

Dimanche 31 août

A partir de 17h Accueil des participants
 Apéritif de bienvenue

Lundi 1^{er} septembre

9h00-10h00 Ouverture du congrès, interventions des organisateurs et du président de la Section Française.

Jacques M. Pasteels : entre science et humanisme

P. Marage, doyen de la Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles

J.C. Verhaeghe, Université de Mons-Hainaut et Université Libre de Bruxelles

D. Dalozé, Université Libre de Bruxelles.

ÉCOLOGIE MOLÉCULAIRE, GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS ET STRATÉGIES REPRODUCTRICES

Modérateur : Aron Serge

10h00-11h00 **Séance plénière: Vargo Edward L. - North Carolina State University (USA)**
Molecular ecology of termites: from breeding systems to colony spatial organization. **p.9**

11h00-11h30 PAUSE CAFÉ + SÉANCE POSTERS

11h30-11h45 **Debout Gabriel**, Provost E., Renucci M., Tirard A., Schatz B. & McKey D.
Structure génétique, apparemment et stratégies reproductrices à l'échelle d'une population chez *Cataulacus mckeyi*, une fourmi à plante. **p.10**

11h45-12h00 **Fournier Denis**, Aron S. & Keller L.
Partage de la reproduction entre reines chez une fourmi facultativement polygyne, *Pheidole pallidula*. **p.11**

12h00-12h15 **Pearcy Morgan**, Allard D. & Aron S.
High level of polyandry in the ant *Cataglyphis cursor*. **p.12**

12h15-12h30 **Rodrigues da Hora Riviane**, Poteaux C., Delabie J., Fénéron R., Doums C. & Fresneau D.
Stratégies reproductrices et parasitisme social chez la fourmi ponerine *Ectatomma tuberculatum*. **p.13**

12h30-14h00 REPAS À L'AUBERGE ET TEMPS DE DISCUSSION

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE : ASPECTS THÉORIQUES ET EXPÉRIMENTAUX (1)

Modérateur : Pasteels Jacques M.

- 14h00-14h15 **Roisin Yves**
Comment expliquer l'évolution de sex ratios spécialisés chez les fourmis ? Une alternative à l'hypothèse des asymétries de parenté. **p.14**
- 14h15-14h30 **Wenseleers Tom**, Ratnieks F., de F. Ribeiro M., de A. Alves D. & Imperatriz-Fonseca V.L.
Bees cheat on caste fate: dwarf queen production in the stingless bee *Schwarziana quadripunctata*. **p.15**
- 14h30-14h45 **Gobin Bruno**
Do caste dimorphism and colony size influence the reproductive conflicts in ants? **p.16**
- 14h45-15h00 **de Menten Ludivine**, Cremer S., Heinze J. & Aron S.
Biais adaptatif du sex-ratio primaire en réponse à la compétition sexuelle chez la fourmi *Cardiocondyla obscurior*. **p.17**
- 15h00-15h15 **Chaline Nicolas**, Martin S.J. & Ratnieks F.L.W.
Absence de reproduction des ouvrières dans une colonie sans reine d'abeilles (*Apis mellifera*). **p.18**
- 15h15-15h30 **Fjordingstad Else**
La sélection individuelle dans un contexte de socialité - la fitness des individus sexués chez la fourmi *Lasius niger*. **p.19**
- 15h30-16h00 PAUSE CAFÉ + SÉANCE POSTERS

BIO-DIVERSITÉ ET CONSERVATION

Modérateur : Casevitz-Weulersse Janine

- 16h00-16h15 **Kutnik Magdalena**, Uva P., Brinkworth L. & Bagnères A.-G.
Relations phylogénétiques et traits d'histoire évolutive de deux espèces de termites du sud-ouest européen. **p.20**
- 16h15-16h30 **Leponce Maurice**, Missa O. & Delabie J.H.C.
Performance d'estimateurs de la richesse spécifique d'un assemblage de fourmis des litières. **p.21**
- 16h30-16h45 **Theunis Laurence**, Gilbert M. & Leponce M.
Effets du micro-habitat sur l'assemblage des fourmis des litières dans une forêt sèche naturellement morcelée du Chaco argentin. **p.22**

- 16h45-17h00 **Delsinne Thibaut**, Leponce M., Roisin Y.
Etude des recouvrements temporel et spatial lors du fourragement au sein d'une communauté de fourmis des litières forestières dans le Chaco sec paraguayen. **p.23**
- 17h00-19h00 **SÉANCE POSTERS + APÉRITIF DE TRAVAIL** (TABLES RONDES, ...)
- 18h30-19h00 **Conseil de l'UIEIS** (délégués uniquement)

| |
|--------------------------|
| Mardi 2 septembre |
|--------------------------|

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE : ASPECTS THÉORIQUES ET EXPÉRIMENTAUX (2)

Modérateur : Le Conte Yves

- 9h00-10h00 **Séance plénière : Giurfa Martin**, Deisig N., Sandoz J.-C.
Université de Toulouse III (France)
Odour processing and learning by a honeybee brain. **p.24**
- 10h00-10h15 **Macquart David & Beugnon G.**
L'apprentissage de routes familières chez la fourmi néotropicale *Gigantiops destructor*. **p.25**
- 10h15-10h30 **Roche Nadège**
Apprentissage de routes et orientation spatiale chez un insecte sur un support en 3 dimensions. **p.26**
- 10h30-11h00 PAUSE CAFÉ + SÉANCE POSTERS

ÉCOLOGIE CHIMIQUE

Modérateur : de Biseau Jean-Christophe

- 11h00-11h15 **Chaffiol Antoine**, Pham-Delègue M.-H. & Laloi D.
Olfactory orientation of honeybees (*Apis mellifera*) in a wind tunnel. **p.27**
- 11h15-11h30 **D'Ettoire Patrizia**, Heinze J. & Ayasse M.
Does she smell like a queen? Chemoreception of a cuticular hydrocarbon signal in the ponerine ant *Pachycondyla inversa*. **p.28**
- 11h30-11h45 **Lommelen Els**, Johnson C.A., Gobin B. & Billen J.
Chemical communication during reproductive conflicts in *Gnamptogenys*. **p.29**
- 11h45-12h00 **Servigne Pablo**, Corbara B., Cerdan P., Orivel J. & Dejean A.

L'Association entre la fourmi *Azteca chartifex* Forel (Dolichoderinae) et la guêpe *Polybia rejecta* (L.) (Vespidae, Polistinae) en Guyane Française. **p.30**

12h00-12h15 **Chouvenc Thomas**, Robert A. & Bordereau C.
L'enterrement des cadavres chez le termite champignoniste, *Pseudacanthotermes spiniger* (Termitidae, Macrotermitinae). **p.31**

12h15-12h30 **Lenoir Jean-Christophe**, Mercier J.-L. & Lenoir A.
Stratégie de reproduction chez *Cardiocondyla elegans*. **p.32**

12h30-14h00 REPAS À L'AUBERGE ET TEMPS DE DISCUSSION

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE : ASPECTS THÉORIQUES ET EXPÉRIMENTAUX (3)

Modérateur : Errard Christine

14h00-14h15 **Maeder Arnaud**, Bagnères A.G. & Cherix D.
Chémotaxonomie au sein du groupe *Formica rufa*: *F. lugubris* vs *F. paralugubris*. **p.33**

14h15-14h30 **Freitag Anne**, Maeder A. & Cherix D.
Habitat de deux espèces jumelles de fourmis des bois: modéliser pour mieux comprendre. **p.34**

14h30-14h45 **Marlier Jean-François**, Schatz B. & de Biseau J.-C.
Agressivité intraspécifique chez la fourmi *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera: Myrmicinae). **p.35**

14h45-15h00 **Schatz Bertrand** & Hossaert-McKey M.
Les fourmis capturant les parasites protègent le mutualisme figuiers – pollinisateurs. **p.36**

15h00-15h15 **Roux Estelle** & Korb J.
Augmentation du succès reproducteur des colonies de termites primitifs grâce aux soldats. **p.37**

15h15-15h30 **Dechaume François-Xavier**, Decourtye A., Pons O., Pham-Delègue M.-H.
Modélisation statistique de la survie chez les insectes sociaux. **p.38**

15h30-16h00 PAUSE CAFÉ + SÉANCE POSTERS

16h00-20h00 **TEMPS LIBRE** (VISITE DE BRUXELLES-CENTRE, DISCUSSIONS, ...)

20h00 **BANQUET**

Mercredi 3 septembre

DIVISION DU TRAVAIL ET MÉCANISMES DE L'ORGANISATION SOCIALE (1)

Modérateur : Gobin Bruno

Remise du prix du POSTER-UIEIS 2003

- 9h00-10h00 **Séance plénière : O'Riain Justin** - *University of Cape Town (South Africa)*
Putting the backbone into animal sociality: meerkats and mole-rats and their
relevance to social insect research. **p.39**
- 10h00-10h15 **Lenoir Alain**, Renault J., Boulay R., Cerdá X. & Ichinose K.
La fission avec réorientation du couvain, un mode original de reproduction
chez les fourmis. **p.40**
- 10h15-10h30 **Denis Damien**, Pezon A. & Fresneau D.
Polydomie, répartition des individus et investissement reproducteur chez
l'espèce monogyne arboricole, *Pachycondyla goeldii*. **p.41**
- 10h30-11h00 PAUSE CAFÉ + SÉANCE POSTERS

DIVISION DU TRAVAIL ET MÉCANISMES DE L'ORGANISATION SOCIALE (2)

Modérateur : Lenoir Alain

- 11h00-11h15 **Sempo Gregory & Detrain C.**
Différences interspécifiques du répertoire des castes au sein du genre
Pheidole : effet de la taille de l'échantillonnage. **p.42**
- 11h15-11h30 **Alaux Cédric**, Jaisson P. & Hefetz A.
Régulation du conflit reine - ouvrière chez le bourdon *Bombus terrestris*
(Hymenoptera : Apidae) : une reine pace maker ? **p.43**
- 11h30-11h45 **Molet Mathieu**
Modélisation de la longueur de la hiérarchie chez les fourmis sans reine à
plusieurs gamergates: exemple de *Rhytidoponera confusa*, une fourmi Ponérine
australienne. **p.44**
- 11h45-12h00 **Pezon Antoine**, Denis D., R. Hora R., Cerdan P., Valenzuela J. & Fresneau D.
Place de la reine dans la séquence d'émigration de colonies de ponérines. **p.45**
- 12h00-12h15 **Leoncini Isabelle & Le Conte Y.**
Inhibition de contact exercée par les butineuses sur le développement
comportemental des ouvrières émergentes chez *Apis mellifera* L. **p.46**

12h15-12h30 **Cammaerts Marie-Claire**
Le conditionnement opérant chez une fourmi. **p.47**

12h30-14h00 REPAS À L'AUBERGE ET TEMPS DE DISCUSSION

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE : ASPECTS THÉORIQUES ET EXPÉRIMENTAUX (4)

Modérateur : Rasmont Pierre

14h00-14h15 **Niculita Hélène**, MacDonald-Comber Petétot J. & Billen J.
Morphologie comparée des glandes situées dans la tête des différentes castes de *Lasius niger*. **p.48**

14h15-14h30 **Portha Stéphane**, Deneubourg J.-L. & Detrain C.
Régulation intranidale du recrutement alimentaire : effets de la nature de la nourriture et de la présence de couvain. **p.49**

14h30-14h45 **Lefebvre Diane**, Pierre J., Outreman Y., Pierre J.-S.
Règle de départ chez le bourdon *Bombus terrestris* : analyse par le modèle des risques proportionnels de Cox. **p.50**

14h45-15h00 **Dussutour Audrey**, Deneubourg J.-L. & Fourcassié V.
Influence du suivi de bord dans la sélection d'un chemin chez la fourmi *Lasius niger*. **p.51**

15h00-15h15 Larras F. & **Fourcassié Vincent**
Le comportement de suivi de bord chez la fourmi *Lasius niger* : un comportement de protection ? **p.52**

15h15-15h30 **Pierre Jacqueline**, Lefebvre D., Roullé N., Pierre J.-S.
Distribution libre idéale du bourdon *Bombus terrestris* en serre. **p.53**

15h30-16h00 PAUSE CAFÉ + SÉANCE POSTERS

16h00-17h00 **RÉUNION DE L'UIEIS (TOUS LES MEMBRES)**

17h00 **Allocution de clôture du congrès**

Liste des communications affichées

- Alaux Cédric**, Savarit F., Jaisson P. et Hefetz A.
 Conflit reine - ouvrière chez le bourdon *Bombus terrestris* (Hymenoptera : Apidae) : qui produit les mâles ? p.54
- Allard Diane**, Børgesen L. & Billen J.
 Transfert du sperme chez la fourmi. p.55
- Amé Jean-Marc**, Rivault C., Jeanson R. & Deneubourg J.-L.
 Un modèle d'agrégation basé sur la reconnaissance d'odeur chez un insecte présocial (*Blattella germanica*). p.56
- Baratte Sébastien & Peeters C.**
 Mise en évidence d'une fonction sociale des *gemmes* dans le genre *Diacamma*. p.57
- Bobbaers An**, Allard D., Børgesen L., Billen J., Gobin B.
 Male mating strategy in *Monomorium pharaonis*. p.58
- Bourillot Mathieu**, Robert A., Conrad N., Bernard G., Carmignac D. et Bordereau C.
 Spécificité des pistes de récolte chez les Macrotermitinae (Isoptera). p.59
- Cammaerts Marie-Claire**
 Evaluation de la distance parcourue chez une fourmi. p.60
- Casteels Jeroen**, Ito F., Billen J., Gobin B.
 Queen policing of worker reproduction in the ant *Lordomyrma* sp. p.61
- Cournault Laurent & Peeters C.**
 Une hiérarchie de dominance chez *Diacamma* sp. de Nilgiri ? p.62
- Dischinger Christel**, Freitag A. & Cherix D.
 Habitat de *Formica pratensis*: plasticité ou régression ? p.63
- Dronnet Stéphanie**, Vargo E.L., Wehbi V. & Bagnères A.-G.
 Analyse de la structure génétique coloniale des termites souterrains : comparaison de *Reticulitermes santonensis* et *R. flavipes* en milieu naturel . p.64
- Durier Virginie**, Graham P. & Collett T.S.
 Comment les fourmis *Formica Rufa* L. utilisent-elles les repères visuels pour atteindre un site alimentaire ? p.65
- Eelen Dieter**, Billen J. & Børgesen L.W.
 Morphological comparison of the exocrine head glands of *Monomorium pharaonis* with respect to age and mating status. p.66
- Hamidi Rachid**, Aron S. & de Biseau J.C.
 Le profil d'hydrocarbures cuticulaires signale-t-il la présence d'une reine fécondée chez la fourmi *Camponotus lateralis* ? p.67

- Ndiaye A.B., **Han Sun Heat** & Rouland-Lefèvre C.
Attaque des arbres fruitiers par les Termites (Isoptera) en Casamance (Sénégal). **p.68**
- Hites Nathalie**, Neto J.D.R., Lavor M.T.F.C., Filho P.A.A., Quinet Y. & de Biseau J.C.
Caractérisation de la myrmécofaune du sol dans une forêt humide d'altitude du "Nordeste" brésilien. **p.69**
- Iserbyt Stéphanie**, Durieux E.-A. & Rasmont P.
La faune des bourdons (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus* Latr.) de la Vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales). **p.70**
- Marchand Philippe & **Lenoir Alain**
Le dimorphisme des reines dans une société de *Manica rubida* : polymorphisme de dispersion ou parasitisme social ? **p.71**
- Leoncini Isabelle** & Rivault Colette
Agrégation et hydrocarbures cuticulaires chez la blatte *Periplaneta americana* L. **p.72**
- Leponce Maurice**, Theunis L., Delabie J. & Roisin Y.
Caractérisation de la diversité d'une communauté de fourmis des litières en région subtropicale. **p.73**
- Mercier Jean-Luc**, Louveaux A., Dreuillaux J.-M., Lhonore J. & Dumeige B.
Gestion de *Maculinea alcon* (Lepidoptera, Lycaenidae) en Brenne. Analyse des facteurs pouvant conditionner le succès de la reproduction du papillon sur trois stations différentes. **p.74**
- Ponchau Olivia**
Bombus gerstaeckeri: un bourdon oligolectique contraint à un mode de vie quasi solitaire (Hymenoptera, Apoidea, Apidae). **p.75**
- Ramirez Avila G. Marcello**, Guisset J. L. & Deneubourg J. L.
Etude de la synchronisation des signaux lumineux chez les lucioles. **p.76**
- Schatz Bertrand**, Bottin L. & McKey D.
Morphologie des femelles de la fourmi *Tetraponera tessmanii*. **p.77**
- Proffit M., Estève C., Pages P., Hossaert-McKey M. & **Schatz Bertrand**
Présence et action des fourmis sur le figuier méditerranéen. **p.78**
- Terzo Michael**, Coppens P., Toubreau G. & Rasmont P.
Bombus (Rhodobombus) mesomelas Gerstaecker, un bourdon dépourvu de phéromones de marquage sexuelles (Hymenoptera, Apoidea, Apidae). **p.79**
- von Aesch L.** & Cherix D.
Fourmis vagabondes à Floreana (Galápagos): évolution récente des populations. **p.80**

Molecular ecology of termites: from breeding systems to colony spatial organization.**Edward L. Vargo**

Department of Entomology, Box 7613, North Carolina State University, Raleigh, NC 27695-7613.

E-mail: ed_vargo@ncsu.edu

A major focus of social insect biology is the evolution of insect societies, including both the inception of eusociality and the subsequent elaboration of the eusocial lifestyle. The most fruitful approach to the study of social evolution has involved combining natural history information with colony and population genetic data. This approach has been used to great advantage in studies of eusocial Hymenoptera, while termites have received much less attention. Yet, such studies are especially important in the Isoptera, because our poor understanding of their social evolution stems from a lack of information on their natural history and colony and population genetic structure. Termites often have cryptic nesting and foraging habits, especially the subterranean termites (Rhinotermitidae), and therefore the application of molecular genetic markers holds great promise in providing both the natural history information and the data on colony and population genetic structure necessary for formulating and testing hypotheses for the evolution of sociality in the termites. There is increasing interest in using molecular markers to investigate termite population biology and colony genetic structure. Results of recent studies, primarily with subterranean species, show important differences among even closely related species as well as intraspecific geographic variation. Populations can vary in all aspects of the breeding system: the proportion of colonies that are simple families headed by primary reproductives vs. extended families containing multiple neotenic reproductives, the degree of relatedness among primary reproductives, the number of neotenic reproductives in extended families, and the number of generations of inbreeding in extended families. In addition, spatial organization of colonies can vary from being fairly localized to being expansive, with the latter condition sometimes associated with presence of neotemics located in spatially separated reproductive centers. There is little evidence for colony reproduction by budding, and, in some cases, colonies can fuse with neighboring colonies. Many more studies are needed to begin to formulate hypotheses about the role of specific ecological factors in shaping termite social evolution, but with the growing interest in termite molecular ecology together with the genetic tools currently available we can expect rapid progress in this area.

Structure génétique, apparemment et stratégies reproductrices à l'échelle d'une population chez *Cataulacus mckeyi*, une fourmi à plante

Gabriel Debout¹, Erick Provost², Marielle Renucci², Alain Tirard², Bertrand Schatz¹, Doyle McKey²

¹Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France. E-mail: debout@cefe.cnrs-mop.fr, schatz@cefe.cnrs-mop.fr

²IMEP-CNRS (UMR 6116), Europole Méditerranéen de l'Arbois, Domaine du Petit Arbois, Bâtiment Villemin, Av. Louis Philibert, 13290 Aix-Les Milles, France.

Dans les forêts côtières du Cameroun, l'interaction mutualiste entre l'arbre de sous-bois *Leonardoxa africana* subsp. *africana* et *Petalomyrmex phylax* (Formicinae) est souvent parasitée par *C. mckeyi* (Myrmicinae), dont la présence exclut la fourmi mutualiste de l'arbre. Le mutualisme consiste en une « offre » de sites de nidification et d'alimentation à la fourmi *P. phylax*, qui « en retour » protège efficacement les jeunes feuilles contre les insectes herbivores. L'espèce *C. mckeyi* utilise la plante – hôte, sans protéger les jeunes feuilles. Les arbres ont donc un avantage à être occupé par *P. phylax* qui assure une meilleure protection. Malgré sa variabilité, la polydomie facultative de *C. mckeyi* lui permet d'occuper des petits groupes d'arbres, sans être obligé d'y effectuer une fondation claustrale. Cette particularité pourrait lui procurer un avantage dans la colonisation à courte distance, et expliquer sa persistance. Une approche intégrative des facteurs proximaux (répertoire comportemental, odeur coloniale) et ultimes (structure génétique) qui peuvent influencer la fermeture coloniale nous a permis de définir précisément les limites de chaque colonie. Nous discutons des implications de la polydomie facultative pour l'allocation des sexes et des ressources, et pour la dynamique du système *Leonardoxa*.

In coastal forests of Cameroon, the mutualistic interaction between the understory tree *Leonardoxa africana* subsp. *africana* and *Petalomyrmex phylax* (Formicinae) is often parasitized by *C. mckeyi* (Myrmicinae), whose presence on a tree excludes the mutualistic ant. The mutualism consists of an “offer” of food and nesting sites to the ant *P. phylax* which “in return” effectively protect the young leaves against insect herbivores. The species *C. mckeyi* uses the host-plant but does not protect young leaves. For the trees, there is an advantage to be occupied by *P. phylax*, which ensure a better protection. In spite of its variability, the facultative polydomy of *C. mckeyi* may allow it to occupy small clumps of trees, without the necessity of claustral colony foundation in each tree. This feature may confer to *C. mckeyi* an advantage in short-distance colonisation, and may explain its persistence. An integrative approach of proximal (behavioural repertoire, colony odour) and ultimate factors (genetic structure) that may influence colony closure enables us to precisely define colony boundaries. We discuss the implications of facultative polydomy for resource and sex allocation, and for the dynamics of the *Leonardoxa* system.

Partage de la reproduction entre reines chez une fourmi facultativement polygyne, *Pheidole pallidula*

Denis Fournier¹, Serge Aron¹ et Laurent Keller²

¹Département de Biologie Animale, Eco-Ethologie Evolutive, Université Libre de Bruxelles, CP 160/12, Avenue F.D. Roosevelt, 50, B-1050 Bruxelles, Belgique.

E-mail: Denis.Fournier@ulb.ac.be

²Institut d'Ecologie, Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie, CH-1015 Lausanne, Suisse.

Le partage de la reproduction entre individus d'un groupe social – le biais reproducteur - varie énormément entre espèces mais aussi au sein d'une espèce. Pour étudier comment les reines de la fourmi méditerranéenne *Pheidole pallidula* se partagent la reproduction au sein des colonies polygynes, nous avons déterminé l'origine parentale de nouvelles reines, de mâles et d'ouvrières à l'aide de marqueurs génétiques hautement polymorphes.

Nos résultats montrent que les reines ne participent pas de façon équivalente à la production des femelles, sexuées et ouvrières, et des mâles. En outre, il n'existe aucune relation entre l'intensité du biais reproducteur et (i) le nombre de reines par colonie, (ii) leur parenté et (iii) la productivité totale des colonies, trois paramètres connus pour influencer le biais reproducteur. Par ailleurs, notre étude a montré pour la première fois l'existence d'un *trade-off* dans la contribution relative des reines à la production des femelles stériles et sexuées : les mères contribuant le plus à la production de reines contribuent le moins à la production d'ouvrières.

Partitioning of reproduction among queens in the facultatively polygynous ant, *Pheidole pallidula*

Reproductive skew - the extent to which reproduction is unevenly shared between individuals in a social group - varies greatly between and within animal species. In this study, we investigated how queens share parentage in polygynous (multiple queen) colonies of the Mediterranean ant *Pheidole pallidula*. We used highly polymorphic microsatellites markers to determine parentage of gynes, males and workers.

The first main finding of this study was that there was a significant departure from equal contribution of queens to gyne, male and worker production. Reproductive skew was greater for male production than for gyne and worker production. There was no relationship between the magnitude of the reproductive skew and the number of reproductive queens per colony, their relatedness and the overall colony productivity, some of the factors predicted to influence the extent of reproductive skew. Finally, our study revealed for the first time a trade-off in the relative contribution of nestmate queens to gyne and worker production. The mothers contributing more to gyne production contributed significantly less to worker production.

High level of polyandry in the ant *Cataglyphis cursor*

Pearcy Morgan¹, Diane Allard², Aron Serge¹

¹Service d'Eco-Ethologie Evolutive, Université Libre de Bruxelles, 50 Av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles. E-mail: pmorgan@ulb.ac.be, saron@ulb.ac.be

²Laboratory of Entomology, Catholic University Leuven, 59 Naamsestraat, B-3000 Leuven. E-mail: diane.allard@bio.kuleuven.ac.be

L'analyse de la structure génétique des sociétés de *Cataglyphis cursor* à l'aide de marqueurs microsatellites a permis de déterminer un niveau de polyandrie très élevé. Le nombre d'accouplement moyen des reines atteint $M_p = 5.56$; le nombre moyen d'accouplements effectifs atteint, lui, $M_{e,p} = 4.21$. *C. cursor* est une des espèces de fourmis les plus polyandres connues à ce jour. Un tel degré de polyandrie diminue fortement la corrélation génétique entre les ouvrières et le couvain qu'elles élèvent, réduisant le succès reproductif indirect des ouvrières.

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour justifier l'évolution et le maintien de la polyandrie chez les fourmis. Nous avons testé l'hypothèse de la "sperm limitation" qui suggère que les reines s'accouplent avec plusieurs mâles afin d'accumuler suffisamment de sperme pour fertiliser tous leurs œufs. La faible quantité de spermatozoïdes trouvée dans les vésicules séminales des mâles suggère que les accouplements multiples pourraient effectivement permettre aux reines d'éviter un épuisement de leur réserve spermatique chez *C. cursor*.

The study of the genetic structure of *Cataglyphis cursor's* societies with the help of polymorphic microsatellites revealed a very high level of polyandry in this ant. The average number of mating of the queens reaches a value of $M_p = 5.56$, with an average effective mating frequency of $M_{e,p} = 4.21$. These values make *C. cursor* one of the most polyandrous species known so far across ants. Such a high level of polyandry dramatically decreases within-colony relatednesses and, hence, the worker's inclusive fitness benefits of rearing their sibs.

Several hypotheses have been put forward to account for the evolution of polyandry in ants. We tested the "sperm limitation" hypothesis, which suggests that queens mate with several males to increase the sperm amount in their spermatheca and avoid sperm depletion. Our data show that males produce relatively few sperm cells. They suggest that queens of *C. cursor* mate multiply in order to acquire enough sperm to insure their total diploid eggs production.

Stratégies reproductrices et parasitisme social chez la fourmi ponérine *Ectatomma tuberculatum*

R. R. Hora¹, C. Poteaux¹, J. Delabie², R. Fénéron¹, C. Doums³ et D. Fresneau¹

¹Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Université Paris-Nord, Villetaneuse, France.
E-mail : Riviane.Rodrigues@leec-univ.paris13.fr

²CEPEC/CEPLAC et UESC, Bahia, Brésil.

³Laboratoire d'Ecologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France.

La fourmi ponérine *Ectatomma tuberculatum* a été longtemps considérée comme strictement monogyne, la reine étant morphologiquement bien différenciée des ouvrières. Cependant, la présence de plusieurs reines inséminées au sein d'une même colonie a été récemment observée dans des populations mexicaines et brésiliennes. De plus, dans une population mexicaine, des microgyènes sont associées à des reines "normales" (macrogyènes). Chez cette espèce, différentes stratégies de reproduction semblent avoir été sélectionnées au cours de l'évolution : monogynie, polygynie et microgynie. Afin d'examiner la structure reproductrice des colonies provenant du Mexique et du Brésil, des études comportementales et génétiques ont été menées sur le terrain et au laboratoire. Les résultats ont montré des différences entre les deux populations, notamment l'existence d'oophagie entre reines apparentées dans la population mexicaine ; ces sociétés polygynes pourraient être moins stables que celles du Brésil. Les microgyènes et les macrogyènes présentent des différences fondamentales notamment sur la production de descendants : les microgyènes sont spécialisées dans la production de microgyènes et de males, tandis que les macrogyènes produisent majoritairement des ouvrières mais jamais des microgyènes. Les analyses génétiques ont permis de discriminer les microgyènes des macrogyènes qui présentent deux patterns génétiques distincts. De plus, elles ont montré un flux génique très limité. Ces résultats favorisent l'hypothèse d'un parasitisme social (intra- ou interspécifique), où les microgyènes (inquilines) parasiteraient les colonies "hôtes" à macrogyènes.

The ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* was considered to be strictly monogynous, with a queen morphologically well-differentiated from the workers. However, the existence of several mated queens within the same colony was recently found in Mexican and Brazilian populations. In addition, microgyenes are associated with the large "normal" queens (macrogyenes) in a Mexican population. In this species, different reproductive strategies appear to have been selected: monogyny, polygyny and microgyny. In order to examine the reproductive structures of colonies from Mexico and Brazil, we performed behavioral and genetic studies in the field and laboratory. Results showed differences between the two populations, mainly the existence of oophagy among related queens in the Mexican population; these polygynous societies being probably less stable than those from Brazil. Microgyenes and macrogyenes showed fundamental differences, essentially in queen progeny: microgyenes are specialized in microgyene and male production, whereas macrogyenes mostly produce workers but never microgyenes. Genetic analysis revealed two different genetic types, discriminating microgyenes from macrogyenes. In addition, they showed a limited gene flow. These results favor the hypothesis of (intra- or interspecific) social parasitism with microgyenes (inquilines) parasitizing macrogynous "host" colonies.

Comment expliquer l'évolution de sex ratios spécialisés chez les fourmis ? Une alternative à l'hypothèse des asymétries de parenté

Yves Roisin

Eco-éthologie évolutive, CP 160/12, Université Libre de Bruxelles, Avenue F.D. Roosevelt, 50, B-1050 Bruxelles, Belgique. E-mail: yroisin@ulb.ac.be

Chez de nombreuses espèces de fourmis, les colonies produisent de manière prédominante, voire exclusive, des ailés d'un seul sexe. Jusqu'à présent, une seule hypothèse (Boomsma et Grafen, 1991) permettait de rendre compte de l'évolution d'une spécialisation totale des sex ratios, certaines colonies produisant uniquement des mâles, les autres uniquement des gynes. Cette hypothèse, dite des "asymétries de parenté", a été testée avec succès dans certains cas, mais requiert des différences de structure génétique entre colonies. Je présente ici un modèle très simple qui prédit de tels sex ratios dans des populations de colonies toutes semblablement monogynes, monoandres, sans consanguinité ni autres restrictions à la dispersion des sexués, et pourvues d'ouvrières stériles. Le modèle suppose que les reines ont le contrôle total du nombre et du sexe (ploïdie) des œufs pondus, et que les ouvrières ont le contrôle total de leur développement (élimination sélective selon le sexe, et choix de la caste des larves femelles). Le modèle révèle qu'en limitant strictement le nombre d'œufs diploïdes pondus, les reines peuvent forcer les ouvrières à élever des mâles. Par sélection naturelle, on peut s'attendre à observer l'établissement d'une "mixed evolutionary stable strategy" selon laquelle les reines adoptent, avec une probabilité égale, l'une ou l'autre stratégie: œufs diploïdes strictement limités (d'où colonies à mâles) ou œufs *ad libitum* (colonies à gynes). Les stratégies de compromis se révèlent défavorables. Ce modèle semble s'appliquer remarquablement aux populations monogynes de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Roisin et Aron, 2003).

In numerous ant species, colonies specialize in the production of male or female sexuals. Up to now, only one hypothesis (Boomsma and Grafen, 1991) actually predicted such split sex ratios, with male-only and gyne-only colonies. This "relatedness asymmetry" hypothesis was successfully tested in some instances, but requires that colonies differ in their genetical structure. It is not applicable to populations of all monogynous, monoandrous, outbred, worker-sterile colonies, without dispersal restrictions. I present here a very simple model predicting split sex ratios in such homogenous populations. It supposes that queens have total control of the number and sex (ploidy) of the eggs they lay, whereas workers have total control over their development (they may carry out sex-selective elimination and determine the caste of female larvae). The model shows that, by putting a strict limit to the number of diploid eggs they lay, the queens can force workers to raise males. One can expect that natural selection will favour a "mixed evolutionary stable strategy", by which queens have an equal probability of adopting either of these strategies: diploid eggs strictly limited (resulting in male-producing colonies) or eggs *ad libitum* (gyne-producing colonies). Intermediate strategies should be counterselected. This model seems to fit remarkably well the monogynous populations of the fire ant, *Solenopsis invicta* (Roisin and Aron, 2003).

Boomsma, J.J. and A. Grafen, 1991. Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *J. Evol. Biol.* 3: 383-407.

Roisin, Y. and S. Aron, 2003. Split sex ratios in perennial social Hymenoptera: a mixed ESS from the queens' perspective ? *Am. Nat.*: in press.

Bees cheat on caste fate: dwarf queen production in the stingless bee *Schwarziana quadripunctata***Tom Wenseleers¹, Francis Ratnieks¹, Marcia de F. Ribeiro², Denise de A. Alves² & V.L. Imperatriz-Fonseca²**¹Dept of Animal & Plant Sciences, University of Sheffield, Sheffield S10 2TN, UK.

E-mail: t.wenseleers@sheffield.ac.uk

²University of Sao Paulo, Brazil.

Many ants, bees and wasps live in huge colonies consisting of thousands of individuals. One factor that enabled them to reach such an advanced level of sociality is their caste system: females can develop irreversibly as either workers, specialised to carry out colony labour, or as queens, specialised for reproduction. From an individual perspective, such a caste system causes conflict as females would often benefit from developing as queens rather than workers. However, developing females usually have little opportunity to do as, as caste development is under strict nutritional control, and larval feeding is controlled by the adult workers. Consequently, becoming a queen is usually for the lucky few.

Here we describe the first clear-cut case where social insect females have developed a counter-strategy that enables them to cheat on the caste system and develop as queens even under a poor feeding regime. In the stingless bee *Schwarziana quadripunctata*, queens are normally reared from large royal cells, as in the honey bee. However, approx. 1 % of all females in worker cells cheat on their intended caste fate and become small 'dwarf queens' instead. We show that this is a selfish strategy that provides them with direct reproductive benefits, ultimately leading to 23% of all colonies in the population being headed by dwarf queens. We also show that dwarf queens have a competitive disadvantage relative to normal queens in terms of founding new colonies and also have lower fecundity. Using an inclusive fitness model, we show that these costs can explain why not more females become dwarf queens.

Do caste dimorphism and colony size, influence the reproductive conflicts in ants?

B. Gobin

Laboratory of Entomology, K.U.Leuven, Belgium. E-mail: bruno.gobin@bio.kuleuven.ac.be

Conflicts over reproduction, i.e. who will reproduce or what is the optimal investment in offspring, are common in insect societies. Even though diverging individual interests of the nestmates shape conflict, we can recognize three main parties, the queen(s), the workers and the larvae. Each party has distinct reproductive options, queens can mate and produce both diploid female and haploid male offspring, workers do not mate and are thus restricted to male offspring, and (female) larvae are hopeful reproductives. Though these distinctions and their effect on reproductive conflicts are obvious, we can likely assume more subtle effects.

Ants indeed show a wide variety in queen-worker dimorphism: nearly absent in some ponerine ants and extremely big in other subfamilies. The increase in dimorphism affects a worker's reproductive options, as highly fecund queens are also very efficient at producing males. At such high numbers, raising brothers could give higher fitness returns to workers than raising worker-produced males. Though each worker will attempt to produce its own sons, worker policing to prevent this is than likely to invade. Increasing colony size - associated with increasing queen-worker dimorphism, but not strictly so- has a similar effect. Indeed, only in the smallest colonies we can expect workers to escape policing through aggressive dominance.

We find evidence for the effect of colony size and caste dimorphism on reproductive conflicts by comparing the regulation of reproduction in species of the subfamilies Ponerinae and Myrmicinae that have comparable colony sizes and social structures.

Biais adaptatif du sex-ratio primaire en réponse à la compétition sexuelle chez la fourmi *Cardiocondyla obscurior*.Ludivine de Menten¹, Sylvia Cremer^{2,3}, Jürgen Heinze² & Serge Aron¹

¹Behavioral and Evolutionary Ecology, CP 160/12, Free university of Brussels, 1050 Brussels, Belgium. E-mail: ldemente@ulb.ac.be, saron@ulb.ac.be

²LS Biology 1, University of Regensburg, Universitätsstrasse 31, D-93040 Regensburg, Germany. E-mail: juergen.heinze@biologie.uni-regensburg.de,

³Present address: Zoological Institute, Department of Population Ecology, University of Copenhagen, DK-2100, Denmark. E-mail: smcremer@zi.ku.dk

Lorsque des mâles apparentés entrent en compétition pour l'accès à la reproduction (Local Mate Competition (LMC)), leur valeur reproductrice diminue et il devient adaptatif pour la société de produire un sex-ratio biaisé en faveur du sexe femelle. Chez les fourmis, un tel biais du sex-ratio est généralement attribué à une manipulation du couvain par les ouvrières. Pourtant, en situation de LMC, les intérêts génétiques des reines et des ouvrières convergent et on peut s'attendre à ce que le sex-ratio primaire soit également biaisé en faveur du sexe femelle par les reproductrices. La fourmi *Cardiocondyla obscurior* est caractérisée par un dimorphisme des mâles, certains sont ailés et spécialisés dans la dispersion, d'autres sont aptères et entrent en compétition entre eux pour l'accès aux femelles présentes dans le nid. Nous avons comparé le sex-ratio primaire produit par les reines en situation de monogynie (fort degré d'apparentement entre mâles) avec celui produit en situation de polygynie (apparentement entre mâles réduit). Nos résultats montrent que la proportion d'œufs haploïdes produite dans les élevages monogynes est significativement inférieure que celle produite dans les élevages polygynes, conformément à la théorie de la LMC. A notre connaissance, il s'agit là de la première démonstration expérimentale d'un contrôle adaptatif du sex-ratio primaire en réponse aux stratégies de dispersion chez une espèce de fourmi.

Under Local Mate Competition, brothers may compete among each other for mating. In these conditions, the fitness returns of males decreases and a female-biased sex ratio is selected. In ants, such biased sex ratio is generally attributed to a worker control of sex allocation. However, LMC reduces the conflict between queens and workers by approaching their optima of sex allocation. Hence, a female-biased primary sex ratio is also expected under LMC. The ant *Cardiocondyla obscurior* shows a male dimorphism, with winged males specialized in dispersal and wingless males specialized in competing with nest-mate males for access to female sexuals. We compared the primary sex ratio produced by queens under monogyny (high male relatedness) versus polygyny (reduced males relatedness). Our results show that the proportion of haploid eggs is significantly lower in monogynous than in polygynous colonies, which is in accordance with the predictions of the LMC hypothesis. To our knowledge, this study is the first to demonstrate that ant queens can adaptively adjust the sex ratio in response to Local Mate Competition.

Absence de reproduction des ouvrières dans une colonie sans reine d'abeilles (*Apis mellifera*).**Nicolas Châline, Stephen J. Martin and Francis L.W. Ratnieks**

Laboratory of Apiculture & Social Insects, Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Western Bank, Sheffield, S10 2TN, UK. E-mail: n.g.chaline@sheffield.ac.uk

Dans les colonies d'abeilles *Apis mellifera* contenant une reine, les ouvrières éliminent les œufs pondus par d'autres ouvrières (« police des ouvrières »), empêchant ainsi leur reproduction. Par contre, dans les colonies qui ont perdu leur reine, les ouvrières peuvent se reproduire. La « police » s'arrête, de nombreuses ouvrières activent leurs ovaires et pondent des œufs, et la colonie produit une dernière cohorte de mâles avant de mourir. Nous décrivons ici une colonie ayant perdu sa reine où l'oophagie des œufs d'ouvrières ne s'est pas arrêté bien que de nombreuses ouvrières (12.6%) aient activé leur ovaires et pondu de nombreux œufs. Ces œufs, ainsi que d'autres œufs d'ouvrières et de reines transférés dans la colonie furent tous mangés. Ce comportement inhabituel fut observé à nouveau huit semaines après dans une deuxième colonie sans reine provenant de la même colonie mère, ce qui suggère un déterminisme génétique.

In queenright colonies of *Apis mellifera*, worker policing normally eliminates worker-laid eggs thereby preventing worker reproduction. However, in queenless colonies that have failed to rear a replacement queen, worker reproduction is normal. Worker policing is switched off, many workers have active ovaries and lay eggs, and the colony rears a last batch of male brood before dying out. Here we report a colony which, when hopelessly queenless, did not stop policing although a high proportion of workers had active ovaries (12.6%) and many eggs were laid. However, all these eggs and also worker-laid and queen-laid eggs transferred from another colony were policed. This unusual pattern was repeated eight weeks later by a second queenless colony made using worker bees from the same mother colony, which strongly suggests genetic determination.

La sélection individuelle dans un contexte de socialité - la fitness des individus sexués chez la fourmi *Lasius niger*

Else Fjerdingstad

Laboratoire d'Ecologie, CNRS UMR 7625, Université Pierre et Marie Curie, 75252 Paris Cedex 05
E-mail: Else.Fjerdingstad@snv.jussieu.fr

Chez les insectes sociaux, il y a une importante variation de la taille des individus sexués (les mâles et les reines) à l'intérieur des espèces et même à l'intérieur des colonies. Si les tailles moyennes des mâles et reines, et leur variances, sont adaptatives ou non reste presque complètement inconnu et très peu considéré. Je présente des prédictions et les teste après chez la fourmi *Lasius niger*. Pour les ouvrières, la stratégie idéale serait d'investir dans chaque larve mâle (ou femelle) la quantité qui leur donnera les bénéfiques fitness maximales par unité investie. Cette stratégie maximisera la fitness inclusive totale des ouvrières. Pour les individus sexués, par contre, la situation est différente. Chaque individu a un degré d'apparenté plus élevé avec lui-même qu'avec ses sœurs et frères, ce qui peut sélectionner un certain égotisme, même si un tel égotisme réduira la fitness de ses sœurs et frères. De plus, la variabilité de l'environnement peut compliquer l'allocation des ressources aux larves par les ouvrières.

Chez la fourmis *Lasius niger* j'ai testé si les ouvrières arrivent bien à produire des mâles et des reines avec des tailles qui leur fourniront des bénéfiques inclusive fitness plus élevés, ou si les tailles moyennes sont celles qui fournissent la fitness directe plus importante pour les individus sexués. En 1997 les mâles et les reines avaient des tailles plus grandes que les tailles idéales, en 1998 les reines étaient trop petites. Sur l'ensemble des années, par contre, la taille moyenne des reines était tout près de la taille idéale au point de vue des ouvrières et aussi tout près de celle qui maximisait la fitness directe des reines.

Considerable variation in the size of sexuals (males and queens) within and among colonies is often found in social insects. Whether the mean sizes and the variation associated with means are adaptive has remained almost entirely ignored and has only received very little attention. I here present a set of predictions and afterwards test them in the ant *Lasius niger*. For workers the ideal strategy should be to invest in each developing sexual exactly the amount that will maximise the fitness returns per unit invested. This strategy would maximise the overall inclusive fitness of workers. For the individual sexuals, however, the situation is different. Each individual sexual is more highly related to itself than to its siblings. Therefore sexuals may be selected to selfishly try to obtain more resources than workers want to give if doing so will increase their personal fitness, even if such selfishness imposes some harm on other sexuals. Temporal variation in environmental quality may, additionally, act to complicate worker control of resource allocation to individual sexuals.

In the ant *Lasius niger* I tested whether workers succeed in investing in individual males and young queens in such a way that the inclusive fitness benefits of workers were maximised, or whether, alternatively, the mean sizes of males and young queens were those that would be ideal from the point of view of individual sexuals. In 1997 both males and young queens were larger than optimal and in 1998 young queens were too small. Across years, however, the mean size of young queens was very close to the worker optimal size and to the size that maximised the direct fitness of young queens.

Relations phylogénétiques et traits d'histoire évolutive de deux espèces de termites du sud-ouest européen.

M. Kutnik¹, P. Uva¹, L. Brinkworth² & A.-G. Bagnères¹

¹IRBI UMR CNRS 6035, Faculté des Sciences, Av. Monge 37200 Tours, France.

E-mail: magdalena.kutnik@etu.univ-tours.fr

²Dow AgroSciences_Limited, Latchmore Court, Brand Street, Hitchin, Herts. SG5 1NH, UK.

Les forêts et villes d'Europe hébergent six espèces de termites souterrains, toutes appartenant au genre *Reticulitermes*. Leurs relations taxinomiques ont jusqu'à présent été décrites essentiellement par le biais de techniques relatives à la morphologie de l'insecte et à la chimie analytique (chémotaxonomie utilisant les hydrocarbures cuticulaires HCs).

Deux marqueurs moléculaires, l'un mitochondrial (fragment ND1-16s) et l'autre nucléaire (ITS2) ont été utilisés pour étudier les relations phylogénétiques de deux *Reticulitermes* présents dans le sud de la France et sur toute l'étendue de la péninsule Ibérique. Les séquences d'ADN de soixante-sept colonies appartenant à ces deux espèces, *R. grassei* et *R. banyulensis*, ont ainsi pu être analysées.

Les regroupements phylogénétiques observés sur la base des séquences d'ADN mitochondrial se sont avérées ne converger avec aucun autre type de données. Sept colonies collectées dans le sud de l'Espagne et définies par les ITS et les HCs comme appartenant à l'espèce *R. grassei* apparaissent comme totalement intégrées dans le groupe des *R. banyulensis* lorsque l'analyse porte sur les séquences ND1-16s. L'existence de colonies reliques d'un type ancestral proche de *R. banyulensis* pourrait expliquer l'apparent paradoxe de ce résultat. Cette aire géographique correspondant à un refuge post-glaciaire aurait abritée un ancêtre qui se serait différencié en deux espèces bien distinctes, *R. grassei* et *R. banyulensis*.

Phylogenetic relationships and elements of evolutionary history of two *Reticulitermes* (Isoptera) species occurring in south-western Europe.

Six species of *Reticulitermes* subterranean termites occur in the European forests and towns. Their taxonomy has been essentially studied using morphological and chemical tools (cuticular hydrocarbons HCs).

Phylogenetic studies of termites of the genus *Reticulitermes* collected from different localities in France, Spain and Portugal, were inferred from chemical markers (HCs) and from two molecular markers: sequences of the internal transcribed spacer (ITS2) of the nuclear ribosomal RNA genes, and partial sequences from two mitochondrial genes (NADH dehydrogenase I and ribosomal 16S genes). Sixty seven colonies representing two species, namely *R. grassei* and *R. banyulensis*, were analysed using the subterranean species *Coptotermes formosanus* as outgroup.

Phylogenetic analysis based on mitochondrial sequences were not consistent with the analysis inferred from nuclear sequences or from morphological and chemical data. The neighbour joining tree based on mitochondrial sequences divided the colonies into two groups that did not correspond to the classical (i.e. morphological and chemical) data. Seven colonies of *R. grassei* collected in the south of Spain clustered with the *R. banyulensis* group when the mitochondrial genes sequences were considered. The divergence could be explained by the presence of a *R. banyulensis* type native species in this geographical area (being a post-glaciation refuge), which evolved into two distinctive species.

Performance d'estimateurs de la richesse spécifique d'un assemblage de fourmis des litières.

M. Leponce¹, O. Missa² & J.H.C. Delabie³

¹Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Section Biologie de la Conservation, 29 rue Vautier, 1000 Bruxelles, Belgique. E-mail: Maurice.Leponce@naturalsciences.be

²Smithsonian Institute /MAB. E-mail: olimissa@yahoo.com

³CEPLAC-UESC, Itabuna, Bahia, Brazil. E-mail: delabie@cepec.gov.br

Des méthodes permettant de prédire avec précision le taux d'accumulation d'espèces pour un effort d'échantillonnage accru sont utiles pour améliorer le rendement des inventaires de biodiversité. Parmi les nombreuses méthodes statistiques disponibles il est souvent difficile de décider *a priori* quelle sont les plus appropriées. La précision d'un estimateur paramétrique, de 5 estimateurs non paramétriques et de 10 modèles d'accumulation d'espèces a été testée sur un assemblage composé de nombreuses espèces rares. Un échantillonnage quasi complet de l'assemblage des fourmis des litières d'une cacaoyère au Brésil a servi de référence. Durant la phase d'accroissement logarithmique de la courbe d'accumulation d'espèces, l'estimateur paramétrique (alpha de Fisher) et le modèle logarithmique de Soberón & Llorente se sont avérés les plus performants. Ensuite, lorsque la proportion d'espèces uniques diminue au cours de l'inventaire, l'estimateur non paramétrique Chao2 et le modèle asymptotique de Stout & Vandermeer permettent d'évaluer la richesse totale de l'assemblage. Ces résultats suggèrent que le choix de l'estimateur le plus approprié dépend du degré d'accumulation d'espèces durant l'inventaire.

Methods that allow to accurately predict the rate of species accumulation for an increasing sampling effort are useful to improve the cost-effectiveness of biodiversity inventories. Many approaches exist and it is often difficult to decide *a priori* which one will yield reliable results. We tested the accuracy of 1 parametric, 5 non-parametric and 10 curve-fitting extrapolation models in the case of a highly uneven logseries species abundance distribution. A near-complete inventory of a tropical ant assemblage was taken as benchmark data set. During the phase of logarithmic increase of the species accumulation curve, the parametric estimator (Fisher's alpha) and the logarithmic Soberón & Llorente model performed best. Then, when the proportion of uniques decrease during the inventory, the non-parametric estimator Chao2 and the asymptotic model of Stout & Vandermeer allow to estimate the total species richness of the assemblage. This indicates that the model to be used depends of the level of species accumulation attained during the inventory.

Effets du micro-habitat sur l'assemblage des fourmis des litières dans une forêt sèche naturellement morcelée du Chaco argentin.

L. Theunis^{1,2}, M. Gilbert¹ & M. Leponce¹

¹Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Section Biologie de la Conservation, 29, rue Vautier, 1000 Bruxelles. Belgique. E-mail: Laurence.Theunis@naturalsciences.be

²Université Libre de Bruxelles, Département de Biologie animale et cellulaire, 50 av. F. Roosevelt, C.P. 160/12, 1050 Bruxelles, Belgique.

La distribution des espèces dépend d'un ensemble de contraintes biotiques et abiotiques. Nous nous intéressons aux impacts des facteurs du micro-habitat et aux « effets de bords » sur la distribution des fourmis des litières. Le but est d'étudier, à fine échelle, la distribution de facteurs du micro-habitat et des assemblages des fourmis des litières dans une forêt sèche subtropicale naturellement morcelée. Deux transects de 200 m de long ont été effectués dans un même fragment de 20 ha. L'échantillonnage des fourmis et les mesures environnementales ont été réalisés à une échelle très fine (intervalle de 1,25m entre les échantillons). A chacun des points d'échantillonnage, nous extrayons les fourmis des litières présentes dans un quadrat d'1m² au moyen de Winkler après tamisage et pesée préalable. Nous mesurons également la densité des plantes de couverture (broméliacées) présentes dans chacun des quadrats et la distance le séparant du bord forestier le plus proche. La richesse spécifique (S) des fourmis est positivement corrélée à la présence des broméliacées ($r=0.27^*$) et au poids de la litière ($r=0.71^*$). La densité spécifique est supérieure en présence de broméliacées ($S=6.6\pm 3.3$) qu'en leur absence ($S=3.7\pm 3.3$) ($t\text{-test}= 7.129^{***}$). De plus, six espèces sont associées à la présence des broméliacées et une seule à leur absence. Les espèces dominantes présentent, à fine échelle, une périodicité dans leur distribution spatiale. Cette périodicité est associée à la densité des broméliacées et/ou au poids de la litière. Ces facteurs du micro-habitat ne semblent pas être influencés par la distance au bord. De plus, il existe peu d'introggression d'espèces entre les fragments forestiers et la matrice environnante (pampa). En général, la distribution des fourmis des litières est plus fortement influencée par le micro-habitat que par les effets de bords.

The distribution of species depends on a set of biotic and abiotic constraints. We studied the influences of micro-habitat factors and edge effects on leaf litter ant distribution. The aim was to study, at fine scale, the spatial structure of micro-habitat factors and the distribution of the assemblages of leaf litter ants in a subtropical dry forest naturally fragmented. Two transects were carried out in the same fragment of 20 ha. Ants and environmental measures were collected at a fine scale (1,25 m interval between the samples). At each sampling point, leaf litter ants were extracted from 1m² quadrat with Winkler bags after having sifted and weighted the litter. We measured the density of the ground-layer vegetation (Bromeliads) in quadrats and we calculated the distance from the sample to the nearest forest edge. Ant species richness was positively correlated to the presence of bromeliads ($r=0.27^*$) and to the litter weight ($r= 0.71^*$). Species density is upper in quadrats with bromeliads ($S=6.6\pm 3.3$) than without ($S=3.7\pm 3.3$) ($t\text{-test}= 7.129^{***}$). Moreover, six dominant ant species were apparently associated to the presence of Bromeliads and one species to their absence. Dominant species exhibited, at fine scale, a periodicity in their spatial distribution. This periodicity was related to the density of bromeliads and/or to the litter quantity. Moreover, few introggressions of species between the forest fragments and the surrounding matrix (pampa) were observed. Overall, leaf litter ant distribution seemed to be more influenced by the micro-habitat than by edge effects.

Etude des recouvrements temporel et spatial lors du fourragement au sein d'une communauté de fourmis des litières forestières dans le Chaco sec paraguayen.

Delsinne T.¹, Leponce M.¹, Roisin Y.²

¹Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 29 rue Vautier, Section Biologie de la Conservation, B-1000 Bruxelles, Belgique.

E-mail: Thibaut.Delsinne@sciencesnaturelles.be, Maurice.Leponce@naturalsciences.be

²Université Libre de Bruxelles, 50 avenue Roosevelt, Dépt de Biologie Animale, B-1050 Bruxelles, Belgique. E-mail: yroisin@ulb.ac.be

Les assemblages d'espèces de fourmis peuvent être structurés par la compétition interspécifique, par l'existence de contraintes abiotiques ou simplement par l'effet du hasard. En particulier, ces facteurs peuvent influencer différemment les patrons de recouvrement temporel et spatial de fourragement observés dans les communautés de fourmis. En septembre 2002, une série d'études concernant la colonisation d'appâts a été réalisée au niveau d'un carré de 12 m de côté situé à l'intérieur d'une forêt sèche du Chaco paraguayen. L'abondance et l'identité des espèces présentes sur chaque appât ont été relevées toutes les 15 minutes sur une période de 90 minutes (6 relevés). L'unité d'observation correspond à une grille de 5 m de côté comportant 25 appâts. Nous avons testé deux ressources alimentaires (thon et miel) et nous avons différencié les expériences réalisées le matin de celles réalisées l'après-midi. Nous avons étudié 450 appâts sur l'ensemble des expériences. Afin de déterminer l'influence de processus déterministes ou stochastiques dans les co-occurrences spatiales et temporelles observées, nous avons comparé nos résultats à ceux générés par une analyse de modèles nuls. Nos résultats suggèrent l'existence d'un partage des niches spatiale et temporelle au sein de la communauté de fourmis étudiée. La température est probablement la contrainte abiotique qui influence le plus le fourragement des différentes espèces de fourmis de la communauté.

Analysis of temporal and spatial overlap of foraging among leaf-litter ant species in a Chaquean dry forest in Paraguay

Ant assemblages can be structured by competitive interactions between species, by abiotic constraints or simply by chance. In particular, these factors might influence differently the temporal and the spatial overlap patterns of foraging observed in ant communities. In September 2002, we carried out a baiting session in a 12×12 m square inside a Paraguayan dry forest. We studied the bait occupancy patterns for each ant species encountered over 90 minutes periods: the number and species of ants at each bait was recorded each 15 minutes. The observation unity was a 5×5 m grids of 25 baits. We tested two resources, tuna and honey baits, and we differentiated morning and afternoon experiments. Overall, 450 baits were studied. To determine the influence of deterministic or stochastic processes in the temporal and spatial co-occurrence patterns observed, we compare data observed with data generated by a null model analysis. We provide some evidence of temporal and spatial niche partitioning in the Chaquean leaf-litter ant community studied, probably reflecting foraging constraints of high temperature during the afternoon.

Odour processing and learning by a honeybee brain

Martin Giurfa, Nina Deisig, Jean-Christophe Sandoz

Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS – Université Paul Sabatier (UMR 5169), 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4, France. E-mail: giurfa@cict.fr

We focus on the honeybee olfactory system as a model to understand complex stimulus processing and learning. We addressed the question of the relationship between behavioural performance and neural representation of odours in the honeybee antennal lobe, the primary olfactory neuropile of the insect brain. Different theories have been postulated for explaining mixture processing in the brain: the *elemental theory* proposes that a mixture is processed as the lineal sum of its components (e.g. $AB = A + B$); the *configural theory* proposes that a mixture constitutes an entity different from its components ($AB = X \neq A + B$); finally, the *unique-cue theory* proposes that a mixture is processed as the lineal sum of its components plus a stimulus (u) that is unique to the mixture and that results from their joint presentation ($AB = A + B + u$). To determine how the bee brain processes odour mixtures, we combined classical conditioning experiments in which we trained bees to discriminate between a mixture and its components, with calcium-imaging experiments at the level of the antennal lobe, which allow visualizing activation patterns elicited by odour mixtures and by single components.

Experiments on *olfactory conditioning of the proboscis extension reflex* and modelling of behavioural performances showed that, in discriminating a mixture from its components, bees used a non-elemental processing strategy, in which the odour mixture was treated as being different from the simple sum of its odour components. Specifically, the unique-cue theory of compound processing accounted well for all component vs. mixture discriminations. Experiments on *calcium imaging of the antennal lobe* showed that the neural representation of mixtures was generally different from the algebraic sum of the neural representations of the components. Although the pattern recorded for a mixture resembled that of the sum of the components, *odour suppression phenomena* could be detected in practically all cases, which means that inhibitory interactions occurred in the neural network of the antennal lobe when two odours were presented simultaneously. Such inhibitory interactions were specific for each odour mixture and could constitute the neural representation of their respective unique cues. Currently we are investigating the role of odour similarity in the generation of such inhibitory phenomena. This will provide us with a better understanding of the relationship between odour processing at the first relay of the olfactory pathway and honeybees' behavioural responses.

L'apprentissage de routes familières chez la fourmi néotropicale *Gigantiops destructor*.

David Macquart et Guy Beugnon

Centre de recherches sur la Cognition Animale, UMR CNRS 5169, Université Paul Sabatier, Bâtiment 4R3, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France. E-mail: macquart@cict.fr, beugnon@cict.fr

Comme d'autres hyménoptères, les fourmis *Gigantiops destructor* fourragent en solitaire et se déplacent le long de routes familières entre leur nid et des sources de nourriture. La mise en place de telles routes a une valeur adaptative forte dans l'environnement naturel de la fourmi (diminution du risque de prédation et de la probabilité de s'égarer au sein de la forêt amazonienne). Néanmoins nos travaux montrent que des fourmis fourrageant au laboratoire dans des conditions privilégiées (nourriture abondante, faible distance à parcourir hors du nid) persistent à mettre en place des routes familières. Cela nous a permis d'étudier la dynamique d'apprentissage de ces routes dans un environnement visuel contrôlé. Nous avons également cherché à déterminer les stratégies d'orientation de *G. destructor* et leurs interactions fonctionnelles.

Nos résultats indiquent que ces fourmis utilisent des routines visuo-motrices pour se diriger. Les routes familières sont balisées par des repères reconnus visuellement, auxquels sont associés des mouvements stéréotypés. Aucun autre indice ne semble intervenir dans l'orientation ; en particulier, les fourmis n'ont pas recours à des pistes chimiques. Les trajets effectués lors du retour au nid sont nettement différents des trajets employés à l'aller : les fourmis mettent en place des routes familières spécifiques pour les retours.

Nous avons mis en évidence la plasticité de la stratégie d'orientation chez *G. destructor* : d'une part, les fourmis sont peu perturbées en cours de route par des changements de forme des repères utilisés, pourvu que la position de ces derniers n'ait pas varié. D'autre part, elles sont capables de s'adapter très rapidement à des modifications de l'agencement des repères visuels, en mettant à jour leur mémoire des relations spatiales entre ces repères.

Like other hymenoptera, the neotropical ant *Gigantiops destructor* forages individually and can learn familiar routes between its nest and definite food sites. Such familiar routes appear useful in the species' natural environment (decreasing both the predation risk and the probability to get lost in the tropical rain forest). Nevertheless, our studies show that ants reared in the laboratory and foraging under favoured conditions (abundant food and short foraging trips) persist in acquiring such familiar routes.

This behaviour allowed us to investigate both the dynamics of route learning in a visually controlled environment, and the orientation strategies of *Gigantiops destructor*. Our results show that these ants learn visually guided routes, associating stereotyped movements with landmarks. No other cues, including scent trails, seem to be used for orientation. Moreover, outbound and homebound runs are clearly different: specific routes are also used during the homing trips. The plasticity of the ant's orientation strategy was underlined. On one hand, the insects were not disturbed when the shapes of the landmarks were modified, provided that their positions remained unchanged. On the other hand, the ants were able to cope rapidly with changes in the arrangement of the landmarks, updating their memory of the spatial relations between these landmarks.

Apprentissage de routes et orientation spatiale chez un insecte sur un support en 3 dimensions

Nadège Roche – Labarbe

Centre de Recherche en Cognition Animale, FRE CNRS 2382, Université Paul Sabatier Bât. 4R3, 118, rte de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 4, France. E-mail: nroche@cict.fr

De nombreux travaux ont mis en évidence chez les fourmis des capacités cognitives importantes pour retrouver des sites familiers, notamment grâce à des repères visuels. Toutefois, la plupart de ces travaux proposaient des dispositifs en deux dimensions, à des espèces terrioles. Nous nous sommes intéressés à l'orientation d'une fourmi arboricole, *Ectatomma tuberculatum*, sur son support complexe en trois dimensions.

Nos résultats mettent en évidence la fixation par les pourvoyeuses de trajets de récolte préférentiels individuels, sur un dispositif simple reproduisant en laboratoire des conditions proches des conditions naturelles de récolte. Les individus restent très fidèles à leur trajet parfois jusqu'à une vingtaine de jours. Après fixation, les pourvoyeuses améliorent leur vitesse d'exécution du trajet lors des parcours successifs, en deux étapes suivies de deux paliers, jusqu'à une performance optimale stabilisée après environ huit passages, quelle que soit la nature de leur source de récolte. Toutefois, les individus récoltant des Glucides sont toujours plus rapides que ceux récoltant des Protéines.

Nous avons également mis en évidence que les individus expérimentés se fient préférentiellement à la position d'un grand repère contrasté situé dans leur champ visuel frontal et latéral pour s'orienter sur l'arbre, bien qu'il soit probable que des informations complémentaires soient également prises en compte, kinesthésiques notamment.

Many studies have shown that ants have important cognitive capabilities that allow them to find their way to familiar sites, especially by visual cues. However, most of those tests used bidimensional apparatus, and ground-dwelling species. We are interested on orientation by a tree-dwelling ant, *Ectatomma tuberculatum*, in its complex tridimensional system.

Our results demonstrate that foragers learn individual preferred routes, in a simple apparatus that reproduces foraging conditions similar to those in the natural environment. They stay very faithful to their fixed route, sometimes during about twenty days. After they fix a route, foragers improve their speed run after run : this improvement is made of two successive parts, followed by two stages, up to an optimal performance after about eight runs, whatever the type of source they go to. Nevertheless, every individual foraging Glucids is always faster than one foraging Proteins.

We also demonstrate that experienced foragers rely preferably on the position of a great visual cue with important brightness contrast, located in their frontal and lateral visual field, to navigate on the tree, although complementary cues are probably used, like kinesthetic informations.

Olfactory orientation of honeybees (*Apis mellifera*) in a wind tunnel

Chaffiol Antoine¹, Pham-Delègue Minh-Hà¹, Laloï David²

¹INRA Bures sur Yvette, Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés - La Guyonnerie - BP 23 91440 Bures-sur-Yvette, France. E-mail : chaffiol@jouy.inra.fr, pham@jouy.inra.fr

²Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire d'Ecologie - UMR 7625, Bât. A - 7ème étage, 7 quai Saint Bernard, case 237- 75252 Paris Cedex 05, France. E-mail: dlaloï@snv.jussieu.fr

Nous avons développé une nouvelle approche afin d'étudier chez l'abeille le phénomène d'orientation en vol à courte distance envers des odeurs naturelles, en utilisant un tunnel de vol à soufflerie. Les paramètres utilisés afin de définir les vols sont les suivants: durées de vol (totale et proche de la source), latences (avant premier vol orienté, avant premier vol dans la zone de la source, avant pose) et pourcentages d'individus réalisant ces comportements. Les stimuli odorants ont été choisis dans le répertoire naturel de l'abeille: linalool (composé floral) et odeur de congénères. De plus, nous avons testé l'effet d'un conditionnement préalable avec le linalool (PER), sur le comportement d'orientation en vol face à cette odeur. Les individus volent en moyenne la moitié du temps de l'observation (5 min ; les individus ne décollant pas après une minute n'étant pas pris en compte). Les vols orientés (définis comme des vols en zig-zag à l'approche de la zone source, suivis ou non par la pose) et les attractions (vols concentriques autour de la zone source, généralement suivis de la pose) ont été entre autres comparés dans les différentes situations expérimentales. L'habilité des abeilles à produire ces comportements d'orientation a été tout d'abord vérifiée en présentant l'odeur des congénères comme stimulation, ainsi nous avons obtenu une attraction chez 60% des individus. En ce qui concerne le linalool, les individus naïfs n'y ont porté qu'un intérêt très léger (2% d'individus attirés), tandis qu'après conditionnement l'attraction s'est avérée décuplée (environ 40%). Le tunnel de vol apparaît donc comme un dispositif très bien adapté à l'étude de l'orientation olfactive en vol chez l'abeille, ouvrant ainsi de larges perspectives d'applications.

We developed a new approach to study individual short-range flight orientation towards natural odours in the honey bee, using a wind flight tunnel. The following parameters were used to define flights: flight durations (total, close to the odour source), latencies (before the first oriented flight, before the arrival close to the odour source, before landing), percentage of individuals performing these different behaviours. Odour stimuli were chosen in the natural repertory of the honey bee: linalool (a pure compound of floral origin) and nestmates odour (complex signal produced by caged worker bees). In addition, we tested the effect of a classical proboscis extension reflex (PER) conditioning to linalool, on the flight orientation towards this odour. Bees were shown to fly during roughly half the time of observation (5 mn; bees not taking off after 1 mn were discarded). Oriented flights (defined as zig-zag flights towards the target odour, followed or not by a landing on the source) and attraction (flight around the source generally before landing) were compared in the different experimental situations. The ability of bees to produce orientation behavior was first checked by presenting nestmates odour as the stimulation, which elicited attraction in 60 % of the individuals. With linalool, naive individuals showed a slight spontaneous attraction (only 2% of flight around the source), significantly enhanced after prior conditioning in the PER procedure (around 40% of the bees were attracted). The wind tunnel appears to be a well adapted device to study olfactory flight orientation in the honey bee, thus opening a broad range of applications.

Does she smell like a queen? Chemoreception of a cuticular hydrocarbon signal in the ponerine ant *Pachycondyla inversa*.**P. D'Ettoire¹, J. Heinze¹ and M. Ayasse²**¹LS Biologie I, Universität Regensburg, Universitätsstrasse 31, D-93040 Regensburg, Germany

E-mail : patrizia.dettoire@biologie.uni-regensburg.de

²Dep. of Experimental Ecology, University of Ulm, Albert-Einstein-Allee 11, 89069 Ulm, Germany.

Primitive ant societies, with relatively simple social structure, give us the opportunity to explore the evolution of chemical communication, in particular of mechanisms underlying within colony discrimination. Small odour differences among individuals of the same colony can be the basis to discriminate among different castes, classes of age and social status. Correlative studies have given some evidence that this inter-individual variation is associated with differences in reproductive status. Direct proof for these chemical compounds being detected and recognized by ants was lacking.

In the ponerine ant, *Pachycondyla inversa*, fertile queens and, in orphaned colonies, dominant, egg-laying workers, are characterised by the predominance of a branched hydrocarbon (3,11-dimethylheptacosane) on the cuticle. Using electroantennography and gas chromatography with electroantennographic detection, we showed that workers detect and react to this key compound characteristic of the queen.

This study provides the first direct evidence for a chemical compound of the cuticular blend being detected by ants' antennae. Moreover, we showed that the proportion of 3,11-diMeC₂₇ on the ant cuticle is positively correlated with ovary-development and egg-production and, thus, may well assume the role of a fertility signal reflecting the quality of the sender (pheromonal queen signal). Further studies are needed to clarify how 3,11-diMeC₂₇ is perceived by colony members, which receptors are involved and how it affects the physiology and behaviour of workers. Is there a possibility for manipulation in this signalling system (pheromonal queen control)?

Notes: 3,11-dimethylheptacosane was synthesized by the laboratory of Prof. W. Francke (Hamburg, Germany).

Chemical communication during reproductive conflicts in *Gnamptogenys***E. Lommelen¹, C.A. Johnson², B. Gobin¹ and J. Billen¹**¹Zoological Institute, Naamsestraat 59, 3000 Leuven, Belgium.

E-mail: els.lommelen@bio.kuleuven.ac.be

²Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY, 10024-5129, USA

Malgré leur vie coloniale tranquille, il y a beaucoup de conflits dans les sociétés de fourmis. Un de ces conflits est le conflit reproductif. Ce conflit est plus fort quand les ouvrières peuvent produire une descendance. Dans beaucoup d'espèces, les membres de colonies s'affrontent physiquement pour la dominance reproductive, alors que d'autres espèces ne montrent pas cette agression ouverte et les ouvrières semblent devenir dominantes en utilisant des signaux chimiques. Une de ces espèces est *Gnamptogenys striatula*. Dans cette espèce, les reines sont présentes dans les colonies naturelles, mais les ouvrières (gamergates) peuvent devenir les reproductrices dans une colonie quand la reine est absente (Blatrix et Jaisson, 2000). Dans cette situation les ouvrières ne se battent pas pour devenir une nouvelle reproductrice, ainsi la communication sera probablement chimique.

Nous avons trouvé une forte corrélation entre les produits chimiques dans la cuticule et le développement des ovaires de *G. striatula*, ce qui est semblable aux autres espèces ponélines. Quelques éléments sont présents dans des quantités plus hautes dans la cuticule des individus avec des ovaires développés (>1,5 oocytes/ovariole) que dans les individus avec des ovaires moins développés. Ces éléments se trouvent aussi dans la glande postpharyngéale et les ovaires, qui peuvent être la source du profil cuticulaire ou subir la même influence que les processus qui dirigent le développement du profil cuticulaire.

Despite their apparently peaceful colony life, there are many conflicts in ant societies. One of these is the reproductive conflict. This conflict is stronger if also workers can produce offspring. In a lot of species the colony members fight physically for reproductive dominance, while other species lack this overt expression of aggression and appear to rise to power through the use of chemical signals. One of these species is *Gnamptogenys striatula*. In this species, queens are present in natural colonies, but workers (gamergates) may become the reproductives in a colony in the absence of a queen (Blatrix and Jaisson, 2000). At that point the workers will not fight to become a new reproductive, so the communication is most likely chemically.

We found a strong correlation between the chemicals on the cuticle and the ovarian development in *G. striatula*, which is similar to other ponerine species. Some compounds occur on the cuticle of an individual with developed ovaries (>1,5 oocytes/ovariole) in much higher quantities than in individuals with less developed ovaries. These compounds are also found in the postpharyngeal gland and ovaries, which may be sources for the cuticular profile or under the same influence as the processes governing cuticular hydrocarbon profile development.

Blatrix, R. and P. Jaisson, 2000. Optional gamergates in the queenright ponerine ant *Gnamptogenys striatula* Mayr. *Insect. Soc.* 47:193-197.

L'Association entre la fourmi *Azteca chartifex* Forel (Dolichoderinae) et la guêpe *Polybia rejecta* (L.) (Vespidae, Polistinae) en Guyane Française

Pablo Servigne¹, Bruno Corbara¹, Philippe Cerdan², Jérôme Orivel³ & Alain Dejean³

¹LAPSCO, Université Blaise Pascal, CNRS UMR 6024, 34 Avenue Carnot, F-63037 Clermont-Ferrand cedex, France. E-mail: pablo.servigne@netcourrier.com

²Laboratoire Environnement HYDRECO, Aménagement du Petit Saut, BP 823, 97388 Kourou Cedex, France.

³Evolution & Diversité Biologique, Université Paul Sabatier, CNRS UMR 5552, 118, Route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex, France.

La fourmi arboricole dominante *Azteca chartifex* possède des colonies populeuses et très agressives. Cependant, elle tolère sur son territoire la présence de la guêpe néotropicale *Polybia rejecta*. Cette association est fréquente en Guyane française : les trois quarts des nids d'*A. chartifex* trouvés abritaient des guêpes et aucun nid de guêpes n'a été trouvé en dehors d'un territoire d'*A. chartifex*. Les contacts entre les deux espèces sont peu fréquents et agonistiques. Ceci peut être expliqué par des substances cuticulaires des ouvrières bien distinctes.

Par ailleurs, aucun marquage chimique répulsif n'a pu être décelé sur le nid de guêpes. Les sécrétions des glandes à venin et de Dufour des guêpes n'ont aucune influence sur le comportement des fourmis. Par contre, les fourmis réagissent à l'absence de leur propre marquage territorial (demi-tour, abdomen relevé, etc.). Nous expliquons donc la faible présence des fourmis sur le nid de guêpes (et donc la tolérance) par une constante surveillance de la part des guêpes, un « nettoyage » (scrapping) de la zone d'ancrage du nid pour effacer les odeurs de fourmis et une dominance comportementale des guêpes.

Les deux espèces bénéficieraient mutuellement d'une protection accrue contre les prédateurs ; les fourmis, en défendant leur territoire contre les fourmis légionnaires, protègent les guêpes, et ces dernières protègent l'association des vertébrés.

The association between the ant *Azteca chartifex* Forel (Dolichoderinae) and the wasp *Polybia rejecta* (L.) (Polistinae) in French Guiana

The arboricolous dominant ant *Azteca chartifex* has populous and very aggressive colonies. However, it tolerates on its territory the presence of the neotropical wasp *Polybia rejecta*. This association is frequent in French Guiana: three quarters of *A. chartifex* nests sheltered wasps and no wasps' nest was found outside of a territory of *A. chartifex*. Contact between the two species are agonistic and rare. This can be explained by the distinct cuticular compounds of the workers.

In addition, no repulsive chemical marking was detected on the wasps' nest. Secretions from the wasps' poison and Dufour glands did not have any influence on the ants' behavior. On the other hand, the ants reacted to the absence of territorial marking (half-turn, raised abdomen, etc). We thus explain the weak presence of the ants on the wasps' nest (and thus the tolerance) due to the constant monitoring of the wasps, a "cleaning" (scrapping) of the nest's surface to remove the ants' odors and the wasps' behavioral predominance.

The two species mutually benefit from protection against predators, ants protecting the wasps against army ants, and wasps protecting ants against vertebrate.

L'enterrement des cadavres chez le termite champignonniste, *Pseudacanthotermes spiniger* (Termitidae, Macrotermitinae)

Thomas Chouvinc, Alain Robert & Christian Bordereau

Laboratoire de communication chimique, UMR CNRS 5548, Sciences Gabriel, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France. E-mail: tomchouv@hotmail.com

La présence de cadavres au sein d'une société de termite constitue un risque important de propagation d'organismes pathogènes. Dans le cadre d'une étude du rôle potentiel de la pression des pathogènes sur l'évolution de la socialité chez les insectes sociaux, nous nous sommes intéressés au comportement d'enfouissement des cadavres par les sexués de *Pseudacanthotermes spiniger* pendant la phase critique de la fondation d'une colonie. Nous avons pu montrer que ce comportement est déclenché par un signal chimique perçu par contact. L'analyse en CPG-SM d'extrait de cadavres dans des solvants ou par microextraction en phase solide (SPME) a permis de mettre en évidence une cinquantaine de molécules et le comportement observé envers un cadavre a pu être reproduit grâce à des leurres imprégnés de certains composés chimiques identifiés. Des acides gras associés à d'autres substances comme le phénol et l'indole sont impliqués, mais l'acide oléique souvent mis en cause dans l'induction des comportements nécrophoriques chez d'autres insectes sociaux, comme les fourmis, n'a pas de rôle significatif dans l'induction du phénomène chez *P. spiniger*.

Burial behaviour of the corpses in a growing-fungus termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Termitidae, Macrotermitinae)

When cadavers appear in a termite colony, this could be an important risk of pathogen spreading. Through a research of the role of pathogen action on sociality evolution in social insects, we have studied burial behaviour of dead termites by swarmers of *P. spiniger* during the critical phase of colony founding. It has been shown that necrophoric behaviour is induced by chemical releasers and need a contact with the dead body. Solid phase microextraction (SPME) and liquid extracts of dead corpses have been analysed with GC-MS. About fifty substances have been identified and the necrophoric behaviour observed towards a cadaver has been reproduced thanks to a fake body treated with some of these chemical compounds. Fat acids, associated with others chemicals like phenol and indole, are implicated in the behaviour induction, but oleic acid, well known as necrophoric behaviour inducer in social insects like ants, didn't show any activity in the induction of the phenomenon in *P. spiniger*.

Stratégie de reproduction chez *Cardiocondyla elegans*.**J.-C. Lenoir, Mercier J.-L. et Lenoir A.**

I.R.B.I. Faculté des Sciences et Techniques de Tours, Avenue Monge, 37200 Tours, France.
E-mail : Jean-Christophe.lenoir@etu.univ-tours.fr

Cardiocondyla elegans est une petite fourmi que l'on retrouve sur les grèves fixées des cours d'eau comme la Loire ou la Dordogne. Cette fourmi vit dans un nid constitué de 5 à 20 chambres superposées sur 60 à 80 cm de profondeur et reliées entre elles par un conduit vertical. En général, les espèces de fourmis du genre *Cardiocondyla* produisent deux types de mâles : 1) des mâles ailés qui peuvent assurer un brassage génétique lors d'un vol nuptial ; et 2) des mâles aptères (ergatoïdes), moins nombreux (1 à 3) et très agressifs entre eux, qui assurent la reproduction en inséminant les nombreuses femelles ailées à l'intérieur du nid. Chez *Cardiocondyla elegans*, il n'existe que des mâles ergatoïdes, plus nombreux (1 à 20) et très peu agressifs. Cette particularité implique que pour assurer un certain brassage génétique, l'un des deux sexes doit migrer d'un nid à un autre. Pour tenter de comprendre ce mécanisme, nous avons mené deux types de travaux : des études de comportement d'agressivité et d'adoption, et des études des hydrocarbures cuticulaires. Les résultats ont montré que les ouvrières d'un nid étaient très agressives envers les femelles ailées étrangères alors que les mâles étrangers sont relativement bien acceptés dans une nouvelle colonie. Il existe aussi une grande ressemblance entre les profils des hydrocarbures cuticulaires des ouvrières et des mâles, alors que celui des femelles ailées montre certaines différences. Il semble donc que les mâles peuvent pénétrer plus facilement que les femelles dans un nid étranger et ainsi assurer un certain brassage génétique. Ces résultats sont en accord avec des observations de terrain où quelques mâles ont été vus se déplaçant sur le sol.

The ant *Cardiocondyla elegans* lives in the sand banks on the sides of rivers as the Loire or the Dordogne in France. These ants live in a 60-80 cm deep nest with 5 to 20 rooms connected by a vertical duct. Generally, species of *Cardiocondyla* have two morphs of males: 1) winged males who can insure inbreeding during mating flights and 2) wingless males (ergatoïds), less numerous (1 to 3) and very aggressive towards each other, that mate with most of the numerous winged females inside the nest. In *Cardiocondyla elegans*, only ergatoïd males are present, they are more numerous than in other species (1 to 20), and are non-aggressive. This particularity implies that at least one of males or winged females have to leave their nest and enter into an other nest to insure the inbreeding. To understand this mechanism, some behavioural tests (aggression/adoption) and cuticular hydrocarbons analysis were performed. These experimental works have shown that workers are very aggressive towards foreign winged females. On the contrary, foreign males are easily accepted in a new nest. There are similar cuticular hydrocarbon profiles between workers and males, whereas these profiles are different between workers and winged females. Males are able to enter more easily than females into a foreign nest and so to insure inbreeding. These results are consistent with some field observations where males have been seen running on the ground.

Chémotaxonomie au sein du groupe *Formica rufa*: *F. lugubris* vs *F. paralugubris*

A. Maeder¹, A.G., Bagnères² & D. Cherix^{1,3}

¹Institut d'Ecologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse. arnaud.maeder@ie-zea.unil.ch

²IRBI UMR CNRS 6035, Université de Tours, av. Monge, 37200 Tours, France.

E-mail: bagneres@univ-tours.fr

³Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse. daniel.cherix@serac.vd.ch

La plupart des études en chémotaxonomie visent à décrire et identifier des espèces jumelles ou cryptiques sur la base de profils d'hydrocarbures cuticulaires. Il est alors possible d'explorer des groupes pour lesquels l'utilisation de critères morphologiques est délicate. Le groupe *Formica rufa* est l'un de ces groupes fortement discuté et sujet à controverses depuis longue date. Notamment, il est très difficile de distinguer la nouvelle espèce *F. paralugubris* - Seifert 1996 - de son espèce jumelle et sympatrique *F. lugubris*. C'est pourquoi une approche chémotaxonomique s'avérait nécessaire. Pour cela, des ouvrières, des mâles et des jeunes femelles (aillées avant le vol nuptial) des deux espèces ont été prélevés à la surface de nids des Alpes et du Jura Suisse. Les analyses chimiques (chromatographie en phase gazeuse et chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse) ont été réalisées afin de déterminer les profils d'hydrocarbures cuticulaires. Environ 100 hydrocarbures ont pu être déterminés tels que des n-alcane, mono-, di- et tri-méthylalcanes, alcènes et alcadiènes. Aucune différence qualitative n'a pu être mise en évidence entre *F. lugubris* et *F. paralugubris* mais une discrimination quantitative s'est révélée à l'intérieur de chaque caste (jeunes femelles, ouvrières et même les mâles) indépendamment de la région d'origine. Ces résultats permettent de considérer ces deux espèces comme deux unités taxonomiques indépendantes.

Chemotaxonomy within the *Formica rufa* group: *F. lugubris* vs *F. paralugubris*

Several chemotaxonomical studies are devoted to a better way to classify and identify sibling or cryptic insect species by analysis of their cuticular hydrocarbons phenotypes. Thus, this approach allows a better view of some groups with problematic morphological criteria. One of these group is the *Formica rufa* group which is a subject of numerous discussions and controversies since several years. The extreme difficulties to distinguish the new species *F. paralugubris* -Seifert 1996 - from its sympatric sibling *F. lugubris* lead us to a chemotaxonomic approach. Samples of workers, males and young females (alates before nuptial flight) of the two species were collected on nests in the Swiss Alps and the Swiss Jura. Chemical analyses (gas chromatography and gas chromatography-mass spectrometry) were performed in order to determine cuticular hydrocarbon profiles. About one hundred cuticular hydrocarbons such as n-alkanes, mono-, di- and tri-methylalkanes, alkenes and alkadienes were found. We observed no qualitative differences between *F. lugubris* and *F. paralugubris* but a quantitative discrimination between them within each caste (young females, workers and even males) irrespective of their geographic origin. These results allow us to consider the two species as two separate taxonomic units.

Habitat de deux espèces jumelles de fourmis des bois: modéliser pour mieux comprendre

A. Freitag¹, A. Maeder² et D. Cherix^{1,2}

¹Musée de zoologie, CP 448, CH-1000 Lausanne 17, Suisse. E-mail: Anne.Freitag@serac.vd.ch

²Institut d'Ecologie, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne, Suisse.

E-mail: Arnaud.Maeder@ie-zea.unil.ch ; Daniel.Cherix@ie-zea.unil.ch

Formica lugubris et *Formica paralugubris* (Hymenoptera, Formicidae) sont deux espèces jumelles qui sont restées confondues jusqu'en 1996 (Seifert, 1996). Les travaux récents sur ces espèces ont montré l'existence de différences dans leurs stratégies de reproduction, leur structure sociale et leurs hydrocarbures cuticulaires (Maeder et Cherix, 2001; voir aussi la contribution de Maeder, Bagnères et Cherix). En Suisse, ces deux espèces sont sympatriques et parfois même syntopiques. Cette situation intéressante, couplée aux différences comportementales observées, nous a incités à étudier leur habitat respectif.

Nous avons modélisé l'habitat potentiel de chaque espèce sur la base de paramètres géographiques (altitude, pente, exposition), climatiques (température, insolation, précipitations) et écologiques (nature et structure des forêts, implantation des colonies en lisière ou pleine forêt). Même si elles partagent une distribution générale assez commune, les deux espèces jumelles *Formica lugubris* et *F. paralugubris* se démarquent dans le choix de leur habitat. Ces spécificités écologiques se révèlent tout particulièrement intéressantes lorsqu'elles sont mises en rapport avec les stratégies de reproduction propres à chaque espèce.

Habitat of two red wood ants sibling species: modelling to clarify ecological preferences

Formica lugubris and *Formica paralugubris* (Hymenoptera, Formicidae) are two sibling species which were confused until 1996 (Seifert, 1996). Recent work on these species revealed many differences in their reproductive strategies, their social structure and their cuticular hydrocarbon profiles (Maeder & Cherix, 2001; see also the contribution of Maeder, Bagnères & Cherix). In Switzerland, both species are sympatric and sometimes even syntopic. This interesting case study of two sympatric sibling species showing different reproductive strategies led us to study their respective habitat.

We modelled the potential habitat of each species using geographical variables (altitude, slope angle, slope aspect), climatic variables (temperature, solar radiation, rain) and ecological variables (forest type and structure, settlement of ants colonies inside forest or at forest's edge). We were able to determine which ecogeographical variables could be used to characterise the habitat preferred by each red wood ant species. Even if both species show a similar general spatial distribution *F. lugubris* and *F. paralugubris* distinguish themselves by some specific habitat requirements. This species-specific habitat specialisation is particularly interesting when linked to the respective reproductive strategies of each species.

Maeder, A. et D. Cherix, 2001. Problèmes posés par *Formica paralugubris* une nouvelle espèce de fourmis des bois. *Actes Coll. Ins. Soc.* 14: 21-25.

Seifert, B., 1996. *Formica paralugubris* nov. spec. - a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta : Hymenoptera : Formicoidea : Formicidae). *Reichenbachia Mus. Tierkd. Dresden* 35: 193-201.

Agressivité intraspécifique chez la fourmi *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera: Myrmicinae)

Jean-François Marlier¹, Bertrand Schatz² et Jean-Christophe de Biseau¹

¹Service d'éco-éthologie évolutive - Université Libre de Bruxelles, 50 Av. Roosevelt, B-1050 Brussels, Belgique. E-mail: jmarlier@ulb.ac.be

²Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE), UPR 5175 CNRS, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5, France.

Crematogaster scutellaris est une fourmi arboricole et polydome, qui est abondante et dominante dans tout le bassin méditerranéen. Nous présentons ici les premiers résultats d'une étude sur la compétition intraspécifique (agressivité intraspécifique et fermeture coloniale). L'agressivité entre colonies a été évaluée entre fondations issues du même site, ainsi qu'entre colonies adultes aux niveaux intrapopulationnel, interpopulationnel et interspécifique, en utilisant une échelle standardisée d'agressivité. Si l'agressivité interpopulationnelle et interspécifique est pratiquement maximale, elle est significativement plus faible et beaucoup plus variable au niveau intrapopulationnel. Au niveau collectif, des recrutements défensifs sont observés aussi bien au niveau intra- qu'interspécifique, mais la réponse est plus faible en situation intraspécifique. De plus, dans ce dernier cas, lors des expériences réalisées avec des fondations âgées de trois ans, plus de 50% des ouvrières intruses sont retrouvées vivantes 7 jours après le recrutement, dont 30 % toujours en prise avec des résidentes. L'analyse chimique des profils cuticulaires d'ouvrières provenant de fondations d'un même site a mis en évidence des indices de similarité entre colonies toujours supérieurs à 0,94 (indice de Nei), quel que soit le niveau d'agressivité intercoloniale. D'autres composés cuticulaires, comme des acides gras ou des esters, pourraient jouer un rôle dans la reconnaissance entre colonies.

Intraspecific aggression in the ant *Crematogaster scutellaris* (Hym.: Myrmicinae)

Crematogaster scutellaris is an arboricolous and polydomous ant, widespread and dominant in the Mediterranean region. We present here the first results about intraspecific competition (intraspecific aggression and social closure). Aggression was tested between foundations coming from the same site, between nests of the same or different populations, and with other species, using a standard behavioural assay. Aggression between populations of *C. scutellaris* and with other species was almost at the maximum level, while intraspecific aggression between nests of the same population was significantly lower and highly variable. We also checked the existence of intraspecific and interspecific defensive recruitments. Defensive recruitments were observed in both cases but the response was lower during intraspecific encounters. In this case, in the experiments performed with 3 year old foundations, 50% of the intruder workers were found alive 7 days after the end of recruitment, with 30% of them still seized by resident ants. Cuticular hydrocarbon profiles of workers from foundations show a similarity index always higher than 0,94, whatever the aggressiveness level observed between tested colonies. Other cuticular compounds like fatty acids or esters may be used for intraspecific recognition.

Les fourmis capturant les parasites protègent le mutualisme figuiers - pollinisateurs

Schatz Bertrand & Hossaert-McKey Martine

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France. E-mail: schatz@cefe.cnrs-mop.fr, hossaert@cefe.cnrs-mop.fr

Les mutualismes de pollinisation attirent souvent d'autres organismes tels que des parasitoïdes et des fourmis. Ces troisièmes acteurs peuvent influencer la dynamique évolutive de ces mutualismes. Cependant, même dans le cas du mutualisme bien connu entre figuiers et pollinisateurs, l'effet direct des fourmis n'a jamais été clairement établi. Nous avons quantifié ici l'effet de deux espèces de fourmis prédatrices associées à un figuier tropical dioïque *Ficus condensa*. Attirées par les pollinisateurs et les parasitoïdes surtout présents sur les arbres mâles, les fourmis sont au moins huit fois plus présentes sur les arbres mâles. Quand les fourmis sont présentes, le nombre de parasitoïdes est nettement réduit en fonction du nombre et de l'espèce de fourmi considérée. Le nombre de parasitoïdes augmente rapidement et fortement au cours de l'expérience d'exclusion de fourmis. La réduction du taux de parasitisme bénéfique aux pollinisateurs montre que les fourmis peuvent être considérées comme des mutualistes indirects pour la plante et les pollinisateurs impliquées dans un réseau complexe d'interactions ayant lieu sur les figuiers *F. condensa*.

Pollination mutualisms often attracted other organisms, such as parasitoid wasps and ants. The “third actors” can influence the evolutionary dynamics of such mutualisms. Ants are frequently associated with these mutualisms, but their direct effects have not yet been clearly established, even in the case of the well described obligate interaction between figs and fig-wasps. We attempted to quantify such effects for ants associated with a dioecious fig species, *Ficus condensa*. Attracted by both pollinating and non-pollinating fig wasps, ants were present eight times higher on male fig trees, in which pollinators and parasitoids are only able to reproduce. When ants were present, the number of parasitoid wasps was strongly reduced depending on the number and species identity of ants. Number of parasitoids wasps rapidly increased in ant exclusion experiment. Because reduction of parasitism benefits the pollinator, ants may be considered as indirect mutualist of plant and pollinator in the network of complex interactions supported by *F. condensa* trees.

Augmentation du succès reproducteur des colonies de termites primitifs grâce aux soldats

Roux E. A., Korb J.

LS Biologie I, Zoologie, Universität Regensburg, 93040 Regensburg, Allemagne.
E-mail: estelle.roux@biologie.uni-regensburg.de

Jusqu'à présent le rôle des soldats a surtout été étudié chez les Rhinotermitidae et les Termitidae qui tous fourragent hors du nid. Chez les primitifs Kalotermitides, termites de bois sec, les fourrageurs ne sortent jamais et le bois du nid constitue leur seule nourriture. Ainsi le nid assure la principale protection de ces termites. Quel est donc le rôle imparti aux soldats ? Cette caste étant stérile et ne participant à aucune activité de la colonie, elle représente un coût tant pour la colonie que pour le soldat lui-même. Pourquoi cette caste a-t-elle été maintenue jusqu'à présent ? Chez le termite de bois sec, *Cryptotermes secundus*, nous avons étudié l'impact des soldats sur la survie, la croissance et la production d'ailés de 54 colonies lors d'un séjour d'un an sur le terrain. Nous avons un groupe de 36 colonies témoins et un groupe de 18 colonies traitées. Les soldats de ces dernières furent retirés et leur production inhibée par un extrait de tête de soldats. L'inhibition n'a pas été complète mais les colonies traitées n'ont pas produit autant de soldat que les témoins. Ni la survie ni la croissance des colonies n'ont été affectées par le faible pourcentage de soldat. Cependant, et malgré une croissance normale, les colonies traitées ont produit moins de nymphes que les témoins. Ce résultat indique que les soldats augmentent le succès reproducteur de leurs colonies et ont un bénéfice indirect à se sacrifier pour elle.

Soldiers effectively increase the reproductive success of termite colonies

So far studies about the role of soldiers in termites focused mainly on two families, Rhinotermitidae and Termitidae (higher termites), that forage outside the nest. In primitive termites, such as drywood termites (Kalotermitidae), the nest coincides with the food source and there is no 'outdoor' foraging. As the nest is the main protection of foragers the role of soldiers is unclear. Furthermore, because soldiers do not participate in any tasks and are sterile their presence represents a cost, both at the colony and the individual level. Why are soldiers, nevertheless, maintained? This question was addressed in the current study on the drywood termite, *Cryptotermes secundus*. The effect of soldiers on colony survival, colony growth and nymph production was evaluated in a field experiment. Fifty four colonies were set up in the field for a year, 18 of which were deprived of soldiers and soldier production was inhibited by soldier head extract (thereafter "soldier-less" colonies). These colonies produced soldiers despite the inhibition, but significantly less than control colonies. Colony survival was not affected by the absence of soldiers and colony growth did not differ between control and "soldier-less" colonies. Despite a normal growth, however, "soldier-less" colonies produced significantly less nymphs than control colonies. The last result indicates that soldiers increase the reproductive success of their colonies and gain indirect fitness benefits.

Modélisation statistique de la survie chez les insectes sociaux

François-Xavier Dechaume Moncharmont¹, Axel Decourtye¹, Odile Pons², Minh-Hà Pham-Delègue¹

¹Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, BP23, 91440 Bures-sur-Yvette, France.
E-mail : dechaume@jouy.inra.fr

²Unité de Biométrie, INRA Centre de Recherches de Jouy-en-Josas, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.

L'étude de la survie chez les insectes sociaux pose le problème de l'analyse statistique des données de mortalité. Nous présentons un exemple de notre approche modélisatrice des données de survie dans le cas de d'abeilles en cagette soumise à une exposition chronique à deux pesticides (imidaclopride et deltaméthrine). Notre modèle, basé sur un modèle de Cox à risques proportionnels, n'est pas limité à une fonction de risque définie comme cela pourrait être le cas avec une approche paramétrique, mais il permet néanmoins d'intégrer différentes co-variables. Nous avons non seulement considéré l'effet des traitements par les pesticides, mais aussi d'une co-variables de nuisance (la variabilité entre les réplicats). De plus, en raison de l'existence d'interactions sociales entre les individus, le modèle intègre le fait que les abeilles ne meurent pas indifféremment les unes des autres. Nous avons ainsi pu démontrer la toxicité induite par l'imidaclopride et la deltaméthrine. Nos résultats soulignent l'importance de la variabilité entre réplicats, de l'effet de densité-dépendance, et de leurs interactions avec l'effet traitement. Aucun de ces paramètres ne peut être négligé dans l'évaluation de la toxicité chronique de pesticides chez l'abeille.

Studies of survival in social insects raise the problem of the statistical analysis of mortality data. We present a example of the modelling approach of survival data of caged bees under chronic exposure to two pesticides (imidacloprid and deltamethrin). Our model, based on a Cox proportional hazard model, is not restricted to a specific hazard functional form such as in parametric approaches but takes into account multiple covariates. We consider not only the pesticide treatment but also a nuisance variable (variability between replicates). Moreover, considering the occurrence of social interactions, the model integrates the fact that bees do not die independently one from the other. We demonstrate the chronic toxicity induced by imidacloprid and deltamethrin. Our results also underline the role of the replicate effect, density-dependent effect and their interactions with the treatment effect. None of these parameters can be neglected in the assessment of the chronic toxicity of pesticides to the Honeybee.

Putting the backbone into animal sociality: meerkats and mole-rats and their relevance to social insect research.**Justin O’Riain**

Zoology Department, University of Cape Town, Rondebosch, 7700, South Africa.
E-mail: joriain@botzoo.uct.ac.za.

Naked mole-rats were the first vertebrates whose social organisation was compared directly to that of eusocial insects, with their queens, workers and soldiers. The large colony size of free-living naked mole-rats (up to 300 individuals), highly skewed reproduction (typically only a single breeding female) and a large number of effectively sterile helpers, clearly justified the comparison. From a theoretical perspective the comparison between such different taxa proved fruitful as it forced researchers to reconsider the ultimate selective factors that favoured the evolution of reproductive skew and helping behaviour in animals. For over a decade thereafter, naked mole-rats were constantly referred to as the only eusocial vertebrate, despite the discovery of many other social species (birds and mammals) that clearly satisfied the traditional criteria of eusociality. Subsequent mole-rat research suggested that the original comparison was overstated (e.g. the existence of worker castes) and that important differences had been overlooked in the attempt to draw parallels with social insects. However, it was only in 1995 following the lively debate in the literature on the need for a revision of the original definition of eusociality that researchers began to question the exclusivity of naked mole-rat eusociality in earnest. More importantly attempts were made to deduce whether there were real biological discontinuities between social vertebrates and invertebrates and a limit to the social complexity (e.g. the evolution of morphological castes) of group-living vertebrates.

I propose to discuss the above issues in light of recent results generated from field and laboratory studies on two social mammals, the naked mole-rat and the meerkat (*Suricata suricatta*). Through these studies our understanding of the evolution of mammalian sociality has been greatly improved which allows for a more in depth comparison with social insects and a reassessment of arguments pertaining to the limits of sociality in vertebrates.

La fission avec réorientation du couvain, un mode original de reproduction chez les fourmis

Alain Lenoir¹, Julien Renault¹, Raphaël Boulay², Xim Cerdá² et Katsuya Ichinose^{1,3}

¹IRBI, CNRS, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 TOURS, France. lenoir@univ-tours.fr

²EBD, CSIC, Apdo.1056, 41080 SEVILLA, Spain.

³KONARC, Nishigoshi, Kikuchi-gun, Kumamoto-ken, 861-1192 Japan.

Chez de nombreuses fourmis comme les *Aphaenogaster*, la fondation indépendante est la règle. Cependant, *Aphaenogaster senilis*, fourmi méditerranéenne, a des gynes ailées brachyptères qui ne peuvent voler. Ledoux (1971, 1976) ayant rapporté des cas de fission de colonie dans la nature et au laboratoire, nous avons étudié expérimentalement ce mode de reproduction original chez les fourmis. Les ouvrières isolées de la reine avec du couvain de celle-ci sont capables de réorienter les œufs et petites larves, destinées au préalable à donner des ouvrières, pour élever des gynes. Ces femelles sortent pour être fécondées puis reviennent dans leur nid, le groupe devient donc une colonie monogyne avec une reine fonctionnelle. En présence de la reine, il n'y a jamais production de gynes. Le départ d'un groupe d'ouvrières de la colonie mère permet d'échapper à l'inhibition royale pour la production de sexués. Les ouvrières du groupe isolé deviennent agressives par rapport à la colonie mère, leur profil d'hydrocarbures cuticulaires diverge en parallèle à l'apparition de l'agression. Dans le groupe orphelin une compétition pour la ponte des œufs mâles s'installe et des agressions apparaissent entre ouvrières pondeuses, ce qui est une forme de policing.

Fission with brood re-orientation, a new mode of colony foundation in ants

Colony founding in many ants like *Aphaenogaster* is considered to be independent, but *A. senilis*, a very common Mediterranean species has brachypterous females unable to fly. Colony fission in this species has been anecdotically reported by Ledoux (1971, 1976) in the field and in the laboratory. We experimentally studied this mode of foundation. Queenless workers are able to re-orientate eggs or young larvae, initially worker oriented, to rear alate gynes. These gynes are fecundated outside the nest and re-enter their natal nest which therefore becomes a new monogynous colony. In queenright colonies we never observe, neither found in the field, production of gynes. When they make a fission, workers escape the queen inhibition to rear new gynes. Their cuticular profile diverges rapidly and they become aggressive toward the mother nest. In these queenless nests, a competition for egg-laying and aggressions between the egg-laying workers appear, which is a form of policing.

Ledoux, A., 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.R. Acad. Sci. Paris Ser. D.*, 273: 83-85

Ledoux, A., 1976. Bouturage expérimental de colonie chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.R. Acad. Sci. Paris Ser. D.*, 283: 1061-1063

Polydomie, répartition des individus et investissement reproducteur chez l'espèce monogyne arboricole, *Pachycondyla goeldii*

D. Denis, A. Pezon et D. Fresneau

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, FRE CNRS 2413, Université Paris 13, 93430 Villetaneuse, France. E-mail : Damien.Denis@leec.univ-paris13.fr

La polydomie chez les fourmis est généralement décrite comme une stratégie permettant l'exploitation d'un maximum de ressources au moindre coût. Quelles influences a cette structure de nid sur le comportement des fourmis ? Pour répondre à cette question nous avons mené une étude de terrain sur *Pachycondyla goeldii*. Les colonies matures de cette espèce monogyne arboricole sont polydomiques, une structure particulièrement intéressante impliquant l'existence de deux types de nid distincts : les calies avec et sans reine. Ces différents types de nid n'ont pas la même importance pour la survie de la colonie car le nid avec reine produit tous les individus diploïdes de la colonie. Ainsi cette calie devrait recevoir la meilleure protection et un meilleur soin que les autres calies. Nos résultats montrent que les nids avec reine ont significativement plus d'ouvrières que ceux sans reine. La polydomie permet aussi de tester l'influence de la reine car les ouvrières des calies sans reine ne sont pas directement en contact avec elle. La prédiction selon laquelle les ouvrières dans un système polydomique sont capables d'échapper au contrôle de la reine et de sexualiser le couvain diploïde est vérifiée dans notre étude. Nous avons en effet trouvé un nombre significativement plus élevé de femelles vierges dans les calies sans reine. Cependant les mâles ne suivent pas le même motif de distribution que les femelles dans les deux types de nid. De plus, les ouvrières des nids sans reine ont des ovaires plus développés que leurs sœurs avec reine. Nous avons mis en évidence grâce au dimorphisme de taille des oeufs que la proportion d'œufs d'ouvrières dans les nids sans reine est plus importante que celle des nids avec reine. Ces résultats soutiennent l'existence d'un conflit reine/ouvrières pour la production de mâles : les mâles des nids sans reine provenant d'ouvrières et ceux du nid avec reine de la reine.

Polydomy in ants is generally described as a strategy which permits the exploitation of a maximum of resources at a lower cost. What influences does this nest structure have on ant behavior? To answer this question we undertook a field study on *Pachycondyla goeldii*. Mature colonies of this arboricolous monogynous species are polydomic, a particularly interesting structure, which implies the existence of two distinct types of nests: queenright and queenless calies. These different kinds of nests do not have the same importance for colony survival since the queenright nest will produce all the diploid members of the colony. As a result this calie should receive better protection and care than other calies. Our results show that queenright nests have significantly more workers than queenless ones. Polydomy also permits to test queen influence because workers from queenless nests are not directly in contact with the queen. The prediction that workers in a polydomous system are able to escape queen control and sexualize the diploid brood is confirmed in this study. We indeed find a significantly higher number of virgin females in queenless calies. However males do not follow the same pattern of distribution as females in the two nest types. Furthermore workers in queenless nests possess more developed ovaries than their queenright counterparts. The proportion of worker eggs in queenless nests is higher than in the queenright calie as evidenced by an egg size dimorphism. These results support the existence of a queen/worker conflict over male production, with males from queenless nests produced by workers and males from queenright nests by the queen.

Différences interspécifiques du répertoire des castes au sein du genre *Pheidole* : effet de la taille de l'échantillonnage

Sempo, G. & Detrain, C.

Unité d'écologie sociale (CP160/12), Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgium. E-mail: gsempo@ulb.ac.be

Cette étude démontre l'importance de la taille de l'échantillonnage dans l'évaluation de la spécialisation comportementale des castes chez les fourmis polymorphes. La pondération du nombre des observations réalisées sur chacune des castes de la fourmi dimorphique, *Pheidole pallidula*, met en évidence un répertoire comportemental des majors relativement étendu en comparaison d'autres espèces du même genre (Wilson, 1984; Brown et Traniello, 1998). En effet, ces majors ne se cantonnent pas dans des comportements de défense, de broyage de graines ou de stockage de nourriture, elles peuvent réaliser jusqu'à 69% du répertoire comportemental des minors et s'impliquer notamment dans des activités à l'intérieur du nid telles que les soins au couvain. En outre, nous avons montré que les variations interspécifiques dans la taille du répertoire comportemental des majors peuvent résulter de simples différences dans le nombre d'individus observés. Dès lors, la prédiction de la théorie ergonomique de Wilson (Oster et Wilson, 1978), qui corrèle positivement la taille du répertoire comportemental d'une caste à son pourcentage dans la colonie, doit être réexaminée en tenant compte des différences dans l'effort d'échantillonnage pour les différentes espèces étudiées.

Sampling size effect on between-species comparison of behavioural repertoire of castes in *Pheidole* ant genus

Our results put emphasis on the importance of sampling size when studying behavioural specialization of castes in polymorphic ant species. A weighting of the number of observations performed on minor and major castes of *Pheidole pallidula* reveals that the behavioural repertoire of majors is broader than reported for other species of the same genus (Wilson, 1984; Brown and Traniello, 1998). Indeed, majors are not limited to a few subsets of tasks including only defence, seed milling and food storage since they perform 69% of the minors' behavioural repertoire including notably brood care. On the other hand, our study shows that between species differences in the behavioural repertoire size of majors could simply result from differences in the number of majors observed. Consequently, the ergonomic prediction (Oster and Wilson, 1978) of a correlation between the repertoire size of one caste and its numerical representation in the colony requires a re-examination that takes into account the sampling effort when drawing out between-castes behavioural differences.

Brown, J.J. and J.F.A. Traniello, 1998. Regulation of brood-care behavior in the dimorphic caste of the ant *Pheidole morrisoni* (Hymenoptera: Formicidae): effects of caste ratio, colony size, and colony needs. *J. Insect Behav.* 11: 209-219.

Oster, G.F. and E.O. Wilson, 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Monographs in Population Biology Vol 12. Princeton University Press, Princeton, NJ. 372pp.

Wilson, E.O., 1984. The relation between caste ratio and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 89-98.

Régulation du conflit reine - ouvrière chez le bourdon *Bombus terrestris* (Hymenoptera : Apidae) : une reine pace maker ?

C. Alaux¹, P. Jaisson¹ et A. Hefetz²

¹Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, CNRS FRE 2413, Université Paris 13, 93430 Villetaneuse, France. E-mail: Cedric.Alaux@leec.univ-paris13.fr

²Faculté des Sciences de la Vie G. S. Wise, Département de Zoologie, Université de Tel Aviv, 69978 Tel Aviv, Israël.

Un point central dans l'étude des sociétés d'insectes est une meilleure compréhension des facteurs et principes de la voie systématique par laquelle les membres affectent le développement colonial. Chez les espèces à cycle colonial annuel, le développement colonial passe par deux phases sociales : une phase ergonomique (production d'ouvrières) suivie d'une phase reproductive (production de sexués). Ainsi le timing de la reproduction apparaît être un des facteurs clés permettant de optimiser la production d'individus reproducteurs. Chez le bourdon *Bombus terrestris*, une seule reine monoandre fonde la colonie qui se développe harmonieusement jusqu'à une phase finale de compétition (suivant la production de reines) au cours de laquelle les ouvrières et la reine rivalisent pour la production de mâles. L'influence de l'âge chez les deux castes a principalement été étudiée afin de déterminer les rôles de la structure sociale et de l'expérience de la reine. L'apparition de la phase de compétition a donc été observée chez des colonies âgées de 10 et 18 jours après avoir modifié les facteurs précédents. Ainsi, la structure sociale (âge des ouvrières et force ouvrière) n'apparaît pas impliquée dans la régulation du conflit reine/ouvrière qui reste inchangée, contrairement à l'âge de la reine. Il semble que les ouvrières retardent simplement leur reproduction jusqu'à la phase de compétition afin de maximiser leur fitness et que la reine possède le pouvoir décisionnel du timing reproductif (signal phéromonal ?). Le développement colonial semble donc régir par une horloge interne de la reine qui se déclenche, d'après nos résultats, à partir de la phase sociale.

A central objective in the study of insect societies is to better understand the factors and principles of the systematic way by which members affect the colonial development. In social species with an annual life cycle, the colonial development goes through two distinct social phases: the ergonomic phase (production of workers) followed by the reproductive phase (production of sexuals). So the timing of reproduction appears to be one of the key factors allowing to optimise the production of reproductive individuals. In the bumblebee *Bombus terrestris*, a single monandrous queen founds the colony which develops harmoniously until a final competition phase (following queen production) in which the workers and the queen compete to produce male offspring. The influence of age in the two castes was principally studied in order to assess the roles of social structure and queen experience. The onset of the competition phase was observed in 10 and 18 days old colonies after having modified the previous factors. Thus the social structure (worker age and worker force) doesn't seem to be involved in the regulation of the queen/worker conflict, which remains unaffected, contrary to the age of the queen. It seems that workers simply delay their reproduction until the competition phase to maximise their fitness and that the queen possesses the decisional power of reproductive timing (pheromonal signal?). Colonial development seems therefore to be governed by an internal clock of the queen which is triggered off, according our results, at the beginning of the social phase.

Modélisation de la longueur de la hiérarchie chez les fourmis sans reine à plusieurs gamergates: exemple de *Rhytidoponera confusa*, une fourmi Ponérine australienne.

Mathieu Molet

Laboratoire d'Ecologie CNRS UMR 7625, Université Pierre et Marie Curie, 7 quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05, France. E-mail: mathieu.molet@ens.fr

Chez certaines espèces de fourmis Ponérines la caste reine a disparu et les ouvrières ont toutes la possibilité de se reproduire. Cependant seules certaines accèdent effectivement à l'accouplement et à la reproduction, soit parce que les mâles ne sont présents qu'à un moment de l'année auquel cas seules les ouvrières réceptives sexuellement peuvent s'accoupler, soit parce qu'une hiérarchie de dominance se met en place parmi certaines ouvrières, et seules la ou les mieux placées ont accès à la reproduction. Or les ouvrières de cette hiérarchie travaillent peu et s'agressent beaucoup, ce qui entraîne un coût pour la colonie. Monnin et Ratnieks (1999) ont proposé un modèle mettant en lumière l'effet des différents paramètres de la colonie sur la longueur de la hiérarchie chez des espèces monogynes. Nous avons généralisé ce modèle à des espèces polygynes afin de comprendre l'effet des mortalités des individus, de leur apparentement, de la quantité de travail qu'ils fournissent ou encore du degré de linéarité de la hiérarchie sur le nombre d'ouvrières entrant en compétition pour la reproduction. L'étude de colonies de l'espèce *Rhytidoponera confusa* maintenues au laboratoire ainsi que des données obtenues par Ward et Peeters (communications personnelles) ont permis d'estimer les paramètres du modèle, de vérifier sa justesse et de tenter d'expliquer les raisons qui peuvent pousser une ouvrière à entrer ou non dans la hiérarchie de dominance.

Among some Ponerinae ant species, the queen cast has been lost and workers can reproduce. However, only a few actually mate and reproduce, either because males are not present all over the year so that only females sexually active at this time can mate, or because a dominance hierarchy takes place between some workers and only the high-rankers can reproduce. Workers in the hierarchy work little and they spend a lot of time attacking one another, which is costly for the colony. Monnin and Ratnieks (1999) proposed a model showing the effect of the colony parameters on hierarchy length in monogynous species. We generalize this model to polygynous species in order to understand the effects of mortality, relatedness, amount of work performed by high-rankers or degree of linearity of the hierarchy on the number of workers competing for reproduction. Laboratory study of *Rhytidoponera confusa* colonies and analysis of data collected by Ward and Peeters (personal communication) allow us to estimate the parameters of the model, test its accuracy and try to explain why a worker should or should not enter the dominance hierarchy.

Monnin, T. & Ratnieks, F., 1999. Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 413-422.

Ward, P., 1983. Genetic Relatedness and Colony Organization in a Species Complex of Ponerine Ants I. Phenotypic and Genotypic Composition of Colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 12: 285-299.

Place de la reine dans la séquence d'émigration de colonies de ponérines

A. Pezon¹, D. Denis¹, R. R. Hora¹, P. Cerdan², J. Valenzuela³ & D. Fresneau¹

¹Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, F.R.E. C.N.R.S. 2413, Université Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France. E-mail : Antoine.Pezon@leec.univ-paris13.fr

²HYDRECO, Laboratoire de Petit-Saut, B.P. 823, 97388, Kourou cedex, France.

³Institut d'Ecologie, Xalapa, Etat de Veracruz, Mexique.

Les colonies de fourmis déménagent d'un site de nidification à un autre plus fréquemment que précédemment supposé. Les émigrations constituent cependant une phase dangereuse du cycle de vie d'une colonie, particulièrement pour les espèces monogynes à faible effectif. Capital pour la survie de la colonie, le moment où la reine émigre doit répondre aux contraintes inhérentes à cette situation périlleuse. L'émigration de la reine au début réduirait le risque que le trajet d'émigration soit exploité par un prédateur, tandis que le faire à la fin augmenterait ses chances d'arriver dans le meilleur des nouveaux sites de nidification. De plus, la reine aurait avantage à émigrer au milieu de la séquence de déménagement puisqu'elle serait transférée de la protection assurée par la moitié de la colonie dans l'ancien nid à celle de l'autre moitié de la colonie dans le nouveau nid. Chez les espèces monogynes, la sélection naturelle devrait ainsi favoriser la stratégie optimale de déplacement de la reine au milieu de l'émigration. Cependant, chez les espèces polygynes où la mort d'une reine est bien moins dommageable à la survie de la colonie, l'émigration des reines devrait être répartie uniformément au cours de la séquence des événements. Nous avons testé ces prédictions sur deux ponérines néotropicales proches phylogénétiquement : *Pachycondyla apicalis*, espèce strictement monogyne, et *P. obscuricornis*, espèce facultativement polygyne. Nos résultats montrent que quels que soient l'espèce, la taille de la colonie ou le nombre de reines, l'émigration d'une reine ne se produit pas aléatoirement, mais au milieu de la séquence d'émigrations des ouvrières. Cette stratégie adaptative est caractéristique de colonies fonctionnant en tant qu'unités hautement intégrées. Les mécanismes possibles impliqués dans le processus de prise de décision collective dans des sociétés à petit effectif sont discutés.

Ant colonies move from one nest site to another more frequently than was previously assumed. Emigrations, however, constitute a dangerous phase in the colony life cycle, especially for monogynous species with a small worker force. Crucial to the colony's survival, the timing of queen emigration must respond to the constraints inherent to this perilous situation. Moving the queen early would lower the risk of the emigration route being exploited by a predator, while moving her late would raise her chances of arriving in the best of the new sites. In addition, the queen should also benefit from moving in the middle of an emigration since she would be transferred from the protection provided by half of the colony in the old nest to that of the other half in the new nest. In monogynous species, natural selection should therefore favor the optimal strategy of moving the queen during the middle of the emigration. However, in polygynous species where the death of a queen is far less damageable to colony survival, queen emigrations should be spread out evenly over the entire sequence of events. We tested these predictions in two closely related Neotropical ponerines: the strictly monogynous *Pachycondyla apicalis* and the facultatively polygynous *P. obscuricornis*. Our results show that, regardless of species, colony size, or number of queens, queen emigration does not occur randomly but in the middle of the sequence of worker emigrations. This adaptive strategy is characteristic of colonies functioning as highly integrated units. The possible mechanisms involved in the collective decision-making process in numerically small societies are discussed.

Inhibition de contact exercée par les butineuses sur le développement comportemental des ouvrières émergentes chez *Apis mellifera* L.

Leoncini Isabelle & Le Conte Yves

UMR INRA-UAPV, Unité d'Ecologie des Invertébrés, Laboratoire de Biologie de l'Abeille,
Site Agroparc, Domaine Saint-Paul, 84 914 Avignon Cedex 9, France.
E-mail: isabelle.leoncini@univ-rennes1.fr, leconte@avignon.inra.fr

Les butineuses qui sont les ouvrières les plus âgées de la colonie, émettent un signal inhibiteur qui régule le développement comportemental des ouvrières émergentes de la colonie et retarde l'âge au butinage. Notre objectif est de mettre en évidence que cette inhibition s'exerce par contact physique entre les deux cohortes d'abeilles. Dans une première expérience, nous avons comparé l'âge à partir duquel les ouvrières émergentes commencent à butiner dans une colonie composée de deux cohortes : des ouvrières émergentes et des butineuses âgées, par rapport à une colonie témoin qui contient uniquement des ouvrières émergentes. En présence de butineuses âgées, les ouvrières émergentes butinent plus tard, ce qui confirme bien le pouvoir inhibiteur des butineuses âgées sur le développement comportemental de ces ouvrières. La seconde expérience étudie la nécessité des contacts physiques entre butineuses âgées et ouvrières émergentes pour induire l'inhibition. Dans la colonie, les deux cohortes d'abeilles sont séparées soit par une grille simple (qui permet les contacts physiques) soit par une grille double (qui empêche tout contact physique). Lorsque les ouvrières émergentes sont séparées des butineuses âgées par une double grille, elles butinent précocement par rapport aux abeilles de même âge de la colonie témoin où elles sont mélangées aux butineuses âgées. Les ouvrières émergentes séparées des butineuses âgées par une grille simple partent butiner à un âge intermédiaire. La présence de la grille simple permet une inhibition partielle. Nos résultats montrent clairement que l'inhibition exercée par les butineuses âgées sur le développement comportemental des ouvrières émergentes est transmise par contact physique sans impliquer de molécules volatiles.

Foragers emit an inhibitor signal that regulates behavioural development of young bees and delays age of onset of foraging. The present study was designed to confirm whether physical contacts between young bees and old foragers are necessary to inhibit behavioural development of young bees. These experiments were conducted in small colonies composed of two cohorts of bees: emerging bees and old foragers. Our first experiment highlighted the inhibition of old foragers on the onset of foraging by emerging bees, and this validated our experimental conditions. The second experiment investigated the necessity of physical contacts between young bees and old foragers to induce the social inhibition of young bees. The two cohorts in a colony were separated either by a single or a double screen. Double screens prevented physical contacts between the two cohorts of bees whereas single screens allowed some physical contacts. Emerging bees separated from foragers by a double screen foraged precociously compared to emerging bees in control colonies with no separation between the two cohorts. Compared to these two types of colonies, emerging bees separated by a single screen started foraging at an intermediate age. These results demonstrate that the inhibitor signal emitted by old foragers is transmitted by physical contacts between old foragers and emerging bees and that no volatile compounds are involved.

Le conditionnement opérant chez une fourmi

M-C. Cammaerts

Service d'Eco-éthologie évolutive, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, 50, Av. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique. E-mail: mtricot@ulb.ac.be

Le conditionnement opérant (encore appelé conditionnement instrumental) est possible chez la fourmi *Myrmica sabuleti*. Il est précis, les ouvrières ne répondant qu'à l'appareillage utilisé lors du conditionnement, et non à seulement l'un ou l'autre de ses éléments. Obtenu en utilisant de l'eau sucrée comme récompense, le conditionnement opérant persiste 3h et 4h après respectivement un premier et un second conditionnement. Réalisé avec de la nourriture carnée comme récompense, il est nettement meilleur et persiste plus de 7h, ainsi que plus de 8h après respectivement un premier et un second conditionnement. De plus, dans ce dernier cas, une réponse significative apparaît encore durant 1h à 3h, 24h et même 48h après l'extinction du conditionnement.

Parce qu'il est aisé à obtenir, précis et facile à quantifier, ce conditionnement opérant nous permettra de poursuivre l'étude de la perception visuelle (formes, contours etc ...) des ouvrières de *M. sabuleti*. Rappelons que cette étude, entreprise en utilisant le conditionnement classique comme méthode, a déjà permis de préciser plusieurs des capacités visuelles et discriminatives de l'espèce.

Operant conditioning in an ant

Operant conditioning could be obtained in the ant *Myrmica sabuleti*. The conditioned workers respond exclusively to the experimental apparatus used during the training phase, and not to only one or another of its elements. Obtained by using sugared water as reward, it persists during 3h and 4h respectively after a first and a second training phase. Obtained thanks to meaty food, it is more pronounced and persists during more than 7h, as well as during more than 8h after respectively a first and a second training phase. Moreover, in the latter case, a valuable response still appears during 1h to 3h, 24h and even 48h after the extinction of the operant conditioning.

Since operant conditioning is easy to obtain and gives obvious and precise responses, we aim to use it for going on studying the visual perception (forms, outlines ...) of *M. sabuleti* workers. This study, we begun by using classical conditioning as a method, already allowed us to analyze several visual and discriminative capacities of the species.

Morphologie comparée des glandes situées dans la tête des différentes castes de *Lasius niger*

H. Niculita¹, Jean MacDonald-Comber Petétot¹ and Johan Billen²

¹Institut d'Ecologie, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, Switzerland. E-mail: Helene.Niculita@ie-zea.unil.ch

²Laboratory of Entomology, K.U.Leuven, Belgium.

Les dissections et les sections sériées d'ouvrières, mâles et gynes de *Lasius niger* révèlent un développement isométrique net des glandes postpharyngienne, propharyngienne et mandibulaire. Ce développement se manifeste par une différence dans le nombre de cellules glandulaires composant les glandes, ainsi que dans leur taille. L'analyse ultrastructurale permet de formuler des hypothèses en ce qui concerne l'importance de ces différences caste-spécifique de la taille des glandes dans la société de *Lasius niger*.

Comparative morphology of glands associated with the head among castes of the black ant, *Lasius niger*

Postpharyngeal, propharyngeal and mandibular glands of *Lasius niger* males, gynes and workers were dissected and serial sectioned. All these glands show a clear isometric development. The isometric features are reflected in a variation of the number of glandular cells forming the glands and in the gland size. The ultrastructural analysis could give same indications concerning the caste size-related importance of the glands in the *Lasius niger* behaviour.

Régulation intranidale du recrutement alimentaire : effets de la nature de la nourriture et de la présence de couvain.

Stéphane Portha, Jean-Louis Deneubourg & Claire Detrain

Behavioral and Evolutionary Ecology, Free University of Brussels, CP 160/12, av. F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, Belgium. E-mail: sportha@ulb.ac.be

La prise de décisions par les fourrageuses de *Lasius niger* est fortement influencée par les caractéristiques de la nourriture et les besoins de la colonie (Portha et al. in Press), induisant de profonds changements de l'exploitation collective (Portha et al. 2002). Ici nous étudions le rôle des interactions intranidales entre les exploratrices et les ouvrières du nid dans l'ajustement du recrutement en fonction de ces mêmes paramètres. Nous montrons que revenir d'une source de protéines plutôt que de sucre surtout dans un nid accroît le temps de séjour au nid des exploratrices, qui doivent chercher plus longtemps et/ou contacter plus d'ouvrières pour décharger leur jabot. La probabilité de trouver une receveuse est une constante affectée principalement par la présence/absence de couvain. Nous montrons que les contacts antennaires avec une recruteuse n'ont aucune influence sur le comportement des domestiques, et que recevoir une trophallaxie les amène à distribuer à leur tour la nourriture. Le recrutement semble essentiellement chimique : la sortie des ouvrières est constatée seulement si l'exploratrice rentre au nid en pistant, les seules ouvrières recrutées étant des ouvrières stationnées dans l'entrée du nid et n'ayant eu aucun contact physique avec la recruteuse. La valeur adaptative de ce système de distribution de nourriture et d'information est discutée.

Intranidal regulation of recruitment: the effects of food nature and brood.

Decision-making by foraging *Lasius niger* ants at the food location is strongly influenced by food characteristics and colony needs (Portha et al. in Press) what induce dramatic changes in the collective food exploitation (Portha et al. 2002). Here we investigate the role of within-nest interactions between scouts and nestmates in the tuning of recruitment according to those parameters. We find that returning from a proteinaceous food instead of a sucrose one and mostly in a nest lacking brood induces an increasing time within the nest since scouts need to search and/or contact more nestmates before successfully unloading food. We show that the probability to find a recipient ant is a constant mainly altered by the presence of brood. Concerning nestmates behaviour, antennal contacts with a returning scout has no effect, while receiving a trophallaxis leads nestmates into food distribution. Finally we find that recruitment seems only chemically mediated as only trail-laying scouts trigger the exit of nestmates, and as recruits are uncontacted workers located in the entrance area. The adaptive value of such system of food and information transfer is discussed.

Portha, S., J.-L. Deneubourg and C. Detrain, 2002. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behav. Ecol.* 13: 776-781.

Portha, S., J.-L. Deneubourg and C. Detrain. How food type and brood influence foraging decisions of *Lasius niger* scouts. *Anim. Behav.* (in Press).

Règle de départ chez le bourdon *Bombus terrestris* : analyse par le modèle des risques proportionnels de Cox

Diane Lefebvre¹, Jacqueline Pierre², Yannick Outreman², Jean-Sébastien Pierre¹

¹Université de Rennes 1, UMR 6552, Beaulieu, 35042 Rennes cedex.

E-mail: diane.lefebvre@univ-rennes1.fr ; jean-sebastien.pierre@univ-rennes1.fr

²INRA, UMR Bio3P, BP 35327, 35653 Le Rheu cedex.

E-mail: pierre@rennes.inra.fr ; outreman@roazhon.inra.fr

Une des questions le plus fréquemment posée par la théorie du fourragement optimal est celle du temps de séjour dans un patch alimentaire. Une des premières réponses théoriques fut donnée par le théorème de la valeur marginale de Charnov (1976). Cette approche fonctionnelle fut complétée par une approche plus proximale, selon laquelle un animal qui quitte un patch obéit à une « règle de départ ». Une approche intermédiaire consiste à déduire une règle de départ à partir de données d'observations. Le modèle des risques proportionnels de Cox (1972) a été utilisé dans ce sens avec profit chez de nombreux parasitoïdes. Les règles de départ ont déjà été bien étudiées chez les pollinisateurs mais aucune application du modèle de Cox n'a encore été faite. Nous avons soumis des bourdons (*Bombus terrestris*) à cette analyse, en observant leur butinage sur des fleurs de colza (*Brassica napus*) de deux qualités différentes dans un système hiérarchisé (inflorescences regroupées en rangs dans une serre). Nous discutons de la pertinence de l'analyse statistique par le modèle de Cox pour la compréhension des règles de départ chez ces insectes et nous comparons nos résultats à ceux obtenus dans la littérature concernant les parasitoïdes. Enfin, nous considérons l'optimalité des comportements observés dans une perspective ultime.

Patch departure rule in Bumblebee (*Bombus terrestris*): a study by Cox's proportional hazards rate regression

One of the most frequently addressed question by the Optimal Foraging Theory is that of the optimum residence time within a patch of resource. The Marginal Value Theorem (Charnov, 1976) was the first deterministic model predicting this time. This functional approach was completed by a more proximal approach, proposing that to leave a patch, animals must obey to a set of given rules. An intermediate approach consists in deducing the departure rule from the analysis of observation data. In this way, the proportional hazards model (Cox 1972) was used with profit for a lot of parasitoid species. Although departure rules have been studied in social pollinator insects, no application of the Cox model has yet been done. Here, we submitted bumblebees (*Bombus terrestris*) to this analysis, by recording their encounters with two types of oilseed rape (*Brassica napus*) flowers differing in energetic quality in a hierarchical patch system (inflorescences grouped in ranks in a greenhouse). We discuss the relevance of the Cox statistical analysis toward the comprehension of departure rules in bumblebees, and compare the results to those reported in the parasitoid literature. At least, we consider the question of the optimality of the observed behaviours in an ultimate perspective.

Charnov E.L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.* 9 : 129-136.

Cox D.R., 1972. Regression models and life tables. *Biometrics.* 38 : 67-77.

Influence du suivi de bord dans la sélection d'un chemin chez la fourmi *Lasius niger*

Dussutour Audrey^{1,2}, Deneubourg Jean-Louis² et Fourcassié Vincent¹.

¹Centre de Recherches sur la Cognition Animale UMR 5169, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex 4, France. E-mail: dussutou@cict.fr

²FNRS, CENOLI, CP 231, Université Libre de Bruxelles, Bd du Triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique.

De nombreuses espèces de fourmis présentent une forte tendance à suivre les hétérogénéités physiques du milieu ("thigmotactisme"). Chez les espèces pratiquant un recrutement alimentaire ces hétérogénéités pourraient influencer sur la dynamique du recrutement et sur la géométrie des réseaux de pistes conduisant aux sources de nourriture. Nous avons testé cette hypothèse en réalisant au laboratoire une série d'expériences de choix de chemin dans un dispositif simple constitué d'un pont en losange (offrant le choix entre deux branches d'égale longueur) placé entre un nid de *Lasius niger* et une source de nourriture. Afin de mettre en évidence l'influence de la tendance thigmotactique sur le choix d'un chemin par les fourmis nous avons utilisé trois types de dispositif : un pont sans rampe, un pont équipé d'une rampe sur une des branches et un pont équipé d'une rampe sur chaque branche.

Avec un pont sans rampe les fourmis choisissent l'une ou l'autre des branches dans la majorité des cas. Avec un pont à une seule rampe la branche équipée d'une rampe est choisie quasi systématiquement. Enfin, lorsque la colonie est confrontée à deux branches équipées chacune d'une rampe, les expériences sont caractérisées soit par la sélection d'une branche, soit par l'utilisation identique des deux branches. Des observations réalisées au niveau individuel nous ont permis d'isoler les différents comportements intervenant dans ces choix collectifs et de montrer en particulier que les fourmis qui se déplacent sur le pont recherchent activement le contact avec une paroi. Au niveau locomoteur, les hétérogénéités du milieu pourraient constituer des lignes de moindre force qui faciliteraient le déplacement ; elles pourraient aussi être utilisées comme "guide" naturel servant de repère topographique à l'animal et lui permettant de s'orienter plus facilement dans son environnement.

Many species of ants present a strong tendency to follow the physical heterogeneities of the environment ("thigmotactism"). In food-recruiting ants these heterogeneities may influence the recruitment dynamics and the geometry of the networks of trails towards food sources. We tested this hypothesis in the ant *Lasius niger* by carrying out in the lab a series of experiments with a simple experimental set-up consisting in a diamond-shaped bridge (offering the choice between two branches of equal length) placed between a nest and a food source. In order to investigate the influence of the thigmotactic tendency on the choice of a path by the ants, we used three kinds of experimental set-ups: a bridge without wall, a bridge with a wall on one branch, and a bridge with a wall on each branch.

With a bridge without wall ants chose a branch (either the left or the right) in the majority of experiments. With a bridge with a single wall the branch with the wall was selected almost systematically. Finally, when the colony was faced with two branches each equipped with a wall, the experiments were characterized either by the selection of one branch or by the identical utilization of both branches. Observations carried out at the individual level allowed us to identify the various behaviours involved in these collective choices and to show in particular that ants actively seek the contact with the wall while moving on the bridge. At the locomotor level, the physical heterogeneities of the environment may define paths offering less resistance to the displacement; they could also be used as natural guidelines enabling the ants to orient more easily in their environment.

Le comportement de suivi de bord chez la fourmi *Lasius niger* : un comportement de protection ?

Florian Larras & Vincent Fourcassié

Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS UMR 5169, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex 4, France.
E-mail : florian_larras@hotmail.com, fourcass@cict.fr

Le thigmotactisme peut être défini comme une forte tendance des animaux à suivre les discontinuités linéaires du milieu. Notre travail a consisté à tester l'hypothèse suivant laquelle le thigmotactisme correspondrait à un comportement de protection, les hétérogénéités du milieu constituant des zones dans lesquelles les fourmis seraient moins exposées à d'éventuels prédateurs.

Le déplacement d'ouvrières de *Lasius niger* dans une boîte (20 x 20 cm) a été filmé en faisant varier deux facteurs : l'état nutritionnel de la colonie et le marquage de l'aire d'exploration. Nos hypothèses sont les suivantes : i) les fourmis affamées prendraient plus de risques pour trouver de la nourriture que les fourmis nourries, et auraient donc une tendance thigmotactique plus faible, ii) une aire marquée par une espèce étrangère représenterait un danger plus important qu'une aire vierge, qui elle-même, représenterait un plus grand danger qu'une aire marquée par des congénères ; la tendance thigmotactique devrait donc être la plus élevée sur une aire marquée par des fourmis étrangères et la plus faible sur une aire marquée par des congénères.

Les résultats obtenus montrent que les fourmis affamées ont bien un comportement thigmotactique plus faible que les fourmis nourries. En revanche, la tendance thigmotactique est plus élevée sur une aire marquée par des congénères que sur une aire vierge ou une aire marquée par une espèce étrangère. Ces deux dernières conditions confèrent des résultats à peu près identiques.

Thigmotaxis is defined as the tendency for animals to follow the linear discontinuities of the environment. In this study we tested the hypothesis that thigmotaxis could correspond to a behaviour conferring protection to the ants against potential dangers from the environment.

The exploratory behaviour of individual *Lasius niger* workers was studied in different conditions varying the nutritional state of the colony (colony fed or not) and the state of the area on which the ants were moving (area unmarked, marked by nestmates or by workers of another species). We hypothesised that the thigmotactic tendency of the workers should be inversely related to their risk-prone tendency. Hence i) ants from starved colonies should be more risk-prone than ants from fed colonies and should thus have a lower thigmotactic tendency and ii) ants exploring an area marked by conspecifics should be more risk-prone than those exploring an unmarked area or an area marked by another species and the thigmotactic tendency should therefore be the lowest in the first condition and the highest in the last condition.

The results we obtained confirm our hypothesis and show that ants from starved colonies have indeed a lower thigmotactic tendency than ants from fed colonies. Contrary to our expectations however, we found that the thigmotactic tendency was stronger on an area marked by conspecifics than on an unmarked area or an area marked by another species. The behaviour of the ants in the two last conditions was nearly identical.

Distribution libre idéale du bourdon *Bombus terrestris* en serre.**Jacqueline Pierre¹, Diane Lefebvre², Nathalie Roullé², Jean-Sébastien Pierre²**¹INRA, UMR Bio 3P, BP 35327, 35653 Le Rheu cedex, France. E-mail: pierre@rennes.inra.fr²Université de Rennes 1, UMR 6552, Beaulieu, 35042 Rennes cedex, France.

E-mail: jean-sebastien.pierre@univ-rennes1.fr

Le concept de Distribution Libre Idéale, décrit chez les oiseaux par Fretwell et Lucas (1970), considère que les individus d'une population qui fourragent se distribuent sur leurs différentes zones d'approvisionnement de manière à optimiser leur accès à la ressource. Par conséquent, la proportion de fourrageurs dans une zone est proportionnelle à la ressource disponible et le taux moyen de prise alimentaire par individu est directement proportionnel à la ressource effectivement exploitée dans la dite zone. Au final, la consommation moyenne sur les différentes zones est constante. Nous avons étudié la densité de bourdons (*Bombus terrestris*) butinant par m² dans une serre de tomate comportant deux variétés réparties sur 2 zones. La densité de fleurs butinables par m², la quantité de pollen produit et celle effectivement collectée par les bourdons ont été mesurées. Bien que les variétés fussent différentes tant du point de vue de la densité de fleur que les quantités de pollen produit et prélevé, il s'est avéré que la quantité de pollen disponible par m² était la même sur les deux variétés. Parallèlement, il a été démontré que la densité de bourdon était équivalente sur les deux variétés de sorte que la quantité de pollen collecté/individu sur chaque variété était la même. Ceci semble montrer que les *Bombus terrestris* se distribuent de manière idéale en serre.

The Ideal Free distribution of bumblebee *Bombus terrestris* in greenhouse.

The "Ideal Free distribution" concept, described by Fretwell and Lucas (1970) in birds, assumes that the individuals of a foraging population distribute themselves between patches to maximise their access to resource. Consequently, the proportion of foragers in a patch is equal to the proportion of resource in this patch and the intake per forager is directly proportional to the amount of resource available in the patch. Finally, the average resource consumed in each patch is constant. We studied the density per m² of bumblebees (*Bombus terrestris*) foraging in a greenhouse planted with two varieties of tomatoes corresponding to two patches. The density of available flowers, their pollen production and availability were measured in both varieties. It was shown that although the varieties were very different in flower density, pollen production and availability, the quantity of available resource per m² (i.e. quantity of pollen likely to be collected by bumblebees) was the same in both patches. It was also shown that the densities of bumblebees were equal in both patches, therefore the quantity of pollen collected/bumblebee in each patch was the same. These results suggest that *Bombus terrestris* distribute in an ideal free manner in green houses.

Fretwell S.D., Lucas H.L., 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19 : 16-36.

Conflit reine - ouvrière chez le bourdon *Bombus terrestris* (Hymenoptera : Apidae) : qui produit les mâles ?

C. Alaux¹, F. Savarit¹, P. Jaisson¹ et A. Hefetz²

¹Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, CNRS FRE 2413, Université Paris 13, 93430 Villetaneuse, France. E-mail: Cedric.Alaux@leec.univ-paris13.fr

²Faculté des Sciences de la Vie G. S. Wise, Département de Zoologie, Université de Tel Aviv, 69978 Tel Aviv, Israël.

Les insectes sociaux constituent un modèle utile pour étudier l'équilibre évolutif entre la coopération et les conflits liés à la structure génétique. Le conflit reine/ouvrière pour la production de mâles est fortement attendu dans les colonies monogynes avec une reine monoandre. Nous avons examiné l'issue de ce conflit chez un Hyménoptère eusocial primitif, le bourdon *Bombus terrestris* dont le cycle colonial annuel est caractérisé par une phase de compétition durant laquelle se déroule le conflit pour la production de mâles. Nous avons constitué des colonies mixtes composées d'une reine et d'ouvrières non apparentées en échangeant quotidiennement des callows entre colonies complémentaires. Cette procédure permet un calcul exact de la proportion de mâles issus d'ouvrières lors de l'analyse par microsatellites. En effet, les mâles produits dans une colonie normale peuvent obtenir les mêmes allèles de la reine ou des ouvrières, rendant leur origine difficile à établir. Le développement colonial des colonies mixtes est similaire à celui de colonies normales. Malgré une forte reproduction des ouvrières (38.4 % de pondueuses), nous avons trouvé que 95 % des mâles en moyenne proviennent de la reine durant la phase de compétition. Ainsi, les ouvrières ne parviennent pas à maximiser leur fitness, quelque soit le type de colonie (colonies spécialisées dans la production de mâles ou de reines ailées). Nos résultats suggèrent un fort contrôle royal pour la production de mâles. Les différentes causes putatives de ce contrôle royal sont discutées, et un scénario de la course aux armements évolutive qui est apparue entre ces deux castes est présenté.

Social insects provide a useful model to study the evolutionary balance between cooperation and conflict linked to the genetic structure. Queen/worker conflict over male production is strongly expected in monogynous colonies with a monandrous queen. We investigated the outcome of this conflict in a primitively eusocial Hymenoptera, the bumblebee *Bombus terrestris*, whose annual colonial life cycle is characterized by a competition phase during which the conflict over male production takes place. We constituted mixed colonies composed of a queen and unrelated workers by daily exchanging callows between complementary colonies. This procedure allowed an exact calculation of the proportion of worker-derived males during microsatellite analysis. Indeed males produced in a normal colony can receive the same alleles from the queen or from workers, rendering their parentage difficult to establish. Colonial development in mixed colonies was similar to that in normal colonies. Despite strong worker reproduction (38.4 % of workers lay eggs), we found that 95 % of males on average are queen-derived during the competition phase. Workers therefore do not succeed in maximizing their fitness, regardless of colony type (i.e. male or female specialist colonies). Our results suggest a strong queen control over male production. The different putative causes of this control are discussed, and a possible scenario of the evolutionary arms race that rose between these two castes is presented.

Transfert du sperme chez la fourmi

D. Allard, L. Borgesen & J. Billen

Zoölogisch Instituut, Naamsestraat 59, 3000 Leuven. diane.allard@bio.kuleuven.ac.be

L'accouplement est un moment important dans la vie animale: deux organismes génétiquement différents coopèrent pour transférer leurs gènes à une génération suivante, s'efforçant à maximaliser leur fitness, éventuellement aux dépens de leur partenaire. Ce mélange de coopération et de conflit fut le sujet de nombreuses études sur les modes de reproduction chez les insectes. Néanmoins, les études sur l'accouplement chez la fourmi restent rares. La présente étude vise à visualiser le mode de transfert du sperme chez deux fourmis aux modes de reproduction contrastants: la myrmicine *Monomorium pharaonis* et la ponerine *Diacamma* sp. De Malaisie. *M. pharaonis* est caractérisée par un accouplement court, et des males qui s'accouplent plusieurs fois. Chez *Diacamma* par contre, nous avons observé des accouplements très longs (jusqu'à 24 heures) durant lesquelles le male est tué et dépecé par la femelle et ses congénères, son abdomen restant attaché au gonopore de la femelle, de la même façon que chez la *Diacamma* du Japon (Allard et al., 2002). Des coupes longitudinales à travers des individus s'accouplant ont révélé que le sperme est transféré dans un spermatophore, une capsule gélatineuse produite par les glandes accessoires du male. Depuis cet endroit, le sperme est transféré vers la spermathèque, probablement sous l'action musculaire de la paroi de l'oviducte. L'observation de différents stades du processus chez *Diacamma* ont révélé que le sperme est transféré vers la spermathèque durant les premières heures de l'accouplement renforçant l'hypothèse que la longue durée de l'accouplement n'est pas due à un transfert du sperme très lent, mais serait plutôt un stratégie du male pour s'assurer la paternité exclusive de la progéniture de sa partenaire.

The mating is an important and interesting event in an animal's life: two genetically different organisms cooperate to transfer their genes to the next generation, each trying to optimize its personal fitness, possibly at each other's expense. This mixture of cooperation and conflict has been the subject of many studies on insect mating systems. However, data on ant copulation and sperm transfer are currently scarce. This study aims to visualize the mode of sperm transfer in two unrelated species with different mating systems: the myrmicine *Monomorium pharaonis* and the ponerine *Diacamma* sp. from Malaysia. *M. pharaonis* is characterized by a short mating, with the males mating multiply. In *Diacamma* sp. from Malaysia on the other hand, we found a very long copulation (up to 24 hours), during which the male is killed and dismembered by the female and her nestmates, his abdomen remaining attached to the female gonoporus, a phenomenon similar to that observed in the Japanese *Diacamma* (Allard et al., 2002). Longitudinal sections through copulating pairs reveal that the sperm is transferred inside a spermatophore, a gelatinous sheath, produced by the male accessory glands. From this capsule, the sperm is transferred into the spermatheca, supposedly through muscular action of the oviductal wall. Time series of the transfer process in *Diacamma* revealed that the sperm is transferred to the spermatheca within a few hours after the onset of copulation, reinforcing the hypothesis that the long duration of copulation is not a consequence of the slow sperm transfer process, but rather a male strategy to secure the unique fatherhood over the female's progeny.

Un modèle d'agrégation basé sur la reconnaissance d'odeur chez un insecte présocial (*Blattella germanica*).

J.-M. Amé^{1,2}, C. Rivault², R. Jeanson^{1,3} & J.-L. Deneubourg¹

¹CENOLI, ULB, CP 231, boulevard du triomphe, B-1050 Bruxelles, Belgium. jeaname@ulb.ac.be

²CNRS-UMR 6552, Campus de Beaulieu, Université Rennes I, 35042 Rennes cedex, France

³CRCA, UMR CNRS 5169, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4, France

Chez une espèce présociale comme *Blattella germanica* (L.), la formation des agrégats peut être influencée par l'environnement ou par l'inter-attraction entre les individus. Notre étude cherche à comprendre comment, plutôt que pourquoi, les agrégats se forment. Nous avons pour cela analysé les informations utilisées par les individus pendant la formation des agrégats ainsi que les mécanismes permettant de réguler la taille des groupes formés. Rivault et Cloarec (1998) ont montré que les larves avaient tendance, dans des expériences de choix binaires, à s'agréger sur un seul des deux sites qui leur étaient proposés. Dans ces tests, la capacité d'accueil des sites n'était pas un facteur limitant.

Nous avons développé un modèle théorique basé sur la reconnaissance d'odeur reproduisant ces observations du comportement grégaire chez la blatte (Amé *et al.*, sous presse).

Nous présentons ici les expériences utilisant la capacité d'accueil des sites comme un facteur limitant de leur peuplement ainsi que les résultats du modèle. Quand les sites ont une capacité d'accueil très grande, les solutions du modèle sont en accord avec les observations expérimentales. Quand les sites ont des capacités d'accueil limitées, les expériences ainsi que les prédictions du modèle indiquent différentes solutions peuvent émerger en fonction du nombre de sites et de la taille des sites l'un par rapport à l'autre.

Les décisions collectives sont en fait un sous-produit des mécanismes d'agrégation. Les mêmes règles, basés sur la réponse des individus à des stimuli locaux (présence de conspécifiques), peuvent induire différents patterns collectifs.

In pre-social species like the cockroach *Blattella germanica* (L.), the forming of aggregates is influenced by environmental factors and inter-attraction. Our study aimed to understand how, rather than why, aggregates were formed. We analyzed relevant information used by individuals during the formation of aggregates. Relevant mechanisms regulating group size were also investigated.

All the larvae in a group aggregated preferentially, in binary choice tests, on papers conditioned by the odour of their conspecifics, although they were able to aggregate on unconditioned papers. In these tests, the attracting paper had a non-limited carrying capacity. A theoretical model was developed in relation to the observed cockroach aggregative behaviour (Amé *et al.*, in press).

When sites had a large carrying capacity, solutions to the model were agreed with experimental observations. When sites had a limited carrying capacity, experiments and predictions of the model indicated that different solutions can arise in relation to the carrying capacities of each site and in relation to the number of sites.

Collective decision is a by-product of aggregation mechanisms. The same generic rules, based on individual responses to local stimuli including the presence of conspecifics, induced different collective patterns.

Mise en évidence d'une fonction sociale des *gemmes* dans le genre *Diacamma*.

S. Baratte et C. Peeters

Laboratoire d'Ecologie CNRS UMR 7625, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), France.
E-mail: sbaratte@snv.jussieu.fr

Les fourmis sans reine du genre *Diacamma* sont uniques à la fois par la présence d'une paire de glandes mésothoraciques externes appelées *gemmes* mais aussi par l'utilisation comportementale de ces mêmes *gemmes* dans la régulation des conflits pour l'accès à la reproduction sexuée. Chez la plupart de ces espèces monogynes, la future gamergate est en effet la seule à conserver ses *gemmes* et les arrache systématiquement à ses congénères. Leurs comportements et leurs potentialités reproductrices irréversiblement affectés par cette mutilation, seule la future gamergate est attractive pour les mâles et pourra devenir l'unique gamergate de la colonie. Les *gemmes* ne produisent ni phéromone sexuelle, ni phéromone inhibitrice de l'activité ovarienne, la nature de la sécrétion est inconnue, mais notre étude se propose néanmoins d'en déterminer le rôle social. Pour cela, nous avons manipulé le signal des *gemmes* d'individus différents (mutilation expérimentale ou application de vernis) puis analysé les comportements de la colonie face à cette fourmi manipulée aussi bien dans des contextes d'instabilités (éclosion d'une nouvelle fourmi, mutilation, mort de la gamergate) que dans des situations stables. L'expérience a été menée chez deux espèces du sud de l'Inde : *Diacamma ceylonense* (espèce mutilatrice) et *Diacamma nilgiri* (la seule espèce non mutilatrice connue et où toutes les ouvrières conservent leurs *gemmes*). C'est cette dernière espèce, chez qui l'on pensait que le signal était faible ou absent, qui nous apporte en fait le plus d'éléments nouveaux quant à la permanence et à la nécessité de ce signal. Nos résultats semblent suggérer l'utilisation du signal des *gemmes* comme signal de reconnaissance qui informe honnêtement, par sa présence ou non, des potentialités reproductrices de chaque ouvrière et régule alors les interactions entre mutilées et non mutilées.

Male mating strategy in *Monomorium pharaonis*

A. Bobbaers, D. Allard, L. Børgesen, J. Billen, B. Gobin

Laboratory of Entomology, K.U.Leuven, Belgium. E-mail: anbobbaers@hotmail.com

The aim of this study is to examine the mating strategy of the males of the ant *Monomorium pharaonis*. In theory, males could maximize their fitness by mating with the fittest queens. We study whether males have a preference for specific queens. Our hypothesis is that the males prefer the fittest queens. We take the surface area of the oocyte as an indicator of fecundity. We take both surface area of the oocyte and the size of the queens as indicators of fitness.

Preliminary investigation has shown that a queens' fecundity is related to the number of larvae and workers available to her. We manipulated the fertility of the eight queens by keeping them with variable workers and larvae numbers. From time-lapse recording of one experiment we learned that the male has a preference for specific queens with which he tries to mate several times, but these queens are not necessarily the most fertile ones or the biggest. In spite of numerous mating attempts (61 in 27 hours) only two of the queens had been inseminated, when dissected.

Dissection and sperm counting revealed that the mated queens were neither the most fertile nor the biggest. The male could have a preference for queens that have a thorax width above a certain width and also the head length seems to be a relevant parameter to distinguish the inseminated from the not inseminated. The lack of strong correlations is probably attributable to the fact that a successful insemination also largely depends on the queens' willingness to mate.

Spécificité des pistes de récolte chez les Macrotermitinae (Isoptera)

M. Bourillot¹, A. Robert¹, N. Conrad¹, G. Bernard², D. Carmignac¹ et C. Bordereau¹

¹Université de Bourgogne UMR-CNRS 5548, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France.

²UMR CNRS-IRD 9926, 911 Av Agropolis, 34394 Montpellier Cedex 5, France.

E-mail: christian.bordereau@u-bourgogne.fr

Contrairement aux termites de type "one piece", qui vivent directement au contact du bois dont ils se nourrissent, les Macrotermitinae sont dits de type "separate". Chez ces insectes, la récolte de nourriture s'effectue à l'extérieur du nid et s'accompagne d'un comportement de marquage au moyen d'une phéromone de piste produite par la glande sternale. L'ordre des Isoptères se caractérisant par une remarquable conservation moléculaire au niveau de ces phéromones (seulement quatre molécules identifiées à ce jour), on peut s'interroger sur les mécanismes qui président à l'isolement des populations récoltantes. Ainsi dans cette étude, nous nous sommes intéressés à la spécificité des signaux déposés par les ouvriers récoltants de différentes espèces choisies selon des critères écologiques et évolutifs. En utilisant un dispositif expérimental permettant d'expérimenter dans des conditions proches des conditions naturelles, nous avons pu mettre en évidence qu'en situation de choix, la plupart des espèces testées (*Macrotermes annandalei*, *M. barneyi*, *M. subhyalinus*, *M. bellicosus*, *Odontotermes hainanensis*, *Pseudacanthotermes militaris* et *P. spiniger*) sont capables de reconnaître et de préférer une piste homospécifique par rapport à une piste hétérospécifique. Ces expériences ont été complétées par différents tests en champ libre visant à déterminer l'origine de cette spécificité. Ainsi, chez *O. hainanensis*, les produits de la glande sternale sont suffisants pour induire un suivi de piste spécifique. A l'inverse, chez *M. annandalei*, la spécificité n'est pas issue de la phéromone de piste, mais pourrait provenir des fèces déposées sur les pistes.

Remerciements: Les auteurs tiennent à exprimer leur reconnaissance au Professeur R.H. Leuthold pour avoir aimablement fourni plusieurs exemplaires de son dispositif expérimental à pistes parallèles.

Species-specificity of foraging trails in Macrotermitinae (Isoptera)

Unlike "one piece life type" termites that live in the wood they feed on, Macrotermitinae are "separate life type" termites. In these insects, foraging takes place outside the nest where the workers display a marking behaviour using trail-following pheromones produced by the sternal gland. In Isoptera, only four trail-following pheromones have been identified yet. Therefore it poses the problem of the isolation of the foraging populations. In this study, we focused on the species specificity of the signals laid-down by the foraging workers. We tested different species chosen for their ecological and evolutive interests. Using a testing device which allows to test in almost natural conditions, we have shown that most of the tested species (*Macrotermes annandalei*, *M. barneyi*, *M. subhyalinus*, *M. bellicosus*, *Odontotermes hainanensis*, *Pseudacanthotermes militaris* and *P. spiniger*) are able to recognize and prefer their own trail when given a choice between a homospecific trail and a heterospecific trail. Complementary tests were performed to determine the origin of the specificity. In *O. hainanensis*, products from the sternal gland are sufficient to elicit a species-specific trail following behavior. In contrast, in *M. annandalei*, the species-specificity could arise from the faeces and not from the trail-following pheromone itself.

Acknowledgments: The authors wish to thank Professor R.H. Leuthold for kindly providing some of his parallel trail testing devices.

Evaluation de la distance parcourue chez une fourmi.

M-C. Cammaerts

Service d'Eco-éthologie évolutive, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, 50, Av. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique. E-mail : mtricot@ulb.ac.be

Pour connaître comment les fourmis évaluent la distance qu'elles parcourent (par exemple entre leur nid et un site à nourriture), nous avons utilisé, sur des sociétés de *Myrmica sabuleti*, des dispositifs expérimentaux dans lesquels la nourriture était placée à un endroit précis sur une passerelle ou dans un tunnel particulier.

Une suite de quatre expériences ont montré que les fourrageuses de cette espèce évaluent la distance qu'elles parcourent entre leur nid et la nourriture (distance qu'elles parcourent à nouveau pour ré-atteindre le site à nourriture) :

- en utilisant (c'est-à-dire probablement en s'y conformant) des repères visuels relativement éloignés ;
- en utilisant (en fait en les sommant) les repères visuels qui jalonnent cette distance ;
- en apportant les corrections nécessaires si certains tronçons sont ascendants ou descendants ;
- et par simple odométrie lorsqu'il n'existe aucun repère. Ce dernier moyen, peu usité, ne donne lieu qu'à une évaluation approximative de la distance.

Evaluation of the distance walked in an ant.

For studying how the ants gauge the distance they walk (for instance between their nest and a food site), we have used, on societies of *Myrmica sabuleti*, experimental apparatus in which food was located at a precise place on a platform or in a tunnel.

Four kinds of experiments showed that *M. sabuleti* foragers gauge the distance they walk between their nest and their food (distance they walk again for reaching again the food site):

- by using cues located rather far away (probably walking in conformity with them) ;
- by using (in fact summing) visual cues located along the walked trajectory ;
- by correcting their estimation if they went up or down ;
- by odometry in the absence of any cue. The latter system, little used, only gives a rough estimation of the distance walked.

Queen policing of worker reproduction in the ant *Lordomyrma* sp.

J. Casteels, F. Ito, J. Billen, B. Gobin

Laboratory of Entomology, K.U.Leuven, Belgium. E-mail: jeroencasteels@hotmail.com

We examined how male production is regulated, which conflicts arise, and how they are solved in the myrmicine ant *Lordomyrma* sp.

Lordomyrma sp. is a Southeast Asian ant with small monogyne colonies. Workers do not reproduce in the presence of the queen, and we expect a behavioural mechanism that regulates this, either queen policing in which the queen prevents worker reproduction or worker policing in which the workers prevent each-other's reproduction.

In *Lordomyrma* sp. the queen prevents worker reproduction by direct aggression in two ways, antennal boxing and jerking at limbs of workers. Jerking seems to be specific for dominant individuals.

In this species, workers do fight in an orphaned queenless colony, resulting in a dominance hierarchy. When queenless and queenright colonies are reunited there is specific aggression from the queen towards dominant workers. However, workers can also act aggressively towards the queen. Because of this we presume workers are in the possibility to replace the queen for their own male production when she has reached a certain age. We could not find a correlation between dominance and ovary development.

Workers of *Lordomyrma* sp. have very active egg laying which could be the reason of not finding this correlation.

Une hiérarchie de dominance chez *Diacamma* sp. de Nilgiri ?

Cournault, L. & Peeters, C.

Laboratoire d'Ecologie, CNRS-UMR 7625, Université Pierre et Marie Curie, 7 quai Saint Bernard, 75005 Paris, France. E-mail : cpeeters@bio.usyd.edu.au

Chez les Fourmis sans reine du genre *Diacamma*, la gamergate régule la reproduction de ses sœurs et de ses filles en les mutilant. La suppression des gemmes (petites structures glandulaires thoraciques) de ces dernières les empêche d'accéder à l'accouplement. Ce système assure la stabilité de la société car aucune autre ouvrière n'est à même d'assurer la production de femelles. Ce n'est pas le cas chez *Diacamma* sp. de Nilgiri (Peeters et al., 1992) où la gamergate ne mutile pas. Toutes les ouvrières conservant leurs gemmes et la potentialité de s'accoupler, on s'attend à ce que des interactions de dominance régulent la reproduction chez cette population. 10 colonies de *Diacamma* sp. de Nilgiri, récoltées en Inde, ont été séparées chacune en 2 groupes (sociotomie). L'observation des 10 paires de groupes révèle que le groupe contenant la gamergate est stable : très peu d'agressions y sont constatées et ne permettent pas de définir une hiérarchie entre les individus (seul le statut de la gamergate reste sans ambiguïté). Au contraire, le groupe orphelin est le siège de nombreuses interactions agressives (morsures et immobilisations). Cependant, ces dernières sont essentiellement le fait d'un individu, l'alpha, qui est responsable de plus de 90% des morsures et s'attaque à plus de 30% des individus du groupe. Le peu d'interactions réalisées par les autres ouvrières n'autorise pas l'établissement d'une hiérarchie *near-linear* et ne permet pas de prévoir qui a le plus de chances de remplacer l'alpha. En fait, cette population semble se comporter, au cours du remplacement de la gamergate, comme une *Diacamma* « classique » telle que *Diacamma ceylonense* (Cuvilliers-Hot et al., 2002).

Among the genus *Diacamma*, gamergate regulates reproduction by mutilating sisters and daughters. She prevents them from mating by removing their gemmae (little thoracic appendages). This makes the society stable because no other worker can pretend to produce females. This is not the case in *Diacamma* sp. from Nilgiri because the gamergate does not mutilate. All workers remain their gemmae, and so the potentiality to mate: we expect dominance interactions to regulate reproduction in this population. 10 colonies of *Diacamma* sp. from Nilgiri were collected from India and each splitted into 2 groups (sociotomy). Observation of the 10 paired groups revealed the group containing the gamergate is stable: few aggressions were observed and do not allowed us to establish a dominance hierarchy (Only status of the gamergate remains clear). On the contrary, we observed numerous interactions (biting and immobilizations) in the orphan group. However, these interactions are mainly due to one worker, the alpha, which performs more than 90% of all bitings and attacks more than 30% of all workers. There are few aggressions performed by other workers: a *near-linear* ranking cannot be done and we cannot foresee which worker is likely to become the new alpha. Actually, this population seems to behave as a "regular" *Diacamma* like *Diacamma ceylonense* (Cuvilliers-Hot et al., 2002) during replacement of the gamergate.

Peeters C., Billen J. and Hölldobler B., 1992. Alternative dominance mechanisms regulating monogyny in the queenless ant genus *Diacamma*. *Naturwissenschaften*, 79: 572-573.

Cuvillier-Hot V., Gadagkar R., Peeters C. and Cobb M., 2002. Regulation of reproduction in a queenless ant: aggression, pheromones and reduction in conflict. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 1295-1300.

Habitat de *Formica pratensis*: plasticité ou régression ?

C. Dischinger¹, A. Freitag¹ et D. Cherix^{1,2}

¹Musée de zoologie, CP 448, CH - 1000 Lausanne 17, Suisse.

E-mail: Disching@hotmail.com ; Anne.Freitag@serac.vd.ch

²Institut d'Ecologie, Université de Lausanne, CH - 1015 Lausanne, Suisse.

E-mail: Daniel.Cherix@ie-zea.unil.ch

Formica pratensis est en régression sensible en Suisse, c'est pourquoi elle est inscrite sur la liste rouge des fourmis menacées. Cette espèce a souffert de la raréfaction de ses habitats (milieux ouverts tels que prairies sèches, bordures de haies et lisières de forêts) et de l'intensification des pratiques agricoles.

Actuellement, elle se rencontre plutôt sur les talus en bordure de route bien que ces sites soient soumis à de fortes pressions (fauche rase, pollution). La présence de *F. pratensis* dans ces milieux très perturbés est-elle le signe d'une grande plasticité de l'espèce ou au contraire un moyen de subsister temporairement à la disparition de son habitat d'origine?

Pour mieux comprendre cette évolution de l'écologie de *F. pratensis*, nous avons analysé la distribution de 170 nids recensés à travers le canton de Vaud.

Près des 2/3 des fourmilières recensées ont été observées sur des talus en bordure de route. Bien qu'ils soient fortement perturbés, ces milieux présentent les avantages suivants: ils forment un large réseau facilement accessibles, la pente des talus et la végétation relativement rase offrent une bonne insolation aux fourmilières. Cependant, la destruction systématique du dôme à chaque fauche limite le développement des sociétés. Le taux de mortalité des colonies n'est pas négligeable. A long terme, il paraît difficile d'imaginer que l'espèce pourra se maintenir uniquement sur les talus en bordure de route.

***Formica pratensis* habitat: plasticity or regression?**

Formica pratensis, recorded on the red list of threatened species, is in significant regression in Switzerland. This species suffered from the rarefaction of its habitats (open areas such as dry meadows, grasslands along hedges and forest's edges) that followed the modernisation and intensification of agricultural practices.

Since many decades, *F. pratensis* often settles on roadverges although these sites are subject to strong human pressure (close-cropped mowing, pollution). Does the presence of *F. pratensis* on these highly disturbed areas reveal a great plasticity of the species or is it only a way to temporarily survive to the disappearance of its usual habitat?

To better understand this change in the ecology of *F. pratensis*, we analysed the distribution of 170 ant nests sampled throughout the canton de Vaud.

Nearly two-thirds of the sampled nests were observed on roadverges. Although these sites undergo strong disturbances, they offer the following advantages to *F. pratensis*: they form a dense network easily accessible and thanks to the roadverges' slope and to the rather close-cropped vegetation, the ant nests benefit from a good sun exposure. On the other hand, the important damages caused to the nests at each mowing limit the development of the societies and sometimes even cause their complete destruction. It is therefore difficult to imagine that this red wood ant species may survive on the long-term only on roadverges. The protection of alternative natural habitats seems indispensable for its conservation.

Analyse de la structure génétique coloniale des termites souterrains : comparaison de *Reticulitermes santonensis* et *R. flavipes* en milieu naturel

Stéphanie Dronnet¹, Edward L. Vargo², Vanessa Wehbi¹ et Anne-Geneviève Bagnères¹

¹Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 6035, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France. E-mail : dronnet@univ-tours.fr

²Dpt of Entomology, NCSU, 27695-7613 Raleigh, NC

À la différence des Hyménoptères eusociaux, l'organisation sociale coloniale des termites souterrains du genre *Reticulitermes* est peu connue, en particulier du fait de leur mode de vie cryptique. Le système de reproduction des colonies concerne aussi bien le nombre de reproducteurs (primaires et secondaires néoténiques), leur degré de parenté, et la partition de la reproduction parmi eux. Des termites *Reticulitermes santonensis* ont été échantillonnés dans une forêt de l'île d'Oléron, les points de récolte étant espacés de 20 mètres sur une distance totale de 280 m sur 300 m. L'analyse des génotypes individuels pour cinq loci microsatellites a permis de montrer que les points de récolte pouvaient appartenir à une même colonie étendue. D'autre part, le système de reproduction de cette colonie semblait complexe, les individus n'étant pas issus d'un seul couple de reproducteurs, mais pouvaient descendre de plusieurs reproducteurs non-apparentés, ou de différentes colonies qui auraient fusionné. Ces résultats diffèrent de ceux obtenus chez une espèce proche de *R. santonensis*, l'espèce américaine *R. flavipes* (Vargo, *in press*) dont les colonies étaient distinctes tous les quinze mètres. De plus, la structure coloniale indiquait que 77% des colonies étaient des familles simples menées par des reproducteurs primaires. Si ces deux espèces sont en fait une seule espèce, alors l'événement d'introduction (*R. flavipes* introduit en Europe) pourrait être associé à des changements dramatiques dans le système de reproduction des colonies comme c'est le cas chez certaines espèces de fourmis invasives.

Analysis of colony genetic structure of the subterranean termites: comparison between *Reticulitermes santonensis* and *R. flavipes* in natural habitats

Unlike social Hymenoptera, colony social organization of subterranean *Reticulitermes* termites is poorly understood, in particular because of their cryptic lifestyle. Colony breeding system consists of the number of breeders (primary and neotenic reproductives), the degree of relatedness among the breeders, and the partitioning of reproduction among them. In a forest on Oléron island, *Reticulitermes santonensis* termites were sampled at approximately 20-m intervals over a distance of 280 m by 300 m. The analysis of individual genotypes at five microsatellite loci showed that the sampling points may belong to the same large colony. The breeding system of this colony appeared complex, because the individuals did not come from only one reproductive couple. They could descend from several unrelated reproductives or from different colonies that could have merged. These results are different from those obtained for a species close to *R. santonensis*, the American species *R. flavipes* (Vargo, *in press*): the colonies were distinct every 15 meters, and 77% of the colonies were simple families headed by primary reproductives. If these two species are the same, it shows that an introduction event (*R. flavipes* introduced in Europe) may be associated with dramatic changes in colony breeding system as has been documented in some invasive ant species.

Vargo, E.L. Hierarchical analysis of colony and population genetic structure of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. *Evolution*, in press.

Comment les fourmis *Formica Rufa* L. utilisent-elles les repères visuels pour atteindre un site alimentaire ?

V. Durier, P. Graham & T.S. Collett

School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton, BN1 9QJ, U.K.
E-mail: V.Durier@sussex.ac.uk

Lorsqu'ils sont sur un site alimentaire, il semble que les insectes acquièrent une sorte de cliché, c'est-à-dire une image rétinotopique en 2 dimensions, des repères visuels environnants. Par la suite, ils peuvent retrouver ce site en se déplaçant de manière à réduire les différences entre l'image mémorisée et l'image perçue. Le but de nos expériences était de déterminer comment les fourmis utilisent les clichés appris pour atteindre un site alimentaire et à quel moment de leur trajet elles les utilisent. Pour cela, nous avons analysé l'approche du site et sa localisation précise par des individus entraînés à trouver de la nourriture au centre d'un ensemble de 2 ou 3 cylindres noirs de différentes tailles. Le principal résultat de ces expériences est que les fourmis fixent et ainsi se dirigent prioritairement vers les cylindres dont la taille angulaire sur la rétine est plus petite que lorsqu'ils sont perçus depuis le site alimentaire (taille attendue). Ce comportement, bien que simple, permet aux fourmis de réduire la différence entre le cliché appris et ce qu'elles perçoivent en route. De plus, nous avons démontré que l'angle entre les cylindres, tel que perçu depuis la nourriture, est aussi utilisé par les fourmis pour localiser celle-ci. Comme les repères disponibles dans notre expérience sont placés à 120° les uns des autres, nous pouvons déduire que les clichés du site alimentaire que les fourmis utilisent pour le retrouver font au moins 120° de large.

How do wood ants *Formica Rufa* L. use visual landmarks to reach a feeding site?

Insects are thought to remember a place in terms of a 2D retinotopic image, or snapshot, of the surrounding landmarks. Then, they can reach that site by moving so as to reduce the discrepancies between the stored image and the currently perceived one. The aim of our experiments was how ants use snapshots to reach a feeding site and when, along their path, they use them. We analysed the approaches of ants to a site in the centre of an array of 2 or 3 black cylinders of different sizes. The main result of these experiments was that ants fixate and thus move towards the cylinders whose angular size on the retina is smaller than when the cylinders are seen from the feeding site (expected size). This behaviour, though simple, allows ants to reduce the discrepancies between the learnt snapshot and what they see en route. We showed that angles between cylinders, as perceived from the food, are also used for guidance. As in our experiment, the landmarks were at 120° from one another, we can deduce that the snapshots stored from the feeding site extend at least 120° into the periphery.

Morphological comparison of the exocrine head glands of *Monomorium pharaonis* with respect to age and mating status

D. Eelen¹, J. Billen¹ & L.W. Børgesen²

¹Catholic University of Leuven (KUL), Belgium. E-mail: dieter.eelen@bio.kuleuven.ac.be

²University of Copenhagen, Denmark

Cette étude concerne la description morphologique des glandes exocrines de la tête de la reine chez *Monomorium pharaonis*. Il existe deux types des glandes, le type bicellulaire et le type épithéliale, tous deux avec ou sans réservoir. La glande mandibulaire, maxillaire et la glande propharyngienne sont des exemples du type bicellulaire. La glande postpharyngienne a une structure épithéliale. Les quatre glandes se trouvent à gauche et à droite dans la tête d'une fourmi. Nous avons également comparé les glandes en fonction de l'âge et entre des individus accouplés et non accouplés. La glande mandibulaire est la plus développée dans les catégories plus jeunes. Entre 4 et 14 jours il y a une dégénération des cellules sécrétrices de la glande mandibulaire. De chaque côté de la tête se trouvent trois cellules sécrétrices. Ces trois cellules sont groupées et forment la glande maxillaire qui se décharge dans la membrane reliant les appendices buccaux avec la tête. Il n'y a pas de différence entre les reines, ni pour l'âge, ni pour l'état d'insémination. La glande propharyngienne est formée par deux groupes d'environ 15 cellules qui débouchent dans l'atrium. Les vésicules dans les cellules sécrétrices indiquent l'activité de la glande. La glande postpharyngienne est la moins développée à un jeune âge. Les reines accouplées accumulent des vésicules dans l'épithélium entre un âge de 14 à 21 jours. Les reines non accouplées sécrètent leurs vésicules vers le réservoir à cet âge. L'épithélium des reines non accouplées est moins haut que celui des reines accouplées. Pendant notre recherche nous avons observé 3 nouvelles glandes; la glande située à la base du 'stipes', la glande à la base de l'antenne et l'épithélium qui entoure la cavité infrabuccale.

Our first aim in this investigation is to provide a morphological description of the exocrine glands in the head of the queen of *Monomorium pharaonis*. Two types of glands can be distinguished, the bicellular type and the epithelial one, that can both contain a reservoir. The mandibular, maxillary and propharyngeal gland belong to the bicellular type. The postpharyngeal gland is an epithelial structure. All four glands are paired. A second aim was to compare the glands between ages and between mated versus unmated condition. The mandibular gland is most developed in young stages. There is a degeneration of secretory cells between the age of 4 and 14 days. The release of the secretion occurs at the base of the mandible and is not regulated by a muscle, but merely by opening and closing the mandibles. A cluster of three secretory cells at each side forms the maxillary gland which opens in the membrane connecting the mouthparts to the head. There are no changes observed between the ages and between the mated and virgin queens. Two clusters of approx. fifteen secretory cells, which open in their respective atrium, form the propharyngeal gland. The vesicles in the secretory cells are a parameter for the activity of the gland. The dark vesicles are most abundant in the mated queens compared to the unmated ones. The postpharyngeal gland is weakly developed at young ages. The mated queens store vesicles in the epithelium and show a maximal storage at an age of 14-21 days. The unmated at the contrary not store that much, but release its secretion in the lumen at that age. The height of the epithelium is generally less developed in the unmated than in the mated queens. During our investigation, the presence of three new glands attracted our attention. These are the stipes gland, the antennal base gland and the probably glandular epithelium surrounding the infrabuccal cavity.

Le profil d'hydrocarbures cuticulaires signale-t-il la présence d'une reine fécondée chez la fourmi *Camponotus lateralis* ?

Hamidi R., Aron S. & de Biseau J.C.

Service d'éco-éthologie évolutive (CP 160/12), Université Libre de Bruxelles, 50 av. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique. E-mail: rhamidi@ulb.ac.be, jcbiseau@ulb.ac.be

Un nombre croissant d'études montrent que l'activité ovarienne est corrélée avec une modification du profil d'hydrocarbures cuticulaires (HCC) chez les fourmis. Toutefois, ces études concernent principalement des espèces « primitives » appartenant aux sous-familles des Ponerinae et des Myrmeciinae. La relation entre le profil d'HCC et la fertilité chez les fourmis « évoluées » a été très peu étudiée (Bonavita-Cougourdan, 1990 ; Hannonen et al., 2002).

Nous montrons ici que le profil d'HCC de la reine de l'espèce monogyne *Camponotus lateralis* est quantitativement mais aussi qualitativement différent de celui des ouvrières. En effet, la reine se distingue par la présence d'hydrocarbures de C32 à C35, absents chez les ouvrières. Cependant, bien que des ouvrières majors ou des gynés vierges élevées dans des groupes expérimentaux privés de reine se mettent à pondre après quelques semaines, les HCC caractéristiques des reines n'ont jamais été détectés dans le profil de ces femelles pondueuses mais non fécondées. Ces résultats suggèrent que le profil d'HCC signale la présence d'une reine fécondée plutôt que celle d'individus fertiles chez *C. lateralis*. Une étude de la modification du profil cuticulaire avant et après l'accouplement est en cours afin de tester cette hypothèse.

Does cuticular hydrocarbon profile signal mated status in the ant *Camponotus lateralis* ?

An increasing number of studies show that ovarian activity in ants correlates with a modification of the cuticular hydrocarbon (CHC) profile. However, these studies mainly concern « primitive » species of the subfamilies Ponerinae and Myrmeciinae. The link between fertility and CHC profile in the « more derived » subfamilies of Formicidae has been poorly investigated (Bonavita-Cougourdan et al., 1990 ; Hannonen et al., 2002).

Here we show that the CHC profile of the queen of the monogynous ant *Camponotus lateralis* is quantitatively but also qualitatively different from those of the workers. Indeed, the queen is characterized by the presence of some CHC ranging from C32 to C35 which were absent in workers profile. However, although major workers or virgin gynés maintained in queenless experimental groups for several weeks began to lay eggs, the CHC characteristic of queens were never detected in the profile of these egg-laying but unmated females. These results suggest that mated status rather than ovarian activity is encoded in the CHC profile of this species. A study of the modification of the CHC profile before and after mating is on the way to test this hypothesis.

Hannonen M., Sledge MF., Turillazzi S., Sundstrom L., 2002. - Queen reproduction, chemical signalling and worker behaviour in polygyne colonies of the ant *Formica fusca*. *Animal behaviour.*, 64, 477-485.

Bonavita-Cougourdan A., Clément JL., 1994. – Complexité du message chimique cuticulaire chez les fourmis : le modèle *Camponotus vague* (Scop.) (*Hymenoptera, formicidae*). *Memorabilia zoologica.*, 48, 23-37.

Attaque des arbres fruitiers par les Termites (Isoptera) en Casamance (Sénégal).

Ndiaye A.B.¹, Han S.H.² & Rouland-Lefèvre C.²

¹Laboratoire de Zoologie des Invertébrés terrestres, IFAN-Ch A. Diop, B.P. 206, Dakar, Sénégal.

²Laboratoire d'Ecophysiologie des Invertébrés, Université Paris XII Val de Marne, 94010 Créteil, France. E-mail: hansunheat@wanadoo.fr

En Casamance, région sud du Sénégal, il a été effectué une étude sur les Termites qui s'attaquent aux arbres fruitiers. Sur 13 essences, il a été recensé 23 espèces de Termites appartenant à deux groupes trophiques, les lignivores et les champignonnistes. Les modes et les types d'attaques des différentes espèces ou groupes d'espèces sont décrits.

In Casamance, region south of Senegal, it has been done a survey on Termites that attack the fruit trees. On 13 fruit trees species, it has been counted 23 species of Termites belonging to two trophic groups: the xylophagous and fungus growing termites. The modes and the patterns of the attacks are described.

Caractérisation de la myrmécofaune du sol dans une forêt humide d'altitude du "Nordeste" brésilien

Hites N.¹, Neto J.D.R.², Lavor M.T.F.C.², Filho P.A.A.², Quinet Y.², de Biseau J.C.¹

¹Service d'Eco-éthologie évolutive, Université Libre de Bruxelles, 50 Av. F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique. E-mail: nhites@ulb.ac.be

²Laboratório de Ciências Biológicas, Universidade Estadual do Ceará, 1700 Av. Paranjana, 60740-000 Fortaleza-CE, Brésil.

La biodiversité de la myrmécofaune du sol de la "Serra de Baturité" a été analysée dans le cadre d'un programme visant à caractériser la myrmécofaune des principales forêts humides d'altitude du Ceará ("Nordeste" brésilien), et à les comparer entre elles et avec la myrmécofaune des forêts atlantique et amazonienne. L'étude a été réalisée dans une forêt primaire en utilisant deux méthodes d'échantillonnage: le traitement de 1 m² de litière avec l'extracteur de Winkler et un piège d'activité, tous les 10 m le long de 9 transects de 200 m.

La richesse et la structure taxonomique de la myrmécofaune de la "Serra de Baturité" est comparable à celle de la forêt atlantique ou d'autres forêts humides du Brésil. La faune récoltée est composée de 126 espèces, 35 genres et 6 sous-familles, avec une dominance des myrmicines (54 % des genres et 61 % des espèces récoltées). Le nombre moyen d'espèces par m² est de 10,1, et l'histogramme de fréquence de capture des espèces montre la même tendance observée dans d'autres régions tropicales, soit un petit nombre d'espèces abondantes et un grand nombre d'espèces rares. Des différences ont cependant été observées avec la forêt atlantique et amazonienne, en particulier l'importance relative des sous-familles Ponerinae et Formicinae, ce qui pourrait indiquer une originalité de la myrmécofaune des forêts humides d'altitude du "Nordeste" brésilien par rapport aux autres forêts néotropicales.

Characterization of the ground-dwelling ant fauna in a moist mountain forest of the Brazilian "Nordeste"

The biodiversity of the ground-dwelling ants of the "Serra de Baturité" was analysed as the first step aiming at characterizing the myrmecofauna of the principal moist, mountain forests of the state of Ceará (Brazilian "Nordeste") in order to compare them amongst themselves as well as with the myrmecofauna of the Amazonian and Atlantic forests. The study was carried out in a primary forest, using two sampling methods: the treatment of 1 m² of leaf litter using a Winkler extractor and a pitfall trap, every 10 m along nine 200 m transects.

The species richness and taxonomic structure of the myrmecofauna of the "Serra de Baturité" is comparable to that of the Atlantic Forest and other Brazilian moist forests. 126 species, 35 genera and 6 subfamilies were collected, with a dominance of the Myrmicinae (54 % of the genera and 61 % of the species collected). An average of 10.1 species were collected per m² and the frequency of capture histogramme for species shows the same pattern of many rare and few abundant species observed in other tropical regions. However, differences with the Atlantic and Amazonian Forests were also observed, particularly concerning the relative importance of the Ponerinae and Formicinae, which could indicate the presence of some distinctive feature(s) in the moist, montane forests of the "Nordeste" when compared with other neotropical forests.

La faune des bourdons (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus* Latr.) de la Vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales)

S. Iserbyt, E.-A. Durieux & P. Rasmont

Laboratoire de Zoologie, Université de Mons-Hainaut, avenue du Champ de Mars, 6, B-7000 Mons, Belgique. E-mail: stephanie.iserbyt@umh.ac.be

La Vallée d'Eyne, dans les Pyrénées-Orientales est bien connue pour sa grande diversité floristique. Pendant 5 ans, les auteurs ont étudié la faune des bourdons de la vallée. Ils y ont relevé 6305 observations détaillées. Malgré sa superficie réduite (20,18 km²), la vallée comprend 33 espèces de bourdons, alors que la France continentale compte 46 espèces et l'ensemble de la région Ouest-Paléarctique 86 espèces. Dans l'état actuel des connaissances, il semble que la vallée d'Eyne est la station la plus diversifiée dans le monde.

The bumblebees (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus* Latr.) of the Eyne Valley (France, East-Pyrenees)

The Eyne valley in East-Pyrenees is well known for its highly diversified flora. The authors have studied the bumblebee's fauna of the Valley during 5 years. So far they have made 6305 highly detailed observations. The valley includes 33 bumblebees species, while France counts 46 species and the whole West Palaeartic region 86 species. As far as it is known, is the most diversified station in the world.

Le dimorphisme des reines dans une société de *Manica rubida* : polymorphisme de dispersion ou parasitisme social ?

Philippe Marchand et Alain Lenoir

IRBI, CNRS, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 TOURS, France.
E-mail: lenoir@univ-tours.fr

Des petites reines ailées, dites « microgynes », ont été découvertes en 1999 au sein d'une grande colonie de *Manica rubida* dans les Alpes françaises. La morphométrie des gynes de cette colonie est clairement bimodale. Cependant, celles-ci ne semblent pas être une véritable réduction isométrique des reines communes appelées « macrogynes », bien qu'elles y ressemblent fortement. Leur thorax est moins développé. De fait, aucun vol nuptial de ces microgynes n'a été observé sur le terrain, et même aucun battement d'ailes n'a été observé en laboratoire. Ces fourmis ailées restent dans leur nid toute l'année.

Elles peuvent toutefois être fécondées et fonder une colonie par bourgeonnement de leur nid d'origine. Cependant ceci est exceptionnel (une seule observation). La plupart des microgynes adoptent un comportement typique d'ouvrières en apportant une grande part des soins aux jeunes, avec un polyéthisme marqué.

Un tel dimorphisme n'a pas été identifié chez les mâles. Ceci appuie l'hypothèse d'un polymorphisme de dispersion. Les microgynes représenteraient une stratégie alternative à la fondation coloniale indépendante, nécessitant un plus faible investissement énergétique. L'hypothèse d'un nouveau parasite social n'est cependant pas à exclure. Il s'agit certainement d'une forme apparue récemment dans l'histoire évolutive des *Manica rubida* car elle est apparue soudainement et n'a pas encore été repérée ailleurs.

Dimorphism of queens in a *Manica rubida* colony: dispersion polymorphism or social parasitism?

Small alate queens (microgynes) have been discovered in a large colony of *Manica rubida* in the French Alps in 1999. The morphometry of the gynes of this colony is bimodal and the microgynes are not simply an isometric reduction of the normal macrogynes. Their thorax is less developed and no wing movements have been observed. They do not swarm and stay in the nest during all the year.

Some microgynes can be fecundated and form a new nest by budding, which is rare (only one observation). The vast majority of the microgynes are not inseminated and behave like workers, with a typical polyethism, giving mainly brood care.

Such a polymorphism has not been observed in males. It is an argument in favour of the hypothesis of a new form of dispersion, budding requiring less energetical investment compared to normal independant founding of this species. Nevertheless, we cannot exclude the hypothesis of a new social parasite. This polymorphism is of recent emergence because it appeared suddenly and has not been observed elsewhere.

Agrégation et hydrocarbures cuticulaires chez la blatte *Periplaneta americana* L.

Leoncini Isabelle & Rivault Colette

CNRS UMR 6552, Université de Rennes I, Bât.25, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cédex, France. E-mail: isabelle.leoncini@univ-rennes1.fr, colette.rivault@univ-rennes1.fr

Chez *Periplaneta americana*, le gréganisme se manifeste par des rassemblements d'individus de toutes classes d'âge pendant la phase de repos dans un abri commun. Notre objectif est de mettre en évidence, avec des tests comportementaux, les mécanismes de communication chimique leur permettant de se regrouper. Des lots de 20 larves de stade 1 placés dans des boîtes de pétri sont soumis à des tests de choix entre deux papiers filtres pouvant servir de site de repos. L'expérience 1, avec deux sites identiques non traités confirme que toutes les larves s'agrègent sur un seul site. Dans l'expérience 2, l'un des sites est imprégné par du dichlorométhane. Les larves se regroupent sur l'un ou l'autre des sites. Le solvant n'a donc pas d'effet sur le choix du site. Dans l'expérience 3, l'un des sites est imprégné par l'odeur de congénères. L'imprégnation est faite par contact avec un groupe de 17 larves du premier stade pendant 4 jours. Dans ce cas les larves choisissent le papier imprégné. Dans l'expérience 4, les molécules déposées sur les papiers imprégnés comme précédemment, sont extraites dans du dichlorométhane et redéposées sur de nouveaux papiers. Les larves choisissent le papier imprégné. Dans l'expérience 5, l'un des sites est imprégné par les hydrocarbures cuticulaires d'un lot de 17 larves du premier stade extraits dans du dichlorométhane. Les larves choisissent le papier imprégné. Ces expériences montrent que l'agrégation chez *P. americana* dépend d'une communication chimique entre les individus et que les hydrocarbures cuticulaires jouent un rôle dans le déclenchement et le positionnement de l'agrégation. Nous avons étudié le profil des hydrocarbures cuticulaires pour mettre en évidence les molécules actives dans ce phénomène. Le profil des larves et des adultes, étudié en chromatographie en phase gazeuse et en spectrométrie de masse (CPG/SM), montre des différences quantitatives en fonction de l'âge des individus.

Periplaneta americana of all age-classes aggregate in shelters during their resting phase. Our aim was to evidence mechanisms of chemical communication implied in aggregation. Groups of 20 first instar larvae were given choices between two sites materialized by filter papers. When the two sites were identical and not treated, the larvae aggregated on only one of the sites. When one of the sites was conditioned with dichloromethane, larvae aggregated on either site. Thus, the solvent does not influence choice of aggregation site. When one of the sites was conditioned by conspecific odour, larvae chose the conditioned site. Site conditioning was obtained by direct contact of a paper with 17 first instar larvae for four days. In the following experiment sites were conditioned by extracting, with dichloromethane, the conspecific odour deposited on papers as previously described and then redepositing this extract on new papers. Larvae in this case chose the conditioned site. In the last experiment, one site was conditioned with cuticular hydrocarbons of 17 first instar larvae extracted with dichloromethane. Again larvae chose the conditioned site. All these experiments demonstrated that aggregation behaviour in *P. americana* relies on chemical communication between individuals. Cuticular hydrocarbons induce aggregation and determine the position of the aggregation site. Therefore we studied the cuticular hydrocarbon profile of this species in order to identify the active molecules implied in aggregation. The CH profiles of larvae and of adults were analysed with GC/MS. Only quantitative differences in relation to age were found.

Caractérisation de la diversité d'une communauté de fourmis des litières en région subtropicale.

Leponce, M.¹, Theunis, L.^{1,2}, Delabie, J.³ et Roisin, Y.²

¹Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Section Biologie de la Conservation, 29 rue Vautier, 1000 Bruxelles, Belgique. E-mail: Maurice.Leponce@naturalsciences.be

²Université Libre de Bruxelles, Département de Biologie Animale, CP160/12, 50 av. F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique. E-mail: yroisin@ulb.ac.be

³CEPLAC-UESC, Itabuna, BA, Brazil. E-mail: delabie@cepec.gov.br

Les composantes spatiales du dispositif d'échantillonnage ainsi que les variations temporelles de densité des espèces influencent les estimations de diversité (la richesse spécifique S, l'équitabilité E et l'hétérogénéité H). Dans une forêt sèche du Chaco argentin, nous avons observé la distribution spatiale à petite échelle de fourmis des litières et analysé comment caractériser la communauté avec un effort d'échantillonnage minimum. Ce travail a été basé sur le protocole standardisé pour la récolte des fourmis des litières (transect "A.L.L." comprenant 20 quadrats de 1m² espacés de 10m). La cohérence des mesures de diversité, à la fois dans l'espace et dans le temps, a été évaluée en effectuant un transect préliminaire suivi, 9 mois plus tard, par un échantillonnage octuplé de la même station. Parmi les composantes spatiales du dispositif d'échantillonnage, la taille des unités d'échantillonnage, le nombre d'échantillons et l'intervalle entre échantillons ont un impact décroissant sur les mesures de diversité. A 9 mois d'intervalle, la densité d'espèces/m² varie du simple au double; son impact sur la mesure de S ne peut être corrigé que partiellement par des méthodes de raréfaction. Un transect A.L.L. s'est avéré être l'effort d'échantillonnage minimal pour caractériser la communauté. Dans le cas d'une distribution des occurrences en série logarithmique, le paramètre alpha et l'indice H de Shannon sont les indices de diversité les plus appropriés. Le premier permet de prédire S pour un nombre restreint ou accru d'échantillons, le second est rapidement indépendant de l'effort d'échantillonnage. Enfin, le modèle logarithmique de Soberón & Llorente permet une bonne estimation de la richesse spécifique totale le long du transect, représentant une valeur minimale de la richesse de la communauté.

Spatial components of the sampling design (sampling interval, extent and grain) as well as temporal variations of species density affect the measures of diversity (species richness S, Buzas and Gibson's evenness E and Shannon's heterogeneity H). Our aim was to document the small-scale spatial distribution of leaf litter ants in a subtropical dry forest of the Argentinian Chaco and analyze how the community characterization was best achieved with a minimal sampling effort. The work was based on the recent standardized protocol for collecting ants of the leaf litter ("A.L.L.": 20 samples at intervals of 10m). To evaluate the consistency of the sampling method in time and space, the selected site was first subject to a preliminary transect, then submitted after a 9-month interval to an 8-fold oversampling campaign. Among the spatial components of the sampling design, the size of the sampling units, the number of samples and the interval between samples had a decreasing effect on the diversity statistics. The density of species per m² varied twofold after a 9-month interval; the effect on S could only be partially corrected by rarefaction. A single standardized A.L.L. transect appeared as the minimal sampling effort to characterize the community. In the case of a log series distribution of species occurrences Fisher's alpha and Shannon's H were the most appropriate diversity indexes. The former was useful to rarefy or abundify S and the latter was robust against sample size effects. The curve-fitting extrapolation model of Soberón & Llorente yielded a fair estimate of the total species richness along the transect.

Gestion de *Maculinea alcon* (Lepidoptera, Lycaenidae) en Brenne. Analyse des facteurs pouvant conditionner le succès de la reproduction du papillon sur trois stations différentes.

Jean-Luc MERCIER¹, Alain LOUVEAUX², Jean Michel DREUILLAUX², Jacques LHONORE³ et Bruno DUMEIGE⁴.

¹IRBI UMR CNRS 6035, Parc de Grandmont, Faculté des Sciences et Techniques, 37200 Tours, France. E-mail: jlmercier@univ-tours.fr

²Université Paris-Sud, Centre d'Orsay, France.

³CEMAGREF, Domaine des Barres, France.

⁴Parc Naturel Régional de la Brenne, France.

Le suivi des populations de *Maculinea alcon*, Lépidoptère Lycaenidae protégé au niveau national et international, est en cours depuis trois ans dans le Parc de la Brenne. Une étude comparative est en cours sur trois stations à gentianes présentant ou ayant présenté une population de *M. alcon* dans un passé récent, afin de déterminer les facteurs pouvant expliquer le déclin de ces populations et de proposer des mesures de gestion et de réhabilitation des milieux en vue d'une éventuelle réintroduction.

Les données recueillies sur le terrain depuis 1998 portent sur plusieurs points : (1) la répartition spatiale et la densité de la plante-hôte *Gentiana pneumonanthe* et de la fourmi-hôte *Myrmica sp* et leur évolution depuis 1998, (2) l'évolution générale des populations de fourmis et de la végétation des stations et (3) le suivi des populations et l'éco-éthologie de *Maculinea alcon*.

Gestion of populations of *Maculinea alcon* (Lepidoptera, Lycaenidae) in Brenne. Analysis of different factors involved in the reproductive success of the butterfly on three different sites.

The study of populations of *Maculinea alcon*, a large blue protected butterfly, has been carried out for three years in the " Parc Naturel Régional of Brenne ". A comparative study is performed on the characteristics of three different sites with *Gentiana pneumonanthe* and *Myrmica sp*. (the host plant and ant of the butterfly), were populations of *Maculinea* occur or recently disappeared. The aim of the study is to determine the factors leading to the decrease of those populations and so to propose different measures for the rehabilitation of the habitats and the eventual reintroduction of *Maculinea*.

The data collected in the field since 1998 point out : (1) the spatial distribution and the density of the host-plant *Gentiana pneumonanthe* and the host-ant *Myrmica sp*. and their evolution since 1998, (2) the evolution of the vegetation and the population of other ant species and (3) the follow-up of *Maculinea* populations (emergence of adults ; flying behaviour ; egg-laying behaviour).

***Bombus gerstaeckeri*: un bourdon oligolectique contraint à un mode de vie quasi solitaire (Hymenoptera, Apoidea, Apidae)**

Olivia Ponchau

Laboratoire de Zoologie. Université de Mons-Hainaut, Av. Maistriau, 19, B-7000 Mons, Belgique.
E-mail: olivia_ponchau@hotmail.com

Tandis que la plupart des apoïdes floricoles sont polylectiques, un petit nombre d'espèces montrent des comportements oligolectiques ou même monolectiques. Les auteurs ont étudié la population de *Bombus gerstaeckeri* Morawitz de la vallée d'Eyne. Cette petite ville des Pyrénées-Orientales est connue comme la station principale de cette espèce en France. *Bombus gerstaeckeri* visite uniquement l'aconit tue-loup (*Aconitum vulparia* Reichenb.). Suite à une opération de marquage les auteurs ont trouvé un effectif extrêmement bas: seulement 20 fondatrices. Le caste-ratio observé est très inhabituel pour une espèce eusociale: il n'y a pas plus de 2 ou 3 ouvrières pour chaque reine. Il est également très peu commun pour un bourdon d'observer que les reines continuent à butiner pendant toute la vie de la colonie. Ce genre d'organisation sociale rappelle certaines espèces arctiques (*Bombus polaris* Curtis, *Bombus glacialis* Friese). Ces caractéristiques éthologiques pourraient être interprétées comme un syndrome d'insularité.

***Bombus gerstaeckeri* : an oligolectic bumblebee constrained to a quasi solitary way of life (Hymenoptera, Apoidea, Apidae)**

While most pollinators are polylectic, some show oligolectic or even monolectic behaviours. The authors have studied the population density of *Bombus gerstaeckeri* in Eyne. This small town of East-Pyrenees is known as a main station of this species. *B. gerstaeckeri* visits only monkshood (*Aconitum* ssp). As a result of a marking operation the authors have found an extremely low number of specimens. The observed caste-ratio is very special for an eusocial species: there is no more than 2 or 3 workers for each queen. It is also very unusual to observe that the queens continue to forage during the whole life of the colony. This kind of social organisation recalls some high arctic species. This nearly solitary way of life could be interpreted as insularity syndrome.

Etude de la synchronisation des signaux lumineux chez les lucioles

G. M. Ramirez Avila, J. L. Guisset et J. L. Deneubourg

CENOLI. U.L.B. Campus Plaine CP231. Bld. du Triomphe.1050 Bruxelles - Belgique.
E-mail : gramirez@ulb.ac.be

Chez les lucioles, les individus émettent un flash lumineux afin d'attirer les partenaires sexuels (Camazine et. al., 2001). Chez certaines espèces, les individus se synchronisent pour émettre leurs flashes à l'unisson. Cette synchronisation permet d'amplifier la portée du signal. Nous essayons de comprendre comment se met en place la synchronisation et de caractériser celle-ci. Pour cela, nous avons construit des circuits électroniques qu'on appelle Oscillateurs Contrôlés par la Lumière (LCOs) qui simulent le comportement des lucioles. Chaque LCO possède des émetteurs et des récepteurs de lumière qui permettent aux LCOs d'interagir entre eux de manière similaire aux lucioles. Ces interactions donnent lieu au phénomène de synchronisation. Les observations expérimentales et les aspects physiques des LCOs nous ont permis de construire un modèle mathématique qui a été validé expérimentalement (Ramirez Avila et. al., 2003a). Ce modèle est utilisé pour simuler des situations qui ne sont pas facilement accessibles expérimentalement et qui se rapprochent mieux du comportement des populations de lucioles, à savoir des situations avec de nombreux LCOs interagissant entre eux (Ramirez Avila et. al., 2003b).

Fireflies use flashes of light in order to attract their sexual partners (Camazine et. al., 2001). In certain species, individuals synchronize their flashes and the emission is in unison. This synchronous behaviour allows the signal amplification. We try to understand and characterize how the synchronization arises. To achieve this goal, we built some electronic circuits called Light-Controlled Oscillators (LCOs) that mimic fireflies' behaviour. Each LCO has several photodiodes (light receptors) and light emitting diodes; these optoelectronic devices enable the LCOs to interact in a similar way than in the fireflies' case. These interactions give rise to synchronization phenomenon. Experimental observations performed on the LCOs and their intrinsic physical aspects allowed us to formulate a mathematical model that is able to reproduce experimental results (Ramirez Avila et. al., 2003a). This model is used as well to simulate more complex situations that are not easily achieved experimentally and that are closer to the fireflies' collective behaviour, i.e. situations in which each LCO interacts with all others (Ramirez Avila et. al., 2003b).

Camazine, S., Deneubourg, J.L., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G. and E. Bonabeau, 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 538 pp.

Ramirez Avila, G.M., Guisset, J.L. and J.L. Deneubourg, 2003a. Synchronization in light-controlled oscillators. *Physica D 182*: 254-273.

Ramirez Avila, G.M., Guisset, J.L. and J.L. Deneubourg, 2003b. Synchronous behaviour in small populations of light-controlled oscillators. In: *Proceedings of the 11th International IEEE Workshop on Nonlinear Dynamics of Electronic Systems* (R. Stoop, Ed.), Scuol. pp. 201-204.

Morphologie des femelles de la fourmi *Tetraponera tessmanni*

Schatz Bertrand, Lorraine Bottin & McKey Doyle

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France. E-mail: schatz@cefe.cnrs-mop.fr, mkey@cefe.cnrs-mop.fr

Chez les fourmis, les reines se caractérisent classiquement par deux paires d'ailes fonctionnelles, un thorax développé, 3 ocelles, et un appareil ovarien fonctionnel associé à une spermathèque. Pour certaines espèces, il existe parfois des femelles intermédiaires, comme des ergatoïdes, qui sont sexuées et possèdent des caractères stables, et des intercastes qui sont généralement stériles et possèdent des séries graduelles d'individus intermédiaires. L'espèce *Tetraponera tessmanni* (Pseudomyrmecinae) est une fourmi à plante, qui est la mutualiste spécifique de la liane myrmécophyte *Vitex thyrsoflora* Gürke (Lamiaceae) dans les forêts du Cameroun. Les colonies sont fortement polygynes, et les reines peuvent être des femelles sexuées à ailes fonctionnelles ou des femelles de taille intermédiaire qui ne possèdent que des petits bourgeons d'ailes non fonctionnels. L'absence de différences pour des mesures morphologiques des dimensions externes et de celles de l'appareil ovarien, ainsi que l'existence d'ovocytes matures et de corps jaunes, montrent que les deux types de femelles sont similaires. Nous pouvons ainsi faire l'hypothèse que ces femelles à ailes réduites, au déplacement limité, pourraient rester dans leur colonie natale et participer à la production d'ouvrières.

In ants, queens are classically characterised by two pairs of functional wings, a large thorax, three ocelli, and a functional ovarian apparatus equipped with a spermatheca. In some species, intermediate queens sometimes exist, as ergatoïd queens, that are sexually functional and display a stable morphology, as well as intercaste queens, that are generally sterile and display a graded series of individuals with intermediate morphs. The plant – ant species *Tetraponera tessmanni* (Pseudomyrmecinae) is the specific mutualist of the myrmecophyte liana *Vitex thyrsoflora* Gürke (Lamiaceae) in the forest of Cameroon. Colonies are strongly polygynous, and the queens are either equipped with functional wings or with atrophied wings. However, these two kinds of queens did not display significant differences in morphological measurements of external characters or of ovarian apparatus, where yellow bodies and mature oocytes are often present. Thus, we hypothesise that females with atrophied wings, which have reduced mobility, could stay in their native colony and participate in the production of workers.

Présence et action des fourmis sur le figuier méditerranéen

Magali Proffit, Caroline Estève, Pierre Pages, Martine Hossaert-McKey & Bertrand Schatz

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France. E-mail: proffit@cefe.cnrs-mop.fr, schatz@cefe.cnrs-mop.fr

Le mutualisme obligatoire de pollinisation entre le figuier Méditerranéen (*Ficus carica*) et son pollinisateur spécifique (*Blastophaga psenes*) est la cible d'une grande variété d'espèces allant des fourrageurs opportunistes comme les fourmis aux parasites spécialisés (*Philotrypesis caricae*). Nous décrivons ici comment les différentes caractéristiques du figuier (sexe, altitude, présence de bois mort ou de lierre) font varier l'abondance des différentes espèces de fourmis, qui sont classées en trois catégories selon la ressource exploitée (prédatrices, non-prédatrices, *Camponotus lateralis*). Testées sur 16 paires de rameaux (un témoin et un test), des expériences de supplémentation en fourmis prédatrices (*Crematogaster scutellaris*) sont suivies d'une diminution rapide et importante en nombre de parasites *P. caricae*. L'activité de patrouille de la fourmi prédatrice (*C. scutellaris*) au moment de l'émergence des insectes (sortant des figues par l'ostiole) est associée l'année suivante (nouvelle génération d'insectes) à une réduction faible et significative du nombre de pollinisateurs et à une réduction beaucoup plus forte des parasites. Ces résultats suggèrent que la présence des fourmis prédatrices s'accompagne d'une réduction du nombre de parasites, bénéfique à ce mutualisme.

The obligate pollination mutualism between the Mediterranean fig tree (*Ficus carica*) and its specific pollinator (*Blastophaga psenes*) is the target of a large variety of insects, which mainly correspond to opportunistic foragers as ants and to specialised parasites (*Philotrypesis caricae*). We describe how the different characteristics of fig trees (sex, altitude, presence of dead wood, presence of ivy) have influenced the abundance of the different ant species, which were grouped in three categories according to the food source exploited (predators, non-predators, *Camponotus lateralis*). Experiments on addition of predatory ants (*Crematogaster scutellaris*) performed on 16 pairs of twigs (one control and one test) were followed by a rapid and important decrease in the number of parasites, *P. caricae*. Moreover, the patrolling activity of predatory ants (*C. scutellaris*) at the time of insect emergence (exiting from the fig ostiole) was correlated in the subsequent year (new generation of insects) with a low and significant reduction of the number of pollinators and with a more important reduction of the number of parasites. Our results suggest that the presence of predatory ants is linked with a reduction of the number of parasites for the benefit of this fig - fig wasp mutualism.

***Bombus (Rhodobombus) mesomelas* Gerstaecker, un bourdon dépourvu de phéromones de marquage sexuelles (Hymenoptera, Apoidea, Apidae)**

M. Terzo¹, P. Coppens¹, G. Toubeau² et P. Rasmont¹

Université de Mons-Hainaut, ¹Service de Zoologie, ² Service d'Histologie comparée, 19 Avenue Maistriau, B-7000 Mons, Belgique. E-mail: michael.terzo@umh.ac.be

Pour s'accoupler, tous les bourdons mâles attirent leurs femelles en produisant des phéromones sexuelles spécifiques sécrétées par les glandes labiales céphaliques et qu'ils déposent sur des végétaux. Ils surveillent alors ces marquages odorants en se postant à proximité ou en patrouillant d'un marquage à l'autre.

Seules les espèces du sous-genre *Rhodobombus* semblent faire exception à cette règle. Aucun marquage phéromonal n'a en effet jamais été observé chez ces espèces. Les phéromones sexuelles de *B.(Rhodobombus) pomorum* ont pourtant bien été décrites mais elles s'avèrent semblables aux phéromones cuticulaires sécrétées par la glande de Dufour.

La présente étude met en évidence, par les techniques d'histologie comparée, la présence de glandes labiales céphaliques chez *B.(Rhodobombus) mesomelas* Gerstaecker. Toutefois, la taille extrêmement réduite de cette glande, 40 fois inférieure à celle de *B.(Bombus) terrestris* L., l'absence quasi totale de lumière dans les acini et l'absence de vacuoles dans les cellules glandulaires témoignent de la disparition de toute fonction dans la production des phéromones de marquage sexuelles, fonction qu'aucune autre glande céphalique ne semble remplir.

Cette régression manifeste de la glande labiale céphalique des mâles de *Rhodobombus* vient corroborer les résultats anormaux des analyses chimiques des sécrétions de cette glande chez *B.(Rhodobombus) pomorum* et l'absence de tout comportement de marquage. Elle semble également expliquer l'absence de *barbae mandibularis*, caractéristique unique des *Rhodobombus*, sans nul doute impliquée lors du marquage phéromonal chez les bourdons des autres sous-genres.

Male bumblebees attract females for mating by marking plants with specific sexual pheromones produced by the cephalic part of the labial gland. They wait then for females by perching near the scent mark or by patrolling from a scent mark to another one.

Only the species of the subgenus *Rhodobombus* seem to be different in their pre-mating behaviour by showing no scent marking at all. Nevertheless, secretions of the labial gland of *B.(Rhodobombus) pomorum* has been described but seem to be very similar to the secretions of the Dufour gland.

Thanks to the compared histological methods, the present study shows that the cephalic part of the labial glands really exists in *B.(Rhodobombus) mesomelas* Gerstaecker. But their very small size, 40 times smaller than in *B.(Bombus) terrestris* L., the absence, or near so, of the lumen in the acini and the absence of vacuoles in the gland cells indicate that the production of sexual pheromone has totally disappeared, production not supplied by any other cephalic glands.

This conspicuous regression of the cephalic part of the labial gland of the *Rhodobombus* males and the unusual results of the chemical analyses of the secretions of *B.(Rhodobombus) pomorum* labial gland gives further evidence to the absence of marking behaviour for this bumblebees subgenus. It seems also to explain the absence of the *barbae mandibularis*, a unique feature of the subgenus *Rhodobombus*, implicated without doubt during the pheromonal marking of the bumblebees from other subgenera.

Fourmis vagabondes à Floreana (Galápagos): évolution récente des populations

von Aesch L.¹ & Cherix D.^{1,2}

¹Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse.

E-mail: leila.von-aesch@serac.vd.ch, daniel.cherix@serac.vd.ch

²Institut d'Ecologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse.

La majorité des espèces de fourmis présentes aux Galápagos sont des espèces introduites, pour la plupart récemment. Un grand nombre d'entre elles entre dans la catégorie des espèces vagabondes (voir Passera 1994). Une étude de la distribution de ces espèces, considérant des sites dans des zones habitées et dans des zones naturelles, a été menée en 1996-1997 sur l'île de Floreana (Pezzatti et al. 1998). Un recensement similaire a été effectué en 2003 afin de mettre en évidence l'évolution de la distribution de la faune. Les fourmis sont appâtées avec du miel et du thon à l'huile.

Lors du premier recensement 16 espèces sont collectées à l'aide des appâts. Dans la seconde étude 14 espèces ont été capturées de cette même manière. *Monomorium destructor*, recensée pour la première fois dans l'archipel lors de la première étude (Pezzatti et al. 1998) mais uniquement dans le village est toujours fortement présente sur ce site en 2003 et ne semble pas avoir étendu son aire de répartition. En revanche des différences notables dans la répartition d'autres espèces sont à relever. *Solenopsis geminata* par exemple, absente des deux sites naturels les plus arides en 1996-1997, monopolise la très grande majorité des appâts en 2003. Et ce au détriment de l'autre espèce vagabonde *Tetramorium simillimum*, fortement dominante six ans plus tôt.

Tramp species in Floreana (Galápagos): recent evolution of populations

The majority of ant species of Galápagos are introduced species. Moreover most of them have been introduced recently and possess the characteristics of tramp species (see Passera 1994). A study of the distribution of these species in inhabited and natural zones was conducted in 1996-1997 on Floreana Island (Pezzatti et al. 1998). A similar inventory was repeated in 2003 in order to assess the evolution of ant distribution. We used baits with honey and tuna in oil.

During the first inventory 16 species have been collected. In the last one 14 species were captured with this method. *Monomorium destructor* was recorded for the first time on the island by Pezzatti et al. (1998) but exclusively in the village. It doesn't seem to have expended its distribution since that time. On the other hand we found great differences in the distribution of other species. For example *Solenopsis geminata*, absent in the upper and lower natural zones in 1996-1997, occupied most of the baits in this area in 2003. This was to the detriment of the other tramp species *Tetramorium simillimum* which was dominant six years ago.

Passera, L. 1994. Characteristics of tramp species. In: *Exotic ants, biology, impact, and control of introduced species* (D. F. Williams, Eds), Westview Press, Boulder, pp. 23-43.

Pezzatti, B., T. Irzan, and D. Cherix. 1998. Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Floreana: lost paradise? *Noticias de Galápagos* 57:11-20.

| |
|--------------------------|
| Index des auteurs |
|--------------------------|

| | | | |
|------------------|------------------------|-------------------------|----------------|
| ALAUX C. | 43, 54 | DRONNET S. | 64 |
| ALLARD D. | 12, 55, 58 | DUMEIGE B. | 74 |
| AME J.-M. | 56 | DURIER V. | 65 |
| ARON S. | 11, 12, 17, 67 | DURIEUX E.-A. | 70 |
| AYASSE M. | 28 | DUSSUTOUR A. | 51 |
| BAGNERES A.-G. | 20, 33, 64 | EELLEN D. | 66 |
| BARATTE S. | 57 | ESTEVE C. | 78 |
| BERNARD G. | 59 | FENERON R. | 13 |
| BEUGNON G. | 25 | FILHOP.A.A. | 69 |
| BILLEN J. | 29, 48, 55, 58, 61, 66 | FJERDINGSTAD E. | 19 |
| BOBBAERS A. | 58 | FOURCASSIE V. | 51, 52 |
| BORDEREAU C. | 31, 59 | FOURNIER D. | 11 |
| BORGESEN L. | 55, 58, 66 | FREITAG A. | 34, 63 |
| BOTTIN L. | 77 | FRESNEAU D. | 13, 41, 45 |
| BOULAY R. | 40 | GILBERT M. | 22 |
| BOURILLOT M. | 59 | GIURFA M. | 24 |
| BRINKWORTH L. | 20 | GOBIN B. | 16, 29, 58, 61 |
| CAMMAERTS M.-C. | 47, 60 | GRAHAM P. | 65 |
| CARMIGNAC D. | 59 | GUISSET J.-L. | 76 |
| CASTEELS J. | 61 | HAMIDI R. | 67 |
| CERDA X. | 40 | HAN S.H. | 68 |
| CERDAN P. | 30, 45 | HEFETZ A. | 43, 54 |
| CHAFFIOL A. | 27 | HEINZE J. | 17, 28 |
| CHALINE N. | 18 | HITES N. | 69 |
| CHERIX D. | 33, 34, 63, 80 | ICHINOSE K. | 40 |
| CHOUVENC T. | 31 | IMPERATRIZ-FONSECA V.L. | 15 |
| COLLETT T.S. | 65 | ISERBYT S. | 70 |
| CONRAD N. | 59 | ITO F. | 61 |
| COPPENS P. | 79 | JAISSON P. | 43, 54 |
| CORBARA B. | 30 | JEANSON R. | 56 |
| COURNAULT L. | 62 | JOHNSON C.A. | 29 |
| CREMER S. | 17 | KELLER L. | 11 |
| de A. ALVES D. | 15 | KORB J. | 37 |
| de BISEAU J.-C. | 35, 67, 69 | KUTNIK M. | 20 |
| de F. RIBEIRO M. | 15 | LALOI D. | 27 |
| de MENTEN L. | 17 | LARRAS F. | 52 |
| DEBOUT G. | 10 | LAVOR M.T.F.C. | 69 |
| DECHAUME F.-X. | 38 | LE CONTE Y. | 46 |
| DECOURTYE A. | 38 | LEFEBVRE D. | 50, 53 |
| DEISIG N. | 24 | LENOIR A. | 32, 40, 71 |
| DEJEAN A. | 30 | LENOIR J.-C. | 32 |
| DELABIE J.H.C. | 13, 21, 73 | LEONCINI I. | 46, 72 |
| DELSINNE T. | 23 | LEPONCE M. | 21, 22, 23, 73 |
| DENEUBOURG J.-L. | 49, 51, 56, 76 | LHONORE J. | 74 |
| DENIS D. | 41, 45 | LOMMELEN E. | 29 |
| DETRAIN C. | 42, 49 | LOUVEAUX A. | 74 |
| D'ETTORRE P. | 28 | MacDONALD-COMBERT J. | 48 |
| DISCHINGER C. | 63 | MACQUART D. | 25 |
| DOUMS C. | 13 | MAEDER A. | 33, 34 |
| DREUILLAUX J.-M. | 74 | MARCHAND P. | 71 |

| | | | |
|--------------------|--------|----------------------|--------------------|
| MARLIER J.-F. | 35 | RASMONT P. | 70, 79 |
| MARTIN S.J. | 18 | RATNIEKS F.L.W. | 15, 18 |
| McKEY D. | 10, 77 | RENAULT J. | 40 |
| McKEY M. | 36, 78 | RENUCCI M. | 10 |
| MERCIER J.-L. | 32, 74 | RIVAUT C. | 56, 72 |
| MISSA O. | 21 | ROBERT A. | 31, 59 |
| MOLET M. | 44 | ROCHE N. | 26 |
| NDIAYE A.B. | 68 | RODRIGUES DA HORA R. | 13, 45 |
| NICULITA H. | 48 | ROISIN Y. | 14, 23, 73 |
| O'RIAIN J. | 39 | ROULAND-LEFEVRE C. | 68 |
| ORIVEL J. | 30 | ROULLE N. | 53 |
| OUTREMAN Y. | 50 | ROUX E. | 37 |
| PAGES P. | 78 | SANDOZ J.-C. | 24 |
| PEARCY M. | 12 | SAVARIT P. | 54 |
| PEETERS C. | 57, 62 | SCHATZ B. | 10, 35, 36, 77, 78 |
| PEZON A. | 41, 45 | SEMPO G. | 42 |
| PHAM-DELEGUE M.-H. | 27, 38 | SERVIGNE P. | 30 |
| PIERRE J. | 50, 53 | TERZO M. | 79 |
| PIERRE J.-S. | 50, 53 | THEUNIS L. | 22, 73 |
| PONCHAU O. | 75 | TIRARD A. | 10 |
| PONS O. | 38 | TOUBEAU G. | 79 |
| PORHA S. | 49 | UVA P. | 20 |
| POTEAUX C. | 13 | VALENZUELA J. | 45 |
| PROFFIT M. | 78 | VARGO E.L. | 9, 64 |
| PROVOST E. | 10 | VON AESCH L. | 80 |
| QUINET Y. | 69 | WEHBI V. | 64 |
| RAMIREZ M. | 76 | WENSELEERS T. | 15 |