

UNIVERSITÉ DE TOURS
FACULTÉ DES SCIENCES
LABORATOIRE DE PSYCHOLOGIE
Paris 6 - Clément
RECONNAISSANCE ET ATTRACTIVITE DE LA REINE DE
CATAGLYPHIS CURSOR (HYMENOPTERA FORMICIDAE)

par

F. BERTON⁽¹⁾, A. LENOIR⁽²⁾, A. M. LE ROUX⁽¹⁾ & G. LE ROUX⁽¹⁾

(1) Lab. d'Ethologie et de Psychophysicologie, Fac. des Sciences,
F-37200 Tours

(2) Lab. d'Ethologie et Sociobiologie, UA CNRS 667, Univ. Paris Nord,
Av. J.B. Clément, F-93430 Villetaneuse

RESUME

Les sociétés orphelines de Cataglyphis cursor soustraites à l'inhibition de la reine sont capables de reconstituer très rapidement une société normale composée de mâles mais aussi de femelles fécondables et d'ouvrières. Pour comprendre l'influence de la reine, nous avons utilisé un dispositif qui permet de mesurer l'attractivité différentielle d'une reine face à des ouvrières jeunes ou âgées. Les résultats montrent que :

1°) Les ouvrières âgées sont attirées par la reine homocoloniale même après une séparation de plusieurs mois, alors qu'une reine étrangère hétérocoloniale est peu attractive, provoque des réactions agressives (50% des cas) tout en étant différenciée des ouvrières.

2°) L'orphelinage non suivi de production de reine perturbe gravement la reconnaissance de la reine homocoloniale qui semble beaucoup moins attractive tandis que la reine hétérocoloniale est moins agressée (15% des cas).

3°) L'évolution de l'attractivité de la reine en fonction de l'âge des ouvrières semble liée à une augmentation de l'activité générale. La reconnaissance de la reine homocoloniale d'origine, peu modifiée par une séparation dès l'émergence des ouvrières, et la possibilité d'une cohabitation avec une reine hétérocoloniale suggèrent l'importance de l'expérience précoce (heures qui suivent la mue imaginale). L'attractivité d'une reine étrangère adoptée pouvant égaler celle de l'ancienne reine, un apprentissage est toujours possible après la mue imaginale.

Mots-clés : Attractivité, Reconnaissance, Reine, Orphelinage, Cataglyphis cursor, Hymenoptera, Formicidae.

SUMMARY : Recognition and attractivity of the queen of Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae).

Previous investigations of queenless societies of Cataglyphis cursor indicate that orphan workers are able to produce queenright societies with males, reproductive females and workers.

To understand queen influence on control of reproduction, we measured the differential attractive power of the queen opposite to young or old workers.

1°) For old workers, even some months after separation, nestmate queens are attractive whereas alien queens are significantly less attractive and lead to strong aggressive responses (50% of the cases) although obvious queen workers discrimination is noted.

2°) In orphaned societies queen recognition is disturbed while aggressiveness towards the alien queen is reduced (15% of the cases).

3°) Queen attractivity develops as a function of workers age and increases with activity. Nestmate queen recognition is little affected by partition following the emergence of workers and cohabitation with an alien queen which suggests the importance of early experience. Symmetrics in the attractive responses between the alien adopted queen and the kin missing one show that learning is possible after emergence.

Key-words : attractivity, recognition, queen, queenless societies, Cataglyphis cursor, Hymenoptera, Formicidae.

I - INTRODUCTION

L'étude des sociétés orphelines de Cataglyphis cursor montre que les ouvrières privées de reine sont biologiquement capables de produire très rapidement une société normale en donnant naissance non seulement à des mâles mais aussi à des femelles (ouvrières, reines fécondables) par parthénogénèse thélytoque (Cagniant, 1973).

Ces sociétés sont capables d'accomplir l'ensemble des tâches sociales : recherche et récolte de nourriture, nettoyage des nids, défense de la colonie (Berton et Lenoir, 1986).

Le rôle de la reine dans la fermeture de la société semble plus discret que chez la plupart des espèces monogynes (Berton et Lenoir, 1986) et pourtant les sociétés orphelines privilégient en début de saison la production de sexués et de femelles reproductrices en particulier (Cagniant, à paraître).

Nous avons choisi de mesurer le pouvoir attractif de la reine en mettant des ouvrières jeunes ou âgées, dans une situation de choix : reconnaissance d'ouvrières homocoloniales ou d'une reine homo ou hétérocoloniale. Les relations ouvrières à reconnaître/ouvrières testées servent de références aux relations reine à reconnaître/ouvrières testées. Les influences réciproques n'étant pas négligeables, les ouvrières sont toujours issues de la même société. Au cours de tests contrôlés, les actes comportementaux ont été notés afin d'établir les éthogrammes correspondants (en préparation).

II - MATERIEL ET METHODES

1) Le dispositif (Fig. 1) est un olfactomètre utilisé au laboratoire pour des travaux comparables sur Myrmica. C'est un parallélépipède rectangle divisé par des repères de couleur en 4 compartiments de surfaces égales. Dans chaque compartiment est fixé un tube communiquant avec la boîte grâce à une grille de toile à bluter de 120 μ de vide de maille. Cette grille permet une communication antennaire et la diffusion de substances volatiles. Chaque compartiment comprend 2 parties de surfaces très inégales : la grille d'une part et tout ce qui est en dehors de la grille, baptisé côtés d'autre part. Dix ouvrières sont déposées au centre du dispositif. Trois ouvrières issues de la même société sont enfermées chacune dans un des tubes. Le dernier tube contient une reine dont l'origine varie selon les cas.

Un petit morceau de coton hydrophile permet de maintenir les ouvrières et la reine près de la grille.

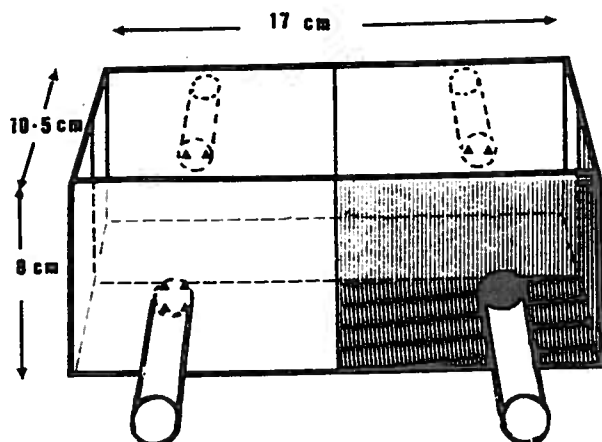
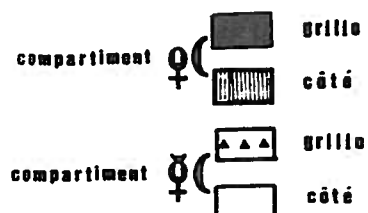


FIG.1: OLFACTOMETRE



2) Tests

Les tests sont toujours effectués dans les mêmes conditions, à la température de 24°C, pendant 1 heure. Toutes les 5 minutes on note les positions des 10 ouvrières dans chacun des compartiments. 120 relevés sont donc obtenus par test. Les résultats des différentes expériences sont additionnés et exprimés en pourcentages de positions des ouvrières sur la grille et les côtés de chaque compartiment.

Un test complémentaire ainsi qu'une expérience témoin permettant de noter l'agressivité a été effectué dès la sortie de l'olfactomètre : la reine est placée au centre d'une boîte de Pétri et mise en présence des 10 ♀ testées, déposées une par une toutes les minutes. On considère que la reine est agressée dès l'observation du premier comportement agonistique.

Le traitement statistique utilisé est le suivant :

- . comparaison de deux groupes indépendants : χ^2 , médiane
 - . comparaison de deux groupes appariés : test de randomization,
- Analyse de variance de Friedman.

3) Protocole

1	2		3		4	5
	HmC	HtC	10 ♀ C	3 ♀ T		
E			Agées	Jeunes	N	T
1°	♀ A		♀ A		6	Aucun : témoin
2°	♀ A°		♀ A°		4	Scission colonie, ♀ A° parthéno- génétique
3°	♀ A°		♀ A°		6	Scission colonie, ♀ A° orphelines
4°		♀ B	♀ A		6	Aucun : témoin
5°		♀ B	♀ A°		6	♀ A° orphelines
6°	♀ A			♀ A	3	Aucun : témoin
7°		♀ B		♀ A	3	Aucun : témoin
8°	♀ A			♀ A+	3	♀ A+ adoptant à l'émergence 1 ♀ B étrangère
9°		♀ B		♀ A+	3	♀ A+ adoptant à l'émergence 1 ♀ B étrangère

Tableau 1 : Expériences permettant de mesurer l'attractivité d'une reine

- 1 - E : Expériences nos 1° à 9°
 2 : ♀ à reconnaître ; HmC = Homocoloniale ; HtC = Hétérocoloniale
 3 : ♀ prélevées dans une même colonie ;
 10 ♀ C = 10 ♀ testées (centre du dispositif)
 3 ♀ T = 3 ♀ à reconnaître (isolées dans chaque tube)
 4 - N : Nombre de colonies différentes testées
 5 - T : Traitement subi avant les tests

A - Des ouvrières âgées de plus de 4 mois sont mises en présence :

- 1°) d'une reine homocoloniale ♀ A ou ♀ A°
 - expérience n°1 = témoin : leur propre reine dont elles n'ont jamais été séparées: ♀ A/♀ A.

- expérience n°2 : leur ancienne reine lorsqu'elles ont subi un orphelinage artificiel (colonie scindée en 2 moitiés ♀ A° + ♀ A° d'une part et ♀ A° d'autre part), les orphelines ayant alors redonné une nouvelle reine ♀ A° par parthénogénèse: ♀ A° / ♀ A°.

- expérience n°3 : leur propre reine dont elles ont été séparées par orphelinage artificiel alors qu'elles n'ont pas encore pu produire une nouvelle reine : ♀ A° orphelines / ♀ A°.

2°) d'une reine hétérocoloniale ♀ B

- expérience n°4 = témoin : les ouvrières testées sont issues de colonies "normales" (possédant une reine ♀ A) : ♀ A / ♀ B.

- expérience n°5 : les ouvrières testées sont orphelines depuis au moins 4 mois (après orphelinage naturel ou artificiel): ♀ A° orphelines / ♀ B.

B - Des ouvrières jeunes marquées dès l'émergence sont mises en situation de tests à 15 jours, 1 mois, 1,5 mois ou 2 mois

1°) sans avoir subi aucun traitement (séparation ou orphelinage) = Témoins

- expérience n°6 : en présence de leur propre reine homocoloniale : ♀ A jeunes / ♀ A.

- expérience n°7 : en présence d'une reine étrangère hétérocoloniale inconnue : ♀ A jeunes / ♀ B.

2°) après avoir été enlevées de leur nid, dès la sortie de l'imago pour adopter une reine étrangère hétérocoloniale ♀ B

- expérience n°8 : en présence de leur ancienne reine homocoloniale : ♀ A+ jeunes transplantées / ♀ A.

- expérience n°9 : en présence de la reine hétérocoloniale adoptée : ♀ A+ jeunes transplantées / ♀ B.

III - Résultats

A - Ouvrières âgées et attractivité des reines homocoloniales

1°) Comparaison des compartiments ouvrières et reine (fig.2)

Les ouvrières préfèrent le compartiment de la reine ($P < 0,01$), surtout attirées par la grille (41%) malgré la disproportion des surfaces (Grille/Côtés : 1/100). Dans le compartiment ouvrières, la grille est encore attractive mais dans des proportions plus modestes (18%). La réponse aux signaux émis par les individus prisonniers privilégie donc la reine.

2°) Effet de l'orphelinage : (fig. 2)

a) Suivi de production d'une nouvelle reine : expériences 1 et 2

Les comparaisons des compartiments reines, ouvrières, grilles reines, ouvrières ou côtés reines ne montrent pas de différences significatives. L'environnement social et précisément la présence de la reine au sein de la société permet aux ouvrières orphelines d'ajuster normalement leur réponse aux signaux. Les relevés des positions des ♀ sur les côtés du compartiment ♀ montrent seulement qu'un certain nombre d'ouvrières deviennent plus difficilement mobilisables ($P < 0,05$). L'orphelinage ne provoque qu'une légère perturbation et élève probablement le seuil d'activité comme l'indique l'analyse de l'éthogramme (en préparation).

b) Non suivi de production de femelle parthénogénétique (ouvrières orphelines depuis plusieurs mois) : Expérience 3.

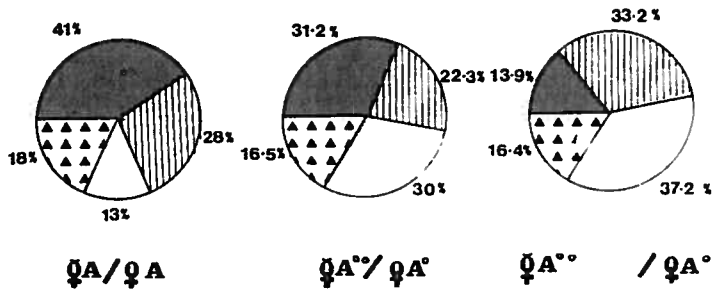
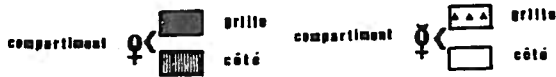


FIG. 2: OUVRIÈRES ÂGÉES ET ATTRACTIVITÉ DES REINES HOMOGÉNEALES



La grille de la reine devient beaucoup moins attractive (13,9%) alors que celle des ouvrières ne varie guère (16,4%). La reine n'est plus privilégiée. Outre l'élévation du seuil d'activité, l'orphelinage remet en cause la reconnaissance de la reine.

B - Ouvrières âgées et attractivité des reines hétérocoloniales (Fig. 3)

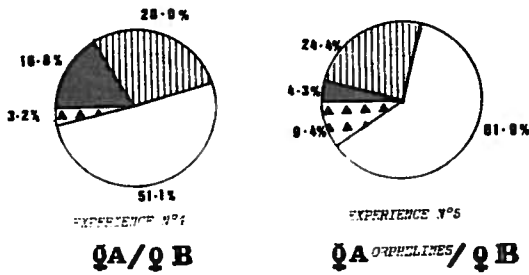
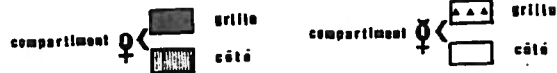


FIG. 3 : OUVRIÈRES ÂGÉES ET ATTRACTIVITÉ DES REINES HÉTÉROCOLONIALES



1°) Comparaison des reines homocoloniales et hétérocoloniales (expériences 1 et 4)

Les ouvrières se comportent très différemment envers une reine hétérocoloniale ($P < 0,01$). Les relevés sur la grille de la reine hétérocoloniale diminuent de moitié (16,8%). Une chute encore plus importante s'observe sur la grille des ouvrières (3,2%). Les ouvrières en présence de la reine étrangère fuient les grilles et se réfugient dans le secteur le plus éloigné de la reine. Dans 50% des cas, la reine est agressée.

La reine hétérocoloniale est donc beaucoup moins attractive que la reine homocoloniale et reconnue au moins en tant qu'individu étranger à la société.

2°) Effet de l'orphelinage (expériences 4 et 5)

Les différences s'accroissent dans le compartiment reine au profit du compartiment ouvrières ($P < 0,01$). La reine n'est plus agressée que dans 15% des cas. Ces résultats éclairés par l'analyse des éthogrammes (en préparation) semblent indiquer que l'activité diminue avec l'orphelinage et qu'un certain nombre d'ouvrières encore capables de se mobiliser sont perturbées et ont perdu la capacité de mettre en place une réponse cohérente au stimulus nouveau : reine étrangère.

C - Evolution du nombre des relevés sur la grille du compartiment reine en fonction de l'âge des ouvrières : expériences 6 à 9 (Fig. 4)

1°) Chez les jeunes ouvrières témoins, l'évolution en fonction de l'âge est très sensible et parallèle à une augmentation de l'activité (expériences 6 et 7 : $P < 0,01$).

2°) La différence entre l'attractivité de la reine homocoloniale et celle de la reine hétérocoloniale nette dès l'âge de 1 mois s'accroît à l'âge de 2 mois : à ce stade la grille reine étrangère est 5 fois moins fréquentée (expériences 6 et 7 : $P < 0,01$).

3°) Les tests effectués après les adoptions d'une reine hétérocoloniale montrent que les ouvrières transplantées au moment de l'émergence semblent légèrement moins actives que les témoins âgés de 1 mois bien que les résultats ne soient pas significatifs (expériences 6 et 8). Il est plus surprenant que les tests ne révèlent pas de différence entre l'attractivité de l'ancienne reine homocoloniale et celle de la nouvelle reine hétérocoloniale adoptée (expériences 8 et 9 : NS).

4°) A l'âge de 2 mois, les ouvrières transplantées se comportent comme les témoins envers leur reine homocoloniale d'origine (expériences 6 et 8 : NS). Les tests ne révèlent toujours pas de différence entre l'ancienne reine et la nouvelle (expériences 8 et 9 : NS). L'attractivité de la reine homocoloniale qui pourtant n'a été connue que quelques heures après l'émergence est peu modifiée par la séparation et la cohabitation avec une nouvelle reine inconnue. L'attractivité de la reine hétérocoloniale adoptée peut égaler celle de l'ancienne reine : un apprentissage est donc encore possible après la mue imaginale.

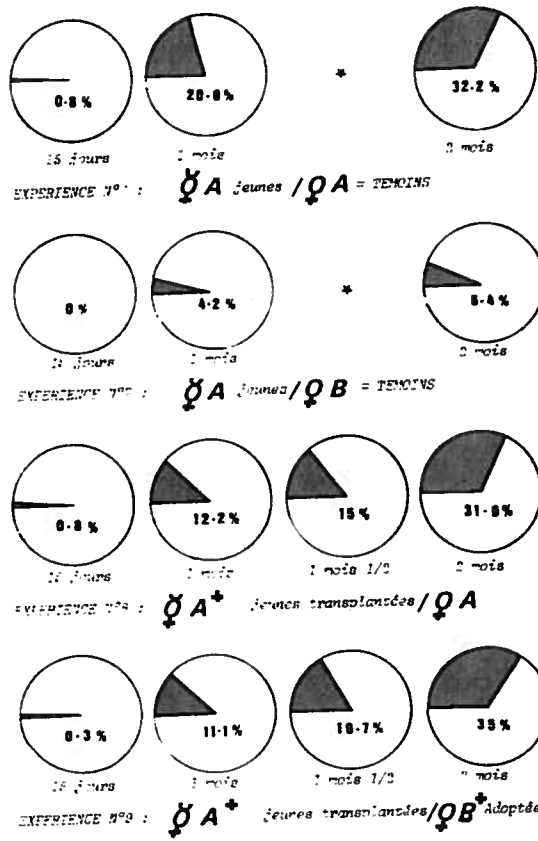


FIG. 4 : JEUNES COUPLES ET ATTRACTIVITE DES REINES HOMO ET HETEROLOGIALES

IV - DISCUSSION

Les ouvrières différencient aisément leur reine des ouvrières de leur propre colonie et d'une reine inconnue. L'expression de cette reconnaissance peut se définir en termes d'attraction, position d'arrêt, répulsion mais s'enrichit d'un catalogue comportemental relevé dans chaque compartiment qui démontre une conduite active, coordonnée (en préparation).

Les signaux liés à la reconnaissance de la reine sont sans doute de nature chimique. Les ouvrières issues de sociétés normales (possédant une reine) repèrent très rapidement la présence de la reine et, semble-t-il à distance, qu'elle soit homocoloniale ou hétérocoloniale. La reconnaissance est ensuite exaltée par les contacts sur la grille. L'émission de produits volatils est probable : des phéromones d'attraction mais aussi des phéromones d'alarme (Cammaerts, 1984) produites par la reine en situation de stress dans le dispositif expérimental, ainsi que le montrent également des observations fréquentes lors de manipulations de routine. Ces substances pourraient être de même nature que celles émises par les ouvrières. Le problème reste posé : la reine est-elle reconnue en tant que reine ou en tant qu'individu banal (congénère en danger ou individu étranger) ? La reconnaissance de la reine met-elle en jeu les mécanismes propres à la reconnaissance coloniale ? Le phénomène complexe pourrait être mieux compris après la définition de critères comportementaux (en préparation).

L'environnement social des ouvrières semble déterminant et surtout la présence d'une reine, soit d'origine, soit produite par parthénogenèse thélytoque après orphelinage. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer la démobilisation des ouvrières sur la grille de la reine : 1°) en l'absence de la reine, la levée de l'inhibition de la ponte des ouvrières est très rapide (4 à 8 jours en fonction de la température) (Cagniant, 1984 ; Berton, en préparation). Les ouvrières devenues elles-mêmes reproductrices refuseraient la reine "concurrente" (M.C. Cammaerts, communication personnelle). On peut imaginer que cette situation évolue au cours de la saison, les ouvrières et la reine de *Cataglyphis cursor* n'étant aptes à la reproduction que de Mai à Septembre et ne gardant aucun couvain l'hiver (Cagniant, 1976b) ; nous nous proposons de poursuivre ces expériences, pour infirmer ou confirmer cette hypothèse.

2°) Les orphelines à la suite de leur isolement social ne sont plus sensibles à l'odeur propre de la reine (Carlin, Hölldobler, 1986) ; soit elles ont perdu la faculté de reconnaître les signaux émis par la reine qui devient moins attractive, soit elles les reconnaissent (la reine reste attractive), mais elles sont incapables d'élaborer une réponse cohérente : l'environnement social désorganisé par la privation de reine perturbe la mise en place des processus de reconnaissance : la réponse au stimulus est plus confuse, moins bien adaptée et parallèle à une baisse du niveau de l'activité générale.

Des modèles concernant l'ontogenèse de la discrimination de l'odeur coloniale ont été proposés par divers auteurs : récemment, Jaisson, 1975 ; Hölldobler, 1980 ; Le Roux A.M., 1980 ; Morel, 1982 ; Isingrini, 1985, ont montré l'importance de l'acquisition durant les premiers jours de la vie adulte. En ce qui concerne la reconnaissance coloniale des larves, il a été prouvé que l'apprentissage de ces signaux s'effectue de manière déterminante au cours du développement larvaire (Isingrini et coll., 1985) ; cependant, les premières heures de la vie imaginaire sont décisives puisqu'elles permettent de

fixer les acquisitions faites avant l'émergence tout en laissant l'individu suffisamment plastique pour s'orienter vers une nouvelle odeur de larves étrangères. L'apprentissage de l'odeur de la reine peut s'inscrire dans ce contexte (Cammaerts, 1984 ; Carlin et coll., 1986). Nos résultats suggèrent la possibilité d'un mécanisme comparable. Il faudrait de nouvelles expériences pour voir si le stade nymphe et les premières heures après l'émergence ne sont pas suffisantes pour permettre une imprégnation à l'odeur de la reine. Il est démontré que les premières heures laissent des possibilités suffisamment larges pour permettre l'apprentissage d'une nouvelle odeur de reine étrangère.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTON F., LENOIR A., 1986 - La fermeture des sociétés parthénogénétiques de la fourmi Cataglyphis cursor. Actes Coll. Insectes Soc., 3, 197-209.
- CAGNIANT H., 1973 - Apparition d'ouvrières à partir d'oeufs pondus par des ouvrières chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonscolombe) (Hyménoptères, Formicidae). C.R. Acad. Sc. Paris, D, 227, 2197-2198.
- CAGNIANT H., 1976b - Cycle biologique de la fourmi Cataglyphis cursor (Fonscolombe). Vie Milieu, 26, C, 277-281.
- CAGNIANT H., 1984 - Influence de la reine sur l'apparition des sexués ailés et sur la ponte des ouvrières chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonscolombe), (Hyménoptères, Formicidae). Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse, 120, 99-102.
- CAGNIANT H., (soumis pour publication) - Etude expérimentale du rôle des ouvrières dans le développement des sexués ailés chez Cataglyphis cursor (Fonscolombe), (Hyménoptères, Formicidae).
- CAMMAERTS M.C., CAMMAERTS R., 1984 - Adoption ou élimination de reines étrangères par les ouvrières de Myrmica rubra L. (Formicidae). Devenir des sociétés orphelines. Ann. Sci. Nat. Paris, Zool., 6, 207-220.
- CARLIN N.F., HÖLDOBLER B., 1986 - The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.). I. Hierarchical cues in small colonies. Behav. Ecol. Sociobiol., 19, 123-134.
- CARLIN N.F., HÖLDOBLER B., 1987 - The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.). II. Larger colonies. Behav. Ecol. Sociobiol., 20, 209-217.
- HÖLDOBLER B., MICHENER C.D., 1980 - Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In : Markl H. (ed) Evolution of social behavior : Hypotheses and empirical tests. Dahlem Konferenzen 1980. Verlag Chemie. Weinheim, 35-58.
- ISINGRINI M., LENOIR A., 1986 - La reconnaissance coloniale chez les Hyménoptères sociaux. Ann. Biol., 15:3, 219-254.
- JAISSON P., 1975 - L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (Formica polyctena Först). Behaviour, 52, 1-37.
- LENOIR A., CAGNIANT H., 1986 - Role of worker thelytoky in colonies of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Entomol. General., 11, 153-157.
- LE ROUX A.M., 1980 - Possibilités de réintégration dans leur groupe d'origine d'individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social (Myrmica laevinodis Nyl. et Myrmica ruginodis Nyl.). Biologie-Ecologie méditerranéenne, 7, 203-204.
- MOREL L., 1982 - Mise en place des processus de régulation du comportement agressif et de la reconnaissance entre ouvrières d'une société de Camponotus vagus Scop. In : "La communication chez les Sociétés d'Insectes" Eds A. de HARO et X. ESPADALER, Presses Univ. Autonomia Barcelona, 127-136.