où le taux d'entrée de la nourriture est fixé par ailleurs (cf. contraintes environnementales), ou bien, pour les animaux se nourrissant d'une nourriture plus pauvre, augmenter la taille de leur "chambres digestives": exemple des champignonnistes ou des humivores (relation entre la dimension du tube digestif et la qualité du substrat nutritif),

afin d'utiliser une plus grande quantité de matériel par unité de temps.

#### c- La phase de reproduction

Selon BARBAULT (1981) "la valeur sélective des organismes dépend essentiellement de leur aptitude à se multiplier", d'où la valeur privilégiée des stratégies de reproduction parmi les stratégies adaptatives (cf. également STEARNS, 1976).

La notion de stratégie r-K a sous-tendu un grand nombre de travaux écologiques, surtout depuis l'ouvrage de MAC ARTHUR et WILSON (1967). Il semble que cette notion doive être fortement nuancée, surtout dans le cas des insectes sociaux où l'intégration supérieure du système social et l'adaptation comportementale des espèces introduit une complexité supplémentaire (LEPAGE, 1983 a). NOIROT (1980 & en prep.) montre comment peuvent se comparer les stratégies de différentes espèces de termites (*Cephalotermes rectangularis*, *Nasutitermes corniger*, *Cubitermes fungi-faber*, *Kaloterms flavicollis*). Cependant, il serait presque nécessaire de construire de tels schémas pour chaque espèce de termite, tant les généralisations sont délicates. Ainsi, une colonie de *Macrotermes michaelsoni* (DARLINGTON, 1982) posséderait à la fois une grande durée de vie et la possibilité de coloniser rapidement des niches vacantes, elle pourrait produire des sexués de remplacement (SIEBER & DARLINGTON, 1982) et investirait en même temps dans la construction d'un nid très élaboré et dans une production relativement importante de soldats.

En outre, le nombre d'essaimage produit ne suffit pas à estimer l'effort de reproduction en fonction de la valeur sélective de l'espèce. L'élément crucial réside dans la proportion d'entre eux qui parviendra à se reproduire et à fonder de nouvelles colonies (CHARNOV & KREBS, 1973; PERRINS & MOSS, 1975; PIANKA, 1976; LEPAGE en prep.). D'où l'importance du moment de la reproduction et de son déroulement.

Un problème complexe n'a pas encore été abordé pour les colonies pérennes de termites qui produisent un couvain de sexués chaque année selon une stratégie "bang-bang" explicitée par OSTER et WILSON (1978): il s'agit de la prise en compte de la valeur sélective globale de chaque espèce. Il faudrait déterminer si l'effort de reproduction maximal de la colonie (et l'on songe à l'importance des essaimage des espèces de Macrotermitinae) ne compromet pas sa survie future: dans un tel cas, l'amélioration des performances reproductives se ferait aux dépens d'un accroissement des risques de mortalité pour la colonie. Ceci suppose un ajustement de l'effort de reproduction au cours de la croissance des colonies afin, à chaque âge, de maximiser la valeur sélective globale du système (GADGIL & BOSSERT, 1970; BARBAULT, 1981). On distinguerait alors, pour un âge donné, une valeur reproductrice et une valeur reproductrice résiduelle (descendance future).

#### Conclusions

Dès 1961, EMERSON énumérait les adaptations évolutives qui caractérisent la société de termites: la diversification

des sources de nourriture (herbe, humus, meule à champignons), à partir d'un régime primitif à base de bois, une spécialisation des mécanismes de défense, un accroissement des populations par unité-société, ce qui permet un partage du travail plus élaboré et donc un accroissement de l'intégration sociale. La sélection naturelle agit donc ainsi dans le sens d'une meilleure homéostasie du système. Quel que soit l'état dans lequel se trouve la société de termites il y a nécessairement un coût associé à cet état: ce coût peut être mesuré en terme d'énergie, de temps, mais sa mesure ultime doit être faite en termes de valeur sélective (HOUSTON et MAC FARLAND, 1980). Les lois issues de l'écologie évolutive peuvent nous permettre- en tenant compte des réserves émises au début de cet article- de mieux comprendre comment se met en place l'homéostasie de la société de termites. Il est maintenant nécessaire, pour les termitologues, de traduire dans les faits ce que NOIROT (1980 et en prep.) soulignait, c'est-à-dire l'application des théories modernes de l'écologie évolutive à leur matériel. Pour cela, il est nécessaire de s'appuyer à la fois sur des hypothèses unificatrices et sur des méthodes efficaces de recueil des données de base.

#### Remerciements

Cet article doit beaucoup aux discussions échangées avec le professeur Charles Noirot. Je le remercie également pour m'avoir permis d'utiliser certaines de ses réflexions non encore publiées.

## Références

- BARBAULT R., 1981.- *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris, 200 pp.
- BODENHEIMER F.S., 1937.- Populations problems of social-insects. *Biol Rev.*, 12, 393-430.
- BODOT P., 1969.- Composition des sociétés de termites: ses fluctuations au cours du temps. *Insectes Soc.*, 16, 39-54.
- CALOW P., TOWNSEND C.R., 1981.- Energetics, ecology and evolution. In " *Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use* ", C.R. TOWNSEND et P. CALOW eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, 3-19.
- CHARNOV E.L., 1976.- Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, 9, 129-136.
- CHARNOV E.L., KREBS J.R., 1973.- On clutch size and fitness. *Ibis*, 116, 217-219.
- COLLINS N.M., 1977.- *The population ecology and energetics of Macrotermes bellicosus (Smeathman) Isoptera*. Ph. D, Univ. of London, 340 p.
- DARLINGTON J.P.E.C., 1982.- Population dynamics in an African fungus-growing termites. In " *The biology of social insects* ", M.D. BREED, C.D. MICHENER et H.E. EVANS, eds. Westview Press, Boulder, Colorado, 54-58.
- DELIGNE J., PASTEELS J.M., 1982.- Nest structure and soldier defense: an integrated strategy in termites. In " *The biology social insect* " M.D. BREED, C.D. MICHENER et H.E. EVANS, eds. Westview Press, Boulder, Colorado, 288-289.
- EMERSON A.E., 1961.- Vestigial characters of termites and processes of regressive evolution. *Evolution*, 15, 115-131.
- FISHER R.A., 1930.- *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, London, 291 p.
- GADGIL M. & BOSSERT W.H., 1970.- Life historical consequences of natural selection. *Amer. Nat.*, 104, 1-24.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT C., 1955.- La fondation de nouvelles sociétés par *Bellicositermes natalensis* Hav. *Insectes soc.*, 2, 213-220.
- HALDANE M.I., 1949.- Disease and evolution. *Ric. Sci. suppl.*, 19, 68-76.
- HAVERTY M.I., 1982.- Constancy of soldier proportions in termite colonies. In " *The biology of social insects* ", M.D. BREED, C.D. MICHENER et H.E. EVANS eds. Westview Press, Boulder, Colorado, p. 251.
- HOUSTON A.I. & MAC FARLAND D.J.M., 1980.- Behavioral resilience and its relation to demand functions. In " *Termites to*

- action. *The allocation of individual behavior*", J.E.R. STADDON ed. Academic Press, New York & London.
- KALSHOVEN L.E.G., 1930.- De biologie van die djatitermiet (*Kaloterme tectonae* Damm.) in verband met zym bestrýding. *Meded. Inst. Pl. Ziekr., Suintenz .*, n°76, Wageningen, The Netherlands.
- LEPAGE M., 1974.- *Les termites d'une savane sahélienne (Ferio septentrional, Sénégal): peuplement, populations, consommation, rôle dans l'écosystème*. Thèse Science, Dijon, 344 pp.
- LEPAGE M., 1981 a.- L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). 1- L'activité de récolte et son déterminisme. *Insectes Soc.*, 28, 297-308.
- LEPAGE M., 1981 b.- L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). 2- La nourriture récoltée, comparaison avec les grands herbivores. *Insectes Soc.*, 28, 309-319.
- LEPAGE M., 1983 a.- Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux. *Acta. Oecologia (Oecol. gen.)*, 4, 65-87.
- LEPAGE M., 1983 b.- Foraging of *Macrotermes* spp. (Isoptera: Macrotermitinae) in the tropics. In "*Social insects in the tropics*", P. JAISSON ed. Presses Université Paris-Nord, 205-218.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967.- *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 203 p.
- MAYNARD SMITH J., 1978. Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9, 31-56.
- NOIROT C., 1969.- Formation of castes in the higher termites. In "*Biology of termites*", K. KRISHNA et F.M. WEESNER, eds., Academic Press, New York & London, 1, 311-350.
- NOIROT C., 1980.- Differentiation, maturation and fecundity of reproductives in termites. A review. In "*Abstracts of the 16th Int. Congress of Entomology*", Kyoto, Japan, August 1980, 427.
- NOIROT C., 1982.- La caste des ouvriers, élément majeur du succès évolutif des termites. *Revista di Biologica*, 75, 157-195
- NOIROT C. (en prep.)- Sexual castes and reproductive strategies in termites.
- NUTTING W.L., 1969.- Flight and colony foundation. In "*Biology of termites*", K. KRISHNA et F.M. WEESNER eds., Academic Press; New York & London, 1, 233-282.

- OSTER G.F., 1976.- Modeling social insect population. 1. Ergonomics of foraging and population growth in bumblebees *Am. Nat.* 110, 215-245.
- OSTER G.F. & WILSON E.O., 1978.- *Caste and ecology in the social insects*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 352 p.
- PERRIN J.C. & MOSS D., 1975.- Reproductive rates in the Great tit. *J. Anim. Ecol.*, 44, 695-706.
- PIANKA E.R., 1976.- Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. Zool.*, 16, 715-784.
- SCHOENER T.W., 1971.- Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 369-404.
- SIBLY R.M., 1981.- Strategies of digestion and defecation. In "Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use", C.R. TOWNSEND et P. CALOW, eds. Blackwell Scientific Publ., Oxford & London, 109-139.
- SIEBER R., DARLINGTON J.P.E.C., 1982.- Replacement of the royal pair in *Macrotermes michaelseni*. *Insect Sci. Application*, 3, 39-42.
- SIEBER R., LEUTHOLD R.H., 1982.- Development of physogastry in the queen of the fungus-growing termite *Macrotermes michaelseni* (Isoptera: Macrotermitinae). *J. Insect Physiol.*, 28, 979-985.
- STEARNS S.G., 1976.- Life-history tactics: a review of the ideas *Quart. Rev. Biol.*, 51, 3-47.
- TOWNSEND C.R., HUGHES R.W., 1981.- Maximizing net energy returns from foraging. In "Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use", C.R. TOWNSEND et P. CALOW eds., Blackwell Scientific Publ., Oxford & London, 36-108.



REPARTITION ET COMPETITION SUR LE TERRAIN DES DEUX FOURMIS  
LEPTOTHORAX NYLANDERI ET L. PARVULUS

par  
Luc PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,  
105 boulevard Raspail, F-75006

Résumé: Les deux espèces sont observées dans les bouts de bois morts de trois zones boisées à Jouy-en-Josas. *L. nylanderi* habite toutes les zones, bien ou mal exposées. *L. parvulus* manque dans le versant Ouest et existe sur le versant Sud et le sommet plan, où elle régresse d'année en année à cause de l'accroissement de l'ombrage par le développement des jeunes arbres. En effet, en forêt de Fontainebleau, *parvulus* n'est présente que dans les zones boisées à sol suffisamment éclairé. En été *nylanderi* essaima à une heure chaude (fin d'après midi), sous un éclairage plus faible que celui nécessaire à l'essaimage de *parvulus* à l'heure fraîche du matin. Les deux espèces sont inégalement favorisées, dans leur compétition, par les sols plus ou moins chauds et plus ou moins éclairés, tout en réalisant des équilibres démographiques différents.

Mots-clés: *Biotope, bois mort, compétition, éclairage, équilibre démographique, espèces voisines, essaimage, forêt, Leptothorax, Lever du soleil, mésoclimat, ombrage, température, Formicidae.*

Summary: Repartition of the two ants *Leptothorax nylanderi* and *L. parvulus* and competition in the field between them.

*Leptothorax nylanderi* and *L. parvulus* live together in biotops of underwood in the parisian district. The wood of the "Dead man" in Jouy-en-Josas has been observed from 1969 to 1983 and includes three zones all containing *nylanderi*: a west side, comparatively fresh and shady and devoid of *parvulus*, a warmer and lighter flat top and a south side containing some *parvulus*. The decrease of *parvulus* during the time of the observations is correlated with the increase of shade due to the development of young trees. Effectively, observations in the forest of Fontainebleau from 1980 to 1983 show a lack of *parvulus* in a thickly wooded and quite shady zone and in another one with distant tall trees and a lot of brackens, while this species can be found in well-lighted wood without brackens.

This repartition is linked with the circumstances of the aestival swarming: *nylanderi* swarms at the end of the afternoon (warm time) under a rather weak and decreasing lightning, *parvulus* swarms at the rising of the sun (cold time) under a quickly increasing lightning. In the competition, *nylanderi* is favoured by rather shady biotops and don't tolerate a strong heat; *parvulus* is favoured by biotops well-lighted in the morning and a higher temperature. The two species realize somewhat different demographic balances.

Key-words: *biotop, compétition, lightning, démographie balance, Formicidae, Leptothorax, sur-rising, température, shade.*

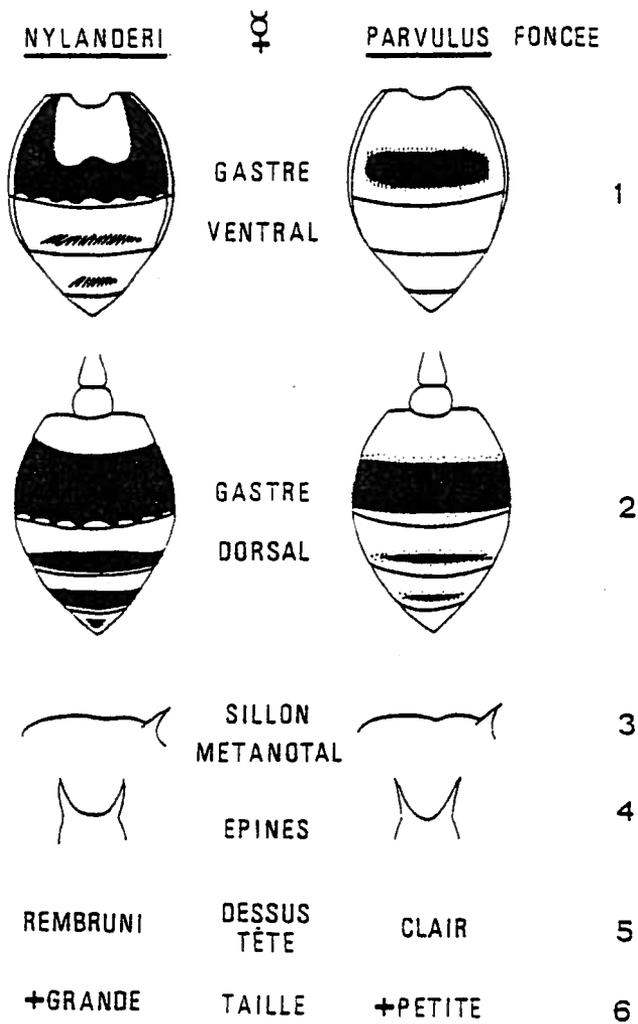


Figure 1: *Caractères distinctifs des Leptothorax nylanderi et parvulus, ouvrières.*

NOTA: Ce travail a été réalisé avec la participation des étudiants des années successives du Diplôme d'Etudes Approfondies de Biologie Evolutive (Université Paris VI), puis de Génétique, option Biologie Evolutive (Université Paris VII), et la contribution de mon collègue M.SOLIGNAC. Les étudiants prenaient part à l'exploration des morceaux de bois, les déterminations de fourmis étant assurées par moi-même dans la plupart des cas, mais aussi par M.SOLIGNAC.

## INTRODUCTION

Les deux espèces *Leptothorax nylanderi* et *L. parvulus* établissent leurs nids fréquemment dans les branchettes de bois mort gisant sur le sol des forêts. Les sociétés de ces fourmis déménagent facilement et leur mobilité incite à réaliser leurs recensements dans des conditions comparables d'une année à l'autre. Ces recensements sont tous faits dans le bois mort à terre, au mois de mai (plus exactement du 21 avril au 2 juin).

### I. COMPARAISON MORPHOLOGIQUE DES ESPECES

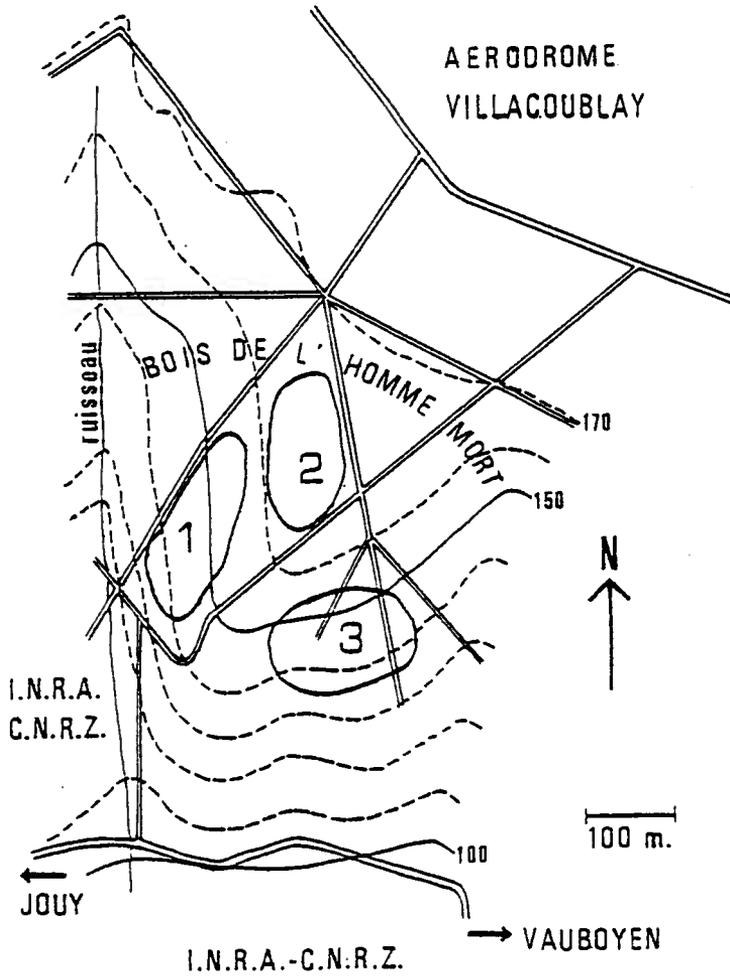
Les deux espèces ont des ouvrières du type fauve à bande abdominale sombre, comme de nombreux *Leptothorax*. *L. nylanderi* porte une bande sombre nette et large; *parvulus* s'en distingue par quelques caractères que la figure 1 présente par ordre de valeur discriminante. Le meilleur caractère est ventral et peu visible sur le terrain, mais on peut alors se fier au second caractère en tenant compte aussi des deux derniers. La température de nymphose subie en juin par les *parvulus* réalise des reines et ouvrières foncées (température basse) ou claires (température modérément élevée). Les reines et ouvrières claires ont la face ventrale entièrement jaune. La coloration de *L. nylanderi* est aussi affectée par la température de nymphose, mais beaucoup plus faiblement.

### II. RECOLTES EN BIOTOPES PLUS OU MOINS CHAUDS

1°) Lieux de récoltes: La figure 2 montre un plan de la région explorée, à Jouy-en-Josas (Yvelines), subdivisée en trois zones: la zone 1, exposée à l'Ouest, est assez ombragée, avec beaucoup de châtaigniers. Au bas du versant, un ruisseau entretient une humidité élevée. La zone 2 forme un plan au sommet des pentes; elle est plantée surtout de chênes. Plus claire et mieux exposée que la zone 1, elle est un peu plus chaude (une mesure de températures donne un écart d'environ 1°C le 3 septembre 1983). La zone 3 est un versant Sud, avec châtaigniers et chênes. Un peu plus ombragée que la zone 2, elle est sans doute aussi chaude, du fait de son exposition.

2°) Résultats globaux: Le tableau 1 rassemble les sommes des quinze recensements annuels effectués dans chacune des zones de 1969 à 1983. Il n'y a pratiquement pas de *parvulus* en zone 1, les deux seules sociétés observées provenant d'un point atypique, peu ombragé et situé haut sur le versant, d'aspect assez semblable à celui de la zone 2.

Les zones 2 et 3 contiennent des *parvulus* en nombre appréciable: la différence est hautement significative avec la zone 1. Cela concorde bien avec les différences écologiques entre les deux espèces.



*Figure 2: Carte des trois zones, d'expositions différentes, étudiées dans la région de Jouy-en-Josas.*

	<u>nylanderi</u>	<u>parvulus</u>
Zone 1	278	2*
Zone 2	404	21
Zone 3	235	10

Tableau 1: Sommes des récoltes réalisées au bois de l'Homme mort de 1969 à 1983. (nombres de nids).

\* En espace clair au 1/4 supérieur de la zone 1 (facies cf. zone 2).

Différences: zone 2-zone 1 = Hautement significative  
zone 3-zone 1 = Hautement significative

Toutes deux supportent bien les froids hivernaux : on a récolté *nylanderi* dans les morceaux de bois gelés et la présence de *parvulus* ne semble pas avoir diminué à la suite de l'hiver très froid de 1962-1963. Les différences entre les espèces se manifestent plutôt en été.

Plus nordique, *nylanderi* est plus adaptée aux biotopes frais et humides, avec un préférendum hygrométrique voisin de 85% H.R. (PLATEAUX, 1959). Elle est limitée au Sud par les chaleurs estivales excessives (PLATEAUX, 1978). Plus méridionale, *parvulus* est mieux adaptée aux biotopes relativement chauds et un peu moins humides (mais non secs). Aux températures moyennes de 20 à 24°C, *parvulus* se développe un peu plus lentement que *nylanderi*. Les deux espèces essaient en août et début septembre, par des températures égales ou supérieures à 20°C, à des horaires très différents (PLATEAUX, 1978): le matin, à l'heure fraîche, pour *parvulus*; en fin d'après-midi pour *nylanderi* (CHAUVIN, 1947), donc à une heure chaude. Ainsi, l'essaimage de *parvulus* devient impossible lorsque la température matinale devient inférieure à 20°C, en septembre ou même en août certaines années, surtout si le biotope frais retarde le développement des sexués. La limite Nord de *parvulus* n'est pas très loin au Nord de Paris; elle monte plus au Nord dans les régions continentales à été chaud, comme la Rhénanie (BUSCHINGER, 1975). L'essaimage de *nylanderi* peut se prolonger jusqu'en septembre et la limite Nord de l'espèce passe en Angleterre (DONISTHORPE, 1927).

Toutefois, cela n'explique pas tout, car l'analyse des recensements annuels fait apparaître un autre phénomène.

3°) Variations annuelles: La figure 3 rassemble les pourcentages complémentaires de *nylanderi* et *parvulus* en zone 2 (années en abscisses, pourcentages en ordonnées). La faiblesse des effectifs recensés a conduit à faire les comparaisons statistiques sur des regroupements des données par tranches de trois années consécutives. La différence est hautement significative entre (\*) l'ensemble des deux premiers triennats et celui des trois derniers. Il y a donc une régression de *parvulus*. A quoi peut-elle correspondre. L'examen de la végétation de la zone 2 nous montre

\* Le premier triennat et les suivants, très hautement significative entre

une futaie de chênes peu denses, qui produit un ombrage relativement faible, mais sous cette futaie des arbrisseaux (âgés d'environ cinq à vingt ans) augmentent l'ombrage. Le sous-bois n'étant pas coupé depuis plusieurs années, l'éclairement du sol diminue par suite de la croissance des arbrisseaux. Les fougères, peu nombreuses jusqu'à présent, menacent d'envahir la surface. Le sol de la zone 2 est donc soumis à un assombrissement progressif qui suggère l'existence d'un rapport entre l'éclairement et la présence de *parvulus*.

Cela nous conduit à une étude comparée de zones d'éclaircissements différents, mais d'expositions assez semblables.

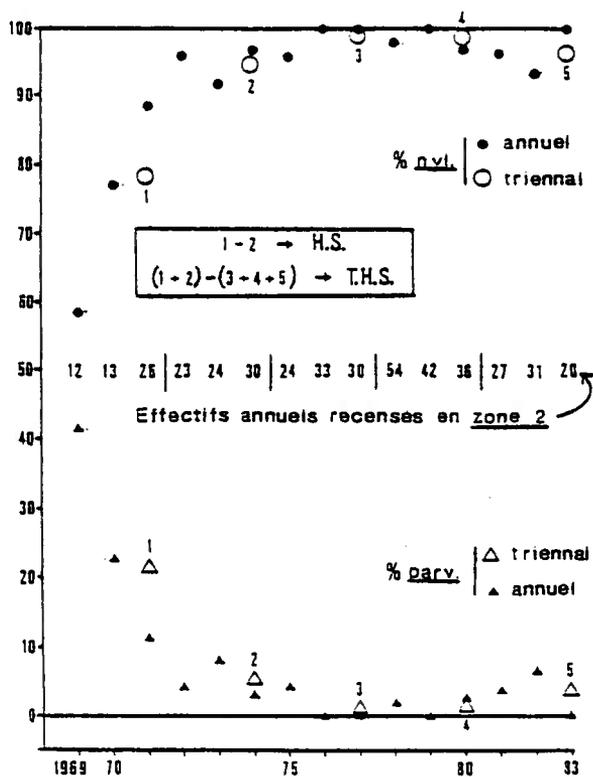


Figure 3: Effectifs et pourcentages annuels de *nylanderi* et *parvulus* relevés en zone 2 de Jouy-en-josas

### III. RECOLTES EN BIOTOPES PLUS OU MOINS ECLAIRES.

1°) Lieux de récoltes: Divers biotopes de la forêt de Fontainebleau ont été choisis pour leur sols plus ou moins éclairés et leur exposition à plat ou en faible pente vers le Sud (zones 4 et 5). La carte de la figure 4 montre les cinq zones où des recensements ont été faits de 1980 à 1983; deux zones dépourvues

de *parvulus* (1 et 4), trois contenant *parvulus* (2,3 et 5). La zone 1 est ombragée et sombre, du fait de la disposition serrée d'arbres (chênes, charmes, bouleaux) en partie jeunes mais âgés de plus de vingt ans. La zone 2 est nettement plus claire, plantée de grands chênes espacés avec très peu de jeunes arbres et aucune fougère. Il en est de même de la zone 3, séparée de la zone 2 par une allée forestière. La zone 4 est plantée de grands chênes très espacés, mais son sol est fortement ombragé par des fougères très denses. La zone 5 est claire, avec grands chênes espacés et sol herbu.

2°) résultats: Le tableau 2 rassemble les données recueillies dans les cinq zones: nombre total de nids de *nylanderi* et de *parvulus* recensés en une, deux ou quatre années, éclaircissement du sol (à l'ombre) en début de septembre (fin de la période d'essaimage) à divers horaires, le zéro horaire étant le lever du soleil.

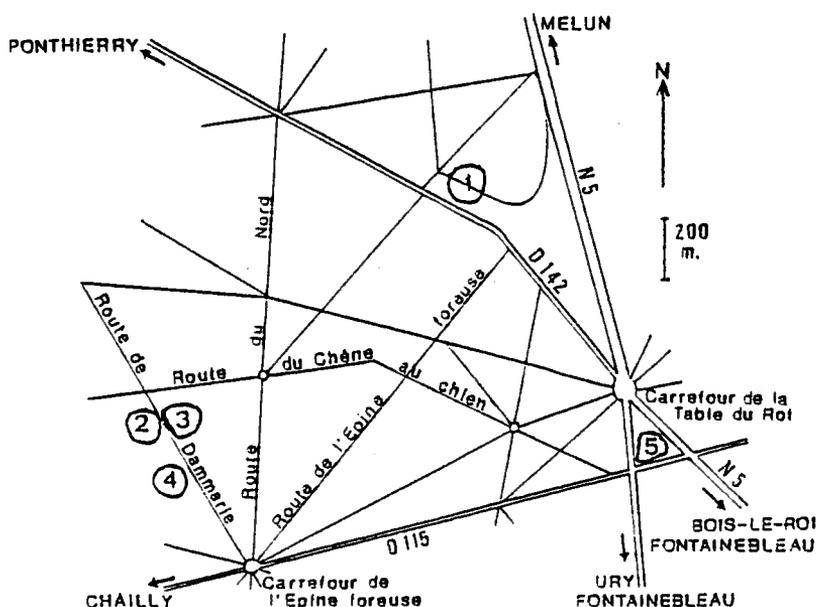


Figure 4: Carte des cinq zones, d'éclaircissements différents, étudiées en forêt de Fontainebleau.

Les zones dépourvues de *parvulus* reçoivent un faible éclaircissement, surtout dans les trois premières heures du jour, les zones à *parvulus* étant plus éclairées. La présence de *parvulus* est donc bien dépendante d'un éclaircissement élevé du sol. Comment cet éclaircissement intervient-il? Peut-être en partie en élevant la température, mais il n'y a guère de différence de température entre les zones 4 et 4 (en zone 3, 17°5 et 17°2 le 9.IX.33 à 11 heures, en zone 4, 17°7 à 11 h. 20). L'éclaircissement agit en fait de façon précise, par le truchement de l'essaimage.

	<i>nylanderi</i>	<i>parvulus</i>	lux 8.IX.80 (horaire)	lux 8.IX.83 (horaire)	lux 9.IX.83 (horaire)
Zone 1 (1980-83)	72	0	200-400 (+3H.30)	80-150 125-300 (-1H.45) (+3H.)	280-600 (+4H.30)
Zone 2 (1980-81)	91	12*	900-2250 (+2H.30)	-	500-1400 (+3H.30)
Zone 3 (1980-83)	182	64	1500 (+2H.30)	-	600-1000 (+3H.)
Zone 4 (1980)	21	0	-	-	200-400 (+4H.)
Zone 5	5	5	-	1000-1300 (+2H.30)	1400-3000 (+4H.20)

\* Ont 10 à moins de cinq mètres de l'allée séparant les zones 2 et 3.

Tableau 2: Récoltes et éclaircissements (forêt de Fontainebleau). Les variations entre les mesures d'éclaircissement faites dans une même zone dépendent des différences d'horaires de ces mesures, ainsi que du temps (clair mais à demi couvert). Les horaires de mesures sont comptés à partir du lever du soleil = zéro.

#### IV. ECLAIREMENT ET ESSAIMAGE.

Non seulement les horaires d'essaimage sont différents pour les deux espèces, mais ces différences d'horaire reposent sur des différences de réactions des espèces aux éclaircissements (PLATEAUX, 1978). L'essaimage de *nylanderi* est déclenché par la diminution vespérale de l'éclaircissement à partir d'un plafond minimum de 200 lux environ. Lorsque le sous-bois est sombre, les 200 lux peuvent n'être réalisés que pendant le milieu du jour et l'essaimage peut se mettre en route tôt dans l'après-midi, dès que l'éclaircissement faiblit. Dans certains sous-bois très sombres, les 200 lux ne sont jamais atteints, *nylanderi* ne peut essaimer et ne s'y trouve pas.

L'essaimage de *parvulus* est déclenché par l'accroissement matinal de l'éclaircissement au lever du soleil et il ne peut se réaliser que si, dans les deux ou trois heures qui suivent ce lever, l'éclaircissement s'élève assez rapidement à 300 lux au moins. Cela peut correspondre vers midi à des éclaircissements dépassant 1000 lux. On comprend donc que les sous-bois peu éclairés ne permettent pas l'essaimage de *parvulus*. Lorsqu'un sous-bois s'assombrit (comme la zone 2 de Jouy), les *parvulus* produisent de moins en moins de fondatrices fécondées et l'on retrouve des reines vierges dans les sociétés hivernantes. L'espèce diminue en nombre et peut disparaître. Les reines vierges hivernantes sont souvent

très foncées, lorsqu'une période fraîche à l'époque de leur nymphose a contribué à retarder l'essaimage. On peut observer des reines vierges de *nylanderi* hibernant dans les sociétés elles-mêmes, surtout dans des nids occupant des versants Nord par exemple. En général, ces reines vierges sont éliminées des sociétés au cours du printemps suivant.

#### V. COMPETITION NYLANDERI- PARVULUS

En élevage, une expérience a mis en présence un nid de *parvulus* et un autre de *nylanderi*, débouchant dans un même milieu extérieur de petites dimensions: cela assurait une hostilité latente sans combat général. Au bout de deux jours, il y avait dans le milieu extérieur 18 cadavres d'ouvrières *nylanderi* et 18 de *parvulus*. Les deux espèces semblent en mesure de résister l'une à l'autre et la compétition pourrait être réglée par des facteurs extrinsèques, par exemple climatiques. Parmi ces facteurs, on peut noter qu'un sol plus clair et plus chaud favorise *parvulus*, tandis que *nylanderi* est avantagée par une relative fraîcheur. Les variations annuelles estivales, tantôt dans un sens tantôt dans l'autre, aident au maintien de zones de coexistence. D'autres variations sont durables et modifient l'équilibre entre les deux espèces, par exemple lorsqu'un couvert devient plus dense ou lorsqu'une clairière se forme. De telles modifications durables de l'éclairement agissent surtout sur la fécondation des fondatrices donc sur le renouvellement de la population. Sur ce point, *parvulus* réagit plus vite que *nylanderi*, comme le montrent les données du tableau 3.

	Age fondation	effectif $\bar{N}$	% ♂♂/couvain	% ♀♀/nymphe ♀-♂
<i>nylanderi</i>	5-6 ans	environ 100	13,15	17,1
<i>parvulus</i>	environ 4 ans	50 à 30	14,7	20,5
test $\chi^2$	-	-	4.5.(2.1)	5.(5.95)

Tableau 3: Age des sociétés et effectifs moyens d'ouvrières lors des premières productions de reines (et de mâles). Pourcentages de reines produites, par rapport au couvain ayant hiverné et par rapport aux nymphes de sexe femelle (15 juillet 1966).

Les fondations de *nylanderi* deviennent productrices de sexués au bout de cinq ou six ans, avec un effectif d'une centaine d'ouvrière, et vivent une quinzaine d'années (PLATEAUX, 1980) en produisant un peu moins de jeunes reines. Les fondations de *parvulus* deviennent productrices de sexués au bout d'environ quatre ans, avec un effectif de 50 à 30 ouvrières et vivent dix à douze ans en produisant un peu plus de jeunes reines. Dans la région parisienne, la stratégie de *parvulus* semble donc plus proche du type  $\beta$ , celle de *nylanderi* plus proche du type  $\alpha$ .

L'effectif moyen des sociétés de *parvulus* demeure plus

faible que celui des sociétés de *nylanderi*, du moins dans la région parisienne, comme le montre le recensement du tableau 4.

	ouvrières au nid	nymphe et larves anciennes	oeufs et jeunes larves	$\chi^2$ général
<i>nylanderi</i>	73,8	114,7	210,7	$\gamma = 2$
<i>parvulus</i>	63,3	70,9	126,3	I.H.S.
test $\chi^2$	N.S.(0.80)	H.S.(10,3)	I.H.S.(21.1)	(32,3)

Tableau 4: Effectifs moyens de 24 nids de *nylanderi* et 24 nids de *parvulus* récoltés le 13 juillet 1966 dans la zone 3 de la forêt de Fontainebleau.

Le nombre d'ouvrières de *parvulus* est inférieur à celui de *nylanderi*, mais de façon non significative; le nombre de nymphes et larves anciennes de *parvulus* est inférieur de façon hautement significative. Quant au nombre d'oeufs et de jeunes larves, il est accru chez *nylanderi* par une ponte plus abondante des ouvrières que chez *parvulus*; mais beaucoup de ces oeufs d'ouvrières sont dévorés. Le  $\chi^2$  général, sur l'ensemble des effectifs d'ouvrières, de couvain ancien et de jeune couvain, est fortement influencé par les gros effectifs d'oeufs.

L'effectif relativement faible des sociétés de *parvulus* facilite leur mobilité par rapport à celle des sociétés de *nylanderi*. Certaines observations semblent confirmer cette mobilité dans la région parisienne (variation des recensements par temps humide ou sec). Dans cette région, *nylanderi* se comporte comme une espèce stable, bien implantée dans les biotopes convenables; tandis que *parvulus* se comporte comme une espèce plus mobile, profitant mieux par sa mobilité des situations favorables (formation de clairières, etc.) qui se réalisent occasionnellement dans un milieu ne lui convenant que partiellement. Il ne semble pas que *nylanderi* soit capable de faire obstacle localement à l'expansion éventuelle de *parvulus* dans une situation favorable.

## Références

- BUSCHINGER A., 1975.- Die Ameisenfauna des Bausenberges, der nordöstlichen Eifel und Voreifel (Hym., Formicidae) mit einer quantitativen Auswertung von Fallenfängen. *Beiträge Landespflege Rheinland-Pfalz*, Oppenheim, 1975, Beiheft 4, 251-273.
- DONISTHORPE J.K., 1927.- *British ants; their life history and classification* (2d edit.), Routledge, London.
- CHAUVIN R., 1947.- Sur l'élevage de *Leptothorax nylanderi* (Hyménoptère Formicide) et sur l'essaimage *in vitro*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 72, 151-157.
- PLATEAUX L., 1959.- Sur l'hygropréfèrendum de *Leptothorax nylanderi* Foerster (Hyménoptère Myrmicidae). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 93, 288-298.
- PLATEAUX L., 1978.- L'essaimage de quelques Fourmis Leptothorax: rôle de l'éclaircissement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12<sup>e</sup> série, 20, 129-164 et 165-192.
- PLATEAUX L., 1980.- Dynamique des sociétés de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). *Biologia- Ecologia Méditerranéenne*, 7, 195-196.



## SUR LA CONSTITUTION CHIMIQUE DE LA SURVIVONE DES ABEILLES

par

Rémy CHAUVIN

Laboratoire de Sociologie Animale, Université René Descartes  
Le Château, F-18380 Ivoy la PréMots-clés: *Abeilles, Apidae, survivone.*

Summary: On the chemical constitution of the survivone of bees.

We have isolated by gas chromatography and mass spectrometry from dead bees bodies azelaic acid (nonanedioic) probably secreted by mandibular glands. It permits a prolongation of isolated bees life span.

J'ai écrit, dans un travail antérieur, les propriétés d'un groupe de substances obtenues par lessivage du corps des abeilles et qui prolonge la vie de l'abeille isolée (CHAUVIN, 1981). J'ai donné à ces corps le nom global de "survivone". J'ai constaté très vite que la fraction active des matières cireuses ainsi obtenues était entraînable par la vapeur d'eau. Les premiers chromatogrammes en phase gazeuse nous ont montré que cet entraînement correspondait à une purification considérable de l'hormone en question. Grâce à Mr LAFARGE (Centre Antidoping, Ministère de la Jeunesse, Clichy) il a été procédé à une étude plus poussée de ces produits en chromatographie gazeuse et au spectrographe de masse.

La composition des survivones est assez singulière parce qu'elle diffère beaucoup des corps isolés jusqu'ici dans la gelée royale et les glandes céphaliques des ouvrières ou de la reine. Par exemple, on y trouve de nombreux alcanes absents de la gelée et des glandes, aucun corps à double liaison mais par contre des composés saturés, dont certains se rencontrent dans les glandes; enfin des alcools supérieurs absents de la gelée et des glandes.

Alcanes: ont été isolés jusqu'ici des corps de C21 à C29: Monadécane, Tricosane, Pentacosane, Tétracosane, Heneicosane, Heptacosane, Hexacosane, Octacosane.

Acides: Diacides de C6 à C10. Monoacides de C12 à C22.

Alcools: Monoalcools C16, C18, C20.

Tous ces corps ont été obtenus de synthèse, à part quelques uns. Je les ai ensuite testés sur les abeilles isolées suivant la méthode que j'ai déjà exposée.

La survie des abeilles isolées est nettement prolongée par des doses d'acide heptanoïque ou benanthique de 1 par abeille; aussi par 1 d'acide caprique ou décanoïque. Ces corps ne se trouvent pas dans la survivone mais dans certains extraits de LENSKY (communication orale). Le plus actif est un diacide présent dans la survivone l'acide azélaïque (en C9)

L'entraînement par la vapeur d'eau de la fraction acétonique de la gelée royale donne une essence inactive sur la survie des abeilles isolées; elle contient pourtant des acides saturés comparables à ceux qu'on rencontre dans la survivone et parmi lesquels des traces d'acide décanoïque. (BOCH et SHEARER, 1982).

Je n'ai essayé jusqu'à présent que des doses faibles de tous ces composés, de l'ordre de  $1 \mu$  ; il est bien possible que des doses un peu plus fortes, ou encore des mélanges de certains de ces corps donnent des résultats intéressants.

Quant à l'origine de ces corps j'ai évoqué la possibilité qu'ils proviennent de la glande d'Arnhart des tarse, puisque LENSKY et SLABEZKI (1982), en récoltant l'enduit gras laissé par les abeilles marchant sur une plaque de verre, ont montré son action hormonale; et cette substance (CHAUVIN, 1981) a effectivement une action sur la survie de l'abeille isolée.

J'ai donc essayé d'extraire des tarse isolés des corps liposolubles qui appartiendraient essentiellement à la glande d'Arnhart vu son volume par rapport au reste du tarse. Ces essais sont en cours.

#### Références

- BOCH R., SHEARER D.A., 1982.- Fatty acids in the head of worker honeybees of various ages. *J. Apic. Res.*, 21, 122-125.
- CHAUVIN R., 1981.- Modalités d'action de la "survivone" hormone de survie des abeilles isolées; sa parenté avec la phéromone des traces. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 293, 723-726.
- LENSKY Y., SLABEZKI Y., 1982.- *J. Insect Physiol.*, 27, 313-323.

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 205-209, Ed. SF-JIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

## HORMONE JUVENILE ET DETERMINISME DES CASTES CHEZ LES ABEILLES

par

Bernard FOURNIER<sup>o</sup>, Bernadette DELAGE-DARCHEN\* et Roger DARCHEN\*

<sup>o</sup> C.N.R.S.-Centre de Morphologie Expérimentale  
Avenue des Faculté, F-33405 Talence

\* Station Biologique, F-24620 Les Eyzies

**Résumé:** Des dosages radioimmunologiques des hormones juvéniles effectués sur les ouvrières d'Abeille domestique pendant les périodes d'été et d'hiver ont permis de constater que les glandes salivaires labiales céphaliques et thoraciques de nourrices d'été contiennent des quantités appréciables de JH, qui augmente avec l'âge des ouvrières. La nature des JH dosées varie également avec l'âge. Le dosage RIA sur des fractions séparées par CCM et HPLC suggère la présence de plusieurs types (JH1, JH3 et peut-être JH2) chez l'ouvrière d'Abeille. On a aussi trouvé de l'hormone juvénile dans les cellules royales. De plus, nos premières expériences nous ont fourni des résultats semblables chez les abeilles sans dard (*Melipona* et *Trigona*).

**Mots-clés:** *Hormone juvénile, déterminisme des castes Apis, Melipona, Trigona.*

**Summary:** Juvenile hormone and caste determination in the social bees.

Juvenile hormone levels in workers honeybees, and especially in their salivary glands, during summer and winter periods were examined by radioimmunoassay. Cephalic and thoracic labial glands of summer tending brood workers showed significant levels of JH. These increased in ageing summer bees. Several types of JH (JH1, JH3, and perhaps JH2) would be identified using TLC then HPLC combined with RIA. JH has been found in the queen cells. Our first experiments show that we have similar results in the stingless bees (*Melipona* and *Trigona*).

**Key-words:** *Juvenile hormone, caste determination, Melipona, Trigona, Apis.*

### INTRODUCTION

L'importance des hormones dans le déterminisme des Castes chez l'Abeille domestique a été démontrée de plusieurs façons (REMBOLD et HAGENGUTH, 1980; LENSKY et coll., 1982; WIRTZ et BEETSMA, 1972). On sait que l'addition expérimentale d'hormone juvénile (en particulier la JH1) à la nourriture fournie aux larves femelles (gelée d'ouvrière ou gelée royale) induit l'apparition de certains caractères royaux, et même l'éclosion de reines normales (ASENCOT et LENSKY, 1976; DIETZ et coll., 1979). On peut donc logiquement se demander si la gelée royale ne contiendrait pas d'hormone juvénile et, dans le cas d'une réponse positive, qu'elle est sa provenance? Les expériences que nous relatons ici constituent une première démarche où *Apis mellifica* a été le principal animal d'expérience (FOURNIER et coll., 1983).

Grâce aux techniques de radioimmunodosages (ou

RIA) et de chromatographie liquide à haute performance (ou HPLC) combinée au RIA, nous avons procédé à l'analyse des JH contenues dans les glandes salivaires, et différentes parties du corps (tête, thorax, abdomen et hémolymphe) chez les ouvrières d'*Apis mellifica* L., la gelée royale provenant de cellules de reines (ayant contenu des larves du 5ème stade à différentes étapes de leur développement) a également été dosée par RIA. Enfin, quelques dosages ont été réalisés sur des Trigones africaines.

#### TECHNIQUES

1-Matériel Biologique: les abeilles domestiques proviennent d'un rucher expérimental entretenu à la Station Biologique des Eyzies. Les ouvrières d'été ont été marquées à leur émergence afin de pouvoir dater les différents organes que nous prélevons. Après dissection, les organes isolés sont pesés et broyés dans du méthanol-eau 70/30 (v/v). Les abeilles africaines sont préparées de la même façon qu'*Apis mellifica*, dès leur arrivée au laboratoire.

2-RIA des JH: la technique qui a été utilisée est celle de STRAMBI et coll.(1981). Les JH sont converties en diols et les échantillons sont déposés sur une plaque de silice. La migration est faite avec un mélange heptane-dioxane 70/30 (v/v). Les diols JH standards, testés de la même façon, présentent les caractéristiques de migration suivantes: diol JH3, Rf 0,28; diol JH2, Rf 0,31; diol JH1, Rf 0,39. Il migrent respectivement sur les bandes IV1, IV2 et V2 de la CCM. Cette dernière est découpée en bandes de 1cm, ou de 0,5cm pour les bandes IV et V. Après élution à l'acétone, les éluats sont repris au tampon citrate puis dosés par RIA.

3-Identification des JH par HPLC-RIA: pour chaque échantillon les éluats des bandes IV et V de la CCM préparative sont rassemblés et passés en HPLC (Waters) par J.P.DELBECQUE (Dijon). L'élution est faite sur une colonne Micro-Bondapak C18, avec un gradient linéaire de 45 à 65% de CH3CN dans l'eau, en 30 minutes, sous un débit de 1ml par minute. Les temps de rétention des diols JH3 et JH1 standards (préparés à partir de produits tritiés NEN) sont respectivement de 10-12 minutes et de 17-19 minutes. Chaque fraction récoltée est dosée par RIA.

#### RESULTATS

1-Chez l'Abeille domestique: les glandes labiales (céphaliques et thoraciques) et la tête des nourrices estivales d'*Apis* montrent une réponse positive et significative au RIA, qui croît de façon importante avec l'âge de l'ouvrière. En revanche, les autres glandes salivaires (glandes hypopharyngiennes et mandibulaires) ne fournissent pas de réponse, quels que soient l'époque de l'année et l'âge des ouvrières considérées.

La réponse au RIA des glandes labiales céphaliques est maximale chez les nourrices âgées, puis décroît chez les gardiennes. Les résultats obtenus par CCM et RIA combinés sembleraient montrer que plusieurs types de diols JH sont présents (diols JH1 et JH3 pour les glandes labiales, ou encore diols JH1, JH3 et peut être JH2 pour la tête complète).

Les premiers essais d'identification des diols JH après CCM-HPLC et RIA semblent confirmer l'existence possible de plusieurs types de JH, notamment la JH1 dans la tête de jeunes ouvrières. Le dosage du contenu de cellules de reines (gelée royale, sans les larves du 5ème stade) montrent la présence de JH en quantité croissante selon l'âge de la larve que l'on

a été. Enfin, le dosage de l'hémolymphe de butineuse par CCM et RIA d'une part, et par CCM-HPLC puis RIA combinés d'autre part, confirme un résultat déjà connu, à savoir la présence de JH3 en quantité très appréciable. Il s'agit d'ailleurs de l'hormone dominante.

Nos expériences ont en outre mis en évidence une quantité assez importante de produits répondant au RIA, principalement après séparation des diols JH pour HPLC. De nouvelles recherches devront préciser s'il s'agit ou non de dérivés de JH.

2-Chez les Trigones africaines: nous avons eu la chance d'avoir une quantité intéressante de matériel pour procéder à des dosages de JH sur les 3 parties, tête, thorax et abdomen des ouvrières prises séparément ainsi que sur le contenu de cellules d'ouvrières et de reines (les larves étant, bien sûr, ôtées au préalable). Les premières observations réalisées sur ce matériel (dont notamment *Dactylurina*) semblent aller dans le même sens que celles récoltées pour *Apis*, en particulier pour ce qui concerne la tête des ouvrières (diol JH1 présent?). Par ailleurs le contenu des cellules (gelée royale) montre la présence de diol JH, en quantité beaucoup plus importante dans la cellule de reine que dans la cellule d'ouvrière.

#### DISCUSSION

La présence d'hormone juvénile dans les glandes labiales (principalement la partie céphalique) d'ouvrières estivales d'*Apis* est un résultat tout à fait nouveau. Il semble notamment confirmé par plusieurs types de techniques. Par ailleurs, les JH se concentrent de façon progressive avec l'âge des ouvrières. Ce résultat ne remet absolument pas en cause le fait que la JH3 est l'hormone majoritaire chez *Apis* FLURI et coll., 1981; RUTZ et coll., 1976; HAGENGUTH et REMBOLD, 1978, d'ailleurs très souvent mise en évidence par analyse de la seule hémolymphe (nos résultats confirment également ce point). Mais le fait le plus intéressant est de constater que la tête des jeunes ouvrières contient de la JH1 et de la JH3 (peut être de la JH2?). Bien sûr, il convient de procéder à de nouvelles expériences en utilisant des méthodes encore plus sophistiquées (spectrométrie de masse par exemple) dans la mesure où certaines inconnues subsistent, ou encore parce que certains résultats obtenus après HPLC nous posent de nouveaux problèmes (présence de produits inconnus répondant au RIA marseillais). Parmi plusieurs hypothèses nous suggérons toutefois celle que l'existence d'autres types de JH chez l'ouvrière d'abeille n'a pu être mise en évidence à la suite de modifications éventuelles de la nature de ces JH, selon un processus biochimique encore méconnu.

La présence de JH dans la gelée royale est également un résultat intéressant, surtout si l'on se rappelle que l'adjonction de JH1 à la gelée royale FLURI et coll., 1976 induit l'éclosion de reines. Si certaines glandes salivaires contiennent des JH (et probablement la JH1) il ne peut s'agir d'une coïncidence fortuite. Cependant, la JH n'est pas présente dans les glandes hypopharyngiennes et mandibulaires, reconnues depuis longtemps comme productrices de gelée royale. Nos résultats indiquent donc

à repenser les origines de la gelée royale, de même que la fonction de nourrices chez Apis. Par ailleurs, les résultats obtenus chez les Trigones africaines sont également les premiers connus à ce jour. Ils sembleraient démontrer qu'une certaine homogénéité existe chez les Apidés, avec ou sans dard.

## Références

- ASENCOT M., LENSKY Y., 1977.- The effect of sugar and juvenile hormone on the differentiation of the female honey bee larvae (*Apis mellifica* L.) to queens. *Life Sc.*, 18, 693-700.
- ASENCOT M., LENSKY Y., 1977.- The effect of sugar crystals in stored royal jelly and juvenile hormone on the differentiation of female honeybee (*Apis mellifica* L.) larvae to queens. *Proc. VIII th. Cong. I.U.S.S.I.*, Wageningen, 1977.
- DIETZ A., HERMANN H.R., BLUM M.S., 1979.- The role of exogenous JH I, JH III and anti JH (Precocene II) on queen induction of 4,5 day-old worker honey bee larvae. *J. Insect Physiol.*, 26, 503-512.
- FLURI P., LUSCHER M., WILLE H., GERIG L., 1981.- Changes in weight of pharyngeal gland and haemolymph titres of juvenile hormone, protein and vitellogenin in worker honey bee. *J. Insect Physiol.*, 28, 61-68.
- FOURNIER B., DELAGE-DARCHEN B., DARCHEN R., 1983.- Dosages des hormones juvéniles dans les glandes salivaires des ouvrières de l'Abeille domestique (*Apis mellifica* L.). une nouvelle approche de l'étude du déterminisme des castes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 297, 343-346.
- HAGENGUTH H., REMBOLD H., 1978.- Identification of juvenile hormone 3 as the only JH Homolog in all developmental stages of the honey bee. *Z. Naturforsch.*, 33, 347-350.
- LENSKY Y., BAEHR J.C., PORCHERON P., 1978.- Dosages radio-immunologiques des ecdysones et des hormones juvéniles au cours du développement post-embryonnaire chez les ouvrières et les reines d'abeille (*Apis mellifica* L. var *ligustica*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 287, 321-324.
- REMBOLD H., HAGENGUTH H., 1980.- Modulation of hormone pools during postembryonic development of the female honey bee caste. *Scientific Papers of the Institute of Organic and Physical Chemistry of Wrocław Technical University*, n° 22. *Conferences 7*, 427-440.
- RUTZ W., GERIG L., WILLE H., LUSCHER M., 1976.- The function of juvenile hormone in adult worker honeybees (*Apis mellifica*). *J. Insect Physiol.*, 22, 1485-1491.
- STRAMBI G., STRAMBI A., DE REGGI M., HIRM M., DELAAGE M., 1981.- Radioimmunoassay of insect juvenile hormone and their diol derivatives. *Eur. J. Biochem.*, 118, 401-406.
- WIRTZ P., BEETSMA J., 1972.- Induction of caste differentiation in the honeybee (*Apis mellifica*) by juvenile hormone. *Ent. Exp. Appl.*, 15, 517-520.



FECONDITE DES REINES DE LA FOURMI *PLAGIOLEPIS PYGMAEA* LATR.

par  
Béatrice MERCIER

Université Paul Sabatier  
Laboratoire de Biologie des Insectes  
118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex

Résumé: L'étude des sociétés naturelles et artificiellement monogynes de *Plagiolepis pygmaea* met en évidence un ensemble de paramètres relatifs aux femelles et aux ouvrières qui régissent la fécondité des femelles. Cette dernière est en effet proportionnelle au nombre d'ouvrières dans les sociétés naturelles, au poids moyen des reines, au rapport ouvrières/reine et au pouvoir attractif des reines. Elle est inversement proportionnelle au nombre des reines dans les sociétés naturelles et au délai de ponte.

Mots-clés: *Formicidae*, *polygynie*, *attraction*, *fécondité*  
*Plagiolepis*.

Summary: Queen's fecundity of the polygyn ant *Plagiolepis pygmaea* Latr.

*Plagiolepis pygmaea* has been observed both in the field and in the laboratory in order to study the queen's fecundity.

The first observations are based on entire societies collected in the field during the wintering period. We counted the number of workers and queens and weighed every queen. Thus, we pointed out several relationships between these notions: 1) the number of workers increases with the number of queens, until an average total of 20 queens. Beyond that number, we have not found a simple relationship between the number of queens and the number of workers; 2) there is a negative correlation between the number of queens and their average weight/society; 3) this average weight increases with the ratio workers/queens.

At the end of the wintering period, we constituted several "monogyn" societies. For this, we put a queen which came from a polygyn society and 200 of its workers in an artificial nest, which we observed during six weeks. Every week, we picked up and counted the eggs, weighed the queen and also took into account the number of days the queen needs to have its first egg. Thus, we can point out that the heavier the queen, the more productive and faster it is for having the first egg. Some aggregational tests are performed on these "monogyn" societies. We can also notice that more the queen is fertile and more the workers are attracted by its queen.

Key-words: *Formicidae*, *fecundity*, *attraction*, *Plagiolepis*, *polygyny*.

## INTRODUCTION

Un des caractères des sociétés supérieures d'insectes est de posséder des femelles spécialisées dans la reproduction, les reines. Selon HOLLOBLER et WILSON, (1977) on classe dans le groupe des espèces polygynes, les espèces dont la plupart des sociétés possèdent de nombreuses reines. C'est justement le cas de la fourmi méditerranéenne *Plagiolepis pygmaea* dont nous nous proposons d'étudier les implications de la polygynie sur la reproduction.

## MATERIEL ET TECHNIQUES

Plagiolepis pygmaea est une espèce de petite taille commune dans la région toulousaine, dont les sociétés occupent des nids de volume réduit. Ces sociétés hivernent dans des logettes situées à quelques dizaines de centimètres de la surface du sol de talus exposés au midi et dépourvus de couvert végétal. Il est donc facile de les récolter en entier pendant la saison froide.

Les 25 sociétés capturées au cours de l'hiver 82-83 possèdent une à 137 reines (moyenne 25 reines). Les fourmis récoltées en hibernation dans la nature sont stokées dans un réfrigérateur maintenu à 10°C. Lors de la mise en élevage, toutes les femelles expérimentées se sont révélées fécondes. D'ailleurs, la dissection montre qu'elles sont toujours inséminées. Au moment choisi par l'expérimentateur, on constitue des groupes de 200 ouvrières et une reine qui sont placées dans une étuve réglée à 26°C; les oeufs sont étés et dénombrés hebdomadairement pendant six semaines.

## RESULTATS

### 1°/ Paramètres quantitatifs dans les sociétés naturelles

Dans un premier temps, nous avons établi le nombre des ouvrières par société et le nombre et le poids des reines dans ces mêmes sociétés.

Relation entre le nombre de reines et celui des ouvrières: Ainsi que le montre la figure 1, il existe une relation linéaire positive ( $r=0,64$ ,  $P < 0,01$ ) entre le nombre des reines et celui des ouvrières. On peut donc dire que le nombre d'ouvrières et celui des reines varient dans le même sens et ceci jusqu'à un maximum de 20 reines environ.

Ces sociétés qui possèdent une vingtaine de reines sont celles dont la population ouvrière est la plus élevée (environ 3000 à 3500 ouvrières). Il s'agit de sociétés ayant sans doute atteint leur plein développement et chez lesquelles la production d'ouvrières parvient à un maximum. Lorsque les sociétés possèdent plus de 20 reines, leur population d'ouvrières diminue fortement (1000 à 1500 ouvrières seulement) et nous n'avons pu mettre en évidence une relation simple entre ces deux valeurs.

Relation entre le nombre des reines et leur poids: A partir des poids individuels des reines obtenus lors de la récolte, nous avons calculé pour chaque société le poids moyen d'une reine. Il existe une relation linéaire négative entre ce poids moyen des reines et le nombre de reines par société ( $r=0,63$ ,  $P < 0,01$ ). Ainsi le poids moyen le plus élevé observé (1,163 mg) est obtenu dans une société à quatre reines, alors

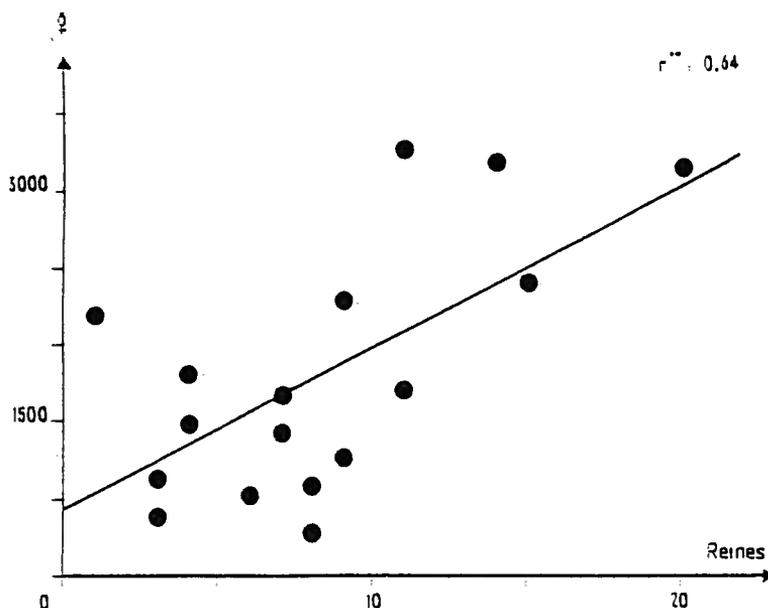


Figure 1. -Nombre de reines en fonction du nombre d'ouvrières dans les sociétés naturelles.

que le plus faible (0,609 mg) se rencontre dans une société à 99 reines.

Relation entre le poids des reines et le nombre d'ouvrières: Nous calculons le poids moyen de la reine de chaque société et parallèlement, nous établissons le ratio nombre d'ouvrières / nombre de reines, toujours pour chaque société. Dans ces conditions il existe une relation linéaire positive entre ces deux valeurs ( $r = 0,57$ ,  $P < 0,01$ ). Les valeurs maximales sont atteintes dans une société à quatre reines: poids moyen des reines: 0,901 mg.  $NQ/NQ = 326$ . Les valeurs minimales sont atteintes pour une société de 32 reines: poids moyen des reines: 0,744 mg,  $NQ/NQ = 3$ .

Conclusion: De cette brève étude démographique sur les nids en hibernation, nous retiendrons que :-la plus forte production en ouvrières se rencontre dans les nids possédant une vingtaine de reines;-les reines d'une société sont d'autant plus lourdes qu'elles sont peu nombreuses et le poids royal augmente en même temps que le rapport  $NQ/NQ$ .

2°/ Etude de la reproduction dans les sociétés rendues monogynes.

Chaque semaine pendant un mois et demi, les oeufs sont ôtés et dénombrés et les reines pesées.

Relation entre le poids des reines et leur fécondité: Comme on peut le constater sur la figure 2, il existe une corrélation entre le poids des reines à la sortie de l'hibernation et le nombre total d'oeufs pondus pendant six semaines (fécondité totale), ( $r = 0,43$ ,  $P < 0,01$ ).

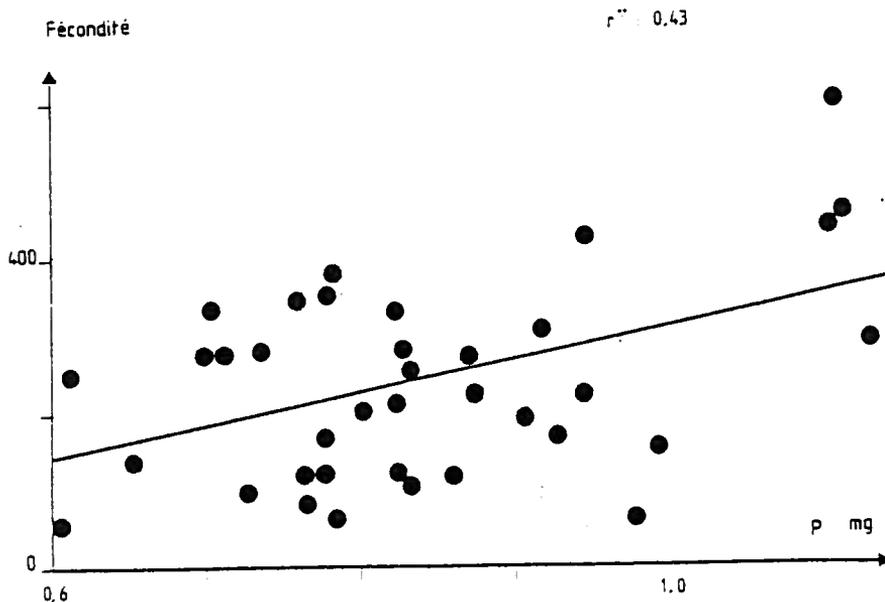


Figure 2.—Poids en mg des reines à la fin de l'hibernation en fonction du nombre total d'oeufs pondus.

La fécondité totale maximale (600 oeufs) est atteinte par une reine dont le poids en sortie d'hibernation est de 1,104mg. A l'opposé, la fécondité minimale (55 oeufs) a été observée chez une reine pesant seulement 0,605 mg.

Relation entre le nombre de reines et leur fécondité:

Il existe une corrélation entre le nombre total d'oeufs pondus en six semaines et le nombre de reines dans le nid d'origine ( $r = 0,43$ ,  $P < 0,01$ ). Cela signifie qu'une reine extraite d'une société faiblement polygyne sera plus féconde qu'une reine extraite d'une société fortement polygyne.

Relation entre le poids des reines et le délai de ponte: Nous appelons "délai de ponte" le délai qui s'écoule entre la mise en élevage à la sortie de l'hibernation et l'émission du premier oeuf. Ce délai est corrélé avec le poids des reines ( $r = 0,51$ ,  $P < 0,01$ ). Cela signifie qu'une reine pont d'autant plus rapidement à la sortie de l'hibernation que son poids est plus élevé au départ. Ainsi, une reine pesant 1,130 mg pont son premier oeuf au bout de quatre jours, alors qu'une reine de 0,601 mg mettra 10 jours.

Relation entre la fécondité totale des reines et le délai de ponte: Ces deux paramètres sont corrélés négativement; plus le délai de ponte est court et plus le nombre d'oeufs pondus en six semaines est élevé ( $r = 0,43$ ,  $P < 0,01$ ).

Conclusion: Ainsi, dans les sociétés rendues artificiellement monogynes, on peut observer les phénomènes suivants:

-ce sont les femelles issues de sociétés peu polygynes qui sont les plus lourdes et qui ont les délais de ponte les plus brefs; -plus une reine est lourde à la sortie de l'hibernation et plus le délai de ponte sera court et la fécondité forte. Ceci signifie qu'une reine dont le délai de ponte est court pond ses oeufs à une cadence supérieure à celle dont le délai de ponte est long.

### 3°/ Etude de l'attraction dans les sociétés rendues monogynes.

En même temps que les études sur la fécondité, nous avons effectué sur ces mêmes sociétés monogynes des tests d'agrégation analogues à ceux pratiqués par COGLITORE et CAMMAERTS (1981) chez *Myrmica rubra*. Pour cela, 50 ouvrières prises au hasard parmi l'effectif de la société et la reine sont placées dans une enceinte de verre de huit cm de diamètre. Les bords de cette enceinte sont enduits de fluon afin d'éviter les évasions. Le nombre des ouvrières entourant la reine est relevé toutes les cinq minutes pendant la durée des observations. Le pouvoir attractif est exprimé en pourcentage (nombre d'ouvrières attirées/nombre d'ouvrières introduites).

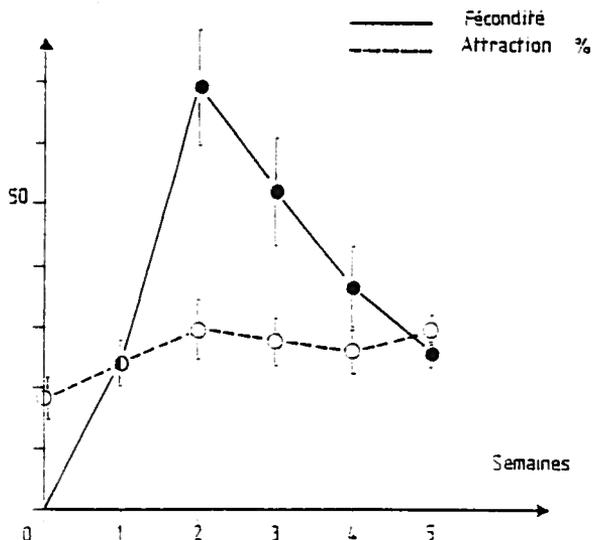


Figure 3.- Attraction (%) et fécondité au cours du temps.

Variation de la fécondité et de l'attraction hebdomadaire au cours du temps: Nous avons représenté, sur la figure 3, la fécondité moyenne semaine par semaine des 15 reines mises en expérience et sur la même échelle l'attraction hebdomadaire moyenne de ces mêmes reines. Nous observons ainsi que l'attraction des reines est faible lors de la sortie d'hibernation, c'est-à-dire avant les premières pontes. Puis, le pouvoir attractif et la fécondité augmentent simultanément jusqu'à la fin de la

deuxième semaine de ponte où ces deux valeurs atteignent un maximum. Par la suite, la fécondité diminue régulièrement alors que le pouvoir attractif se stabilise à un niveau d'environ 25%.

Fécondité et attraction moyenne: Ainsi que le montre la figure 4, il existe une corrélation entre la fécondité totale des reines et leur pouvoir attractif moyen ( $r = 0,72$ ,  $P < 0,01$ ).

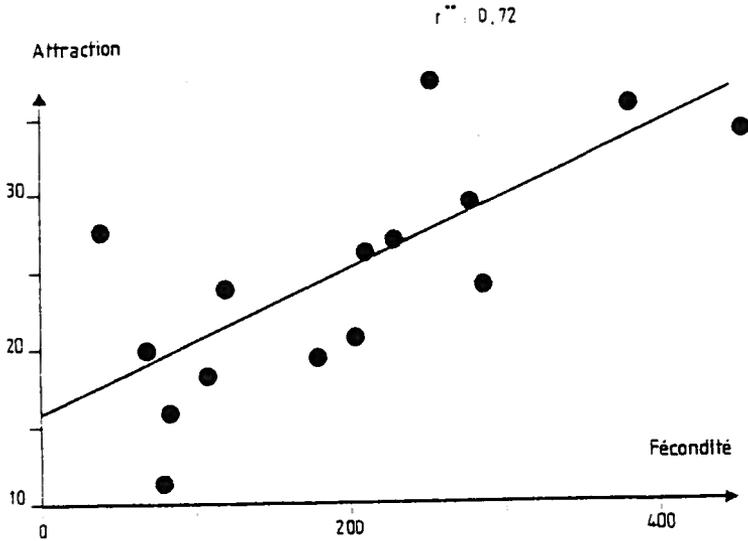


Figure 4.- Fécondité totale des reines en relation avec l'attraction moyenne (%) qu'elles exercent sur leurs ouvrières.

C'est ainsi qu'une reine dont l'attraction moyenne s'élève à 35,65 % pond un total de 380 oeufs et à l'inverse une reine dont l'attraction n'atteint que 11,41 % ne pondra que 78 oeufs.

#### DISCUSSION

A partir des facteurs démographiques et pondéraux obtenus par l'étude des sociétés naturelles et des données obtenus en élevage, nous avons pu montrer les relations qui existent entre ces valeurs et la fécondité des reines. Toutefois, d'éventuelles interactions abordées entre reines au sein d'élevages polygynes n'ont pas été étudiées. Un tel travail permettra d'établir s'il existe une hiérarchie physiologique entre femelles d'une même société.

## Références

- COGLITORE C., CAMMAERTS .M.C., 1981.- Etude du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica rubra*. *Insectes Sociaux*, 28, 353-370.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O., 1977.- The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 219-224. Ed. SF-UIEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES DE LA PONTE ET DES REINES DE  
*PHEIDOLE PALLIDULA* (MYRMICINAE) A LA SORTIE DE L'HIBERNATION:  
RELATIONS AVEC LA NATURE DE LA DESCENDANCE.

par

Luc PASSERA et Jean Pierre SUZZONI

Laboratoire de Biologie des Insectes  
Université Paul Sabatier,  
118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex  
L.A. n°333 et R.C.P. n°545 du C.N.R.S.

Résumé: Immédiatement après la sortie de l'hibernation les reines de *Pheidole pallidula* pondent des oeufs à développement sexué ou à développement ouvrière. La pesée de ces reines montre qu'au jour de la sortie d'hibernation celles à descendance sexuée sont plus lourdes; elles conservent cette caractéristique pendant au moins 5 jours. De plus elles pondent un plus grand nombre d'oeufs de poids plus faible que leurs homologues à descendance ouvrière. L'orientation des oeufs est donc liée à des variations dans le fonctionnement de l'ovogenèse des reines.

Mots-clés: *déterminisme des castes, ponte des reines, oeufs prédéterminés, Formicidae.*

Summary: Biological characteristics related to the laying and the queens of *Pheidole pallidula* (Myrmicinae) at the overwintering: relationship with the bias of the offsprings.

After overwintering *Pheidole pallidula* queens lay caste biased eggs; some of them lay queen-biased eggs, some worker-biased eggs and the other the two mixed kinds. We previously have shown that the production of the two kinds of eggs depended on juvenile hormone and ecdysteroid rates in the queens which also appeared in issued eggs. In the present work biological data are given about the different kinds of queens: 1) On the day of the end of hibernation, i.e. the day when the queens were transferred in experiment conditions (26°C), the "queen-biased" queens were heavier than the "worker-biased" ones. The recorded mean-weights were 10.17 mg vs. 9.45. 2) Five day later, i.e. the third day after the beginning of the egg-laying, the difference was more evident: 10.06 mg vs. 8.94. This short period is critical with\* to the caste-biasing; the "queen-biased" queens did not loose weight (10.17 mg to 10.00) whereas the "worker-biased" queens did (9.45 mg to 8.96). 3) Significant difference occurred in the ovideposition during the first day: the "queen-biased" queens produced an average of 0.76 mg of eggs vs. 0.43 for the "worker-biased" ones. On the third day of egg-laying, the respective figures brought closer: 3.19 mg vs. 2.90. 4) The queen-biased eggs are lighter than the "worker-biased" ones. Those of the three first days weighed 3.4 µg an average in the first case and 3.9 µg in the second. 5) The last two data show that the "queen-biased" queens laid more eggs than the "worker-biased" ones (358 vs. 305) during the first days which followed the end of the wintering. In summing up, the production of "queen-biased" eggs results in a peculiar oogenesis of which the accomplishment is bound by internal (hormones) and external factors (feeding,

\*respect

overwintering, ageing and others).

Key-words: *caste-determinism, queen-laying, predetermined eggs, Formicidae.*

#### INTRODUCTION

*Pheidole pallidula* présente un déterminisme des castes très précoce puisqu'il intervient pendant l'ovogenèse de la reine (PASSERA, 1980). A la sortie de l'hibernation -vers la mi-avril dans nos régions- la reine fécondée de la société entreprend son cycle de ponte. C'est à partir des premiers oeufs émis dans la saison qu'apparaissent les larves à l'origine des futures reines. Plus tard tous les oeufs sont à orientation ouvrière. La destinée des oeufs ne dépend ni du nombre des ouvrières nourrices qui peut être très faible, ni de la qualité des nourrices.

Au laboratoire ce cycle annuel qui consiste à pondre d'abord des oeufs à orientation sexuée n'est pas toujours respecté. Dans 25 à 50% des cas, selon les années, cette première phase est omise et seules des ouvrières sont produites. On a ainsi en présence au laboratoire à la sortie d'hibernation, soit des élevages à descendance sexuée, soit des élevages à descendance ouvrière. Dans ces conditions, il nous a semblé intéressant d'étudier quelques paramètres concernant les reines qui sont à l'origine de tels oeufs à orientation déjà fixée. Nous avons donc rassemblé des données sur le poids des reines à la fin de l'hibernation puis nous avons estimé leur production ovarienne.

#### METHODES ET TECHNIQUES

Les sociétés sont récoltées sur les Causses du Quercy avant le 15 avril date qui marque habituellement le début du nouveau cycle de ponte. Le jour de la mise en élevage, appelé J=0 la reine est pesée à l'aide d'une balance Mettler sensible au microgramme. A la température de l'élevage (27/29°) la ponte intervient habituellement 2 jours plus tard (J=2). Le troisième jour de ponte soit à J=5 on pèse à nouveau la reine puis on l'élimine. On pèse aussi l'ensemble des oeufs émis (poids total des oeufs) puis un petit échantillon de nombre connu, ce qui permet d'obtenir le poids d'un oeuf et partant le nombre d'oeufs émis. Les oeufs sont ensuite réintroduits dans leur élevage et leur développement est suivi: les larves sexuées identifiables 4 à 5 jours après l'éclosion grâce à leur forme en poire puis en bille sont dénombrées et enlevées. Les larves d'ouvrières sont laissées en place jusqu'à la nymphose.

Nous considérons comme élevage producteur de sexués tout élevage dans lequel est apparu au moins une larve de reine et comme élevage producteur d'ouvrières les élevages où n'apparaissent que des ouvrières. Evidemment la notion d'élevage producteur de sexués recouvre des situations très disparates puisque le pourcentage de larves royales dans le couvain varie de quelques pour cent à 100%.

#### RESULTATS

##### LE POIDS DES REINES

Les reines de 122 sociétés ont été pesées le jour de la mise en élevage (J=0). 65 de ces élevages ont produit des larves sexuées, 57 des larves ouvrières. Les reines à descendance sexuée sont significativement plus lourdes que leurs homologues à descendance uniquement ouvrière (10,17 mg contre 9,45 mg)

(tableau I).

Un deuxième contrôle du poids a été effectué au troisième jour de la ponte, c'est à dire à  $J=5$ . Nous avons disposé de 131 reines, 72 ayant une descendance sexuée et 59 une descendance ouvrière. Les résultats sont encore plus nets que le jour de la sortie d'hibernation: les premières reines pèsent en moyenne 10,06 mg et les deuxièmes 8,94 mg ( $F'' = 15,80$ ) (tableau I). On peut suivre l'évolution des poids des reines entre  $J=0$  et  $J=5$  pour les deux séries de reines. Celles à descendance sexuée passent d'un poids de 10,17 mg à la sortie d'hibernation à 10,00 mg lorsqu'elles sont en pleine activité de ponte. Elles ne maigrissent donc pas.

Il en va différemment pour les reines à descendance ouvrière qui passent d'un poids moyen de 9,45 mg à un poids moyen de 8,96 mg. Ainsi les reines à l'origine d'un couvain de sexués sont plus lourdes que leur homologues à descendance ouvrière à la fin de l'hibernation. De plus, elles maintiennent leur poids au début de la période de reproduction alors que les autres reines maigrissent considérablement, perdant 5,18% de leur masse ce qui creuse encore l'écart entre les deux séries de reines.

On peut alors se demander s'il existe des différences morphologiques entre les deux types de reines. Nous avons donc mesuré des éléments chitinisés non soumis à des variations physogastriques tels que longueur et largeur de la tête. La somme de ces deux mesures a été comparée entre une série de (\*)16 reines à descendance ouvrière. Dans le premier cas on obtient une moyenne de 67,2 unités micrométriques, dans le deuxième de 66,4. Ces deux valeurs ne sont pas significativement différentes ( $t=0,76$ ). Les différences de poids ne sont donc pas liées à des différences de taille ce qui aurait d'ailleurs impliqué l'existence de lignées spécialisées dans la reproduction sexuée, phénomène difficilement compatible avec la détermination des castes telle qu'elle est admise chez les fourmis. Les variations de poids sont donc uniquement liées à des facteurs momentanés tel que le degré du développement ovarien.

#### CARACTERISTIQUES DE LA PONTE

Une première vérification a été entreprise en établissant une relation entre le poids des reines le troisième jour de la ponte ( $J=5$ ) et le poids d'oeufs pondus à ce moment du cycle. Nous avons ainsi disposé de 34 couples de valeurs fournies par des reines sans distinction de descendance. La corrélation se révèle significative ( $r' = 0,29$ ). Lorsque // le poids total d'oeufs/ pondus en trois jours (à  $J=5$ ) pour les deux types de reines on note un avantage au profit des reines à descendance sexuée (3,19 mg contre 2,90) (tableau I) mais le seuil de signification est éloigné ( $F=1,31$ ;  $F' = 3,32$ ).

l'on compare/

Par contre si l'on remonte en arrière, c'est à dire si l'on compare les pontes à  $J=2$  donc au premier jour de ponte les résultats deviennent hautement significatifs. Nous avons disposé de 39 élevages, 15 produisant des sexués et 24 des ouvrières. Les premiers produisent une moyenne de 0,76 mg d'oeufs au cours de ce premier jour de ponte alors que les deuxièmes n'en produisent

\* 21 reines à descendance sexuée et une série de

que 0,43 mg (tableau I). Cela signifie que les reines à descendance sexuée ont une ponte très rapide au début, c'est à dire une vitellogenèse accélérée. Cette cadence de ponte ne dure pas puisque vers le troisième jour elle se ralentit mais elle est importante puisqu'elle concerne les tout premiers oeufs pondus ceux qui ont précisément le plus de chances de donner des larves sexuées.

La comparaison des poids individuels des oeufs figure sur le tableau I. Ceux dont la descendance est sexuée sont significativement plus légers (8,41  $\mu$ g) que ceux à descendance ouvrière (8,92  $\mu$ g). Il n'est donc pas surprenant que les reines à descendance sexuée qui pondent un poids d'oeufs supérieur constitué d'oeufs plus légers en émettent davantage. En effet pour les trois premiers jours de ponte on trouve en moyenne 358 oeufs dans les élevages à couvain sexué contre 305 dans les élevages à couvain ouvrière.

	Descendance ♀	Descendance ♂	Signification
Poids des ♀ à J = 0	10,17 mg	9,45 mg	P < 0,01
Poids des ♀ à J = 5	10,06 mg	8,94 mg	P < 0,01
Poids total des oeufs pondus à J = 5	5,19 mg	2,90 mg	NS
Poids total des oeufs pondus à J = 1	0,76 mg	0,45 mg	P < 0,01
Poids d'un oeuf	8,41 $\mu$ g	8,92 $\mu$ g	P < 0,01
Nombre d'oeufs pondus	358	305	P < 0,05

Tableau I

Caractéristiques pondérales des reines et de leurs pontes à la sortie de l'hibernation en fonction du devenir des oeufs.

J=0: jour de la sortie d'hibernation

J=2: 2ème jour après la sortie d'hibernation: premier jour de ponte

J=5: 5ème jour après la sortie d'hibernation: troisième jour de ponte

Au total, les élevages à sexués sont caractérisés par une plus grande fécondité; les oeufs sont plus légers et ils sont aussi plus nombreux.

Ces résultats traduisent des différences au niveau de l'ovogenèse entre les deux types de reines. Nous avons déjà montré chez *P. pallidula* que les altérations de l'ovogenèse aboutissent à la ponte d'oeufs particuliers (PASSERA et al. 1978): les reines vierges qui présentent un ralentissement important de la vitellogenèse émettent des oeufs incapables de se développer: ce sont des oeufs alimentaires. Il n'est donc pas surprenant qu'au sein même des reines fécondées d'autres modifications de l'ovogenèse entraînent la ponte d'oeufs dont le devenir diffère.

Il faut d'autre part les rapprocher des données obtenues dans le domaine de la physiologie hormonale. Suzzoni, 1983 a montré que l'émission des oeufs à préorientation ouvrière était marquée par des taux plus élevés des deux hormones du développement, ecdystéroïdes et hormones juvéniles tant chez les reines pondeuses que dans leurs oeufs. Tout ceci confirme l'existence de différences importantes dans le déroulement des deux types d'ovogenèse, celle conduisant à l'émission d'oeufs sexués et celle conduisant à celle d'oeufs d'ouvrières.

De plus ce n'est pas la première fois que la vitesse de ponte et taille des oeufs sont impliquées dans le déterminisme des castes. FLANDERS (1945), puis GÖSSWALD et BIER (1953 a,b), BRIAN (1962) et enfin PETERSEN-BRAUN (1977) ont analysé leur rôle chez des fourmis aussi diverses que les *Formica* les *Myrmica* ou la fourmi du pharaon. Quant aux raisons qui amènent des reines à présenter une ovogenèse plus ou moins rapide, nous ne pouvons encore qu'émettre des hypothèses. Peut-être existe-t-il des différences dans la manière dont les femelles subissent la diapause ovarienne hivernale. Des durées variables de diapause, en liaison par exemple avec l'âge des reines, pourraient amener ces dernières à présenter des ovaires diversement actifs lors de la rupture d'hibernation.

## Références

- BRIAN M.V., 1962.- Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 5. Social conditions affecting early larval differentiation. *Insectes Sociaux*, 9, 295-310.
- FLANDERS S.E., 1945.- Is caste differentiation in ants a function of the rate of egg deposition? *Science*, 101, 245-246.
- GÖSSWALD K., BIER K., 1953a.- Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. *Naturw.*, 40, 38-39.
- GÖSSWALD K., BIER K., 1953b.- Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis* (Retz.). *Zool. Anz.*, 151, 126-134.
- PASSERA L., 1980.- La ponte d'oeufs préorientés chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera-Formicidae). *Insectes Sociaux*, 27, 79-95.
- PASSERA L., SUZZONI J.P., GRIMAL A., 1978.- Données histologiques sur la formation des oeufs reproducteurs et alimentaires chez *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 112, 3-12.
- PETERSEN-BRAUN M., 1977.- Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* L. (Hymenoptera, Formicidae). 2. Die Kastendeterminierung. *Insectes Sociaux* 24, 303-318.
- SUZZONI J.P., 1983.- Le polymorphisme et son déterminisme chez deux espèces de Fourmis: *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Formicinae) et *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Myrmicinae). Rôle des hormones du développement. Thèse, Université de Toulouse. 420p.

FONDATION TETRAGYNE CHEZ *EVYLAEUS CALCEATUS* (SCOPOLI)  
(HYM. HALICTINAE)

par

Cécile PLATEAUX-QUENU

Laboratoire d'Evolution

105, Boulevard Raspail, F-75006 Paris

C.N.R.S., R.C.P. n°317

**Résumé:** Quatre fondatrices d'*Evylaeus calceatus*, non sœurs, ont constitué, en élevage, une société tétragyne dans laquelle deux résultats importants sont apparus: 1°) Une hiérarchie sociale s'est instaurée, sans rapport avec la taille des individus en présence. 2°) Les auxiliaires ont maintenu sans relâche l'activité de récolte qui se poursuivait encore lors de l'éclosion de la première ouvrière.

**Mots-clés:** femelle, auxiliaire, digynie, *Evylaeus calceatus*, Halictinae, hiérarchie sociale, monogynie, pondreuse principale, seuil pondéral de discrimination des sexes, tétragynie.

**Summary:** Tetragynous foundation in *Evylaeus calceatus* (Scopoli) (Hym. Halictinae)

Spring foundresses of *Evylaeus calceatus*, introduced in rearing cages, generally establish monogynous societies, seldom digynous ones. This year, such foundresses, which were not sisters, have exceptionally set up a tetragynous society.

Two important results must be emphasized:

1°) A social hierarchy appeared, composed of a queen or egg-layer who never foraged, a poor forager with slightly enlarged ovaries, a more active forager with undeveloped ovaries(\*) This social hierarchy is irrelevant to the size of the individuals, the foundresses above-mentioned respectively holding the following order of size: 2,3,4,1.

2°) The rule is that the foundress of a monogynous society of *E. calceatus* stops working outside the nest after having constructed and provisioned a few cells. Thus the nest remains shut after the spring provisioning phase until, some weeks later, the newly emerged workers start the summer provisioning phase. The same thing happens with a digynous society. In our tetragynous society, the three auxiliaries went on gathering pollen uninterruptedly even when the first worker hatched. They looked exhausted. The number of cells thus constructed was above the one all the four foundresses would have been able to produce by themselves.

**Key-words:** auxiliary female, digyny, *Evylaeus calceatus*, Halictinae, social hierarchy, monogyny, tetragyny.

\* a very forager with undeveloped ovaries

## INTRODUCTION

Les fondatrices d'*Evylaeus calceatus* établissent, en élevage, des sociétés le plus souvent monogynes, plus rarement digynes. Dans ces sociétés s'instaure une monogynie fonctionnelle, l'une des fondatrices devenant la pondeuse principale, l'autre ou auxiliaire jouant le rôle d'ouvrière. Cette année, de telles fondatrices ont exceptionnellement constitué une société tétragyne.

Vingt fondatrices capturées à la Mouthe le 8 avril 1983 ont été lâchées, le 11 avril, dans une cage d'un volume d'un mètre cube. La cage contenait 12 éléments identiques de 37 centimètres de long, 15 de large et 6 millimètres d'épaisseur; ces éléments étaient remplis de terre enserrée entre deux parois vitrées permettant l'observation des nids souterrains.

À côté de nombreux nids monogynes, une société tétragyne s'est constituée dès le 15 avril à la suite de la fusion, en profondeur, de deux nids ayant des entrées distinctes. L'approvisionnement en pollen, commencé le 19 avril, a été suivi, au jour le jour, jusqu'à la destruction du nid, le 10 juin, soit durant une période totale de 52 jours. Au cours de cette période, 7 journées, éparées parmi les jours d'activité, n'ont comporté aucune récolte de pollen. Il est donc resté 45 jours de travail effectif. 39 cellules ont été approvisionnées en 45 jours de récolte, la première cellule en 3 jours successifs, les 38 autres, soit en un seul jour pour 34 d'entre elles, soit en deux jours successifs pour 4 d'entre elles. Le numéro d'ordre des cellules a été inscrit sur la vitre qui les recouvrait au fur et à mesure de leur apparition. J'ai interrompu l'observation le jour où la quarantième cellule est apparue.

	N apports pollen	Max. ap. /jour	Moy. ap. /jour	N jours ss apport	% apports	Dev. ov.	Rang social	Rang de taille
♀ verte	0	0	0	45	0 %	+++	I	2
♀ blanche	72	4	1,6	12	18,8 %	++	II	3
♀ orangee	126	7	2,8	5	32,8 %	-	III	4
♀ rouge	186	8	4,1	3	48,4 %	-	IV	1
Total	384		8,5		100 %			

Figure 1.-Hiérarchie sociale des fondatrices d'une société tétragyne.

ap., apports; Dév.ov., développement ovarien.

Trois fondatrices ont pris part, simultanément, à la récolte du pollen, se comportant comme les ouvrières d'une société estivale (fig.1). Elles ont participé à l'approvisionnement du nid de manière inégale: la femelle blanche pour 18,8%(72 apports sur 384), la femelle orangée pour 32,8 % (126 apports sur 384), la femelle rouge pour 48,4 % (186 apports sur 384) soit presque pour la moitié. La quatrième fondatrice, marquée en vert, demeurait constamment au nid: je ne l'ai vue sortir et se nourrir de pollen qu'une seule fois, le 28 avril

vers 13 heures; elle apparaissait fréquemment à l'entrée du nid et s'affairait auprès des cellules. Si celle-ci n'a pas contribué à la récolte du pollen (% apports = 0%, N jours sans approx. = 45), la femelle blanche s'est abstenue de toute récolte pendant 12 jours, la femelle orangée pendant 5 jours, la femelle rouge pendant 3 jours.

Le comportement de la femelle blanche était particulier. Sortie de bonne heure, en même temps que ses compagnes, elle passait des heures inactive, posée sur une paroi de la cage puis elle volait longuement en cage pour se poser de nouveau; le maximum de ses apports quotidiens de pollen a été de 4, la moyenne des apports par jour de 1,6. La femelle orangée s'est montrée plus active, le maximum de ses apports quotidiens étant de 7 et la moyenne des apports par jour de 2,8. La femelle rouge s'est montrée la plus "ouvrière" de la société sur le plan de l'activité, avec un maximum d'apports quotidiens de 3 et une moyenne de 4,1 apports par jour.

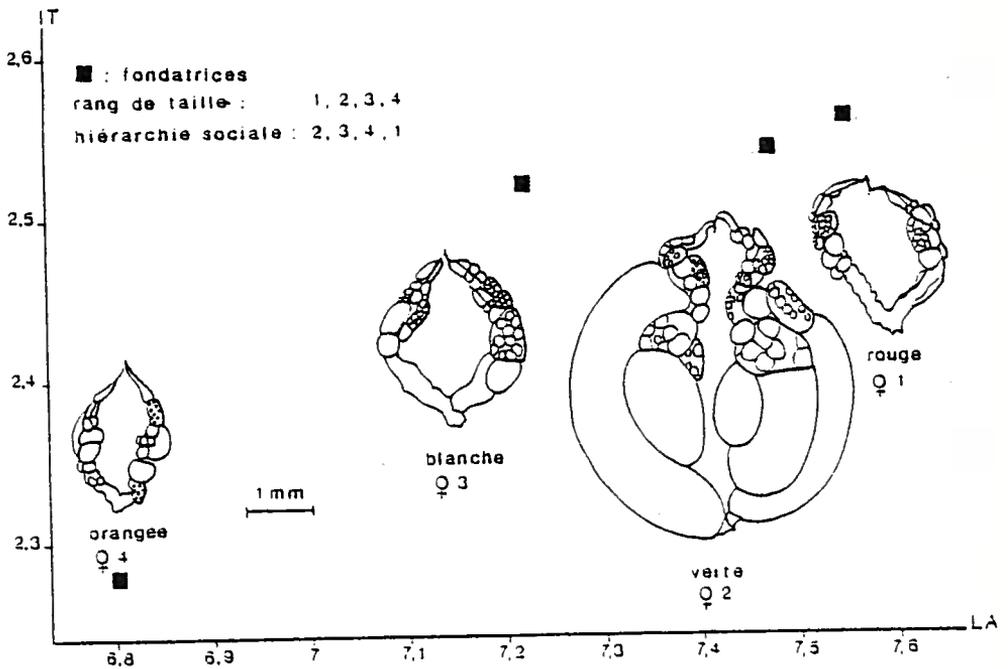


Figure 2.- Taille relative, en millimètres (IT, largeur de la tête; LA, longueur de l'aile) et développement ovarien des fondatrices formant une société tétragyne.

Ces fondatrices ont toutes été disséquées le 10 juin, dès la confection de la quarantième cellule (fig. 2). La femelle verte montrait des ovaires bien développés avec un ovocyte mûr et plusieurs de belle taille; son corps gras était, de plus, très abondant. La femelle blanche contenait aussi du corps gras, mais en moindre abondance; elle avait des ovaires un peu épaissis avec des corps jaunes bien visibles. Les femelles orangée et rouge ne renfermaient presque pas de corps gras; leurs ovaires étaient non développés et sans trace de corps jaunes.

L'activité de récolte des quatre fondatrices, nulle pour la femelle verte, de plus en plus importante pour les femelles blanche, orangée et rouge, se montre en corrélation négative avec l'état ovarien (fig. 1). Le rang social est figuré en chiffres romains: I est la pondeuse principale, II, III, IV sont des auxiliaires jouant le rôle d'ouvrières.

Examinant la taille des fondatrices en présence (fig. 2), j'ai noté une dissociation entre celle-ci et la hiérarchie sociale, la reine (I) se trouvant être la deuxième par la taille, l'ouvrière blanche (II) la troisième, l'ouvrière orangée (III), de beaucoup la plus petite, la quatrième par la taille; enfin, paradoxalement, l'ouvrière rouge, la plus grande de toutes, se trouvait être la dernière dans la hiérarchie sociale (IV) donc la plus "ouvrière".

Cette disposition particulière, avec les phénomènes de dominance sociale qu'elle soutend, pourrait s'expliquer par l'ordre d'installation des fondatrices dans le nid commun, la plus anciennement implantée étant la reine tandis que les fondatrices surajoutées deviendraient, au fur et à mesure de leur arrivée, des auxiliaires occupant les divers rangs dans la hiérarchie sociale.

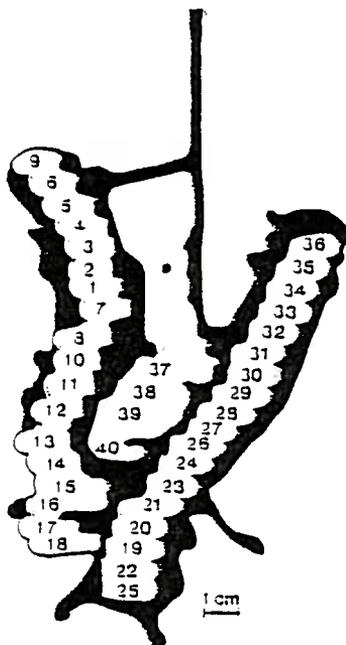
Par ailleurs, *Evyllaëus calceatus* présente normalement, comme la plupart des espèces eusociales, une activité de récolte discontinue: elle est visible d'une part au printemps lorsque les fondatrices garnissent de pollen les cellules destinées aux ouvrières accompagnées de quelques petits mâles, d'autre part en été quand les ouvrières nouvellement écloses amassent du pollen dans les cellules destinées aux sexués. Entre ces deux périodes d'activité s'intercale une phase de repos pendant laquelle les nids sont fermés et totalement silencieux. Cette phase de repos dure au minimum trois semaines.

Le maximum de cellules obtenues jusqu'alors en élevage dans un nid digyne est de 11, pour la couvée de printemps. J'ai donc pensé que les fondatrices de la société tétragyne complèteraient une vingtaine de cellules au plus puis fermeraient leur nid jusqu'à l'éclosion des premières ouvrières. Il n'en a rien été. Quand la cellule 30 est apparue, le 28 mai, soit 37 jours après le démarrage de la récolte, j'ai profité d'un moment opportun, où les trois pourvoyeuses se trouvaient simultanément hors du nid, pour prélever l'élément contenant le nid, l'ouvrir, vider de leur contenu les 14 premières cellules et mettre en élevage le couvain qu'elles abritaient. Je désirais, en effet, connaître le sexe et le poids de chaque nymphe incluse

dans sa cellule préalablement numérotée, avant l'éclosion imaginale. L'ouvrière habitant la cellule 1, prélevée le 28 mai à l'état de nymphe pigmentée, est éclosée en élevage le 30 mai, soit deux jours plus tard.

Après mon intervention, j'ai refermé le nid à l'aide d'une vitre et remis en place l'élément dans la cage. Or l'approvisionnement s'est poursuivi, jour après jour, jusqu'à ce que je l'interrompe définitivement, le 10 juin, après l'apparition de la quarantième cellule (Fig. 3).

Figure 3.- Nid tétragyne comprenant 40 cellules.



La première ouvrière, si je ne l'avais retirée de sa cellule à l'état de nymphe pigmentée le 28 mai, serait éclosée dans un nid ouvert et en cours d'approvisionnement ce que je n'ai jamais observé auparavant chez *E. calceatus* ni chez aucun *Eurylaeus*. Les premières ouvrières écloses auraient vraisemblablement pris le relais de l'approvisionnement en pollen et se seraient peu à peu substituées aux auxiliaires. L'approvisionnement de printemps et celui d'été se seraient donc succédés sans interruption (1).

J'ai arrêté l'expérience après l'apparition de la cellule 40 mais je ne sais, au juste, combien de cellules les fondatrices auraient construites et complétées par la suite.

Il faut d'ailleurs noter que les pourvoyeuses les plus actives, à savoir les femelles orangée et rouge, ont manifesté dès les alentours du 10 mai, soit une vingtaine de jours après le début de la récolte, date à laquelle elles auraient dû normale-

(1) -Un phénomène analogue est signalé par KNERER (1980) chez deux *Halictus*: *légatus* et *maculatus*.

ment cesser l'approvisionnement, des signes manifestes de "fatigue", traînant dans la cage, restant longtemps immobiles sur les fleurs, volant mal et, pour la femelle rouge, faisant une partie de ses voyages de récolte en marchant et non au vol (à tel point que j'avais disposé à même le sol un petit tas de pollen où elle allait s'approvisionner).

La figure 4 indique le couvain produit dans cette société. Habituellement, quelques mâles sont produits les premiers, sur de petits pains d'abeille, suivis par des ouvrières nettement plus nombreuses. Ici, les mâles et les ouvrières alternent. L'infestation du couvain par les Nématodes ne m'a, hélas, pas permis d'obtenir, à l'état de nymphes, le couvain au complet mais seulement un bon tiers de ce couvain (14 nymphes vivantes sur 39 cellules approvisionnées). Le poids moyen des ouvrières est de 32,43 mg, celui des mâles de 26,26 mg. Je constate une fois de plus qu'il existe ici, comme dans chaque société, un seuil pondéral de discrimination des sexes. Ce seuil apparaît nettement sur le graphique où un mâle et une ouvrière pèsent exactement le même poids (29,6 mg) et se trouvent ainsi à cheval sur ce seuil.

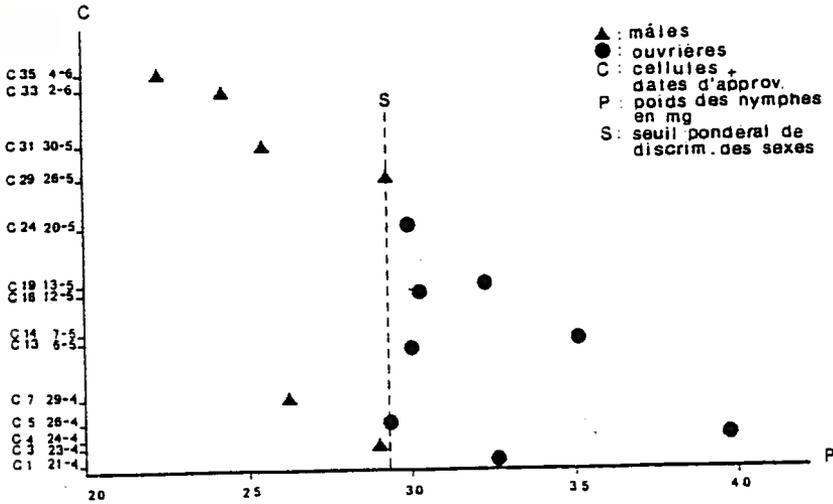


Figure 4.- Première couvée (sexe et poids des nymphes) de la société tétragyne.

Puisque je connais le nombre d'apports de pollen constituant chaque pain d'abeille, je puis, sans grand risque d'erreur, connaître le sexe des nymphes non recensées. Du début de la récolte (19 avril) jusqu'au jour de ma première intervention

dans le nid (28 mai) qui correspond, à deux jours près, à l'éclosion de la première ouvrière, 29 cellules ont été complétées qui auraient contenu 6 mâles et 23 ouvrières, soit un peu plus de 20% de mâles. Le couvain effectivement élevé me montre en effet que, pour un total de 6 à 8 apports de pollen, (\*) j'obtiens une ouvrière. Ce chiffre de 23 ouvrières est considérable et permet de pressentir l'ampleur de la société estivale qui aurait résulté d'une telle association. Dans cette estimation, je laisse volontairement de côté les nymphes produites après mon intervention du 28 mai, pensant que l'éclosion d'une première ouvrière dans le nid d'origine aurait pu modifier le processus d'approvisionnement et la caste des individus à éclore.

Dans l'examen de cette société tétragyne, formée de fondatrices non soeurs, deux résultats sont donc apparus:

I Une hiérarchie sociale s'est instaurée, apparemment sans rapport avec la taille des individus en présence.

II L'activité de récolte, normalement discontinuée, s'est poursuivie de façon continue au moins jusqu'à l'éclosion de la première ouvrière. Le nombre de cellules ainsi complétées est supérieur à celui que l'ensemble des fondatrices auraient pu produire en solitaires.

\* j'obtiens un mâle tandis que pour un total de 9 à 13 apports,

#### Références

- KNERER G., 1980.- Biologie und socialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille (Hymenoptera; Halictidae). *Zool. Jahrb. Syst., Ok. u. Geo. d. t.*, 107, 511-536.



Actes Coll. Insectes Soc., 1, 233-238. Ed. SF-JEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

POLYGYNIE ET POLYMORPHISME DES SEXUES CHEZ  
NASUTITERMES PRINCEPS (DESNEUX)\*

par

Yves ROISIN\* et Jacques M. PASTEELS

Université Libre de Bruxelles  
Laboratoire de Biologie animale et cellulaire  
Avenue F.O. Roosevelt, 50  
3-1050 Bruxelles

Résumé: La majorité (19 sur 27) des sociétés de *Nasutitermes princeps* de Nouvelle-Guinée sont polygynes. Les sexués fonctionnels sont de deux types: des imagos normaux issus de nymphes du stade V et des imagos précoces issus de nymphes du stade IV. Il existe une relation inverse entre le nombre de sexués et le degré de physogastrie des reines. Aucune corrélation n'est observée entre le volume total des reines et la taille des nids. Les deux types de sexués apparaissent comme sexués de remplacement dans des sociétés rendues orphelines. Au moment de l'essaimage, certaines sociétés contiennent un nombre considérable d'ailés à ailes courtes, issus de nymphes IV, parfois en mélange avec des ailes normaux.

Mots-clés: *Termites*, *Nasutitermes*, *polymorphisme*, *sexués de remplacement*, *polygynie*.

Summary: Polygyny and Polymorphism of sexuals in *Nasutitermes princeps* (Desneux).

Twenty-seven colonies with at least one queen were collected and dissected. Nineteen of them were polygynous: they contained from 3 to 77 physogastric first-form (imaginal) queens. Reproductives can be distributed amongst two biometrical categories. The ones are similar to primary imagoes. The others, smaller, have undergone a shortened nymphal development: they are issued from the fourth nymphal instar, instead of the fifth. The wings of corresponding alates are about 50% shorter than those of normal imagoes, but they are normally constituted: wing veins and suture are well marked. They must be considered as precocious adults, but not as neotenics. Both sexual forms may be found together in a nest. Both categories of replacement reproductives have been obtained after one month in orphaned nests and laboratory rearings. Those reproductives also could colonize buds in polycalic colonies. During the swarming season, some nests contain large quantities of short-winged alates.

Key-words: *Termites*, *Nasutitermes*, *polygyny*, *polymorphism*, *secondary reproduction*.

\* Aspirant du Fonds National belge de la Recherche Scientifique (FNRS)

\* Station Biologique Léopold III, Laing Island, Papua New Guinea, contribution n° 52

## INTRODUCTION

La polygynie se rencontre dans divers genres chez les Termitidae. Souvent, les sexués multiples sont des néoténiques, qui peuvent provenir de nymphes de différents stades ou d'ouvriers (NOIROT, 1956). Dans les autres cas, ils sont dérivés d'imagos ailés. Chez certaines espèces, les imagos qui deviennent fonctionnels au sein de leur colonie d'origine ne se pigmentent que partiellement; souvent leurs ailes sont irrégulièrement déchirées à la base. Ce sont des pseudimagos (GRASSE, 1949). Chez les Termitidae, de tels individus ont été rencontrés dans les genres *Termes*, *Paracapritermes*, et *Pericapritermes* (HILL, 1942), *Anoplotermes* (KAISER, 1956), *Cubitermes* (BOUILLON et MATHOT, 1964). Chez les Nasutitermitinae, les trois types de sexués multiples ont été signalés: ergatoïdes (BATHELLIER, 1927; THORNE et NOIROT, 1982), nymphoïdes (NOIROT, 1956), imaginaux (THORNE, 1982). La polygynie impliquant des adultoïdes (imagos ou pseudimagos) est très fréquente chez *Nasutitermes princeps*. De plus, ces sexués, sont l'objet d'un dimorphisme inédit. Ces deux points feront l'objet de la présente communication.

*N. princeps* est l'un des termites les plus communs dans les plantations de cocotiers qui couvrent la côte nord-est de la Nouvelle-Guinée. C'est une espèce arboricole: les nids, situés à une hauteur variable sur les troncs des cocotiers peuvent atteindre des dimensions considérables (jusqu'à 340 dm<sup>3</sup>). Ils sont parfois polycaliques. La cellule royale, fortement épaissie, est appliquée contre le tronc. Dans les nids polygynes, nous trouvons souvent un nodule royal formé de plusieurs cellules superposées.

## RESULTATS

### Fréquence de la polygynie

Nous avons récolté 27 nids pourvus de sexués fonctionnels. Parmi ceux-ci, 8 étaient monogynes. Les 19 autres contenaient de 3 à 77 reines physogastres. Tous les nids fortement polygynes étaient également polyandres. Ils pouvaient contenir jusqu'à 81 mâles. Tous les sexués récoltés possèdent des écailles alaires (partie basale de l'aile, qui subsiste après cassure de celle-ci): ce sont des imagos. Ils présentent cependant une grande variété de taille, de physogastrie, de pigmentation.

### Dimorphisme des sexués

Cette variabilité se manifeste au sein même de certaines colonies. Deux formes de sexués se distinguent nettement, tant chez les mâles que chez les femelles. A l'oeil, les "petits" sexués se reconnaissent à leurs petits yeux et leur pigmentation plus claire. Un tel dimorphisme se rencontre dans 5 des 19 colonies polygynes.

En figure 1, nous comparons les mensurations moyennes des reines dans 27 colonies. Chaque société y est représentée par son point moyen, sauf lorsque les sexués sont dimorphiques. Dans ce cas, les mensurations moyennes des grandes et des petites reines figurent séparément, et leur numéro de référence est

indiqué. Sur l'ensemble des nids, nous constatons la répartition des données en deux nuages de points. Il existe donc effectivement au sein de l'espèce deux formes distinctes de sexués. Ces deux formes seront désignées par "grands" et "petits" sexués. Ces qualificatifs se rapportent aux dimensions des sclérites (tête, pronotum) sont sans relation avec, notamment, la physogastrie.

Quinze nids, dont 8 monogynes, contenaient uniquement des grandes reines; 7 nids, dont 1 monogyne, ne contenaient que des petites reines; 5 nids abritaient les deux formes.

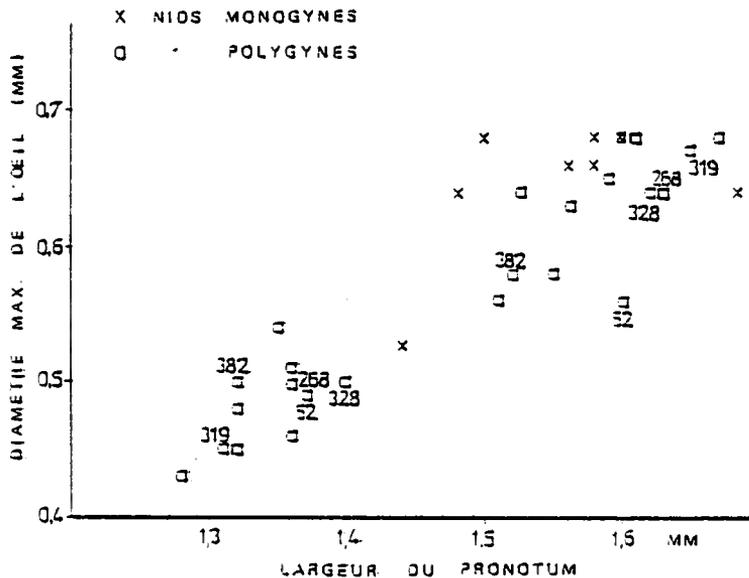


Figure 1: Dimensions moyennes des reines

#### Caractéristiques de la polygynie chez *N. princeps*.

Il existe une corrélation négative entre le nombre de reines et leur physogastrie moyenne. Comme mesure de la physogastrie, nous avons utilisé la distance séparant le premier du septième tergite abdominal. Le coefficient de corrélation non paramétrique de Spearman ( $r_s$  in SIEGEL, 1956) vaut  $-0,92$  ( $P < 0,001$ ). Lorsque les deux formes cohabitent au sein d'une même société, leur physogastrie n'est pas significativement différente. Les reines sont d'autant moins physogastres qu'elles sont nombreuses. Il n'y a pas de relation nette entre le nombre ou la physogastrie des reines et la forme à laquelle elles appartiennent.

Il n'y a pas de corrélation entre le volume du nid et le volume total des reines ( $r_s = 0,35$ -N.S.). Si l'on ne trouve jamais un grand volume de reines dans un petit nid, on peut en revanche trouver un petit volume de reines dans un très grand nid.

Par contre, le nombre de mâles est significativement corrélé au nombre de femelles ( $r_s = 0,46 - P < 0,05$ ). Le sex-ratio global est proche de 1: le rapport nombre total de mâles/nombre total de femelles vaut 1,088. Au sein d'une colonie, le sex-ratio peut varier de 0,17 (1 mâle/6 femelles) à 8,75 (35 mâles/4 femelles). Dans 6 cas sur 17, il est compris entre 0,8 et 1,25. Qui plus est, la concordance est excellente entre le type de mâles et le type de femelles. Les nids qui ne contiennent qu'une forme de femelles contiennent la même forme de mâles. Dans 3 des 5 nids où les femelles sont dimorphiques, les mâles le sont aussi; dans l'un des deux autres, nous avons trouvé que quatre petits mâles, dans l'autre un seul.

#### Origine des deux formes de sexués

On trouve dans certains nids, et parfois en proportion très importante, des ailés à ailes anormalement courtes. Quoique de moitié moins longues que chez les ailés normaux, les ailes de ces individus sont habituellement bien formées, les nervures nettes, la ligne de déhiscence bien marquée. La pigmentation est sensiblement équivalente à celle des ailés normaux. Mais par leurs mensurations, ils sont similaires aux petits sexués fonctionnels que nous venons de rencontrer.

Chez *Nasutitermes*, les imagos sont normalement dérivés du cinquième stade nymphal. Chez *N. princeps*, c'est indiscutablement le cas pour les ailés normaux, à ailes longues. En mettant en parallèle les mensurations des nymphes des deux derniers stades, des ailés des deux formes, et des sexués fonctionnels, nous pouvons inférer que les ailés à ailes courtes dérivent de nymphes du quatrième stade ayant subi une mue imaginale anticipée. Cette hypothèse est corroborée par le fait que dans les colonies qui contiennent une forte proportion de jeunes ailés à ailes courtes on trouve de nombreuses nymphes du quatrième stade préparant la mue imaginale: l'aile plissée de l'imago apparaît par transparence à l'intérieur de son fourreau.

#### Conditions d'apparition des sexués

Des expériences ont été réalisées sur des nids orphelins: un gros morceau de nid, ne contenant pas de trace de cellule royale ni de sexués fonctionnels, fut recueilli dans un sac en plastique et placé au pied d'un arbre dans le voisinage du laboratoire. Des nymphes âgées et des ailés normaux étaient présents. Les termites eurent tôt fait de percer le sac et de former des colonnes ~~de~~ d'exploration, puis d'émigration, et de se réinstaller dans un morceau de bois mort à proximité. Ouvert deux mois plus tard, le nid réinstallé abritait 4 femelles fortement physogastres et 6 mâles, tous de la petite forme. Des paquets d'oeufs étaient présents. Deux autres nids, rendus orphelins, ont été traités de la même façon. Un mois plus tard, les deux nids, quoique partiellement envahis par les fourmis, avaient cependant formé des sexués de remplacement: 34 femelles qui présentaient un début de physogastrie, dont 8 petites, pour l'un, et deux femelles déjà nettement physogastres, une petite et une grande, pour l'autre. Les deux nids contenaient de nombreux mâles désailés.

Deux élevages ont été réalisés dans de grands aquariums,

Des morceaux de nids, contenant des nymphes et des ailés, ainsi que des morceaux de bois mort ont été déposés sur un fond de sable humide. Les termites quittèrent rapidement les fragments de nid pour s'installer dans les morceaux de bois. Ouvert un mois plus tard, les deux élevages abritaient 4 femelles à l'abdomen légèrement dilaté. L'un contenait 3 mâles, l'autre 4. Ici encore, les deux formes de sexués étaient représentées.

#### CONCLUSIONS

Sur 8 sociétés monogynes, 7 contenaient de grands sexués, certainement dérivés d'ailés normaux. Il s'agit probablement de sexués qui ont fondé une colonie après essaimage. La présence dans un nid d'une seule petite femelle, fortement physogastre, peut s'expliquer de deux manières:

-Il s'agirait d'un sexué de remplacement. Ceci est tout à fait plausible: si un nid peut renfermer trois reines de remplacement, pourquoi pas une seule?

-Il s'agirait d'une fondatrice, dérivée d'un essaimant à ailes courtes. En laboratoire, les sexués à ailes courtes sont capables de former des tandems et d'entamer la fondation d'une société. Toutefois, ils paraissent totalement incapables de voler, ce qui va à l'encontre de cette hypothèse.

Nous avons vu que des ailés pouvaient devenir des reproducteurs fonctionnels au sein de leur colonie d'origine. C'est le mode de formation de sociétés polygynes le mieux documenté. Chez *M. princeps*, grands et petits sexués peuvent y prendre part. Beaucoup de petits sexués sont des pseudimagos, mais d'autres sont parfaitement pigmentés et leurs ailes ont été brisées le long de la ligne de déhiscence. Ces sexués peuvent se différencier en remplacement ou en suppléance de reproducteurs défaillants. Ils pourraient également assurer la reproduction après migration dans un bourgeon de la colonie mère, dans le cas de sociétés polycaliques. La fondation de colonies en commun par plusieurs couples d'essaimants, ou l'adoption d'ailés essaimants par des colonies existantes, ne peuvent être exclues, bien que rien ne plaide en faveur de ces hypothèses.

La relation entre la physogastrie et le nombre de femelles peut donner lieu à deux interprétations:

-La physogastrie des reines de remplacement se développe d'autant moins rapidement qu'elles sont plus nombreuses à se différencier, à cause de la compétition interindividuelle. Ceci semble avoir été le cas dans les expériences sur nids orphelins: en un même laps de temps, nous obtenons dans une société 2 femelles nettement physogastres, dans l'autre 34 femelles à l'abdomen légèrement dilaté.

-A mesure que les reines deviennent de plus en plus physogastres, leur nombre se réduit par mortalité naturelle ou compétition. Ceci expliquerait la mauvaise corrélation entre la dimension des nids et le volume des reines. A terme, une société pourrait en arriver à ne plus contenir qu'une seule reine de remplacement, de l'une ou l'autre forme (monogynie secondaire). Les deux hypothèses envisagées ne s'excluent pas nécessairement. Un compromis est tout à fait possible entre les deux tendances.

Enfin, terminons par une remarque importante: des nids, apparemment bien portants et pourvus de reproducteurs fonctionnels, renferment en quantité très importante des ailés dérivés de nymphes du quatrième stade, bien pigmentés, à ailes courtes mais parfaitement constituées. La fonction et les conditions d'apparition de ces ailés restent à élucider.

Remerciements: Ce travail a été réalisé grâce à un crédit du Fonds de la Recherche Fondamentale Collective (F.R.F.C.), n° 2900582.

#### Références

- BATHELLIER J., 1927.- Contribution à l'étude systématique et biologique des termites de l'Indochine. *Faune des colonies françaises*, 1, 121-365.
- BOUILLON A., MATHOT G., 1964.- Observations sur l'écologie et le nid de *Cubitermes exiguus* Mathot. Description de nymphes-soldats et d'un pseudimago. In " *Etudes sur les termites africains* ", A. Bouillon éd., Léopoldville, 215-230.
- GRASSÉ P.-P., 1949.- Ordre des Isoptères ou Termites. In " *Traité de Zoologie- Anatomie, Systématique, Biologie* ", P.-P. Grassé éd., Masson, Paris, IX, 408-554.
- HILL G., 1942.- *Termites from the Australian Region*. Commonwealth of Australia, Council for Scientific and Industrial Research- 479p., 24 pl.
- KAISER P., 1956.- Die Hormonalorgane der Termiten im Zusammenhang mit der Entstehung ihrer Kasten. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 54, 129-178.
- NOIROT C., 1956.- Les sexués de remplacement chez les termites supérieurs (Termitidae). *Insectes Sociaux*, 3, 145-158.
- SIEGEL S., 1956.- *Non parametric Statistics for the Behavioral Sciences*. International Student Edition, McGraw-Hill: 312 p.
- THORNE B.L., 1982.- Polygyny in termites: multiple primary queens in colonies of *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux*, 29, 102-117.
- THORNE B.L., NOIROT C., 1982.- Ergatoid reproductives in *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 11, 213-226.

EVOLUTION COMPAREE DES TAUX DE L'HORMONE JUVENILE ET DES  
ECDYSTEROÏDES CIRCULANTS CHEZ LES PRÉNYMPHES REINES ET OUVRIÈRES  
DE DEUX ESPÈCES DE BOURDONS (BOMBUS HYPNORUM, BOMBUS TERRESTRIS).

par

A. STRAMBI, C. STRAMBI, P.-F. RÖSELER\*, I. RÖSELER\*.

CNRS-INP 5, BP 71, F-13277-Marseille cedex 9 (France)

\*Zool. Inst. II, Röntgenring 10, D 37 Würzburg (RFA).

**Résumé:** A l'aide de dosages radioimmunologiques, nous avons étudié les taux des ecdystéroïdes et de la JH circulants au cours de la prénymphe de deux espèces de Bourdons. Les variations temporelles et quantitatives des concentrations sont discutées en rapport avec la biologie des espèces et la détermination des castes.

**Mots-clés:** *dosages radioimmunologiques, ecdystéroïdes, hormone juvénile, Bombus.*

**Summary:** Fluctuations of juvenile hormone and ecdysteroids titres in workers and queens prepupae of two species of Bombus (B. hypnorum, B. terrestris)

The titres of juvenile hormone III and of Ecdysteroids were measured throughout prepupal development of Bombus terrestris and Bombus hypnorum. The precision of the radioimmunoassays allowed us to determine the levels of both hormones from a single animal haemolymph sample. The concentrations of both hormones show a clear peak, the timing of which vary according to the caste. Concentrations and time sequences are discussed in relation to species biology and caste specificity.

**Key-words:** *radioimmunoassays, ecdysteroids, juvenile hormone, prepupae, Bombus.*

#### INTRODUCTION

Chez les Abeilles sociales, la formation des castes est liée à des modulations hormonales. Des taux élevés d'Hormones juvéniles (JH) pendant les derniers stades larvaires semblent être impliqués dans le développement des reines (DE WILDE et BEETSMA, 1982). L'application de JH peut induire la différenciation dans le sens reine chez les abeilles (ASENCOT et LENSKY, 1976; GOEWIE et BEETSMA, 1976; COPIJN et al., 1979), les Mellipones (VELTHUIS et VELTHUIS-KLUPPEL, 1975) et les Bourdons (RÖSELER, 1976, 1977). Ce dernier auteur a mis en évidence deux mécanismes de différenciation des castes:

Chez Bombus hypnorum, le développement des larves vers l'une ou l'autre caste est induit par la quantité de nourriture reçue durant le dernier stade larvaire. On peut penser que la prise de nourriture entraîne la production de JH. L'application de JH à des larves du dernier stade et même des prénymphe âgées de moins de 24 heures entraîne leur développement dans le sens reine. Chez Bombus terrestris c'est pendant le premier stade larvaire qu'a lieu la détermination des castes. La différenciation dans le sens ouvrière ne peut plus être modifiée ni par la quantité de nourriture, ni par l'application de JH. Le développement

dans le sens reine peut être influencé vers la voie ouvrière par la présence d'une reine très dominante dans la société, et ce, jusque pendant le dernier stade larvaire.

Il est intéressant de connaître l'influence des ecdystéroïdes et des JH, les deux grandes familles d'hormones du développement chez les insectes, sur la détermination des castes. Dans un premier temps, on peut rechercher des corrélations temporelles entre les variations des hormones circulantes et certains aspects du développement. Chez les Hyménoptères sociaux, de telles recherches ont été faites chez l'Abeille (COPIJN et al., 1979; WIRTZ, 1973; LENSKY et al., 1978; REMBOLD, 1976; REMBOLD et HAGENGUTH, 1980) et, en ce qui concerne les seuls ecdystéroïdes, chez deux espèces de Fourmis SUZZONI et al., 1980, 1983). Les résultats de ces investigations montrent que les reines ont des taux de JH plus élevés au dernier stade larvaire; mais les courbes obtenues par les différents auteurs ont des profils malaisément comparables probablement à cause des différences dans les méthodes (Galleria test, dosage radioimmunologique, dosage physico-chimique), dans les échantillons (hémolymphe ou broyats totaux) ou même dans l'unité à laquelle les taux d'hormones sont rapportés: (poids, volume ou bien nombre d'animaux). Des différences entre castes ont été également montrées qui concernent les ecdystéroïdes. Déjà à l'aide du test biologique Galleria, RÖSELER, (1977) avait trouvé un taux de JH plus élevé dans les prénymphe de reines de *Bombus hypnorum*, tandis que chez *Bombus terrestris* il observait, au contraire, un taux très légèrement plus élevé chez les prénymphe ouvrières.

Pour améliorer notre compréhension des interactions entre déterminisme des castes et activité hormonale, nous avons mesuré les taux de JH et d'ecdystéroïdes circulants pendant le développement prénymphe (c'est à dire depuis le filage du cocon jusqu'à la mue nymphale) des deux castes femelles des deux espèces de Bourdons précitées. Des méthodes radioimmunologiques ont été employées pour déterminer les JH (STRAMBI et al., 1981) et les ecdystéroïdes (DE REGGI et al., 1975) à partir d'un même échantillon d'hémolymphe provenant d'une seule prénymphe.

#### MATERIEL ET METHODES

Bourdons: Chaque colonie est élevée à partir d'une reine et maintenue en cage à 22°-30° C. Un contrôle du couvain est effectué au moins 4 fois par jour pour noter les larves qui commencent à filer, les cocons sont marqués individuellement par des points de couleur.

Hémolymphe: Elle est collectée et son volume mesuré dans un capillaire de verre après incision du vaisseau dorsal et immédiatement congelée. L'hémolymphe de prénymphe proches de la mue nymphale contenant du matériel cellulaire provenant de l'hystolyse des tissus est d'abord centrifugée à 0° C et 6000 RPM.

Extraction: A chaque échantillon d'hémolymphe soit environ 50 à 150 µl suivant la taille des larves on ajoute environ trois fois son volume de méthanol. Après sonication, le mélange est lavé trois fois par de l'hexane. Après chaque centrifugation, l'épiphase hexane est transférée dans un tube de verre. L'hypophase Méthanol-eau lavée trois fois à l'hexane est transférée dans un tube d'Eppendorf et évaporée. Après reprise par du tampon citrate 0.1 M (pH 6.1) et ajout d'un dérivé marqué à 1125 I, les échantillons sont incubés contre des anticorps anti-ecdysone suivant

la méthode de Reggi et al. (1975). Les extraits hexane sont traités par la méthode de Strambi et al. (1981). Après évaporation sous azote, et reprise par du dioxane sulfurique, les échantillons sont incubés à 40°C pendant 16h. de façon à transformer la JH en sa forme diol par rupture du groupement epoxy. Les diols sont repris par l'hexane. Les phases hexane sont lavées par une solution de soude (0,01 N) et déposées sur une plaque de chromatographie en couche mince. La plaque est développée par un mélange hexane/dioxane (7/3) les bandes correspondant à la migration des diols sont éluées par de l'acétone. Cette dernière, diluée à l'eau, est lyophilisée. Le lyophilisat est repris au tampon citrate 0,01 M, dont une aliquote additionnée de dérivé marqué à l'<sup>125</sup>I sera incubée avec des anticorps anti-JH. Après que le dosage ait été effectué, les restes de chaque échantillon de tampon contenant encore de la JH-diols ont été lavés à l'hexane et tous les extraits d'une même espèce ont été mélangés, desséchés puis repris par un mélange acetonitrile/eau (1/1) avant d'être analysés par HPLC sur colonne Merck RP 18 (25 cm/0,4 cm, taille des particules 5µm) avec un gradient linéaire de CH<sub>3</sub>CN/H<sub>2</sub>O (de 45% à 65% en 30 mn) suivi par une purge de CH<sub>3</sub>CN (1 ml/mn pendant 10 mn). Nous avons collecté une fraction par minute soit au total 40 fractions par échantillon (un échantillon pour chaque espèce) qui ont été soumises chacune à un dosage radioimmunologique.

#### RESULTATS

**Bombus terrestris:** (fig. 1 et 2) Le stade prénympgal est chez les ouvrières plus court d'environ 3 heures que chez les reines.

**Ecdystéroïdes:** dans les deux castes le taux des ecdystéroïdes circulants est bas au moment du filage du cocon. Chez les ouvrières, les taux s'accroissent après 10 heures et atteignent un pic à 40 heures. Chez les reines, la montée de la courbe ne commence guère que vers 20 à 30 heures, le pic à lieu après 60 heures. Dans les deux castes, les taux d'ecdystéroïdes retombent abruptement et sont très bas au moment de la mue nymphale.

**JH:** Les variations dans les taux de JH sont très parallèles à celles des Ecdystéroïdes. Chez les ouvrières, le taux commence à s'élever pendant les 10 premières heures et atteint un maximum à 40 heures. Dans l'hémolymphe des reines, la montée est retardée et le pic n'a lieu que vers 60 à 70 heures. Les valeurs des pics sont très voisines chez les ouvrières et les reines.

**Bombus hypnorum:** (Fig. 3 et 4) Le stade prénympgal est plus court que dans l'espèce précédente, mais on trouve également une durée de développement plus longue chez les prénympges de reines que chez les prénympges d'ouvrières.

**Ecdystéroïdes:** Chez les ouvrières le taux des ecdystéroïdes circulants s'élève significativement vers la 7ème heure pour culminer à 30 heures. Chez les reines de cet âge les ecdystéroïdes sont encore en quantité très faible, leur taux ne commence à s'élever que vers 40 heures le pic doit être localisé vers la 50ème heure.

**JH:** C'est dès après le filage du cocon que les taux de JH commencent à s'élever dans les deux castes. La variabilité des mesures individuelles est plus grande que chez *Bombus terrestris* et nous interdit d'attribuer à un âge précis le pic de JH des ouvrières. Par contre, chez les reines, le pic est assez bien localisé après

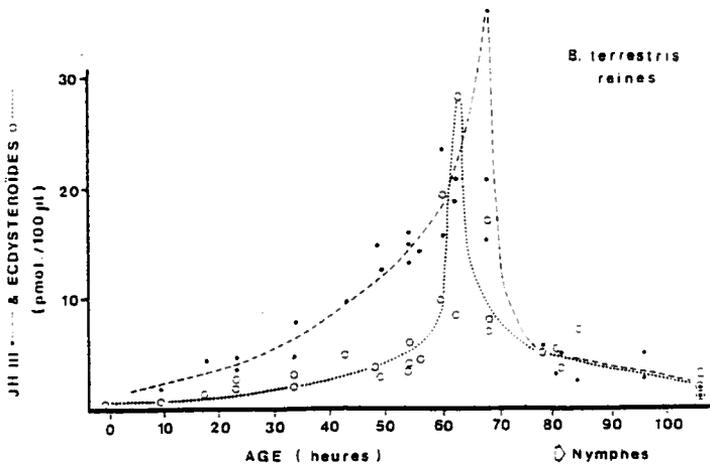


Figure 1: Taux de JH et d'ecdystéroïdes chez les prénymphe de reines de Bombus terrestris

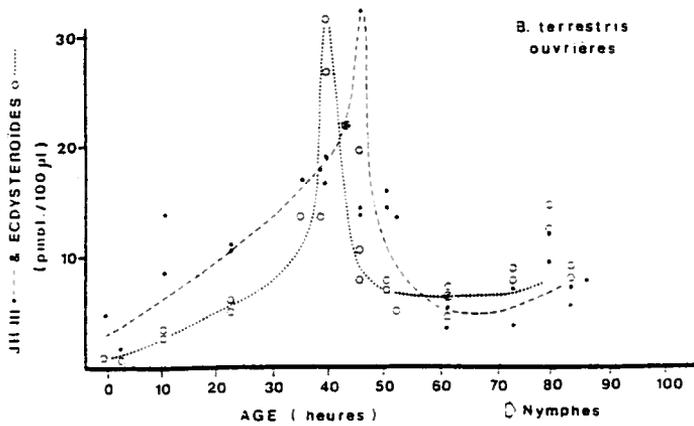


Figure 2: Taux de JH et d'ecdystéroïdes chez les prénymphe d'ouvrières de Bombus terrestris

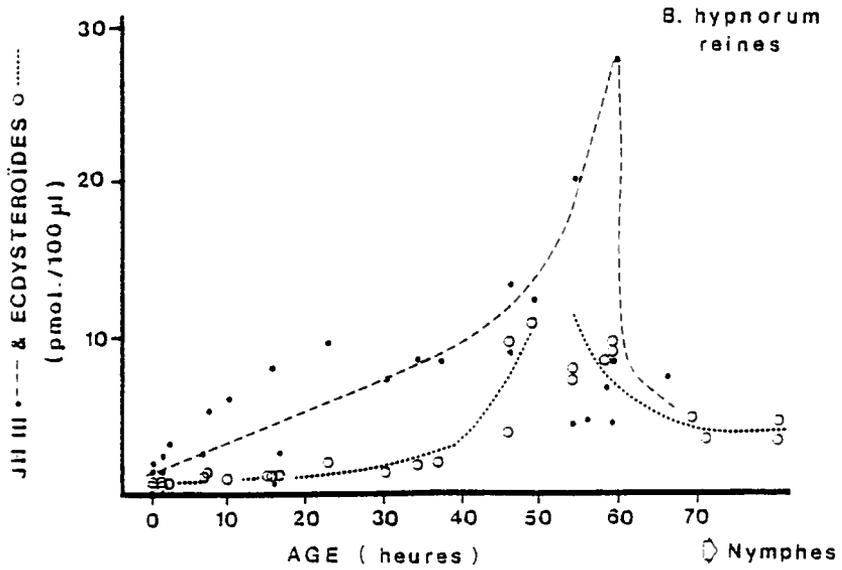


Figure 3: Taux de JH et d'ecdystéroïdes chez les prénymphe de reines de Bombus hypnorum

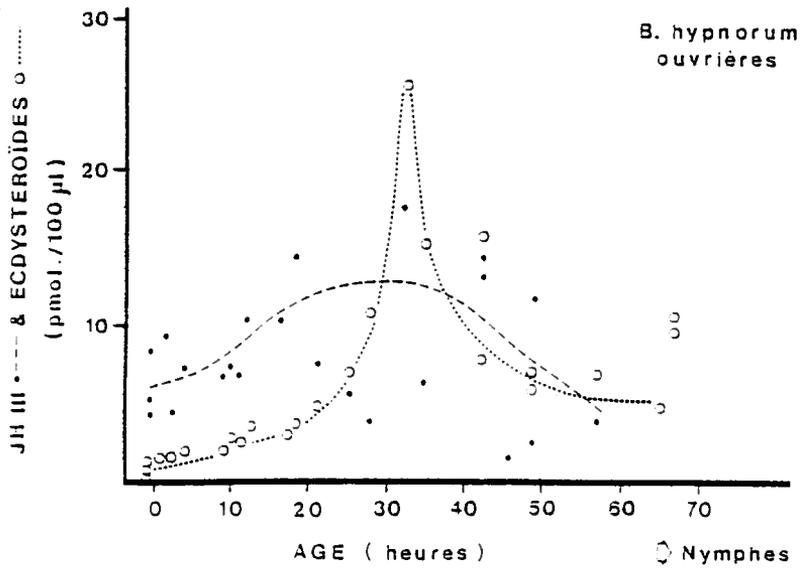


Figure 4: Taux de JH et d'ecdystéroïdes chez les prénymphe d'ouvrières de Bombus hypnorum

50 heures; il est plus tardif et atteint des valeurs supérieures à ce que l'on a pu mesurer chez les ouvrières.

JH et ecdystéroïdes décroissent à la fin du stade dans les deux castes.

#### Caractérisation de la JH de Bombus.

La séparation par HPLC des diols suivie d'une analyse radioimmunologique de toutes les fractions, la comparaison des chromatogrammes ainsi obtenus au chromatogramme témoin où l'on met en évidence les temps de rétention des diols tritiés des JH I, II et III, permettent de caractériser les produits immunoréactifs des deux espèces. La figure 5 montre clairement que les seuls produits immunoréactifs détectés comigrent avec le diol de la JH III (C16). (fig.5).

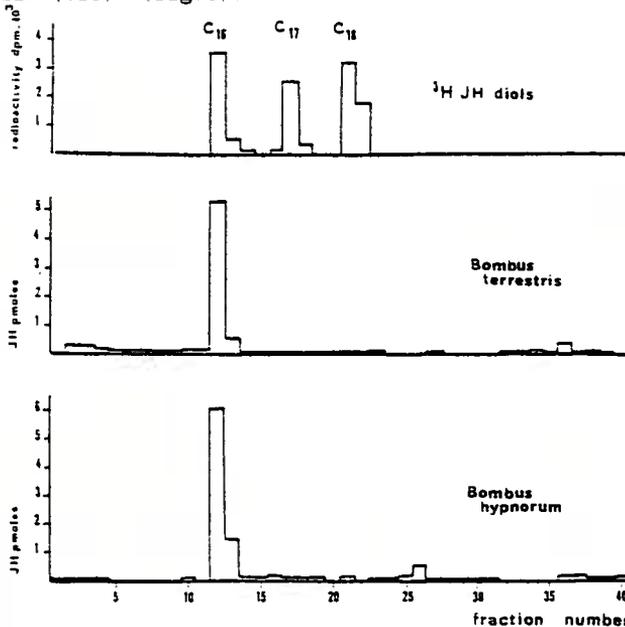


Figure 5: Séparation par HPLC des JH de l'hémolymphe de Bombus terrestris et de Bombus hypnorum. Comparaison avec des marqueurs tritiés chromatographiés dans les mêmes conditions.

Nous n'avons pas détecté d'immunoréactivité dans les fractions comigrant avec les diols de JH de poids moléculaire plus élevé (C17, C18). Le mélange préalable des échantillons provenant pour chaque espèce, des deux castes et prélevés tout au long du stade permet d'affirmer, puisqu'on ne trouve qu'un seul dérivé, qu'aucune différence qualitative n'existe entre les castes ni dans le décours temporel.

Les prénymphe des deux espèces de Bombus étudiées ici ne contiennent donc que de la JH III tant chez les reines que chez les ouvrières.

## DISCUSSION

REMBOLD et HAGENGUTH (1980) par une méthode physico-chimique trouvent la JH III tout au long du développement de l'Abeille. En 1978, LENSKY et al. affirmaient la présence simultanée des JH I et III, leur dosage chez les prénymphe rendait compte de 5 fois plus de JH III que de JH I chez les reines, de 4 fois plus de JH I que de JH III chez les ouvrières. Chez les autres Apidae que sont les Bourdons, nous n'avons décelé que de la JH III. Les taux de JH et d'ecdystéroïdes montrent un pic très net au cours du stade prénympheal des deux castes chez les deux espèces. Les hormones circulantes disparaissent vers la fin du stade. De tels pics précédant la mue nymphale ont été décrits chez les Lépidoptères (LAGUEUX et al., 1976; VARJAS et al., 1976; HSIAO et HSIAO, 1977; MAUCHAMP et al., 1980), chez l'abeille (REMBOLD et HAGENGUTH, 1980) où la décroissance des taux avant la mue nymphale n'a pas été clairement montrée. La signification fonctionnelle de ces pics n'est pas connue.

Dans les deux espèces de Bourdons, il existe des différences dans les variations temporelles des taux de JH et d'ecdystéroïdes. Les taux de JH commencent à augmenter plus tôt que les taux d'ecdystéroïdes tandis que le pic de JH se situe quelques heures plus tard que le pic d'ecdystéroïdes. Dans les deux espèces, les deux hormones varient suivant un schéma très voisin, ce qui indique une coordination très précise entre les hormones dans le développement de la prénymphe.

On ne peut pas comparer ce phénomène avec ce qu'il advient chez l'Abeille car, pendant tout le stade prénympheal, seuls 5 échantillons ont été dosés pour les deux castes par REMBOLD et HAGENGUTH (1980) et un seul point par caste par LENSKY et al. (1978). Chez les Lépidoptères, l'augmentation des ecdystéroïdes précède la retombée des JH. Mais on ne connaît rien sur des concentrations hormonales critiques capables d'induire des différences dans le développement, pas plus qu'on ne sait si le phénomène important est le pic ou l'accroissement qui le précède.

De nos résultats, on peut conclure que l'accroissement du taux de JH pourrait dans un premier temps activer le génome tandis que les ecdystéroïdes entraîneraient la transcription du programme induit par la JH comme cela a été proposé par KRISHNA-KUMARAN (1980). Dans le développement morphogénétique on pense que la JH stimule l'expression des gènes larvaires; dans l'optique de la différenciation des castes, la JH induirait la physiologie reproductrice et le comportement de reine comme l'a montré RÖSELER (1977) pour *Bombus hypnorum*. Des différences spécifiques des castes existent pour les deux hormones. Chez les ouvrières, les taux des deux hormones commencent à augmenter plus tôt que chez les reines et le pic se situe vers le milieu du stade prénympheal, tandis que chez les reines il a lieu environ trente heures plus tard soit vers les 2/3 ou les 3/4 de la durée du stade. Cette différence reflète sans doute un programme temporel spécifique des castes et lié à leur différenciation. Les taux maximum des deux hormones sont du même ordre de grandeur chez les reines et les ouvrières de *Bombus terrestris*. Chez *Bombus hypnorum* le pic de JH est plus élevé chez les reines que chez les ouvrières, ce

qui avait été montré grâce à un test biologique par RÖSELER (1977). Cela pourrait être rapproché du fait que des prénymphe de *Bombus hypnorum* engagées dans la différenciation en ouvrières peuvent être orientées vers la caste reine par l'application de JH (RÖSELER, 1976,1977).

#### Références

- ASENCOT M., LENSKY Y., 1976.- The effect of sugar and juvenile hormone on the differentiation of the female honeybee larvae (*Apis mellifera*) to queens. *Life Sci.*, 18, 693-700.
- COPIJN G.M., BEETSMA J., WIRTZ P., 1979.- Queen differentiation and mortality after application of different juvenile hormone analogues to worker larvae of the honeybee (*Apis mellifera* L.) *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, C 82, 29-42.
- DE REGGI M.L., HIRN M.H., DELAAGE M.A., 1975.- Radioimmunoassay of ecdysone: an application to *Drosophila* larvae and pupae. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 66, 1307-1315.
- DE WILDE J., BEETSMA J., 1982.- The physiology of caste development in social insects. *Adv. Insect Physiol.*, 16, 167-247.
- GOEWIE E.A., BEETSMA J., 1976.- Induction of caste differentiation in the honeybee (*Apis mellifera* L.) after topical application of JH III. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, C 79, 466-469.
- HSIAO T.H., HSIAO C., 1977.- Simultaneous determination of molting and juvenile hormone titers of the greater waxmoth. *J. Insect Physiol.*, 23, 89-93.
- KRISHNAKUMARAN A., 1980.- Reprogramming in insect epidermal cells. Role of hormones. *Int. Conf. on Regulation of Insect Development and behaviour*. Karpacz Poland., 451-462.
- LAGUEUX M., PERRON J., HOFFMANN J.A., 1976.- Ecdysone metabolism and endogenous moulting hormone titre during larval-pupal development in *Choristoneura fumiferana*. *J. Insect Physiol.* 22, 57-62.
- LENSKY Y., BAEHR J.C., AND PORCHERON P., 1978.- Dosages radioimmunologiques des ecdysones et des hormones juvéniles au cours du développement post-embryonnaire chez les ouvrières et les reines d'abeille (*Apis mellifera* L. var. *Ligustica*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 287, 821-824.

- MAUCHAMP B., LAFONT R., PENNETIER J.L., DOUMAS J., 1980.- Detection and quantification of the juvenile hormone I during the post-embryonic development of *Pieris brassicae* L. *Int. Conf. on Regulation of Insect development and Behaviour*, Karpacz, Poland, 199-206.
- REMBOLD H., 1976.- The role of determinant in caste formation in the honeybee. In: "*Phase and caste determination in insects*". Ed. M. LÜSCHER, Oxford., 21-34.
- REMBOLD H., HAGENGUTH H., 1980.- Modulation of hormone pools during postembryonic development of the female honeybee castes. *Int. Conf. on regulation in Insect development and Behaviour*. Karpacz, Poland 427-440.
- RÖSELER P.F., 1976.- Juvenile hormone and queen rearing in Bumblebees. In: "*Phase and caste determination in insects*". ed. M. LÜSCHER, Oxford, 55-61.
- RÖSELER P.F., 1977.- Endocrine control of polymorphism in bumblebees *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 22-23.
- STRAMBI C., STRAMBI A., DE REGGI M.L., HIRN M.H., DELAAGE M.A., 1981.- Radioimmunoassay of Insect juvenile hormones and of their diol derivatives. *Eur. J. Biochem.*, 118, 401-406.
- SUZZONI J.P., PASSERA L., STRAMBI A., 1980.- Ecdysteroid titre and caste determination in the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hym. Form.). *Experientia*, 36, 1228-1229.
- SUZZONI J.P., PASSERA L., STRAMBI A., 1983.- Evolution of ecdysteroids during caste differentiation in the Ant *Plagiolepis pygmaea*. *Physiol. Entomol.*, 8, 93-96.
- VARJAS L., PAGUIA P., DE WILDE J., 1976.- Juvenile hormone titres in penultimate and last instar larvae of *Pieris brassicae* and *Barathra brassicae* in relation to the effect of juvenoid application. *Experientia* 32, 249-251.
- VELTHUIS H.H.W., VELTHUIS-KUPPELL F.M., 1975.- Caste differentiation in a stingless bee *Melipona quadrifasciata* Lep. influenced by juvenile hormone application. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. C* 78, 31-34.
- WIRTZ P., 1973.- Differentiation in the honeybee larvae. *Meded. Landbouwhogeschool*, Wageningen, 73-75.



## INDEX DES AUTEURS

- Abraham 19-20-21-22  
 Aktac 56  
 Amante 30  
 Anderson 3  
 Asencot 205-239  
 Ataya 24  
  
 Balazuc 142-144  
 Barbault 185  
 Barbero 171  
 Baroni- Urbani 56  
 Bathelier 234  
 Barthes 171  
 Bausewein 122  
 Bazire-Denazet 123  
 Beams 123  
 Beck 122  
 Beetsma 205-239  
 Bernard 151-175-176  
 Bernstein 55  
 Bibikoff 142  
 Bier 223  
 Bigley 30  
 Billen 98-121  
 Blum 11-12-15  
 Boch 203  
 Bodenheimer 183  
 Bodot 183  
 Bonavita-Gougourdan 27-28  
 Bondroit 172  
 Bossart 185  
 Bouillon 234  
 Brian 30-34-37-223  
 Bridges 123  
     123  
 Brothers 7  
 Brown 40-151  
 Brun 45  
 Buka 39  
 Buren 10  
 Buschinger 142-144-195  
  
 Caillet 171  
 Calow 182  
 Cammaerts 73-74-215  
     -Weulersse 131-132  
 Causters 88-151  
 Champagne 31-58-64-113-114  
 Charnov 134-185  
 Charoin 38  
  
 Chauvin 133-195-203  
 Cherix 13  
 Cherrett 80-84  
 Clark 168  
 Coglitore 73-74-215  
 Collins 183  
 Copijn 239-240  
 Cramer 79  
 Crewe 10  
 Crozier 7  
  
 Darchen 3- 205  
 Darlington 183-185  
 Daumer 45-46  
 Davidson 55  
 De Geyter 12  
 Dejean 39-40-88  
 Delage 49  
 Delage-Darchen 123-137-205  
 Delalande 49  
 Deibecque 206  
 Deleurance 35  
 Deligne 184  
 Delye 167  
 Denebourg 19-31-64-113-114-116  
 De Reggi 240  
 Devaux 169  
 De Vroey 70  
 De Wilde 239  
 Dlussky 153  
 Donisthorpe 142-195  
 Dubuc 57  
 Du Merle 171-172  
 Duouy 38  
  
 Eldmann 131-132-137  
 Emerson 185  
 Emmert 122-123  
 Ennard 67  
 Espadaler 141-142-144-173  
 Evans 158  
 Evesham 73  
  
 Febway 79  
 Fennan 30  
 Fielde 58  
 Fischer 182  
 Flanders 223  
 Fletcher 5-11-12-14-15  
 Fluri 207  
  
 Forel 58-68-155-157  
 Fournier 205  
 Francoeur 144  
 Free 3  
 Fresneau 45-75-87-88-110  
  
 Gadgil 185  
 Gautier- Hion 56  
 Gentry 162-168-169  
 Gerret 93  
 Glancey 30  
 Goewie 239  
 Golley 162-168-169  
 Gösswald 176-234  
 Grassé 183-234  
  
 Hagenguth 205-207-240-245  
     182  
 Hamilton 35-36  
 Haskins 46  
 Hemming 10  
 Hemstadt 123  
 Hill 234  
 Hlldobler 3-24-46-65-212  
 Holt 161-162  
 Horel 105  
 Hortsman 161-162-163  
 Houston 186  
 Hsiao 245  
 Huber 3  
 Hugues 184  
  
 Jaisson 70-80  
 Jander 45-46  
 Julita 105  
  
 Kaiser 234  
 Kalsnoven 183  
 Kanika 39  
 Kaudevitz 70  
 Kermarrec 79  
 Kerr 3  
 Kerner 229  
 Krafft 105  
 Krebs 135  
 Krishnakumaran 245  
     122  
  
 Lachaud 107-110  
 Laqueux 245

Lavigne 169  
 Lebrun 139  
 Le Masne 80  
 Le Moli 80  
 Lenoir 24-49-80  
 Lensky 6-203-204-205-239  
 240-245  
 Lepage 181-183-184-185  
 Le Roux A. 20  
 Le Roux G. 20  
 Leuthold 6-183  
 Lindauer 58  
 Lofgren 10  
 Lorber 144  
 Luquet 172  
 Lüscher 8  
  
 Mac Arthur 185  
 Mac Farland 186  
 Maiato 80  
 Mallet 79  
 Mann 68  
 Maschwitz 108  
 Masens 39  
 Mathot 234  
 Mauchamp 245  
 Mazet 171  
 Maynard-Smith 182  
 Menozzi 137  
 Mercier 211  
 Meudec 20-57-58-80-84  
 Michener 7  
 Miller 169  
 Miranda 58-65  
 Möglich 24  
 Morel 27-28-29  
 Moss 185  
 Mühlenberg 108  
  
 Micolis 118  
 Noirot 183-184-185-186-234  
 Nsudi 39  
 Nutting 183  
  
 Oster 182-183-184  
 Otto 86  
 Owen 123  
  
 Pardi 8-95  
 Parro 115  
 Passera 87-88-108-219-220-223  
 Passetti 80  
 Pasteels 19-21-31-113-114  
 184-233  
  
 Pearson 177  
 Perna 98  
 Perrins 185  
 Peru 141  
 Petersen 169  
 Petersen-Braun 223  
 Peusens 121  
 Pianka 185  
 Piccioli 98  
 Pisarski 153  
 Plateaux 3-133-138-141-191  
 195-196  
 Plateaux-Quenu 225  
 Pratte 93  
 Prigogine 118  
  
 Quennedy 123  
  
 Raigner 45-46-152  
 Réaumur 3  
 Rembold 205-207-240-245  
 Rissing 55  
 Robinson 80-84  
 Roger 153-169  
 Roisin 233  
 Röseler I. 239  
 Röseler P.F. 239-245-246  
 Rosengren 162  
 Ruttner 8  
 Rutz 207  
  
 Sakagami 8  
 Schmidt 123  
 Schoener 184  
 Seurat 132  
 Shearer 203  
 Sibly 184  
 Siebert 183-185  
 Siegel 22-235  
 Silva 8  
 Sladetzki 204  
 Smeeton 88-91  
 Sokolowski 144  
 Solignac 193  
 Staar 7  
 Stearns 185  
 Stein 123  
 Stoewesand 142-144  
 Stradling 162  
 Strambi A. 206-235  
 Strambi C. 239-240  
 Stumper 68  
 Sudd 45-46  
 Suzzoni 219-240  
  
 Swain 70  
  
 Thorne 234  
 Tinaut Ranera 177  
 Topoff 65  
 Townsend 182-184  
 Trezel 105  
 Tropmair 80  
 Tshinkel 80  
 Tulloch 123  
 Turilazzi 98  
  
 Van Boven 152  
 Van Frausum 161  
 Varjas 245  
 Velthuis 10-239  
 Velthuis-Kluupel 239  
 Verhaegne 31-32-113-114  
 116  
 Vinson 80  
  
 Wash 80  
 Weber 68-108  
 Weir 20-88-91  
 Wellenstein 157  
 West-Eberhard 8-93-94-95  
 96-99-102  
 Wheeler 55-68-70-131-132  
 138  
 Wiegert 169  
 Willer 14  
 Wilson 6-7-46-65-108-113  
 151-152-182-183  
 184-185-212  
 Wirtz 205-240  
 Wisniewski 144  
  
 Zylberberg 123

## INDEX ESPECES-MOTS-CLES

- Abdomen 142  
 Acantholepis 157-159  
 A. frauenfeldi 157-158-159  
 Acides 203  
 Acromyrmex 79  
 A. octopinosus 79-80-84  
 A. hystrix 80-84  
 Acrocoelia 131-137  
 Activité individuelle 19-87  
     113  
     - de récolte 225  
 Activation sélective 107  
 Age 57-205  
 Agrégation 73  
 Agressivité 73-98  
 Alcane 203  
 Alcools 203  
 Alimentation 105  
 Anomma 152-150  
 Anoplotermes 234  
 Apnaenogaster 157  
 A. subterranea 156  
 Apis 5-205-240-245  
 A. mellifica 3-203  
 A.a. adansoni 3  
 A.a. cadensis 5-8  
 A.a. ligustica 3  
 Approvisionnement 57  
 Araignées 105  
 Atopogyne 137  
 Atta 79-123  
 A. cephalotes 30-84  
 Attines 79  
 Attractivité des larves 79  
  
 Biomasse 167  
 Bois mort 191  
 Biotope 191  
 Bomus 7-239  
 B. hyporum 239  
 B. terrestris 239  
  
 Camponotus 16-67-153-157  
 C. abdominalis 57-69  
 C. aethiops 122-129  
 C. cruentatus 156  
 C. lateralis 122-123  
 C. ligniperda 3  
 C. senex 57-69  
  
 C. socius 65  
 C. sp. 67-69  
 C. sylvaticus 156  
 C. thoracicus 157  
 C. vagus 27  
 Castes 5-87  
 Cataglyphis 151-152-153-155  
     159  
 C. adenensis 155  
 C. albicans 151-153-154-155  
     157  
 C. bicolor 153-157-158-159  
 C. bombycina 151-153-155  
 C. cursor 153  
 C. emmae 153  
 C. halophila 153  
 C. lucasi 153  
 C. nodus 122-126-128  
 Cellules sécrétrices 123  
     - royales 205  
 Cephalotermes rectangularis  
     185  
  
 Climat 171  
 Coalescence 143  
 Coeloces 105  
 C. terrestris 105  
 Cohésion sociale 59  
 Colobopsis 152  
 Colonies mixtes 57  
     - orpnelines 5-73-233  
 Compétition trophique 70  
 Comportement agressif 5-27  
 Consommation 157  
 Contacts antennaires 34-39  
 Crematogaster 131-132-157  
 C. suberti 137  
 C. nivali v. luctosa 137  
 C. scutellaris 131-133-137  
 Croissance 131  
 Cuciternes 40-234  
 C. fungifaber 135  
  
 Dactylurina 207  
 Défécation 134  
 Degré de parenté 35-102  
 Délétions 143  
 Déménagement 19-57  
 Densité population 151  
 Dents 139  
 Déterminisme castes 205-219  
  
 Diagramme séquentiel 31  
 Digestion 140-184  
 Oigynie 225  
 Oïois 172  
 Diplorhoptum pygmaeum  
     156  
 Dispersion de jeunes 105  
 Distance phylogénétique  
     67  
 Distribution de nourri-  
     ture 57-184  
 Dolichoderus 152  
 Domestiques 89  
 Dominance 38  
 Dosages radioimmuno-  
     logiques 205-239  
  
 Ecdystéroïdes 239  
 Échantillonnage 161  
 Éclairement 191  
 Ecologie 171-181  
 Ectatomma 197-110  
 E. ruidum 107-108-110  
 Émigration 57-236  
 Eohestia 133  
 Epigastroschisis 143  
 Epirmyrma 142  
 Équesimessor 157  
 Équilibre démographique  
     191  
 Ergatoplasme 123  
 Espèces voisines 191  
 Essaimage 191  
 Ethnogramme 38  
 Évolution 107  
 Evylaeus taiceatus 225  
 Exploitation du milieu  
     49-57  
 Exploration 21-53  
  
 Fécondité 211  
 Femelle auxiliaire 225  
 Fondation 35-131-237  
 Forêt 191  
 Formica 49-50-55-56-80  
     142-144-151-152  
     153-159-223  
 F. punicularia 122-125  
 F. fusca 122-129-156  
 F. gagates 156

- F. polyctena* 88-161  
*F. pratensis* 122-126  
*F. rufa* 80-155  
*F. rufibarbis* 52  
*F. sanguinea* 88-124  
 Formicinae 67-68-123-141  
 Fourmis champignonistes 79  
   - d'Argentine 153  
   - du pharaon 223  
   - moissonneuses 167  
 Fourrageuses 87-107  
  
 Gelée royale 205  
 Gésier 139  
 Glandes d'Arnhart 204  
   - labiales 205  
   - propiaryngiennes 123  
  
 Halictinae 225  
*Halictus ligatus* 229  
*H. maculatus* 229  
*Harpagoxenus sublaevis* 143-148  
 Héliométrie 143  
 Hémolymph 205-240  
 Hétéromorphose 143  
 Hibernation 219  
 Hiérarchie 99-216-225  
 Hormone juvénile 205-239  
  
 Idiosyncrasie 19  
 Imprégnation 69  
 Inactivité 19-88  
 Inspection tactile 79  
 Inversion gastrale 144  
 Interactions sociales 68  
*Iridomyrmex* 157-159  
*I. humilis* 153-156  
  
 Kaloterms 139-140  
*K. flavicollis* 8-139-185  
  
 Larves 79  
   *L.* à expansions latérales 131  
*Lasioglossum* 7  
*Lasius* 153-156-171-172  
*L. alienus* 156-171-174-175  
   176-177  
*L. flavus* 11-124  
*L. f. nearcticus* 124  
*L. fuliginosus* 124  
*L. niger* 45-80-171-172-174  
   175-176-177  
*Leptogenys-ocellifera* 108  
*Leptochoeracini* 141-144  
  
*Leptochoerax* 115-141-142-151  
   152-171-191  
*L. grouvellei* 171-172-173  
*L. krausseii* 144-148  
*L. maurum* 142-146  
*L. muscorum* 143-144  
*L. niger* 171-172-173-174  
*L. nigriceps* 143-148  
*L. nylanderii* 141-142-143-144  
   148-155-191  
*L. parvulus* 142-143-148-191  
*L. tubero-interruptus* 142  
*L. tristis* 143  
*L. unifasciatus* 117-142-143  
   146-148  
 Lever du soleil 191  
  
*Machaeromyrma* 153  
*Macrotermes* 6  
*M. michaelsoni* 183-185  
 Manipulation parentale 5  
 Marquage territoire 39  
*Melipona* 205  
 Mémoire 39-73  
 Mésoclimat 191  
*Messor* 49-50-51-52-55-56  
   151-156-167-169  
*M. barbara* 151-152-167-168  
*M. capitatus* 152  
*M. sanctus* 167-168  
*M. structor* 40-50-52-56  
 Microscopie à balayage 139  
 Modèles mathématiques 23-31  
   113-181  
  
*Monocombus* 153  
 Monogynie 5-215-225  
*Monomorium chobauti* 157  
*M. salomonis* 156-158  
*M. subopacum* 157-158  
 Mont Ventoux 171  
 Moronologie 123  
*Mycotoxora* 143-144  
*Myrmecocystus* 45  
*Myrmica* 45-73-84-88-91  
   156-223  
*M. rupea* 19-20-45-73-75  
   80-87-88-91  
 Myrmicinae 141  
  
*Nasutitermes* 233  
*N. corniger* 185  
*N. princeps* 233  
*Neivamyrmex nigrescens* 58  
*Neoponera* 87  
  
 Odeur de la colonie 70-79  
   - de la nourriture 107  
   - de l'espèce 79  
   - des larves 79  
   - des reines 73  
*Odontomachus* 39-40-45  
*O. troglodytes* 45-46  
*Oecophylla* 46  
*O. longinoda* 65  
 Oeufs 219  
 Ombrage 191  
 Ontogenèse 27  
 Oophagie 94  
 Optimisation 181  
 Orientation 39  
 Ovaires 87  
 Oxygène 137  
  
*Pachychondyla* 87  
*P. apicalis* 45-88  
*P. obscuricornis* 88-88-91  
*Paracapritermes* 234  
 Perception de la pente 41  
*Pericapritermes* 234  
*Pheidole* 142-152-156  
   219  
*P. pallidula* 152-155-219  
 Pheromone royale 5  
 Philopatrie 99  
 Phylogénie 93  
 Physogastrie 233  
*Plagiolepis* 171-211  
*P. pygmaea* 67-122-171  
   177-212  
*P. schmitzi* 177  
*P. vindobonensis* 172-177  
   178  
 Plasticité comporte-  
   mentale 107  
 Pléométrie 5  
*Pogonomyrmex* 55  
*P. badius* 168  
*P. occidentalis* 169  
*Polistes* 7-93-97  
*P. foederatus* 98  
 Polygynie 5-93-211-233  
 Polyéthisme 19-27-67  
 Polymorphisme 233  
   - ovarien 97  
 Pondeuse principale 225  
*Ponera eduardi* 80  
*Ponerinae* 39-40-107  
 Ponte 5-219  
 Pourvoyeuses 39

- Prédation 39  
 Prénymphes 239  
 Privation sociale 27  
 Productivité 167  
 Proventricule 139  
 Pseudomyrmex ferruginea 67-69  
 Pseudomyrmecinae 57-68  
 Pulvillus 139  
  
 Récolte alimentaire 49  
 Reconnaissance chimique 79  
     - visuelle 79  
 Recrutement 31-57-107-113  
 Régulation sociale 73  
 Reines 73-219  
 Reines vierges 5  
 Relations sociales 57  
 Repères topographiques 42  
 Reproduction 181  
 Réticulitermes 139-140  
 R. lucifugus 139-140  
 R. santonensis 139-140  
 Retour au nid 39  
 Rhytidoponera 46  
 Rôles 5  
 Rythme circadien 49  
  
 Sélection de parentèle 5-33  
 Séquences comportementales 31  
 Serviformica 152  
 Seuil pondéral discrimination  
     sexes 225  
 Sexués remplacement 233  
 Soigneuses 37  
 Sol 171  
 Solenopsis 5  
 S. invicta 5-10-30  
 Steope 167  
 Survivone 203  
  
 Tapinoma 57-115-152-157-159  
 T. erraticum 31-57-58-65-80  
     34-117-153-156  
 T. simrothi 153-156-157  
 Taxonomie 171  
 Temothorax recedens 38  
 Température 191  
 Tératologie 141  
 Termes 234  
 Territoire 107  
 Tête 142  
 Tetragynie 225  
 Tetramorium 49-50-55-56  
     115-170  
  
 T. caespitum 50-52-113-115-116  
 Thorax 142  
 Toilettage 69  
 Transport de couvain 21-69  
 Trigona 205  
 Trophallaxie 27-69  
 Tube digestif 140  
  
 Ultrastructure 123  
  
 Valeur sélective 185  
 Végétation 171  
 Vie grégaire 105  
 Vitesse déplacement 151