

LES HYDROCARBURES CUTICULAIRES DE CATAGLYPHIS CURSOR  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE) : VARIATIONS GEOGRAPHIQUES  
ET ROLE DANS LA RECONNAISSANCE COLONIALE

par

A. LENOIR<sup>(1)</sup>, J.L. CLEMENT<sup>(2)</sup>, M. NOWBAHARI<sup>(3)</sup> & C. LANGE<sup>(4)</sup>

(1) Lab. d'Ethologie, UA CNRS 667, Univ. Paris Nord, Av. J.B. Clément, F-93430 Villetaneuse; (2) Lab. d'Evolution, UA CNRS 681, Univ. P. et M. Curie, 105 Bd Raspail, F-75006 Paris; (3) Lab. d'Ethologie et de Psychophysologie, Faculté des Sciences, F-37200 Tours; (4) Lab. de Chimie Organique Structurale, UA CNRS 455, Univ. P. et M. Curie, 4 pl. Jussieu, F-75005 Paris.

Résumé

Les profils des hydrocarbures cuticulaires sont très différents selon les colonies de Cataglyphis cursor. Il est possible de différencier 2 populations : C. cursor cursor typiques de Provence et C. cursor tibialis à l'ouest du Rhône jusqu'à Barcelone. Les fourmis de la région de Madrid se rapprochent de C. cursor typique. Quand les profils d'hydrocarbures sont très différents, les sociétés sont fermées entre elles et en dessous d'un certain seuil les adoptions d'étrangères sont toujours impossibles. Par lavage au pentane on peut transférer partiellement l'odeur coloniale à des leurres neutres qui déclenchent des réactions agressives dans la colonie où ils sont introduits.

Mots-Clés : Hymenoptera - Formicidae - cuticule - hydrocarbures - fermeture coloniale - variation géographique - Cataglyphis cursor - odeur coloniale.

Summary: Cuticular hydrocarbons in Cataglyphis cursor (Hymenoptera Formicidae): geographical variations and role in colonial recognition.

Cuticular hydrocarbons permit to differentiate 2 populations in Cataglyphis cursor ants: C. cursor cursor typical of Provence, and C. cursor tibialis from the West of Rhône to Barcelone (Spain). The ants of Madrid are close to C. cursor typical. When hydrocarbons profiles are different societies are closed and below a level of near 0.8 (Nei index of identity between chromatograms) the societies never adopt strangers. By washing the ants with pentane, colonial odour can be transferred to neutral lures which release aggressive reactions in the colonies where they are introduced.

Key-words : Hymenoptera - Formicidae - Cataglyphis cursor - cuticle - hydrocarbons - closure of societies - colonial odour - geographical variations.

Introduction

De nombreuses expériences suggèrent que chez les insectes sociaux la reconnaissance coloniale est basée sur des substances chimiques (revues de Hölldobler et Michener 1980 ; Jaisson 1985 ; Isingrini et Lenoir 1986 ; Lenoir et Provost 1986). Diverses hypothèses ont été proposées pour expliquer l'origine et la nature des signaux responsables de l'odeur des individus, mais ce sont surtout les hydrocarbures cuticulaires très peu volatils qui semblent impliqués en dehors des situations d'alarme ou de recrutement. De nombreux travaux ont montré l'importance des hydrocarbures cuticulaires dans la reconnaissance spécifique chez les termites. Il en est de même pour l'intégration des termitophiles et myrmécophiles dans les sociétés de leurs hôtes (voir Isingrini et Lenoir 1986). Bonavita-Cougourdan et Clément (1986), Bonavita-Cougourdan et al. (1987) ont montré que, chez Camponotus vagus, le signal de reconnaissance intercoloniale et même des sous-castes à l'intérieur de la société est hautement corrélé avec

le profil d'hydrocarbures. Une ouvrière résidente privée de son odeur par lavage au pentane et recouverte de l'odeur d'une fourmi étrangère est agressée par ses soeurs. Fresneau (1980) obtenait un résultat comparable avec un simple lavage à l'eau distillée, mais l'effet n'était pas durable.

Pour toutes ces raisons nous avons entrepris l'étude des hydrocarbures de *C. cursor* en relation avec la fermeture sociale mesurée à l'aide de tests éthologiques (Nowbahari et Lenoir 1984). Nous avons aussi réalisé des expériences de lavage de fourmis par un solvant de manière à récupérer et transférer les substances concernées.

## Méthodes

### Chromatographie

Chaque fourmi a été lavée pendant 5 mn dans 2ml de pentane et l'extrait concentré à 2 $\mu$ l injecté dans un chromatographe en phase gazeuse : chromatographe DELS. 300 équipé d'une colonne capillaire (Chrompack CPSIL 5 WCOT de 25 m et de 0,22 mm de diamètre) et d'un détecteur à ionisation de flamme. Un intégrateur ENICA 21 donne les quantités relatives en % pour chaque pic. Seuls les hydrocarbures lourds sortant à partir de 200°C ont été pris en compte ici. L'identification des produits a été effectuée en couplant le chromatographe à un spectromètre de masse NERMAG R 1010C. Nous avons utilisé au total 29 colonies dont 27 provenaient de divers endroits de la région méditerranéenne depuis le Var jusqu'à Barcelone et 2 des Sierras au nord de Madrid. En moyenne pour chaque colonie, 5 fourmis ont fait l'objet d'une chromatographie.

### Tests éthologiques

Ils ont été réalisés en introduisant dans le "milieu extérieur" d'une colonie divers leurres, constitués d'une ouvrière tuée par congélation, d'une ouvrière lavée au pentane pour éliminer ses hydrocarbures, ou d'une ouvrière lavée puis rincée avec un extrait cuticulaire d'étrangère (voir Bonavita-Cougourdan et Clément 1986). Le lure est observé pendant 10 mn durant lesquelles on note toutes les 15 secondes l'activité des résidentes selon la méthodologie utilisée pour l'étude de la fermeture des sociétés par Nowbahari et Lenoir (1984).

## Résultats

### 1. Les hydrocarbures cuticulaires

L'analyse des chromatogrammes révèle la présence de nombreux pics. Une quarantaine de produits présents en quantité significative (supérieure à 1%) ont été identifiés ou sont en cours d'identification. Il s'agit d'hydrocarbures comportant de 25 à 33 carbones: des n-alcane (nC25, nC27, nC30, nC31, nC32, nC33), des monométhylalcanes (C25 à C33), des diméthylalcanes (C26 à C29), et quelques alcènes (C27:1 à C32:1).

### 2. Variation géographique des hydrocarbures

Si l'on compare les chromatogrammes de fourmis provenant d'Apt (Var) ou de Banyuls (Pyrénées-Orientales) il apparaît deux profils nettement différenciés : les fourmis du Roussillon ont plus d'hydrocarbures légers que celles de Provence (Fig. 1 A et B). Si l'on calcule les moyennes des pourcentages pour chaque pic, on obtient des différences significatives sur la quasi-totalité des pics. Une analyse des correspondances a été réalisée sur les moyennes de chaque colonie. Le facteur 1 représente 53% de la variance, il sépare nettement toutes les colonies situées à l'ouest du Rhône, de Montpellier à Barcelone, des autres colonies à l'est du Rhône. Les fourmis provenant de Madrid se rapprochent de ce second groupe. Les facteurs 2 (13,9%) et 3 (9,7%) permettent de différencier deux sous-groupes correspondant à la région de

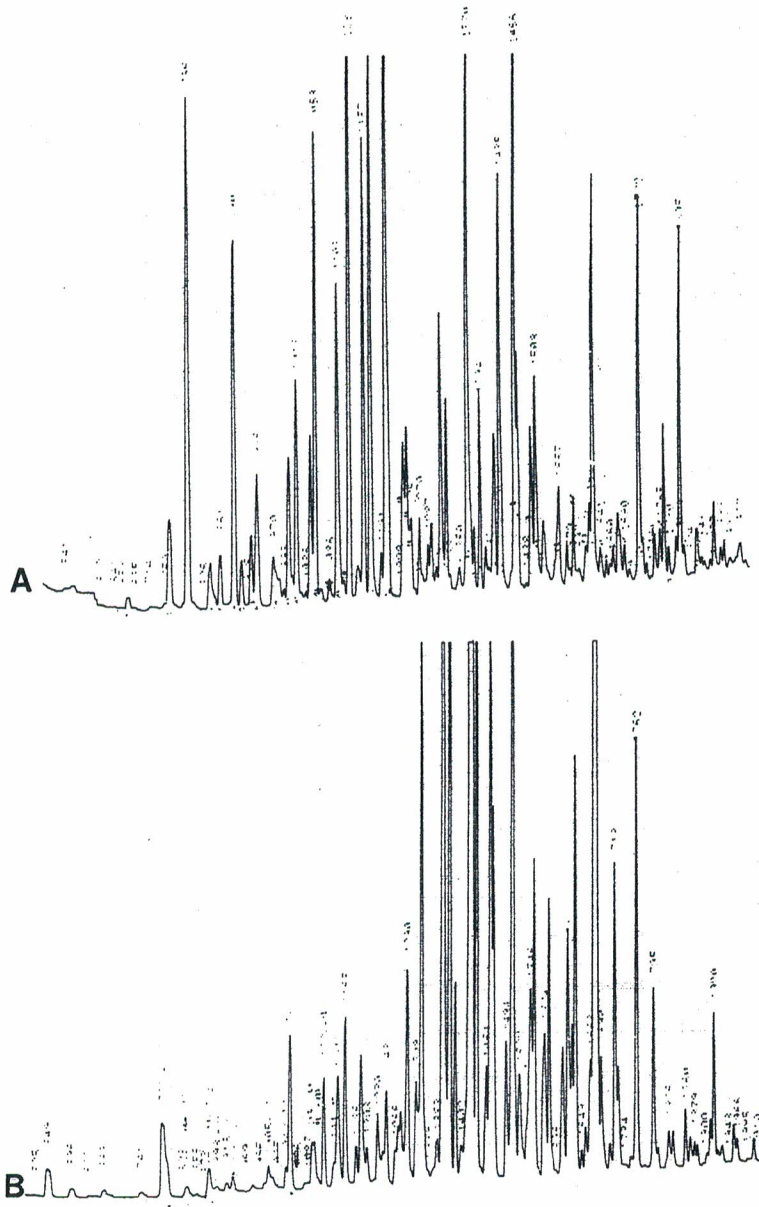


Fig. 1: Chromatogrammes des fourmis de Banyuls (1A) et d'Apt (1B)

Madrid, et un autre situé sur la rive droite du Rhône à l'intérieur du groupe Est du Rhône.

Nous avons utilisé aussi pour comparer les chromatogrammes un indice de similitude. Nous avons choisi l'indice de Nei (1972) qui est utilisé classiquement en génétique des populations pour l'électrophorèse enzymatique et appliqué aussi par certains auteurs à la comparaison de chromatogrammes de terpènes chez les termites. Une analyse hiérarchique ascendante avec moyenne (UPGMA) effectuée sur les indices de Nei confirme les résultats de l'analyse de correspondances (Fig. 2). Nous retrouvons pour les deux populations séparées par les analyses multivariées une similitude avec les vieilles descriptions de variétés par les auteurs du début du siècle. C'est Bondroit qui en 1918 distinguait C. tibialis de la région de Banyuls des C. cursor typiques (Fonscolombe 1846) de la région d'Aix. Des différences existent au niveau de la pilosité (Nowbahari 1988) et probablement de l'armature génitale des mâles (Espadaler, comm. personnelle). Cela pourrait nous amener à ériger en véritables espèces ces deux variétés, mais pour l'instant, sans indications d'un éventuel isolement reproductif, nous parlerons plus prudemment de deux populations ayant les statuts de sous-espèces: cursor cursor et cursor tibialis (voir Nowbahari 1988). Il apparaît que les cursor tibialis sont très nettement séparées des cursor typiques eux-mêmes hétérogènes, avec deux groupes divergents: l'un dans les montagnes madrilènes, l'autre sur la bordure du Rhône.

#### Variation à l'intérieur des populations et entre les populations

Nous avons calculé les distances de Nei entre individus des diverses colonies. La variation à l'intérieur de chacune des populations s'est révélée faible. A l'intérieur des colonies la similitude moyenne est de 0,940, elle est de 0,928 entre colonies de même habitat (différence faible mais significative). Lorsqu'on s'éloigne de quelques kilomètres la différence devient plus importante (0,907), mais au-delà (plus de 70 km) elle ne l'est plus. Entre les cursor cursor et les cursor tibialis la différence est très importante ( $I = 0,400$ ). Les deux groupes Madrid et bords du Rhône sont intermédiaires entre cursor typiques et cursor tibialis, tout en étant plus proches des premiers.

### 3. Relation entre la fermeture géographique et la similitude des hydrocarbures

Nous avons regroupé tous les résultats obtenus précédemment sur la fermeture des sociétés (Nowbahari et Lenoir 1984 ; Nowbahari 1988) et nous avons calculé les distances de Nei entre individus. Les résultats sont présentés sur la figure 3. Il apparaît que des adoptions sont possibles avec des profils d'hydrocarbures supérieurs à 0,80 environ. En dessous les intrus sont toujours éliminés. Ainsi nous avons une corrélation très nette entre fermeture coloniale et similitude des substances cuticulaires. Il restait à démontrer que la corrélation correspond à une véritable causalité avec des transferts de substances.

### 4. Essais de transferts d'hydrocarbures

Nous avons utilisé des colonies de populations différentes, entre lesquelles il n'y a jamais d'adoptions, par exemple de Banyuls et d'Apt : les intruses sont toujours très agressées et tuées rapidement, elles sont très peu léchées ou inspectées. Des fourmis congelées servent de témoins car le lavage dans le solvant (pentane) tue immédiatement les animaux. Les témoins congelés réin-

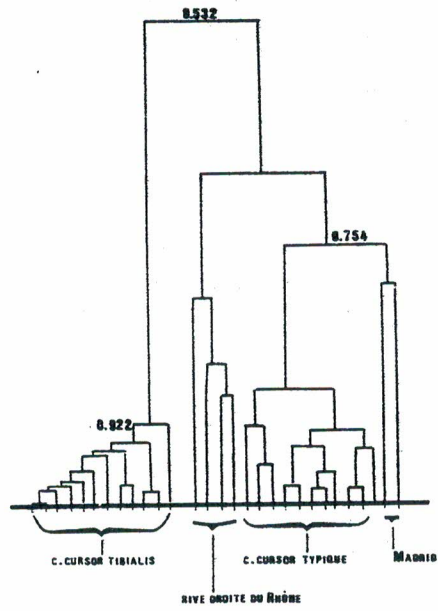


Fig. 2: Dendrogramme effectué à partir des indices de Nei entre colonies.

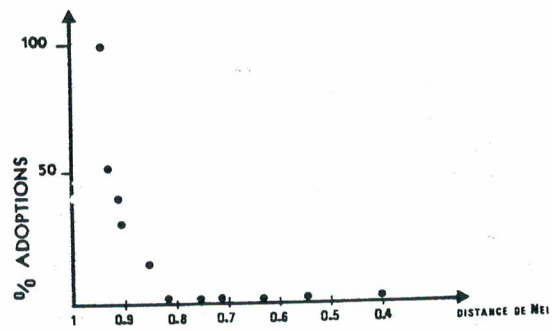


Fig. 3: Relation entre la fermeture des sociétés (% d'adoptions) et la similitude entre chromatogrammes (Indice de Nei).

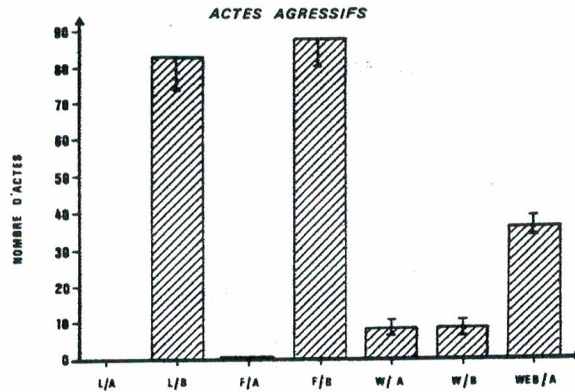


Fig. 4 : Fréquences des actes agressifs pendant 10 minutes envers une fourmi intruse. L: vivante, F: congelée, W: lavée au pentane, WEB: lavée et rincée avec un extrait de colonie B- A: colonie d'origine, B: colonie étrangère

roduits dans leur société ne déclenchent que tout à fait exceptionnellement des agressions (en moy 0,7 agressions pour 10 min), par contre, les agressions sont très nombreuses si la fourmi est introduite dans une colonie étrangère (88). Il n'y a pas plus d'agressions envers une fourmi étrangère vivante qu'envers une étrangère congelée (N.S.), ce qui montre que la congélation conserve toutes les qualités des substances impliquées dans la reconnaissance coloniale. Nous avons noté le comportement des résidentes seulement pendant 10 mn car les agressions cessent rapidement face à un cadavre, en effet il n'y a pas de rétroaction avec l'intruse. Quand la fourmi est lavée au pentane pendant au moins 12h, elle déclenche quelques agressions en nombre, limité indifféremment dans la colonie d'origine ou dans une colonie étrangère (8,5 et 8,8 - NS). Il est nécessaire de laver les fourmis très longtemps pour faire disparaître la quasi totalité des agressions. Quand les fourmis lavées sont badigeonnées avec un extrait obtenu à partir du lavage d'ouvrières de colonie étrangère, on voit réapparaître une certaine agressivité (36,4), qui n'atteint pas le niveau de ce que l'on peut observer avec une fourmi non lavée (88) mais qui est significative. Ainsi les hydrocarbures sont-ils impliqués dans la reconnaissance coloniale.

#### Discussion

Il apparaît de plus en plus que les hydrocarbures ont de nombreux rôles chez les insectes, dont le principal est la prévention de la dessiccation, particulièrement importante pour des fourmis de pays chauds et secs. Ils servent aussi de signaux variés: attractifs sexuels, aphrodisiaques, phéromones de recrutement, phéromones d'alarme, sécrétions défensives, kairomones, facteurs de reconnaissance spécifique et des castes (Howard et Blomquist 1982). Les patterns d'hydrocarbures sont un bon indice pour l'agressivité intercoloniale chez *Camponotus vagus* (Bonavita-Cougourdan et al. 1987, Clément et al. 1987) et on peut considérer qu'il en est de même chez *Cataglyphis cursor*. Il ne faut cependant pas généraliser car ce n'est pas le cas de *Solenopsis invicta* (Obin 1986). Deux problèmes restent en suspens, le premier concerne l'origine des signaux cuticulaires. Pour certains auteurs les hydrocarbures seraient le produit des glandes épidermiques mais il faut signaler que les glandes post-pharyngiennes en produisent aussi (Bonavita-Cougourdan et al. 1987). Le second problème

concerne le rôle de la reine dans la production de l'odeur sociale. Il ne semble pas que la reine ait un rôle déterminant chez *C. cursor* (Berton et Lenoir 1986) contrairement à d'autres espèces (Provost 1985, Carlin et Hölldobler 1986).

#### Références

- BERTON F., LENOIR A., 1986 - La fermeture des sociétés parthénogénétiques de la fourmi *Cataglyphis cursor*. Actes Coll. Insectes Soc., 3, 197-209.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., 1986 - Processus de reconnaissance chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop.. Bull. SFECA, 1, 49-55.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C. - Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. J. Entomol. Sci., 22, 1-10.
- CARLIN N.S., HÖLLDOBLER B., 1986 - The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp). I. Hierarchical cues in small colonies. Behav. Ecol. Sociobiol., 19, 123-134.
- CLEMENT J.L., BONAVITA-COUGOURDAN A., LANGE C., 1987 - Nestmate recognition and cuticular hydrocarbons in *Camponotus vagus* Scop. In "Chemistry and Biology of Social Insect". J. Eder and H. Rembold eds, Verlag J. Peperny, 473-474.
- FRESNEAU D., 1980 - Fermeture des sociétés et marquage territorial chez les fourmis ponérines du genre *Neoponera*. Biol. Ecol. Medit., 7, 205-206.
- HÖLLDOBLER B., MICHENER C.D., 1980 - Mechanism of identification and discrimination in social Hymenoptera. In "Evolution of Social Behavior" H. Markl ed, Verlag, 35-58.
- HOWARD R.W., BLOMQUIST G.J., 1982 - Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. Ann. Rev. Entomol., 27, 149-172.
- ISINGRINI M., LENOIR A., 1986 - La reconnaissance coloniale chez les hyménoptères sociaux. Ann. Biol., 25, 219-254.
- JAISSON P., 1985 - Social behaviour. In "Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology" G.A. Kerkut and L.I. Gilbert, eds Pergamon Press, 15, 673-694.
- LENOIR A., PROVOST E., 1986 - La fermeture des sociétés d'insectes. Bull. SFECA, 1, 293-296.
- NOWBAHARI M., LENOIR A., 1984 - La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor* : relations avec la distance géographique. In "Processus d'acquisition précoce. Les Communications". A. de Haro et X. Espadaler eds, Presses Univ. Autonoma Barcelona, 457-461.
- NOWBAHARI M., 1988 - Etude expérimentale de la structure sociale chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Fermeture de la société et variations géographiques. Thèse Doct. Université Tours.
- OBIN M.S., 1986 - Nestmate recognition cues in laboratory and field colonies of *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera : Formicidae). Effet of environment and role of cuticular hydrocarbons. J. Chem. Ecol., 12, 1965-1976.
- PROVOST E., 1985 - Factors of the social environment influencing mutual recognition of individuals in an ant society. In "Multidisciplinary Approaches to Conflict and Appeasement in Animals and Man", F. Le Moli ed., Publ. Intern. Soc. Res. Agression, p.14.