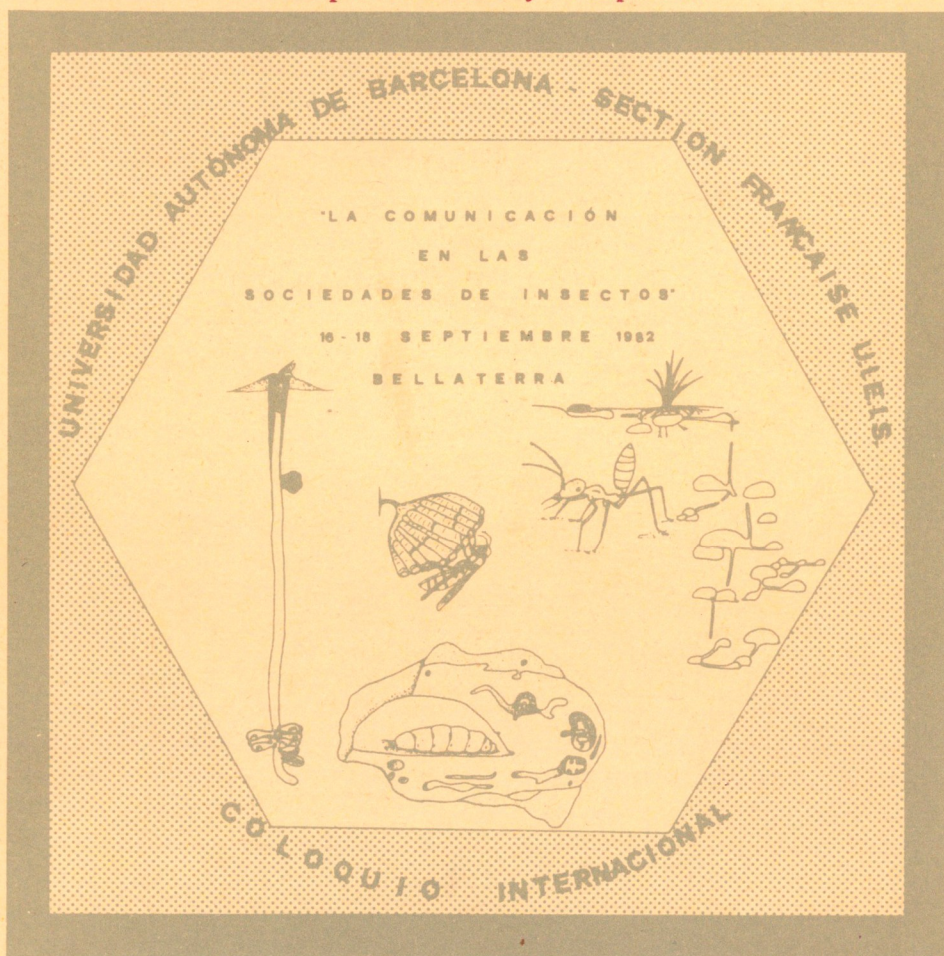


LA COMMUNICATION CHEZ LES SOCIÉTÉS D'INSECTES

Editado por A. de Haro y X. Espadaler



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BARCELONA

**LA COMMUNICATION
CHEZ LES
SOCIÉTÉS D'INSECTES**

COLLOQUE INTERNATIONAL
U.I.E.I.S. - Section Française
16-18 Septembre 1982

BELLATERRA (Barcelona)

Dibujo de la portada realizado por: *J. J. de Haro*

EDITADO E IMPRESO POR LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BARCELONA (Bellaterra)
Depósito Legal: B - 42.881 - 1982 - Printed in Spain

INTRODUCTION

Selon l'accord pris à Toulouse par la Section Française de l'U.I.E.I.S., s'est tenu à Barcelone, du 16 au 18 du mois de Septembre 1982, un Colloque International sur la Communication chez les Sociétés d'Insectes.

Les relations personnelles ont été très cordiales et enrichissantes, le développement du Congrès a été caractérisé par l'amitié et l'intérêt scientifique.

Pour nous, espagnols, ça a été une occasion magnifique de nous mettre en contact avec nos collègues étrangers et de nous encourager à développer dans notre pays cette recherche qui commence déjà à intéresser de nombreuses personnes en Espagne.

Nous sommes particulièrement reconnaissants à la Section Française de l'U.I.E.I.S. d'avoir voulu célébrer à l'Universidad Autónoma de Barcelona, sa réunion annuelle, et rendre ainsi possible la célébration de ce Congrès International.

Nous devons remercier aussi les autorités académiques de notre Université, spécialement à Mr.le Recteur, A.Serra i Ramoneda, à Mr. le Vice-Recteur de Extensión Universitaria M.Parés i Maicas, et à l'Instituto de Ciencias de la Educación, spécialement à B.Gutierrez. Aussi le Servicio de Publicaciones, spécialement à J.M. Blecua a rendu possible la publication de ce volume.

Nous devons remercier spécialement Mr.le Président de la Section Française de l'U.I.E.I.S., Pierre Jaisson, pour son assistance continue et Mary-Jane West-Eberhard, qui s'est déplacée de Costa Rica pour prononcer la conférence inaugurale et pour sa présence parmi nous, qui a spécialement contribué au niveau scientifique et humain de nos réunions.

Finalement, notre désir est que ce volume représente un élan et une motivation pour continuer l'étude de ce monde passionnant qui est la société d'insectes.

Andrés de Haro

Xavier Espadaler

LISTE DES PARTICIPANTS

- ACOSTA, F.J.- Departamento de Zoología, Facultad de Biología. Universidad Complutense. MADRID-3.
- AGOSTI, D.- Entomologisches Institut, ETH Zürich, Clausiusstrasse 21. 8092 ZÜRICH.
- AMENOS, J.M.- Campo Arriaza 59, 7-2. BARCELONA-20.
- ARCEGA, M.- Consejo de Ciento, 245, 1-2. BARCELONA-11.
- BACH, C.- Departamento de Zoología, Universidad de Córdoba. CORDOBA.
- BALDELLOU, M.- Instituto de Química Bio-Orgánica. Girona Salgado, s.n. BARCELONA-34.
- BELLES, X.- Instituto de Química Bio-Orgánica. Girona Salgado, s.n. BARCELONA-34.
- BERNARD, F.- Avenue Ratti, 35. 06000 NICE.
- BESANÇON, F.- Laboratoire de Neuroéthologie. Université Paul Sabatier. 31062 TOULOUSE.
- BILLEN, J.- Limburgs Universitair Centrum, Dep. SBM. B-3610 DIEPENBEEK.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A.- CNRS INP 7, chemin Joseph Aiguier. 13009 MARSEILLE.
- BUSCHINGER, A.- FB-10 - Zoologie - Schnittspahnstr. 3, D 6100 DARMSTADT.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.C.- Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire. Faculté des Sciences, U.L.B., 50, av. F. Roosevelt. 1050 BRUXELLES.
- CAMPAN, R.- Laboratoire de Neuroéthologie. Université Paul Sabatier. 118, route de Narbonne, 31062 TOULOUSE.
- CLEMENT, J.-L.- Université P.M. Curie. Laboratoire d'Évolution. 105, Bd. Raspail, 75005 PARIS.
- COLLINGWOOD, C.A.- City Museum, Municipal Buildings. LEEDS LS1 3AA.
- COMIN, P.- Av. Arquitecto Bennasar, 47-At.D. PALMA DE MALLORCA.
- CUADRIELLO, I.- Station Biologique. 24620 LES EYZIES.
- CHERIX, D.- Musée de Zoologie. Pl. Riponne 6, CH-1005 LAUSANNE.
- DARCHEN, R., Station Biologique. 24620 LES EYZIES.
- DE HARO, A.- Departamento de Zoología, Universidad Autónoma de Barcelona. BELLATERRA.
- DÉLYE, G.- Laboratoire de Zoologie, Université de Provence. 13331 MARSEILLE.
- DEMOLIN, G.- Laboratoire d'Écologie du Mont Ventoux. 84340 MALAUCÈNE.
- DENEUBOURG, J.L.- U.L.B., Service de Chimie physique II, Bd. du Triomphe. 1050 BRUXELLES.
- DUBUC, C.- 1, rue Raoul Duey. Appt. 310. 37170 CHAMBRAY LES TOURS.
- DU MERLE, P.- Station de Zoologie Forestière. Av. Vivaldi. F-84000, AVIGNON.
- ESPADALER, X.- Departamento de Zoología, Universidad Autónoma de Barcelona. BELLATERRA.

- FONTANET, X.- Capità Maristany Noms, 26. EL MASNOU.
- GARNIER-SILLAM, E.- 21, rue Curial. 75019 PARIS.
- HOREL, A.- Laboratoire de Biologie du Comportement. Université Nancy I.
B.P. 239 - 54506 VANDOEUVRE-LES-NANCY.
- HORTA, N.- Capità Maristany Noms, 26. EL MASNOU.
- JAISSON, P.- Laboratoire d'Éthologie, Université Paris XIII, 93430 VILLETANEUVE.
- JOSENS, G.- Laboratoire d'Écologie Animale. U.L.B.-C.P. 160. Av. F. Roosevelt 50, B-1050 BRUXELLES.
- KERMARREC, A.- Station de Zoologie et de Lutte Biologique. I.N.R.A. Domaine Duclos, 97170 PETIT BOURG (Guadeloupe).
- KRAFFT, B.- Laboratoire de Biologie du Comportement. Université de Nancy I.
B.P. 239. 54506 VANDOEUVRE-LES-NANCY.
- LE MASNE, G.- C.N.R.S. I.N.P. 7 - BP 71. 13277 MARSEILLE.
- LENOIR, A.- Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 TOURS.
- LE ROUX, A.-M. et G.- Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont. 37200 TOURS.
- LORBER, B.- Laboratoire de Biochimie. IBMC-CNRS, 15, rue Descartes. F-67084 STRASBOURG.
- MARTINEZ, M.D.- Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad Complutense. MADRID-3.
- MEUDEC, M.- Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont. 37200 TOURS.
- MERCIER, B.- Laboratoire de Biologie des Insectes. Université Paul Sabatier 118, route de Narbonne. 31062 TOULOUSE.
- MOREL, L.- CNRS INP 7; 31 chemin Joseph Aiguier BP 71. 13277 MARSEILLE.
- MUÑOZ, J.- Avda. Benet 160, 3-2. SABADELL.
- NOWBAHARI, M.- Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont. 37200 TOURS.
- OCETE, M.E.- Departamento de Zoología. Facultad de Biología. SEVILLA.
- PASSERA, L.- Université Paul Sabatier, Laboratoire de Biologie des Insectes. 118, route de Narbonne. 31062 TOULOUSE.
- PIULACHS, M.D.- Instituto de Química Bio-Orgánica. Giromà Salgado, s.n. BARCELONA-34.
- PLATEAUX, C. et L.- Laboratoire d'Evolution des Petits Organismes, 105, Bd. Raspail, 75006 PARIS.
- PROVOST, E.- CNRS INP 7; 31 chemin Joseph Aiguier BP 71. 13277 MARSEILLE.
- RENOUX, J.- Biologie des Populations. Université de Paris, XII. Av. du G. De Gaulle. 94010 CRETEIL.
- SARTO, V.- Departamento de Zoología, Universidad Autónoma de Barcelona. BELLATERRA.
- SOMMEIJER, M.J.- Laboratoire de Physiologie Comparée, Jan van Galenstraat 40 3572 LA, UTRECHT.

- SUNYER, D.- Col·legi Universitari de Girona. GIRONA.
- SUZZONI, J.-P.- Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul Sabatier. 118, route de Narbonne. TOULOUSE.
- THARRATS, J.J.- Astúries 26, 1. BARCELONA-12.
- TINAUT, A.- Departamento de Zoología, Universidad de Granada. GRANADA.
- TOROSSIAN, C.- Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier. 118, route de Narbonne. 31062 TOULOUSE.
- VERRON, H.- Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences. Parc de Grandmont. 37200 TOURS.
- VICENTE, C.- Departamento de Zoología. Universidad Autónoma de Barcelona. BELLATERRA.
- VILLARONGA, P.- Departamento de Zoología. Universidad Autónoma de Barcelona BELLATERRA.
- BARRIENTOS, J.A.- Departamento de Zoología, Universidad Autónoma de Barcelona. BELLATERRA.
- WEST EBERHARD, M.J.- Universidad de Costa Rica, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. COSTA RICA.

TABLE DES MATIÈRES

EXPOSÉ INTRODUCTIF

WEST-EBERHARD, M.J.- Communication in social wasps: Predicted and observed patterns, with a note on the significance of behavioral and ontogenetic flexibility for theories of worker "altruism".....	13
--	----

FOURMIS

BERNARD, F.- Accroissement des yeux et des antennes chez les fourmis du Sahara	37
BILLEN, J.- Rôle de la glande de Dufour en fonction de la stratification chez <i>Formica sanguinea</i> La- treille (Hymenoptera, Formicidae)	47
CAGNIANT, H.- Étude de la descendance des différentes catégories d'ouvrières chez la fourmi <i>Cataglyphis</i> <i>cursor</i> Fonscolombe (Hyménoptères - Formicidae)	57
CAMMAERTS, M.C.- Phéromone inédite chez <i>Myrmica rubra</i> L..	65
CHERIX, D., D.J.C. FLETCHER et M.S. BLUM - A propos de la phéromone inhibitrice découverte chez la fourmi de feu (<i>Solenopsis invicta</i> Buren) (Hymenoptera, Formicidae)	73
DE HARO, A.- Activité extérieure et transport mutuel entre deux nids de <i>Cataglyphis iberica</i> Emery (Hym. Formicidae)	83
DENEUBOURG, J.L., M. PARRO, J.M. PASTEELS, J.C. VERHAEGHE et P.H. CHAMPAGNE - L'exploitation des ressources chez les fourmis : un jeu de hasard et d'amplification ..	97

LENOIR, A., M. ISINGRINI, M. NOWBAHARI - Le comportement d'ouvrières de <i>Cataglyphis cursor</i> introduites dans une colonie étrangère de la même espèce (Hyménoptères Formicidae)	107
MEUDEC, M., A.M. LE ROUX, G. LE ROUX - Privation sensorielle (antennectomie) et interrelation chez 3 espèces de fourmis (<i>Tapinoma erraticum</i> , <i>Myrmica laevinodis</i> , <i>Myrmica ruginodis</i>)	115
MOREL, L.- Mise en place des processus de regulation du comportement agressif et de la reconnaissance entre ouvrières d'une société de <i>Camponotus vagus</i> Scop. (Hymenoptera, Formicidae)	127
PLATEAUX, L. et A. SAINT-PIERRE - L'effet de groupe sur la reproduction des ouvrières de fourmis <i>Leptothorax nylanderii</i> (Foerster) en l'absence de reine et de larves	137
SUZZONI, J.-P., L. PASSERA et A. STRAMBI - Étude morpho-anatomique et physiologique de la "soldatisation" chez la fourmi <i>Pheidole pallidula</i> (Nyl.)	147
TOROSSIAN, C. et L. ROQUES - Étude de la dynamique du processus de recolonisation du milieu forestier montagnard par les fourmis du groupe <i>Formica rufa</i> (Forêt d'Osséja, Bois des Couronnes, Pyrénées Orientales)	157
VERRON, H.- Niveau d'activité motrice et caractéristiques biochimiques chez la fourmi <i>Lasius niger</i> (L.)	167

ABEILLES

DARCHEN, R.- Le rituel de ponte chez <i>Melipona beecheii</i> (Ape social américain)	175
--	-----

PLATEAUX-QUÉNU, C.- Poids du pain d'abeille et déterminisme du sexe chez <i>Evylaeus calceatus</i> (Scop.) (Hym., Halictinae)	177
---	-----

SOMMEIJER, M.J.- The adaptive significance of the rhythmic oviposition process of stingless bees ..	183
---	-----

GUÊPES

DEMOLIN, G. avec J.C. MARTIN - Contribution à l'étude des parasites et hyper-parasites de <i>Polistes nimpha</i> Christ (Hymenoptera - Vespidae)	195
--	-----

ARAIGNÉES

HOREL, A., R. LEBORGNE et C. ROLAND - Effet du groupement et de la présence de la mère sur le développement des jeunes de l'araignée <i>Coelotes terrestris</i> (Agelenidae)	207
KRAFFT, B et T. ROBERT - Remarques sur les modalités et la régulation de la communication chez les araignées	215

MÉTHODES

LORBER, B.E.- Présentation de méthodes biochimiques utilisables dans l'étude des insectes sociaux: quelques méthodes de séparation électrophorétique des protéines et leurs applications	227
--	-----

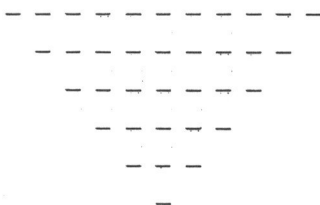
POSTERS

BESANCON, F., G. BEUGNON et R. CAMPAN - Observations préliminaires sur l'orientation des ouvrières de <i>Formica</i> après un déplacement actif ou passif .	237
---	-----

ESPADALER, X.- <i>Myrmicinosporidium</i> sp., parasite interne des fourmis. Étude au MEB de la structure ex- terne	239
LORBER, B.E. L. PASSERA et B. COLAS - Étude biochimique comparative des contenus des oeufs de la fourmi <i>Pheidole pallidula</i> (Nylander)	243
LEBORGNE, R. et C. ROLAND - Chemical and vibratory communication in spiders	245

ANNEXE

RENOUX, J., C. NOIROT et M. LEPAGE - BIODYNAMIQUE DES SOLS TROPICAUX. Action des termites sur la dy- namique des sols tropicaux et étude de leurs relations fonctionnelles avec les autres orga- nismes endogés	249
---	-----



COMMUNICATION IN SOCIAL WASPS: PREDICTED AND
OBSERVED PATTERNS, WITH A NOTE ON THE SIGNIFICANCE
OF BEHAVIORAL AND ONTOGENETIC FLEXIBILITY FOR
THEORIES OF WORKER " ALTRUISM "

MARY-JANE WEST-EBERHARD

Smithsonian Tropical Research Institute
Mail: Escuela de Biología,
Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria
Costa Rica

SUMMARY

Communication is a transfer of information, recognized by the fact that some behavior or other characteristic ("signal") of one individual leads to a consistent or predictable change in the behavior of another. Communication in social wasps is reviewed. Darwinian theory predicts diversity in ritualized dominance signals due to strong selection on these traits as critical determinants of reproductive success. Such diversity occurs in the dominance rituals of wasps *Polistes* and stingless bees *Meliponini*. Helping behavior of workers may have originated without self-sacrifice ("altruism"), as a profitable alternative allowing ontogenetically or behaviorally suppressed females to reproduce indirectly, via aid to relatives. The study of social insects may be at a turning point where a developmental approach and an evolutionary approach will be fruitfully combined.

RÉSUMÉ

La communication est un transfert d'information. On reconnaît ce transfert en observant qu'un certain comportement ou une caractéristique ("signal") d'un individu amène un changement visible ou prévisible du comportement d'un autre. Chez les guêpes sociales (Vespidae), on observe différents types de communication à l'occasion de la trophallaxis entre larves et adultes, du comportement de dominance, de l'offre et de la sollicitation de nourriture entre adultes, de la reconnaissance de la reine, de l'alarme, de l'essaimage, de la construction du nid, de la reconnaissance entre individus de la même société, des échanges phéromonaux chez les mâles et de la communication intersexuelle par les phéromones. Nous effectuons ici une révision des travaux publiés à ce jour sur ces thèmes en y ajoutant des observations sur les espèces tropicales. Pour le moment, nous ne savons pas encore s'il existe une communication par une butineuse des informations permettant aux autres ouvrières de localiser une source de nourriture. Il existe une hypothèse fondée sur la théorie de la sélection naturelle, qui prédit la diversité des signaux de dominance ritualisée pour les raisons suivantes: la dominance pourrait beaucoup influencer l'accès aux ressources, l'exposition aux risques, et la capacité des individus d'un groupe, de se reproduire. Ces caractères, qui ont une influence tellement importante sur la survie et sur le succès de la reproduction, sont soumis à une sélection particulièrement intense. Et des caractères soumis à une sélection intense pourraient évoluer plus rapidement.

Par conséquent, parmi des populations séparées mais apparentées (e.g. les sous-espèces de la même espèce ou les espèces du même genre) ces caractères-ci pourraient diverger rapidement. Il y apparaîtrait alors une diversité peu commune, parmi ces traits. La diversité prévue de la dominance ritualisée est observée chez les guêpes (Polistes) et chez les abeilles sans dard (Meliponini). Les conduites distinctives des espèces de Polistes sont décrites ici pour la première fois. La souplesse phénotypique des insectes sociaux, mise en évidence par leur système de communication, leur déterminisme des castes et leur capacité d'apprendre, est négligée dans beaucoup de discussions théoriques de "l'altruisme" de l'ouvrière. Le comportement de l'ouvrière, des individus dominés ou mal nourris, aurait pu se développer sans aucun gène spécial pour l'altruisme, étant donné 1) la capacité de soigner le couvain par les reproducteurs

avant l'évolution d'une caste ouvrière, 2) les conditions responsables de la suppression de l'oviposition (la reproduction) chez certains individus (manipulation de la nourriture des larves, effets saisonniers, rivalités entre compagnons du nid) et 3) la permanence du soin au couvain (e.g. du couvain produit par les parents) par les individus handicapés ou supprimés phénotypiquement comme une alternative profitable et facultative. Ici, il ne s'agit pas d'abnégation dans cette série d'évènements. Il est possible que l'étude des insectes sociaux soit arrivée à un point décisif où l'on mariera d'une manière fructueuse l'étude ontogénétique avec l'étude évolutionniste.

Communication -- the theme of this colloquium -- can be defined simply as a transfer of information. In practice, we recognize communication by the fact that some behavior or characteristic ("signal") of one individual leads to a consistent or predictable change in the behavior of another. In this paper I shall review briefly the kinds of communication known to occur in social wasps (*Vespidae*) I shall then make a prediction regarding communication in general, based on evolutionary theory, and examine the extent to which it holds for the social wasps. Finally, I shall conclude with a "postscript" containing some additional points I wish I had included in my inaugural address, inspired by what I learned from attending this excellent meeting and from conversation with its participants.

COMMUNICATION IN SOCIAL WASPS

The study of communication in social wasps is still mainly in the descriptive stage. The following kinds of communication are known:

Larva-adult Communication. In *Polistes* the feeding of larva by an adult is often preceded by audible drumming of the antennae or gaster against the nest (see Jeanne, 1980). In *Ropalidia cincta* and *R. marginata marginata* (Lepelletier) (Darchen, 1976a; pers.obs., in India) suc vi-

sits are preceded by a brisk fanning of the wings, and in *R. cyathiformis* (Fabricius) (pers.obs) by a rapid shudder and antennal tapping. These vibrations of the nest at least sometimes cause the larva to expand its body, bringing the head toward the mouth of the cell. And in *R. cincta* they stimulate similar wing-vibrating behavior by other food-laden females (Darchen, 1976 a). I have stimulated larval feeding responses by sharply pricking the edge of the larval cell with a pin in *Polistes* and in *Parachartergus*. In the *Vespinæ*, non-swarming *Polistinae*, and possibly other social wasps, adults regularly imbibe the larval saliva (references in (Jeanne, 1980). This "oecotrophobiose" (Roubaud, 1916), later called " trophallaxis" by Wheeler (1918), was among the first modes of wasp communication described. Its nature and possible significance are reviewed by Hunt (1982).

Morimoto (1960) observed that in *Polistes chinensis antennalis* Pérez, large larvae receive food before smaller larvae. He hypothesized that larvae produce some signal which is performed more strongly by large larvae. The sound produced by hungry *Vespa orientalis* larvae (Ishay and Schwartz 1973), raise the possibility that such larvae may call attending adults. Other evidence that signals may originate with the larvae comes from the fact that adults neglect large larvae about to form the silken cap to the cell prior to pupation, indicating that they distinguish such non-feeding larvae from others (pers.obs. of *Polistes*).

Dominance communication. Adult wasps communicate dominance and subordination, or relative aggressiveness, with a wide variety of stereotyped postures and behaviors (e.g., see Darchen, 1976 a; Jeanne, 1972; Marino and Pardi, 1970; Morimoto, 1961; and West-Eberhard, 1969, 1978a and below). In at least some species pheromonal signals of dominance are suspected (see West-Eberhard, 1977, 1982). In effect, these signals are threats which function to establish rank or territory among individuals with only occasional direct aggression.

Offering and Solicitation among Adults. Both solid foods (e.g., the meat of caterpillars) and regurgitated liquids are transferred among adult

wasps. In a wide variety of genera I have observed (e.g. *Polistes*, *Metapolybia*, *Synoeca*, *Polybia*) there is asymmetry in the antennal movements of interactants, with the "solicitor" actively moving its antennae against the face and mouthparts of the "donor", as described by Montagner (1966) for *Vespa*. Often the aggressive state or dominance rank of the individuals involved can be ascertained by observing such interactions, in which relatively subordinant individuals are more often donors (see West-Eberhard, 1969).

In some species (e.g., *Polistes major major* Palisot de Beauvoir, *Metapolybia aztecoides* Richards, and *Synoeca surinama*) the donors, especially heavily-laden returning foragers, occasionally perform a rapid side-to-side movement of the body, with antennae held to the side and head thrust forward. In *Metapolybia*, *Synoeca* and *Polybia scrobalis* Richards this same movement is regularly performed by workers when they closely face queens. During periods of intense competition among *Metapolybia* queens this "queen dance" of the workers is performed very vigorously, and in the case of relatively subordinant queens sometimes turns to a violent attack (see West-Eberhard, 1978).

Queen Recognition. The "queen dance" of workers indicates a capacity for queen recognition by nestmates. The mechanism by which queens are recognized is not known. It may be identical or related to behavioral or pheromonal dominance signals (see West-Eberhard, 1977, for a review). The unidentified signal is very quickly manifested by new queens: when a monogynous queen was removed from a colony of *M. aztecoides*, workers performed the queen dance to her successors within 24 hours, even though they had not been treated as queens prior to queen removal.

In some tropical polybiini, e.g., *Parachartergus colobopterus* (Lichtenstein), *Pseudochartergus chartergoides* morph *cinctellus* (Fox), and *Nectarinella championi* (Dover), I was not able to distinguish known queens by any behavior other than oviposition, nor by any behavior of workers toward them, even after several hours of close observation. Although I may have missed some critical detail of behavior I suspect that in these species queen recognition is pheromonal.

Alarm communication (1) Response to parasitoids. Upon detection insect parasitoids of the brood, e.g., flies (Phoridae, Sarcophagidae) and parasitic Hymenoptera (Ichneumonidae - see Demolin, 1982), female social wasps of several genera (below) begin a characteristic rapid running about the nest, often accompanied by rhythmic wing-buzzing, darting at nestmates, and inspection of cells. This behavior, while it may be basically vigilance or search, can also involve true communication, since it often causes other individuals to do the same even when they have not perceived the parasitoid themselves (West-Eberhard, 1969). This form of "parasitoid alarm" behavior occurs in *Polistes* (numerous species), *Metapolybia aztecoides*, *Polybia diguetana* R. du Buysson, *Polybia emaciata* Lucas, and *Synoeca septentrionalis* Richards; and in *Protopolybia acutiscutis* (Cameron) (Naumann, 1970). In *Polybia scrobalis* Richards a contagious parasite alarm occasionally involved rhythmic wing fanning without running. And in *Pseudochartergus chartergoides* (Gribodo) the parasite alarm was a long fast non-jerky run with continuous rather than rhythmic wing fanning.

(2) Other alarm signals. Some social wasp species have special coordinated defensive reactions to disturbances near the nest which imply communication among colony members. Perhaps the most spectacular is the "drumming" alarm of *Synoeca* (*S. septentrionalis*, pers. obs.; *S. virginea* (F.), Chadab, 1979) and *Angiopolybia pallens* (Lepelletier) (Chadab, 1979). In *Synoeca* wasps on the inside and outside surfaces of the broadly domed, corrugated nest envelope raise and lower their wings in unison while producing a synchronous vibration of the resonant envelope carton. The fearsome "drumming" or "marching" (Chadab, 1979) is audible many meters away from the nest, and the synchronized flashing of the iridescent blue-black wings of these large wasps adds to its effectiveness as a warning. The drumming noise is produced primarily by an abrupt biting or scraping of the nest envelope with the mandibles (unpublished observations of *Synoeca*, perhaps also accompanied in some species by a stroke with the gaster, which is moved sharply downward at the same time (Chadab, 1979). The drumming alarm seems to be a generalized reaction to disturbance, being performed in response to human provocation, army ants (see Chadab, 1979), and even

to parasitoids (pers.obs.of *S.septentrionalis* female's reaction to a phorid fly).

There is abundant observational evidence of alarm pheromones in social wasps. For example, sudden simultaneous disturbance of more than 100 *Synoecca surinama* females on a nest caused release of a pheromone sufficient to produce an allergic reaction in a hypersensitive observer about 30 cm. from the nest (see West-Eberhard, 1982). When alarmed, several species raise the abdomen and extrude the sting (Naumann, 1970, on *Protopolybia acutis cutis*; pers.obs. of *Polistes canadensis canadensis*, and *Synoecca septentrionalis* in Colombia). Jeanne (1981,1982) has shown experimentally that in *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier) and in a Brazilian population of *Polistes canadensis* (L.) the odor of venom elicits alarm, lowers the threshold for (but does not release) attack, and attracts aroused wasps to the site of release. A similar reaction to venom may account for my observation that aroused *Stelopolybia hamiltoni* Richards attacked an insect net containing a stinging female. Maschwitz (1964) cites work by Pavan showing that alarmed *Vespa* females raise the abdomen and shoot venom for several centimeters in the direction of the disturbance. An ether-soluble substance mixed with the venom causes workers to run out from the nest and attack nearby objects.

Chadab (1979) studied reactions to army ants (*Eciton*) of a large number of neotropical vespids. Many performed "general fanning" of the wings, a sometimes contagious (communicated) alarm behavior not directed at the disturbance. In *Polybia exigua* (de Saussure) general fanning caused wasps to come out of the nest, and those outside to disperse over the surface of the envelope.

Swarming Communication. As far as known, all of the Polistinae (Ropalidiini, Polistini, and Polybiini) found their colonies in swarms containing many workers and, usually, many queens except in the case of species (e.g., of *Polistes*, *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, and *Ropalidia*) which build nests without envelopes. The only departures from this rule known to me are the genera *Stelopolybia* (*Gymnopolybia*), which builds nests in natural cavities and has secondarily lost the nest envelope, yet

found nests in swarms; and *Apoica*, which builds unenveloped nests and swarms. Even in the usually non-swarming, non-envelope-building genus *Ropalidia*, a species (*R. timida* van der Vecht) having an enveloped nest evidently founded a colony with a swarm (Pagden, 1976). (Add this reference and Darchen, 1976 b, on *Polybioides tabidus* Fab. to references in West-Eberhard, 1982, for a complete bibliography on swarming in social wasps.) In most swarming species whose movement to a new nest site has been observed, the swarm moves diffusely along a scent trail made by scouts who rub their abdomens on prominent leaves and other substrates at 3-10 m. intervals along the route. The swarm-trail pheromone is produced by the "Richards organ" of the fifth gastral sternite. Species forming "clumped swarms" move slowly from one cluster to another along the swarm route and seem to rely less on scent trails (see West-Eberhard, 1982).

Food-source Communication. The existence of coordinated movement to new nest sites raises the question of whether or not polybiine wasps can communicate regarding the location of food sites. So far there is no indication that they can. *Stelopolybia* wasps frequently appear in large numbers at food sites, but a systematic search for site communication in these and other neotropical wasps yielded negative results (Lindauer, 1961; Forsyth, 1978). Their aggregation on food is evidently due to common orientation to odors (especially, of rotting meat, or flowers), and the fact that they have very large colonies (e.g. see Jeanne, 1975 a) and therefore large numbers of foragers in a given region. In some species foragers are preferentially attracted to sites being visited by other foragers (Forsyth, 1978, on *Stelopolybia pallipes*; Free, 1970, on *Paravespula* spp.).

In *Polistes fuscatus* I observed that the return of a forager often caused a burst of activity among the wasps on the nest, which in turn often led to departure of foragers (see also Spieth, 1948; Jeanne, 1972). Foraging success might by this means lead to increased foraging activity, but there is no indication that information on either the nature or location of the foraged material is transmitted to the subsequent foragers, which often do not even contact the newly returned individual. In

Protopolybia acutiscutis the behavior of successful foragers about to leave the nest seems to be ritualized as a "departure dance", a rapid, erratic running around on the comb with high speed wagging and occasional contact of nestmates (Naumann, 1970).

Coordination of Nest-building (stigmergie). Social wasps, especially the tropical Polybiini, are notable for building a great variety of kinds of complex nests, many of them with a stereotyped and species-distinctive form (see Jeanne, 1975b). Since large numbers of workers participate in nest construction, each one adding only a small amount of subsequently unmalleable pulp at a time, it would be very interesting to know how their behavior is guided by the cues provided by the pre-existent structure. Films of building behavior indicate that the antennae guide the formation of regular arcs forming cylinders, and, between adjacent cells, straight walls forming hexagons (West-Eberhard, 1969). During envelope construction the antennae are moved against the two sides of the surface being built (Naumann, 1970, on *Protopolybia acutiscutis*. Montagner (1966) reviews some experimental work on control of building in the Vespinae.

Nestmate Recognition. Wasps, like other social insects, usually vigorously attack "foreign" individuals (non-nestmates) which attempt to land on the nest. They also associate preferentially with females from the same natal nest when founding new nests, even in species (e.g., of *Polistes*) lacking coordinated (swarm) orientation to the new site (West-Eberhard, 1969). Nestmate recognition is evidently achieved by numerous cues. Mode of approach to the nest is important, as demonstrated by the fact that heavily laden returning foragers which make a hesitating, clumsy approach are attacked as if foreign (West-Eberhard, 1969). Orientation mistakes (West-Eberhard, 1969; Kasuya, 1981) and new nest locations indicate that learned nest-finding cues play a role in bringing and keeping nestmates together. In a pioneer experimental study of nestmate recognition in *Vespa* (*Paravespula*) Montagner (1966) showed that it could be affected by adult diet, with foreign individuals fed on the

same diet treating each other more like nestmates than did nestmates fed different foods. More recent experimental studies show that temperate zone *Polistes* foundresses can distinguish between overwintered females which originated on the same nest in the previous autumn even without nest-location cues or distinctive diets (Ross, and Gamboa, 1981; Pfennig et al, 1982; Pratte, 1982; Shellman and Gamboa, 1982). The cues are evidently learned, do not depend on association during hibernation, and require the presence of a nest (Shellman and Gamboa, 1982).

Pheromonal Communication by Males. In many species of social wasps males are either territorial or patrol a regular route along with other males. In several species (reviewed in West-Eberhard, 1982, pp. 123-124, see also Turillazzi and Cervo, 1981) males evidently scent-mark the places where they sit or land by rubbing these sites with the abdomen, which is known to contain many secretory organs (see West-Eberhard, 1982; to the marking and patrolling species listed there can now be added *Synoecca septentrionalis* Richards). In addition, Kasuya (1981) observed that territorial and sexually active males of *Polistes jadwigae* Dalla Torre sit with the abdomen raised, evidently releasing a scent; and in a Mexican population of *Polistes major* males mark substrates with a secretion from the mandibles (J.W. Wenzel, pers. Communication of unpublished research). It is not yet known whether these marks function in communication among males, or to attract females, or both. That males can detect these marks is indicated by the fact that in *Mischocyttarus* species and *Polybia sericea* patrolling males repeatedly visit the same (marked) leaves.

Sex Pheromones of Females. An observation (Sandemann, 1938) that males aggregate near females in *Dolichovespula sylvestris* suggests that the female produces an attractant scent, but this possibility has never been further investigated. Post and Jeanne (1982) report that in *Polistes fuscatus* the contents of the female's venom gland and sac act as a sex pheromone releasing male copulatory behavior. This fits well with the observation that in filmed mating sequences grasping of the female's abdomen with the male parameres coincides with sting extrusion by the female (West-Eberhard, 1969).

EXPECTED PATTERNS IN THE EVOLUTION OF COMMUNICATION

Some characters of organisms are more important than others in determining the survival and reproductive success of their bearers. I shall refer to such characters as being under relatively "strong" selection.

Insofar as characters are influenced by genetic inheritance, the rate of spread of genes influencing them depends importantly on the strength of selection. Another way of saying this is: the greater the difference in survival or reproductive success between a possessor and a non-possessor of a particular genetic allele, the faster that allele should change in frequency and the faster the affected phenotype can evolve (change in form).

One consequence of this is that in isolated populations or species of related organisms, strongly selected characters may show marked divergence (due to their rapid evolutionary change). If this is true, then comparative study of related populations (e.g., subspecies of the same species, or species of the same genus) should reveal that the strongly selected characters are those which most vary between the populations compared.

The social insects offer many opportunities to test this idea. There are great differences in the reproductive success of different members of colonies, e.g., of queens vs. workers, and of non-laying workers vs. laying workers. In all social insects, these "caste" differences depend to a large degree on non-genetic differences in conditions: larval feeding, seasonally changing parameters during development (Deleurance, 1952), age (West-Eberhard, 1978 a, 1981), and social circumstances (West-Eberhard, 1978a). In addition, caste determination and "queen control" in social insects often involve the use of certain stereotyped behaviors, e.g., the dominance behavior of *Polistes*, and the oviposition rituals of stingless bees, as well as pheromonal signals of dominance (e.g., those of honeybee queens - Velthuis, 1976 a). The difference in reproductive success between an egg-layer and a non-egg-layer is so very great that if these behaviors have an important effect on likelihood of oviposition they may be considered "strong" selection. In honeybees, for example, a worker which even briefly escapes queen control and lays just one male-producing egg has a genetic contribution to the next generation which is an estimated 25 times

greater than that of a worker which lays no eggs (West-Eberhard, 1981*). By the reasoning given above, dominance rituals and pheromones involved in queen control should thus often diverge rapidly and show striking species-to-species variation. (Additional factors expected to contribute to the rapid divergence of socially important traits are discussed in West-Eberhard, "in press" *Quart.Rev.Biol.*

Among the wasps, one obvious place to expect such an effect is in the genus *Polistes*, where the aggressive threat and attack behavior of females affects their access to food and empty cells in which to lay eggs (West-Eberhard, 1969 and references therein). Do the aggressive displays of *Polistes* species show the predicted diversity? In the species whose dominance behavior has been observed they do:

In *P. fuscatus fuscatus* (Michigan, USA) "dominant" behavior involves strong antennal solicitation, as well as "mouthing" -- chewing or licking the body of the subordinate, especially the head and wings, while maintaining a higher posture. The immobile subordinate characteristically crouches low near the nest surface. If the object of these behaviors responds actively, rather than passively or with regurgitation, the interaction may escalate into a biting attack. The dominance behavior of *P. fuscatus* can be described as generalized. Antennal language and mouthing or "mauling" occur in other species of *Polistes* (e.g., *P. gallicus* Pardi, 1946) as well as in the Vespinae (Montagner, 1966; Akre et al, 1976).

In *P. erythrocephalus* (Cali, Colombia) ritualized aggression takes the form of exaggerated abdomen wagging (the "lateral vibrations" of Gamboa and Dew, 1981). Milder abdomen wagging or rubbing against the nest surface is associated with dominance in many *Polistes* species (references in West-Eberhard, 1982). However, in *P. erythrocephalus* it is much stronger, and produces a loud vibration of the nest.

* The data and calculations on which this estimate is based are in an Appendix in West-Eberhard, 1981. That appendix omits an important section due to an editor's error. I can provide the correct version to any interested reader.

P.canadensis canadensis (Meta, Colombia) has the simplest aggressive behavior observed. In this species the queen is territorial: she threatens females not engaged in building or brood care, causing them to move off the face of the nest and, especially, away from the new regions of the comb where egg-laying is most frequent. The threat behavior of *P.canadensis* is simply a slow approach with antennae forward. This causes nestmates to move away. Non-queens in the pre-emergence colony observed did not have aggressive or threat interactions, so a hierarchy was not evident.

P.major major (San Antonio de Escazu, Costa Rica) has three distinctive aggressive displays not yet observed in any other *Polistes* species. All three are conspicuous and dramatic. The most common is a "wagging run": when approached by another individual aggressive females perform a violent shaking of the body while running a variable (usually short) distance on the comb, with the head held low. This produces an audible vibration of the nest. It is probably derived from the dominance-associated abdomen wagging so common in *Polistes* (above). When two aggressive females approach each other they sometimes perform "lateral bending" similar to that observed in *Metapolybia* (West-Eberhard, 1978a) and *Synocca*, or a "sting threat" with the tip of the abdomen bent forward beneath the body as if to sting.

Polistes carnifex carnifex (Cali, Colombia), like *P.major*, also has highly ritualized aggressive behavior, but instead of being violent and exaggerated the movements involved are slow and attenuated. Aggressive females perform "slow solicitation" toward other females. moving toward them very slowly with antennae outstretched, then move the antennae very slowly against the approached female's face. The approached female often responds to prolonged slow solicitation with a single sharp jerk backward, followed by a swift return to position. This interaction, undoubtedly derived from the normal solicitation behavior so common in social wasps (above), gives an impression of great tension. Indeed, if the females respond with more rapid movements it can escalate into a ferocious biting and stinging fight, and I once observed a female killed as a result.

A special offering behavior is associated with the slow-solicitation aggressive display in *P. carnifex*. Offering females present food with the antennae strikingly raised like the horns of a goat. Thus unusually clear antennal signal of intention to offer food may function to avoid any possibility of confusion with the aggressive antennal movements which can lead to such violent attacks.

An unidentified *Polistes* species (probably *P. pacificus modestus*) observed in Guanacaste (Palo Verde), Costa Rica, performed still another distinctive dominance behavior. A worker (one of 12 females on a nest from which offspring adults had already begun to emerge) repeatedly performed the following stereotyped behavior: she mouthed a newly emerged (less than one day old) female from head to tip of the gaster, then turned, and walked over the top of her while rubbing her gaster over the young female's body (Raveret and Richter, 1980). This behavior seems likely to represent dominance since (1) it is common in social wasps for newly emerged females to be the object of dominance interactions importantly affecting their subsequent rank (Montagner, 1966; Pardi, 1946; West-Eberhard, 1977, 1978a). (2) in some species it is the young females who become queens if the queen is removed (West-Eberhard, 1978 a), and (3) this stereotyped behavior involved mouthng as well as abdomen stroking, both activities associated with dominance in *Polistes* (above).

I must emphasize that there exists no systematic study of dominance variation in *Polistes*. The behaviors described here happened to be noticed by observers during general studies. A systematic description of ritualized aggressive behavior in different species of *Polistes*, encompassing the entire colony cycle and utilizing standard descriptive terminology, is needed to reveal the full extent of overlap, intergradation, and distinctiveness (species specificity) of displays. However, these preliminary data do indicate that (1) there are several distinctive variants of aggressive behavior within the genus *Polistes*, and (2) different species have different display repertoires. This supports the hypothesis predicting diversity in aggressive displays.

One group of social insects in which there has been a systematic comparative study of dominance rituals is the stingless bees (Meliponini). Observers agree that the complex and stereotyped provisioning and oviposi-

tion rituals represent "comportement de dominance ritualisé" (Sommeijer, 1981, p.1; see also Sakagami et al, 1965, 1973; Velthuis, 1976b). *Melipona* shows a high degree of ritualization, whereas in *Plebeia* and *Friesella*, considered to resemble the ancestral genera of *Melipona*, there is a greater proportion of direct aggression in these interactions (Sommeijer, 1981). Furthermore, in accord with the present prediction, these rituals show "extreme diversity" among the several congeneric species studied (Zucchi and Sakagami, 1982, p.223; see review in Sakagami, 1982).

In conclusion, comparative study of these two groups of social insects (*Polistes*, and stingless bees) supports the hypothesis of diversity in aggressive communication. Of course striking diversity sometimes occurs in signals not involved in intraspecific competitive communication, for example, in the defensive pheromones of termites (Parton et al, 1981). If these pheromones prove to be under very strong selection (e.g., predation is a critical determinant of colony, and queen, success), such diversity would conform to the same fundamental prediction of an association between strong selection and rapid evolutionary change. A more complete discussion of this hypothesis, with illustrative examples from a wide variety of organisms, is given in a recent review (West-Eberhard, "in press").

Postscript: The Significance of Behavioral and Ontogenetic Flexibility for Theories of Worker "Altruism"

Communication implies flexibility. Although we usually identify "communication" with short-term behavioral changes it can lead to long-term or even permanent changes, as in the case of dominance signals and pheromones involved in queen control and caste determination. Thus, what we call "communication" in fact forms a continuum with the kinds of information transfer and flexibility which occur (e.g., via hormonal and environmental "signals") during ontogeny.

Even this brief review of communication in the social wasps gives abundant evidence of the flexibility of social insects; and the huge literature on caste determination in wasps, ants, bees and termites constitutes one of the most thorough documentations of ontogenetic flexibility in organisms (e.g., see Nijhout and Wheeler, 1982).

Learning is also important in the development of crucial behavior patterns, including those of nestmate recognition (above) and brood care (Jaisson, 1975). There can be no doubt in the mind of any student of social insects that behavioral and ontogenetic flexibility plays an important role in their lives. It must also have played an important role in their

evolution:

The facultative determination of caste in virtually all social insects (for recent review see Brian, 1979; and Nijhout and Wheeler, 1982) calls for a reevaluation of recent genetic theories of the origin of worker behavior. Although early versions of these theories (for example, Hamilton, 1964) focussed on the situations in which helping would be advantageous in terms of individual reproductive success ("inclusive fitness"), more recent population-genetics models have focussed on the conditions under which a gene for "altruism" would spread in a population (see references in Crozier, 1982). The first approach accommodated facultative worker behavior (e.g., as applied to workers among *Polistes* foundresses, West-Eberhard, 1968; and caste determination in tropical *Polybiini*, West-Eberhard, 1981). By this approach helping would occur only if and when an individual's circumstances or ontogeny made such behavior likely to be more productive than any other available alternative (e.g., idleness). The second approach is concerned with the problem of explaining the spread of alleles causing a reduction in the personal reproduction of bearers ("altruism"- see Crozier, 1979). It tends to overlook the fact that the expression of helper phenotypes is situation dependent and may not involve self-sacrifice of the kind implied by the term "altruism".

An altruistic allele may never have been involved in the evolution of insects sociality. Workers are generally products of flexible ontogenies. They are commonly starved (or at least differently nourished) and or otherwise suppressed or dominated individuals. Such worker behavior could have originated without a special allele for altruism, given (1) the brood-care capacity of reproductive individuals prior to the evolution of a worker caste; (2) group living (an ecological situation in which solitary reproductives are at a great disadvantage); (3) conditions (manipulation of larval diet, seasonal effects, or competition with nestmates) by which reproduction became suppressed in some members of the group; and (4) continued brood care (e.g., of brood produced by relatives) by the phenotypically handicapped or suppressed individuals as a profitable facultative alternative (not an act of self-sacrifice).

In this scheme workers are "losers" who simply do the best they can by helping rear nestmates (which happen to be relatives). This fits well with what is known about social organization in the relatively primitively social bees (Michener and Brothers, 1974) and wasps (West-Eberhard,

1978b), and with the ubiquity of caste-flexibility in the social insects. If the original workers were, as virtually all are today, suppressed or socially handicapped individuals, then models attempting to explain the difficult spread of an allele for worker altruism are unnecessary, unrealistic, and irrelevant.

This interpretation also removes the much discussed "difficulty" of explaining why males do not work in the social Hymenoptera (discussed by Crozier, 1982): If worker behavior is basically the normal sexual reproductive behavior with oviposition curtailed, then one would not expect it in males, whose normal reproductive behavior does not usually include brood care (see Alexander, 1974). (In contrast, in the cockroaches supposed to resemble the ancestors of the termites, brood care can involve adults of both sexes - Nalepa, 1982).

Taking into account development and phenotypic flexibility (which, like other characteristics of organisms must be a product of genetic evolution) would remove many of the serious and justifiable objections to the seemingly overly genetic-deterministic theories of "sociobiology" (e.g., see Pratte and Gervet, 1980). This might clear the way for more students of social insects to begin to use ideas from modern natural selection theory in their research. One of the main points of my lecture was to show how Darwinian selection theory can make scientifically useful predictions about social insects in an area other than the evolution of altruism. By "scientifically useful" I mean "revealing facts or patterns in nature which were not seen or understood before." I did not perceive diversity in the dominance displays of *Polistes* or see their similarity with those of the meliponine bees - until aided by natural selection theory. More importantly, I could have done better research on dominance communication had I realized earlier by any reasonable logic that such variation might occur.

I believe that we are at a turning point in the study of the behavior, physiology, and evolution of the social insects. It is a point when two strong traditions, one more experimental and developmental, the other more Darwinian, can be combined fruitfully. Evolutionary interpretations are sometimes judged too speculative to be of interest. I offer the ideas presented here in the spirit of the following passage from J-B. Lamarck's "Physique terrestre" (Museum National d'Histoire Naturelle, MS

756, 1st cahier, p.3; Burkhardt, 1977, p. 230):

" Pour moi je pense qu'il peut etre maintenant utile de rassembler les faits recueillis, et de s'efforcer à les considerer dans leur ensemble, afin d'en obtenir les résultats généraux les plus probables. Celui qui concluerait que dans l'étude de la nature, nous devons toujours nous borner à amasser des faits, ressemblerait à un architecte qui conseillerait toujours de tailler des pierres, de préparer des mortiers, des bois, des ferrures, etc., et qui n'oserait jamais employer ces matériaux pour construire un édifice."

- AKRE, R.D., GARNETT W.B., MACDONALD J.F., GREENE A LANDOLT P.1976.- Behavior and colony development of *Vespula pennsylvanica* and *V.atropilosa* (Hymenoptera: Vespidae). *J.Kansas Ent.Soc.*, 49: 63-84.
- ALEXANDER, R.D., 1974.- The evolution of social behavior. *Ann.Rev.Ecol. Syst.*, 4: 325-383.
- BRIAN, M.V., 1979.- Caste Differentiation and Division of labor. In HERMANN H.R., *Social Insects*, Vol.1, Academic Press, Inc., N.Y., pp.121-222.
- BURKHARDT R.W., JR., 1977.- *The Spirit of System*. Harvard Univ.Press, London. 285p.
- CHADAB,R., 1979.- Army-ant predation on social wasps. Ph.D. Thesis, Univ. Connecticut.260p.
- CROZIER R.H., 1979.- Genetics of sociality. In HERMANN H.R., *Social Insects*, Vol.1, Academic Press, Inc, N.Y., pp.223-287.
- CROZIER R.H., 1982.- On insects and insects: Twists and turns in our understanding of the evolution of eusociality. In the *Biology of Social Insects*, BREED M.D., MICHENER C.D. EVANS H.E. (eds.) Westview Press, Boulder, Colo., pp. 4-10.
- DARCHEN, R., 1976a.- *Ropalidia cincta*, guêpe sociale de la savane de Lamto (Cote-D'Ivoire) (Hym. Vespidae), *Ann.Soc.ent.Fr. (N.S.)* 12(4): 579-601.
- DARCHEN R., 1976b.- La formation d'une nouvelle colonie de *Polybioides tabidus* Fab., (Vespidae, Polybiinae) *C.R. Acad.Sc.Paris*, 282: 457-459.
- DELEURANCE E.P., 1952.- Le polymorphisme sociale et son déterminisme chez les guêpes. *Colloques Int.Cent.Nat.Rech.Scient.*, 34: 141-155.

- DEMOLIN G., 1982.- Contribution a l'etude des parasites et hyper-parasites de *Polistes nimpha* CHRIST. Hymenoptera vespidae. U.Int.Etude des Insectes Sociaux, Bellaterra (this volume).
- FORSYTH A., 1978.- Studies on the behavioral ecology of polygynous social wasps. PhD. Thesis, Harvard Univ., 226p.
- FREE J.B., 1970.- The behavior of wasps (*Vespula germanica* L. and *V.vulgaris* L.) when foraging. *Insectes Soc.* 17: 11-19.
- GAMBOA, G., DEW H., 1981.- Intracolony communication by body oscillations in the paper wasp *Polistes metricus*. *Insectes Soc.* 28(1): 13-26.
- HAMILTON W.D., 1964.- The genetical evolution of social behaviour. I.II. *J.Theor. Biol.* 7: 1-16. 17-52.
- HUNT J., 1982.- Trophallaxis and the evolution of eusocial Hymenoptera. In *The Biology of Social Insects*, BREED M.D., MICHENER C.O. EVANS H.E. (eds), Westview Press, Boulder, Colo., pp.201-205.
- ISHAY J., SCHWARTZ A., 1973.- Acoustical communication between the members of the oriental hornet (*Vespa orientalis*) colony, *J.Acoustical Soc. America*, 53(2): 640-649.
- JAISSON P., 1975.- L'imprégnation dans L'ontogenèse du comportement de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Forst.) *Behaviour*, 52: 1-37.
- JEANNE R.L., 1972.- Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull.Mus.Comp.Zool.*, 144: 63-150.
- JEANNE R.L. 1975 a.- Social biology of *Stelopolybia areata* (Say) in Mexico (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Soc.* 22: 27-34.
- JEANNE R.L., 1975b.- The adaptiveness of social wasp nest architecture. *Quart. Rev.Biol.*, 50: 267-287.
- JEANNE R.L., 1980.- Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann.Rev. Entomol.* 25: 371-96.

- JEANNE R.L., 1981.- Alarm recruitment, attack behavior, and the role of the alarm pheromone in *Polybia occidentalis* (Hymenoptera; Vespidae). *Behav.Ecol.Sociobiol.*, 9: 143-148.
- JEANNE R.L., 1982.- Evidence for an alarm substance in *Polistes canadensis*. *Experientia* 38: 329-330.
- KASUYA E., 1981a.- Internidal drifting of workers in the Japanese paper wasp *Polistes chinensis antennalis* (Vespidae; Hymenoptera) *Insectes Soc.* 28(4): 343-346.
- KASUYA E., 1981b.- Male mating territory in a Japanese paper wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyû*, 49 (4): 607-614.
- LINDAUER M., 1961. Communication among Social Bees. Harvard Univ.Press. Cambridge, Mass. 143 p.
- MARINO PICCIOLI M.T., PARDI L., 1970. "Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae) 1. Sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) *Monit.Zool. Ital. N.S. Suppl.* III (9) 197-225.
- MASCHWITZ U. 1964.- Alarm substances and alarm behaviour in social hymenoptera. *Nature*, 204: 324-327.
- MICHENER C.D., BROTHERS D.J., 1974.- Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed ? *Proc.Nat.Acad.Sci.USA*, 1(3): 671-674..
- MONTAGNER H., 1966.- Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. Thèses Fac. Sciences Univ. Nancy, 143p.
- MORIMOTO R., 1960.- On the social cooperation in *Polistes chinensis antennalis* Perez (Studies on the social Hymenoptera of Japan IX). *Kontyû*, 28:198-208.
- MORIMOTO R., 1961.- On the dominance order in *Polistes* wasps I. (Studies on the social Hymenoptera in Japan XII). *Sci. Bull.Fac. Agri. Kyushu Univ.*, 18(4): 339-351.
- NALEPA C.A., 1982.- Colony composition of the woodroach *Cryptocercus punct-*

- tulatus*. In the Biology of Social Insects, BREED M.D., MICHE-
NER C.D., EVANS H.E. (eds) Westview Press, Boulder, Colo., p.181
- NAUMANN M.G., 1970.- The nesting behavior of *Protopolybia pumila* in Pana-
ma (Hymenoptera: vespidae). PhD. Thesis, Univ.Kansas, 209p.
- NIJHOUT H.F., WHEELER D.E., 1982.- Juvenile hormone and the physiological
basis of insect polymorphisms. *Quart.Rev.Biol.*, 5 (2):109-133.
- PAGDEN H.T., 1976.- A note on colony founding by *Ropalidia* (Icarielia) *ti-*
mida van der Vecht. *Proc.Koninklijke Nederlandse Akad. van We-*
tenschappen, Amsterdam, series C. 79 (5): 508-509.
- PARDI L., 1946.- Recherche sui Polistini.VII. La "dominazione" e il ciclo
ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L). *Boll.Ist.Ent. Univ.*
Bologna 15: 25-84.
- PARTON A.T. HOWSE P.E. BAKER R, CLEMENT J.- L., 1981. Variation in the che-
mistry of the frontal gland secretion of European *Reticuli-*
termes species In Biosystematics of Social Insects, HOWSE P.E.
CLEMENT J.-L. (eds) Academic Press, N.Y., p.193-210.
- PFENNIG D.W., REEVE H.K., SHELLMAN J.S., 1982.- A learned component of si-
bling discrimination in workers of *Polistes fuscatus*. In the
Biology of Social Insects, BREED M.D., MICHENER C.D., EVANS
H.E., (eds), Westview Press, Boulder, Colo., p.332.
- POST D.C., JEANNE R.L., 1982.- The release of sexual behavior in males of
Polistes fuscatus. In the Biology of Social Insects, BREED, M.D.
MICHENER C.D., EVANS H.E., (eds), Westview Press, Boulder, Colo
p.399.
- PRATTE M., 1982.- Relations anterieures et association de fondation chez
Polistes gallicus L. *Insectes Soc.*, 29(2 bis): 352-357.
- PRATTE M., GERVET J., 1980.- Le modèle sociobiologique ses conditions de
validité dans le cas des sociétés d'Hyménoptères. *Ann.Biol.*
19(2): 163-201.
- RAVERET M., RICHTER, W., 1980.- Observations on a novel behavior pattern
of vespid wasps. *Organization for Tropical Studies Reports*,

1980: 184-189.

- ROSS N.M., GAMBOA G.J., 1981.- Nestmate discrimination in social wasps (*Polistes metricus*), Hymenoptera: Vespidae) Behav.Ecol. Sociobiolog., 9: 163-165.
- ROUBAUD E., 1916.- Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. *Annls Sci.nat.zool.*, (Ser.10) 1:1-160.
- SAKAGAMI, S.F. 1982. Stingless, In Social Insects, Vol.III, HERMANN H. (ed), Academic Press, N.Y.
- SAKAGAMI S.F., MONTENEGRO M.J., KEER W.E., 1965. Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. *V.Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepelletier. *J.Fac.Sci., Hokkaido Univ., Series VI, Zoology*, 15(4): 578-607.
- SAKAGAMI, S.F., CAMILO C., ZUCCHI, R., 1973.- Oviposition behavior of a Brazilian stingless bee, *Plebeia (Friesella) schrottkyi*, with some remarks on the behavioral evolution in stingless bees. *J.Fac.Sci. Hokkaido Univ., Series VI, Zoology*, 19(1): 163-189.
- SANDEMANN R.G.C.C., 1938.- The swarming of the males of *Vespula sylvestris* (Scop) around a queen. *Proc.Roy.ent.Soc.Lond.*, 13:87-88
- SHELLMAN, J.N.S., GAMBOA G.J., 1982.- Nestmate discrimination in social wasps: the role of exposure to nest and nestmates *Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). Behav.Ecol.Sociobiology, 11: 51-53.
- SOMMEIJER M.J., 1981.- Le comportement social de *Melipona favosa*: quelques aspects de l'activité de la reine a l'interieur du nid. *Union Int.Etude Inc.Soc.*, Toulouse 5p.
- SPIETH, H.T., 1948.- Notes on a colony of *Polistes fuscatus hunteri* Bequaert. *J.NY Ent.Soc.*, 56: 155-69.
- TURILLAZZI S., CERVO, R., 1981.-Territorial behaviour in male *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera Vespidae). *Monitore zool.ital.*

(N.S.) 15:325-326.

- VELTHUIS, H.H.W., 1976b.- Environmental, genetic and endocrine influences in stingless bee caste determination. In *Phase and Caste Determination in Insects*, LUSCHER M (ed), Pergamon Press, N.Y.pp.35-53.
- WEST EBERHARD M.J., 1969.- The social biology of polistine wasps. *Misc.Publ. Mus.Zool.Univ.Mich.* No140: 1-101.
- WEST EBERHARD M.J., 1977.- The establishment of the dominance of the queen in social wasp colonies. *Proc.VIII Cong.Int.Union for the Study of Social Insects*, Wageningen, Holland, pp.223-227.
- WEST EBERHARD M.J., 1978a.- Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive helpers without altruism ? *Science*, 200:441-443.
- WEST EBERHARD M.J., 1978b.- Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *J.Kansas Ent.Soc.* 51(4) 8: 32-856.
- WEST EBERHARD, M.J., 1982.- The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini). In *Social Insects in the Tropics*, Vol.1, JAISSE P. (Ed.) Presses de L'Univ.Paris XIII, Paris, pp.97-128.
- WEST EBERHARD M.J., " in press". Sexual selection, social competition, and speciation. *Quart.Rev.Biol.*
- WHEELER W.M. 1918.- A study of some ant larvae with a consideration of the origin and meaning of social habits among insects. *Proc.Am. Phil.Soc.*, "58(1): 1-40.
- ZUCCHI R., SAKAGAMI S.F., 1982.- On the evolution of the cell oviposition process in stingless bees Hym, Meliponinae). In *the Biology of Social Insects*, BREED M.D., MICHENER C.D., EVANS H.E. (Eds.), Westview Press, Boulder, Colo., p.223.

ACCROISSEMENT DES YEUX ET DES ANTENNES CHEZ LES FOURMIS DU SAHARA

FRANCIS BERNARD

35 avenue Ratti, 06000
NICE (France)

Mots-clés: Yeux, antennes, Fourmis, Sahara.

RÉSUMÉ

40 espèces de fourmis vivent à la fois au Maghreb arrosé et au Sahara. En mesurant les surfaces des yeux et des antennes, on trouve que les ♀ du désert, à taille égale, ont des organes sensoriels plus grands. Chez les 3 formes les plus étudiées : *Monomorium salomonis*, *Cataglyphis bicolor* et *C. albicans*, les rapports de surfaces Sahara/Tell vont de 1.4 à 2.6. Les montagnes du Hoggar et du Tibesti ont ces rapports maxima: de 3 à 8 fois plus grands que dans le Tell.

SUMMARY

Measuring surfaces of eyes and antennae in workers of 40 species of ants, living together in rainy Maghreb and in Sahara we find that the desert ants, for the same body length, have greater sensory organs than in the more rainy countries. In the 3 more studied species: *Monomorium salomonis*, *Cataglyphis bicolor* and *C. albicans*, the surface reports Sahara/Tell varies between 1.4 and 2.6. Mountains of Hoggar and Tibesti shows eyes and antennae the largest: 3 to 8 times greater than in the Tell.

INTRODUCTION

En mesurant yeux et antennes chez *Monomorium salomonis* et *Cataglyphis albicans*, Fourmis banales au Sahara, nous avons remarqué que leurs races sahariennes, à taille égale, avaient des organes sensoriels nettement plus grands que ceux des ouvrières habitant l'Atlas ou le Tell.

Pour établir la généralité de ce phénomène, 40 espèces furent mesurées. En effet, sur 78 espèces connues du grand désert, 40 vivent aussi plus au nord. Notre collection contenant environ 2000 Fourmis du Sahara et 3000 du Maghreb plus arrosé, on y a trouvé facilement des individus à étudier. Les accroissements sont très généraux.

Ce travail trouve place dans un colloque sur les communications entre Insectes Sociaux. Si les ♀ sahariennes sont mieux douées sensoriellement, cela doit améliorer les communications entre elles, et aussi la recherche des aliments et des nids.

Rappelons ici que le Sahara reçoit par an au plus 100 mm de pluie, et souvent moins de 60, tandis que l'Afrique située plus au Nord en reçoit de 200 à 1500 selon les lieux.

A la suite du grand géologue Conrad KILIAN, il est commode de diviser le Sahara maghrébin en deux régions naturelles: désert arabe et désert targui. Le désert arabe, couvrant environ le quart nord, a beaucoup de sables et d'argiles, amenées par les inondations du Quaternaire. Sa population, surtout arabe, vient d'Orient depuis l'Hégire. Bien plus vaste, le désert targui est en majorité rocheux. A part quelques grandes oasis, ses habitants sont surtout des Touareg (targui au singulier), Berbères nomades africains.

Nos conclusions vont être basées en grande partie sur ce Sahara targui, où yeux et antennes, déjà plus développés au Hoggar montrent un maximum au Tibesti. Nos Fourmis de ce dernier massif ont été récoltées par M. LELUBRE, actuellement professeur de Géologie à l'Université de Toulouse, que nous remercions vivement ici, et comprennet notamment *Camponotus lelubrei*, n.sp., entièrement noir.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos Fourmis ont été récoltées en 105 stations sahariennes et 250 du Maghreb arrosé. Toutes les régions du Maroc, de l'Algérie et de la Tunisie sont représentées, mais les $\frac{V}{\dagger}$ les plus nombreuses proviennent du Maroc nord, des Hauts Plateaux algériens et du Tassili des Ajjer, massif gréseux au NW du Hoggar où nous avons passé 4 mois en 1949.

Les mesures ont été faites avec un binoculaire grossissant de 5 à 50 fois, muni d'un micromètre à tambour. L'oeil ayant une longueur D et une largeur d, sa surface est calculée avec une bonne approximation selon la formule:

$$S = \frac{(D+d)^2}{4}$$

Les facettes sont comptées à vue, leur nombre par oeil allant de 6 (qq. *Plagiolepis*) à 4750 (un gros *Cataglyphis bicolor* du Niger). Notons à ce propos que des races du même *bicolor* non africaines ont parfois des yeux encore plus gros (5000 à 7500 facettes chez certaines $\frac{V}{\dagger}$ de Grèce et de Turquie). Dans l'antenne, le scape n'a pas de sensilles, et le funicule est seul mesuré. Chez les Formicinae, il est généralement en cylindre régulier de longueur l et de diamètre d: la surface est alors

$$S = l \frac{(d)^2}{2}$$

Chez les Myrmicinae, il faut mesurer à part la massue renflée, de 3 ou 4 articles, qui termine l'antenne.

Dans notre publication de 1977, nous avons montré qu'en France sud ce sont les Fourmis dominantes, peuplant la majorité des nids, qui ont relativement les plus grosses massues (cas de *Pheidole pallidula* (17 % des fourmilières) et de *Plagiolepis pygmaea* (15 %)). Au Sahara, c'est également vrai pour la dominante *Monomorium salomonis*, qui occupe en moyenne 65 % des nids du désert. Sa massue fait de 2.3 à 3 fois la surface du funicule grêle.

Presque toujours, les données sur l'antenne sont plus instructives que celles sur les yeux. D'abord, l'oeil est bien plus variable suivant les races géographiques locales. Et surtout, l'antenne, de surface de 4 à 110 fois plus grande que

celle de l'oeil, est l'organe tactile et olfactif essentiel, jouant le plus de rôle chez des Insectes sans ailes. Détectant aussi les ultra-sons, elle aide à retrouver le nid, grâce aux vibrations spécifiques du sol.

Enfin, les tailles des $\varnothing$ variant de 1 à 18 mm, il est commode, pour les comparaisons, de rapporter les surfaces des yeux et des antennes à celle du dos de la tête. Ces rapports vont de 0.02 à 0.08 pour l'oeil, de 0.1 à 0.6 pour le funicule.

EXEMPLES DE DIFFÉRENCES ENTRE SAHARA ET RÉGIONS PLUS HUMIDES
(Tableaux I).

Nos données reposent sur 40 espèces et 9 genres. Pour 3 Fourmis particulièrement communes et variables, on a mesuré les nombres suivants d'ouvrières:

<i>Monomorium salomonis</i>	: 262	$\varnothing$
<i>Cataglyphis bicolor</i>	: 45	$\varnothing$
<i>Cataglyphis albicans</i>	: 81	$\varnothing$

Pour ces 3 formes seulement, on a pu comparer les moyennes des diverses régions: Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara nord, Hoggar, Tassili, Tibesti. Des races tropicales (Dakar et Tchad) on été mesurées, mais elles sont généralement plus petites que celles du Sahara.

Des divergences entre Tell et Sahara s'observent presque partout, et elles sont particulièrement nettes chez *M. salomonis* (voir le tableau). Probablement originaire du NE algérien (Constantinois), où elle est la plus variable, cette petite Fourmi (2 à 3.8 mm) a envahi ensuite tout le Sahara. Généralement omnivore, elle a une race rouge (sbsp. *didonis* de SANTSCHI) surtout granivore, à terriers souvent pleins de petites graines.

Le tableau montre que le Sahara nord (arabe) a parfois des $\varnothing$ à organes sensoriels plus petits que ceux du Tell (comme pour l'oeil de *C. albicans*, et les antennes de *M. salomonis* et de *C. albicans*). Par contre, le désert sud (targui) montre yeux et antennes fortement plus développés que dans le Tell: rapports de 1.44 à 2.63. Ainsi, l'apport de races tropicales dans ce Sud est négligeable à cet égard, puisque les Fourmis de Dakar et du Tchad ont des yeux et antennes nettement plus petits que dans

Région	Oeil (mm ²)			Funicule (mm ²)		
<u>Tell: Atlas,</u> plaines cô- tières. 37° N à 34° N.	<i>M. salomonis</i> 29 % 0.09	<i>C. bicolor</i> 2.6 % 0.219	<i>C. albicans</i> 5.4 % 0.132	<i>M. salomonis</i> 1.44	<i>C. bicolor</i> 74.6	<i>C. albicans</i> 20.9
<u>Sahara nord</u> ou "arabe". 33° N à 23° N	60 % 0.11	4 % 0.345	1 % 0.112	1.24	81.4	17.8
<u>Sahara sud</u> ou "targui". 23° N au Ni- ger (20° N).	65 % 0.14	4.5 % 0.390	1 % 0.190	3.80	114.0	37.5
Rapport: Sahara sud/ Tell	1.56	1.80	1.44	2.63	1.55	1.80

Tableau I. Comparaison des surfaces de l'oeil et du funicule antennaire (mm²) pour les 3 Fourmis communes les plus mesurées.
Les chiffres en % indiquent les % moyens des nids dans le total des fourmi-
lières locales, d'après 250 stations quantitatives dans le nord et 105 au
Sahara.

le Tell, cela surtout dû à leurs tailles moyennes inférieures.

Ce sont les funicules de *salomonis* qui sont les plus grands par rapport au Tell, les autres mesures donnant, au plus, 1.80 fois plus que dans le Nord. Maintenant on va considérer plus en détail les divers massifs du désert, où Hoggar et Tibesti ont de fortes originalités.

COMPARAISON ENTRE SEPT RÉGIONS NATURELLES (Fig. 2)

Il s'agit de données provisoires, à cause des nombres d'individus peu élevés de nos collections: 14 ♂ par espèce au Hoggar 12 au Fezzân (sud libyen), 11 au Tibesti. Néanmoins, les moyennes respectives sont déjà très diverses. Le seul massif plus exploré est le Tassili de Ajjer (moyenne de 69 ♂, prises en 1949).

Les diagrammes sont construits en prenant pour unité la moyenne du Tell.

Surface du funicule antennaire (Fig. 2)

Il y a peut-être ici une influence de l'altitude: en France sud et en Algérie, les antennes sont plus grandes (de 1/4 à 1/3) en haute montagne. Or, nos stations du Hoggar dépassent souvent 2000 m. Celles du Tibesti sont vers 700 m.

Pour ces antennes, *C. albicans* varie sensiblement comme *bicolor*: c'est donc bien différent des yeux. *M. salomonis* a des variations géographiques assez comparables. Seule exception: dans les Hauts-Plateaux et l'Atlas saharien (Djelfa, Aurès,...) *C. bicolor*, en moyenne des 20 ♂ mesurées, a des antennes curieusement petites: encore sans doute une race locale aberrante.

Donc, si les accroissements sensoriels au Sahara sont généraux, il faudra examiner dix fois plus de Fourmis pour avoir des conclusions précises.

Surface de l'oeil

On n'a pas tenu compte de *M. salomonis*, dont les yeux relativement petits (30 à 50 facettes) paraissent peu variables d'une région à l'autre. Par contre, les deux *Cataglyphis* mesurés fournissent des résultats très distincts:

C. bicolor, au Sahara nord, au Hoggar, et plus encore au Tibes-

ti, a des yeux de 1.4 à 1.6 fois supérieurs à ceux du Tell. *C. albicans*, deux ou trois fois plus petit, a pourtant des yeux relativement grands: souvent 2400 facettes, contre 3000 à 4700 pour *bicolor*. Ce n'est qu'au Tibesti qu'*albicans* a des yeux bien plus grands que dans le Tell: ailleurs, ils donnent 0.7 à 0.8 de ceux du Tell. Cela correspond à des races génétiques locales, et des matériaux plus nombreux seront nécessaires pour conclure.

En tous cas, ces différences raciales n'ont guère de rapport avec l'altitude, car, en France sud et en Algérie, les $\frac{V}{\frac{1}{2}}$ de haute montagne (1800 à 2700 m) ont habituellement des yeux 2 à 3 fois plus petits qu'en plaine. La génétique l'emporte nettement sur le milieu, en pareil cas.

CONSÉQUENCES ÉTHOLOGIQUES DES ACCROISSEMENTS SENSORIELS:

L'accroissement des surfaces oculaires et antennaires est certainement une adaptation statistique à la rareté, au désert, des aliment ou des congénères à percevoir. Par unité de surface du sol, la densité des plantes et des animaux est entre 1/3 et 1/100 de leurs densités en régions plus arrosées. Cela compte, non seulement pour la nourriture, mais pour les chances de rencontrer des compagnes du même nid, ou pour celles de retrouver l'habitat social.

Si l'on considère les régimes alimentaires, voici les résultats moyens, sur 40 espèces de tout le Maghreb, pour leurs surfaces sensorielles: Tableau II:

Moyennes relatives aux principaux régimes

Régime habituel	Exemples de genres	Surface rapportée au dos de la tête:	
		Oeil composé	Funicule
Omnivore	<i>Monomorium</i> , <i>Tetramorium</i>	0.154	0.840
Carnivore	<i>Cataglyphis</i> qq. <i>Aphaenogaster</i>	0.364	0.740
Granivore	<i>Cratomyrmex</i> , <i>Messor</i>	0.038	0.930
Lécheur d' Homoptères	<i>Crematogaster</i> , <i>Plagiolepis</i>	0.067	0.880

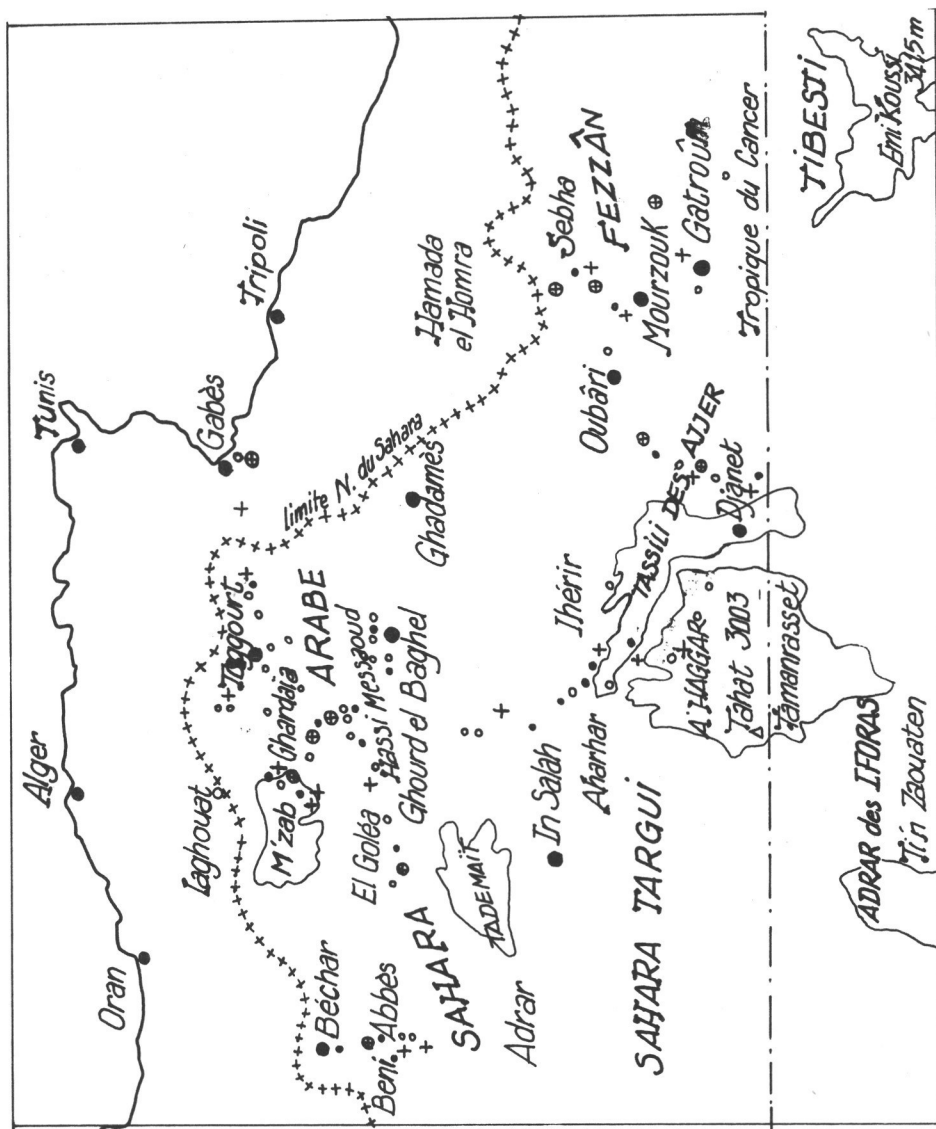


Fig. 1.- Carte des régions du Maghreb explorées par l'auteur, avec 105 stations quantitatives au Sahara et 250 au Maghreb arrosé (Atlas et Tell). Chaque station, sur 100 m², comporte le comptage des fourmilières et celui des plantes. Les régions ayant fourni le plus de résultats sont les environs d'Oran, de Tunis et de l'Alger, et, au Sahara central, le Tassili des Ajjér, massif gréseux silurien au NE de l'A'haggar (69 stations en 1949). Le Tibesti a fourni des Fourmis très intéressantes, grâce à M. LELUBRE, actuellement professeur de Géologie à l'Université de Toulouse.

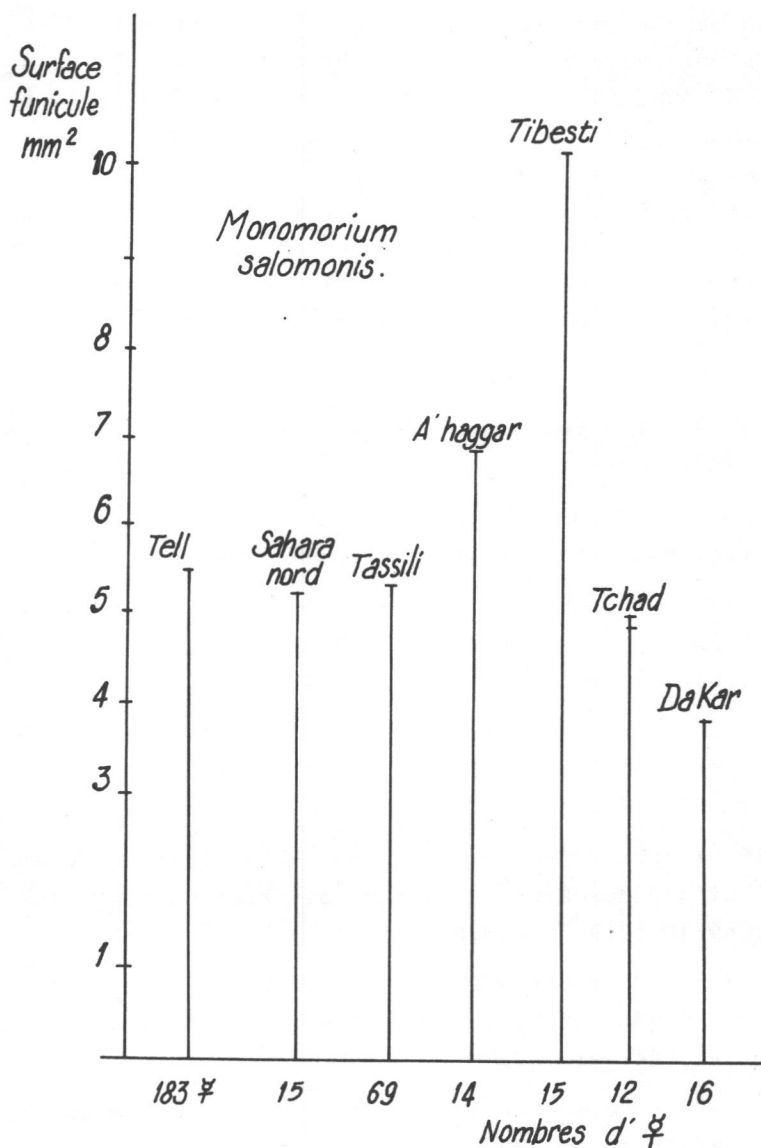


Fig. 2.- Histogramme donnant les surfaces moyennes des funicules antennaires (4 à 10 mm² chez l'ouvrière) pour *Monomorium salomonis*, Fourmi très dominante au Sahara (65 % des nids), en 7 régions. En abscisse, nombres d'♀ comptées pour chaque région. Le Sahara nord et le Tassili des Ajjer sont un peu moins dotés que le Tell. Les antennes les plus grandes se trouvent au Hoggar et au Tibesti, donc dans les montagnes les plus hautes du Sahara.

Ainsi, les granivores ont, en moyenne, les antennes plus développées. On voit souvent, au Sahara, *Messor foreli*, le granivore le plus commun, palper le sol pour y trouver des graines. Par contre, leurs yeux sont statistiquement les plus petits: les carnivores sont les seuls à yeux très développés.

Il est donc probable qu'une augmentation sensorielle moyenne de 1.4 à 2.6 par rapport aux ouvrières du nord, doit avantager réellement les Fourmis sahariennes pour la recherche des aliments ou du nid, ou pour les relations avec leurs compagnes.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD F., 1950.- Les Fourmis du Tassili des Ajjer. *Trav. Inst. des Etudes sahariennes*, Alger, Série du Tassili, 70-141.
- BERNARD F., 1976.- 30 ans de recherches sur les Fourmis du Maghreb. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, 67: 81-118.
- BERNARD F., 1977.- Prépondérance de la massue antennaire chez les 5 Fourmis dominantes en France méditerranéenne. *Bull. Soc. entom. Fr.*, 82: 250-254.
- CAGNIANT H., 1973.- Les peuplements de Fourmis des forêts algériennes. Ecologie, biocoenotique, essai biologique. *These Univ. Toulouse*, 468 p.
- DÉLYE G., 1968.- Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara. *These Univ. Marseille*, no AO 1919 du C.N.R.S.
- MENOZZI C., 1933.- Missione scientifica del professore Zavattari nel Fezzān (Libya). Formicidae. *Boll. Soc. entom. Italiana*, 64: 93-107.
- SANTSCHI F., 1923.- *Messor* et autres Fourmis paléarctiques. *Rev. Suisse Zool.*, 30: 317-336.

RÔLE DE LA GLANDE DE DUFOUR EN FONCTION DE LA
STRATIFICATION CHEZ *Formica sanguinea* LATREILLE
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

JOHAN BILLEN ⁽¹⁾

Limburgs Universitair Centrum,
Departement SBM, B-3610 Diepenbeek
Lab.Syst. en Ecologie K.U.Leuven,
Naamsestraat 59, B-3000 Leuven

Mots-clés: *Formica sanguinea*, glande de Dufour, phéromones, stratification.

Résumé

Le pillage des nids étrangers par l'espèce esclavagiste *Formica sanguinea* est entrepris par les vieilles fourrageuses qui d'ailleurs sont plus agressives que leurs congénères restant dans l'intérieur du nid. Pendant le pillage des cocons, les phéromones d'alarme de la glande de Dufour sont très importantes par leur pouvoir désorganisateur de l'espèce esclave. Des analyses chimiques du contenu de cette glande n'ont pourtant révélé aucune différence, ni entre les fourrageuses et les ouvrières dans l'intérieur, ni par rapport à l'âge des ouvrières. Cette absence de différences chimiques pourrait s'expliquer par l'existence d'un "système alarme-défense" où le comportement d'agressivité ne représente que la réponse à une concentration chimique correspondante. En supposant donc que les mêmes substances chimiques causent des comportements différents selon leur concentration, il semblerait que l'existence d'un mécanis-

⁽¹⁾ : aspirant du F.N.R.S. belge

me de fermeture de la glande en question soit la condition la plus importante afin de régler précisément la quantité de phéromones nécessaires.

Summary

The raids of the slave-making ant *Formica sanguinea* mainly involve old foraging workers as they are more aggressive than their nestmates inside the nest. During the attack of slave nests, the Dufour gland alarm pheromones are supposed to bring about a chemical disarming of the slave species. Chemical analyses, however, did not reveal any difference neither between foragers and inside workers, nor in relation with the workers' age. The absence of any chemical difference, on the other hand, probably is due to the existence of an "alarm-defense system", in which aggressive behaviour merely represents the answer to a corresponding chemical concentration. Thus assuming that the same compounds elicit a different behaviour according to their concentration, the most important condition probably is the existence of a precisely working closing apparatus for regulating the subtle discharging activity of the glands involved.

Introduction

L'Esclavagisme est un phénomène qui se rencontre assez souvent chez les fourmis. Pour assurer l'efficacité de leurs pillages des nids esclaves, les espèces esclavagistes d'une part peuvent posséder des adaptations morphologiques comme des mandibules pointues (*Polyergus*, *Strongylognathus*...); d'autre part il y a la stratégie chimique des phéromones comme on la trouve chez les membres du groupe *Raptiformica sanguinea* (REGNIER et WILSON, 1971). Dans ce cas, des sécrétions des glandes exocrines sont émises par les fourmis ravisseuses pour brouiller et désorienter le comportement de l'espèce esclave. Chez les re-

présentants du groupe *sanguinea*, la glande de Dufour est la source des phéromones qui jouent un rôle principal pendant le pillage des cocons (REGNIER et WILSON, 1971). L'Analyse chimique de cette glande chez l'espèce européenne *F. sanguinea* Latreille a montré que le contenu se compose d'une série d'hydrocarbures ainsi que le décyl, l'undécyl et le dodécyl acétate (BERGSTROM et LÖFQVIST, 1968). Chez les espèces voisines des Etats-Unis *F. subintegra* Emery et *F. pergandei* Emery, REGNIER et WILSON (1971) ont démontré que ce sont les acétates qui ont le pouvoir désorganisateur pour les esclaves.

La stratégie éthologique du pillage a été discutée d'une manière détaillée par DOBRZAŃSKI (1961): essentiellement, il n'y a pas d'expéditions spéciales de *sanguinea* pour trouver des nids esclaves, mais (p. 67) "le pillage est accompli par les mêmes individus qui patûrent constamment et qui apportent au nid toute sorte de butin", donc par les fourrageuses. D'ailleurs, comme ce sont les fourrageuses qui se comportent beaucoup plus agressivement que leurs congénères dans l'intérieur du nid (DOBRZAŃSKA, 1959), il n'est pas du tout surprenant que ce soient précisément elles qui vont pénétrer dans les nids étrangers pour y dérober les cocons.

En considérant ces différences d'agressivité chez *F. sanguinea* ainsi que la fonction attribuée à la glande de Dufour pendant les pillages d'autres nids, nous avons essayé dans ce travail de mieux comprendre le rôle de cette glande par rapport à la fonction et la position des ouvrières dans le nid. Nous avons dès lors étudié la stratification des ouvrières dans le nid espérant d'obtenir une interprétation corrélative des analyses morphologiques et chimiques de cette glande.

Matériel et méthodes

Plusieurs nids de *F. sanguinea* ont été ramassés dans la réserve naturelle "Het Leudal" dans le sud-est des Pays-Bas et transportés dans des nids artificiels à l'université de Lou-

vain. Des analyses chimiques (MORGAN et WADHAMS, 1972) de la glande de Dufour des ouvrières des zones différentes du nid étaient effectuées à l'université de Keele en Angleterre. Pour l'étude histologique, la glande de Dufour ou des abdomens complets étaient fixés dans 2% glutaraldéhyde tamponné dans du cacodylate de sodium 0.05M additionné de saccharose 0.15M et postfixés par le tétroxyde d'osmium à 2%. Après déshydratation dans l'acétone et inclusion à l'Araldite, des coupes fines sont obtenues avec un microtome "Reichert-Ultracut" et étudiées dans un microscope électronique Philips EM 400. Des coupes sémi-fines sont employées pour la microscopie optique.

Résultats

1. STRATIFICATION DES OUVRIERES DANS LE NID

En observant les déplacements des ouvrières d'âge connu dans des nids artificiels, l'on peut constater l'existence d'un cycle bien précis de migrations qui se répète plusieurs fois (BILLEN, 1981). La phase finale de chaque cycle est caractérisée par l'apparition d'une partie des ouvrières dans le monde extérieur du nid comme fourrageuses. Par conséquent, dans des conditions naturelles où il y a une production de couvain pendant une période prolongée, la population des fourrageuses se compose d'une variété d'ouvrières âgées qui ont déjà parcouru au moins un cycle de migrations.

2. ANALYSE CHIMIQUE DE LA GLANDE DE DUFOUR

L'analyse chimique de la glande de Dufour par chromatographie en phase gazeuse révèle plusieurs pics bien séparés (figure 1, tableau I). La détermination des produits différents se faisait en comparant les temps de rétention à ceux des standards et par l'analyse des spectres de masse pris au sommet de

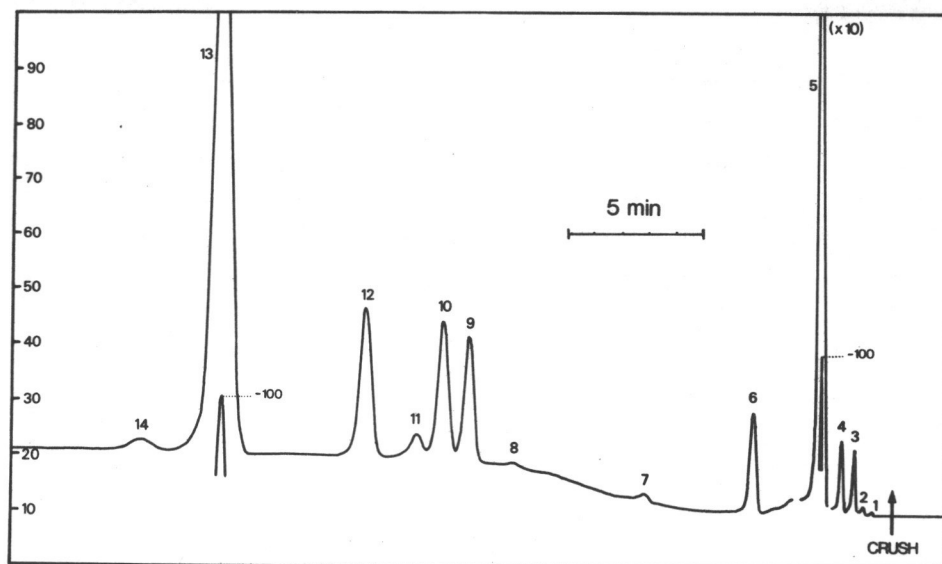


Figure 1. - Chromatogramme du contenu de la glande de Dufour chez l'ouvrière de *F. sanguinea*. Conditions chromatographiques : colonne PEG a, température programmée de 95 à 155°C (5°C/min.).

Tableau I. - Données quantitatives (valeurs moyennes accompagnées des écarts-types) des substances de la glande de Dufour chez les ouvrières du nid intérieur et des fourrageuses, ainsi que la composition chimique chez une ouvrière fraîchement éclos (quantités en ng ; t = trace, < 20 ng).

substances	ouvrières du nid intérieur (n=12)	fourrageuses (n=8)	ouvrière fraî- chement éclos
1. heptane (?)	t	t	t
2. octane (?)	t	t	t
3. nonane	35 ± 24	t	20
4. décane	53 ± 28	42 ± 24	38
5. undécane	6648 ± 3354	8524 ± 5226	4878
6. tridécane	130 ± 65	254 ± 114	85
7. pentadécane	t	24 ± 10	t
8. heptadécane	t	19 ± 8	t
9. décyl acétate	153 ± 142	139 ± 299	79
10. α-farnesène	237 ± 96	517 ± 197	216
11. "2° farnesène"	71 ± 38	106 ± 53	85
12. undécyl acétate	323 ± 135	210 ± 249	339
13. dodécyl acétate	2703 ± 414	2651 ± 2620	1969
14. ?	95 ± 65	70 ± 59	47

chaque pic chromatographique. Les substances les plus abondantes sont l'undécane (66%) et le dodécyl acétate (24%). Parmi les 10% restants, les spectres de masse des pics 1, 2 et 14 ne sont pas suffisamment significatifs à cause de la faible quantité. Les temps de rétention ont suggéré l'heptane (1) et l'octane (2). Le pic 11 présente un spectre de masse assez analogue à celui de l' α -farnesène (10) et constitue donc probablement une deuxième sorte de farnesène.

Le résultat le plus étonnant pourtant est l'absence de différences significatives entre les fourrageuses et les ouvrières de l'intérieur du nid. Ces deux groupes en effet montrent une composition chimique très comparable tant qualitativement que quantitativement. Un trait assez constant que l'on trouve aussi chez d'autres *Formica*, sont les variations individuelles considérables. La substance la plus inconstante semble être le décyl acétate, car nous trouvons des ouvrières qui en possèdent quelques centaines de nanogrammes tandis que chez d'autres ce pic manque complètement.

Même des ouvrières fraîchement écloses présentent un chromatogramme de la glande de Dufour avec des valeurs comparables à celles de leurs congénères plus âgés (Tableau I).

3. MECANISME DE FERMETURE DE LA GLANDE DE DUFOUR

Selon plusieurs auteurs, les sécrétions de la glande de Dufour et la glande à poison sont émises simultanément chez les Formicinae car aucun élément morphologique n'avait été décelé permettant de supposer que ces deux glandes pourraient fonctionner séparément. Nous avons par conséquent étudié en détail le canal excréteur de la glande de Dufour chez *F. sanguinea* ainsi que les éléments adjacents pouvant fonctionner comme mécanisme de fermeture indépendamment de la fermeture de la glande à poison (BILLEN, 1982).

Nous avons trouvé en effet au moins deux groupes de muscles

qui peuvent exercer une influence directe sur le canal éjecteur de la glande de Dufour. Au niveau de l'insertion musculaire sur le ducte, la cuticule couvrant la paroi interne de celui-ci est très épaissie (figure 2A). Les observations ultrastructurales révèlent la présence de faisceaux denses de microtubules dans l'épithélium au niveau de la cuticule épaissie (figures 2B et 2C). Les membranes basales de la glande et des

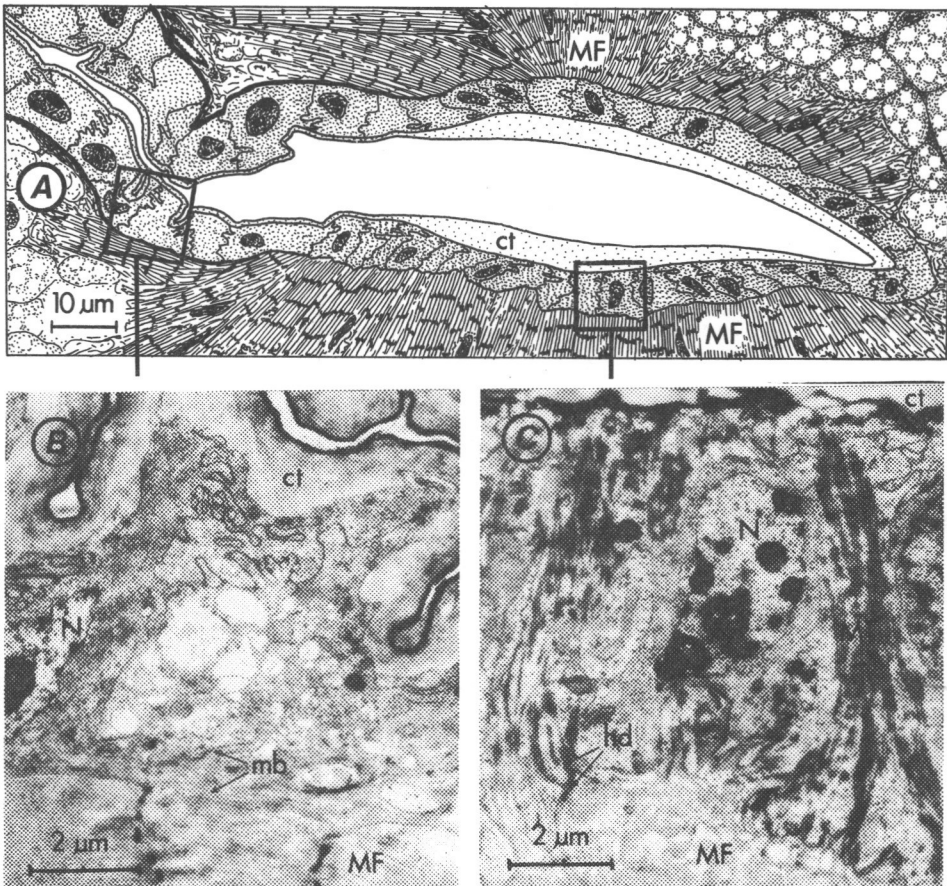


Figure 2. - A. Dessin d'une section longitudinale de la région postérieure du canal excréteur de la glande de Dufour. B, C. Ultrastructure de l'épithélium devant (B) et à la hauteur (C) de l'insertion des muscles sur le ducte. ct : cuticule, hd : hémidesmosomes, mb : membrane basale, MF : myofibrilles, MT : microtubules, N : noyau.

fibres musculaires ont perdu leur aspect individuel et forment une seule couche confluyente assez tortueuse. Nous y trouvons des deux côtés de nombreuses hémidesmosomes où s'insèrent tant les myofibrilles que les microtubules.

Discussion

Les fourrageuses constituent un groupe de fourmis bien défini : ce sont des ouvrières qui se trouvent à la fin d'un cycle précis de migrations dans le nid (BILLEN, 1981) et elles sont beaucoup plus agressives que leurs congénères de l'intérieur du nid (DOBRZAŃSKA, 1959). Plus particulièrement chez *F. sanguinea* ce sont elles qui vont piller les nids étrangers pour y dérober les cocons (DOBRZAŃSKI, 1961). Malgré le rôle que jouent les substances d'alarme de la glande de Dufour pendant ce pillage (REGNIER et WILSON, 1971), nous n'avons pas trouvé des différences chimiques notables qui pourraient distinguer les fourrageuses des autres ouvrières. A première vue l'absence de telles différences semble surprenante lorsque l'on considère les différences d'agressivité qui au contraire sont nettes.

Pourtant, les phéromones d'alarme sont les substances chimiques par excellence qui fonctionnent en "système" pour minimiser la variété de produits autrement trop étendue (BLUM et BRAND, 1972). Le système le plus renommé est le "système alarme défense" (REGNIER et WILSON, 1968), dont les différents comportements correspondent à des concentrations différentes de la même substance d'alarme. La série de comportements selon la concentration (par exemple, attraction → alarme → attaque → panique) peut être la même chez des espèces voisines qui disposent des mêmes substances d'alarme. Néanmoins un déplacement des valeurs de concentration entre les espèces peut avoir lieu.

Un tel déplacement est constaté chez les espèces esclavagistes du groupe *sanguinea* où les fourmis esclaves parviennent dans un état de désordre fatal par la même concentration d'acé-

tates qui cause l'assaut chez les ravisseuses (HÖLLDOBLER, 1973). Vu que la même substance peut provoquer toute une variété de comportements qui font partie du système de communication général, il n'est pas étonnant que chaque ouvrière dispose de ces substances, indépendamment de son âge ou de sa position dans le nid.

Par conséquent, le pouvoir de sécrétion d'une quantité précise de phéromones est une condition absolue. L'existence d'un tel mécanisme pour régler l'émission des phéromones est démontrée dans le canal excréteur de la glande de Dufour chez *Formica sanguinea* (BILLEN, 1982). L'ouverture du conduit de cette glande est effectuée vraisemblablement par la contraction des muscles dorsaux et ventraux. La fermeture semble être un processus passif dû à la rigidité de la cuticule épaissie lors de la relaxation de ces muscles. Le fonctionnement précis de ce mécanisme se manifeste également par l'organisation ultrastructurale au niveau de l'insertion des muscles sur la cuticule épaissie. Les forces musculaires y sont transmises par des faisceaux de microtubules situés dans l'épithélium. La région de liaison entre les myofibrilles et les microtubules est pourvue de nombreuses hémidesmosomes qui assurent un contact intense.

Un tel mécanisme précis peut régler la quantité des substances émises. Cette fonction n'est pas seulement importante pour les fourrageuses des espèces esclavagistes, mais aussi pour chaque ouvrière d'autres espèces en faveur de son propre système de communication. A cet égard peut s'expliquer la présence d'un mécanisme analogue que nous avons trouvé chez d'autres espèces formicines non-esclavagistes de *Formica*, *Lasius* et *Camponotus*.

Remerciements

Nous tenons à remercier très vivement les professeurs J.K.A. van Boven, E.R. Schockaert et M.C. Van Poucke de leurs conseils qui nous ont aidé dans la réalisation de ce travail. Notre gratitude s'adresse aussi au Dr. E.D. Morgan et à R.P. Evershed de

l'université de Keele pour l'aide pendant nos recherches chimiques, et à Els Plaum et Marc Withofs pour leur assistance technique très appréciée.

Bibliographie

- BERGSTROM G., LÖFQVIST J., 1968.- Odour Similarities between the Slave-Keeping Ants *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens* and their Slaves *Formica fusca* and *Formica cunicularia*. *J. Insect Physiol.*, 14 : 995 - 1011.
- BILLEN J., 1981.- Stratification des Ouvrières dans le nid chez *Formica sanguinea* Latreille. C.R. congrès s.f. U.I.E.I.S. Toulouse, 25 - 28.
- BILLEN J., 1982.- The Dufour Gland Closing Apparatus in *Formica sanguinea* Latreille (Hymenoptera, Formicidae). *Zoomorphology*, 99 : 235 - 244.
- BLUM M.S., BRAND J.M., 1972.- Social Insect Pheromones : Their Chemistry and Function. *Am. Zoologist*, 12 : 553 - 576.
- DOBZRAŃSKA J., 1959.- Studies on the Division of Labour in Ants Genus *Formica*. *Acta Biol. Exper.*, 19 : 57 - 81.
- DOBZRAŃSKI J., 1961.- Sur l'Ethologie Guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptère, Formicidae). *Acta Biol. Exper.* 21 : 53 - 73.
- HÖLLDOBLER B., 1973.- Zur Ethologie der Chemischen Verständigung bei Ameisen. *Nova Acta Leopoldina*, 37 : 259 - 292.
- MORGAN E.D., WADHAMS L.J., 1972.- Gas Chromatography of Volatile Compounds in Small Samples of Biological Materials. *J. Chromatogr. Sci.*, 10 : 528 - 529.
- REGNIER F.E., WILSON E.O., 1968.- The Alarm-Defence System of the Ant *Acanthomyops claviger*. *J. Insect Physiol.*, 14 : 955 - 970.
- REGNIER F.E., WILSON E.O., 1971.- Chemical Communication and "Propaganda" in Slave-Maker Ants. *Science*, 172 : 267 - 269.

ETUDE DE LA DESCENDANCE DES DIFFERENTES CATEGORIES
D'OUVRIERES CHEZ LA FOURMI *Cataglyphis cursor*
Fonscolombe (HYMENOPTERES - FORMICIDAE)

H. CAGNIANT

Laboratoire des Artigues,
Université Paul Sabatier - Entomologie
118 route de Narbonne
F-31062 TOULOUSE CEDEX France

Mots clés: hérédité, polymorphisme, parthénogénèse,
fourmis, *Cataglyphis cursor*.

RESUME : Chez *Cataglyphis cursor*, on peut définir quatre catégories d'ouvrières : minimales, petites, moyennes, grandes-très grandes. Par parthénogénèse, les ouvrières d'une catégorie quelconque (génération F0) peuvent produire des reines et des ouvrières de toutes tailles (génération F1). Il en est de même l'année suivante (génération F2) : par exemple, des ouvrières minimales et petites, issues de grandes ouvrières, produisent en F2 des ouvrières des quatre catégories et des reines. Ces observations confirment la nature épigénétique du déterminisme des castes et l'importance des régulations sociales chez cette fourmi.

SUMMARY : Four size categories of workers can biometrically be defined in the ant *Cataglyphis cursor* : minim, small, medium, large-very large. By parthenogenesis, workers of any category (F0 generation) are able to produce queens and workers of all sizes (F1 generation). The next year, small and minim workers for example, born from the larges ones are able to produce (in F2 generation) workers of the four categories and queens.

Epigenetic determinism of castes and importance of social regulations in this ant are corroborated by these observations.

Chez la Fourmi *Cataglyphis cursor*, les ouvrières présentent un polymorphisme de type monophasique à large amplitude de variation ; à la suite d'études biométriques, on peut définir quatre catégories d'ouvrières : minimales, petites, moyennes, grandes-très grandes CAGNIANT (1981, et à paraître).

Des travaux antérieurs ont montré que les ouvrières de *C. cursor* sont susceptibles de se reproduire et de former de nouvelles reines par parthénogenèse thélytoque ainsi que très souvent des mâles par parthénogenèse arrhénotoque CAGNIANT (1973, 1979, 1980) ; SUZZONI et CAGNIANT (1975).

Le présent travail se propose d'étudier la descendance de chaque catégorie d'ouvrières, sur deux années successives.

Matériel et Méthode : Les colonies utilisées proviennent de la région du Col de la Bataille (P.O.) (Station de référence, CAGNIANT 1976). A partir d'une grosse colonie capturée à l'automne et après hivernage au laboratoire on constitue des "colonies expérimentales" composées chacune d'individus de la même catégorie. Le tri se fait dans une chambre à 10° après avoir anesthésié les fourmis par un séjour d'environ 30 minutes à 3-4°.

Les sociétés sont ensuite mises en élevage selon la méthode habituelle à partir du 15 mars. Lorsque le cycle de développement est terminé (généralement vers juillet pour de telles colonies sans reine ; CAGNIANT, 1979), la productivité de chacune est évaluée (même méthode d'anesthésie que ci-dessus), compte tenu des décès en cours de saison (les mortes sont retirées toutes les semaines).

Pour la seconde partie de l'expérience, on constitue de nouvelles colonies expérimentales de la manière suivante : 1 société d'ouvrières grandes-très grandes est formée avec des filles de minimas ou de petites (on est ainsi certain de ne pas les confondre avec les mères) ; de même, on forme une société de minimas et petites issues de grandes et moyennes.

Après hivernage, ces colonies sont mises en élevages normal puis recensés à la fin du cycle.

Pour compléter ces expériences, des échantillons de 30 oeufs furent mesurés dans chaque colonie ; lors de l'éclosion des premières larves, tous les oeufs furent dénombrés.

Résultats : (voir tableau et figure).

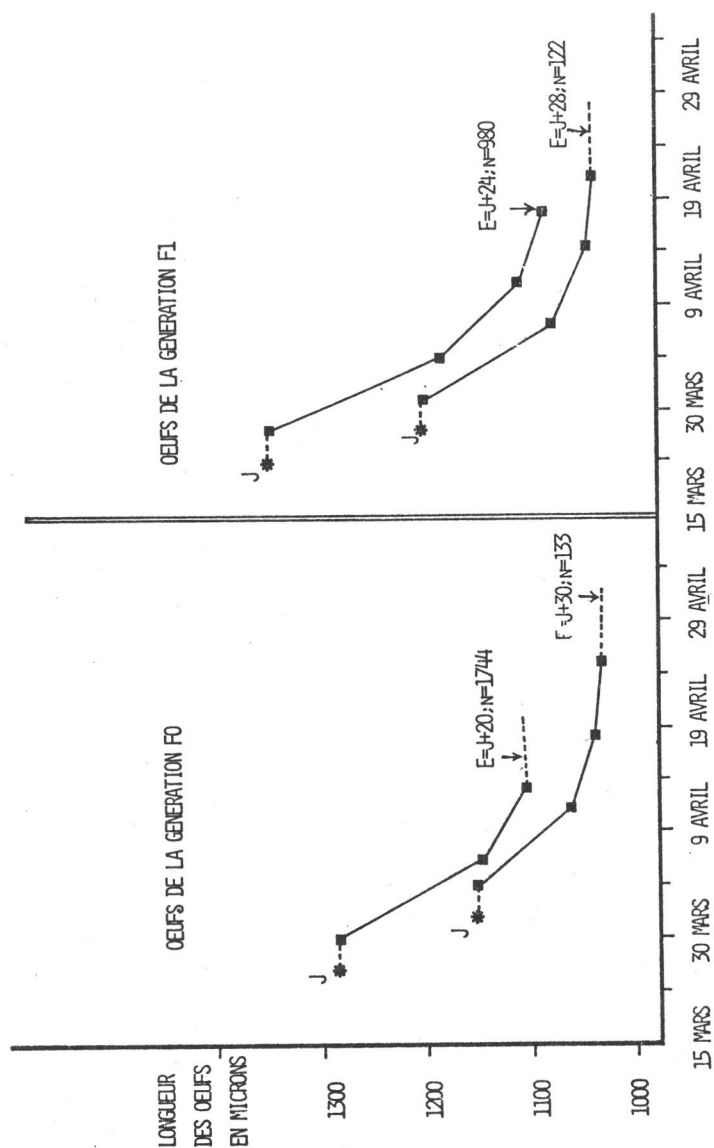


Figure : Evolution de la longueur des oeufs dans une colonie de grandes-très grandes ouvrières et dans une colonie de minimes (FO) ou de minimes et petites (F1). Pour chaque observation un échantillon de 30 oeufs furent mesurés. Les mesures eurent lieu 3 jours après le début de la ponte, puis à des intervalles d'une semaine.

J = apparition des premiers oeufs ; E = date de l'éclosion des premières larves ; n = nombre total d'oeufs dans la colonie à l'éclosion des premières larves.

lt = largeur de la tête maximum ou minimum observée ; rappel : la largeur de la tête des ouvrières de C. cursor varie de 0,74 à 1,80 mm.

1 ère année		2 ème année	
Génération Fo		Génération F1	
Types de colonies :	production	types de colonies :	production
{165 ouvrières par :	(= <u>génération F1</u>)	{150 ouvrières par :	(= <u>génération F2</u>)
colonie)		colonie)	
ouvrières	159 ♀ (18 grandes, 41 moyennes,	ouvrières	61 ♀ (21 grandes, 13 moyennes,
grandes-très	74 petites, 26 minimes).	petites et	15 petites, 12 minimes)
grandes :	10 ♀, 2 ♂	minimes	6 ♀, aucun adulte ♂
		(vérification :	lt. max = 1,72 mm
ouvrières	146 ♀ (14 grandes, 21 moyennes,	lt.max = 1,10)	
moyennes	83 petites, 28 minimes)		
	17 ♀, 3 ♂		
ouvrières	73 ♀ (21 grandes, 14 moyennes,	ouvrières	138 ♀ (20 grandes, 58 moyennes,
petites	17 petites, 21 minimes)	grandes -	49 petites, 11 minimes
	8 ♀, 1 ♂		7 ♀, 1 ♂
ouvrières	58 ♀ (16 grandes, 22 moyennes,	très grandes	lt min. = 0,81 mm
minimes	15 petites, 5 minimes)	(vérification :	
	5 ♀, aucun ♂ adulte	lt.min = 1,30)	

Tableau des résultats : production des colonies après élevage du 15 mars à début juillet

Remarques et Conclusions

En considérant comme F0 les ouvrières séparées en catégories pour la première épreuve, on obtient en F1 par parthénogénèse, des reines, des ouvrières de toutes tailles et généralement des mâles. Cette expérience, renouvelée à plusieurs reprises a toujours conduit à des résultats du même ordre (CAGNIANT, 1981 et à paraître). En F2, on obtient également des individus diversifiés. C'est ainsi que des ouvrières F1 grandes-très grandes sont capables de produire en F2 des ouvrières des quatre catégories (en particulier des minimes) et que des petites de F1 donnent entre autres, des grandes et des moyennes en F2. Autrement dit, la taille des filles ne dépend aucunement de la taille des mères et la diversité morphologique est rétablie aussi bien en F1 qu'en F2. En d'autres termes, quelque soit le mécanisme régulateur cytologique intervenant lors de la parthénogénèse thélytoque, la taille des ouvrières ne s'avère pas être sous la dépendance de facteurs héréditaires. Interviennent plus probablement des influences trophiques : dans les colonies abondamment nourries, il naît beaucoup d'ouvrières de grande taille et peu de petites ou de minimes ; dans le cas inverse, il y a peu ou pas de grands individus (et de nombreuses larves disparaissent en cours de développement). L'état physiologique de la colonie intervient également : même en cas de nourriture suffisante, les petites et minimes émergent plutôt en fin de cycle lorsque diminuent les "potentialités d'élevage" des ouvrières.

Chez *C. cursor* comme chez beaucoup d'autres fourmis, l'état de "fraîcheur physiologique" des nourrices conditionne la formation des ailés (CAGNIANT, 1982). Des reines sont apparues en F1 comme en F2 à partir de la ponte des ouvrières et indépendamment de la taille de celles-ci ; toutes les catégories d'ouvrières sont donc capables de produire des reines.

Notons enfin que la dimension des oeufs ne parait pas influencer le devenir des larves qui en sont issues. Les grandes ouvrières pondent en moyenne des oeufs plus gros que les petites et les minimales (CAGNIANT à paraître et cf. figure). Mais dans tous les cas, la production est qualitativement similaire ; les différences restent simplement d'ordre quantitatif. Ces observations viennent confirmer une fois encore, l'ampleur des régulations sociales chez *Cataglyphis cursor*.

BIBLIOGRAPHIE

- CAGNIANT H., 1973.- Apparition d'ouvrières à partir d'oeufs pondus par des ouvrières chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (H.F.). C.R. Acad. Sci. Paris, 277, D, 2197-2198.
- CAGNIANT H., 1976.- Cycle biologique de la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (H.F.). *Vie et Milieu*, 26, C: 265-276.
- CAGNIANT H., 1979.- La parthénogénèse thélytoque et arrénotoque chez la Fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe. Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Ins. Soc.*, 26:51-60.
- CAGNIANT H., 1980.- Etude en élevage de la productivité de sociétés avec reine et sociétés sans reine. *Ins. Soc.*, 27: 157-174.
- CAGNIANT H., 1981.- Productivité des différentes catégories d'ouvrières chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hyménoptères-Formicidae). *Bull. Intérieur Section Française U.I.E.I.S.* 34-37.
- CAGNIANT H., 1982.- La parthénogénèse thélytoque et arrénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hymenoptera, Formicidae). Etude des oeufs pondus par les reines et les ouvrières: morphologie devenir, influence sur le déterminisme de la caste reine. *Ins. Soc.* 29: 175-188.
- SUZZONI J.P., CAGNIANT H., 1975.- Etude histologique des voies génitales chez l'ouvrière et la reine de *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (H. F.F.). Arguments en faveur d'une parthénogénèse thélytoque chez cette espèce. *Ins. Soc.*, 22: 83-92.

PHÉROMONE INÉDITE CHEZ *Myrmica rubra* L.

MARIE-CLAIRE CAMMAERTS

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire,

Faculté des Sciences - Université libre de

Bruxelles,

50, av. F.D. Roosevelt, 1050 BRUXELLES

BELGIQUE

Mots-clés: *Myrmica*, phéromone, piste.

SUMMARY

An ethological active factor was revealed at the level of the VIIth abdominal sternite of workers of *Myrmica rubra*. This factor attracts the ants from short distances and incite them to walk rapidly. Its acts in synergy with the trail pheromone, an activity which appears to be specific, at least between five species of *Myrmica*. This synergistic activity, together with the decrease of activity with time of any trail allows the ants to distinguish more easily between recent and older trails. The factor can be extracted with acetone and isolated by chromatography. Its chemical and ethological study, not yet finished, is in course in *M. rubra*, and should be extended to other ants species.

RESUME

Un facteur éthologiquement actif a été mis en évidence au niveau du dernier sternite abdominal des ouvrières de *M. rubra*. Ce facteur attire les fourmis à distance et les incite à se déplacer rapidement. Il agit en synergie avec la phéromone de piste, et ce, spécifiquement, du moins chez cinq espèces de *Myrmica*. Cette activité synergique, jointe à la perte d'activité au cours du temps de toute piste non renforcée, aide les ouvrières à mieux distinguer des pistes récentes de celles établies depuis quelques temps. Le facteur mis en évidence peut être extrait à l'acétone et isolé par chromatographie sur plaque de silice. Son étude chimique et éthologique est loin d'être terminée. Elle est en cours chez *M. rubra*, et mériterait d'être étendue à d'autres espèces.

Les ouvrières de la fourmi *Myrmica rubra* possèdent un appareil à venin, comprenant un aiguillon fonctionnel ainsi que deux glandes volumineuses : la glande à poison et la glande de Dufour. Le réservoir de la glande à poison contient de l'eau, des acides aminés, des substances protéiniques et autres formant le venin, ainsi que, à raison de 5,8 ng par ouvrière, de la 3-ethyl-2,5-diméthylpyrazine, c'est-à-dire la phéromone de piste des *Myrmica*. La glande de Dufour émet d'une part des substances peu volatiles permettant un premier marquage de nouveaux territoires, et d'autre part, des substances très volatiles attirant les ouvrières à distance et les incitant à se déplacer rapidement.

Mais ces deux glandes ne sont probablement pas les seules structures glandulaires contenues dans la zone postérieure du gastre de l'ouvrière. En effet, bien des auteurs (et notamment Hölldobler et Engel, 1978) ont décrit, chez plusieurs espèces de fourmis, diverses glandes situées au niveau des derniers sternites, des derniers tergites ou de l'appareil à venin lui-même.

La lecture de ces travaux nous a incité à prélever des fragments de la zone postérieure du gastre de *Myrmica rubra*, et à les présenter à des ouvrières exploratrices. Ces dernières réagissaient notamment à des derniers sternites abdominaux isolés. Nous avons dès lors entrepris divers travaux sur ce sternite :

1. Nous avons tout d'abord prouvé qu'il détient une activité éthologique.
2. Nous avons ensuite recherché quelles pourraient en être les fonctions, au sein de la société,
3. et nous avons enfin tenté d'isoler le facteur en cause.

1. MISE EN EVIDENCE D'UN FACTEUR ETHOLOGIQUEMENT ACTIF

1.1. En présentant des derniers sternites à 3 ou à 6 cm d'ouvrières exploratrices, nous avons constaté que les fourmis testées s'orientaient correctement vers des sternites placés à 3 mais non à 6 cm de distance. Nous observons d'autre part une augmentation de vitesse linéaire chez les ouvrières percevant les sternites présentés. Il semblerait donc exister, au niveau du dernier sternite abdominal visible des *Myrmica rubra*, un facteur attirant les fourmis à courte distance et les incitant

à se déplacer rapidement.

Ces activités éthologiques pourraient cependant résulter d'une contamination du sternite présenté par un reliquat des sécrétions de la glande à poison et/ou de la glande de Dufour, hypothèse plausible puisque l'aiguillon rétracté repose sur le sternite étudié.

1.2. Pour tester cette hypothèse, nous devons pouvoir extraire, à l'aide de solvants le facteur responsable de l'activité éthologique observée. Nous résumerons nos travaux en disant que le facteur en cause s'extraît aisément à l'acétone (mais non à l'hexane, comme le sont la phéromone de piste, et les phéromones de la glande de Dufour).

1.3. Tester notre hypothèse consistait à rechercher s'il y avait, au niveau du sternite isolé, de la phéromone de piste et/ou des substances issues de la glande de Dufour.

- Des circonférences imbibées d'extraits acétoniques de ce sternite ne sont guère suivies par les ouvrières, bien qu'un grand nombre d'entre-elles viennent vers et sur les circonférences présentées. Le dernier sternite isolé n'a donc aucune activité en tant que substance de piste, et n'est donc pas contaminé par des constituants issus de la glande à poison.

- Des extraits à la fois de glandes à poison et de glandes de Dufour, même s'ils modifient assurément la locomotion des fourmis, n'ont cependant qu'une activité en tant que substance de piste très réduite. Par contre, en superposant phéromone de piste et extrait de dernier sternite, on obtient un mélange nettement plus actif qu'un extrait de glandes à poison uniquement. La comparaison de ces deux derniers résultats permet de

dire que les derniers sternites isolés ne sont pas contaminés par des sécrétions de la glande de Dufour.

L'activité éthologique décelée au niveau du dernier sternite lui est donc intrinsèque.

- D'autre part, le dernier résultat cité montre que le facteur mis en évidence agit en synergie avec la substance de piste.

2. ROLES PROBABLES DU FACTEUR MIS EN EVIDENCE

2.1. Nous avons tout d'abord étudié la variation au cours du temps de l'activité éthologique de pistes circulaires tracées soit à l'aide d'extrait de glandes à poison uniquement, soit à l'aide d'extraits de glandes à poison et de derniers sternites abdominaux.

Cette étude nous amène aux déductions suivantes :

1°) L'activité des secondes pistes citées est toujours plus grande que celle des premières pistes citées.

2°) Ces activités diminuent au cours du temps.

D'ailleurs, les résultats relatifs aux extraits de glandes à poison avaient déjà été obtenus, avec une concordance remarquable, 8 ans plus tôt, en 1974, par Pasteels et Verhaeghe.

3°) Les activités de ces 2 types d'extraits diminuent selon la même loi (sans doute exponentielle), avec un même "temps de demi-vie". Le rapport entre les ordonnées des points de ces deux courbes est constant. Par conséquent, la vitesse de diminution n'est pas la même : elle est plus grande pour l'activité des 2 extraits réunis. Autrement dit, il y a une plus grande différence entre les activités existant à deux

moments différents si l'on considère des extraits mixtes (poison + dernier sternite) que si l'on considère un simple extrait de glandes à poison.

Cette déduction fut confirmée par les résultats d'expériences de choix entre pistes récentes et pistes datant d'1/4 heure. Les différences d'activité sont plus nettes si les pistes sont tracées à l'aide d'un extrait mixte, de glandes à poison et de derniers sternites.

Le facteur agissant en synergie avec la phéromone de piste renforce donc utilement la possibilité qu'ont les ouvrières de discriminer entre une piste récente et une autre, plus vieille, c'est-à-dire non renforcée depuis quelques temps.

2.2. Nous avons ensuite présenté aux ouvrières de 5 espèces de *Myrmica* des pistes tracées à l'aide d'extraits de glandes à poison ou d'extraits de glandes à poison et de derniers sternites isolés de chacune des 5 espèces étudiées. Le facteur inconnu s'est avéré agir en synergie avec la phéromone de piste d'une manière spécifique, chez les 5 espèces étudiées. L'utilité de cette seconde fonction éthologique est évidente. Rappelons en effet que les 5 espèces concernées utilisent la même phéromone de piste. Le facteur découvert leur permet donc, s'il est effectivement déposé sur les pistes naturelles, de distinguer leurs propres pistes de celles d'espèces étrangères.

3. ISOLEMENT DU FACTEUR MIS EN EVIDENCE

Des derniers sternites furent déposés à 0,5 cm de la base de plaques de silice de 10 cm de haut. Ces plaques furent

éluées à l'acétone, puis sectionnées en 3 ou 4 bandes dont la silice fut récupérée puis lavée à l'acétone. Cet acétone fut testé sur les ouvrières de *M. rubra* en le présentant sur des pistes circulaires imbibées d'extraits de glandes à poison. Le comportement des ouvrières fut quantifié par les médianes de distributions de nombres de graduations parcourues le long des circonférences présentées. Nous avons chaque fois retrouvé l'activité synergique du dernier sternite en utilisant la silice située entre 3,3 et 5 cm de la base des plaques. Indépendamment de nous, Me Flanagan (chercheur à l'Université de Keele, Angleterre, sous la direction du Prof. Morgan) a tenté d'isoler, par chromatographie sur plaque de silice, le facteur éthologiquement actif que nous avons mis en évidence. Elle a procédé quelque peu différemment de nous et a découpé ses plaques autrement que nous. Ses résultats montrent clairement que le facteur en cause se place, après élution à l'acétone, à 4 cm environ de la base des plaques, ce qui confirme parfaitement nos propres observations.

CONCLUSIONS - PROJETS

- Les ouvrières de *M. rubra* disposent d'un facteur chimique, inconnu jusqu'ici décelable au niveau du dernier sternite abdominal visible, attirant les ouvrières à courte distance, augmentant leur vitesse linéaire de déplacement, agissant spécifiquement en synergie avec la phéromone de piste, et permettant du même coup une meilleure distinction entre pistes récentes et celles datant de quelques temps.

- Ce facteur ne se dégrade ni ne se volatilise trop rapidement. Il s'extraît aisément à l'acétone et est isolable par chromatographie sur plaque de silice.
- Le facteur mis en évidence a peut-être d'autres rôles éthologiques encore inédits qu'il faudrait rechercher (marquage de proies, balisage de pistes de déménagement et de sites choisis pour l'établissement de nouveaux nids...)
- Il a évidemment une origine glandulaire qu'il faudrait découvrir (cellules épithéliales glandulaires du dernier sternite, glandes du gorgeret...)
- Ses propriétés physico-chimiques devraient être étudiées, et, si possible, son identification chimique réalisée chez différentes espèces de *Myrmica*.
- Enfin, d'autres espèces de fourmis (notamment celles dont les pistes naturelles sont plus efficaces que celles artificielles tracées à l'aide d'extraits glandulaires) pourraient présenter un facteur analogue à celui révélé ici chez *Myrmica rubra*.

REFERENCES

- HÖLLDOBLER B., ENGEL H., 1978. Tergal and sternal glands in ants. *Psyche*, 85 (4) : 285-330.
- PASTEELS J-M., VERHAEGHE J-C., 1974. Dosage biologique de la phéromone de piste chez les fourrageuses et les reines de *Myrmica rubra*. *Insectes Sociaux*, 21 (2) : 167-179.

A PROPOS DE LA PHÉROMONE INHIBITRICE DÉCOUVERTE CHEZ
LA FOURMI DE FEU (*Solenopsis invicta* BUREN) (HYMENOPTERA,
FORMICIDAE)

DANIEL CHERIX (1), DAVE J.C. FLETCHER (2) et MURRAY S. BLUM (2)

(1) Musée de Zoologie, Pl. Riponne 6, CH-1005 Lausanne, Suisse.

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

Mots-clés: fourmis, *Solenopsis invicta*, phéromone inhibitrice,
reine.

SUMMARY

We present here a summary of the work of FLETCHER and BLUM about the inhibitory pheromone produced by queens of fire ant (*Solenopsis invicta* BUREN). This primer pheromone inhibits dealation and oogenesis in sexually mature virgin alates within the nest. The following problems are, at present, being investigated: factors influencing dealation among virgin queens the pheromonal basis of queen execution by workers and the eggs of the different "types" of queens.

RÉSUMÉ

Nous présentons ici un résumé des travaux de FLETCHER et BLUM sur la phéromone inhibitrice produite par les reines de la fourmi de feu (*Solenopsis invicta* BUREN). Cette phéromone modificatrice inhibe la déaulation et l'ovogenèse chez les sexués femelles vierges matures dans le nid. Les problèmes suivants sont actuellement en cours d'étude: facteurs influençant la déaulation chez les femelles vierges, bases phéromonales de l'exécution des reines par les ouvrières et les oeufs produits par les différents "types" de reines.

L'importance des phéromones dans la régulation de la vie sociale chez les insectes est un phénomène reconnu et étudié de manière intensive depuis une trentaine d'années. Cependant la plupart des travaux ont porté sur les *phéromones incitatrices* (releasers) car nombre d'entre elles ont pu être analysées sous l'angle du comportement et de la structure chimique. Les *phéromones modificatrices* (primers) sont beaucoup plus difficiles à tester vu leur mode d'action parfois fort complexe.

En dépit de leur importance biologique une seule phéromone modificatrice a été identifiée chimiquement, il s'agit de l'*acide céto-9 décène-2-transoïque* et de l'*acide hydroxy-9 décène-2-transoïque* responsables de l'inhibition du fonctionnement de l'ovaire des ouvrières et de la construction des cellules royales chez l'abeille.

En ce qui concerne les fourmis, PASSERA (1980) présente en résumé la situation actuelle ainsi que bon nombre d'évidences sur l'existence d'une phéromone inhibitrice secrétée par les reines de *Plagiolepis pygmaea* LATR.. Cette phéromone exercerait son pouvoir inhibiteur dans deux voies:

- la ponte des ouvrières est empêchée
- la différenciation des larves de sexués femelles est inhibée.

Revenons à ce problème avec les fourmis de feu (*Solenopsis invicta* BUREN) qui font l'objet de nombreuses recherches aux Etats-Unis vu leur statut (LOFGREN et al., 1975). Pour commencer, il est important de relever que les ouvrières de *Solenopsis invicta* sont complètement stériles (TSCHINKEL et HOWARD, 1978). Par conséquent la question du contrôle par la reine de l'oviposition chez les ouvrières n'entre pas en question ici. Cependant FLETCHER et BLUM (1981 a) ont découvert que la reine inhibe l'oviposition chez les sexués femelles matures, tant qu'ils demeurent dans le nid parental avant le vol nuptial. Lorsque des colonies contenant des se-

xués femelles sont divisés en 5 parties égales (l'une des parties avec la reine), aucun sexué ne perd ses ailes dans le lot avec la reine, alors qu'un bon nombre le font dans les autres lots et que un ou plusieurs de ces sexués se mettent à pondre en quelques jours. Le taux de perte des ailes en fonction du temps est indiqué dans la figure 1.

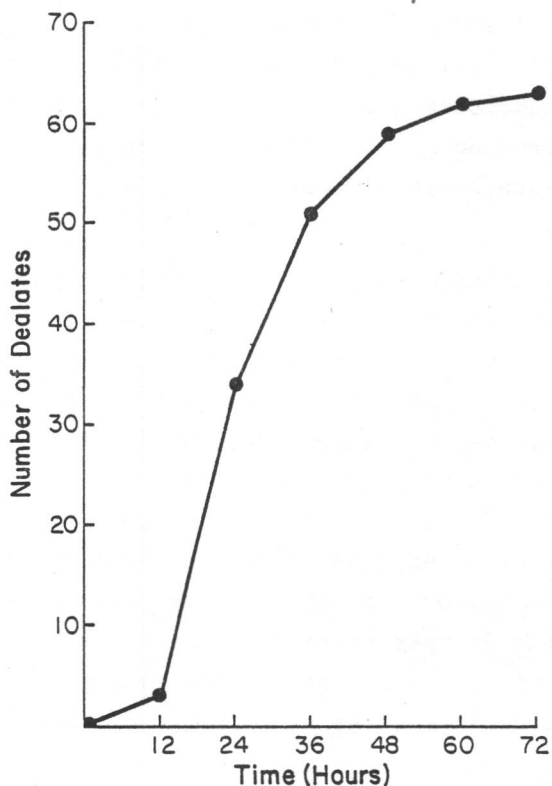


Figure 1.

Taux de déalation chez les femelles vierges dans les lots sans reines. Le graphique représente les totaux cumulés de 15 lots contenant chacun 5 femelles (d'après FLETCHER et BLUM, 1981 a).

Dans une autre série d'expériences, le lot contenant la reine est séparé des autres par une double grille à travers laquelle les ouvrières ne peuvent avoir de contacts, les sexués femelles perdent alors leurs ailes dans le lot sans reine. Lorsque les mêmes groupes sont séparés par une simple grille, permettant des contacts limités, le nombre de sexués perdant leurs ailes dans le lot sans reine est significativement inférieur à celui obtenu dans l'expérience précédente. Ces résultats suggèrent que la reine inhibe la déalation au moyen d'une phéromone modificatrice non volatile, pour la distribution de laquelle le contact physique entre les fourmis est nécessaire.

Ces résultats sont fortement supportés par ceux d'une autre série d'expériences (FLETCHER et BLUM, 1981 b) dont les résultats se trouvent au tableau 1. Les reines fécondées sont tuées par congélation et leurs corps sont déposés dans de petites unités avec des ouvrières, du couvain et des sexués femelles ailés. Les ouvrières lèchent avidement le corps de la reine et la perte des ailes est retardée pour une période significativement beaucoup plus longue que dans les témoins sans corps de reine, ou avec un corps de reine lavé à l'acétone. Cette série d'expériences élimine tout stimulus comportemental pouvant provenir de la reine vivante, et démontre que les stimulus tactiles sont inadéquats pour inhiber la délation.

Bien que la conclusion apparaisse clairement, il faudra attendre cependant l'identification chimique de cette phéromone pour démontrer sa concrète existence.

L'inhibition de la déalation dans de petites unités peut être utilisée comme essai biologique pour tester la phéromone inhibitrice et a été déjà employée pour montrer que la source glandulaire doit probablement se situer dans l'abdomen de la reine (voir table 1). D'autre part, il semble

aussi clair qu'une phéromone de reconnaissance intervienne et masque partiellement les résultats de l'inhibition, lorsque l'on utilise des corps de reines étrangères. Ceci est à mettre en relation avec les travaux de SIMPSON (1979) qui a montré que la reine d'abeille sécrétait deux phéromones bien distinctes (inhibition et reconnaissance), ce qui semble être vraisemblablement le cas chez les fourmis de feu. Enfin certains aspects quantitatifs peuvent aussi influencer les résultats et il en a été tenu compte lors des essais en utilisant des reines de physogastrie équivalente.

Partie du corps de la reine	Nbre moyen de jours avec reine	pour la déalation contrôle	ES	dl	P
Reine fondatrice					
- corps entier	9.9	1.4	1.39	9	0.001
- tête & thorax	2.6	1.2	0.37	9	0.01
- abdomen	8.0	1.2	0.93	9	0.001
Reine étrangère					
- corps entier	5.6	1.3	0.94	9	0.01
Reine "lavée"					
- corps entier	1.3	1.2	0.17	9	NS

test de t.

Tableau 1.

Effacité du corps (ou partie) de la reine dans le contrôle de la déalation chez les sexués femelles vierges matures. Chaque unité d'essai consiste en 2 cm³ d'ouvrières, 0.5 cm³ de couvain et 2 femelles vierges ailées. On tient compte pour la déalation du temps mis par la première femelle vierge. Il y a 3 unités de contrôle pour chaque expérience (d'après FLETCHER et BLUM, 1981 b).

Deux avantages majeurs apparaissent lors de l'emploi de ce type d'essai biologique: 1. la déalation se produit ou ne se produit pas; 2. les résultats s'obtiennent en trois jours en moyenne, ce qui est très rapide lorsque l'on teste une phéromone modificatrice.

Il convient encore d'aborder ici un aspect concernant les femelles vierges ayant perdu leurs ailes. Il est facile d'obtenir ce type d'individus en retirant la reine fondatrice pendant quelques jours d'une société possédant des sexués ailés, on assiste alors assez rapidement à la perte des ailes chez un certain nombre de sexués qui se mettent à pondre (FLETCHER et BLUM, 1981 a). Ces individus sont attractifs pour les ouvrières, et il a pu être montré, par l'emploi du test avec la grille simple ou la double grille, que ces sexués désailés produisaient une phéromone inhibitrice similaire à celle produite par la reine fondatrice. Si l'on suit le devenir de ces colonies sans reine fondatrice, après quelques jours, les ouvrières se mettent à exécuter ces sexués désailés, ce qui peut durer plusieurs semaines, jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'un ou parfois deux sexués désailés (appelé sexué de remplacement). Comme ces individus sont proches génétiquement (produits au sein de la même colonie, par une même reine, les populations utilisées étant monogynes), il est difficilement pensable que les ouvrières les exécutent sur la base d'odeurs différentes. Par conséquent les hypothèses suivantes peuvent être proposées:

- la quantité de la phéromone de la reine circulant dans la colonie est maintenue à un niveau optimum, et toute modification cause une réaction de la part des ouvrières qui tendent à restaurer l'équilibre.
- la présence d'individus reproductivement actifs dans une colonie originellement monogyne élève la quantité de la phéromone à un niveau supérieur au niveau de tolérance pour

les ouvrières, ce qui rend ces dernières agressives.

Les reines sont reconnues au moyen de phéromones secrétées seulement par les individus reproducteurs (*effet qualitatif*). La production de la phéromone de chaque reine est positivement corrélée avec son niveau d'activité reproductrice; comme la production d'oeufs, qui va permettre une reconnaissance de la part des ouvrières (*effet quantitatif*). La sélection des reines pour leur exécution par les ouvrières est basée sur leur position dans la hiérarchie de la phéromone, les plus "pauvres" étant attaquées les premières, la plus productive restant intacte.

En résumé, un des facteurs réglant la monogynie chez les fourmis pourrait être lié à un effet quantitatif de phéromones sur les ouvrières. L'idée d'un effet phéromonal d'ordre quantitatif dans les sociétés d'insectes sociaux n'est pas nouvelle. Ainsi certains travaux ont porté sur le déficit en phéromone de reine agissant sur le comportement des ouvrières. Un exemple classique est l'élevage de sexués de remplacement chez les abeilles orphelines, en réponse à la déprivation de la phéromone de la reine, ceci étant un cas extrême.

Pour revenir à cet effet quantitatif chez les fourmis, si la production de la phéromone est liée à la fécondité, la production d'oeufs de chaque reine dans les sociétés doit être substantiellement réduite par rapport aux reines des sociétés monogynes. Une telle relation a pu être mise en évidence chez *S. invicta* (FLETCHER et al., 1980) et existe aussi chez d'autres insectes sociaux (MICHENER, 1964).

Actuellement les problèmes suivants sont en cours d'étude ou sous presse: facteurs influençant la déalation chez les sexués femelles vierges, bases phéromonales de l'exécution des reines par les ouvrières et enfin les oeufs produits par les différents types de sexués.

En ce qui concerne les facteurs influençant la déala-tion chez les sexués femelles vierges, nous avons pu montrer que les femelles vierges ailées matures, en présence d'ouvrières et de couvain, perdaient beaucoup plus facilement et beaucoup plus rapidement leurs ailes que des sexués femelles vierges isolés. Les recherches entreprises cherchent à connaître la nature du stimulus ainsi que son action.

Grâce à la maniabilité remarquable des colonies de fourmis de feu au laboratoire, nous sommes capables après un orphelinage de 2 à 3 jours d'introduire une reine étrangère qui est, dans environ 9 cas sur 10, acceptée par les ouvrières. Cette particularité nous a permis une série d'expériences servant à savoir sur quelles bases les ouvrières exécutaient une reine, lorsqu'elles sont placées devant un choix comme par exemple reine fondatrice - reine étrangère, reine physogastre - reine non physogastre etc... Nous avons pu montrer qu'après 12 jours passés en compagnie d'une reine étrangère et placées devant le fait de choisir leur propre mère ou cette reine étrangère, dont elles connaissent l'odeur, les ouvrières exécutaient leurs propres mères. Cette expérience démontre l'existence d'un facteur de reconnaissance comme nous l'avions senti précédemment. Bien évidemment lorsque l'on introduit une reine étrangère dans une société possédant sa propre reine fondatrice, les ouvrières exécutent la reine étrangère.

Enfin en ce qui concerne les oeufs produits par les différents types de sexués (reine, reine physogastre, sexué de remplacement, femelle vierge ailée etc...), une petite partie a déjà été présentée récemment (CHERIX et FLETCHER, 1982) relative aux oeufs des reines fondatrices. Ce problème d'apparence secondaire, prend toute son importance lorsque l'on sait qu'il existe une corrélation positive entre le nombre d'oeufs pondus par unité de temps (taux de ponte) et la taille des oeufs (FLETCHER et al., en prép.). Ceci est d'autant plus im-

portant vu que non seulement les sexués de remplacement pondent, mais que VOSS (1981) a montré que les sexués femelles vierges ailés pondent même en présence de la reine, ce qui est le cas chez *Pheidole pallidula* (PASSERA, 1978). Par ce moyen il semble que l'on soit en mesure de caractériser l'état physiologique de chaque type de sexués.

Pour conclure, il semble que les fourmis de feu se prêtent remarquablement bien aux investigations liées à notre problème de base qui est l'existence d'une phéromone modificatrice de type inhibiteur, son mode d'action, sa structure; ce qui devrait nous permettre de comprendre toujours mieux la régulation sociale.

Bibliographie

- CHERIX, D. and FLETCHER, D. J. C., 1982. The eggs of founding queens of the imported fire ant. *Proc. IXth Int. Congr. IUSSI*, Boulder (Co) p. 249.
- FLETCHER, D. J. C., BLUM, M. S., WHITT, T. V., TEMPLE, N., 1980. Monogyny and polygyny in the fire ant, *Solenopsis invicta* BUREN. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 73: 658-661.
- FLETCHER, D. J. C. and BLUM, M. S., 1981a. Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science* 212: 73-75.
- FLETCHER, D. J. C. and BLUM, M. S., 1981b. A bioassay technique for an inhibitory primer pheromone of the fire ant *Solenopsis invicta* BUREN. *J. Georgia Entomol. Soc.* 16: 352-356.
- LOFGREN, C. S. BANKS, W. A. and GLANCEY, B. M., 1975. Biology and control of imported fire ants. *Ann. Rev. Entomol.* 20: 1-30.
- MICHENER, C. D., 1964. Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. *Ins. Soc.* 11: 317-341.

- PASSERA, L., 1978. Une nouvelle catégorie d'oeufs alimentaires: les oeufs alimentaires émis par les reines vierges de *Pheidole pallidula* (Nyl.) *Ins. Soc.* 25:117-126.
- PASSERA, L., 1980. La fonction inhibitrice des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* LATR.: rôle des phéromones. *Ins. Soc.* 27: 212-225.
- SIMPSON, J., 1979. The existence and physical properties of pheromones by which worker honeybees recognize queens. *J. Apic. Res.* 18: 233-249.
- TSCHINKEL, W. R. and HOWARD, D. F., 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol* 3: 297-310.
- VOSS, S. H., 1981. Trophic egg production in virgin fire ant queens. *J. Georgia Entomol. Soc.* 16: 437-440.

ACTIVITÉ EXTERIEURE ET TRANSPORT MUTUEL
ENTRE DEUX NIDS DE *Cataglyphis iberica*
EMERY (HYM.FORMICIDAE)

ANDRES DE HARO

Universidad Autónoma de Barcelona
Facultad de Ciencias
Departamento de Zoología
Bellaterra-Barcelona
España

Mots-clés: Fourmis, activité extérieure, transport mutuel,
Cataglyphis iberica, socioéthologie.

RESUMEN

Se hace un estudio de la actividad exterior y transporte mütuo de dos nidos de la hormiga *Cataglyphis iberica*, situados a una distancia de 10m entre ellos. Hay una gran sincronización en la abertura y cierre de los dos nidos y también una correlación positiva entre las actividades de los diversos días de cada nido, así como entre los dos nidos. En todos los casos el coeficiente de seguridad es del 99% o 98%.

La actividad exterior tiene una duración de 7 horas, con un máximo al mediodía. El 73% de esta actividad se realiza en 3 horas, durante las temperaturas más altas a la sombra.

El análisis de la varianza muestra que la actividad distinta de los diversos días de cada mes y las actividades de Agosto y Julio en los dos nidos, no es significativa.

El transporte mútuo se realiza durante todo el día, pero el máximo observado coincide con la máxima actividad externa, de 12 h a 14 h. Estadísticamente, el transporte mútuo está en relación con la actividad de recolección.

La especie se muestra como una especialista de la explotación del hábitat en la zona de altas temperaturas, tal vez para evitar la competición interespecífica.

SUMMARY

During 3 days in August 1981 and 3 other days in July 1982, a study has been done about the foraging activity and mutual transport between two nests of the ant C.iberica, at 10 m of one another. There is great synchronism in the aperture and closing of the nests. There is also great positive correlation between the activities of the different days of the two nests, with a coefficient of security of 99% or 98%.

Analysis of variance shows that different activities of the days of each month and the activities of August and July in the two nests, is not significative.

The foraging activity has a duration of 7 h, with a maximum at noon. The 73% of the external activity is realised in 3 hours, during the highest temperatures in the shade.

Mutual transport is realised all over the day, but the greater one is in coincidence with the maxima external activity, between 12 h and 14 h. Statistically, intensity of mutual transport is in relation with the activity of collec-

tion of food.

The species seems a specialist in the exploitation of the habitat in the zone of higher temperatures, perhaps for avoiding interspecific competition.

INTRODUCTION

Suivant l'étude de l'éthologie sociale de la fourmi C.iberica, on a étudié le transport mutuel entre deux nids et ses relations avec l'activité extérieure. L'espèce semble monogyme. Cagniant (1979) a trouvé aussi une seule reine dans les nids de C.cursor.

L'étude a été faite deux années successives pendant des jours ensoleillés, trois jours au mois d'Août 1981 et trois autres au mois de Juillet 1982.

On a compté le nombre de fourmis pourvoyeuses qui entraient et sortaient des deux nids, pendant 5 minutes chaque demie-heure (ce qui fait le sixième du temps total).

On a pris aussi la température à l'ombre et l'humidité relative.

L'activité est donnée en pourcentage du total observé pendant la journée. Beaucoup d'ouvrières qui pénètrent dans le nid ne portent rien à la bouche, et on suppose qu'elles transportent des substances liquides. D'autres portent des insectes et des semences.

Les sorties rapides, avec des arrêts d'orientation, sont

des sorties d'approvisionnement. Nous avons observé des ouvrières qui sortaient de telle sorte en transportant des déchets d'insectes, les abandonner quelques 70 cm- 3m plus loin et s'éloigner dans la direction des pourvoyeuses.

Des courtes sorties et entrées en relation avec l'ouverture ou le nettoyage du nid, n'ont pas été prises en considération.

Les déchets du nid sont laissés aussi pendant le soir près des ouvertures secondaires ou bien à l'entrée de l'ouverture principale pendant la fermeture.

On a pris aussi l'activité de transport mutuel représenté par des ouvrières qui pénètrent dans un nid en portant par les mandibules une autre ouvrière, qui est tenue immobile la face ventrale de son corps vers le haut, en contact avec la face ventrale de la transporteuse, selon la façon des *Formicinae*. Dans le 40% de cas, contrôlés, les deux fourmis étaient sorties de l'autre nid.

Les deux nids, C et B, sont situés à 10 m de distance l'un de l'autre, sur un chemin argileux au bord d'un champ de vigne, à Tarragone, chemin très fréquenté par des véhicules à moteur. L'orientation du chemin est NE-SW.

1. SORTIES ET ENTREES D'OUVRIERES POURVOYEUSES

Dans le Tableau 1, on peut voir le nombre total de fourmis qui sortent et entrent pendant chacun des 6 jours d'observation.

AOÛT 1981						JUILLET 1982						MOYENNES			
20		24		25		26		28		29		VIII-1981		VII-1982	
C	B	C	B	C	B	C	B	C	B	C	B	C	B	C	B
93	218	74	213	129	241	123	311	119	208	134	203	98,6	224,0	125,3	240,6

Tableau 1. Nombre total de fourmis qui sortent et entrent des deux nids, C et B, pendant chaque jour d'observation. Dates prises pendant 5 minutes chaque demie-heure.

Le nid B est deux fois plus peuplé que le nid C. L'activité pendant le mois d'Août 1981 se maintient identique à celle de Juillet 1982, pour chaque nid. L'analyse de la variance montre que l'activité différente, des divers jours de chaque mois et les activités d'Août, et Juillet, dans les deux nids, n'ont pas de signification.

L'activité plus élevée du nid B est significative ($p < 0,01$), il est le plus peuplé (le double). Ce nid est connu depuis 1979 tandis que le nid C fût fondé en 1980. On estime de 1000 fourmis la population du nid B.

Il y a une corrélation élevée entre les activités des divers jours de chaque nid, ainsi que pour les activités des deux nids. Cette corrélation se maintient aussi entre Juillet et Août. Dans tous le cas le coefficient de sécurité est de 99% ou bien 98% ($p < 0,01$ ou bien $p < 0,02$).

Le transport mutuel a lieu pendant tout le jour, quoique concentré de 12 h à 14 h.

L'activité des deux nids se caractérise par la synchronisation, les sorties d'approvisionnement commencent en Juillet et en Août à neuf heures, heure solaire. Les entrées finissent de 16 h à 16 h 30 mn.

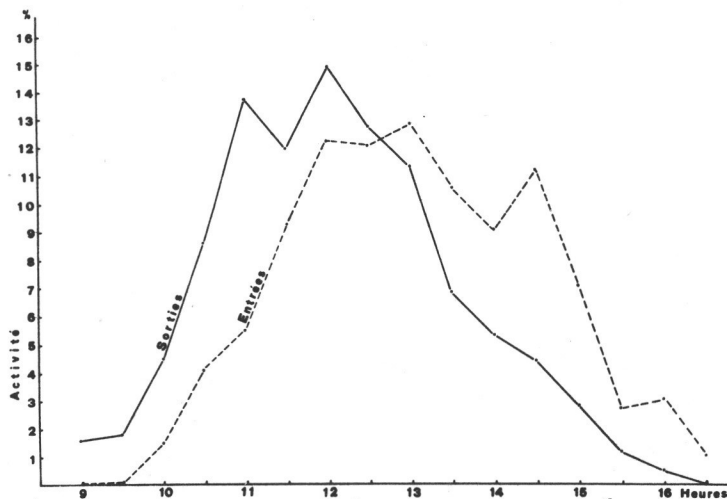


Fig. 1. Polygones de fréquences des sorties et entrées des deux nids, en pourcentage total de chaque jour (Voir tableau 5 et 6)

Les ouvertures des deux nids ont lieu de 8 h 30mn à 9 h, avec des prospections sporadiques aux alentours des nids. Les dernières entrées accompagnent la fermeture du nid, avec des fragments d'insectes ou de petits cailloux.

Nous avons représenté l'activité moyenne des deux nids pendant les 6 jours d'observation, avec 12 données comme maximum (quand les deux nids étaient ouverts), pour l'obtention de cette moyenne.

Dans le Tableau 5, 6 et 7, les valeurs moyennes sont données en pourcentages du total observé chaque jour. L'intervalle de confiance a été obtenu dans tous les cas avec un coefficient de sécurité de 95%. Avec la moyenne plus l'intervalle de confiance = M, ou donne aussi, E.T. = erreur typique; S = déviation typique et C.V. = coefficient de variation.

La Fig.1 nous montre comment les sorties augmentent rapidement avec le temps. Le fait que les entrées commencent bientôt pourrait avoir une action dynamogène sur les sorties.

Le maximum des sorties est à 11 h et à 12 h, tandis que le maximum des entrées est à 12 h et à 13 h. Le troisième sommet des entrées du soir représente la grande entrée " fin de journée".

Le 80% des sorties se réalise en 3 heures, entre 10h30mn et 13 h 30mn. Les 77% des entrées sont aussi réalisés dans le même temps, entre 11 h 30mn et 14 h 30mn. Il y a une grande concentration dans le temps de l'activité de récolte, à différence de C.bicolor (Harkness, 1979).

2. ACTIVITÉ TOTALE EXTÉRIEURE ET TEMPÉRATURE

Le maximum d'entrées et sorties à lieu à midi est c'est un polygone assez régulier, avec un autre sommet qui correspond aux entrées une heure avant la fermeture, (Fig.2).

On doit faire observer le temps relativement court, 7 heures, dédié à l'activité externe et la concentration de cette activité en trois heures, de 11 h à 14 h, dans lesquelles a

lieu le 73% de toute l'activité.

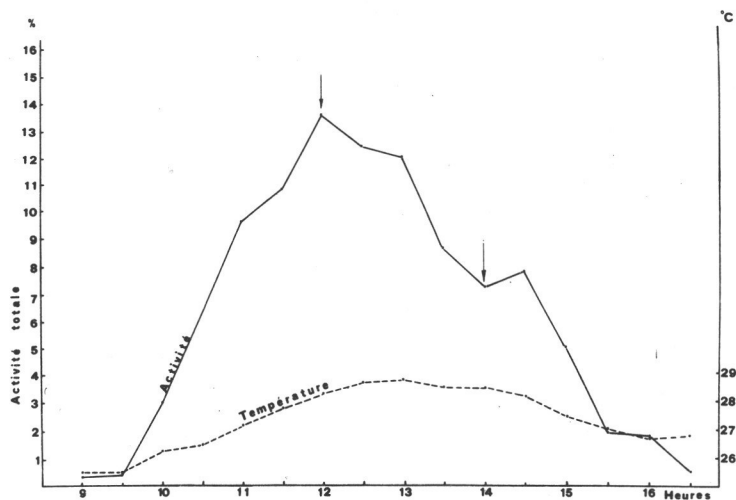


Fig.2. Polygones de fréquences de l'activité totale des deux nids et température à l'ombre. (Voir Tableau 7 et 8). L'espace entre les flèches montre les heures de transport mutuel maximum (le 78% du total). (Voir tableau 3).

Dans ces trois heures ont lieu les plus hautes températures à l'ombre, (Fig.2 et Tableau 8).

Il y a une haute corrélation entre activité et température à l'ombre (Tableau 2).

Sorties	Entrées	Activité totale
$r = 0,86225$	$r = 0,85364$	$r = 0,90984$
$n = 15$	$n = 13$	$n = 16$
$p < 0,01$	$p < 0,01$	$p < 0,01$

Tableau 2. Coefficients de corrélation entre activité et température à l'ombre

3. TRANSPORT MUTUEL

Le transport mutuel a été déjà décrit (De Haro, 1981) et se montre différent à celui décrit par Harkness (1977) chez *C. bicolor*. Il se présente tout le long de la journée (Tableau 3), quoique le maximum observé correspond aux moments de baisse de l'activité totale, mais aux alentours des entrées de récolte les plus élevées et des plus hautes températures. Entre 12h et 14h se réalise le 78% du transport observé, (Fig.2).

L'activité du nid B représente le 67,5% de l'activité totale des deux nids. En Août et Juillet le transport vers le nid B est le 72% du total et le reste vers le C. Le χ^2 ne donne pas significative la différence des pourcentages: le taux du transport mutuel est en relation avec le taux de l'activité totale, le 1,74% de cette-ci.

Nous croyons que la présence d'un ciel découvert, par son influence sur la température du sol et éventuellement sur l'orientation, a une influence sur l'initiation, maintient de

l'activité et aussi sur le transport mutuel.

	AOÛT 1981						JUILLET 1982					
	20		24		25		26		28		29	
	C	B	C	B	C	B	C	B	C	B	C	B
10:30	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
11h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11:30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12h	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	-
12:30	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1
13h	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-
13:30	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
14h	-	-	1	-	1	-	-	-	-	2	-	-
14:30	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15h	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
15:30	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau 3. Transport mutuel d'entrée dans chaque nid, observé pendant 5 minutes chaque période de demie-heure (Voir Fig.2).

Cette influence peut s'étendre sur la même ouverture du nid.

La présente étude de 6 jours a été faite sous un ciel découvert et avec des températures élevées.

Le 30 Juillet 1982, après une nuit de pluie, au matin le ciel était découvert et la température fraîche. Jusqu'à 10 heures (heure solaire), le nid ne fût pas ouvert. Nous devons dire que le nid B fût ouvert par une autre bouche, sous un caillou, à 5 cm de la bouche antérieure, au dècouvert. Le Tableau 4 nous montre l'activite très faible de ce jour à

midi et la fermeture du nid sous un ciel complètement couvert à 13 heures. Il n'a pas eu aucun transport.

ACTIVITÉ TOTALE LE 30 JUILLET 1982					
Heure	t°C	H.R. %	Ciel	Nid C	Nid B
9h	24	84	 Découvert	Fermé	Fermé
9:30	25	82	 	Fermé	Fermé
10h	26	84	 Cumulus	Initiation ouverture	Initiation ouverture
10:30	26	80	 Cumulus et cirrus	Ouverture	Ouverture
11h	26	80	 Cumulus et cirrus	Exploration	Exploration
11:30	26	81	 Cumulus nimbus	2	3
12h	27	79	 	1	8
12:30	27	78	 	0	3
13h	25	80	 Couvert	Fermé	Fermeture
13:30	24	82	 	Fermé	Fermé

Tableau 4. Activité des deux nids pendant un jour de ciel nuageux, puis totalement couvert, après une nuit de pluie.

Le 20 Août 1982, le ciel au matin était complètement couvert avec des nimbus et resta ainsi tout le jour, avec une température maxima de 27°C et 84% H.R. Les deux nids sont restés fermés tout le jour. La nuit il plut fortement.

La faible ou nulle activité de ces deux jours avec une température maxima de 27°C à l'ombre, favorable à l'activité normale, semble indiquer l'importance de la température du sol.

Sorties	M ± I.C.	E.T.	S	C.V.		M ± I.C.	E.T.	S	C.V.
9h. n=9	0,5755 0,73066	0,31630	0,94891	1,6485	13h n=12	11,3316 2,53495	1,15225	3,99151	0,3522
9h30mn n=12	0,7945 0,65925	0,299966	1,03806	1,3064	13h30mn n=12	6,8255 2,25731	1,02605	3,55434	0,5207
10h. n=12	4,4672 1,78358	0,81072	2,80842	0,6286	14h. n=12	5,3388 1,25877	0,57216	1,98205	0,3712
10h30mn n=12	8,6251 3,96077	1,80035	6,23660	0,7230	14h30mn n=12	4,4394 2,52664	1,14847	3,97843	0,8961
11h. n=12	13,7332 3,81274	1,73306	6,00351	0,4371	15h. n=12	2,8034 1,70925	0,77693	2,69137	0,9600
11h30mn n=12	11,9458 3,89975	1,77261	6,14052	0,5140	15h30mn n=12	1,1508 1,09962	0,49983	1,73146	1,5045
12h. n=12	14,9458 3,18430	1,44741	5,01398	0,3354	16h. n=8	0,5169 0,81077	0,34354	0,97169	1,8797
12h30mn n=12	12,7399 2,06462	0,93846	3,25093	2,06462	16h30mn n=2	0 0	0	0	0

Tableau 5. Valeurs moyennes des sorties des deux nids, en pourcentage du total observé chaque jour (Voir Fig.1).

Entrées	M ± I.C.	E.T.	S	C.V.		M ± I.C.	E.T.	S	C.V.
9 h.	O	O	O	O	13h.	12,8334 ± 3,69454	1,40661	4,87264	
n=9					n=12				O,3796
9h30mn.	O,0868 ± 0,19097	O,0868	O,30071	3,4641	13h30mn	10,4797 ± 2,81761	1,28073	4,43659	O,4233
n=12					n=12				
10h.	1,4953 ± 0,82595	O,37543	1,30054	O,8697	14h.	9,0288 ± 1,53827	O,69921	2,42215	O,2682
n=12					n=12				
10h30mn.	4,0502 ± 2,67966	1,21802	4,21937	1,0417	14h30mn	11,1376 ± 3,00748	1,36703	4,73555	O,4251
n=12					n=12				
11h.	5,5069 ± 2,04106	O,92775	3,21384	O,5835	15h.	6,9690 ± 3,02616	1,37552	4,76497	O,6837
n=12					n=12				
11h30mn	9,2876 ± 3,79693	1,72587	5,97861	O,6437	15h30mn	2,7083 ± 0,94244	O,42838	1,48396	O,5479
n=12					n=12				
12h.	12,2265 ± 3,20756	1,45798	5,05061	O,4130	16h.	2,9990 ± 2,01575	O,85413	2,41585	O,8055
n=12					n=8				
12h30mn	12,0246 ± 1,86856	O,84934	2,94221	O,2446	16h30mn	O,9934 ± 12,6261	O,9934	1,40487	1,4142
n=12					n=2				

Tableau 6. Valeurs moyennes des entrées des deux nids, en pourcentage du total observé chaque jour (Voir Fig.1).

Activité

totale	M ± I.C.	E.T.	S	C.V.		M ± I.C.	E.T.	S	C.V.
9h.	0,2854 ± 0,36550	0,15822	0,47468	1,6631	13h	11,9715 ± 1,94592	0,88450	3,06403	0,2559
n=9					n=12				
9h30mn	0,4407 ± 0,32154	0,14615	0,50629	1,1486	13h30mn	8,5816 ± 1,96462	0,89301	3,09348	0,3604
n=12					n=12				
10h.	2,9781 ± 0,99790	0,45359	1,57130	0,5276	14h.	7,1843 ± 1,21929	0,55422	1,91989	0,2672
n=12					n=12				
10h.20mn	6,3077 ± 2,99061	1,35937	4,70900	0,7465	14h30mn	7,8252 ± 2,04509	0,92959	3,22019	0,4115
n=12					n=12				
11h.	9,5581 ± 2,59223	1,17828	4,08171	0,4270	15h.	4,9533 ± 2,02606	0,92093	3,19022	0,6440
n=12					n=12				
11h30mn	10,7504 ± 2,96608	1,34822	4,67038	0,4344	15h30mn	1,9280 ± 0,86080	0,39127	1,35541	0,7030
n=12					n=12				
12h.	13,5827 ± 2,81896	1,28134	4,43871	0,3265	16h.	1,7967 ± 1,23812	0,52462	1,48387	0,8258
n=12					n=8				
12h30mn	12,3947 ± 1,59346	0,72430	2,50905	0,2024	16h30mn	0,4823 ± 6,13003	0,48230	0,68207	1,4142
n=12					n=2				

Tableau 7. Valeurs moyennes d'activité totale des deux nids, en pourcentage du total observé chaque jour (Voir Fig.2).

	M ± I.C.	E.T.	S	C.V.		M ± I.C.	E.T.	S	C.V.
9 h	25,5 ± 1,28	0,50	1,22	0,05	13h	28,8 ± 0,79	0,31	0,75	0,03
9h30mn	25,5 ± 1,28	0,50	1,22	0,05	13h30mn	28,5 ± 1,28	0,50	1,22	0,04
10h	26,3 ± 1,58	0,61	1,51	0,06	14h	28,5 ± 1,59	0,62	1,52	0,05
11h.	27,2 ± 1,39	0,54	1,33	0,05	15h	27,5 ± 1,72	0,67	1,64	0,06
11h30mn	27,8 ± 1,54	0,60	1,47	0,05	15h30mn	27,0 ± 1,48	0,58	1,41	0,05
12h	28,3 ± 1,27	0,49	1,21	0,04	16h	26,7 ± 1,08	0,42	1,03	0,04
12h30mn	28,7 ± 1,27	0,49	1,21	0,04	16h30mn	26,8 ± 2,00	0,63	1,26	0,05

Tableau 8. Températures moyennes pendant les 6 jours d'observation. Coefficient de sécurité du 95% pour l'intervalle de confiance (Voir Fig.2).

BIBLIOGRAPHIE

HARKNESS, R.D. 1977. The carrying of ants (*Cataglyphis bicolor* Fab.) by others of the same nest. *J.Zool. Lond.*, 183: 419-430.

" 1979. Duration and lengths of foraging paths of *Cataglyphis bicolor* (F) (Hym. Formicidae). *Entomol. Month. Magaz.*, 115: 1-9.

CAGNIANT, H. 1979. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonsc. (Hym. Form). *Insectes Sociaux*, 26(1): 51-60.

DE HARO, A. 1981. Valeur adaptative de la monogynie chez les sociétés de *Cataglyphis iberica*. *Bull.Sect. Fr. U.I.E.I.S.*, 80-82.

L'EXPLOITATION DES RESSOURCES CHEZ LES
FOURMIS: UN JEU DE HASARD ET D'AMPLIFICATION

J.L.DENEUBOURG⁺, M.PARRO*, J.M.PASTEELS[°], J.C.VERHAEGHE[°]
et P.H. CHAMPAGNE*

SERVICE DE CHIMIE PHYSIQUE II (+)
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE ET CELLULAIRE (*, °)
UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES
1050 BRUXELLES (Belgique)

Mots-clés: communications, recrutement alimentaire, comportement probaliste, modèle mathématique

Résumé.

Deux améliorations sont apportées au modèle logistique décrivant le recrutement alimentaire chez les fourmis (équation 1). La première décrit le flux d'arrivée des ouvrières en fonction de leur probabilité de suivre une piste de concentration donnée (équation 4). La seconde précise la distribution des fourmis égarées (équation 5). Ces équations sont soit déduites de données expérimentales (4) soit confrontées à celles-ci (5).

Summary.

Two improvements are brought to the logistic model describing food recruitment in ants (equation 1). The first describes the flow of ants to the food source as a function of the concentration in trail pheromone (equation 4). The second specifies the distribution of the ants which have lost the trail (equation 5). Relations 4 and 5 were either deduced from experimental data (4), or compared to observed distribution (5).

(*) bénéficient d'un mandat I.R.S.I.A.

1. INTRODUCTION.

Il est bien établi actuellement qu'au niveau individuel, les fourmis présentent un comportement largement probabiliste. Malgré cela, des structures caractéristiques de l'espèce, se développent à l'échelle de la société. Le comportement constructeur des insectes sociaux est un exemple typique de cette dualité : (BRUINSMA (1979); CHAUVIN (1982); DENEUBOURG (1977); GRASSE (1967). Il est probable que le bruit dont l'intensité varie d'une espèce à l'autre, joue un rôle fondamental dans l'organisation de la société et possède une valeur adaptative: PASTEELS (1980) ; PASTEELS et al. (1982). Les labyrinthes présentés à la fig. 1 vont nous permettre de montrer, que la question de la valeur adaptative du comportement probabiliste se pose déjà au niveau individuel. Soit une fourmi au comportement déterministe qui applique les règles suivantes : tourner une fois à gauche, deux fois à droite et ainsi de suite ; faire demi-tour si un cul de sac est rencontré et recommencer la séquence précédente. Cette fourmi sortira rapidement du labyrinthe A mais restera prisonnière à tout jamais du labyrinthe B. Au contraire, une fourmi au comportement "stochastique" qui choisit son chemin au hasard finira toujours par sortir de n'importe quel labyrinthe.

Cet exemple montre que le comportement déterministe est capable du meilleur ou du pire selon le milieu, tandis que le comportement aléatoire peut être vu comme une réponse à l'imprévisibilité.

Un concept fondamental est cependant absent de cet exemple : l'amplification, PRIGOGINE et NICOLIS (1977). Celle-ci permet l'exploitation rapide d'une découverte mais se heurte aux erreurs dans la communication qui, elles, assurent à la société un flux d'innovations susceptibles d'être à leur tour amplifiées. Nous discutons ici la génèse et le rôle des erreurs dans le recrutement alimentaire. BARONI URBANI (1979); DE BRUYN (1977); MABELIS (1979); VERHAEGHE et DENEUBOURG (soumis à la publication) ont proposé pour sa description (ou pour celle du recrutement de déménagement) l'équation logistique qui donne de bons ajustements notamment dans le cas d'une source isolée :

$$\dot{X} = a X(N - X) - b X \quad (1)$$

où X est la population participant au recrutement, N le nombre potentiel pouvant y participer, a et b sont respectivement le taux de recrutement et le taux de retour au nid.

Nous présentons ici les éléments d'un modèle reposant sur les mêmes bases que l'équation logistique mais qui rend mieux compte des différentes étapes du recrutement et possède des propriétés que ne présente pas la logistique. Celle-ci en particulier ne tient pas compte des fourmis "égarées" explorant l'aire de récolte, ni du renforcement progressif de la piste. Dans ce nouveau modèle, le flux de fourmis atteignant la source Φ_a est proportionnel à Φ_s , le flux de fourmis quittant le nid, et à la probabilité de ne pas perdre la piste entre le nid et la source. Nous allons déterminer cette

probabilité qui varie énormément d'une espèce à l'autre : VERHAEGHE et al. (1980); VERHAEGHE (1982).

2. LA PROBABILITE DE QUITTER LA PISTE.

La distribution des distances parcourues par les fourmis sur une piste artificielle a été mesurée pour trois espèces : PASTEELS et VERHAEGHE (1974) pour Myrmica rubra ; VERHAEGHE (1982) pour Tetramorium impurum ; CHAMPAGNE (résultats non publiés) pour Tapinoma erraticum. Le nombre de fourmis quittant la piste après avoir parcouru une distance r est donné par :

$$\frac{dZ}{dr} = - K(r) Z(r) \quad (2)$$

où $Z(r)$ est le nombre de fourmis toujours sur la piste après avoir parcouru une distance r et $K(r)$ mesure la probabilité de quitter la piste à cette distance. La distribution des distances parcourues obtenues à partir des données expérimentales sont des exponentielles. K est l'inverse de la distance moyenne parcourue et est indépendant de la distance parcourue. (voir Tableau pour les valeurs de K)

La dépendance de K vis-à-vis de la concentration C n'a pu encore être déterminé avec certitude mais une dépendance de type puissance semble la plus satisfaisante.

$$K \propto C^{-\epsilon} \quad (3)$$

Nous écrirons pour ϕ_a

$$\phi_a = X(N - E - X) e^{-K(C)L} \quad (4)$$

où L est la distance nid-source, E le nombre de fourmis perdues et $X(N - E - X)$ est égal à ϕ_s .

Certaines fourmis égarées peuvent aussi atteindre la source ou en découvrir de nouvelles. Nous allons discuter maintenant la distribution des égarées autour de la piste.

3. DISTRIBUTION DES FOURMIS AUTOUR DE LA PISTE.

Un ensemble d'événement déterminent la distribution spatiale des fourmis (fig. 2). Nous avons retenu les hypothèses suivantes pour calculer celle-ci : (a) Ayant quitté la piste (parallèle à l'axe y) les fourmis en gardent la direction générale. Ceci n'est valable que peu de temps après le départ de la piste ; (b) perpendiculairement à celle-ci (axe x) elles exécutent une promenade aléatoire. D le coefficient de diffusion qui la caractérise est égale à $\frac{p^2 v}{2}$ où p est une mesure de la distance parcourue sans changer de direction et v la vitesse des fourmis. Compte-tenu de ces hypothèses, la distribution des égarées en régime de stationnarité ou quasi-stationnarité (recrutement variant lentement) s'écrit :

$$E(x,y) = k e^{-kx} \int_0^x \frac{e^{ku}}{\left(\frac{4\pi Du}{v}\right)^{1/2}} e^{\frac{-vy^2}{4Du}} du \quad (5)$$

En comparant les moments de la distribution théorique et ceux de la distribution expérimentale donnée à la figure 2, on trouve que $K = 0.134$, $p = 1.6$ cm pour une distance nid-source de 7,5 cm donne une concordance satisfaisante. De plus l'équation (5) apporte déjà une information intéressante pour une situation multisource. Il existe une valeur de K qui va maximiser les rencontres entre fourmis égarées et sources

adjacentes. Ce K optimal est fonction de L, D et des distances entre sources.

4. DISCUSSION

Par rapport au modèle logistique (équation 1), les équation (4) et (5) décrivent respectivement le flux d'arrivée des ouvrières à la source en fonction de la concentration en phéromone le long de la piste et la distribution des ouvrières perdues. Ces améliorations du modèle sont particulièrement perceptibles dans une système à plusieurs sources de nourriture. L'exploitation de celles-ci pose des problèmes contradictoires : un recrutement précis permet l'exploitation rapide d'une source connue, par contre une dispersion des ouvrières augmente les chances de nouvelles découvertes. Il existe en théorie lors d'un recrutement vers des sources agrégées un niveau de bruit optimal qui minimise les temps d'exploitation: PASTEELS et al. (1982); DENEUBOURG, PASTEELS et VERHAEGHE (soumis pour publication).

Dans ce travail nous précisons la distribution et la proportion des fourmis perdues et nous montrons que celles-ci ne sont pas de simples constantes caractéristiques de l'espèce mais dépendent de la concentration en phéromone de piste. Ceci implique une plus grande dispersion des fourmis au début du recrutement et augmente ainsi les chances de découvertes à ce moment, ce qui paraît être un avantage évident pour la société. De plus étant capable de moduler le dépôt de phéromone de piste en fonction des circonstances : HANGARTNER (1970),

les fourmis doivent être capables d'ajuster leur recrutement et leur dispersion en fonction des caractéristiques des sources découvertes. La variation du seuil de détection de la phéromone doit conduire au même résultat. M. PARRO (1981) a montré qu'une société de Tetramorium impurum exploite préférentiellement une source plus concentrée de sucre même si celle-ci est découverte au cours de l'exploitation d'une autre moins concentrée. Il sera décrit ailleurs le comportement de sociétés en présence de plusieurs sources tant expérimentalement que théoriquement, ceci à l'aide d'un modèle basé sur les équations (4) et (5).

Lorsque l'exploitation porte sur des sources agrégées, intuitivement la dispersion optimale des insectes recrutés doit être plus grande si l'agrégat est proche du nid. Ceci semble réalisé chez Tetramorium impurum : la découverte des graines dispersées proches du nid semble déclencher une simple excitation (recrutement sans information directionnelle) : G. Joosens (communication personnelle), par contre des graines tombées de touffes de graminées situées à plus de 3 m du nid déclenche un recrutement directionnel : ROISIN (1982). Ceci n'est pas sans rappeler le passage chez l'abeille d'une danse en rond (non directionnelle) pour des sources proches à une danse en 8 (directionnelle) pour des sources lointaines : VON FRISCH (1967). Ceci peut être une adaptation à l'exploitation de sources temporaires souvent agrégées (fleurs de plantes herbacées).

Enfin, il n'est pas exclus que les recrutements en tandem,

groupe et masse des fourmis soient également un moyen de varier la précision de la communication et une adaptation écologique. La distribution, la taille et le degré de permanence des sources de nourriture ne sont pas les seuls paramètres influençant l'efficacité du recrutement. La population, la biomasse et le polymorphisme d'une colonie en sont d'autres qui seront analysés ultérieurement.

REFERENCES

- BARONI-URBANI C., 1979, - L'Ecologie des fourmis : problèmes et perspectives. C.R. U.I.E.I.S., Lausanne: 1-15.
- BRUINSMA O.H., - An analysis of the building behaviour of the termite Macrotermes subhyalinus. Ph. D. Landbouwhogeschool, Wageningen.
- CHAUVIN R., 1982 - Les Sociétés Animales - P.U.F. Paris.
- DE BRUYN G.J., 1977 - A Comparative study of recruitment in ants, 8th Intern. Congress U.I.S.S.I., Wageningen : 292-293.
- DENEUBOURG J-L., 1977 - Application de l'ordre par fluctuations à la description de certaines étapes de la construction du nid chez les termites. Insectes sociaux 24(2) : 117-130.
- FRISCH (VON) K., 1967 - The dance language and orientation of bees (tr. Chadwick) - Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- GRASSE P.P., 1967 - Nouvelles expériences sur le termite de Müller (Macrotermes Müller) et considérations sur la

- théorie de la stigmergie. Insectes Soc. 6 : 41-83.
- HANGARTNER W., 1970 - Structure and variability of the individual odor trail in Solenopsis geminata Fabr , Experientia 26 : 111-120.
- MABELIS A.A., 1979, Nest splitting by the red wood ant (Formica polyctena), Neth. J. of Zool. 29(1) : 109-125.
- NICOLIS G. and PRIGOGINE I., 1977 - Self-organization in Non-equilibrium Systems, Wiley, New York.
- PARRO M., 1981 - Valeur adaptative du comportement probabiliste lors du recrutement alimentaire chez Tetramorium impurum (Hym. Formicidae) Mem. de Lic. U.L.B.
- PASTEELS J.M., 1980 - Données récentes et perspectives dans l'étude des communications chimiques chez les insectes sociaux - Biol. ecol. mediter. 7 : 137-142.
- PASTEELS J.M. et VERHAEGHE J.C., 1974 - Dosage biologique de la phéromone de piste chez les fourrageuses et les reines de Myrmica rubra, Insectes Soc. 21 : 167-180.
- PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C. and DENEUBOURG J.L., 1982 - The adaptative value of probabilistic behavior during food recruitment in ants : experimental and theoretical approaches - The Biology of Social Insects. Proc. of the 9th Congress of I.U.S.S.I., Boulder Col.
- ROISIN Y., 1982 - Eco-ethologie de l'approvisionnement du nid chez les Tetramorium belges (Hym. Formicidae) Mem. de Lic. U.L.B.
- VERHAEGHE J.C., 1982 - Food Recruitment in Tetramorium impurum

(Hym. Formicidae), Insectes Soc. 29(1) : 67-85.

VERHAEGHE J.C, CHAMPAGNE P. et PASTEELS J.M., 1980 - Le recrutement alimentaire chez Tapinoma erraticum, Biol. Ecol. Mediter. 7 : 167-168.

Tableau.

concentration	M. Rubra	T. erraticum	T. impurum
1.	0.0321		
0.2		0.0883	
0.1	0.0469	0.0704	0.0169
0.05		0.2228	
0.033			0.0744
0.02		0.3092	
0.01	0.0904	0.3891	
0.005		0.5854	
0.0033			0.1567
0.001	0.2834	0.6172	0.3981
0	0.4863	0.4523	0.7821

Concentration : glande/piste. Pour *Myrmica* et *Tetramorium* : gl.à poison, pour *Tapinoma* : gl.sternale. K en cm⁻¹.

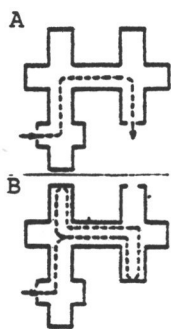


Figure 1

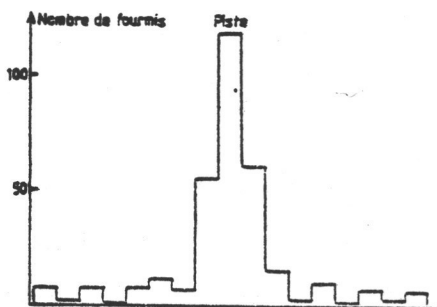


Figure 2

(D'après les données de M. Parro)

LE COMPORTEMENT D'OUVRIÈRES DE *Cataglyphis cursor*
INTRODUITES DANS UNE COLONIE ÉTRANGÈRE
DE LA MÊME ESPÈCE (HYMENOPTÈRES FORMICIDAE).

A. LENOIR, MM. ISINGRINI, M. NOWBAHARI
ERA 885, Villetaneuse et Laboratoire de
Psychophysiologie
Faculté des Sciences, Parc de Grandmont
37200 TOURS, France

Mots-clés: Fourmis, *Cataglyphis*, sociobiologie, soins
au couvain.

Résumé : Des ouvrières de *Cataglyphis cursor* introduites le jour de leur naissance dans une colonie étrangère ne suivent pas le même profil ontogénétique que les témoins, restés dans leur colonie, et ont tendance à soigner moins le couvain non apparenté de la colonie d'adoption.

Summary : New-born workers of *Cataglyphis cursor* introduced in a foreign colony present a different behavioural ontogenesis compared with controls reared in their own colony, and they spent less time to care non related brood of the adoption colony.

Depuis la publication du livre de WILSON "Sociobiology" en 1975, la théorie sociobiologique énoncée à partir du modèle de HAMILTON (1964) connaît une vogue considérable. On rappellera que chez les Hyménoptères, le mâle est haploïde et les ouvrières ont plus de gènes en commun avec leurs soeurs qu'avec leurs propres filles éventuelles. Dans une optique de valeur sélective globale ou "inclusive fitness" l'ouvrière pourrait avoir davantage intérêt à s'occuper de ses soeurs. Les tentatives de validation de ce modèle ont été jusqu'à présent de deux ordres, elles ont porté sur les associations polygynes chez les Guêpes (WEST, 1969) et le sex-ratio des fourmilières (TRIVERS et HARE, 1976). On pourra se reporter à la revue de PRATTE et GERVET (1980) pour une analyse critique de ces travaux dont les résultats vont globalement dans le sens du modèle. On a décidé d'aborder le problème de la sociobiologie avec la fourmi *Cataglyphis cursor*, car c'est une espèce qui peut se reproduire par parthénogénèse thélytoque (CAGNIANT, 1973 ; SUZZONI et CAGNIANT, 1975). On peut ainsi obtenir des colonies de composition génétique variable : colonies parthénogénétique colonies normales et colonies comportant des individus adoptés provenant d'une colonie étrangère. On présentera ici les premiers résultats concernant ce dernier type de colonie ; avec comme hypothèse qu'une ouvrière introduite dans une colonie étrangère aura un comportement "altruiste" moins important envers des individus non apparentés.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été réalisé durant l'été 1981 avec deux colonies élevées en fourmillière artificielle, comportant une reine, environ 150 ouvrières et du couvain en quantité importante. Les fourmis nouveau-nées sont marquées avec une pastille numérotée, collée sur l'abdomen et sont réparties en deux groupes : un groupe témoin de 18 fourmis réintroduites dans leur colonie d'origine, un groupe expérimental de 26 fourmis introduites dans une colonie étrangère. Chaque ouvrière a été suivie pendant 3 semaines avec des observations journalières par périodes de 5 minutes pendant lesquelles toutes les activités étaient notées et chronométrées. Les observations ont commencé le lendemain de l'éclosion pour éviter les risques de perturbation liés au marquage.

Les comportements ont été regroupés en 5 catégories : 1) L'inactivité. On a différencié sous cette rubrique l'immobilité en groupe et l'immobilité en groupe sur le couvain ; Les jeunes fourmis ne sont que très exceptionnellement isolées ; 2) les déplacements dans le nid ; 3) les relations entre adultes : contacts antennaires, trophallaxies et léchages interindividuels ; 4) les autotoilettages ; 5) les soins au couvain : léchages et transports, régurgitations, dons de fragments de proies. Les chiffres sont présentés en pourcentages car le nombre de relevés n'est pas le même pour toutes les fourmis. Pour chaque groupe la médiane a été calculée et les comparaisons entre groupes effectuées avec le test U de Mann-Whitney.

RESULTATS

1) Jeunes fourmis du 2° au 5° jour (fig. 1)

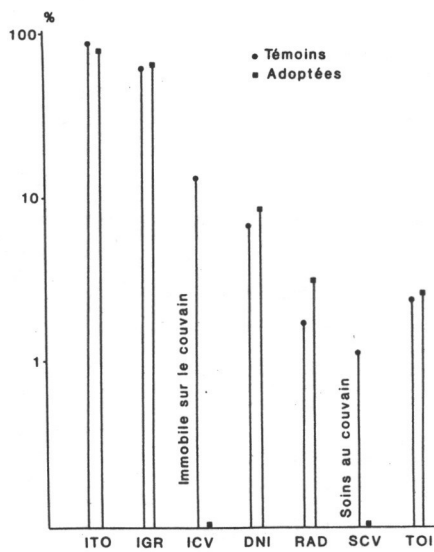


Fig. 1 : Temps (en %) consacré aux diverses activités chez les fourmis du 2° au 5° jour.

La jeune fourmi passe 75 à 80% de son temps immobile (ITO) et en amas, regroupant plusieurs dizaines d'individus (IGR). Il n'y a pas de différence entre les témoins et les adoptées. On observe une différence très significative pour le temps passé sur le couvain : 15% pour le témoins, et 0 pour les adoptées ($P = .002$). Les déplacements (DNI), les relations entre adultes (RAD) et les toilettages (TOI) représentent 2 à 3%, dans les deux groupes (pas de différences significatives). On trouve une différence dans les soins au couvain (SCV) : 82% des témoins s'occupent un peu du couvain contre 35% des adoptées qui ont une médiane nulle ($P = .02$). On observe donc chez des fourmis introduites le

jour de leur naissance dans une colonie étrangère une perturbation très marquée dans les relations vis-à-vis du couvain de cette colonie.

2) Evolution en fonction de l'âge

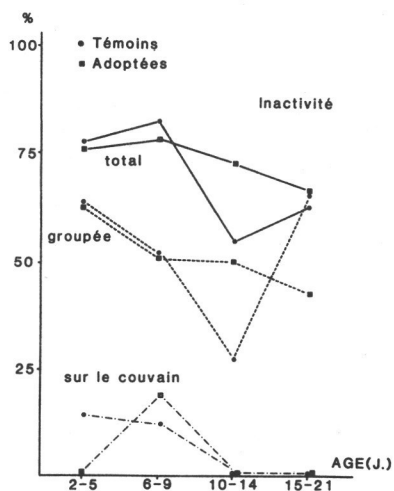


Fig. 2 : Evolution du temps (en %) d'inactivité : totale, en groupe et sur le couvain.

Le temps est découpé en périodes arbitraires de 5 jours : 2^e au 5^{ème} jour, 6^e au 9^e, 10^e au 14^e et à partir du 15^e jour. La figure 2 montre toutes les périodes d'inactivité. On observe chez les témoins un creux pour l'inactivité totale suivi d'un retour à un niveau plus élevé (55 puis 71%). Ce phénomène ne se retrouve pas chez les adoptées (73 puis 65% du 10^e au 14^e j, $P = .07$). Cette augmentation d'activité des témoins correspond à une baisse du temps d'immobilité en groupe (fig. 2 : 27% chez les témoins, 51% chez les adoptées, $P = .05$).

Pour le temps de contact avec le couvain (Fig. 2) on retrouve la différence signalée précédemment, ensuite elle disparaît. Il est intéressant de noter que l'ontogénèse des *Cataglyphis cursor* comporte une période de contacts avec le couvain, qui dure environ une dizaine de jours. Les 10 premiers jours de la vie imaginaire pourraient être très importants dans les phénomènes de socialisation, en particulier la reconnaissance de l'odeur des larves.

La courbe des déplacements montre chez les témoins un pic qui n'existe pas chez les adoptées (Fig. 3 : 20% et 8% ; $P = .03$). L'augmentation d'activité des témoins correspond donc surtout à une augmentation de l'activité locomotrice.

On observe aussi les différences dans les relations entre adultes, surtout après le 10^e jour (Fig. 3). A partir du 15^e jour elles deviennent significative : 2,9% chez les adoptées, 0,85% chez les témoins ($P = .04$). Les toilettes individuels ne sont pas représentés car ils se situent toujours autour de 2 à 4%. Pour les soins au couvain (Fig. 4), à partir du 6^e jour les chiffres sont très voisins mais le niveau médian des adoptées est toujours inférieur à celui des témoins.

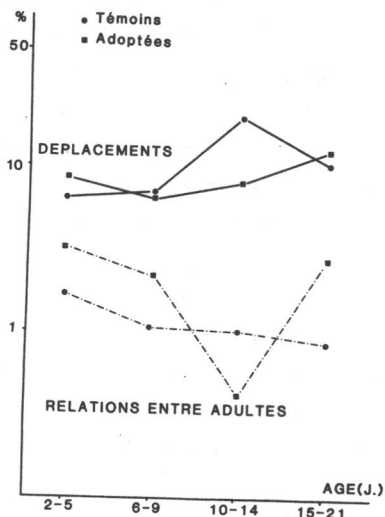


Fig. 3 : Evolution du temps (en %) consacré aux déplacements et aux relations entre adultes.

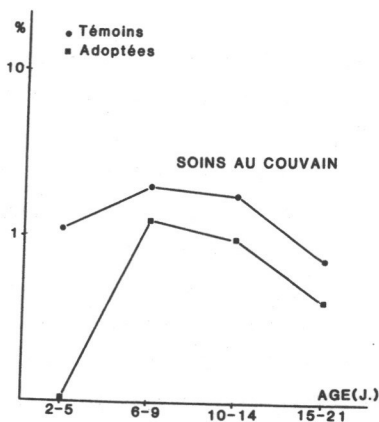


Fig. 4 : Evolution du temps (en %) consacré aux soins au couvain.

DISCUSSION

Le comportement des jeunes *Cataglyphis* est caractérisé par l'importance très grande des périodes d'inactivité qui se passent en partie sur le couvain pendant les 10 premiers jours. L'intégration dans la colonie d'ouvrières nouveau-nées étrangères ne pose aucun problème, pourtant une analyse fine du comportement montre que les individus transplantés ne suivent pas exactement le même profil ontogénétique que les témoins, et ont tendance à s'occuper moins du couvain étranger non apparenté.

La reconnaissance de la parentèle est l'un des problèmes centraux de la sociobiologie. Les travaux dans ce domaine sont encore peu nombreux chez les insectes sociaux. GREENBERG (1979) a croisé des *Lasius* pour obtenir 12 niveaux de parenté : étrangères, cousines, nièces, soeurs etc ... Il a testé les ouvrières individuellement à l'entrée d'un nid qui est obturée par une gardienne, et observé une relation linéaire positive entre le degré de parenté des 2 abeilles et le pourcentage d'entrées dans le nid. Les gardiennes acceptent, sans expérience préalable plus facilement l'entrée d'une abeille proche parente que d'une abeille de parenté éloignée. KUKUK et coll. (1977) avaient réalisé des nids comportant des ouvrières de colonies différentes et montré que les ouvrières apprennent à reconnaître

leurs congénères après l'émergence, ou par conditionnement larvaire, bien que les abeilles de colonies hétérogènes sur le plan génétique reconnaissent leur nid avec plus de difficultés. Pour HÖLDOBLER et MICHENER (1980) il existerait chez *Lasioglossum* des odeurs génétiquement contrôlées, mais les réponses à ces odeurs seraient apprises, comme le montrent les colonies mixtes. Chez les *Apis* GETZ et SMITH (1982) ont obtenu par insémination artificielle des ruches peuplées de 2 variétés aisément reconnaissables. Ils se sont aperçus que les abeilles avaient un comportement différent envers les larves et soignaient moins les larves de l'autre souche. PFENNING et coll. (1982) ont isolé des ouvrières de *Polistes fuscatus* à leur naissance pendant 20 jours. Les Guêpes ont été testées par groupe de 3 : 2 soeurs et une étrangère. Les auteurs ont montré par une étude de la tolérance spatiale qu'il existait une discrimination entre soeur et non soeur sans expérience préalable, et que cette discrimination diminuait progressivement avec les interactions qui surviennent entre les individus. Tous les résultats convergent donc vers le fait qu'il y a une certaine reconnaissance des individus apparentés. On peut l'expliquer soit par une programmation génétique, soit par un apprentissage de la reconnaissance d'odeurs durant les premiers jours de la vie imaginaire ou pendant la vie larvaire. On sait que les premiers jours permettent des phénomènes d'empreinte (JAISSON, 1975) ou d'induction environnementale (JAISSON, 1980). Les premières heures sont certainement fondamentales (LE ROUX, 1980 ; MOREL, 1982). Pour notre part nous avons récemment introduit des larves dans un nid étranger, privé de ses propres larves, et observé qu'en situation de choix les ouvrières nées à partir de ces larves préféraient soigner leurs soeurs. Ces résultats préliminaires pourraient s'expliquer simplement par un apprentissage larvaire avec persistance de l'information au cours de la métamorphose.

BIBLIOGRAPHIE

- 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, 277 : 2197 - 2198.

- GETZ W.M., SMITH K., 1982.- Patrilineal group Dynamics in the Honeybee *Apis mellifera*. In "Biology of Social Insects", Ed. M.D. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans, Westview Press, Boulder Colorado, p 406.
- GREENBERG L., 1979.- Genetic component of Bee Odor in kin Recognition. *Science*, 206 : 1095 - 1097.
- HAMILTON W.D., 1964.- The genetical theory of social behaviour. *Journ. Theor. Biol.*, 7 : 1 - 52.
- HOLLOBLER B., MICHENER C.D., 1980.- Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In "Evolution of Social Behavior : Hypotheses and Empirical Tests". Ed. H. Markl, Dahlem Konferenzen 1980, Weinheim : Verlag Chemie GmbH : 35 - 58.
- JAISSON P., 1975.- L'imprégnation dans l'ontogénèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Forst.). *Behaviour* 52, 1 - 37.
- JAISSON P., 1980.- Environmental preference induced experimentally in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Nature*, 286 : 388 - 389.
- KUKUK P.F., BREED M.D., SOBTI A., BELL W.J., 1977.- The Contributions of Kindship and Conditioning to Nest Recognition and Colony Member Recognition in a Primitively Eusocial Bee, *Lasioglossum zephyrum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2 : 319 - 327.
- 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.). *Biol. Ecol. Médit.*, 7 : 203 - 204.
- MOREL L., 1982.- Mise en place des processus de reconnaissance entre ouvrières d'une société de Fourmis. C.R. Congrès S.F. UIEIS, Barcelone 1982, à paraître.
- PFENNING D.W., REEVE H.K., SHELLMAN J.S., 1982.- A learned component of sibling discrimination in workers of *Polistes fuscatus*. In "The Biology of Social Insects". Ed. M.D. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans, Westview Press, Boulder Colorado, p 332.
- PRATTE M., GERVET J., 1980.- Le modèle sociobiologique, ses conditions de validité dans le cas des sociétés d'Hyménoptères. *Ann. Biol.*, 29 : 163 - 201.

- SUZZONI J.P., CAGNIANT H., 1975.- Etude histologique des voies génitales chez l'ouvrière et la reine de *Cataglyphis cursor* Fonsc. (Hymenoptère Formicidae, Formicinae). Arguments en faveur d'une parthénogénèse thélytoque chez cette espèce. *Insectes sociaux*, 22 : 83 - 92.
- TRIVERS R.L., HARE H., 1976.- Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, 191 : 249 - 263.
- WEST EBERHARD M.J., 1969.- The social biology of polystine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 140 : 1 - 101.
- WILSON E.O., 1975.- Sociobiology : the new synthesis. *Harvard University Press* : 698 p.

Remerciements : Nous sommes très reconnaissants à P. JAISSON , responsable de l'ERA 885 pour sa collaboration dans la mise au point des protocoles expérimentaux et la discussion des résultats.

PRIVATION SENSORIELLE (ANTENNECTOMIE) ET
INTERRELATION CHEZ 3 ESPÈCES DE FOURMIS
(*Tapinoma erraticum*, *Myrmica laevinodis*,
Myrmica ruginodis).

MADELEINE MEUDEC; ANNE MARIE LE ROUX; GUY LE ROUX

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie
Faculté des Sciences
Parc de Grandmont - 37200 TOURS - France

Mots-clés: Antennectomie, interrelations, suppléance,
fourmis.

Résumé : Après antennectomie, l'ouvrière a un comportement variable suivant que sa congénère est elle-même opérée ou non, et des différences spécifiques apparaissent. Progressivement un phénomène de suppléance tactile se produit, inhibant chez les *Myrmica* l'agressivité de l'ouvrière opérée.

Les indices de proximité et la fréquence des comportements d'apaisement montrent une recherche des congénères qui s'effectuent suivant des modes différents chez les trois espèces.

Abstract : When antennectomized, operated workers present a different behavioural repertory according to its congener has been operated or not ; interspecific differences are observed. Progressively, a tactile compensation phenomena takes place, inhibiting operated Myrmicinae workers aggressivity. The proximity index and pacifying behaviour frequency shows a congeneric approach which present quantitative differences among the three species.

L'analyse fine du comportement moteur permet d'apprécier, dans une certaine mesure, la réaction de l'individu à son environnement physique et social.

Des fourmis d'espèces différentes ont dans des conditions identiques un comportement variable tant par les actes moteurs exprimés que par la durée ou la fréquence de ces actes. Ceci traduit un système d'intégration spécifique. La perception de l'environnement peut être d'abord chimique mais également tactile et parfois vibratoire ou visuelle. Nous avons essayé de voir si les interrelations entre congénères pouvaient être traduites en terme de "densité d'échanges", ceux-ci étant exprimés sur le plan du comportement moteur. Une analyse précise des comportements, comparable à celles réalisées par WALLIS (1962) sur *Formica fusca* ou de DEVROEY et PASTEELS (1978) sur *Myrmica rubra* a été faite.

Or nous savons que le rôle des antennes dans les interrelations est primordial et double : elles servent de récepteur à la plupart des messages olfactifs (revue citée par DUMPERT(1981)) et d'émetteur pour un grand nombre de signaux tactiles (LENOIR, MOREL, BONAVITA ; Toulouse 1981). Nous avons donc étudié l'influence de la privation d'antennes sur l'apparition de différents indices comportementaux.

Des ablations d'antennes sur les fourmis ont été réalisées dès 1901 par A. FIELDE chez *Aphaenogaster fulvum*. Elle observe une relation entre le comportement de la fourmi opérée et le niveau de la section ; de plus elle note une très grande irritabilité des ouvrières pendant les 15 jours qui suivent l'opération puis un retour à une "réactivité" normale. C'est la dimension ontogénétique du rôle des antennes qui a surtout jusqu' alors été prise en considération.

JAISSON effectua en 1969 des sections d'antennes chez *Myrmica laevinodis* : le comportement de receveuse des jeunes ouvrières est perturbé lors des échanges alimentaires. FRESNEAU (1979) montre que des ouvrières de *Formica polyctena*, jeunes, privées d'antennes conservent indistinctement des cocons homospécifiques et hétérospécifiques contrairement à leurs congénères intactes.

Chez les Abeilles, PAIN et coll. (1978) montrent que la privation des 4 articles distaux des antennes perturbe le comportement de receveuse d'ouvrières d'âge indéterminé (mais pas celui d'ouvrières de 4 jours). Ces expériences soulignent que l'apprentissage des messages émis ou reçus au niveau de ces organes varie avec l'espèce et la nature des informations échangées.

Effectuant des sections d'antennes chez *Myrmica laevinodis*, *Myrmica ruginodis* et *Tapinoma erraticum* (MEUDEEC, LE ROUX G., LE ROUX A.M., 1980) nous avons observé que sur des ouvrières âgées l'agressivité induite par l'antennectomie subit une périodicité annuelle, atteignant un maximum en Juin et un minimum aux approches de l'hivernation. De plus cette agressivité est diminuée par la présence de congénères intactes. Nous pensons préciser par une analyse éthologique cette variation de la réactivité individuelle.

MATERIEL et METHODES

Les fourmis sont prélevées au hasard dans une colonie en élevage au laboratoire depuis un mois. L'antennectomie est effectuée, sous binoculaire, entre le 2^e et 3^e article du funicule, afin de préserver l'organe de Johnston, l'ouvrière étant endormie au CO₂. Les fourmis sont testées 2 à 2 dans un tube de 5 cm de long et 1 cm de diamètre avec abreuvoir, miel et fermé par un coton.

Chaque test dure 10 minutes.

Pour chacune des 3 espèces *Myrmica laevinodis*, *Myrmica ruginodis* et *Tapinoma erraticum*, les groupes expérimentaux suivants ont été réalisés :

- groupe témoin : 1 ♂ intacte + 1 ♂ intacte
- groupe expérimental 1 : 1 ♂ intacte + 1 ♂ opérée
- groupe expérimental 2 : 1 ♂ opérée + 1 ♂ opérée

La mise en présence a lieu dès que l'ouvrière opérée est capable de locomotion. Le 1er test commence alors ; les 2^e et 3^e ont lieu respectivement 6 heures et 24 heures après le premier, les animaux restant ensemble.

Le nombre de couples testés dépend de la mortalité, 10 couples devant être observés au 3^e test. Seul ces survivants seront étudiés ici, mais une analyse ultérieure comparera leur comportement avec celui des individus morts pendant les premières heures de coprésence. Les activités suivantes ont été répertoriées en activités individuelles et interindividuelles. La

validité d'un tel classement restant toutefois discutable.

Actes individuels

- Inactif (I dans le diagramme de la figure 1)
- Sursauts (ST)
- Déplacements (D)
- Triturage du coton (TC)
- Autotoilettage (T)
- Mandibules ouvertes, animal seul
- Prise de nourriture
- Stridulation

Actes interindividuels (se produisent lors d'une rencontre)

- Contact : les animaux se touchant au cours d'un déplacement (C)
- "Antennation" ou "Pseudoantennation" pour les ouvrières opérées : orientation vers le congénère et toucher avec l'antenne ou le scape (A)
- Léchage (L)
- Mandibules ouvertes (M)
- Saisies (S)
- Flexion du gastre
- Recul (L)

Arbitrairement nous avons regroupé les actes interindividuels en actes amicaux ("antennation", léchage) et agressifs (Mandibules ouvertes, saisies, flexion du gastre).

Des indices de proximité, que nous définissons plus loin ont également été relevés à titre indicatif. Ils posent le problème de la communication à distance. Nous avons étudié les transitions comportementales pour un seul individu et non les transitions entre les activités des 2 fourmis. En effet, il nous a semblé hasardeux dans un premier temps de distinguer ce qui était signal et ce qui était réponse de l'un ou l'autre des animaux en présence. En effet, un grand nombre de signaux notamment olfactifs ne sont pas repérables par l'observateur. L'individu est donc considéré comme réagissant à son environnement, le congénère -opéré ou non- faisant partie de ce dernier.

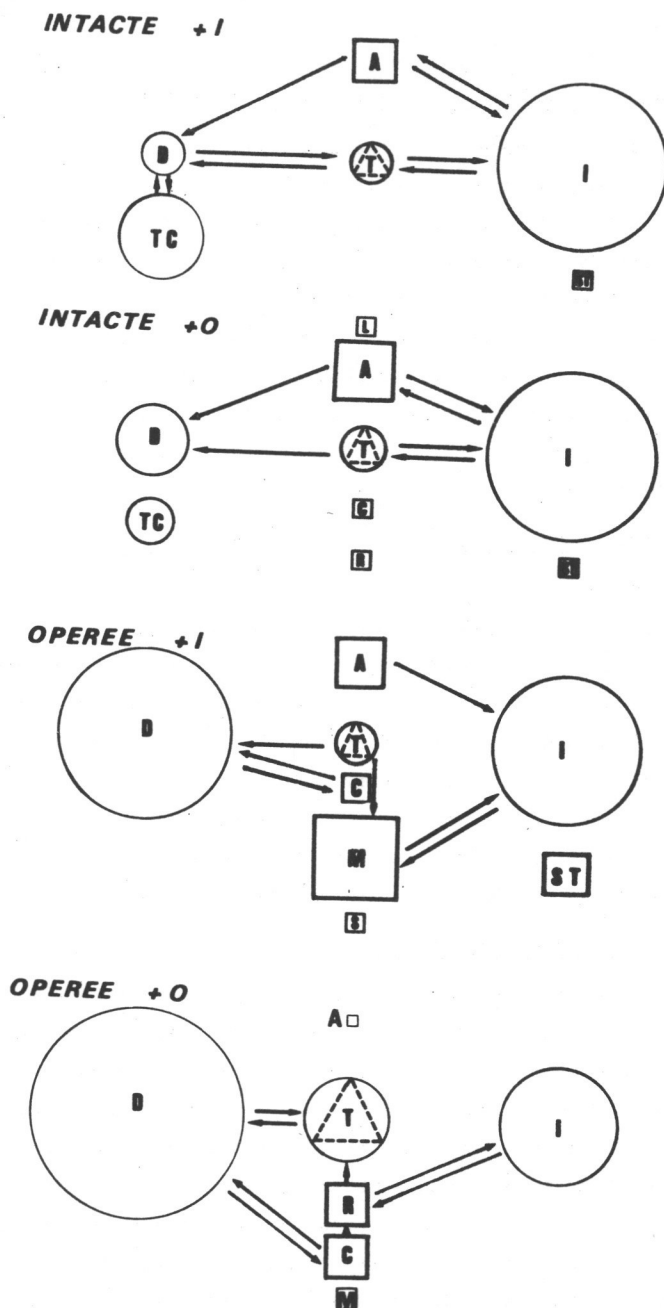


Figure 1 - Diagramme séquentiel du comportement moyen d'une *Tapinoma erraticum* au 3^e test. Légende dans le texte.

fréquences relatives conditionnelles > 0,30

RESULTATS

1 - Diagramme séquentiel pour *Tapinoma erraticum* au 3^e test

La figure 1 fait apparaître les résultats suivants : Une ouvrière intacte a un comportement d'attraction vers la congénère qu'elle soit intacte ou opérée. Une ouvrière opérée a, au 3^e test, un comportement qui varie avec la nature de sa congénère. Lorsqu'elle est avec une ouvrière intacte, l'ouvrière sans antenne a un comportement ambivalent avec des ouvertures de mandibules et des "pseudoantennations". Lorsqu'elle est avec une ouvrière opérée, elle présente de nombreux reculs. On peut remarquer que les déplacements et les toilettes sont plus importants chez les opérés, l'immobilité étant plus importante chez les ouvrières intactes qui, par ailleurs, triturent le coton.

2 - Evolution du 1^e au 3^e test lors des rencontres chez *Tapinoma erraticum*

Le Tableau I nous permet de préciser le comportement des ouvrières lors des interactions observées. On y voit que les ouvrières opérées présentent, lorsqu'elles sont avec une ouvrière intacte, un comportement d'apaisement (léchages et "pseudoantennations") qui semble croître du 1^e au 3^e test alors que leur comportement agressif (morsures et saisies) décroît. L'activité des ouvrières intactes, -qu'elles soient en présence d'ouvrières intactes ou opérées- est intense au 1^e test mais décroît régulièrement. Quant au groupe d'ouvrières opérées, l'activité y est très faible.

3 - Comparaison entre les 3 espèces

Tout d'abord il faut noter une absence de reculs tant chez *Myrmica laevinodis* que *M. ruginodis*. De plus, si le comportement des ouvrières de *Myrmica* opérées en présence de congénères intactes ressemble beaucoup à celui de *Tapinoma erraticum* dans la même situation, lorsqu'elles sont en présence d'une congénère opérée, leur comportement varie radicalement de celui de *Tapinoma*. En effet dans ce cas on observe un niveau d'agressivité élevé chez les deux espèces (surtout *M. ruginodis* avec de violents accrochages). Ceci se rapproche des résultats des auteurs anciens qui observent également une variation selon les familles, les *Formicines* et *Dolichoderi-*nes antennectomisées n'étant pas agressives entre elles (FOREL), les *Myrmicines* l'étant (FIELDE). Nous avons également observé que l'agressivité des *Myrmicines* va décroître au cours des tests (très rapidement chez

Tableau I

Evolution du comportement lors des rencontres (1^e test, 2^e test, 3^e test).

	<u>Comportements "agressifs"</u>				<u>Comportements "amicaux"</u>			
<i>Tapinoma erraticum</i>								
opérée (+opérée)	0,05	0,3	0,3		0,1	0	0	
opérée + intacte								
opérée	3,1	3,6	1,3		0,3	0,7	1,3	
intacte	0	0	0		3,4	2,3	0,6	
intacte (+intacte)	0	0	0		5,2	3,7	1	P*
<i>Myrmica laevinodis</i>								
opérée (+opérée)	1,65	1,45	0,8		0,6	1,2	3	P*
opérée + intacte								
opérée	2,3	1,5	0,5	P*	0,2	1,7	1	
intacte	0,1	0,2	0,1		1,1	3	0,8	P*
intacte (+intacte)	0,15	0,1	0,05		4,7	2,6	3,7	P*
<i>Myrmica ruginodis</i>								
opérée (+opérée)	2,6	0,5	0,1	P*	0,7	0,4	0,1	P*
opérée + intacte								
opérée	3,2	0,6	0,6	P*	0,3	0,2	0,4	
intacte	0	0	0		0,7	1,3	1,1	
intacte (+intacte)	0,2	0	0		2,4	0,7	0,8	P*

P* sign < 0.05 au test de Friedman

M. ruginodis) avec apparition de comportements "amicaux" surtout chez *M. laevinodis*.

On peut donc remarquer que si la privation sensorielle provoque des effets voisins chez les 2 espèces de *Myrmica* ici étudiées, des différences en intensité et en fréquence d'actes comportementaux apparaissent nettement.

Nous avons également relevé le nombre de stridulations émises par les *Myrmica*. Ce sont les animaux opérés dont le niveau d'activité est important qui strident fréquemment -et ceci surtout lors des morsures- mais il n'apparaît pas de différence interspécifique.

4 - Coefficient d'Interaction

Pour *Tapinoma erraticum*, les rencontres entre ouvrières opérées sont brèves (environ 2 secondes) et leur nombre va croissant. Nous appelons "rencontre" un ensemble continu d'interactions observables. Les rencontres avec les ouvrières intactes sont en moyenne plus longues car des léchages longs s'intercalent parfois avec des interactions brèves. L'observation sommaire de la proximité des 2 individus immobiles est un indice intéressant qui montre une recherche de présence des individus intacts et une tolérance des opérés pour les intactes. (Tableau II)

Pour les *Myrmica*, chez les ouvrières opérées, le nombre et la durée des rencontres sont très nettement supérieurs à ceux de *Tapinoma*. Ceci est d'ailleurs beaucoup plus marqué chez *Myrmica laevinodis*, les animaux se déplaçant beaucoup -indice de proximité très faible ou nul- et se rencontrant souvent.

Quant aux *Myrmica ruginodis*, il faut remarquer -après leur activité au 1^e test- que le nombre de rencontre chute très rapidement -corrélativement- et ceci en opposition avec les *Myrmica laevinodis* -l'indice de proximité devient important, dénotant une tendance très marquée au groupement des individus de cette espèce.

Ces résultats concordent avec nos études antérieures et avec les observations faites dans la nature. Les nids de *Myrmica ruginodis* -moins nombreux- sont en effet moins diffus que ceux de *Myrmica laevinodis* qui couvrent en général des surfaces bien plus importantes.

Tableau II
Interattraction

	Durée moyenne d'une rencontre (seconde)			Indice de proximité:IP (Σ pour les 10 tubes)		
	Moyenne (Fréquence ; Ecart-type)					
	1 ^e test	2 ^e test	3 ^e test	1 ^e test	2 ^e test	3 ^e test
<i>Tapinoma erraticum</i>						
1 opérée + 1 opérée	2 (4 ; 0)	2,7 (10;1,1)	2,2 (26;0,6)	0	0	3
1 opérée + 1 intacte	8,4 (46;17,5)	10,7 (39;33,1)	3,8 (25;1,57)	11	12	7
1 intacte + 1 intacte	12,7 (56;25,4)	5 (52;8,28)	10,7 (14;21,7)	16	14	14
<i>Myrmica laevinodis</i>						
1 opérée + 1 opérée	10,7 (26;29,5)	9,8 (54;36,8)	8 (60;62)	1	2	3
1 opérée + 1 intacte	3,6 (34;3,7)	2,6 (64;2,1)	6,9 (16;16,9)	0	0	1
1 intacte + 1 intacte	3,2 (91;7,8)	2,6 (55;4,4)	4,4 (81;9,6)	1	0	5
<i>Myrmica ruginodis</i>						
1 opérée + 1 opérée	5,5 (47;10,3)	3,4 (26;3,2)	2 (11;0)	1	4	1
1 opérée + 1 intacte	4,9 (35;5,9)	3 (22;3,2)	9,3 (19;20,3)	0	2	13
1 intacte + 1 intacte	2,6 (71;3)	3,5 (22,7)	5,4 (20;15,2)	0	10	17

I.P.=temps pendant le-
quel les ouvrières
sont proches l'une de
l'autre (>2mm).

tps<1minute I.P. = 0

1'<tps<5' I.P. = 1

5'<tps<10' I.P. = 2

DISCUSSION

Les systèmes de perception de l'environnement social sont multicanaux et il existe en général une combinaison entre les signaux tactiles et les autres types de signaux. De plus, ils dépendent du contexte et il se produit des phénomènes de renforcement ou de suppléance.

L'ouvrière reconnaît habituellement l'odeur de sa colonie ce qui inhibe en général son agressivité. L'ablation des antennes produit dans un premier temps une levée de l'inhibition et l'ouvrière opérée aura tendance à attaquer toute ouvrière rencontrée qui ne se dérobe pas. Notons toutefois que cette agressivité n'est pas massive, ni identique pour tous les individus. Les manifestations de non reconnaissance du congénère en tant que tel sont très variées : elles vont de l'indifférence à la fuite ou à l'attaque. Chaque individu semble d'ailleurs présenter un profil comportemental qui lui est propre, ce que nous préciserons dans une analyse plus approfondie de nos résultats.

Il faut également indiquer que les manifestations comportementales entre 2 individus isolés sont très différentes de celles pouvant exister dans un groupe important. En effet les phénomènes d'alarme et de recrutement provenant des individus les plus sensibles abaissant le seuil d'excitabilité de tous les individus groupés qui présenteront alors plus d'actes agressifs pour un stimulus équivalent. (A.M. LE ROUX et G. LE ROUX, travail en cours). Ce phénomène pourrait être plus intense chez *Myrmica ruginodis* (monogyne) que chez *M. laevinodis* (polygyne).

Il nous faut surtout souligner l'évolution du comportement des ouvrières antennectomisées : progressivement un phénomène de suppléance se produit et les signaux tactiles provenant de sa congénère intacte suffiront à inhiber l'agressivité de l'ouvrière opérée.

BIBLIOGRAPHIE

- BONAVITA-COUGOURDAN A., 1981.- Analyse des communications antennaires chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. Réunion scientifique de la Section française U.I.E.T.S. Toulouse 10-12 Septembre 1981 : 29 - 33
- DE VROEY C., PASTEELS J.M., 1978.- Agonistic behaviour of the ant *Myrmica rubra* L.. *Insectes Sociaux*, 25, 3 : 247 - 266.

- DUMPERT K., 1981.- The social biology of ants. *Pitman* publ.
- FIELDE A.M., 1901.- Further study of an Ant. *Proc. Acad. Sci. Philadelphia* 53 : 521 - 544.
- FOREL A., 1921-1923.- Le monde social des Fourmis. 5 vol. Genève.
- FRESNEAU D., 1979.- Etude du rôle sensoriel de l'antenne dans l'éthogénèse des soins aux cocons chez *Formica polycetena* Forst. (Hym. : Form.) *Insectes sociaux* 26, (3) : 170 - 195.
- JAISSON P., 1969.- Etude de la distribution des organes sensoriels de l'antenne et de leurs relations possibles avec le comportement chez deux fourmis Myrmicines, *Myrmica laevinodis* Nyl. et *Aphaenogaster gibbosa* Latr. récoltées dans la région des Eyzies. *Insectes Sociaux* 16, (4) : 279 - 312.
- LENOIR A., 1982.- An informational analysis of antennal communication during trophallaxis in the ant *Myrmica rubra* L. *Behavioural Processes* 7 : 27 - 35.
- MEUDEC M., LE ROUX A.M., LE ROUX G., 1980.- Interrelations entre ouvrières intactes et ouvrières antennectomisées chez 3 espèces de Fourmis (*Tapinoma erraticum*, *Myrmica laevinodis* et *Myrmica ruginodis*). *Biologie-Ecologie Méditerranéenne*. Tome VII, (3) : 161 - 162.
- MOREL L., 1981.- Développement des mouvements antennaires associés aux contacts trophallactiques chez la jeune ouvrière de la fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Réunion scientifique de la Section française U.I.E.I.S.* Toulouse 10-12 Septembre 1981 : 100 - 103.
- PAIN J., ROGER B., DOUAULT P., 1978.- Les transferts de nourriture chez les Abeilles (*Apis mellifica ligustica* S.) des 3 castes dont les deux antennes ont été amputées de quatre articles distaux. *C.R. Hebd. Seances Acad. Sci., Paris, série D*, 286 (20) : 1455 - 1458.
- WALLIS D.I., 1962.- Aggressive behaviour in the ant *Formica fusca*. *Animal Behaviour* X, (3-4) : 267 - 274.

MISE EN PLACE DES PROCESSUS DE REGULATION DU COMPORTEMENT
AGRESSIF ET DE LA RECONNAISSANCE ENTRE OUVRIÈRES D'UNE
SOCIÉTÉ DE *Camponotus vagus* SCOP. (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).

LAURENCE MOREL

Institut de Neurophysiologie et de Psychophysiologie
Département de Psychophysiologie comparée
C.N.R.S. - INP 7
B.P. 71 - 13277 MARSEILLE Cedex 9 *France)

Mots-clés: Fourmis - Ouvrières immatures - Comportement
agressif - Privation sociale.

RESUME : Les ouvrières immatures de *Camponotus vagus* extraites artificiellement du cocon et élevées sans contact avec les ouvrières plus âgées peuvent présenter un comportement agressif envers les membres de leur propre société. Ces mêmes immatures peuvent susciter de la part de leurs soeurs plus âgées un comportement agressif. Par contre, les immatures nées dans la société et qui y sont restées quelques heures au contact des ouvrières âgées ne manifestent aucun comportement agressif ; de même, elles ne suscitent aucune conduite aggressive de la part de leurs soeurs plus âgées. Cela met en évidence l'importance des contacts avec les ouvrières âgées au début de la vie imaginale pour permettre une conduite normale, c'est-à-dire non aggressive vis-à-vis des membres de la société.

SUMMARY : *Camponotus vagus* callow workers artificially extracted from their cocoon and raised apart from older workers sometimes displayed aggressive behaviour towards the members of their own society. These callow workers sometimes in turn induced aggressive behaviour in older workers ; whereas callow workers which were born within the society and remained in contact with older workers for a few hours showed no signs of aggressiveness, nor did they cause aggressive behaviour on the part of the older workers. This indicates the importance of contacts with older workers at the beginning of adult life in order for normal behaviour, i.e. non-aggressive behaviour towards other members of the society, to be established.

I. Pour beaucoup d'auteurs, la jeune ouvrière de Fourmi ne présente aucune des manifestations agressives susceptibles d'apparaître chez les ouvrières plus âgées. Cependant, à l'occasion d'observations portant sur la mise en place du comportement trophallactique chez la jeune ouvrière de *Camponotus vagus* Scop. (MOREL, 1981, 1982), j'ai pu noter l'existence, chez des immatures extraites artificiellement du cocon, de réactions agressives vis-à-vis d'ouvrières âgées provenant de la même société. Par contre, les jeunes ouvrières écloses normalement dans leur société n'ont jamais présenté de réactions agressives vis-à-vis de leurs soeurs plus âgées. J'ai pensé qu'il pouvait y avoir là un moyen d'analyser la mise en place des processus de reconnaissance entre les membres de la société, et surtout des processus de régulation du comportement agressif au niveau des individus.

II. J'ai constitué des lots d'immatures extraites artificiellement du cocon. Je prélève dans la société les cocons les plus foncés. A partir du moment où l'on peut percevoir les mouvements des appendices à travers la soie, j'extrais les imagos; ils sont en général en train de rejeter leur exuvie imaginale. Chaque jour, je constitue, avec des immatures de même âge, plusieurs lots d'effectifs différents (2 à 30 individus). Ces immatures sont ensuite maintenues dans une cellule en plâtre, à l'écart de la société. Elles ont donc été privées de contacts avec les ouvrières âgées dès avant leur sortie du cocon et jusqu'aux tests; mais elles sont maintenues en groupe: c'est donc une privation sociale partielle.

Ces immatures ont un taux de mortalité légèrement supérieur à celui des immatures témoins, qui sont de jeunes ouvrières écloses de façon naturelle au sein de la société. Les ouvrières témoins sont âgées au maximum de 12 heures lors du prélèvement; elles ont donc eu des contacts avec les ouvrières plus âgées. Elles sont ensuite conservées de la même façon que les ouvrières extraites artificiellement du cocon.

100 tests expérimentaux ont été effectués avec des immatures dont l'âge s'échelonne de quelques heures à 15 jours. Pour

chaque test, 2 immatures d'un même lot sont mises en présence d'une ouvrière âgée provenant de la même société, cela dans le nid même où les immatures ont été élevées (on enlève au besoin les autres individus). L'ouvrière âgée est une nourrice dans 67 cas, une récolteuse dans 33 cas. La durée de chaque test est de 15 mn, pendant lesquelles sont notées l'apparition et la durée de tous les comportements de relation : palpations antennaires, léchages, contacts trophallactiques, comportements agressifs. Je ne tiendrai compte ici que de ces derniers.

15 tests ont été réalisés avec des immatures témoins; le délai après leur éclosion est de même ordre que pour les tests expérimentaux. Je disposais déjà d'environ 200 observations préliminaires (recueillies lors de l'étude de la mise en place des mouvements antennaires: cf. ci-dessus).

III. Le répertoire des conduites agressives de l'ouvrière immature comprend, dès le premier jour de sa vie imaginale, les mêmes actes que celui de l'ouvrière âgée impliquée dans des rencontres avec des ouvrières étrangères à sa société. Il comporte :

- l'ouverture des mandibules,
- des morsures,
- éventuellement le transport de l'ouvrière qui a été saisie entre les mandibules,
- le repli du gastre sous le thorax et son orientation vers l'ouvrière agressée,
- éventuellement des sections d'appendices, du gastre ou de la tête.

Cependant une différence importante apparaît entre le comportement agressif des immatures et celui des ouvrières âgées. Celles-ci orientent toujours leurs activités agressives vers l'ouvrière étrangère, tandis que les manifestations agressives des immatures sont très souvent mal orientées ou non orientées: il n'est pas rare de les voir ouvrir les mandibules en direction opposée à celle de l'ouvrière âgée, ou replier l'abdomen sans prendre contact avec celle-ci. Dans les autres cas, le compor-

tement agressif des immatures se manifeste de façon complète et efficace, pouvant aller jusqu'à la section du gastre ou de la tête de l'ouvrière âgée.

IV. Les résultats des tests expérimentaux montrent que dans 66 des 100 tests, une immature au moins est agressive. Les 2 ouvrières étaient agressives simultanément dans un seul cas. Dans les 34 autres tests, aucune des 2 immatures n'a montré d'agressivité.

a/ En ce qui concerne les relations éventuelles entre l'âge des immatures et leur comportement agressif, trois résultats ont été obtenus.

Les immatures peuvent se montrer agressives - ou non - à n'importe quel âge au cours des 15 premiers jours de leur vie imaginaire: il n'y a pas de relation dans cette période de la vie de l'ouvrière entre l'âge et la manifestation d'un comportement agressif. C'est dès le premier test que l'ouvrière (âgée seulement de quelques heures ou bien plus âgée) peut montrer - ou non - des conduites agressives.

Enfin je n'ai pas pu mettre en évidence de relation significative entre l'âge de l'immature et les aspects quantitatifs (nombre et durée des différents actes) de son comportement agressif, lorsqu'il existe.

b/ On peut aussi se demander si la fonction de l'ouvrière âgée (nourrice ou récolteuse) mise en présence de l'immature modifie la probabilité d'apparition du comportement agressif de celle-ci. L'agressivité apparaît dans 70% des tests où l'ouvrière âgée est une nourrice, dans 58% quand il s'agit d'une récolteuse. Compte tenu des effectifs, cette différence n'est pas significative ⁽¹⁾

(1) Il n'y a pas de différence significative puisque les intervalles de confiance de ces deux pourcentages se chevauchent:
- intervalle de confiance à $p = 0,05$ du pourcentage d'immatures agressives en présence de nourrices : (56,8 ; 82,4),
- intervalle de confiance à $p = 0,05$ du pourcentage d'immatures agressives en présence de récolteuses : (39,5 ; 76,5).

Cependant, si on examine l'intensité du comportement agressif, et non plus la probabilité d'apparition, on constate que c'est seulement vis-à-vis des récolteuses que les immatures manifestent des replis du gastre et pratiquent des morsures capables d'entraîner éventuellement des sections d'appendices ou la mise à mort. En face des nourrices n'apparaissent que des ouvertures de mandibules, qui peuvent être très nombreuses et durables.

Si on étudie la répartition des actes agressifs au cours du test, on constate que, lorsque l'adulte est une nourrice, ces actes sont plus nombreux dans les 5 premières minutes, puis diminuent ensuite de façon hautement significative. Par contre, lorsque la partenaire est une récolteuse, il n'y a pas à cet égard de différence significative entre les trois tiers du test (2).

c/ L'effectif du groupe dans lequel vit l'immature pouvait être susceptible d'intervenir. En fait, que l'ouvrière immature provienne d'un groupe de 30, 10, 5 ou 2 individus, elle peut se montrer agressive ou non: ce facteur n'intervient pas. D'autre part, il faut souligner que dans 65 tests positifs sur 66, des manifestations agressives n'apparaissent que chez une des deux immatures qui participent au même test. Or elles proviennent du même lot et ont le même âge. Cette différence individuelle - être agressive ou ne pas l'être - ne dépend donc pas de la taille du groupe d'origine.

Par conséquent, les jeunes ouvrières extraites artificiellement du cocon et privées de tout contact avec les ouvrières

(2) Test de Wilcoxon :

- en face de nourrices :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 34,5$; $z = -3,58$; différence significative à $p = 0,001$;
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 24$; $z = -3,85$; différence significative à $p = 0,0007$.
- en face de récolteuses :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 29$; différence non significative;
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 24,5$; différence non significative.

âgées avant le test sont capables de manifester un comportement agressif envers les membres de leur propre société.

Au contraire, aucun comportement agressif n'apparaît chez les ouvrières témoins qui ont été prélevées peu d'heures après leur éclosion dans la société (et ont donc eu des contacts avec les nourrices) puis ont été isolées jusqu'au test. Le contact avec les adultes au début de leur vie imaginaire a suffi, pour elles, à faire disparaître une aptitude à manifester un comportement agressif, ou bien à mettre en place un processus de reconnaissance entre membres d'un même groupe social.

Ont manqué assurément aux immatures extraites artificiellement du cocon les contacts normaux avec les ouvrières âgées, dans les premières heures de la vie imaginaire (contacts tactiles et olfactifs): parmi ces contacts, en particulier ceux qui sont liés aux léchages souvent intenses dont l'ouvrière nouvellement éclosée est l'objet de la part des nourrices. H. MONTAGNER (1967) a parlé à ce propos, pour les Guêpes *Vespa*, de marquage olfactif.

A vrai dire, entre immatures qu'on a extraites artificiellement du cocon et groupées dans un même lot, on observe aussi des léchages et des contacts trophallactiques. Faut-il penser que ces interactions n'auraient pas les mêmes effets que lorsqu'elles mettent en jeu des ouvrières âgées ?

V. Il faut souligner que le comportement des ouvrières âgées vis-à-vis des immatures diffère selon que les immatures ont été extraites artificiellement du cocon ou non. Dans le second cas (éclosion normale), les ouvrières âgées, qu'elles soient nourrices ou récolteuses, n'ont jamais présenté le moindre comportement agressif ; cela aussi bien dans les observations préliminaires (200 environ) qu'au cours des 15 tests témoins.

Par contre, au cours des tests expérimentaux (immatures extraites du cocon), les ouvrières âgées se sont montrées agressives dans 44 tests ; on ne note pas de différence significative entre les nourrices (agressives dans 45% des cas) et

les récolteuses (agressives dans 42% des cas).

Le temps passé en actes agressifs par les nourrices est, de façon hautement significative, plus important dans le premier tiers du test que dans les deux autres tiers. Pour les récolteuses, il n'y a pas de différence significative dans la répartition de l'agressivité au cours du test ⁽³⁾. Rappelons (§ IV, b) que c'est précisément quand le trio comporte une nourrice que l'immature cesse le plus rapidement d'être agressive.

Il faut noter d'autre part que les réactions agressives des ouvrières âgées sont toujours moins intenses que celles des immatures. Lorsqu'elles apparaissent, il s'agit seulement, dans la grande majorité des cas, d'ouvertures de mandibules, rarement de replis du gastre, jamais de mutilation ou de mise à mort de l'immature.

Enfin, il n'y a pas de corrélation, ni positive ni négative, entre les probabilités de voir apparaître le comportement agressif chez l'ouvrière âgée et de le voir apparaître chez l'ouvrière immature. Il n'y a pas non plus de corrélation quant à l'intensité du comportement agressif des partenaires.

VI. D'autre part, j'ai réalisé plusieurs tests successifs mettant en jeu, jusqu'à quatre fois pour certaines d'entre elles, des immatures extraites artificiellement du cocon. Deux types de résultats apparaissent.

a/ Testée ainsi plusieurs fois à des âges différents, une ouvrière immature peut, lors d'un test déterminé, présenter ou

(3) Test de Wilcoxon :

- comportement agressif des nourrices :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 17$,
différence significative à $p = 0,01$
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 25$,
différence significative à $p = 0,01$
- comportement agressif des récolteuses :
 - . entre 1er et 2ème tiers, $T = 6$; différence non significative
 - . entre 1er et 3ème tiers, $T = 5$; différence non significative.

non des conduites agressives, quel que soit le résultat du ou des tests précédents. Il en est de même pour l'apparition éventuelle du comportement agressif des ouvrières âgées impliquées dans ces tests.

Il n'y a donc pas, dans le cadre de cette expérimentation, d'individus agressifs ou non agressifs de façon stable. Cependant l'immature, au cours de ces tests successifs, est placée en face d'une ouvrière âgée différente : il est donc possible que la nature exacte du partenaire (fonction sociale, âge, expérience antérieure) intervienne dans le déterminisme de l'apparition éventuelle du comportement agressif.

J'ai déjà montré - étudiant la variabilité des mouvements antennaires associés aux contacts trophallactiques chez les jeunes ouvrières de la même espèce (MOREL, 1982) - que le comportement de l'individu peut dépendre de la nature de la partenaire, du type de relation qui est engagée.

b/ Une immature soumise à des tests successifs peut être agressive même lors du quatrième test. Par conséquent, 3 contacts de 15 mn chacun avec une ouvrière âgée n'ont pas suffi à mettre en place la connaissance du groupe social ou à faire disparaître les manifestations agressives. L'immature qui a subi un isolement partiel a-t-elle définitivement acquis l'aptitude au comportement agressif à l'intérieur de la société, - ou bien a-t-elle perdu de manière définitive la capacité de reconnaître les membres de son groupe social ?

°
° °

Ces résultats mettent en évidence l'importance qu'ont, pour la jeune ouvrière, les contacts avec les individus plus âgés lors de l'éclosion imaginale et dans les heures qui la suivent. Lorsque l'éclosion se déroule de façon naturelle, au sein de la société, et que la jeune ouvrière y reste quelques heures, elle accepte sans conduites agressives les ouvrières âgées de sa société, et est acceptée par elles. Par contre,

des manifestations agressives apparaissent chez une partie des individus prélevés dans la société à la fin du stade nymphal. La possibilité d'apparition du comportement agressif n'est pas modifiée par les privations sociales auxquelles l'ouvrière immature est soumise (élevage par groupes, sans contact avec les ouvrières âgées).

De plus, les ouvrières âgées peuvent présenter des conduites agressives envers les immatures qui ont été extraites artificiellement du cocon, et non pas envers celles écloses dans les conditions normales. A.M. LEROUX (1980) a déjà montré que les ouvrières adultes de *Myrmica ruginodis* Nyl. mettent à mort les individus qui n'ont pas effectué leur éclosion imaginale au sein de la société et qui ont été privés ensuite de contacts sociaux.

Compte-tenu des résultats présentés ici, il est certainement possible de parler de période sensible à propos des premières heures de la vie imaginale de l'ouvrière de Fourmi, pour la mise en place des processus de reconnaissance à l'intérieur de la société. P. JAISSE (1975) a montré l'existence d'une semblable période sensible pour le développement du comportement de soins des cocons. Il sera important de rechercher à quelles stimulations, venues de son environnement social, la jeune ouvrière de Fourmi est soumise dans cette période, stimulations qui orientent son comportement ultérieur.

°
° °

JAISSE, P., 1975, - L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polycetena* Forst.). *Behaviour*, 52 : 1-37.

LEROUX, A.M., 1980, - Possibilité de réintégration dans leur groupe d'origine d'individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social. (Congrès Soc. Insectes, Sénanque, sept. 1980). *Biol. Ecol. Médit.*, 7 : 203-204.

- MONTAGNER, H., 1967,- Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 100 : 189-323.
- MOREL, L., 1981,- Développement des mouvements antennaires associés aux contacts trophallactiques chez la jeune ouvrière de *Camponotus vagus* Scop. (Coll. Soc. Insectes, Toulouse, sept. 1981). *Bull. Int. SF/U.I.E.I.S.* : 100-103.
- MOREL, L., 1982,- Variabilité dans le développement des communications antennaires associées aux contacts trophallactiques chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Réunion ann. S.F.E.C.A., Tours, mars 1982), à paraître.

L'EFFET DE GROUPE SUR LA REPRODUCTION DES OUVRIÈRES DE
FOURMIS *Leptothorax nylanderi* (FOERSTER) EN L'ABSENCE DE
REINE ET DE LARVES.

LUC PLATEAUX et ANNE SAINT-PIERRE

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés
105 boulevard Raspail, 75006 PARIS (France)

Mots-clés: âge des pondeuses, cycle saisonnier, effectif optimal, effet de groupe, jeunes larves, oeufs, ouvrières, ovaires, ponte, stérilité, variations, vitellogenèse.

RESUME: A la sortie d'hivernage, en l'absence de reine et de couvain, les ouvrières de *L. nylanderi* produisent beaucoup moins d'oeufs et de grands ovocytes lorsqu'elles sont isolées que lorsqu'elles sont groupées par 5 ou par 10. Les ouvrières groupées par 2 produisent moins que les groupées par 5, mais lorsqu'on les rassemble au bout de 3 semaines en groupes plus nombreux leur production devient proche de celles des groupes de 5 ou de 10. Un effet de groupe stimule la vitellogenèse des ouvrières de façon progressive lorsque l'effectif du groupe passe de 1 à 2, puis à 5 ouvrières. L'effectif favorisant le maximum de reproduction semble être de 5 pour les vieilles ouvrières, de 10 pour les jeunes, la reproduction paraissant diminuer lorsque l'effectif dépasse sa valeur optimale. D'importantes variations d'une société à l'autre affectent la reproduction des ouvrières, ainsi que la proportion d'ouvrières stériles.

SUMMARY: After a wintering, workers of *L. nylanderi* deprived of queen and brood produce far less eggs and large ovocytes when they are alone than when gathered in a group of 5 or 10. Workers grouped 2 by 2 produce less eggs than others grouped 5 by 5, but when they are gathered after three weeks into more populous groups, the production of eggs and ovocytes comes near that of groups of 5 or 10. A group effect stimulates the vitellogenese-

sis of the workers in a gradual increase when the effectives of the group grow from 1 to 2, then to 5 workers. The effectives favouring the maximum of reproduction seem to be 5 workers for the old ones, and 10 for the young ones; the reproduction seems to decrease when the effectives exceed these optimal values. The reproduction of the workers shows large variations from one society to another, just like the percentage of sterile workers.

Dans une publication antérieure (PLATEAUX, 1970) est signalée l'existence d'un effet de groupe incitant les ouvrières de *Leptothorax nylanderii* groupées à pondre plus abondamment que les ouvrières isolées, en l'absence de reine et de couvain et en sortant d'un hivernage.

L'étude de cet effet de groupe a été reprise avec des effectifs plus élevés, afin de mieux préciser certains points: nombre le plus favorable à un effet positif, réponses d'ouvrières d'âges différents, réaction des ouvrières à un regroupement, intervention de l'effet de groupe au niveau de la vitellogenèse ou au niveau de l'oviposition.

Les conditions expérimentales sont les mêmes: le jour zéro, les fourmis sont sorties d'hivernage et placées à 24°C., réparties en nids de groupées ou d'isolées, avec de la nourriture en quantité suffisante, en l'absence de reine et de tout couvain. Les observations sont faites à un rythme hebdomadaire: on compte les oeufs, puis les jeunes larves qui en éclosent. Ces décomptes sont rassemblés en graphiques, sous forme de polygones cumulatifs exprimant les effectifs d'oeufs et de jeunes larves chaque semaine, l'abscisse indiquant la date en nombre de jours après l'hivernage, l'ordonnée donnant les moyennes des recensements. Ces recensements sont-ils faussés par une oophagie? Le fait que les polygones des oeufs et des larves sont relativement parallèles dans leur début (figure 1) montre que l'oophagie est très faible tant que les premières larves ne sont pas écloses. Ensuite il faut tenir

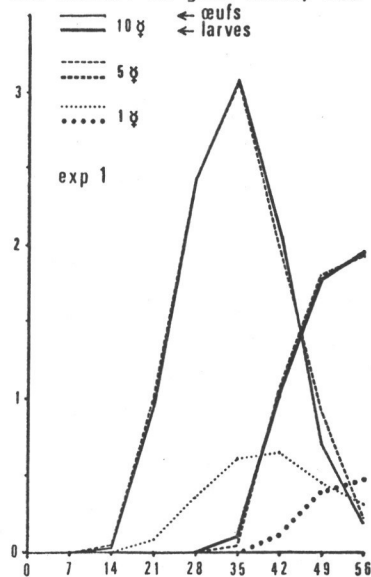


Figure 1: Evolution du couvain produit par 1, 5, 10 ouvrières. Abscisses=nombre de jours après l'hivernage. Larves en trait plus épais que les oeufs.

compte d'une consommation d'oeufs par les larves.

I. PREMIERE EXPERIENCE: OUVRIERES ISOLEES OU GROUPEES PAR 5 OU PAR 10.

La *figure 1* donne les moyennes observées pour 20 groupes de 10 ouvrières (moins 9 ouvrières mortes en cours d'expérience), 20 groupes de 5 ouvrières (moins 5 mortes) et 100 ouvrières isolées (moins 2 mortes). Ces ouvrières proviennent de trois sociétés différentes, mais chaque groupe ne contient que des ouvrières d'une même société.

On observe une grosse différence entre les groupées et les isolées (test du t très hautement significatif sur les chiffres de + 35), mais pas de différence entre les groupes de 5 et ceux de 10.

II. DEUXIEME EXPERIENCE: GROUPEES DE 2, DE 5, DE 10.

Il n'y a guère de différence, à première vue, entre les groupes de 5 et ceux de 10. Suffit-il de grouper deux ouvrières pour obtenir l'effet de groupe réalisé dans ces groupes de 5 ou 10?

Pour répondre à cette question, on compare ici des groupes de 2, de 5 et de 10 ouvrières. A cela s'ajoute une expérience de regroupement: au jour + 21, des groupes de 2 sont rassemblés en groupes de 6 à 10 ouvrières (sauf un groupe de 5, par mort d'une ouvrière), afin de voir les effets de ce regroupement.

La *figure 2* donne les moyennes des observations pour: 18 groupes de 10 ouvrières, 18 groupes de 5, 45 groupes de 2, 9 regroupements (8 homogènes d'effectifs 10, 8, 8, 8, 7, 6, 6, 5, et 1 hétérogène d'effectif 8).

On observe une légère différence, non significative (test de t à +42) entre les groupes de 5 et ceux de 10, tandis qu'il existe une différence significative (même test) entre les groupes de 2 et ceux de 5, et très hautement significative entre les groupes de 2 et ceux de 10.

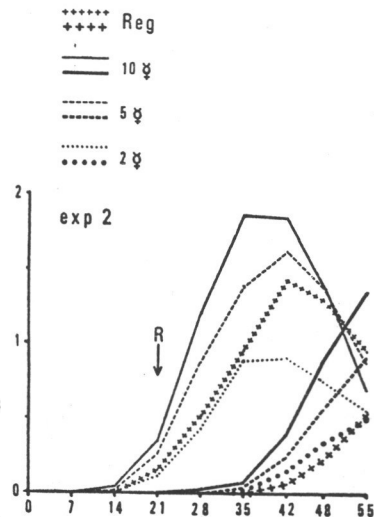


Figure 2: Couvain produit par 10, 5, 2 ouvrières et des groupes de 2 regroupés à +21.

L'effet de groupe n'est donc pas entier avec deux ouvrières seulement. Quant aux regroupements, ils donnent des résultats intermédiaires entre les groupes de 2 et ceux de 5 ou 10, résultats non significativement différents de ceux des groupes de 2, non plus que de ceux des groupes de 5 ou de 10.

L'un des regroupements (figure 3) comprend 4 ouvrières d'une société et 4 d'une autre. En comparant ses résultats avec ceux des regroupements homogènes des deux sociétés concernées, on observe une chute de la production d'oeufs dans le groupe mixte durant la semaine qui suit le regroupement; puis l'accident s'estompe. Le mélange d'ouvrières de sociétés étrangères l'une à l'autre a perturbé leur reproduction, mais il n'y a pas eu de trouble important, et la ponte a augmenté là aussi, mais avec un léger retard.

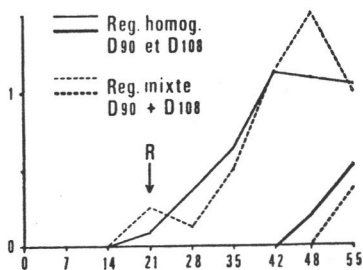


Figure 3: Couvains produits par des ouvrières regroupées issues d'une même société (homogène), ou de deux sociétés différentes (mixte).

III. TROISIEME EXPERIENCE: AGE DES OUVRIERES.

Le résultat global des deux premières expériences ne montre pas de différence significative entre les groupes de 5 et ceux de 10 ouvrières. Mais, en observant séparément les résultats de chacune des 7 sociétés utilisées, on constate parfois l'existence

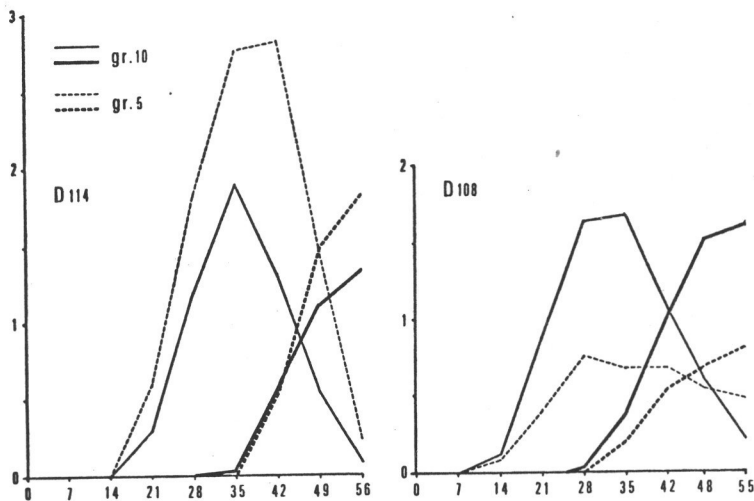


Figure 4: Couvains produits par des groupes de 5 et de 10 ouvrières. Avantage des groupes de 5 (D114) ou de ceux de 10 (D108).

d'une différence significative (figure 4), soit en faveur des groupes de 5 (société D114, première expérience), soit en faveur des groupes de 10 (société D108, deuxième expérience). L'un des facteurs de divergence entre les ouvrières peut être leur âge. Aussi avons-nous étudié comparativement des ouvrières jeunes et des vieilles. Les jeunes sortent de leur premier hivernage (émergence au cours de l'été précédent), les vieilles sortent de leur deuxième hivernage, ou du troisième, ou davantage.

La figure 5 présente les résultats moyens de 54 ouvrières isolées vieilles, 10 groupes de 5, 10 groupes de 10, un groupe de 20, toutes vieilles, comparés aux résultats de 50 ouvrières isolées jeunes, 10 groupes de 5, 14 groupes de 10 et 5 groupes de 20, toutes jeunes. La moyenne de 2 groupes de 40 jeunes ouvrières n'est pas figurée, mais elle est très proche de celle des groupes de 5, à laquelle elle se superpose par endroits.

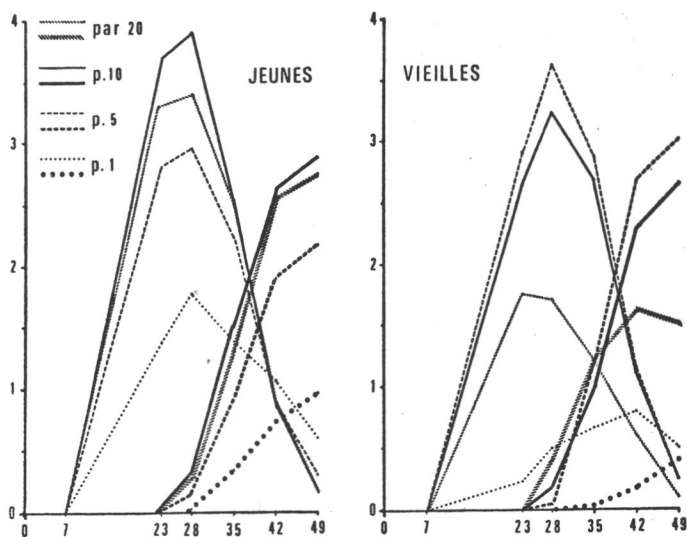


Figure 5: Couvains produits par des ouvrières jeunes ou vieilles, en diverses situations de groupement (par 20, 10, 5, ou 1).

Les groupes les plus productifs parmi les jeunes ouvrières sont ceux de 10, suivis de près par ceux de 20. Parmi les vieilles ouvrières, ce sont les groupes de 5 qui produisent le plus, suivis des groupes de 10, tandis que les groupes de 20 produisent beaucoup moins. Cependant, aucune des différences apparentes sur les graphiques n'est significative (test de t sur les chiffres de + 28), excepté les différences entre isolées et groupées. Mais lorsqu'on examine les échantillons de chacune des quatre sociétés utilisées, on observe que les jeunes ouvrières de la société D129 pondent significativement plus (à 98 %) par groupes de 10 que par groupes de 5.

Cette apparente différence entre les jeunes et vieilles ouvrières pourrait signifier qu'en vieillissant les ouvrières acquerraient une plus grande sensibilité à l'effet de groupe. La retombée de la production des groupes les plus peuplés (40, 20) pourrait être le signe d'un autre phénomène social, lié à des effectifs plus élevés (peut-être une difficulté à établir la hiérarchie sociale en l'absence de reine ?).

On observe des différences importantes entre les pontes des ouvrières issues de deux sociétés distinctes. L'âge des ouvrières n'est certainement pas seul en cause. Il faut aussi tenir compte des conditions d'élevage et d'émergence de ces ouvrières (cf. BRIAN et EVESHAM, 1982), ainsi que d'autres conditions (hivernage, température de nymphose, etc.).

IV. ETUDE DES OVAIRES.

Les oeufs pondus peuvent ne représenter qu'une partie de la production ovarienne. Il faut connaître plus complètement cette production pour voir si les ouvrières sont affectées dans leur comportement de ponte comme dans leur physiologie d'ovogenèse. C'est pourquoi les ouvrières des deux premières expériences ont été fixées à la fin des observations (+ 56 ou 55) alors que leur cycle de ponte n'était pas encore achevé. La dissection de ces ouvrières a permis d'observer d'une part la longueur de leurs ovarioles (un ovariole par ovaire), évaluée en unités égales à la longueur de l'aiguillon et généralement liée au fonctionnement des ovaires. D'autre part, ces dissections ont permis de dénombrer les oeufs (normaux ou dégénérés) et les grands ovocytes présents dans les ovaires. En ajoutant le nombre de ces oeufs et ovocytes au nombre total des oeufs décomptés lors de la ponte, on obtient une évaluation par défaut de la production des ovaires. Le nombre retenu comme total des oeufs pondus est le maximum observé de la somme oeufs + jeunes larves, augmenté d'un correctif éventuel tenant compte de la disparition de certains oeufs (un oeuf qui n'écloît pas ne dure pas plus de 20 jours). En raison de l'oophagie larvaire, ce nombre demeure inférieur au nombre réel, mais il est calculé avec plus de précision qu'une vague estimation de l'oophagie.

Les dissections ont d'abord montré l'existence d'une certaine proportion d'ouvrières stériles, aux ovaires courts et vides. Le tableau I donne les pourcentages d'ouvrières stériles dans les sociétés ayant servi aux expériences 1 et 2.

Tableau 1: Pourcentages d'ouvrières stériles.

Expériences	Sociétés	Effectif étudié	% ouvrières stériles	% global dans l'expérience
1	D112	113	15,0	19,0
1	D113	200	17,5	
1	D114	71	29,6	
2	D87	136	39,0	27,9
2	D90	117	28,2	
2	D94	89	21,3	
2	D108	81	16,0	

Dans la suite de nos comparaisons, la production d'oeufs et de grands ovocytes sera désormais rapportée au nombre d'ouvrières fertiles, car celles-là seules peuvent réagir à l'effet de groupe. Cela nous amènera à constater la présence de résultats significatifs en certains cas où les simples observations sur la ponte ne permettaient pas d'en obtenir.

La figure 6 rassemble les moyennes de longueurs d'ovarioles (LO), de contenus ovariens (CO), de ponte totale (ω) et de production ovarienne totale ($CO + \omega = PT$), calculées pour chaque catégorie (isolée, groupées par 2, 5, 10, regroupées) des expériences 1 et 2. Lorsque la différence entre deux moyennes est au moins significative, cela est indiqué en initiales (S, HS, THS) le long d'une ligne joignant les deux moyennes. Les moyennes jointes par un trait tireté montrent une différence non vraiment significative (probabilité indiquée).

Dans l'expérience 1, toutes les différences entre isolées et groupes de 5 ou de 10 sont très hautement significatives, ou du moins hautement significatives. Les différences entre groupes de 5 et de 10 ne sont pas significatives, mais toutes sont dans le même sens: groupes de 5 supérieurs aux groupes de 10, avec des probabilités de 0,91 pour CO et 0,80 pour PT. Or, parmi les trois sociétés employées dans cette expérience et examinées séparément, une (D112) donne une différence significative des contenus ovariens (CO), une autre (D114) donne une différence significative des productions totales (PT). Cependant, cette infériorité relative des groupes de 10 sur ceux de 5 n'apparaît pas dans l'expérience suivante.

L'expérience 2 ne montre en effet aucune différence significative entre les groupes de 10, ceux de 5 et les regroupées. Ces trois dernières

catégories montrent avec les groupes de 2 des différences au moins significatives, excepté pour le contenu ovarien d'une part, et d'autre part pour deux tests qui atteignent presque le seuil de 95 % (longueur d'ovarioles et production totale entre groupes de 2 et regroupées). Cela montre que le fait d'être regroupées influence immédiatement les ouvrières.

D'autre part, cela confirme la conclusion que le groupement par 2 ne permet pas de réaliser tout l'effet de groupe, puisque cet effet est significativement renforcé par le regroupement à +21. Cependant, le groupement par 2 produit un effet réel: non seulement tous les points correspondant aux isolées (expérience 1) sont nettement plus bas que ceux des groupes de 2 (expérience 2), mais les comparaisons statistiques entre ces isolées et ces groupes de 2 donnent des différences hautement significatives (CO et PT) ou très hautement significatives (LO); seule fait exception la ponte totale (ω) dont la différence n'atteint que la probabilité de 80 %. Cette comparaison entre les expériences 1 et 2 n'est valable que si les ouvrières sont effectivement comparables. Pratiquement, on observe des différences significatives entre les deux séries, dans les groupes de 5 pour LO, CO et PT, et

différences: S = significative, HS = hautement sign., THS = très hautement sign.

dans les groupes de 10 pour LO seulement, malgré des différences apparentes ailleurs. Mais les différences observées entre les deux expériences

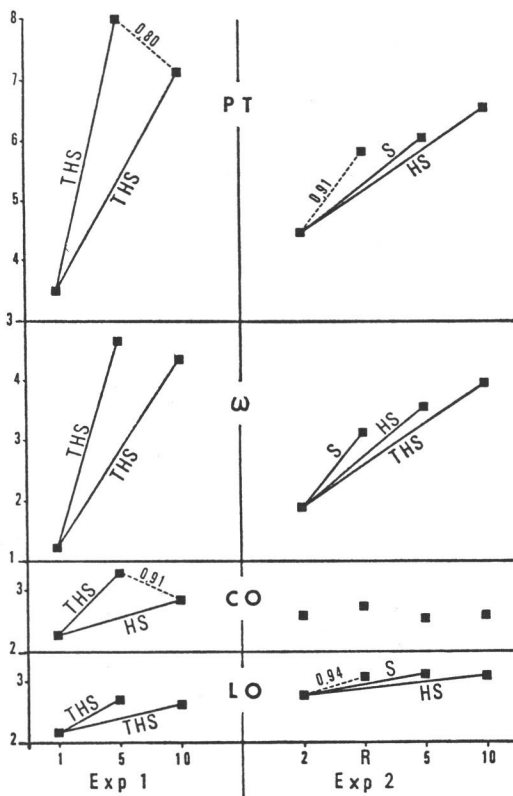


Figure 6: Productions moyennes des fourmis des expériences 1 et 2, selon leur situation de groupement: par 1, par 2, regroupées (R), par 5, par 10. LO = longueur des ovarioles, CO = contenu ovarien, ω = ponte totale, PT = production totale (CO + ω). Différences: S = significative, HS = hautement sign., THS = très hautement sign.

jouent dans le sens où elles ne peuvent qu'atténuer des divergences en réalité plus grandes entre les isolées et les groupes de 2 (excepté pour les différences sur LO, mais LO ne représente pas réellement une production). On peut donc conclure que les groupes de 2 subissent un réel effet de groupe, qui accroît leur ovogenèse de façon significative.

L'effet de groupe intervient-il au niveau de la ponte ou au niveau de la vitellogenèse? Le contenu ovarien des isolées est de loin le plus petit; cependant plusieurs de ces isolées pondent, parfois assez abondamment, même si d'autres - non stériles - ne pondent pas. On peut donc estimer qu'en général l'isolement réduit surtout la vitellogenèse et que la faible ponte des isolées résulte plus d'une faible vitellogenèse que d'une inhibition du comportement de ponte. Ce serait donc surtout par stimulation de la vitellogenèse que l'effet de groupe interviendrait. Effectivement, les contenus ovariens ne montrent pas de différences significatives là où la ponte manifeste de grandes différences entre groupes de 2, regroupées, groupes de 5 et de 10.

Cependant, le contenu ovarien n'est évalué ici qu'en fin de cycle et cela limite sa signification. D'autre part, les dissections manifestent de larges variations individuelles. Certains ovaires très allongés contiennent de nombreux oeufs ou ovocytes souvent en grande partie dégénérés, parfois chez des ouvrières qui n'ont apparemment pas pondu (isolées ou groupes de 2). Il existe donc des cas de rétention des oeufs; les ovaires les plus encombrés se trouvent dans des groupes de 5 ou de 10, de sorte qu'on ne peut savoir s'ils proviennent d'ouvrières pondeuses ou non pondeuses.

Par quel mécanisme se réalise cet effet de groupe? C'est le sujet de travaux à venir. Une première expérience (SAINT-PIERRE, 1972) n'a donné que des résultats incomplets. Des ouvrières ont été placées dans trois situations: isolées, groupes de 5 et groupes de 5 comprenant 4 ouvrières privées de massues antennaires et une ouvrière normale. Ces derniers groupes semblaient produire à peu près le même nombre total d'oeufs que les isolées, comme si les 4 opérées ne comptaient pour rien. Malheureusement, l'expérience a été accidentellement interrompue.

Enfin, une étude des phéromones de reconnaissance est envisagée en collaboration.

BIBLIOGRAPHIE.

- BRIAN M.V., EVESHAM E.J.M., 1982.- The role of young workers in *Myrmica* colony development. *The Biology of social insects*, Proceed. of 9th. Cong. I.U.S.S.I., Boulder, Colorado, U.S.A., 228-232.
- PLATEAUX L., 1970.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderii* (Förster). I. - Morphologie et biologie comparée des castes. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12e série, 12 (4), 373-478.
- SAINT-PIERRE A., 1972.- Etude expérimentale de l'effet de groupe sur la ponte et la vitellogenèse chez des colonies sans reine de *Leptothorax nylanderii* (Förster) (Hyménoptère Myrmicide). *Stage Diplôme d'Etudes Approfondies de Biologie de la Reproduction*, Université de Paris VI, octobre 1972.

ÉTUDE MORPHO-ANATOMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DE
LA "SOLDATISATION" CHEZ LA FOURMI *Pheidole*
pallidula (NYL)

SUZZONI, Jean-Pierre⁺, PASSERA Luc⁺ et STRAMBI Alain⁺⁺

⁺Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier,
Toulouse

⁺⁺
C.N.R.S. - I.N.P. 6, Marseille (France)

Mots-clés: *Pheidole*, soldatisation, disques imaginaux alaires,
hormone juvénile, ecdystéroïdes, fourmis.

Résumé : Chez *Ph. pallidula*, la sous-caste soldat possède une seule paire de disques imaginaux alaires (mésothoraciques) pendant une partie du développement larvaire.

Le déterminisme de la soldatisation est sensible à l'hormone juvénile et il est possible de favoriser la production de soldats en apportant cette hormone par voie alimentaire.

Le dosage des ecdystéroïdes met en évidence des différences entre les deux voies de développement au moment de la divergence.

Abstract : In *Ph. pallidula* the soldier sub-caste shows only one pair of imaginal wing disks (mesothoracic) during a part of larval development.

The soldatization determinism is juvenile hormone-sensitive and it is possible to favour the soldier production by food supply of JH.

The ecdysteroid titre reveals early differences between the two sub-castes bias.

Le polymorphisme présente chez *Pheidole pallidula* un aspect particulier du fait de l'existence de sous-castes nettement tranchées au sein des ouvrières. On distingue trois types de femelles :

les reines, individus féconds et reproducteurs ;

les ouvrières proprement dites, elles sont stériles et de petite taille ; la tête est étroite et leurs dimensions ne fluctuent qu'entre de faibles limites bannissant tout polymorphisme ;

les soldats, ce sont des ouvrières particulières, reconnaissables à leur grosse tête ; ils sont stériles également.

Il n'existe aucune ouvrière *media* ou intermédiaire entre les deux dernières formes décrites si bien que les deux sous-castes ouvrières et soldats constituent un ensemble parfaitement bimodal. Cette circonstance est très favorable à l'étude du déterminisme ouvrière-soldat.

Jusqu'à une date récente les travaux relatifs à ce phénomène de la "soldatisation" n'ont concerné que des observations affectant les populations : température, alimentation, nombre d'individus, etc. (GREGG, 1942 ; NAKAO, 1973 ; PASSERA, 1973, 1974 et 1977 ; etc.). On peut les résumer de la façon suivante :

Ouvrières et soldats possèdent les mêmes stades larvaires. C'est au cours du troisième et dernier stade qu'intervient la différenciation entre les deux sous-castes. Lorsque les larves mesurent 1,3 mm de long (larves orange) elles peuvent soit achever rapidement leur développement marqué par la purge de l'intestin (larves grises), prénymphe et nymphe d'ouvrière, soit subir une brusque croissance jusqu'à 2,5-3 mm avant la purge de l'intestin (larves grises) et les stades prénymphe et nymphe de soldat (figure : 1). La "soldatisation" est soumise à divers facteurs externes ou internes à la société :

température : l'élevage des soldats n'est possible que si la température est supérieure à 24°.

alimentation : elle doit être riche en protéines. Les sociétés nourries avec du miel sont incapables de produire des soldats.

composition de la société : en sortie d'hivernation de nouveaux soldats n'apparaissent que si le nombre de soldats adultes est inférieur à 5 %.

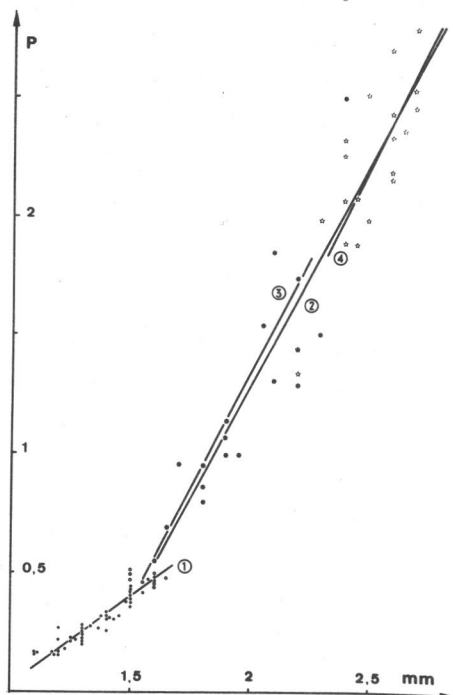


Figure 1 : Relation entre le poids et la taille des larves des deux sous-castes, ouvrière et soldat, de *Ph. pallidula*.
En abscisses: la taille en mm ;
En ordonnées: le poids (P) en mg.

Légende :

- larve orange d'ouvrière
- larve grise d'ouvrière
- * larve orange de soldat
- ☆ larve grise de soldat
- ① droite de régression des larves d'ouvrières
- ② droite de régression des larves de soldats
- ③ droite de régression des larves orange de soldats
- ④ droite de régression des larves grises de soldats.

I. - ETUDE DES DISQUES IMAGINAUX ALAIRES CHEZ LES SOLDATS (en collaboration avec Y. SEGUELONG)

Chez de nombreuses espèces les ouvrières *major* présentent des similitudes avec la reine en particulier en ce qui concerne la ponte. Chez les *Pheidole* dont les soldats sont stériles nous avons recherché des analogies avec la reine dans une autre direction. L'existence de moignons alaires chez des individus atypiques nous a amené à étudier les disques imaginaux alaires. De tels disques existent en effet chez *Pheidole bicarinata*, une espèce américaine (WHEELER et NIJHOUT, 1981a).

De l'ensemble de nos observations (montages *in toto*, coupes histologiques, microscopie à balayage) il ressort que chez les larves de soldats il existe une paire d'ébauches correspondant aux ailes mésothoraciques. Par contre les ailes métathoraciques sont toujours absentes. Ces disques imaginaux apparaissent après le début de la différenciation des larves orange dans la voie soldat. Ils sont de forme circulaire chez les larves et prennent une forme ellipsoïdale chez les prénymphe. Leur évolution est résumée

mée sur la figure 2.

Du stade larve orange à larve grise ils subissent une faible croissance (de 1 à $1,35 \cdot 10^{-2} \text{ mm}^2$) et aux stades suivants (prénymphose et nymphose) ils régressent. Malgré leur régression à la mue nymphale ils font saillie à l'extérieur. Ils sont situés en arrière du stigmate mésothoracique qui est bordé par une crête cuticulaire (ou pérित्रème) hérissée d'épines. L'ébauche est lisse. A la mue suivante (imaginale) les ébauches alaires ont disparu.

Dans la lignée ouvrière à aucun moment nous n'avons pu identifier de disques alaires qui sont pourtant fréquents chez des espèces à polymorphisme moins important comme les *Lasius* ou les *Formica* (WHEELER et NIJHOUT, 1981a). Chez ces ouvrières il y a toujours deux paires de disques.

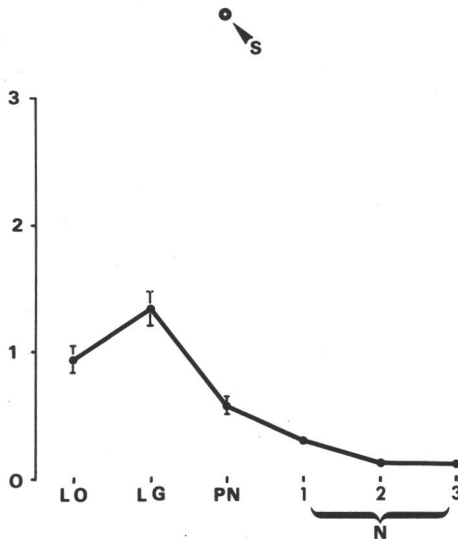


Figure 2 : Evolution de la paire de disques imaginaires alaires (mésothoraciques) au cours de la différenciation de la caste soldat. En ordonnées, la surface des disques imaginaires en $10^{-2} \times \text{mm}^2$.

Légende :

LO : larve orange

LG : larve grise

PN : prénymphose

N1 : nymphe blanche à yeux blancs

N2 : nymphe blanche à yeux noirs

N3 : nymphe pigmentée

S : disques imaginaires des prénymphes sexuées.

On sait que le développement des disques imaginaires fait intervenir hormone juvénile (JH) et hormone de mue. Par ailleurs nous avons déjà montré chez cette espèce que la JH jouait un rôle dans le déterminisme des castes reine-ouvrière. L'application de JH sur des reines produisant du couvain ouvrier provoque la ponte d'oeufs évoluant en reines (PASSERA et SUZZONI, 1979). Nous avons voulu vérifier si le déterminisme des sous-castes soldat-ouvrière était lui aussi sensible à cette hormone.

II. - ROLE DE LA JH DANS LA "SOLDATISATION"

Les sociétés utilisées ont été récoltées sur les Causses du Bas-Quercy entre le 27 mars et le 2 avril 1981 puis entre le 26 mars et le 6 avril 1982, c'est-à-dire lors de la reprise d'activité mais avant le début de la ponte. Lors de la mise en expérience à 28° on constitue des sociétés d'environ 1 000 ouvrières et une reine mais débarrassées de tous les soldats afin de favoriser leur production.

Les sociétés traitées reçoivent 2 fois par semaine un ver de farine ayant eu une injection de JH1 (AYERST) en solution dans l'huile d'olive (10 μ l). Afin de favoriser la diffusion de la JH, les vers de farine sont laissés au repos une heure. Ils sont donnés aux fourmis après avoir reçu une blessure d'un coup de ciseaux. Pour les témoins la marche à suivre est identique mais les injections sont pratiquées avec de l'huile pure.

Trois à quatre semaines plus tard les premières nymphes apparaissent. A partir de cette date on compte et on élimine chaque semaine les larves et nymphes de soldats. Pour les ouvrières nous avons modifié la méthode de dénombrement ce qui nous amène à présenter séparément les résultats de 1981 et ceux de 1982 (figure : 3).

1/ Résultats 1981

Pour ne pas affaiblir les sociétés, les nymphes d'ouvrières sont recensées hebdomadairement mais laissées dans le nid. Or la nymphose à 28° durant plus de 7 jours on est amené à compter deux fois certaines d'entre elles et donc à surestimer la production ouvrière. Nous avons donc mis au point un coefficient de correction pour corriger cet écart. Dans ces conditions les résultats sont les suivants :

a - dose forte :

Les élevages reçoivent 2 fois par semaine 200 μ g de JH. Cette dose élevée provoque une mortalité importante parmi les ouvrières et les reines. Sur 11 élevages traités, six ont péri avant la formation du couvain. Les 5 élevages survivants ont produit 5,2 ouvrières/semaine en moyenne contre 22,3 pour les 9 élevages témoins.

Si l'on compare à présent la production de soldats dans les deux situations, on obtient 2,8 soldats/semaine en moyenne par nid traité contre 2,6 chez les témoins. Exprimés en pourcentage de soldats par rapport à l'ensemble du couvain ces chiffres montrent une différence très hautement signifi-

cative au seuil de 1 % : 35 % de soldats dans les nids traités contre 9,4 % dans les nids témoins.

b - dose faible :

Afin d'éviter les effets toxiques de la JH la dose a été réduite à 5 µg de JH. Dans ces conditions tous les élevages (8) ont survécu et la mortalité des ouvrières n'est pas plus élevée que dans les témoins.

Les élevages traités produisent en moyenne par élevage et par semaine 20,7 ouvrières et 5,8 soldats, soit 21,7 %. Les 9 témoins produisent dans les mêmes conditions 17,3 ouvrières et 2,4 soldats, soit 9,5 %. La différence est très hautement significative.

Ainsi dans les deux séries l'apport de JH par voie alimentaire aboutit à une production plus élevée de soldats.

2/ Résultats 1982

Les manipulations sont conduites comme précédemment mais les nymphes sont éliminées à chaque dénombrement (et non laissées comme l'an passé). Nous avons utilisé la dose de 5 µg plus compatible avec la survie des élevages. Dans ces conditions la production des 10 nids traités est de 107,3 ouvrières et 9 soldats, soit 7,8 % de soldats. Dans les 11 élevages témoins on obtient 141,6 ouvrières et 5,6 soldats, soit 3,8 %. Ainsi deux fois plus de soldats ont été produits dans les élevages traités.

Dans les trois séries expérimentales, on a donc multiplié par 2 ou par 3 le nombre de soldats obtenus en apportant de la JH par voie alimentaire.

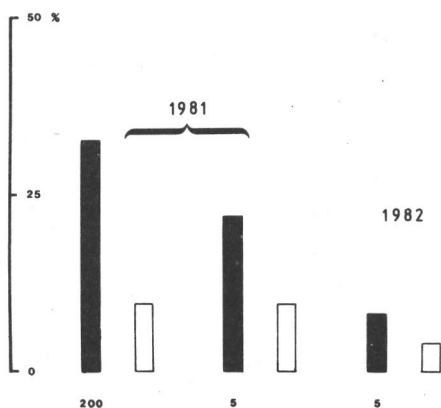


Figure 3 : Effet d'un apport de JH par la nourriture sur la production de soldats. En ordonnées, le pourcentage de soldats obtenus par rapport aux ouvrières néonates.

Légende :

en noir, les nids traités par la JH (la dose en µg est indiquée au-dessous) ; en blanc, les nids témoins.

III. - APPLICATIONS TOPIQUES DE JH

Afin de déterminer le stade sensible à la JH nous avons réalisé des applications topiques sur des larves encore indifférenciées. Pour cela des groupes d'ouvrières orphelines reçoivent des lots de larves du 2ème stade (20 à 80 μg) ou du 3ème stade (100 à 200, 200 à 300, 300 à 400 et enfin 400 à 500 μg). Chaque larve reçoit une application topique de JH 1 dans l'acétone variant de 133 à 2 000 $\mu\text{g/g}$ de larve.

Il faut noter que l'emploi de doses même élevées n'empêche pas la nymphose dont le taux varie selon les stades de 55 à 90 % sans différence par rapport aux témoins. Sur les 817 larves traitées 553 ont évolué en nymphes d'ouvrières et 7 en nymphes de soldats, soit 1,3 %. De leur côté les 160 larves traitées par l'acétone ont fourni 97 ouvrières et 4 soldats, soit 3,9 %. Nous avons donc échoué dans la tentative de "soldatiser" le couvain à l'aide d'applications topiques. Cela est d'autant plus étonnant qu'avec des doses comparables WHEELER et NIJHOUT (1981b) obtiennent jusqu'à 90 % de soldats chez *Ph. bicarinata*.

Pourtant l'action de la JH n'est pas nulle car elle agit sur le poids des nymphes ouvrières obtenues. En effet plus l'application sur les larves est précoce plus les nymphes sont grosses : les larves du stade II fournissent des nymphes d'un poids moyen de 470 μg tandis que les plus âgées du stade III fournissent des nymphes de 284 μg (figure : 4).

Il s'agit là, soit d'une tentative avortée dans le sens de la "soldatisation", soit d'un gain de poids résultant d'un allongement de la vie larvaire et donc de la période d'alimentation. C'est là un effet classique de la JH.

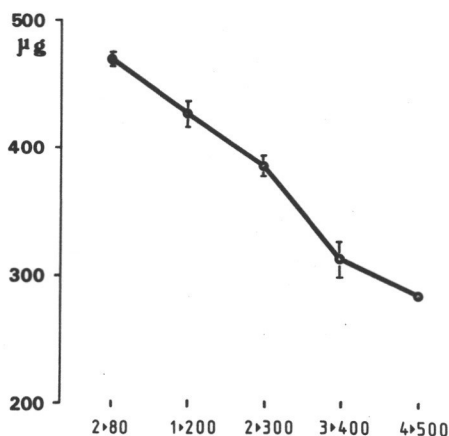


Figure 4 : Effet secondaire de la JH sur le poids des nymphes d'ouvrières obtenues en fonction de la précocité du traitement. En abscisses : le poids des larves en μg ; en ordonnées, le poids des nymphes en μg .

IV. - DOSAGE DES ECDYSTEROIDES

Pour préciser les conditions physiologiques du déterminisme nous avons dosé les ecdystéroïdes chez les larves indifférenciées et pendant la différenciation. Ces dosages ont été réalisés sur des échantillons d'au moins 250 µg. Les larves sont regroupées lorsqu'elles n'atteignent pas ce poids. La méthode de dosage utilisée est le dosage radioimmunologique mis au point par DE REGGI et coll. (1975). Les résultats sont rassemblés sur la figure 5. Chez les larves d'ouvrières il y a une élévation du titre jusqu'à un maximum de 5,1 pmoles/mg obtenu pour un poids de 420 µg. Le titre décroît jusqu'à un minimum atteint peu avant la prénymphose. Au cours de la nymphose il se produit un second pic chez les nymphes blanches à yeux noirs. La différenciation de la sous-caste soldat se caractérise par des valeurs élevées jusqu'à un poids de 1 mg. Pour un poids de 1 à 2 mg malgré quelques variations, le titre reste faible ; ensuite il se produit un pic pour un poids de 2,2 mg. A la nymphose on constate aussi un maximum au stade yeux noirs.

Les variations que nous avons mises en évidence peu avant la prénymphose et pendant la nymphose sont parallèles dans les deux voies de développement et sont à mettre en relation avec les mues nymphale et imaginale. Le début du développement lui est marqué par des valeurs élevées chez les larves de soldats et des valeurs basses chez les larves d'ouvrières. Ceci demanderait à être confirmé par d'autres dosages mais la difficulté vient du fait qu'il est difficile ou même impossible (pour les plus jeunes) de distinguer les larves d'ouvrières des larves de soldats entre 300 et 600 µg.

Ces différences constatées entre larves d'ouvrières et larves de soldats sont à rapprocher de celles mises en évidence chez l'Abeille (LENSKY et coll., 1978 ; HAGENGUTH et REMBOLD, 1978 ; REMBOLD et HAGENGUTH, 1981). Malgré des divergences ces auteurs notent lors de certaines étapes du développement mais bien après le stade critique des valeurs plus élevées chez la reine que chez l'ouvrière. Par contre nous-même nous avons montré chez *Plagiolepis* des résultats opposés (SUZZONI et coll., 1981).

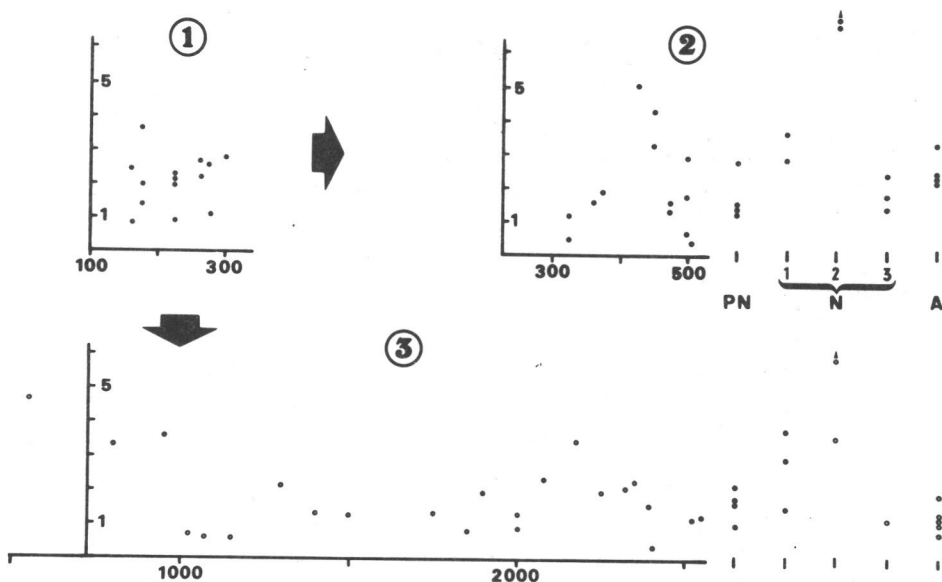


Figure 5 : Dosage des ecdystéroïdes lors de la différenciation des sous-castes ouvrière et soldat. (1) période indifférenciée ; (2) caste ouvrière ; (3) caste soldat. Chaque point correspond à un dosage. En abscisses, le poids en μg ou le stade ; en ordonnées, les ecdystéroïdes en picomoles/mg d'ecdystérone-équivalent. Les abréviations sont les mêmes que pour la figure 2. A : Adulte.

V. - CONCLUSION

L'étude des disques imaginaux alaires confirme la place intermédiaire qu'occupe le soldat entre la reine et l'ouvrière. Curieusement une seule paire de disques est visible alors que chez plusieurs espèces les ouvrières en montrent deux paires.

La "soldatisation", comme la sexualisation, est sensible à la JH qui la favorise. La comparaison avec d'autres espèces de *Pheidole* montre des différences dans les modalités d'action qui, pour l'instant, restent inconnues.

Du point de vue hormonal, les ecdystéroïdes montrent des différences au moment de la divergence : la sous-caste ouvrière s'accompagne de valeurs faibles alors que la sous-caste soldat est caractérisée par des valeurs élevées.

Bibliographie :

- GREGG R.E., 1942. - The origin of castes in ants with special reference to *Pheidole morrisi* Forel. *Ecol.*, 23, 295-308.
- HAGENGUTH H. et REMBOLD H., 1978. - Kastenspezifische Modulation des Ecdysteroid - Titters bei der Honigbiene. *Mitt. dtsh. Ges. Allg. angew. Ent. Giessen*, 1, 938-943.
- LENSKY Y., BAEHR J.C. et PORCHERON P., 1978. - Dosages radio-immunologiques des ecdysones et des hormones juvéniles au cours du développement post-embryonnaire chez les ouvrières et les reines d'Abeille (*Apis mellifica* L. var. *ligustica*). *C. R. Acad. Sci., Paris, D*, 287, 821-824.
- NAKAO S.I., 1973. - Colony development of *Pheidole nodus* Smith in artificial nest (Hymenoptera, Formicidae). *Mushi*, 47, 19-29.
- PASSERA L., 1973. - Origine des soldats dans les sociétés de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Proc. VII Congr. I.U.S.S.I.*, London, 305-309. 1974. - Différenciation des soldats chez la Fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Ins. soc.*, 21, 71-86. 1977. - Production des soldats dans les sociétés sortant d'hibernation chez la Fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Ins. soc.*, 24, 131-146.
- PASSERA L. et SUZZONI J.P., 1979. - Le rôle de la reine de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae) dans la sexualisation du couvain après traitement par l'hormone juvénile. *Ins. soc.*, 26, 343-353.
- REGGI M. DE, HIRN M. et DELAAGE M., 1975. - Radioimmunoassay of ecdysone ; an application to *Drosophila* larvae and pupae. *Biochem. biophys. Res. Commun.*, 66, 1307-1315.
- REMBOLD H. et HAGENGUTH H., 1981. - Modulation of hormone pools during postembryonic development of the female honey bee castes. Regulation of insect development and behaviour. *Tech. Univ. of Wroclaw Ed.*, vol. 1, 427-440.
- SUZZONI J.P., PASSERA L. et STRAMBI A., 1981. - Corps allates et ecdystéroïdes au cours de la différenciation de la caste chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea*. *Bull. sect. franç. U.I.E.I.S.*, Toulouse, 117-120.
- WHEELER D.E. et NIJHOUT H.F., 1981a. - Imaginal wing discs in larvae of the soldier caste of *Pheidole bicarinata vinelandica* Forel (Hymenoptera : Formicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 10, 131-139. 1981b. - Soldier determination in ants : new role for juvenile hormone. *Science*, 213, 361-363.

ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE DU PROCESSUS DE RECOLONISATION
DU MILIEU FORESTIER MONTAGNARD PAR LES FOURMIS DU
GROUPE *Formica rufa* (FORÊT D'OSSÉJA, BOIS DES COURONNES,
PYRÉNÉES ORIENTALES)

CLAUDE TOROSSIAN et L. ROQUES

(Groupe de travail " *Formica rufa*",
Laboratoire d'Entomologie forestière,
Faculté des Sciences, 118 route de Narbonne
31077 TOULOUSE (France)

Mots-clés: Recolonisation - milieu forestier montagnard -
groupe *Formica rufa*.

RESUME. - Après mise en protection totale de 3 ha. de forêt de montagne (Osséja-Bois des Couronnes 1850m), nous avons pu montrer par comparaison avec 2 ha. de forêt témoin (non protégés) que les fourmis rousses des bois de l'espèce *Formica lugubris* Z. pouvaient en une seule année reconquérir totalement le territoire abandonné à la suite de l'agression animale et humaine (dans certains cas la recolonisation a pu atteindre 294% de la valeur initiale).

ABSTRACT. - After a whole protection of 3 ha of mountain forest (Osséja, Bois des Couronnes 1850m), we have showed by comparison with an unprotected check areas of 2 ha, that the populations of red wood ants (*Formica lugubris* Z.) can recolonize forest stands ; in some cases the reoccupying process rise 294% after one year.

BUT DE L'EXPERIENCE - Depuis 1972 nous étudions l'importance qualitative et quantitative des fourmis du groupe *Formica rufa* dans plusieurs forêts cerdanes caractérisées par l'intensification des agressions du milieu forestier montagnard.

Nous avons donc quantifié les peuplements de fourmis sur un certain nombre de forêts ; ainsi 5 hectares au Bois des Couronnes ont fait l'objet d'études suivies chaque année depuis 1978 (TOROSSIAN, 1979). En juillet 1980, à notre demande, 3ha de ce territoire ont été mis en protection totale pour une période de 10 ans (hectares IA, IIA, IIIA). Il devient donc possible de comparer les populations myrmécologiques avant et après cette "mise en défens", et d'étudier l'année suivante (1981) sur les deux type de parcelles, les hectares protégés et les témoins (2 ha non protégés IB, IIB) la dynamique supposée du processus de repeuplement. Le phénomène s'est présenté de manière d'autant plus intéressante que la triple agression forestière (élevage intensif, exploitation du bois, tourisme), n'a cessé d'augmenter depuis 1970.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL - Sur chacun des 5 ha, nous avons relevés les caractères suivants :

- . volume de l'ensemble des nids en activité (Pseudobiomasse/ha)
- . nombre des nids en activité (à 1'ha),
- . volume des nids morts ou mourants par agression ou vieillissement (Nécromasse en m3 à 1'ha),
- . nombre des nids morts ou mourants,
- . volume moyen des différents types de nids.

Les nids sont ensuite classés en quatre classes de volume (TOROSSIAN, 1979, 1980) :

- . Petits nids (0 à 32000 cm3)
- . Nids moyens (32000 à 256000 cm3)
- . Gros nids (256000 à 2.048.000 cm3)
- . Très gros nids (supérieur à 2.048.000 cm3)

400 jours après la "mise en défens", nous avons procédé à de nouveaux relevés sur les 3 ha protégés et les 2 ha témoins non protégés.

RESULTATS OBTENUS .

Ils sont regroupés dans le tableau (1) suivant:

	IIIA			IA			IIA			IIB			IB		
	VT	N	VM	VT	N	VM	VT	N	VM	VT	N	VM	VT	N	VM
1978	7,07	14	505	8,58	19	541	4,59	13	352	7,33	31	236	8,83	34	112
m	1,58	7	226	4,74	10	474	1,13	5	226	2,38	14	170	2,65	17	156
1979	5,60	9	622	8,87	21	422	3,25	22	147	7,31	34	215	3,73	30	124
m	1,60	9	177	3,81	16	238	1,03	13	79	3,66	29	126	3,01	22	137
1980	4,78	11	435	9,11	20	455	2,14	16	134	7,39	40	184	3,68	27	136
m	1,44	8	180	3,12	17	184	3,33	21	158	4,33	34	127	3,08	39	79
1981	7,26	14	519	11,6	23	497	8,48	33	257	7,46	32	233	3,80	26	153
m	1,32	6	220	6,02	17	354	0,46	9	51	6,30	4	134	5,65	30	188

Tableau 1 - Variations observées sur les 5 hectares étudiés de 1978 à 1981

VT x v = Volume total des nids en activité (Pseudobiomasse en m3/ha)
 VT x m = Volume total des nids morts (ou abandonnés): Nécromasse en m3/ha
 N x v = Nombre des nids en activité à l'hectare
 N x m = Nombre des nids morts (ou abandonnés) à l'hectare
 VM x v = Volume moyen des nids en activité en dm3 (à l'ha)
 VM x m = Volume moyen des nids morts (ou abandonnés) en dm3 (à l'ha)

DISCUSSION - 1° *Etude des pseudobiomasses.* -A partir du tableau précédent nous avons tracé les graphiques de la figure (1) qui mettent en évidence pour chacun des 5ha étudiés, l'évolution du peuplement myrmécologique. Rappelons que la pseudobiomasse à l'hectare exprime en m3 le volume des fourmis et matériaux des nids ; c'est un critère fondamental qu'il faut considérer en premier puisqu'il intègre tous les autres et qu'il exprime la richesse réelle en fourmis pour le territoire analysé, quels que soit le nombre, la forme, et la disposition des nids. Les points les plus importants qui se dégagent de nos résultats nous paraissent-être les suivants :

- A l'évidence chacun des hectares placés sous protection depuis juillet 1980, (IIIA, IA, IIA), présentent après 400 jours seulement une remontée telle des pseudobiomasses qu'elles atteignent et dépassent les valeurs initiales de 1978. Les témoins (IIB, IB) en l'absence de protection, présentent une faune stabilisée dans de faibles valeurs.

- Si nous considérons les années précédant la mise en protection, nous enregistrons une nette décroissance des pseudobiomasses sur les hectares IIIA et IIA avec respectivement pour les années 1978, 1979, 1980 :

IIIA:	7,07	5,60	4,78 m3/ha
IIA:	4,59	3,25	2,14 m3/ha

Les populations sur l'hectare IA semble se maintenir avec :

IA:	8,58	8,87	9,11 m3/ha
-----	------	------	------------

Ces séries de valeurs, montrent la tendance évolutive générale des hectares considérés avant la protection. Il est d'autant plus remarquable de constater, qu'après cette opération de mise en défens des parcelles, les pourcentages de croissance de population les plus élevés s'observent sur les hectares qui présentaient l'année précédant cette mise en défens, les pseudobiomasses les plus faibles ; soit respectivement pour IIIA, IIA, et IA, 52%, 28%, et 294%;

- Nous pensons qu'il est intéressant de souligner que cette croissance inégale permet de rattraper les différences importantes de 1980. En effet, nous retrouvons en 1981, respectivement pour IIIA, IA, IIA les valeurs de 7,26m3/ha, 11,58m3/ha et 8,48 8,48m3/ha.

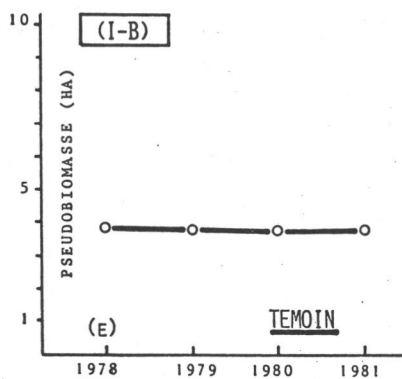
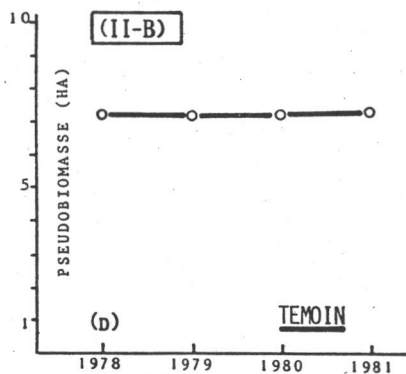
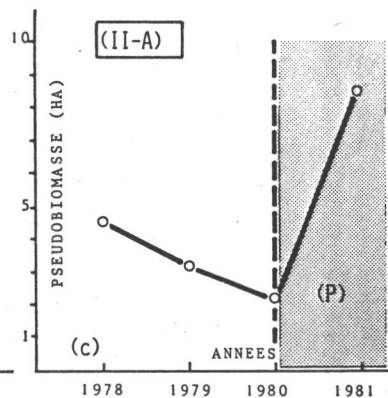
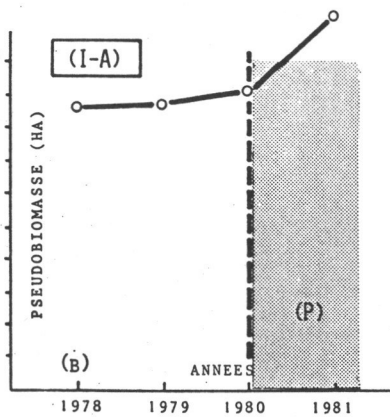
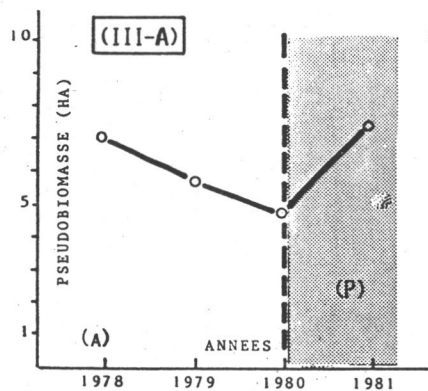


Figure (4) : Evolution de la PbM pour les 5 ha étudiés de 1978 à 1981

- A) hectare III-A
- B) hectare I-A
- C) hectare II-A

La mise en application de la protection totale est figurée par le grisé et le lettre (P)

- D) hectare II-B (Témoin)
- E) hectare I-B (Témoin)

(D et E n'ont aucune protection).

Ceci revient à dire que les niveaux d'agression différents ont affecté fortement l'hectare IIIA et surtout IIA, et beaucoup plus légèrement l'hectare central IA. La mise "en défens" a permis de supprimer le pâturage et l'intense circulation des chevaux qui empruntaient ces deux couloirs. La forêt n'ayant pas subi de nouvelles coupes depuis 1979, l'exploitation forestière peut-être retirée des facteurs d'agression. En ce qui concerne le tourisme en forêt, il est évident que la pose de la clôture ne permet pas d'éviter le cheminement des quelques rares promeneurs et chercheurs de champignons (en septembre essentiellement) ; le facteur tourisme s'efface donc devant l'agression constante et forte du bétail. Ces observations tendraient à prouver :

- que les fourmis rousses rétablissent par une sorte d'*homéostasie* un peuplement à peu près homogène sur les secteurs mêmes où la virulence de l'agression forestière s'est manifestée de manière hétérogène.
- que le facteur perturbant le plus dangereux est bien (à Osséja), l'agression équine qui se manifeste par un surpâturage et surtout par des cheminements intenses et anarchiques qui perturbent gravement le sous-bois forestiers et ses habitants : fourmis et jeunes plants de pins à crochet.

2° *Etude du nombre des nids en activité.* - Les densités observées sur les 5 hectares étudiés en 1980 et 1981, présentent les valeurs suivantes :

	IIIA	IA	IIA	IIB	IB
1980	11	20	16	40	27
1981	14	23	33	32	26
1981-1980	+3	+3	+17	-8	-1
	ZONE PROTEGEE			TEMOINS	

Le diagramme de la figure (2) traduit ces évolutions positives et négatives. Cette représentation souligne tant pour le nombre des nids (N.M et G.N), que pour leur volume moyen à l'hectare, l'augmentation très notable du nombre des nids et de leur puissance en zone protégée. Ces résultats renforcent les précédents et mettent en évidence le rôle très positif de la protection.

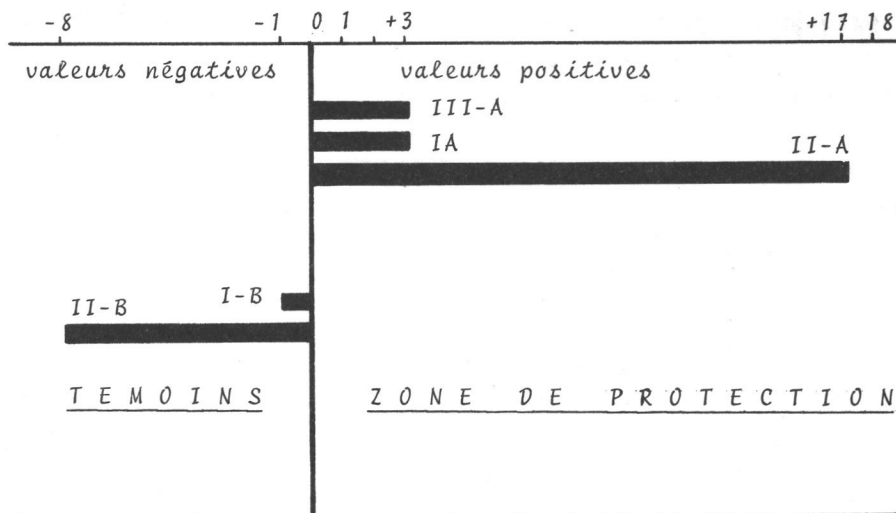


Figure 2 - Modification (+) et (-) du nombre des nids.

3° Etude de la nécromasse et des nids morts.- Ces deux critères interviennent également dans l'évolution des peuplements myrmécologiques consécutive à la mise en protection du territoire étudié. Nous avons déjà montré (TOROSSIAN, 1979), que le processus dégénératif des nids subissant une forte agression, était l'éclatement des nids de fort volume en nids de plus en plus petits, donc de moins en moins résistants. Ce processus conduit inexorablement à l'effondrement des pseudobiomasses, et à la montée des nécromasses. Ce phénomène vérifié également à Ossèja sera ultérieurement discuté.

CONCLUSION

L'expérience de dynamique des populations et de recolonisation de la forêt par les espèces du groupe *Formica rufa*, nous conduit à formuler un certain nombre de conclusions :

1°- Nous pensons avoir démontré l'intérêt d'une protection de la forêt face à la virulence des trois principaux facteurs d'agression qui l'affectent. Il faut cependant selon les cas, les considérer individuellement et différemment. Ainsi, après stabilisation en 1980-81 de la perturbation née de l'exploitation forestière, et compte-tenu du faible impact touristique (au Bois des Couronnes), le facteur principal s'est révélé

être le pâturage et le surpiétinement du à la présence d'une aire de repos d'un important troupeau de chevaux, dont deux itinéraires de déplacement traversent par ailleurs le massif forestier des Couronnes pour rejoindre celui de l'Orry d'Andreu à quelques kilomètres de là. A cet égard, la mise "en défens" pendant 13 mois a entraîné une augmentation de la pseudobiomasse de l'ordre de 75% en moyenne ; c'est-à-dire que l'on assiste à un retour massif des populations de fourmis rousses, et à la normalisation rapide de leur population. Rappelons à ce propos la part importante de ces fourmis comme insectes prédateurs dans l'écosystème forestier montagnard qui a fait écrire à un très grand nombre d'auteurs parmi lesquels GOSSWALD (1971), PAVAN (1976), EICHORN (1979), CEBALLOS (1979), CHERIX (1979),....., que ces fourmis "utiles" devaient-être protégées (cf. la loi de protection des fourmis rousses des bois adoptée dans plusieurs pays européens).

Les autres paramètres tels que la nécromasse et le nombre des nids morts, évoluent de façon inverse, en parfaite concordance avec le phénomène majeur de l'augmentation des pseudobiomasses : l'élévation de la mortalité dans les zones protégées, et sa nette diminution dans les zones protégées. L'intérêt de la protection forestière nous paraît donc établi au vue de cette expérience.

2°- L'homéostasie des peuplements étudiés est un phénomène nouveau qui se dégage de ce travail. En effet cette augmentation du "capital" fourmis rousses est irrégulière selon les zones considérées (cf. pourcentage de croissance sur IA, IIA, IIIA).

Tout semble prouver que les augmentations de populations les plus fortes se produisent sur les secteurs où la faune avait le plus dangereusement diminué du fait de la virulence de l'agression équine. Une année seulement après la protection, on observe une homéostasie tout à fait remarquable qui se traduit par la réinstallation d'une population normale et homogène dans le milieu considéré.

3°- Ce fait souligne la plasticité écologique de *Formica lugubris*, qui vraisemblablement par son caractère polycalique, et sa très grande dynamique, est à même de rétablir très

rapidement, lorsque le milieu retrouve des conditions favorables, des populations normalement dense (au niveau de 1970).

4° Dès que se manifeste une agression (même très peu apparente sur le milieu forestier montagnard, il s'instaure un véritable régime de crise écologique qui bouleverse plus ou moins profondément le milieu et ses multiples habitants, et qui se traduit par des effets à très court terme, à moyen terme et à long terme. Ainsi, les fourmis des bois étant l'un des constituants majeurs des forêts, sont affectées très rapidement selon le schéma que nous venons d'exposer, (multiplication dégénérative des nids, puis abaissement du nombre des nids, effondrement des populations, augmentation de la nécromasse, diminution des volumes moyens ...). Mais la plasticité écologique de cette espèce, se manifeste également dans le sens d'un repeuplement extrêmement actif permettant de retrouver en quelques mois les valeurs initiales de ses populations, à la condition toutefois que le phénomène dégénératif ne soit pas engagé dans sa phase ultime (TOROSSIAN, 1980). Ainsi *Formica lugubris* apparaît étroitement liée au milieu forestier dont le devenir conditionne ses peuplements. On peut donc dire que cette espèce par l'extrême rapidité de sa réponse, est l'indicateur biologique par excellence du milieu forestier montagnard dans lequel elle vit.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- CEBALLOS P., 1979.- Las hormigas rojas y su utilidad contra las plagas forestales. Bull. SR0P 11-3: 327-344.
- CHERIX D., 1979.- Les fourmis rousses (groupe *Formica rufa*) en Suisse. Rapport sur les connaissances acquises et les données récentes concernant les fourmis rousses en Suisse. Bull. SR0P 11-3: 31-36.
- EICHHORN O., 1979.- Waldhygienische schlussfolgerungen aus der natürlichen verbreitung der nützlichen waldameisen in den hauptwaldtypen der mitteleuropaischen gebirswader und der ostalpen. Bull. SR0P 11-3: 51-58
- GOSSWALD K., 1971.- Über den Schutz von Nestern der Waldameisen. Waldhygiene 9(1/2): 1-24.

- PAVAN M., 1976.- Utilisation des fourmis du groupe *Formica rufa* pour la défense biologique des forêts. *Collana Verde* 39: 417-442.
- TOROSSIAN C., 1979.- Méthode d'étude quantitative des fourmis du groupe *Formica rufa*. *Bull.SROP*, 11-3:215-240
- TOROSSIAN C., 1980.- Les fourmis du groupe *Formica rufa*, indicateurs biologiques de dégradation de l'écosystème forestier montagnard sous l'action humaine. *Contrat Faune & Flore*, 77/105, Ministère de l'Environnement 186 p.

NIVEAU D'ACTIVITÉ MOTRICE ET CARACTÉRISTIQUES
BIOCHIMIQUES CHEZ LA FOURMI *Lasius niger* (L.)

HENRI VERRON

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie
Faculté des Sciences
Parc de Grandmont
37200 TOURS (France)

Mots-clés: Fourmis, motricité, variabilité, octopamine.

Résumé : L'appréciation de la locomotricité de *L. niger* à l'aide d'un coefficient k_a d'activité permet de préciser la variabilité interindividuelle du comportement locomoteur. On peut distinguer des individus hypomoteurs et hypermoteurs qu'on peut caractériser du point de vue biochimique.

Abstract : Locomotor activity of *L. niger* is characterized by a coefficient " k_a " which permits to precise the locomotor variability between individuals. Thus it is possible to select hyperactive and hypoactive animals and to characterize them in a biochemical way.

On a précédemment montré (VERRON, 1974) que tout individu manifeste, dans son comportement, des particularités qui lui sont propres. Au plan de la locomotricité en particulier, divers travaux ont révélé que tout animal est caractérisé par un certain niveau d'activité qui le distingue de ses congénères (VERRON, 1976).

Dans une piste circulaire de 4 cm de rayon, on a observé l'activité locomotrice de 40 ouvrières marquées, soumises à un test journalier de 2 heures pendant 24 jours consécutifs. Le niveau d'activité individuel (donné par le nombre de tours effectués au cours du test), présente, malgré une fluctuation permanente et parfois importante, une certaine constante marquée par une majorité de scores analogues élevés ou faibles (fig. 1).

Pour avoir un critère d'appréciation du niveau d'activité individuel et permettre des comparaisons on a cherché à établir un coefficient k_a d'activité à partir d'une étude expérimentale de longue durée. On a enregistré l'activité locomotrice de 15 ouvrières de *Lasius niger* au cours d'un test hebdomadaire de 2 heures pendant 3 mois. Les résultats obtenus ont été répartis en 7 niveaux d'activité selon les scores donnés par chaque individu. Le tableau I montre la répartition des fréquences des scores réalisés par les 15 ouvrières. On attribue à chacun des 7 niveaux un indice allant de zéro pour le niveau le plus faible, à 6 pour le niveau le plus élevé. Le coefficient k_a est donné par le quotient de la somme Σ (somme des produits des indices "i" par la fréquence des scores correspondants fi) par le nombre N de tests réalisés :

$$k_a = \frac{\Sigma (i_o \cdot f_o) + (i_1 \cdot f_1) \dots + (i_6 \cdot f_6)}{N}$$

Exemple pour l'individu 9 (Tableau I) : $k_a = \frac{\Sigma (2.6) + (3.5) + (4.1)}{12} = \frac{31}{12} = 2,58$

On peut alors apprécier le niveau d'activité d'un individu par son coefficient k_a et le comparer à une échelle allant d'un niveau très faible ($k_a \leq 1,42$) à un niveau très fort ($k_a > 4,42$) selon la correspondance indiquée dans le tableau II.

On peut ainsi distinguer, à l'aide d'un critère précis, des individus hypomoteurs et des individus hypermoteurs. On est alors conduit à rechercher l'existence de caractéristiques neurophysiologiques susceptibles de distinguer les deux catégories de sujets et à vérifier, notamment, si ces

deux types de comportement sont associés à des niveaux différents d'activité des glandes endocrines responsables des régulations métaboliques.

On sait en effet qu'il existe des relations étroites entre l'activité des glandes endocrines et les besoins métaboliques des animaux (LAFON-CAZAL, MICHEL, 1977). L'étude de l'ultrastructure des organes rétro-cérébraux de *Lasius niger* (LAFON, VERRON, 1980) a montré la présence, dans les cellules glandulaires d'ouvrières hyperactives, de nombreux granules et de corps très dense de nature encore indéterminée.

Une étude comparative avec des ouvrières hypoactives est en cours.

Il est donc intéressant de procéder à une étude biochimique des deux catégories de sujets en particulier en ce qui concerne l'octopamine dont la présence, aujourd'hui connue chez de nombreux invertébrés (EVANS, 1978 ; EVANS, O'SHEA, 1977 ; FUZEAU-BRAESCH, DAVID, 1978), a été décelée chez divers insectes (LAFON-CAZAL, MICHEL, 1977 ; ROBERTSON, 1976 ; ROBERTSON, STEELE, 1974 ; ROBERTSON, JUORIO, 1976). On sait que l'octopamine intervient dans l'activité neuro musculaire chez *Locusta* (EVANS, O'SHEA 1977) et qu'elle est en rapport d'une part avec la qualité du vol chez *Schistocerca gregaria* (ROBERTSON, 1976), d'autre part avec le comportement phasaire chez *Locusta migratoria* (FUZEAU-BRAESCH, 1978).

Cette étude dont l'aspect biochimique est en cours de publication (DAVID, VERRON, 1982) a porté sur des ouvrières de *Lasius niger* sélectionnées sur leur activité locomotrice mesurée à l'actographe et groupées en 2 lots : l'un constitué d'individus hypermoteurs ($k_a > 4.50$), l'autre de sujets hypomoteurs ($k_a \leq 1.42$). L'analyse biochimique a porté sur 4 lots de 5 têtes d'une part et 3 lots de 5 corps d'autre part pour chacune des 2 catégories d'animaux testés. Les résultats figurant au tableau III montrent que la teneur en p-octopamine (donnée en microgramme par gramme d'animal) est différente d'une part entre la tête et le corps d'une même catégorie de sujets, d'autre part, entre les deux types d'animaux. Elle est plus importante dans la tête que dans le reste du corps : deux fois plus chez les sujets hypomoteurs (1,58 et 0,67), trois fois plus chez les individus hypermoteurs (3,83 et 1,32) ; elle est aussi plus importante chez les sujets hypermoteurs que chez les sujets hypomoteurs : deux fois plus au niveau du corps (1,32 et 0,67), trois fois plus au niveau de la tête (3,83 et 1,58).

Tableau I

Niveau d'activité (Nb. de parcours/ heure)		<15	15 à 49	50 à 89	90 à 129	130 à 169	170 à 180	>180	Coefficient d'activité Ka
Animal	Indice	0	1	2	3	4	5	6	
9			0	6	5	1			2,58 M
Z			0	4	8				2,66 M
N			4	5	3				1,91 f
P			5	7					1,58 f
1			2	4	5	1			2,41 f
D	1		1	5	2	2	1		2,50 M
8			0	0	2	2	6	2	4,66 T.F.
7			0	5	5	0	2		2,91 M
a			1	8	2	1			2,25 f
b			1	5	5	0	1		2,58 M
n			1	1	5	4	1		3,25 M
f			1	5	4	1	1		2,66 M
y			1	1	2	2	4		3,70 F
j	3		2	5	2				1,50 f
T	1		0	2	5	1	3		3,16 M

Tableau II

Coefficient	Niveau d'activité
$ka \leq 1,42$	très faible (t.f.)
$1,42 < ka \leq 2,42$	faible (f)
$2,42 < ka \leq 3,42$	Moyen (M)
$3,42 < ka \leq 4,42$	Fort (F)
$4,42 < ka$	Très Fort (T.F.)

Tableau III

Lots	Lots de 5 têtes		Lots de 5 corps	
	Hypo	hyper	hypo	hyper
1	1.370	4.10	0.670	1.375
2	1.40	3.90	0.732	1.27
3	1.75	3.75	0.625	1.34
4	1.81	3.60		
Moyenne	$1.58 \pm 0,22$	$3.83 \pm 0,20^*$	$0.673 \pm 0,05$	$1.32 \pm 0,05^*$

Les quantités d'octopamine sont exprimées en $\mu\text{g/g}$ de tissus
 (* $p < 0,001$ par comparaison avec la moyenne hypo.)

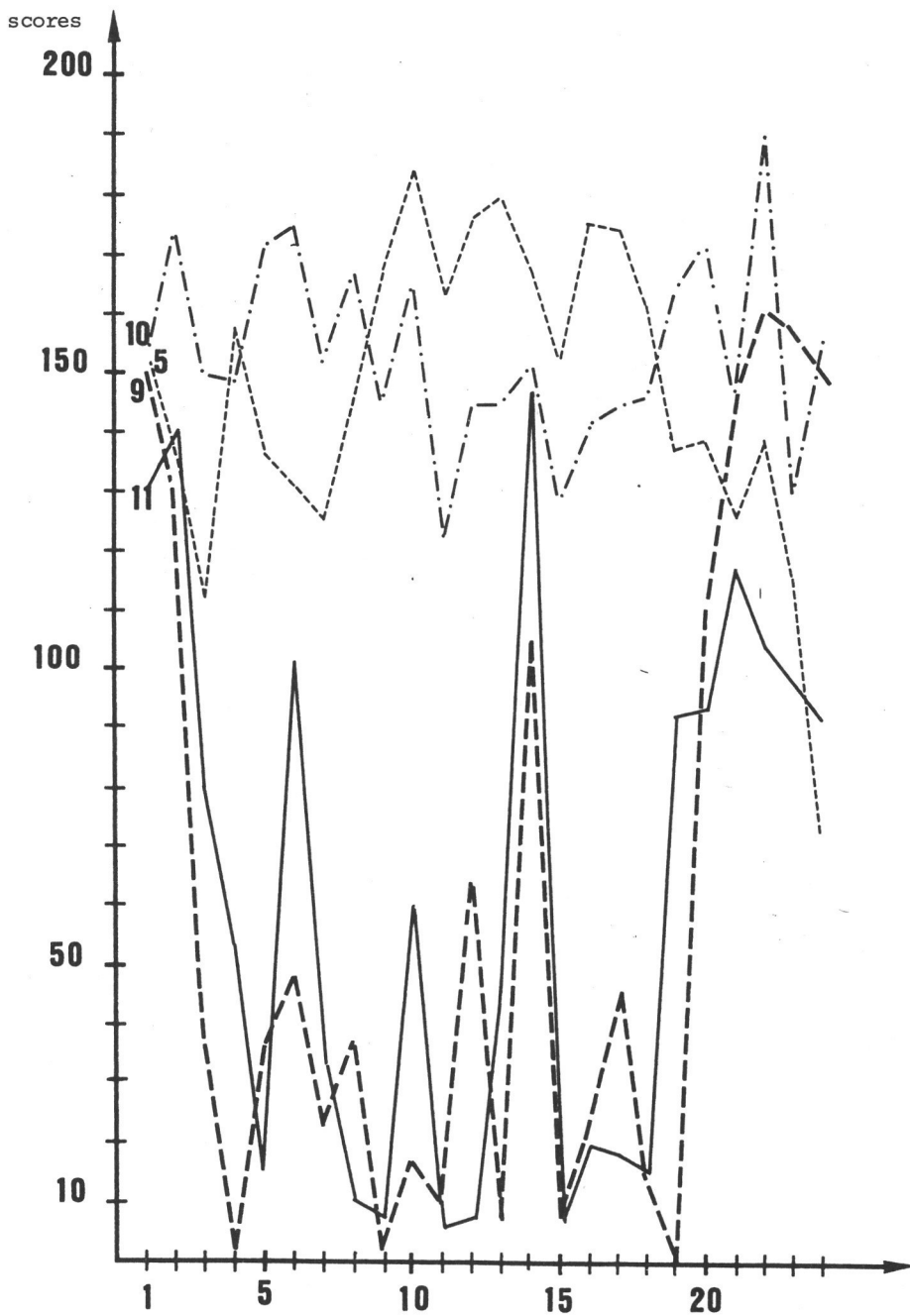


Figure 1

ordre des tests

BIBLIOGRAPHIE

- BARKER D.L., MOLINOFF P.J., KRAVITZ E.A., 1972.- Octopamine in the lobster nervous system. *Nature New Biol.*, 236 : 61 - 63.
- DAVID J.C., LAFON-CAZAL M., 1979.- Octopamine distribution in the *Locusta migratoria* nervous and non-nervous systems. *Comp. Biochem. Physiol.* 1979, Vol. 64 C, : 161 - 164.
- EVANS P.D., 1978.- Octopamine distribution in the insect nervous system. *J. Neurochem.* 30 : 1009 - 1013.
- EVANS P.D., O'SHEA M., 1977.- The identification of an octopamine neurone which modulates neuromuscular transmission in the locust. *Nature Lond.*, 270 : 275 - 279.
- FUZEAU-BRAESCH S., DAVID J.C., 1978.- Etude des taux d'octopamine chez *Locusta migratoria* (Insecte orthoptère) : comparaison entre insectes grégaires, solitaires et traités au gaz carbonique. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 284 : 697 - 699.
- LAFON M., VERRON H., 1980.- Organes rétro cérébraux de *Lasius niger* (Hymenoptera Formicidae) I Données ultrastructurales. *Int. J. Insect. Morphol. et embryol.* vol. 9 : 269 -
- LAFON-CAZAL M., MICHEL R., 1977.- Cytophysiology du lobe glandulaire des corpera cardiaca. *Arch. d'anat. micros. et morphol. exper.* 66, n°3 217 - 227.
- ROBERTSON H.A., 1976.- Octopamine, dopamine and noradrenaline content of the brain of the Locust *Schistocerca gregaria*. *Experientia* 32, 552.
- ROBERTSON H.A., STEELE J.E., 1974.- Octopamine in the insect central nervous system : distribution, biosynthesis and possible physiological role. *J. Physiol.* 237 : 34 - 35.
- ROBERTSON H.A., JUORIO A.V., 1976.- Octopamine and some related non catecholic amines in invertebrate nervous system. *Int. Rev. neurobiol.* 19 : 173 - 224.
- SAAVERDA J.M., BROWNSTEIN M.E., CARPENTER D.O., AXELROD J., 1974.- Octopamine presence in single neuron of *Aplysia* suggests neurotransmitter function. *Science, N.Y.*, 185 : 364 - 365.
- VERRON H., 1974.- Note sur l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger*. *C.R. Acad. Sc. t.* 278 n°18, 1974.

- VERRON H., 1976.- Note sur la stabilité de certains traits éthologiques chez les ouvrières de *Lasius niger*. C.R. Acad. Sc., Paris, t 283, 1976.
- WALKER R.J., RAMAGE A.G., WOODRUFF G.N., 1972.- The presence of octopamine in the brain of *Helix aspersa* and its action on specific snail neurone. *Experientia* 28 : 1173 - 1174.
- DAVID J.C., VERRON H., 1982.- Locomotor behavior in relation to octopamine levels in the ant *Lasius niger*. *Experientia* (sous presse).

LE RITUEL DE PONTE CHEZ *Melipona beecheii* (APIDE SOCIAL AMERICAIN)

ROGER DARCHEN

Laboratoire pour l'Etude des Arthropodes Sociaux
Station Biologique
24620 Les EYZIES.

Mots-clés: Apide, social, *Mélipone*, comportement, ponte.

RÉSUMÉ

Les *Mélipones* sont des abeilles sociales comparables à celles du genre *Apis*. Les études effectuées jusqu'ici ont montré, non seulement la structure sociale hautement développée des espèces de ce groupe, mais aussi leur extrême diversité éthologique en liaison avec le nombre assez élevé des espèces. Cette diversité nécessite une étude comparative qui fournira des résultats de prix pour l'éthologie comparative.

La plupart des insectes sociaux pratique un nourrissage progressif de leurs larves. Cela veut dire qu'aussitôt après l'éclosion de l'oeuf, la nourriture est donnée en fonction de la croissance de la larve. En revanche, les *Mélipones* pratiquent "l'approvisionnement massif", c'est-à-dire que le régime complet pour obtenir un imago à partir de l'oeuf est déposé dans la cellule avant la ponte de la reine. Cette façon de nourrir les larves est plutôt celle d'espèces d'hyménoptères solitaires ou subsociaux.

Ainsi, les *Mélipones* présentent une étrange combinaison de comportement social sophistiqué (comme dans le genre *Apis*) et de comportement primitif par leur manière de nourrir leurs larves. Cependant le processus d'approvisionnement et de ponte les différencie totalement des hyménoptères solitaires et sub-sociaux. On observe en effet une succession de phases bien définies se déroulant dans un jeu d'interactions compliquées entre la reine et les ouvrières.

On sait encore que chez beaucoup d'insectes sociaux la reine inhibe le développement ovarien de leurs ouvrières. Or, ici, comme dans tout ce groupe d'abeilles sans doute, et pendant le processus de ponte, les ouvrières pondent des oeufs qui sont immédiatement mangés par la reine.

Enfin les rituels de ponte, c'est-à-dire les séquences temporelles et les interactions comportementales entre la reine et les ouvrières semblent être vraiment propres aux genres ou même aux sous-genres des *Méliponides*.

L'intérêt de ces études comparatives ne peut donc échapper à personne.

POIDS DU PAIN D'ABEILLE ET DETERMINISME DU SEXE
CHEZ *Evylaeus calceatus* (SCOP) (HYM., HALICTINAE)

CÉCILE PLATEAUX-QUENU

Laboratoire d'Evolution des Êtres Organisés
105 Boulevard Raspail, 75006 PARIS (France)

Mots-clés: couvée, fondatrice, mâle, ouvrière, pain d'abeille,
pollen, sex-ratio.

RESUME

La première couvée d'*Evylaeus calceatus* comprend des ouvrières et des mâles, généralement pondus les premiers sur les plus petits pains d'abeille.

Je mesure l'influence, sur la sex-ratio, d'une augmentation expérimentale du poids des pains d'abeille de première couvée.

Le poids d'un pain d'abeille conditionne visiblement le sexe de l'oeuf pondu sur lui. Son augmentation, par addition artificielle de pollen, accroît de façon significative le nombre d'ouvrières dans la première couvée.

SUMMARY

The first brood of *Evylaeus calceatus* includes workers and males generally laid first, on the smallest pollen balls.

In that brood, I am looking for the influence on the sex-ratio of an experimental increase of the weights of the pollen balls.

The weight of a pollen ball obviously conditions the sex of the egg laid on it. An increase of this weight, by an artificial adding of pollen,

significantly augments the percentage of workers produced in the first brood.

La première couvée d'*Evylaeus calceatus*, ou couvée de printemps, comprend des mâles, généralement pondus les premiers, sur les plus petits pains d'abeille, et des ouvrières: PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX (1980).

Je cherche à connaître les conséquences, sur la sex-ratio, d'une augmentation de poids des pains d'abeille sur lesquels pondent plusieurs fondatrices.

J'essaye, tout d'abord, d'augmenter le nombre de mâles dans la première couvée.

Lorsqu'une fondatrice a complété son nid de printemps, on peut l'inciter à en creuser un deuxième si on la prive de ce premier nid, en retirant l'élément de terre qui l'abrite et en le remplaçant par un autre, semblable. On peut, de même, obtenir un troisième nid, rarement un quatrième et exceptionnellement un cinquième. Une telle fondatrice, privée de sa première série d'oeufs, ne va pas, pour autant, produire directement de grands mâles et de futures fondatrices qui sont les sexués de seconde couvée: elle donnera une nouvelle couvée de printemps contenant plus de mâles et moins d'ouvrières. Le nombre de mâles s'accroît encore, par rapport à celui des ouvrières, dans la troisième ponte de la fondatrice.

Je définis alors deux séries de fondatrices:

- 1°) les fondatrices témoins construisant successivement un premier nid, un deuxième, un troisième et éventuellement un quatrième;
- 2°) les fondatrices soumises à une expérience d'addition de pollen construisant successivement, elles aussi, un premier nid, un deuxième, un troisième et éventuellement un quatrième.

J'estime le pourcentage de mâles et d'ouvrières dans les nids témoins et, parallèlement, dans les nids expérimentaux.

L'addition de pollen dans les cellules des fondatrices soumises à l'expérience est réalisée de la manière suivante.

Je sais qu'un pain d'abeille produisant une ouvrière demande une moyenne de 8 voyages de récolte tandis qu'un pain d'abeille produisant un mâle en demande environ 6. J'interviens, par souci de sécurité, pendant que chaque fondatrice effectue son cinquième voyage. Je compte les allées et venues de chaque fondatrice marquée. Après 4 apports de pollen,

je guette sa sortie. Je retire de la cage l'élément mince contenant son nid; je l'ouvre en retirant l'une de ses vitres latérales; j'introduis dans la cellule en cours d'approvisionnement 25 milligrammes de pollen au moyen d'un instrument ressemblant à une petite pipe reliée à une poire en caoutchouc qui me permet d'insuffler ce pollen dans la cellule sous pression contrôlée; je remets la vitre sur l'élément et celui-ci à sa place dans la cage. Bientôt la fondatrice rentre au nid chargée de son cinquième apport de pollen.

Plus tard, de 17 à 25 jours après la ponte des oeufs qu'elles renferment, j'ouvre les cellules des nids témoins et celles des nids en expérience. Le couvain est alors parvenu au stade nymphal qui permet:

- l'observation du sexe de chaque individu
- une comparaison homogène du poids des diverses nymphes produites
- l'élevage des nymphes jusqu'au stade adulte.

La sex-ratio obtenue est indiquée sur le tableau I.

PROPORTION DE ♂ ET D'♀ PRODUITS

	♂		♀		Total	Prob.
	n	%	n	%		
NIDS TEMOINS 1	44	<u>67,7</u>	21	<u>32,3</u>	65	] 0,1% T.H.S.
NIDS EXPE. 1	7	<u>28,0</u>	18	<u>72,0</u>	25	
NIDS TEMOINS 2	28	<u>80,0</u>	7	<u>20,0</u>	35	] 0,1% T.H.S.
NIDS EXPE. 2	2	<u>13,3</u>	13	<u>86,7</u>	15	
NIDS TEMOINS 3	22	<u>84,6</u>	4	<u>15,4</u>	26	] env. 15% N.S.
NIDS EXPE. 3	7	<u>63,6</u>	4	<u>36,4</u>	11	
NIDS TEMOINS 4	5	<u>100,0</u>	0		5	
NIDS EXPE. 4	4	<u>100,0</u>	0		4	

Tableau 1.- Sex-ratio obtenue pour les nids témoins et les nids expérimentaux successifs 1, 2, 3, 4.

La comparaison entre les résultats obtenus dans les nids témoins et les nids expérimentaux est très hautement significative pour les nids 1 et 2. La proportion d'ouvrières est, on le voit, fortement augmentée dans les nids expérimentaux 1 et 2. Une plus grande difficulté à obtenir des ouvrières se fait sentir pour les nids 3. Les nids 4, bien peu abondants, n'ont produit que des mâles.

La figure 1 présente, pour la succession des nids 1, 2, 3, 4, les poids moyens

-de l'ensemble des nymphes mâles et ouvrières témoins et expérimentaux 0;
-des nymphes ouvrières témoins et des nymphes ouvrières expérimentales;
-des nymphes mâles témoins et des nymphes mâles expérimentales.

Les poids moyens de l'ensemble des nymphes mâles et ouvrières montrent une différence très hautement significative entre les témoins et les expérimentaux pour les nids 1, 2, 3 et hautement significative pour les nids 4.

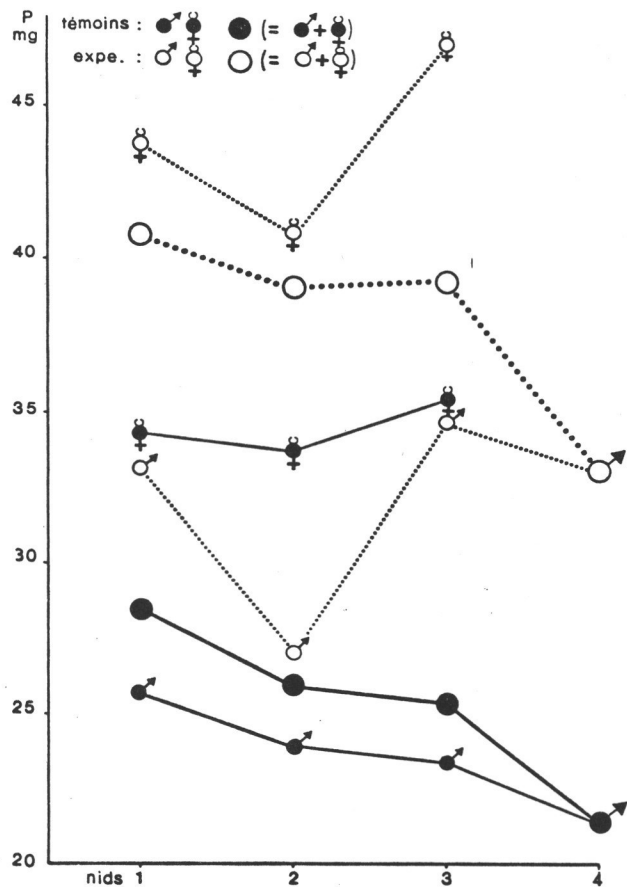


Figure 1.- Poids (P), en milligrammes, des nymphes obtenues dans les nids témoins et les nids expérimentaux successifs 1, 2, 3, 4.

Les différences de poids entre les ouvrières témoins et les ouvrières expérimentales sont très hautement significatives pour les nids 1, presque significatives pour les nids 2, significatives pour les nids 3 (il n'existe pas d'ouvrières dans les nids 4).

Les différences de poids entre les mâles témoins et les mâles expérimentaux sont significatives pour les nids 1, non pour les nids 2, très hautement significatives pour les nids 3 et hautement significatives pour les nids 4.

De façon générale, à l'intérieur d'un même nid, tous les mâles sont plus légers que la plus petite femelle même lorsqu'il y a eu addition de pollen. Ceci confirme l'idée d'un seuil de discrimination du sexe même si ce seuil peut varier d'une fondatrice à l'autre et, pour une même fondatrice, d'une situation à l'autre. Il semble, en effet, que ce seuil s'abaisse pour les nids 2 ce qui est plus sensible en situation expérimentale où l'on accroît le poids de pollen.

CONCLUSION

Le poids d'un pain d'abeille conditionne, chez *Evylaeus calceatus*, le sexe de l'oeuf pondu sur lui. Une augmentation du poids des pains d'abeille augmente de façon significative le nombre d'ouvrières dans la première couvée.

Les grandes ouvrières obtenues expérimentalement sont-elles toutes des ouvrières? Des expériences ultérieures devront être entreprises pour répondre à cette question.

BIBLIOGRAPHIE

PLATEAUX-QUENU C., PLATEAUX L., 1980.- Analyse des constituants mâles et femelles de la première couvée chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Ann. Sc. Nat., Zool., Paris, 13è série, 2: 209-214.

THE ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF THE RHYTHMIC OVIPOSITION
PROCESS OF STINGLESS BEES

(LA SIGNIFICATION ADAPTATIVE DE LA RYTHMIQUE DU PROCESSUS
DE PONTE CHEZ LES ABEILLES SANS DARD)

M.J. SOMMEIJER

Laboratory of Comparative Physiology

State University of Utrecht

Jan van Galenstraat 40

3572 LA UTRECHT

THE NETHERLANDS

Mots-clés: Oviposition, stingless bees.

Résumé

La rythmique du comportement ovipositionnel typique des abeilles sans dard est interprétée comme un trait de comportement adaptatif par rapport au "fitness" de la reine. La reine montre une domination reproductive malgré l'occurrence des ouvrières pondeuses en sa présence. Cette domination est effectuée en principe à travers le contrôle du comportement au moment où les ouvrières ovipositionnent. La chaîne de comportement intégré d'approvisionnement de la cellule et d'oviposition ne peut débiter que lorsque la reine est présente près de la cellule. Il est supposé que le groupement des ovipositions dans le temps, particulièrement dans les espèces avec de nombreuses ovipositions journalières, a évolué pour contribuer au maintien de la domination de la reine.

SUMMARY

The rhythmicity of the typical oviposition behavior of stingless bees is interpreted as an adaptive behavioral trait in relation to the fitness of the queen. The queen demonstrates reproductive dominance despite of the occurrence of laying workers in her presence. This dominance is in principle effectuated through behavioral control over the moment at which workers oviposit. The integrated behavioral sequence of cell provisioning and oviposition can only be started when the queen is present at the cell. It is suggested that the batching of ovipositions in the time, in species with numerous daily ovipositions, has evolved to contribute to the maintenance of queen dominance.

In this contribution we wish to relate our results on division of labor and the communicative significance of queen-worker co-actions to other available data about stingless bees. It should be considered as an attempt to interpret both the causal and the ultimate function of typical aspects of this social organization.

The basical data are published elsewhere and are also for a major part contained in the work of Sh. SAKAGAMI. Other references of importance in this respect are : MICHENER (1974); ZUCCHI (1977); KERR (1969); IMPERATRIZ-FONSECA (1976); DARCHEN (1977); VELTHUIS (1976).

I. THE SOCIAL ORGANIZATION OF STINGLESS BEES

The species contained in the tribe of the stingless bees vary considerably in size as well in the architecture of the nest and their housing requirements (SAKAGAMI, 1982). Despite this vari-

ability within the group, the intra-nidal reproductive behavior pattern of all species is characterized by a striking similarity. This pertains specifically to the regulation of the activity of queen and workers, in which the social organization of stingless bee colonies is distinct from that of the honeybee (*Apis mellifera*). Major differences relate to the following behavioral systems:

a. Mass provisioning

The larvae are not fed progressively as in honeybees, but instead by a mechanism of mass provisioning. All larval food is deposited into the cell at once and there is no direct contact between developing larvae and nurse bees. The cells for the rearing of young bees are used only once and remains of brood-cells are removed as soon as bees have emerged from these. So, new combs are to be built continuously for the production of new brood.

b. Rhythmicity of oviposition behavior

The typical temporal pattern of the behavior related to the provisioning of new brood cells by the workers and the oviposition by the queen, which takes place immediately following the food discharges by the workers, has been described in detail for several species by SAKAGAMI and co-workers. Cells to be used for brood rearing are being constructed during the "extra-oviposition period". In the succeeding "oviposition period" the provisioning, the oviposition, and the cell operculation form an obligatorily linked behavioral sequence. This latter sequence has been denominated the "Provisioning and Oviposition Process, POP". The temporal occurrence of this behavior is in-

deed quite remarkable. It appears that in all species so far described, the POP activities are effectuated in a relative short time. This concentration of provisioning and oviposition activity within this short time is facilitated by the synchronously raised activity of a certain group of workers and the queen. Their "cooperation" in this behavioral sequence consists of specific queen-worker co-actions and mutual worker interactions. The execution of POP behavior is generally characterized by its "excited" nature. So, it is from this typical nature of the behavioral POP sequences, that the unique basic cyclic pattern results: great activity during POP sequences, alternated with less excited behavior in the much longer extra-oviposition periods.

Even in species with a daily production of numerous broodcells, this rhythmicity is generally just as pronounced. In such cases new cells are not provisioned and oviposited one by one, as in species with relative low productivity (e.g. *Melipona* spp.). Instead, in these highly productive species, this rhythmicity is maintained through the more or less simultaneous construction of a number of broodcells (a "batch", cf. SAKAGAMI and ZUCCHI, 1974). When all cells of such a batch are ready built, they are together, in a very short moment, provisioned and oviposited. After the termination of such an "integrated oviposition process" (IOP), again the typical extra-oviposition period occurs, until the next "IOP" can take place.

c. Laying workers

The third peculiarity of the social organization of stingless bees to be dealt with involves the egg laying of workers in the

presence of the queen. This is a very common feature in queen-right colonies. However, it is not as obvious in all species studied so far. From very few species it is known that workers only develop their ovaries when orphaned. TERADA (1974) reported that workers of *Frieseomelitta varia* never developed their ovaries (SAKAGAMI, 1982). Oviposition by workers occurs at two different moments of regular POP sequences:

1. Prior to the oviposition of the queen. This is followed by oophagy by the queen before she lays. In certain species an anucleate type of trophic worker egg has evolved in this respect.
2. Immediately following the oviposition of the queen. Before operculating a worker may deposit an egg into the cell, next to the queens' egg, just prior to the moment of operculation. Haploid eggs laid in such manner give rise to male larvae, which after hatching feed upon the diploid egg. As a result, a male will emerge from such a cell.

II. COMMUNICATION BETWEEN WORKERS AND QUEEN

a. Communication away from the comb

In our study of the behavior of individual workers of *M. favosa* we concluded that certain ritualized worker-queen co-actions in the royal court around the queen at her resting place can be interpreted as evolved communicative "bee-dances" (SOMMEIJER, 1982b; SOMMEIJER and DE BRUIJN, in prep.). Through this court activity, specifically performed by the building and provisioning workers, the queen departs from her resting place and moves toward the edge of the new comb. As a result the new oviposition period may be started when she arrives at the ready cell.

b. Communication on the comb

From our observations we may conclude that the queen on her way to the respective cell is further guided by other specific worker behavior. This form of worker behavior ("prefixation excitement", SAKAGAMI et al., 1965) is performed by the workers that are concentrated around the cell before the queen arrives. Their behavior consists mainly of a rapid alternation of body insertions into the cell. The communicative function of this behavior is to indicate which cell is to be serviced. The same communicative function has already been attributed to this behavior by Kerr (1969). Our interpretation is based on the fact that this typical worker behavior at the structurally ready cell is always performed prior to the arrival of the queen on the comb. Secondly, we observed that queens of *M. favosa* and *M. scutellaris trinitatis*, upon arrival on the comb, only fixated to cells that were subjected to prefixation excitement by workers. The same has been found for *M. quadrifasciata anthidioides* (SAKAGAMI et al., 1965).

We became more convinced of the important communicative significance of these behavioral elements during prefixation excitement, after we studied the oviposition behavior in *Tetragona nigra* var. *paupera* (SOMMEIJER and HOUTEKAMER, in prep.). This species is a cluster builder (cf. MICHENER, 1974) and brood-cells are built semisynchronously and are exclusively oviposited in batches (type SmBe, cf. SAKAGAMI and ZUCCHI, 1974). The queen arrives here also at the advancing front after the prefixation excitement has begun. The queen fixates to one cell. After the filling of this first cell has been started, the pro-

visioning of the other cells of the batch follow more or less immediately. After ovipositing in the first cell the queen, in an exaggerated manner, goes from cell to cell to oviposit. Very remarkably, as soon as the cells are filled by a very small number of dischargers, the workers proceed to carry out again the typical rapidly alternating body insertions; now in the cell that is provisioned. To these body insertions and to the excited worker behavior in this stage we would attribute precisely the same communicative function as to this behavior in the prefixation stage; it directs the queen to these cells that are now already filled. Such signalling is most important at this stage, because of the irregular position of the cells of the batch in the advancing front of this species; also because of the fact that not all cells are filled at the same time. The queen has to search in the advancing front for the cells ready to be oviposited. In order to find them she has to cruise several times through this area.

III. THE ULTIMATE FUNCTION OF THE TYPICAL RHYTHMICITY OF THE OVIPOSITION PROCESS AND CERTAIN RELATED COMMUNICATIVE WORKER ACTIVITIES.

We suggest that the typical rhythmicity of the oviposition behavior in stingless bees should be interpreted as an adaptive behavioral trait in relation to the fitness of the queen. This consideration will be explained as follows.

a. Reproductive dominance by means of oophagy

For all species described (except for *Meliponula bocandei* , SAKAGAMI et al., 1977) it has been reported that the provisioning of the broodcells under queenright conditions can only

take place after the arrival of the queen at the ready cell. Her arrival at the cell is usually followed by specific queen-worker interactions at this cell (e.g. tappings by the queen on bodies of inserting workers). The very fact that only after these interactions and/or after the "cell-inspection" by the queen the actual discharging can take place assures the control of the queen over worker ovipositions. Queen oophagy immediately after worker oviposition, exemplified by many *Melipona* spp. indicates how this control basically is effectuated.

b. The evolution of batched ovipositions

It is of great importance to note that the colonies of *Melipona* spp. where cells are successively built and predominantly singularly oviposited (cf. SAKAGAMI and ZUCCHI, 1974), are composed of relative small numbers of bees. In the species with more populous colonies and consequently higher oviposition rates the ovipositions are always grouped in time by the formation of batches. In my opinion, this batched type of oviposition implies drastic advantages to the queen in relation to her control over worker ovipositions, compared to a situation where a similar large number of cells would have to be serviced singularly. The very fact that those workers who construct and subsequently provision the brood cells are those with developed ovaries, implies a severe menace to the queen (SOMMEIJER et al., 1982). The only way of exercising a firm control over the reproductive activity of these workers is to present a rigid regulatory effect on some stage of the behavioral cycle of cell building, provisioning, laying, operculation. It is our opinion that the start of cell provisioning has evolved to be a regula-

tory target in this respect.

However, if large numbers of cells are being built successively, and if these have to be serviced singularly as in e.g. *Melipona favosa*, this control mechanism will not suffice anymore; or at least it will prove very inefficient.

The following observations have been important for the further development of our view. Very often we noticed that it took a relative long time before the queen came upon the comb after prefixation excitement had started. In most cases of such prolonged absence of the queen, the workers continued the body insertions for some time, but finally stopped this activity if the queen did not appear. In a recently arrived colony of *Melipona scutellaris trinitatis* we observed once that after prolonged absence of the queen during prefixation excitement, the workers did finally start the provisioning before she was on the comb. The provisioning was performed normally and subsequently a worker oviposited. The same worker also started immediately the operculation. However, the queen did arrive at the comb just prior to the final closure of the cell. Most interesting was the fact that she herself then opened the cell with her mandibles. Subsequently, she ate the workers' egg and mounted the cell for her own oviposition. Her oviposition, however, failed, she dismounted to turn around the cell. In the meantime another worker mounted the cell and oviposited. The worker succeeded in the complete operculation of the cell. This time the queen demonstrated much less interference with the operculating bee than the first time. These observations support our view that queen control over worker ovipositions is

based on a delicate communication and dominance system. This system must be less reliable when ovipositions follow each other at high frequency. The problems then involved for the queen can clearly be appreciated when the broodnest of a strong thriving colony of *M. scutellaris trinitatis* is observed. In such a colony a large number of cells under construction may be found on the edges of different combs.

I assume that the evolution of batched ovipositions in species with populous colonies promotes the control by the queen. The convenient positional arrangement of the cells as well as the servicing concentrated in the time, enhance the surveyability and control over occurring worker ovipositions for the queen. From the sociobiological point of view it is conceivable, or even imperative, that the workers have, however, tried to escape again this way of control. Indeed we may observe in certain species the probably secondarily evolved specific trophic worker eggs, next to fertile worker eggs who are now laid just after the queen has oviposited.

IV. A SUGGESTION CONCERNING THE REGULATION OF MALE PRODUCTION

In addition, as a mere hypothesis resulting from the above considerations, an interesting assumption can be made concerning the regulation of the production of males. Very little is known about this matter. BEIG (1972) was the first who found that in *Scaptotrigona postica* workers may play an important role in male production. Further observations on male production in this species were made by BEGO (1982). We have observed that queenless colonies of various *Melipona* spp. can produce large numbers of males (see also: SOMMEIJER et al., 1976). The limi-

tations of the suggested behavioral queen control over worker ovipositions described above, may in fact represent the regulatory mechanism itself. The control by the queen is weakened specifically at increasing oviposition rates in strongly expanding colonies. The then partly uncontrolled worker ovipositions may now result in the production of males. This proposed mechanism could at least be true for *Melipona* spp., whereas to date only one type of worker egg is known to be laid. Further research will be necessary to verify these assumptions.

References

- BEGO, L., 1982. - On some aspects of Bionomics in *Nannotrigona* (*Scaptotrigona*) *postica*. *Proc. IX Int. Congr. IUSSI, Boulder*. Suppl: 2.
- BEIG, D., 1972. - The production of males in queenright colonies of *Trigona* (*Scaptotrigona*) *postica*. *J. Apicult. Res.* II(1): 33 - 39.
- DARCHEN, R., 1977. - L'essaimage chez les Hypotrigones au Gabon dynamiques de quelques populations. *Apidologie* 8 (1): 33 - 59.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., 1977. - Studies on *Paratrigona subnuda* (MOURE). II. Behaviour of the virgin queen. *Bolm. Zool., Univ. S. Paulo* 2: 169 - 182.
- KERR, W.E., 1969. - Some aspects of the evolution of social bees (Apidae). In: T. Dobzhansky et al. (Ed), *Evolutionary Biology III. Appleton*, New York, p. 119 - 175.
- MICHENER, C.D., 1974. - The social behavior of the bees. A comparative study. *Harvard University Press*, Cambridge, Mass., 404 p.
- SAKAGAMI, Sh.F., 1982. - Stingless bees. In: H.R. Hermann (Ed), *Social Insects. Academic Press*, New York, pp. 361 - 423.
- SAKAGAMI, Sh.F., MONTENEGRO, M.J., KERR, W.E., 1965. - Behavioral studies of the stingless bees, with special references to the oviposition process. V. *Melipona quadrifasciata anthidioides* LEP. *Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.*, 15: 578 - 607.
- SAKAGAMI, Sh.F., ZUCCHI, R., 1974. - Oviposition behavior of two dwarf stingless bees, *Hypotrigona* (*Leurotrigona*) *muelleri* and *H. (Trigona) duckeri*, with notes on the temporal articulation of the oviposition process in stingless bees. *Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.*, 19: 361 - 421.
- SAKAGAMI, Sh. F., ZUCCHI, R., DE PORTUGAL ARAUJO, V., 1977. - Oviposition behavior of an aberrant African stingless bee, *Meliponula bocandei*, with notes on the mechanism and evolution of oviposition in stingless bees. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.*, 20: 647 - 690.
- SOMMEIJER, M.J., 1979. - Some aspects of the behaviour of the queen and workers in colonies of *Melipona favosa* (F): Individual behaviour of workers involved in broodcell construction and provisioning. *C.R. UIEIS - Lausanne*, p. 141 - 144.
- SOMMEIJER, M.J., 1981. - Le comportement social de *Melipona favosa*: quelques aspects de l'activité de la reine à l'intérieur du nid. *C.R. UIEIS - Toulouse*, p. 114 - 116.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES PARASITES ET
HIPER-PARASITES DE *Polistes nimpha* CHRIST
(HYMENOPTERA-VESPIDAE)

GUY DEMOLIN avec la collaboration technique
de J.C. MARTIN

I.N.R.A. Laboratoire d'écologie forestière
du Mont Ventoux
84340 MALAUCENE (France)

Station de zoologie forestière
I.N.R.A. Avenue Vivaldi
84000 AVIGNON (France)

Mots-clés: Biologie-éthologie - *Polistes* - *Polistes nimpha*-
Sulcopolistes-*Elasmus*-*Tetrastichus*-*Latibulus*-*Xenos*-*Trichodes*.

RÉSUMÉ

Inventaire de l'ensemble des parasites de *Polistes nimpha*
dans un biotope du Sud-Est de la France (Mt Ventoux)
Etude biologique et éthologique des espèces recensées.

SUMMARY

Inventory of all the parasites of *Polistes nimpha* in
the area of the South East of France (Mt Ventoux).
Biological and ethological study of the recorted species.

INTRODUCTION

Depuis plusieurs années que nous poursuivons l'étude biologique de *Polistes nimpha* sur le versant ouest du Mont Ventoux (DEMOLIN 81) il nous est apparu que d'énormes lacunes existaient dans les connaissances sur les parasites de cette espèce de poliste.

Ne pouvant exclure l'activité parasitaire du phénomène social, notre objectif était, en un premier temps, de recenser l'ensemble des parasites concernés puis d'en commencer l'étude biologique et éthologique en milieu naturel. La méthode d'étude utilisée est relativement simple. Des nids "sous toiture" biotope classique pour *P. Nimpha* sont suivis régulièrement chaque jour, cellule par cellule, depuis le début de leur construction jusqu'à la dispersion de la société. Tous les événements sont alors notés avec précision. Dans d'autres secteurs, tous les 20 jours environ, des prélèvements de nids (10 à 20 unités) sont effectués. Pour quelques uns de ces nids, tous les individus, à l'exception des jeunes larves, sont soumis à dissection. Les autres nids sont conservés au laboratoire jusqu'au prélèvement suivant. En permanence, les relevés biologiques "sous toiture" servent de comparaisons naturelles aux résultats obtenus au laboratoire.

Nous nous intéresserons successivement aux espèces suivantes: *Sulcopolistes semenowi* MORAWITZ - Hyménoptère vespidae. *Latibulus argiolus* ROSSI - Hyménoptère Ichneumonidae. *Xenos vesparum* ROSSI - Strepsiptère. *Elasmus schmitti* RUSCHKA - Chalcidoidea. *Tetrastichus elasmii* GRAHAM-in litteris-Eulophidae. *Trichodes* Sp. Coleoptère Cleridae.

1. *Sulcopolistes semenowi* MORAWITZ - Hym. vespidae

Nous ne reviendrons que partiellement sur cet important parasite "coucou" dont nous avons déjà décrit la biologie - DEMOLIN 80 - étude qui, notons le, faisait suite aux seuls

travaux de SCHEVEN - 1958.

BIOLOGIE

La femelle de *S.semenowi* après une longue période d'hivernation se présente sur les nids de *P.nimpha* dans le courant du mois de juin, c'est à dire peu de temps avant la sortie de la première vague d'ouvrières. Très rapidement elle chasse la ou les propriétaires légitimes du nid puis s'attaque aux oeufs non encore éclos et les remplace systématiquement par les siens.

Les larves du parasite seront élevées par les soins attentifs des ouvrières de *P. nimpha*. La femelle coucou restera sur le nid durant tout le développement des larves ne participant que rarement à l'activité du nid.

L'activité de ce parasite peut être très variable suivant les années. Avoisinant 2% de nids "capturés" en 1980 le taux atteignait plus de 10% en 81. Pour l'année 82, malgré une présence très importante du parasite en début de juin, présence qui se matérialisait par de nombreuses tentatives de "captures", nous n'avons pu retrouver aucun nid parasité dans notre zone d'étude. La cause principale des échecs de *S.semenowi* se retrouvait dans l'augmentation considérable de la polygynie provoquée indirectement par les conditions climatiques exceptionnelles de l'année; particulièrement la température.

II. *Latibulus argiolus* ROSSI Hym. Ichneumonidae

Latibulus argiolus ROSSI = *Endurus argiolus* ROSSI est un parasite déjà bien connu des polistes particulièrement à la suite des travaux de FRILLI 1966. Dans notre zone d'étude ce parasite s'attaque aussi bien à *P.gallicus* qu'à *P.nimpha* et même à *S.semenowi*.

Monsieur J.F. AUBERT, qui a eu la gentillesse de nous dé terminer cette espèce, devait également nous préciser qu'il

existait dans nos échantillons, *Latibulus niger* VOLL = *L.albitarius* LANGE espèce entièrement noire alors que *L.argiolus* est nettement marqué de jaune à l'instar de son hôte. A la suite de trois années d'observations et d'élevage de ce parasite, nous pouvons certifier que *L.niger* est, tout simplement, la forme hivernante de *L.argiolus*.

BIOLOGIE

Rappelons que la présence de *L.argiolus* comme parasite se matérialise facilement sur un nid par des opercules en "sifflet" beig clair, sorte de diaphragme qui abrite un cocon très lâche pour les générations estivales ou un cocon très dur, en forme de navette, pour la génération hivernante.

FRILLI a très bien décrit ce cocon qui a pour particularité d'être "sauter". Il peut ainsi s'échapper de la cellule en traversant le diaphragme puis, une fois au sol, gagner par sauts successifs un abri d'hivernation situé hors du nid.

Les adultes sortent d'hivernation, à la fin d'une période de diapause larvaire, de la fin mai au 10 juin (années 81 et 82). La coïncidence est alors parfaite avec le début d'operculation de la première vague de larves de *P.nimpha* (oeufs pondus de la mi-avril à début mai).

La femelle s'approche du nid avec beaucoup de précautions. Profitant le plus souvent de l'absence de la (ou des) fondatrices, elle grimpe sur le nid et pond très rapidement.

FRILLI décrit ainsi la ponte: " La semelle plie l'abdomen vers le bas et l'introduit en partie dans la cellule contenant la larve, ou bien elle tente de percer, avec sa courte tarière, l'opercule qui recouvre la nymphe de poliste". L'interprétation de ce comportement est en grande partie erronée. En fait la femelle, en un premier temps, localise avec ses antennes une larve parvenue à maturité ou une nymphe sous son opercule puis elle plonge son abdomen dans une cellule voisine et pond au travers de la paroi qui la sépare de son hôte. L'oeuf se trouve donc déposé à hauteur du thorax de la nymphe à l'intérieur de la cellule operculée. Il y reste fixé par un petit

pédicelle d'un dixième de mm. L'oeuf mesure 1,2mm et possède une forme légèrement arquée.

L'incubation dure trois jours, la larve, ectoparasite dès sa naissance, gagne le pédoncule abdominal et s'y fixe avec ses mandibules acérées. L'évolution larvaire dure 10 jours et pendant cette période la larve se déplace sur l'abdomen pour changer de secteur alimentaire.

Parvenue à maturité la larve gagne le fond de la cellule, tisse son opercule, puis son cocon. La nymphe de poliste dont l'abdomen est entièrement vidé sera extraite de la cellule par les ouvrières du nid. *L. argiolus*, alors protégé par le diaphragme, ne sera jamais inquiété.

Les adultes de première génération apparaissent début juillet, ils sont maintenant jaune et noir. Malgré ce mimétisme de couleur l'approche du nid reste pour la femelle une opération très délicate. Les ouvrières la respèrent très vite, le plus souvent avant même qu'elle puisse grimper sur le nid. La présence du parasite provoque alors un ballet extraordinaire orchestré par les ouvrières qui "fouillent" l'ensemble des cellules. Durant ce temps, qui dépasse plusieurs minutes, *latibulus* attend, immobile, à une distance respectable de vingt à trente centimètres. Précisons que seules les ouvrières qui ont aperçu le parasite participent aux recherches. La deuxième génération de *latibulus* se manifeste au début du mois d'août puis la troisième (partielle) en début septembre. C'est parmi cette génération que nous retrouvons les premiers cocons "sauteurs" mais aussi quelques individus, sans diapause, de couleur noire.

La quatrième et dernière génération entre à 100% en diapause larvaire, hibernation forcée qui durera normalement jusqu'au printemps suivant. Il faut cependant signaler que *latibulus* peut présenter une diapause renforcée de une ou deux années supplémentaires avec maintien intégral de l'apparition printanière des adultes.

L'activité parasitaire de *L. argiolus* est relativement faible, on découvre en moyenne 5 à 6 individus parasités par

nid pour l'ensemble des quatre générations.

Le changement de couleur du parasite entre la génération hivernante et les générations estivales, sa diapause recouvrant celle de *P. nimpha* - DEMOLIN 81 - ainsi que la différenciation dans le mode de tissage de son cocon montre combien ce parasite est adapté à son hôte "camouflage" lors de l'apparition des ouvrières et dispersion des cocons avant la destruction du nid.

III - *Xenos vesparum* Strepsiptère

Xenos vesparum est le parasite le plus curieux, par sa position systématique, des vespoïdes. JURINE, 1818, fut le premier à décrire cette espèce par le prélèvement d'individus parasités de *P. gallicus* L.

BIOLOGIE

Rappelons, de façon succincte, que *X. vesparum* est un endoparasite qui se développe dans la larve, la nymphe, puis l'adulte de son hôte et non un ectoparasite comme le précise certainement par erreur GUIGLIA - 1972. La guêpe, qui reste vivante peut parfois abriter plus de 10 larves du parasite!

Lors de la nymphose de *Xenos* qui a lieu également à l'intérieur de l'abdomen de la guêpe, l'extrémité des nymphes mâles et femelles apparaissent, très visibles, sous les tergites. C'est à ce stade que l'on reconnaît facilement les guêpes dites alors "stylopisées".

Le mâle est le seul à s'échapper à l'extérieur pour une vie de courte durée. La femelle reste en place définitivement à la base de l'abdomen de son hôte en présentant seulement son armature génitale sous le tergite. Pour SALT - 1931 - les effets du parasite sur la morphologie de la guêpe sont très faibles. STRAMBI - 1965, 1966 - précise que *X. Vesparum* perturbe considérablement la physiologie des Polistes par la castration des ovarioles et par la réduction de l'activité des corps allates. MATSUURA - 1967 - remarque que les *Vespa* stylopisées restent tout d'abord sur le nid sans participer à l'activité

de recherche de nourriture et, après deux semaines, le quittent pour ne plus revenir.

Dans notre biotope, l'attaque du parasite a lieu durant le mois de juin par les triongulins libérés par les femelles. Le parasite épargne de ce fait la première vague d'ouvrières et prend son maximum d'action sur les vagues de fin juillet et début août. A cette période et par dissection de toute une partie de la population appartenant à 20 nids nous avons pu constater que *Xenos* parasitait plus de 50% des nymphes, certains nids pouvant être touchés à 100 % et d'autres pas du tout. Le taux de parasitisme baisse ensuite considérablement, particulièrement pour les dernières vagues de polistes qui, rappelons le, correspondant à celles des femelles et des mâles. A cette époque, fin août, seules sont parasitées les nymphes issues de larves à développement larvaire long et les mâles très précoces. DEMOLIN - 81 -. Après quelques jours, comme le constatait MATSUURA, les adultes stylopisés quittent le nid tout en conservant de nombreux caractères sociaux. Ils se rassemblent, étroitement serrés les uns contre les autres, sous des pierres, entre les tuiles et les poutres d'une toiture et parfois sur des nids abandonnés. Aux heures chaudes de la journée on les retrouve en cours de butinage sur les fleurs. Le soir ils reviennent invariablement au même lieu de regroupement. Au sein de cette communauté "stylopisée" à 100% les échanges trophallactiques sont fréquents avec de rares comportements agressifs. Les mâles parasités semblent échapper à cette règle.

Les mâles de *X. vesparum* naissent du 20 août au 15 septembre (1981 et 82) ils sont attirés par les rassemblements à l'heure où les guêpes xylopisées circulent à l'extérieur. Ils volent de 9 H (T.U.) jusqu'aux environs de 13 H. Malgré leur petite taille, ils sont bien reconnaissables car ils ressemblent à de petits flocons blancs se déplaçant au grès du vent. Le manège d'approche peut durer plus d'une heure et, rapidement, le mâle se pose sur l'abdomen d'une guêpe stylopisée et s'accouple. Il reste accroché au segment qui recouvre sa partenaire. L'accouplement ne dure pas plus de 30 secondes.

L'action de *X.vesparum* est à notre avis très importante car il "vide" les nids de ses ouvrières à un moment crucial de son développement. Il devient directement la cause d'un massacre précoce du couvain avant même l'apparition des mâles.

IV *Elasmus schmitti* RUSCHKA Hym. Chalcidoidea

Ce chalcidien nous a été aimablement déterminé par Marcus GRAHAM de l'Université d'Oxford. En dehors du fait qu'il soit souvent signalé comme parasite de *P.gallicus* GUIGLIA - 1972 - nous ne connaissions rien par la bibliographie sur *E.Schmitti*. Pour nous, sa découverte est due au fait que ce chalcidien effectue sa nymphose dans une petite loge située au fond de la cellule qui abritait son hôte. Le couvercle surélevé forme un "double fond" bien visible de couleur bordeaux foncé à marron.

BIOLOGIE

La biologie d' *E.schmitti* nous intéresse depuis deux années. La génération parentale sort au printemps d'une diapause nymphale. Les adultes quittent la logette par un petit trou réalisé à la base de la cellule.

Dans notre biotope, les adultes sont apparus de la fin mai au 20 juin (81 et 82). Dès leur sortie les femelles sont très actives. Le plus souvent elles s'accouplent avant de quitter le nid puis partent à la recherche d'une jeune société en cours d'évolution et s'y maintiennent. Sans être inquiétées par les fondatrices (ou plus tard par les ouvrières), elles se nourrissent soit par régurgitation des larves soit par piqûres nutritielles très profondes, comme cela est le cas pour de nombreux chalcidiens. Si elles sont inquiétées elles gagnent le fond d'une cellule ou se glissent entre la larve et les parois. La femelle est prête à pondre deux jours après sa naissance, elle recherche de préférence les larves parvenues à maturité et qui ont déjà tissé leurs opercules. La ponte fait généralement suite à une série de piqûres nutritielles. Les oeufs sont déposés par petits paquets d'une quinzaine

d'unités, soit derrière la tête, soit sous les mandibules. La ponte peut être complétée par le dépôt de quelques oeufs sur la capsule céphalique. Lors de l'exuviation, les oeufs, dont l'incubation dure trois jours sont entraînés mécaniquement au fond de la cellule.

Si la femelle pond sur nymphe, les oeufs sont déposés de préférence sur les pattes ou sur le thorax. Après l'éclosion les larves, qui mesurent 0,3 mm. gagnent le pédoncule de la nymphe, se fixent à hauteur du premier segment en position dorsale et latérale. C'est ainsi qu'à cet emplacement riche en emolymphe, nous pouvons retrouver un groupe de plusieurs dizaines de larves. Après 10 jours d'évolution, les larves à maturité gagnent le fond de la cellule, se serrent les unes contre les autres en position parallèle, l'anus dirigé vers le cadavre de la nymphe et la tête vers le fond de la cellule. Par un mouvement de l'extrémité abdominale, elles étirent un fil de mucus et, ensemble, tissent un réseau de fils entrelacés. Ce réseau sera ensuite colmaté avec du meconium pour former le couvercle de la logette "double fond". Le cadavre de la nymphe de poliste sera évacué par les ouvrières sans que ces dernières inquiètent le parasite. Après 3 jours, la nymphe d'*Elasmus* se produit et, 16 jours plus tard, l'adulte apparaît.

La durée du cycle de l'adulte à l'adulte est d'environ 1 mois. La première génération s'effectue au détriment de la première vague d'ouvrières, la seconde sur les vagues intermédiaires, la troisième sur les femelles et la quatrième (en septembre) pratiquement sur les mâles. Le parasite se heurte alors au massacre du couvain. *Elasmus schmitti* ne touche que quelque individus par nid 4 à 5 en moyenne, inefficacité relative liée à la présence d'un hyperparasite très actif: *Tetrastichus elasmii* GRAHAM in litteris,

V *Tetrastichus elasmii* GRAHAM in litteris Hym. Eulophidae.

Cette nouvelle espèce de *Tetrastichus* passe l'hiver en diapause larvaire à l'intérieur de son hôte c'est-à-dire

Elasmus schmitti. Au printemps (quelques jours avant *Elasmus*) *T.elasmi* sort de la dépouille nymphale par l'extrémité postérieure. Comme son hôte, il vit sur les nids de Polistes en se nourrissant principalement par piqûres nutritives. Il pond directement à l'intérieur des larves d'*Elasmus* et vit en endoparasite. La nymphose se produit le plus fréquemment à l'intérieur de la nymphe hôte mais si *T.elasmi* a pondu sur jeune larve la nymphose se produira directement à l'intérieur des logettes au milieu des nymphes, parasitées ou non.

L'activité de *T.elasmi* peut atteindre 95% et même 100% sur certains nids. Son efficacité peut-être facilement vérifiée à posteriori par le trou de sortie laissé à la partie postérieure de la nymphe hôte.

Signalons qu'une espèce de *Tetrastichus*, *T.nidulans* GIRAUD a déjà été signalé comme parasite de *P.nimpha* et non comme hyperparasite. Pour notre part nous avons également observé une autre espèce vivant sur nid *T.nidicola* GRAHAM in litteris espèce que nous considérons actuellement comme *Nomen nudum*.

VI *Trichodes* sp. Coleoptère Elateridae

Une espèce de *Trichodes*, coléoptère bien connu vit sur nid de *P.nimpha*. Sa larve se développe au dépend des déchets situés au fond des cellules. Elle creuse pour ce faire un réseau de galerie. L'hiver est passé à l'état larvaire dans des cellules du nid obstruées avec des excréments granuleux "rose-grisâtre". Le cycle dure au minimum deux années et la nymphose peut être observée durant tout l'été. Les larves de *Trichodes* ne s'attaquent jamais aux polistes par contre elles peuvent se nourrir de nymphes de *latibulus argiolus*.

BIBLIOGRAPHIE

- DEMOLIN G., 1980.- Biologie de *Sulcopolistes semenowi* (Morawits) parasite de *Polistes nimpha* (Christ), *Hymenoptera Vespidae*. *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, VIII, 3, 181-182.
- DEMOLIN G., 1982.- Reflexions théoriques sur les diapauses en prenant come exemple *Polistes nimpha* CHRIST (*Hym.Vespidae*) déterminisme de la caste des ouvrières - ecobiologie. C.R.U.I.E.I.S. Toulouse 1982.
- FRILLI F., 1966 - Studi sugli imenotteri Icneumonidi. III.II *Latibulus argiolus* (Rossi) parassita della larva di *Polistes* sp. *Entomologica*. Bari, II, 21-53.
- GUIGLIA D., 1972.- Les guêpes sociales (*Hymenoptera Vespidae*) d'Europe occidentale et septentrionale. MASSON Editeur.
- JURINE L., 1818.- Observation sur le *Xenos vesparum* Men; *R. Acad.Sci.Torino* (1816), 50-63.
- MATSUURA M., 1967.- Life of Hornets. Part.7, (Stylopized *Vespa* Workers: in Japanese). *Jap.Bee J.* 20, 255-259.
- SALT G., 1931.- A further study of the effects of stylopization on waspa. *J.exp.zool.* 59, 133-166.
- SCHEVEN J., 1958.- Biologie der Schmorotzerfeldenwespen. *Insectes Soc.* 5, 409-435.
- STRAMBI, A., 1965 - Influence du parasite *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptère) sur la neurosécrétion des individus du sexe femelle de *Polistes gallicus* L.Hyménoptère, Vespide. *Gr.Acad.Sci. Paris.* 260, 3768-3769.
- STRAMBI A., 1966.- Action de *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptère) sur la neurosécrétion des fondatrices filles de *Polistes gallicus* L.L. (Hyménoptère Vespidae). *C.R.Acad.Sci. Paris.*, 263, 533-535.

EFFET DU GROUPEMENT ET DE LA PRESENCE DE
LA MÈRE SUR LE DEVELOPPEMENT DES JEUNES
DE L'ARAIGNÉE *Coelotes terrestris* (AGELENIDAE)

HOREL A., LEBORGNE R. et ROLAND C.

Laboratoire de Biologie du Comportement
Université de NANCY I
B.P. 239 - 54 506 Vandoeuvre-les-Nancy -Cedex France

Mots-clés: Activité parentale, effet de groupe, Développement
Araignées.

SUMMARY : Spiderlings of the spider *Coelotes terrestris* (Agelenidae) stay in a group with their mother for several weeks after hatching. The aim of the present study is to show the possible influences of stimulations issuing from mother and from young on the development and the survival of the offsprings.

Three sets, of 150 spiderlings each, were constituted : set a, groups of 10 spiderlings with their mother ; set b, groups of 10 spiderlings without their mother ; set c, isolated spiderlings. They were liberally supplied with head-crushed cricket larvae. The experiment lasted 60 days.

Comparing the 3 sets shows that : 1°) the mother inhibits the young's cannibalism and speeds up their development by increasing moulting frequency ; 2°) in contrast with the social Agelenidae, *Agelena consociata*, there seems to be no typical group effect in *Coelotes terrestris*. However, grouping the offsprings increases their size and induces a synchronization of their moulting

RESUME : Les jeunes de l'araignée *Coelotes terrestris* (Agelenidae) restent groupés avec leur mère pendant plusieurs semaines.

La présente étude a pour but de mettre en évidence les influences éventuelles sur le développement et la survie des jeunes des stimulations émanant, et de la mère, et des autres jeunes. 3 lots de 150 jeunes chacun sont constitués : lot a, groupes de 10 jeunes avec mère ; lot b, groupes de 10 jeunes sans mère ; lot c, jeunes isolés. Une alimentation abondante leur est fournie, sous forme de larves de grillons tués.

La comparaison des 3 lots au bout de 60 jours d'expérience montre que : 1°) la mère inhibe le cannibalisme précoce des jeunes et accélère leur développement, en agissant sur la fréquence des mues ; 2°) contrairement à ce qui se passe chez l'Agélénide sociale, *Agelena consociata*, il n'y a pas d'effet de groupe typique, mais que le groupement a une action positive sur la croissance des jeunes et exerce une synchronisation de leurs mues.

INTRODUCTION

Dans la famille des araignées Agélénides, on observe divers degrés d'organisation allant des formes solitaires aux formes sociales (KRAFFT, 1979). A cet égard, l'espèce *Coelotes terrestris* se situe à un niveau intermédiaire (KRAFFT et HOREL, 1980). En effet, les jeunes ne se dispersent pas après leur sortie du cocon, mais restent groupés dans le terrier de leur mère pendant une période qui peut excéder un mois (TRETZEL, 1961). Au cours de cette période, la mère présente une activité prédatrice accrue et rapporte au nid de nombreuses proies que se partagent les jeunes. Ainsi qu'on a pu le montrer chez les Araignées Sociales (DARCHEN, 1965 ; KRAFFT, 1971), cette coexistence prolongée peut être à l'origine de stimulations susceptibles d'influer sur le développement et la survie de la progéniture.

La présente étude a pour but de mettre en évidence ces influences éventuelles, en distinguant les effets de l'activité maternelle des effets du groupement des jeunes.

MATERIEL ET METHODE

Nous avons utilisé 15 cocons pondus au laboratoire. Le jour de l'éclosion, nous avons prélevé, dans chaque cocon, 3 groupes de 10 jeunes de manière à constituer 3 lots expérimentaux de 150 jeunes chacun :

- lot a : 15 groupes de 10 jeunes avec leur mère ;
- lot b : 15 groupes de 10 jeunes sans leur mère ;
- lot c : 150 jeunes isolés.

Les araignées ont été élevées dans de petites boîtes de plastique en salle climatisée avec fort degré hygrométrique.

La nourriture, donnée sous forme de larves de grillons dont on avait écrasé la tête, était distribuée en excès et renouvelée 2 fois par semaine.

Chaque jour, les boîtes étaient examinées, afin de dénombrer les araignées vivantes et de relever les exuvies.

Au bout de 60 jours, l'expérience a été arrêtée, les animaux ont été alors pesés et mesurés.

RESULTATS

1°) Mortalité :

L'examen du tableau 1 montre que la mortalité se répartit de manière très hétérogène. Le lot b a la mortalité la plus forte, les lots a et c ayant une mortalité identique et relativement faible.

Pour les 3 lots, la mortalité est pratiquement concentrée sur les 2 premières semaines, et, c'est lors de la première semaine que les différences entre lot b et lots a et c se manifestent.

2°) Développement :

a) Poids et taille au 60ème jour

Le tableau 2 permet de constater que le lot a est le

plus lourd et le plus grand, que le lot c est le plus léger et le plus petit, le lot b étant à chaque fois intermédiaire. On peut remarquer que le lot c présente également la plus grande variabilité.

TABLEAU I - Evolution de la mortalité

	1ère semaine	2ème semaine	semaines suivantes	Mortalité totale sur 60 jours
Lot a	9,3	4,0	5,3	18,5
Lot b	38,5	4,5	0	43,0
Lot c	6,0	8,6	5,3	20,0

Les valeurs représentent les pourcentages de morts par rapport à l'effectif initial (150 araignées par lot)

Tests statistiques : lot a/lot c, $\chi^2 = 0,09$ N.S
lot a/lot b, $\chi^2 = 29$ $p < .001$

TABLEAU 2 - Mensurations au 60ème jour

	Poids du corps (mg)			Longueur du prosoma (mm)		
	Médiane	E.i	Variab.	Médiane	E.i	Variab.
Lot a	22,5	6,2	0,28	2,65	0,32	0,12
Lot b	18,1	7,5	0,41	2,45	0,28	0,11
Lot c	14,5	10,0	0,76	2,28	0,56	0,24

E.i : Espace interquartile

Variabilité = $\frac{E.i}{Médiane}$

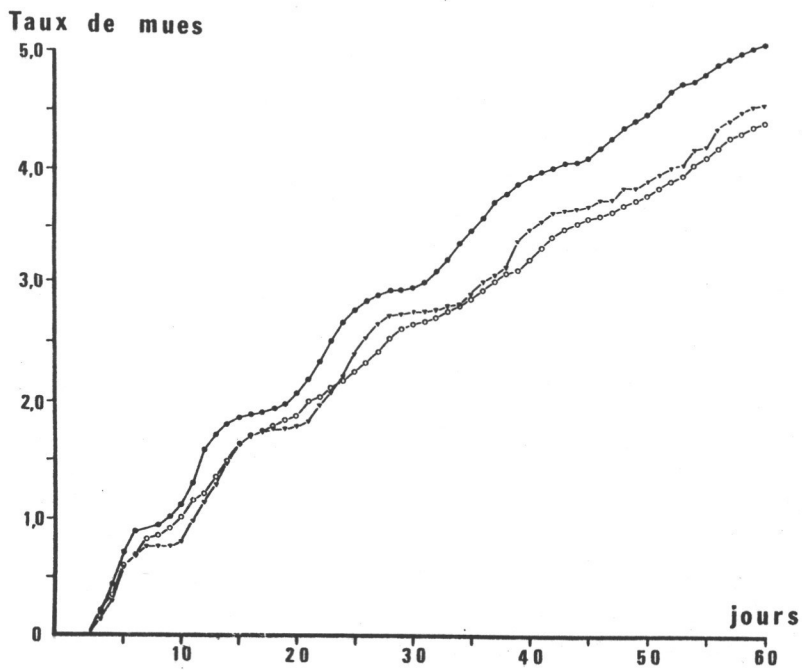
Test de Mann-Whitney

Poids : lot a/lot b, $Z = 4,7$, $p < .00005$
lot a/lot c, $Z = 5,9$, $p < .00001$
lot b/lot c, $Z = 3,9$, $p < .0001$

Taille : lot a/lot b, $Z = 5,4$, $p < .00005$
lot a/lot c, $Z = 7,8$, $p < .00001$
lot b/lot c, $Z = 3,3$, $p < .001$

FIGURE 1

Evolution des taux de mues cumulés



Trait épais, cercles pleins : lot a jeunes groupés avec mère.

Trait fin, triangles : lot b, jeunes groupés sans mère.

Trait fin, cercles vides : lot c, jeunes isolés.

b) Déroulement des mues

Dans la mesure où le repérage individuel des mues est impossible dans un groupe, la fréquence des mues a été évaluée de manière globale, soit au sein de chaque groupe d'araignées, soit au sein de chaque lot. Le taux journalier de mue a été calculé de la manière suivante :

$$\text{taux au jour } j = \frac{\text{Nombre d'exuvies au jour } j}{\text{Nombre d'individus au jour } j-1}$$

ceci afin de tenir compte du nombre réel d'individus susceptibles d'avoir mué.

On peut ainsi faire, pour les 15 groupes de chaque lot, le cumul des taux journaliers de mue. L'analyse statistique (SIEGEL, 1956) révèle alors que le lot a a subi plus de mues que le lot b et le lot c (Tests de Mann-Whitney : $U(a/b) = 39,5$, $p < .002$; $U(a/c) = 31$, $p < .002$). Cependant qu'aucune différence significative n'apparaît entre lot b et lot c ($U(b/c) = 87,5$, $p > .10$).

La figure 1 représente l'évolution des taux de mue cumulés pendant les 60 jours d'expérience. Globalement, on constate que les courbes subissent 5 oscillations, correspondant à 5 phases de mues successives. D'autre part, le rythme des oscillations, donc des phases de mues, se ralentit avec le temps. Enfin, les oscillations s'amortissent, indice d'une désynchronisation progressive des mues.

Si l'on compare les 3 lots, on remarque que, dès la 2ème phase de mues, les lots b et c prennent du retard sur le lot a, retard qui va s'accroître par la suite. Mais on remarque également que, si les oscillations restent bien marquées pour les lots a et b, elles s'atténuent très rapidement pour le lot c, indiquant, de ce fait, que les araignées de ce lot se désynchronisent beaucoup plus vite.

DISCUSSION

Lors des premières semaines passées dans le terrier

natal, les jeunes de *Coelotes terrestris* sont bien soumis à deux catégories de stimulations.

- Stimulations provenant de la mère :

Elles se manifestent, d'abord, par une inhibition du cannibalisme pendant la première semaine de vie hors du cocon, le cannibalisme étant particulièrement développé dans les premiers stades (HOREL et al., 1979). En effet, la mortalité des jeunes groupés avec leur mère (lot a) ne diffère pas de celle des jeunes isolés (lot c), alors que les jeunes groupés sans mère (lot b) subissent une mortalité beaucoup plus élevée.

Par ailleurs, la présence de la mère se traduit par une accélération du développement, le rythme des mues plus rapide entraînant une taille et un poids plus élevé, à âge égal.

- Stimulations provenant des autres jeunes :

Chez l'Agélénide sociale *Agelena consociata*, DARCHEN (1965) a mis en évidence un effet de groupe, dont les modalités ont été étudiées par KRAFFT (1971). Cet effet de groupe correspond à celui décrit chez les Insectes sociaux (GRASSE et CHAUVIN, 1944 ; GRASSE, 1952). Dans le cas de *Coelotes terrestris* on ne peut parler d'effet de groupe typique. En effet, le groupement n'entraîne pas de diminution de la mortalité, bien au contraire. De plus, on ne note pas d'augmentation significative de la fréquence des mues.

Cependant, deux points méritent d'être signalés :

1°) les jeunes groupés sans mère (lot b) sont plus grands et plus lourds que les isolés (lot c) ;

2°) le groupement (lot a et lot b) paraît avoir une action sur la synchronisation des phases de mues.

Ces observations montrent que les jeunes peuvent, au moins pendant les premières semaines, modifier la physiologie de leurs congénères du même âge, bien qu'à un degré moindre

que chez les araignées véritablement sociales.

BIBLIOGRAPHIE

DARCHEN R., 1965. - Ethologie d'une Araignée sociale *Agelena consociata* Denis. *Biol. Gabon*, 1, fasc. 2, 117 - 146

GRASSE P.P., 1952. - L'effet de groupe chez les Insectes. *Ins. Soc.*, 1, 32 - 40

GRASSE P.P., CHAUVIN R., 1944. - L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes. *Rev. Sc.*, 82, 461 - 464.

HOREL A., ROLAND C., LEBORGNE R., 1979. - Mise en évidence d'une tendance au groupement chez les jeunes de l'araignée solitaire *Coelotes terrestris*. *Rev. Arachmol.*, 2, 4, 157 - 164.

KRAFFT B., 1971. - Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). *Biol. Gabon.*, C 7, fasc. 1, 3 - 56

KRAFFT B., HOREL A., 1980. - Comportement maternel et relations mères-jeunes chez les araignées. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20, 747 - 758.

SIEGEL S., 1956. - *Non parametric statistics for the Behavioral Sciences*. New-YORK : Mc Graw-Hill.

TRETZEL E., 1961. - Biologie, Oekologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider), (*Araneae, Agelenidae*). *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 50, 375 - 542 .

REMARQUES SUR LES MODALITÉS ET LA REGULATION DE LA
COMMUNICATION CHEZ LES ARAIGNÉES

BERTRAND KRAFFT - THIERRY ROBERT

Laboratoire de Biologie du Comportement
Université de Nancy I - Faculté des Sciences
B.P. 239 - 54 506 - VANDOEUVRE-LES-NANCY Cedex-France

Mots-clés: communication multicanaux, comportement sexuel,
Araignées.

RESUME

Comme chez les Insectes sociaux, on retrouve chez les Araignées sociales et solitaires, les grands principes de la communication, tels que l'aspect multicanaux, la complémentarité des signaux, l'aspect probabiliste de la réponse du receveur et la dimension ontogénétique. Dans le cadre de leur comportement reproducteur les Araignées utilisent, simultanément ou successivement plusieurs signaux, empruntant des canaux sensoriels différents. De plus de nombreuses espèces utilisent la soie en tant que support de phéromones ou vecteur de signaux vibratoires.

La réactivité aux signaux des partenaires se développe parallèlement à la possibilité d'émission des signaux sexuels.

L'étude des systèmes de communication des espèces solitaires contribue à une meilleure connaissance de la communication des espèces sociales.

SUMMARY

Like in social Insects, the main principles of animal communication, such as multichannels communication, signal's synergy, the more or less efficiency of signal and the ontogenetic aspects can be studied in social and solitary Spiders. During sexual behavior, Spiders use simultaneously or in succession several signals through different sensorial channels. In addition, numerous species use the silk as a means of communication. Pheromones can be bound to the silk and the silk can transmit vibratory signals.

The ability to respond to sexual signals and the ability to emit such signals are developed in parallel manners.

The study of communication in solitary species can help us to understand communication in social species.

L'étude de la communication chez les Arthropodes et en particulier chez les Insectes Sociaux ne se satisfait plus d'une simple mise en évidence de signaux chimique, visuel, tactile ou vibratoire ayant chacun une fonction spécifique simple. Les échanges d'informations nécessaires à la coordination des activités de deux ou plusieurs individus impliquent le plus souvent des ensembles complexes de signaux empruntant parfois des canaux sensoriels différents et qui peuvent provoquer des réponses plus ou moins variables suivant le contexte de leur émission ou l'expérience passée des individus. Il est donc nécessaire de développer des études multicanaux et séquentielles des interactions, qui prennent également en compte la dimension ontogénétique et le contexte dans lequel s'établit la communication (MONTAGNER 1980, PASTEELS, 1980).

Cette même problématique de la communication peut être développée chez les Araignées sociales mais aussi chez les Araignées solitaires. En effet, la répartition de celles-ci dans le biotope (RIECHERT 1978) et leur comportement sexuel font intervenir des interactions complexes. L'originalité des Araignées est également en faveur d'une telle étude. Elles exploitent les fils de soie qu'elles sécrètent en tant que moyens de communi-

cation, soit en y associant des phéromones, soit comme vecteur de signaux vibratoires (KRAFFT et ROLAND 1979, KRAFFT et LEBORNE 1979). La soie peut transmettre aussi bien des informations liées à la capture de proies que des informations provenant de congénères, que celles-ci soient de nature sexuelle, sociale ou parentale. De nombreux travaux révèlent l'intérêt des Araignées en tant que modèle d'étude de la communication (WITT et ROVNER 1982).

Il existe, par exemple, une variabilité intraspécifique de l'émission et de l'intégration des signaux en fonction de différences morphologiques et physiologiques. Les comportements de cour des mâles de *Lycosides* varient quantitativement et qualitativement d'un individu à l'autre et pour un même individu. Un même signal peut provoquer des réponses différentes suivant le sexe de l'individu receveur. Le comportement de cour d'un mâle de *Lycosa rabida* entraîne une réponse sexuelle des femelles et une menace de la part des autres mâles. Inversement, deux signaux différents peuvent provoquer la même réponse. Le comportement de cour d'un mâle tout comme son comportement de menace évoquent tous deux la menace chez les autres mâles (ROVNER 1967). L'émission et l'intégration des signaux dépendent également de la situation. Lors de la compétition intraspécifique pour la possession d'une toile chez *Agelenopsis aperta*, le propriétaire est habituellement vainqueur si la différence de taille entre les deux individus n'excède pas 10 % (RIECHERT 1978a, 1978b). D'autre part, les interactions sont plus longues et plus complexes lorsque le propriétaire est vaincu. L'Araignée Salticide *Phidippus johnsoni* courtise la femelle à l'aide de signaux visuels ou vibratoires suivant qu'il la rencontre en milieu éclairé ou à l'obscurité dans sa retraite de soie (JACKSON 1977). L'expérience des individus a également une influence. Lorsque deux mâles de *Schizocosa crassipalpis* élevés isolément se rencontrent pour la première fois, il adoptent tous deux une posture de menace en maintenant les pattes antérieures dressées obliquement. Par la suite, les individus dominés dressent leurs pattes à la verticale tandis que les dominants menacent en tenant leurs pattes horizontalement, animées de vibrations (ASPEY 1974). Chez *Pardosa amentata*, la fréquence des comportements de cour

des mâles face aux femelles, diminue chez les perdants par rapport aux vainqueurs (DIJKSTRA 1969).

Les exemples de ce type sont nombreux (KRAFFT 1982, WITT et ROVNER 1982). Nous nous limiterons ici à quelques aspects de la complexité, de la spécificité, de l'ontogenèse et de la fonction des signaux intervenant dans la communication chez les Araignées.

Complexité et complémentarité des signaux.

Si l'on tient compte de l'ensemble des situations faisant intervenir un échange d'informations, on constate que les Araignées utilisent les canaux de communication visuels, sonores, vibratoires (signaux transmis par la soie ou le substrat), tactiles et chimiques (phéromones volatiles et phéromones de contact). Selon les espèces et leur mode de vie, l'un ou l'autre de ces canaux peut être privilégié. Très peu de travaux décrivent l'ensemble de la chaîne des événements conduisant à un échange d'informations, c'est-à-dire l'émission, la transmission, la réception et l'intégration du signal par le récepteur. Les travaux décrivant la manière dont les différents signaux s'intègrent sont encore plus rares. Or dans le cadre d'un comportement donné, les Araignées utilisent successivement ou simultanément plusieurs catégories de signaux, eux-mêmes plus ou moins complexes. Le message sexuel de la femelle de *Cyrtophora cicatrosa* correspond à une phéromone volatile et deux signaux vibratoires différents, auxquels s'ajoutent sans doute des stimulations tactiles et chimiques lors du contact (BLANKE 1975). Ces signaux sont généralement complémentaires. C'est la raison pour laquelle il est souvent impossible de déclencher un comportement de cour complet et prolongé chez un mâle en n'utilisant qu'une seule catégorie de stimulus.

Le comportement sexuel des Tégénaires fait intervenir au moins une phéromone sexuelle, associée au fil de cheminement et à la toile de la femelle, des signaux vibratoires complexes émis par le mâle (KRAFFT et LEBORGNE 1979) et chez *Tegenaria domestica*, une phéromone mâle et une réponse vibratoire de la femelle (LEBORGNE et al. 1980). Il apparaît dans ce cas un dialo-

que vibratoire. Ces signaux vibratoires correspondent à une succession d'éléments caractérisés par leur fréquence, leur amplitude, leur forme et leur organisation séquentielle en motifs (LEBORGNE 1981). Tout en conservant des caractéristiques spécifiques, ces motifs peuvent varier d'un individu à l'autre et en cours d'émission.

Il est connu depuis longtemps qu'un substrat parcouru par une femelle est susceptible d'évoquer un comportement de cour chez le mâle. Plus récemment on a découvert que certains mâles, en particulier chez les Lycosides et les Agélénides (ROLAND 1982), avaient la possibilité d'orienter leur déplacement par rapport à une piste femelle. Cette orientation était attribuée à la phéromone femelle associée au fil de cheminement. Le phénomène est toutefois plus complexe, au moins chez *Pardosa hortensis* (ROBERT et KRAFFT 1981). L'emploi de labyrinthe en T, technique parfois critiquée mais pourtant fort utile, a montré que les mâles naifs sont capables de suivre les pistes de femelles adultes mais pas celles de femelles subadultes. Un fil de cheminement étant présent dans les deux cas, la différence ne peut s'expliquer que par la présence d'une phéromone dans les pistes de femelles adultes. Un substrat parcouru par une femelle adulte, donc recouvert de soie et imprégné de phéromone, entraîne également l'apparition de comportements de cour chez les mâles, une augmentation de leur comportement d'exploration et des volte-face en cours de déplacement. Un substrat de femelle dont les filières sont obturées, ne permet plus l'orientation du mâle mais entraîne néanmoins des comportements d'exploration, des volte-face et l'apparition, à un degré moindre, de comportements de cour. Ces manifestations n'apparaissent pas sur un substrat de femelle subadulte. La femelle adulte est donc en mesure de déposer directement sur le substrat et indépendamment de la soie, un signal vraisemblablement chimique. Mais cette phéromone ne permet pas l'orientation du mâle. Ces résultats suggèrent plusieurs hypothèses. On peut par exemple supposer que l'orientation des mâles dépend de l'association d'un fil, fournissant des informations mécaniques directionnelles, et d'une phéromone sensibilisant les mâles à ces informa-

tions mécaniques. Un phénomène de ce type s'observe chez *Lycosa rabida* (TIETJEN et ROVNER 1982). Mais on peut également imaginer l'intervention de deux phéromones sexuelles femelles, l'une associée à la soie et l'autre déposée directement sur le substrat.

Fonctions et efficacité des signaux de communication.

L'une des difficultés dans l'étude de la communication animale réside dans le fait que les signaux ne provoquent pas obligatoirement une réponse immédiate et spectaculaire du receveur. Un stimulus peut simplement changer la réactivité de l'animal à un autre signal ou modifier son comportement de manière discrète. Les phéromones sexuelles peuvent jouer le rôle de "déclencheur secondaire" chez les Salticidae et les Lycosidae. Les mâles de *Lycosa rabida*, sensibilisés par un séjour sur un substrat parcouru par une femelle, suivent mieux les pistes de femelles que les mâles mis directement en leur contact. La phéromone sexuelle volatile des femelles de *Schizocosa saltatrix* ne fait que modifier le comportement locomoteur du mâle (TIETJEN 1979).

Les observations de ce type sont récentes car la plupart des auteurs ont jusqu'à présent concentré leur attention sur l'évocation du comportement de cour des mâles par des substrats de femelles, en négligeant les réponses comportementales plus discrètes et parfois fort importantes du point de vue adaptatif. Un autre point, négligé jusqu'à présent chez les Araignées par rapport aux Insectes sociaux, concerne l'efficacité de ces signaux et l'aspect probabiliste des réponses. Dans les tests utilisant le labyrinthe en T, tous les mâles ne s'orientent pas positivement par rapport à une piste de femelle, mais cette technique ne nous donne aucune information quant à l'efficacité de ce système de communication dans les conditions naturelles. L'emploi d'un open-field muni d'une porte d'entrée et de plusieurs portes de sortie, permet d'aborder cet aspect du problème. Les mâles de *Tegenaria domestica* sont testés par rapport à des pistes tracées librement par des femelles et mesurant en moyenne un mètre de longueur. L'enregistrement des déplacements des mâles par système vidéo permet de constater

que 70 % d'entre-eux suivent les pistes sur au moins 25 cm ; 65 % sur 50 cm et 50 % sur 1 m (ANTOINE 1981). Nous retrouvons ici un phénomène bien connu chez les Fourmis dans le cadre de leur comportement de récolte (PASTEELS 1980). Il reste à déterminer sa fonction éventuelle. Certaines pistes de femelle sont particulièrement complexes et décrivent des boucles fermées qui pourtant ne déroutent pas les mâles. On peut donc envisager l'existence d'un mécanisme limitant les risques de retour en arrière.

Spécificité des signaux.

Jouant incontestablement un rôle majeur dans la barrière interspécifique, il n'est pas étonnant de constater que les signaux sexuels des Araignées sont spécifiques. C'est le cas en particulier pour l'organisation des signaux vibratoires des mâles (LEBORGNE et al. 1980, KRAFFT et LEBORGNE 1979). Les différences sont particulièrement marquées entre plusieurs espèces voisines de Tégénaires et entre plusieurs espèces voisines d'*Amaurobius*. Mais on ne sait pas pour l'instant si ces différences sont perçues par les femelles.

Les phéromones sexuelles des femelles d'Araignées n'évoquent généralement pas de comportement de cour chez les mâles d'autres espèces. Mais ceux-ci peuvent orienter leur déplacement par rapport à des pistes de femelles hétérospécifiques. En l'absence d'autres éléments de références, les mâles de *Tegenaria domestica* et *Tegenaria pagana* suivent les pistes de femelles d'espèces sympatriques (LEBORGNE et al. 1980). Les phéromones de ces différentes espèces sont cependant spécifiques car si on propose un choix simultané aux mâles entre une piste hétérospécifique et homospécifique, ceux-ci s'orientent vers la piste femelle de leur espèce.

Cette spécificité relative de la réponse des mâles d'espèces sympatriques mérite d'être étudiée en détails, mais a peu de chances d'aboutir à des croisements interspécifiques en raison de la multiplicité des signaux (chimique, vibratoire, tactile) intervenant dans la sélection du partenaire.

Aspect ontogénétique.

Les phéromones sexuelles sont habituellement émises par les femelles adultes. C'est le cas des Lycosides. Il en serait de même pour les Araignées du genre *Araneus*. Dans certaines espèces où le mâle et la femelle cohabitent quelque temps avant l'accouplement, la phéromone sexuelle peut être émise par la femelle subadulte. On considère habituellement que la réactivité du mâle aux signaux femelle n'apparaît qu'au stade adulte. Les mâles subadultes de *Lycosa rabida* ne manifestent aucun comportement de cour face aux femelles adultes (ROVNER 1968). Il en est de même pour les mâles de *Pardosa hortensis* placés sur un substrat de femelle adulte (ROBERT et KRAFFT 1981). Mais cela ne signifie pas que ceux-ci ne sont pas réactifs à la phéromone femelle. En effet, placés sur un substrat de femelle adulte les mâles subadultes manifestent une augmentation significative de leur comportement d'exploration par rapport à un substrat neutre ou de femelle subadulte dépourvus de phéromone sexuelle. La réactivité des mâles aux signaux femelle commence donc à se développer dès le stade subadulte, même si ceux-ci ne manifestent pas encore de comportement de cour.

La plupart des expériences décrites ci-dessus ont été effectuées sur des animaux élevés isolément, c'est-à-dire dans un environnement appauvri en signaux de toute sorte, ce qui peut soit augmenter leur réactivité, soit au contraire ralentir la maturation des systèmes d'intégration. Il est donc nécessaire d'élaborer à présent des expériences dans ce domaine.

Les résultats exposés ci-dessus n'ont pas été obtenus sur des Arthropodes sociaux. Ils correspondent en fait à une étude des mécanismes de communication des Araignées solitaires qui sans aucun doute nous permettront de mieux comprendre la communication chez les Araignées sociales (KRAFFT 1980), tout comme les recherches sur le comportement maternel d'espèces solitaires permettent de mieux comprendre l'évolution du phénomène social (HOREL et al. 1982) peut-être les travaux futurs apporteront-ils des éclaircissements utiles aux recherches sur

les Insectes sociaux. On trouve en effet chez les Araignées et les Insectes des modèles identiques permettant l'étude de la complexité et de la complémentarité des signaux, de la spécificité, du rôle de l'expérience individuelle, de la dimension ontogénétique et de l'aspect probabiliste de la communication. Certains modèles sont même particulièrement intéressants pour des raisons pratiques, comme la phéromone associée à la soie et surtout les signaux vibratoires complexes dont l'enregistrement et la restitution sont aisés.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTOINE M., 1981 - Contribution à l'étude de la communication chimique chez *Tegenaria domestica*. DEA Neuro-Sciences Nancy.
- ASPEY W.P. 1974. - Agonistic behavior and dominance-subordination relationships in the wolf Spider *Schizocosa crassipes*. *Proc. 6 th Int. Arach. Congr.*, 102-106
- BLANKE R., 1975. - Untersuchungen zum sexualverhalten von *Cyrtophora cicatrosa* (Stoliczka) (Araneae, Araneidae). *Z. Tierpsychol.* 37, 62-74
- DIJKSTRA H., 1969. - Comparative research of the courtship behaviour in the genus *Pardosa*. III - Agonistic behaviour in *Pardosa amentata*. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, 41, 91-97
- HOREL A., LEBORGNE R. et ROLAND C., 1982. - Effet du groupement et de la présence de la mère sur le développement des jeunes de l'Araignée *Coelotes terrestris* (Agelenidae). Congrès UIEIS - Section Française - Barcelone - sous presse
- JACKSON R., 1977. - Courtship versatility in the jumping spider *Phidippus johnsoni*. *Animal Behaviour*, 25, 953-957.
- KRAFFT B., LEBORGNE R., 1979. - Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les Araignées. *Journal de Psychologie*, n° 3, 299-334

- KRAFFT B., ROLAND C. , 1979. - Quelques remarques au sujet de la communication chimique chez les Araignées.
C.R. 5ème Coll. Arachn. Expres. Fr. Barcelone IX, 129-135.
- KRAFFT B., 1980. - Eco-ethology and evolution of social spiders. Symp. intern. Ins. Soc. Trop. Mexico UIEIS ; in *Social Insects in the tropics* ; Ed. P. JAISSON (sous presse).
- KRAFFT B., 1982. - The importance and complexity of communication among spiders. in *Spider communication mechanisms and ecological significance*. Ed. P.N. Witt and J.S. Rovner, Princeton University Press.
- LEBORGNE R., ROLAND C., HOREL A., 1980. - Quelques aspects de la communication chimique et vibratoire chez certaines Agelenidae. Proc. 8 th Int. Arach. Congr. VIENNE, 215-220.
- LEBORGNE R., 1981. - Soie et communication chez les Araignées : le rapprochement des sexes. Atti. Soc. tosc. Sci. nat. 132 - 142.
- MONTAGNER H., 1980. - Point de vue à propos des recherches actuelles sur les systèmes de communication des Hyménoptères sociaux. Bio. Eco. Med., t. VII, n° 3, 143-148.
- PASTEELS J.M., 1980. - Données récentes et perspectives dans l'étude des communications chimiques chez les Insectes sociaux. Bio. Eco. Med., t. VII, n° 3, 137-142.
- RIECHERT S.E., 1978. a- Energy-based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta*. Symp. Zool. Soc. Lond., n° 42, 211 - 222.

- RIECHERT S.E., 1978.b- Games spiders play : behavioural variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 135 - 162.
- ROBERT Th., KRAFFT B., 1981. - Contribution à l'étude des mécanismes de la communication tacto-chimique intervenant dans le rapprochement des sexes chez *Pardosa hortensis*. Thorell (Araneae, Lycosidae). *Atti. Soc. Tosc. Sci. nat.*, . 143 - 153.
- ROLAND C., 1982. - Chemical signals bound to the silk in spider communication. *J. Arachn.* (sous presse).
- ROVNER J.C., 1967. - Acoustic communication in a Lycosid spider (*Lycosa rabida*) Walckenaer. *Anim. Behav.*, 15, 273-281.
- ROVNER J.S., 1968. - An analysis of display in the Lycosid spider *Lycosa rabida* Walckenaer. *Anim. Behav.*, 16, 358-369.
- TIETJEN W.J., 1979. - Test for olfactory communication in four species of wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnology*, 6, 197 - 206.
- TIETJEN W.J., ROVNER J.C., 1982. - Chemical communication in Lycosids and other spiders. In *Spider communication : Mechanisms and Ecological significance*. Ed. WITT P.N. and ROVNER J.S. ; Princeton University Press, 249 - 279.
- WITT P.N., ROVNER J.C., 1982. - *Spider communication : mechanisms and ecological significance*. Ed. WITT P.N. and ROVNER J.S. ; Princeton University Press.

PRESENTATION DE MÉTHODES BIOCHIMIQUES UTILISABLES DANS
L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX: QUELQUES MÉTHODES DE
SEPARATION ÉLECTROPHORÉTIQUE DES PROTÉINES ET LEURS
APPLICATIONS.

BERNARD E. LORBER

Laboratoire de Biochimie, I.B.M.C. - C.N.R.S.

15, rue René Descartes

F - 67084 STRASBOURG Cédex, France

Mots-clés: méthodes, biochimie, électrophorèse, protéines.

RESUME

Les méthodes d'électrophorèse des protéines sont devenues des outils indispensables dans l'étude biochimique de ces molécules. Deux méthodes de base, la focalisation iso-électrique de SVENSSON (1961) et l'électrophorèse de zone de DAVIS (1964), ont servi de point de départ au développement de nombreuses microméthodes et techniques de séparation analytique. Parmi celles-ci, l'électrophorèse et l'iso-

électrofocalisation en gels de polyacrylamide n'ont cessé de recevoir des améliorations pour les rendre de plus en plus performantes. Au cours des dernières années des progrès considérables ont été faits pour accroître la résolution des gels et la sensibilité des techniques de détection des protéines. Ces perfectionnements ouvrent la voie à l'application de ces nouvelles méthodes d'électrophorèse des protéines à l'étude biochimique des Insectes sociaux (y compris ceux des petites espèces).

SUMMARY

The methods of protein electrophoresis have become indispensable tools in the biochemical study of these molecules. Two methods, the isoelectric focusing (SVENSSON, 1961) and the disc electrophoresis (DAVIS, 1964), have been at the start of the development of several analytical separation micromethods and techniques. Among these, the polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE) and the polyacrylamide gel isoelectric focusing (PAGIF) have been improved to be more and more resolute and sensitive. These improvements make these new protein electrophoresis methods available for the study of social Insects (even those of the smaller species).

Un des premiers problèmes pratiques qui se pose dans l'étude biochimique des êtres vivants de petite taille est celui de la quantité de matière disponible pour l'expérimentation. Dans certains cas, comme lorsqu'il s'agit de bactéries ou de cellules par exemple, cette difficulté est contournée en travaillant sur une population composée d'un nombre très élevé d'individus et en admettant que tous sont identiques. Quand les organismes à étudier sont des Insectes sociaux, cette approximation n'est plus valable et l'individu n'est souvent pas de taille suffisante pour pouvoir être considéré seul. Dans le cas de sociétés présentant un polymorphisme de taille important, il faut souvent regrouper plusieurs individus des castes les plus petites pour compenser la différence de poids avec un individu unique d'une caste de grande taille, au cours d'expériences comparatives.

Le besoin toujours plus important de pouvoir expérimenter sur des quantités de plus en plus petites de matériel biologique et de pouvoir détecter des molécules présentes à des concentrations très faibles, a favorisé le développement de nouvelles microméthodes en biochimie analytique. Il en a été ainsi dans le domaine des méthodes d'électrophorèse des protéines dont le but commun est de séparer ces macromolécules en fonction de leurs propriétés physico-chimiques et structurales. Nous nous proposons ici de présenter brièvement un éventail des possibilités qu'elles offrent à l'heure actuelle.

LES METHODES ELECTROPHORETIQUES UTILISEES POUR LA SEPARATION DES PROTEINES

A partir des deux méthodes de base, la "disc electrophoresis" de DAVIS (1964) et la méthode de focalisation isoélectrique de SVENSSON (1961), plusieurs techniques de séparation monodimensionnelle ont vu le jour et sont devenues d'utilisation courante. Certaines ont été peu à peu perfectionnées en microméthodes analytiques. Ceci a été possible grâce à l'emploi de systèmes de séparation bidimensionnelle et à l'application et la mise au point de techniques de détection des protéines plus sensibles.

Les méthodes de séparation monodimensionnelle

L'électrophorèse en gel de polyacrylamide (PAGE)

Dans son principe elle consiste à faire migrer les macromolécules

protéiques dans un système réticulé (gel obtenu par polymérisation d'acrylamide et de bisacrylamide) soumis à un champ électrique. La séparation des protéines se fait principalement en fonction de leur charge et leur taille. Après migration les protéines sont précipitées dans les mailles du gel par un acide fort et révélées par fixation d'un colorant. Il existe plusieurs variantes (MAURER, 1971):

- les gels neutres (ou normaux) : le gel contient une solution tampon dont le pH est choisi en fonction de la charge que l'on veut conférer aux molécules à séparer. Le gel se divise en un gel de séparation (de concentration élevée) portant un gel de concentration (de concentration plus faible). C'est la méthode de DAVIS (1964).

- les autres types de gels: ils diffèrent des précédents par la présence d'un ou plusieurs additifs et la nature du tampon. Les additifs sont le plus souvent des agents dissociants tels l'urée 8M, un détergent non ionique (Triton X 100) ou un détergent ionique (dodécyl sulfate de sodium = SDS) (LAEMMLI, 1971; WEBER et OSBORN, 1969; HAMES et RICKWOOD, 1981).

Dans tous les cas le gel peut être formé d'une concentration en polyacrylamide unique ou bien variable (gradient). De plus le gel peut être composé de polyacrylamide seul ou d'agarose seul ou d'un mélange des deux (GORDON, 1973).

Plusieurs améliorations ont été apportées à cette méthode. D'une part l'électrophorèse en gels cylindriques a été remplacée en grande partie par des gels en plaques minces, de dimensions plus ou moins grandes (environ 10 x 10 cm à 20 x 30 cm), ce qui permet de comparer directement plusieurs échantillons. D'autre part, la sensibilité de détection a pu être augmentée en diminuant l'épaisseur des gels en plaques (de 3 ou 2 à 1 mm environ).

Parmi les applications directes de cette méthode on peut citer la comparaison qualitative et quantitative d'échantillons, la détermination des masses moléculaires des protéines et de leurs sous-unités par rapport à des étalons de masses connues (WEBER et OSBORN, 1969; SHAPIRO et coll., 1967).

L'isoélectrofocalisation en gel (IEF)

Elle consiste à faire migrer les protéines dans un gradient de pH obtenu, à température constante, par la migration de petites molécules (ampholytes) en milieu liquide ou en gel dont la concentration et la réticulation ne sont pas restrictives. La migration des macromolécules se fait en

fonction de leur point isoélectrique. L'isoélectrofocalisation se faisait initialement en veine liquide (en colonne) et a été transposée plus récemment en gels (en plaques ou cylindriques). Dans ces derniers la fixation et la coloration des protéines ont lieu comme pour les gels d'électrophorèse.

Plusieurs variantes ont été mises au point (RIGHETTI et DRYSDALE, 1979) :

- les gels de polyacrylamide (PAGIF)
 - . en conditions non dissociantes
 - . en conditions dissociantes, avec divers additifs, par exemple
 - urée 9,5M
 - détergent non ionique (Triton X 100, Nonidet P 40)
 - urée 9,5M + détergent non ionique (O'FARRELL, 1975)
- les gels d'agarose
 - . en conditions non dissociantes.

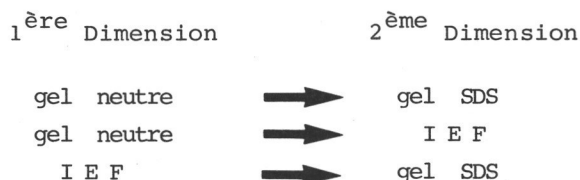
Les améliorations de la méthode ont consisté, d'une part à utiliser des gels en plaques polymérisés sur un support (plaque de verre, feuille de matière plastique) ce qui permet de réduire l'épaisseur des gels et les temps de coloration, et d'autre part à travailler avec de l'agarose ayant une électroendosmose faible.

Plusieurs applications directes sont possibles. L'emploi de gels en plaques facilite la comparaison qualitative et quantitative directe de séries d'échantillons. La détermination du point isoélectrique (pI) des protéines en conditions dissociantes ou non par la mesure directe du pH à l'endroit de migration ou par rapport à des protéines de pI connu est facile et l'homogénéité d'une protéine purifiée peut être estimée.

Les méthodes de séparation bidimensionnelle

Elles combinent l'utilisation de deux méthodes monodimensionnelles dans le but d'augmenter la résolution de la séparation. Si une migration dans une dimension (PAGE ou IEF) peut séparer 50 protéines différentes cela signifie qu'une séparation dans deux dimensions pourrait théoriquement en résoudre 50 x 50 soit 2500. Les techniques les plus performantes permettent actuellement de distinguer jusqu'à environ 1500 taches sur les gels (O'FARRELL, 1975; O'FARRELL et coll., 1977; GARRELS, 1979).

Quelques exemples généraux de séparation bidimensionnelle sont :



La première dimension peut être un gel cylindrique ou en plaque alors que la deuxième dimension est obligatoirement en plaque. De même les gels de polyacrylamide, neutres ou contenant des agents dissociants, peuvent être à concentration unique ou variable (gradient). Il faut noter que le gel SDS ne se trouve qu'en deuxième dimension et qu'un gel ne peut porter qu'un seul échantillon.

Les applications directes sont la comparaison qualitative et quantitative des protéines révélées sur différents gels (BOSSINGER et coll., 1979; GARRELS, 1979) et la détermination du pI et du poids moléculaire des sous-unités protéiques dans le système IEF ➡ gel SDS (O'FARRELL, 1975; O'FARRELL et coll., 1977; RIGHETTI et DRYSDALE, 1979).

LES METHODES DE REVELATION DES PROTEINES

L'efficacité des méthodes de séparation électrophorétique ne peut être appréciée qu'en disposant de moyens permettant de détecter les molécules que l'on veut séparer. La mise en évidence des protéines peut se faire avec divers degrés de spécificité suivant la nature des groupements chimiques ou les propriétés (structurales, enzymatiques) des protéines que l'on utilise pour leur détection. Il existe ainsi plusieurs groupes de techniques :

- la coloration (MAURER, 1971; HAMES et RICKWOOD, 1981), par exemple :
 - . des protéines elles-mêmes (noir amide, bleu de Coomassie)
 - . des glucides liés aux protéines (réaction de Schiff)
 - . des lipides liés aux protéines (noir Soudan, Lipid Crimson),
- l'autoradiographie des protéines ayant incorporé un marqueur radioactif:
 - . par exemple un isotope (introduit dans la nourriture de l'Insecte) utilisé lors de la biosynthèse *in vivo* des protéines,
 - . ou un réactif contenant un radioélément (p. ex. l'iode ¹²⁵I) fixé sur les protéines après extraction de celles-ci (HAMES et RICKWOOD, 1981),
- les tests d'activité par exemple :

- . enzymatique : ils nécessitent l'intégrité des protéines enzymatiques et conduisent aux zymogrammes,
- . autres tests permettant de mettre en évidence les protéines étudiées par leurs propriétés particulières.

Les méthodes de révélation des protéines trouvent leurs applications directes dans la détermination de la distribution qualitative et quantitative (densitométrie, mesure de radioactivité, résultat d'un test) des protéines d'un échantillon et la comparaison de plusieurs échantillons entre eux (GARRELS, 1979). Le zymogramme, par exemple, sert lors de l'analyse génétique des espèces.

LES PERFECTIONNEMENT RECENTS DES METHODES DE SEPARATION ET DE REVELATION DES PROTEINES

Afin de pouvoir travailler avec des quantités de plus en plus petites de matériel biologique et d'obtenir de plus en plus d'information sur leur contenu, à la fois les méthodes de séparation et les méthodes de révélation des protéines ont été considérablement améliorées au cours des dernières années.

Un accroissement de la résolution des gels a pu être obtenu :

- en augmentant la pureté chimique des composants des gels (recristallisation de l'acrylamide, préparation extemporanée des solutions et filtration avant emploi),
- en adaptant les dimensions des gels (gels géants 30 x 40 cm, VORIS et YOUNG, 1980; minigels 8 x 10 cm, OGITA et MARKERT, 1979).

La sensibilité des méthodes de révélation a pu être accrue :

- en réduisant les dimensions et l'épaisseur des gels (PAGE et IEF en gels fins de 1 mm à 0,3 mm, RIGHETTI et DRYSDALE, 1979; HAMES et RICKWOOD, 1981; IEF en microgels de 3 x 3 cm ultrafins de 200 μ m à 50 μ m d'épaisseur, KINZHOFFER et RADOLA, 1981),
- en travaillant avec des réactifs pouvant être détectés en quantités plus faibles (p.ex. fluoescamine) pour caractériser les protéines,
- en développant de nouvelles méthodes telle la coloration à l'argent (jusqu'à cent fois plus sensible que la coloration classique au bleu de Coomassie). Il en existe déjà, à ce jour, une dizaine de variantes (OCHS et coll., 1981) dont certaines donnent une coloration différentielle des protéines, ce qui fournit une troisième dimension et facilite la compa-

raison des images de séparation (SAMMONS et coll., 1981, MERRIL et coll., 1982).

- en appliquant d'autres méthodes telles les méthodes immunologiques. Un exemple est la technique de transfert sur membrane de nitrocellulose, suivie de révélation immunologique des protéines (TOWBIN et coll., 1979; BOWEN et coll., 1980; JOHNSON et coll., 1982). Elle repose sur le principe du test ELISA (enzyme linked immunosorbant assay) (ENGVAL, 1980) qui consiste à reconnaître les protéines par leur anticorps, puis à fixer un deuxième anticorps, conjugué à un enzyme, sur le premier. La révélation a lieu en faisant la réaction enzymatique qui conduit à la formation d'un produit coloré.

CONCLUSION

Jusqu'à présent l'analyse des protéines par électrophorèse n'a été réalisée que sur quelques Insectes sociaux de taille relativement grande tels les Termites et les grandes et moyennes espèces de Fourmis (HUNG et coll., 1979; WARD, 1980) voire sur des parties du corps (tête, thorax) de Fourmis, d'Abeilles ou de Guêpes (TOMASZEWSKI et coll., 1973; PAMILO et coll., 1978) ou encore sur l'hémolymphe (PASSERA, 1974), mais aucune méthode électrophorétique n'était assez élaborée pour se contenter du peu de matériel que livrent les individus des plus petites espèces (p. ex. les Fourmis des genres *Leptothorax* ou *Plagiolepis*) si l'expérimentation doit se faire sur un seul individu. Actuellement de nouvelles microméthodes de séparation et de révélation des protéines concilient à la fois haute résolution, grande sensibilité, simplicité d'utilisation, rapidité d'exécution, reproductibilité et économie de réactifs.

Plusieurs de ces méthodes analytiques ont été rendues préparatives (GORDON, 1973; RIGHETTI et DRYSDALE, 1979; HAMES et RICKWOOD, 1981). Il ne faut pas oublier qu'il existe encore d'autres méthodes d'électrophorèse qui n'ont pas été décrites ici (comme p. ex. l'immunoélectrophorèse) et que cette courte note n'est pas exhaustive.

De plus des méthodes d'analyse d'autres types de molécules (glucides, lipides, acides nucléiques) ont elles aussi connu un essor au cours des dernières années (p.ex. la chromatographie sur plaque, l'électrophorèse des acides nucléiques, etc.) et s'ajoutent à la liste des outils disponibles pour l'étude biochimique des Insectes sociaux.

Références bibliographiques

- BOSSINGER, J., MILLER, M.J., VO, K.P., GEIDUSCHEK, E.P., XUONG, N.H., 1979.
- *J. Biol. Chem.*, 254 : 7986 - 7998.
- BOWEN, B., STEINBERG, J., LAEMMLI, U.K., WEINTRAUB, H., 1980.- *Nucleic Acids Research*, 8 : 1 - 20.
- DAVIS, B.J., 1964.- *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 121 : 404 - 427.
- ENGVAL, E., 1980.- *Methods in Enzymology*, Academic Press publ., 70 : 419 - 439.
- GARRELS, J.I., 1979.- *J. Biol. Chem.*, 254 : 7961 - 7977.
- GORDON, A.H., 1973.- *Electrophoresis of proteins in polyacrylamide and starch gels*, Elsevier North Holland, Amsterdam, 258 p.
- HAMES, B.D., RICKWOOD, D., 1981.- *Gel electrophoresis of proteins*, Information Retrieval Ltd Press, London, 290 p.
- HUNG, A.C.F., DOWLER, M.G., VINSON, S.B., 1979.- *Can. J. Genet. Cytol.*, 21 : 537 - 542.
- JOHNSON, M.H., WALKER, R.W.H., KEIR, G., THOMPSON, E.J., 1982.- *Biochem. Soc. Trans.*, 10 : 32 - 33.
- KINZHOFFER, A., RADOLA, B.J., 1981.- *Electrophoresis*, 2 : 174 - 183.
- LAEMMLI, U.K., 1971.- *Nature*, 217 : 680 - 685.
- MAURER, H.R., 1971.- *Disc electrophoresis and related techniques of polyacrylamide gel electrophoresis*, W. de Gruyter, Berlin, 222 p.
- MERRIL, C.R., GOLDMAN, D., VAN KEUREN, M.L., 1982.- *Electrophoresis*, 3 : 17 - 23.
- OCHS, D.C., Mc CONKEY, E.H., SAMMONS, D.W., 1981.- *Electrophoresis*, 2 : 304 - 307.
- O'FARRELL, P.H., 1975.- *J. Biol. Chem.*, 250 : 4007 - 4021.
- O'FARRELL, P.Z., GOODMAN, H.M., O'FARRELL, P.H., 1977.- *Cell*, 12 : 1133 - 1142.
- OGITA, Z., MARKERT, C.L., 1979.- *Analytical Biochemistry*, 99 : 233 - 241.
- PAMILO, P., ROSENGREN, R., VEPSALAINEN, K., VARVIO - AHO, S.L., PISARSKI, B., 1978.- *Hereditas*, 89 : 233 - 248.
- PASSERA, L., 1974.- *Insectes Sociaux*, 21 : 71 - 86.
- RIGHETTI, P.G., DRYSDALE, J.W., 1979.- *Isoelectric focusing*, Elsevier North Holland, Amsterdam, 585 p.

- SAMMONS, D.W., ADAMS, L.D. NISHIZAWA, E.E., 1981.- *Electrophoresis*, 2 : 135
- 141.
- SHAPIRO, A., VINUELA, E., MAIZEL, J., 1969.- *Analytical Biochemistry*, 29 :
505 - 514.
- SVENSSON, H., 1961.- *Acta Chem. Scand.*, 15 : 325 - 335.
- TOMASZEWSKI, E.K., SCHAFFER, H.E., JOHNSON, F.M., 1973.- *Genetics*, 75 : 405
- 421.
- TOWBIN, H., STAEGELIN, T., GORDON, J., 1979.- *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*,
76 : 4350 - 4354.
- VORIS, B.P., YOUNG, D.A., 1980.- *Analytical Biochemistry*, 104 : 478 - 484.
- WARD, P.S., 1980.- *Evolution*, 34 : 1060 - 1076.
- WEBER, K., OSBORN, M., 1969.- *J. Biol. Chem.*, 244 : 4406 -4412.

OBSERVATIONS PRELIMINAIRES SUR L'ORIENTATION DES OUVRIÈRES
DE *Formica* APRÈS UN DÉPLACEMENT ACTIF OU PASSIF.

F.BESANCON, G.BEUGNON et R.CAMPAN

Laboratoire de Neuroéthologie, ERA n°700,
Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne,
31062 TOULOUSE Cedex

Mots-clés: Orientation, *Formica*.

1. DÉPLACEMENTS PASSIFS (*F. polyctena*)

a) A courte distance. Sur chacune des 5 pistes principales, à environ 10 m du dôme, 40 ouvrières ont été capturées puis relâchées individuellement au centre d'une feuille de papier blanc à une quinzaine de cm du point de capture. Lorsqu'il s'agit d'ouvrières retournant au nid, le vecteur moyen d'orientation indique le plus souvent une direction voisine de celle du dôme. Dans le cas d'ouvrières quittant le nid, les vecteurs d'orientation sont orientés dans une direction quelconque.

b) A plusieurs dizaines de mètres. Des lots de 50 ouvrières ont été capturées sur la piste principale (E-O) et leur orientation a été testée individuellement, sur une plateforme où toute possibilité de guidage chimique était exclue, dans trois sites différents : à 70 m au nord-est du nid, à 70 m au sud-ouest et à 60 m au sud. Dans tous les cas, l'organisation spatiale des repères visuels terrestres est différente de celle du site de capture et les heures d'expériences sont variables. Les directions des vecteurs moyens d'orientation des ouvrières

capturées lors de leurs trajets aller ou retour différent peu. De plus, la direction du vecteur moyen est toujours située dans le quart N-O du champ spatial. Une quatrième expérience a été faite avec des ouvrières prélevées sur le dôme et transportées à 160 m à l'est du nid ; le vecteur d'orientation est à nouveau orienté dans le secteur N-O du champ spatial.

2.- DEPLACEMENTS ACTIFS (F. rufo)

Nous avons étudié la correction de l'orientation d'ouvrières déviées de leur trajet initial par remplacement de la branche permettant le franchissement d'un ruisseau avec deux ponts artificiels différemment orientés, l'un placé sur la piste aller l'autre sur la piste retour. Les ouvrières se retrouvent, après la traversée du ruisseau, en un site inhabituel, à 1-2 m de la piste d'origine. La position relative des repères terrestres par rapport aux fourmis est alors sensiblement modifiée et il n'existe plus de trace chimique et de possibilité de contact avec les congénères venant en sens inverse. L'orientation prise par les fourmis déplacées guide les ouvrières sur la piste d'origine par un trajet proche du chemin le plus court.

En conclusion, a) la suppression des repères chimiques et de la communication avec les congénères pour des fourmis déplacées passivement à proximité de la piste et du nid altère peu le retour au nid mais perturbe l'orientation vers le site d'alimentation ; b) la perturbation simultanée de l'organisation spatiale de tous les repères conduit les ouvrières déplacées passivement de plusieurs dizaines de m à adopter une orientation dominante vers le NO quelles que soient l'heure de la journée et la direction du trajet initial ; enfin c) après un déplacement actif, les ouvrières compensent la déviation imposée à leur course par une ré-orientation qui leur permet de retrouver rapidement la piste où elles ont été capturées.

Myrmicinosporidium Sp., PARASITE INTERNE DES FOURMIS.
ÉTUDE AU MEB DE LA STRUCTURE EXTERNE.

XAVIER ESPADALER

Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias
Universidad Autónoma de Barcelona
BELLATERRA-BARCELONA España

Mots-clés: *Myrmicinosporidium*, parasites internes, Fourmis.

Myrmicinosporidium Hölldobler, 1933 est un parasite interne des fourmis, caractérisé, d'après la description originale par a) Forme de jatte ou terrine; b) Taille très constante; c) Parois très épaisses et d) Nombreux individus dans l'hôte (jamais isolés). On trouve ces *Myrmicinosporidium* dans la cavité générale de l'hôte (jamais dans le tube digestif).

L'état actuel de nos connaissances en ce qui concerne l'hôte est le suivant:

FOURMIS HÔTES	LOCALITÉS
<i>Diploxyphtrum fagax</i>	Nikolausberg (Würzburg, R.F.A.)
<i>Diploxyphtrum</i> sp.	Les Eyzies (Dordogne, F)
<i>Leptothorax tuberum</i>	Nikolausberg (Würzburg, R.F.A.)
<i>Leptothorax lichtensteini</i>	Tibidabo (Barcelona, E)
<i>Leptothorax racovitzai</i>	Trassierra (Córdoba, E)
<i>Pheidole pallidula</i>	région de Toulouse (Hte. Garonne, F)

Dans sa description originale, Hölldobler donne comme mesure 25 microns de diamètre mais d'après A. Buschinger, la taille réelle des individus de Hölldobler, et selon ses propres photographies, serait d'environ 50 microns; nos exemplaires de Barcelona et Córdoba présentent également un diamètre de 50 microns.

Cette similitude de taille pourrait être un argument pour penser qu'il s'agirait de la même espèce de *Myrmicinosporidium*.

Selon les données connues, on trouve des fourmis parasitées (ouvrières et sexués) en automne; pendant l'hiver il y a une grande mortalité de ces individus. L'infection larvaire s'effectuerait au printemps ou pendant l'été. Le comportement des individus ne semble pas être affecté par les parasites.

Myrmicinosporidium était classé avec doute parmi les Haplosporidies (Protozoaires), classe aujourd'hui abandonnée, par Caullery (1953) mais il suggérerait la possibilité d'une appartenance aux Champignons. Hölldobler signale de nombreux petits "nuclei" intensément pigmentés, à l'intérieur du corps cellulaire. Ces "nuclei" pourraient correspondre aux spores (endospores) des Chytridinées, champignons unicellulaires munis d'une enveloppe chitineuse résistante, dont certains sont parasites internes de divers arthropodes. Des études en cours vont essayer de déterminer la nature de ces *Myrmicinosporidium*.

BIBLIOGRAPHIE

CAULLERY M., 1953.- Appendice aux Sporozoaires. Classe des Haplosporidies. Dans: GRASSE, P.P., *Traité de Zoologie*, Tome 1, fasc. II. Masson, Paris.

HÖLLDOBLER K., 1929.- Über eine merkwürdige Parasitenkrankung von *Solenopsis fugax*. Z. Parasitenk., 2: 67-72.

HÖLLDOBLER K., 1933.- Weitere Mitteilungen über Haplosporidien in Ameisen. Z. Parasitenk., 6: 91-100.

P.S. Pendant notre réunion le Prof. A. Buschinger nous a communiqué qu'il avait trouvé ces parasites en divers endroits d'Europe (sous-presse) et qu'il avait observé que les individus vivants de *Myrmicinosporidium* sont plutôt biconvexes. La concavité ne serait, donc, qu'un artéfact provoqué par la fixation. La question est assez importante pour invalider en quelque mesure notre exposé, surtout en ce qui concerne la concavité; nous pensons, cependant, que l'aspect est assez caractéristique pour en faire mention.

Selon cette nouvelle approche, les *Myrmicinosporidium* seraient alors voisins morphologiquement des *Hermanniasporidium* Sigh Thor 1930 (d'après Hölldobler, 1933), parasites internes des acariens.

REMERCIEMENTS.

Je dois ma sincère reconnaissance à B. Darchen, L. Passera et tout spécialement à A. Buschinger, par ses commentaires au sujet de ces énigmatiques *Myrmicinosporidium*.

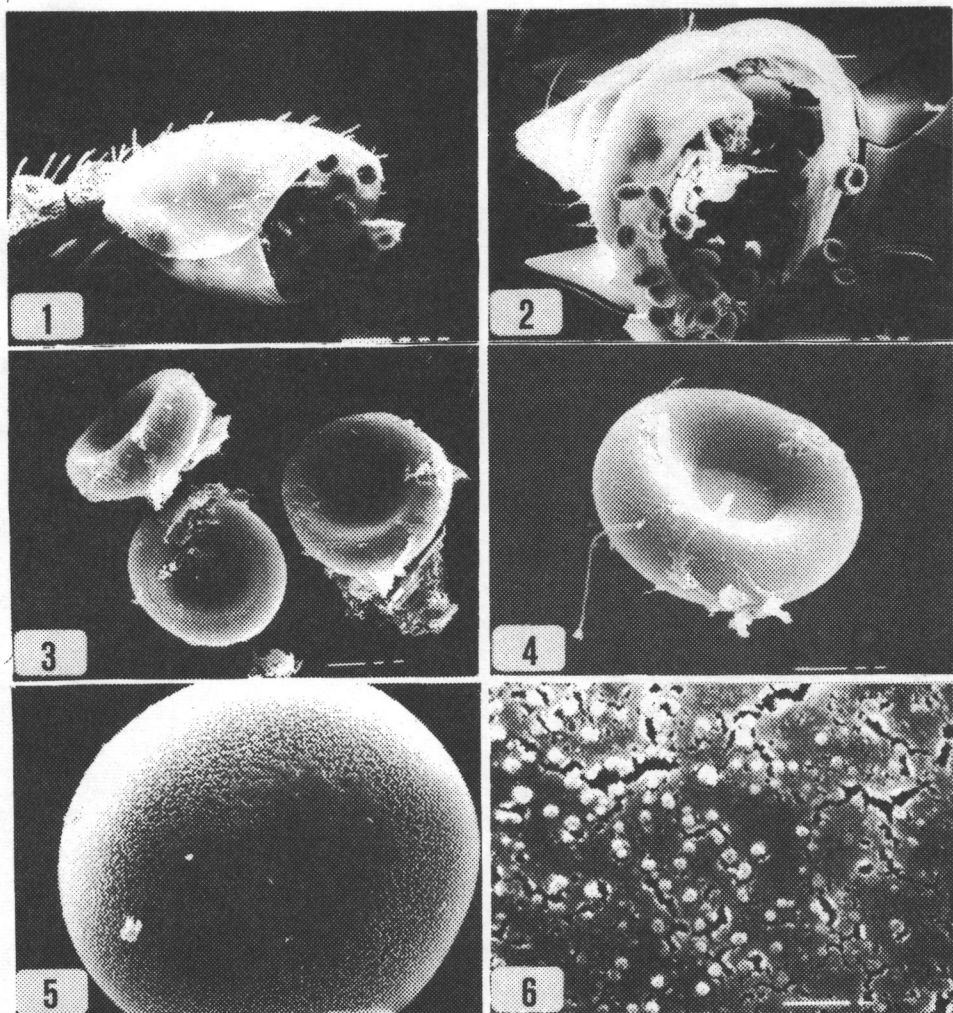


Fig. 1 et 2.- Exemplaires de *Myrmecinosporidium* sp. dans le gaster de *Leptothorax racovitzai* Bondr.

Fig. 3.- Trois exemplaires de *Myrmecinosporidium* sp. Trait blanc = 10 µ.

Fig. 4.- *Myrmecinosporidium* sp. La concavité est un artéfact du procès de fixation. Trait blanc = 10 µ.

Fig. 5.- Partie convexe de *Myrmecinosporidium* sp. avec une zone centrale irrégulière non granuleuse.

Fig. 6.- Zone granuleuse (granule = 0.2 µ) et zone non granuleuse. Les fentes sont dues au procès de dessiccation.

ÉTUDE BIOCHIMIQUE COMPARATIVE DES CONTENUS DES OEUFS
DE LA FOURMI *Pheidole pallidula* (NYLANDER)

LORBER B.E.⁺⁺, PASSERA L.⁺ et COLAS B.⁺⁺

+ Laboratoire de Biologie des Insectes, 118, route
de Narbonne

F- 31062 TOULOUSE Cédex, France

++ Laboratoire de Biochimie, I.B.M.C.- C.N.R.S.,
15, rue René Descartes

F- 67084 STRASBOURG Cédex, France

Mots-clés: *Pheidole*, oeufs, biochimie.

L'analyse comparative des contenus des oeufs à orientation reine (pondus par les reines fécondées, à la sortie de l'hibernation), des oeufs à orientation ouvrière (pondus un mois après et durant toute la saison d'activité) et des oeufs alimentaires, encore dits trophiques, (produits par les reines vierges avant l'essaimage) de la Fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) a été entreprise. Les molécules suivantes ont été étudiées : protéines, lipides, glucides et acides nucléiques.

Les résultats préliminaires peuvent se résumer comme suit.

L'absorption U.V. (220 - 350 nm) des extraits solubles des oeufs reproducteurs est toujours supérieure à celle des oeufs alimentaires.

La distribution des protéines et leur quantité ne montrent de différences que 1) dans les oeufs à orientation ouvrière pondus en fin de saison dans lesquels la quantité totale de protéines est environ deux fois plus faible et 2) dans les

oeufs trophiques (environ deux fois plus volumineux) qui contiennent une quantité totale de protéines environ deux fois plus élevée.

Des différences significatives sont trouvées dans les profils chromatographiques des lipides. L'oeuf trophique renferme env. deux fois plus de lipides totaux et des variations sont détectables dans les oeufs à orientation ouvrière pondus à différents moments de la saison.

La concentration en glucides est très faible dans tous les types d'oeufs.

Les oeufs reproducteurs se caractérisent par la présence d'une quantité plus importante d'acides nucléiques.

L'ensemble de nos résultats indique donc que d'importantes différences biochimiques sont associées aux caractéristiques morphologiques qui distinguent les oeufs alimentaires des oeufs reproducteurs. Des différences sont également observées entre les oeufs à orientation reine et ouvrière. De plus des variations saisonnières peuvent être détectées dans cette dernière catégorie d'oeufs.

CHEMICAL AND VIBRATORY COMMUNICATION IN SPIDERS

RAYMOND LEBORGNE

CHANTAL ROLAND

Laboratoire de Biologie du Comportement

Université de Nancy I, B.P. 239

54506 Vandœuvre-les-Nancy Cedex France

In spiders, silk and silkwork not only contribute to prey catching, but also constitute a means of communication (WITT, 1975 ; WITT and ROVNER, 1982 ; LEBORGNE, 1981). The silk can support tactochemical informations (KRAFFT and ROLAND, 1980) and is favourable to the transmission of vibratory phenomena (KRAFFT and LEBORGNE, 1979).

Our experimental design for the study of tactochemical informations involves observing the choice of a spider in a T-maze as a function of stimuli previously placed in the maze (KRAFFT and ROLAND, 1979). These stimuli can be : a silk substrate freely laid by an individual or a thread extracted from an anesthetized spider and placed into the maze by the experimenter.

Results obtained show that silk is not only a mechanical signal. There is a factor associated with the silk that enables the male to orient its movements (ROLAND, 1982). The nature of this specific, sexual factor has not yet been determined but it is probably, a pheromone.

Before contact with the female and without female reaction, males introduced on female's web exhibit particular behaviours. This suggests the effect of a tactochemical factor (pheromone) on the expression of these behaviours that are at the origin of vibratory phenomena on the web.

Analysis of these phenomena was made thanks to a recording device (LEBORGNE and KRAFFT, 1979). Results show a specific, sequential and repeatitive organization of these phenomena that are described in terms of "motif", like some sound signals. Such complex organization makes it possible to use vibratory signals as genuine taxonomic criteria.

In sympatric species, like *Tegenaria domestica* and *T. pagana* chemical and vibratory signals used, certainly, play a part in the interspecific barrier : the factor bound to the silk promotes 1) males'orientation towards specific female silk substrate and 2) the release of male vibratory courtship behaviours. These latter can serve for recognition and reactivity assessment of the conspecific, particularly in *T. domestica* in which female can have vibratory response (LEBORGNE et al., 1980).

REFERENCES

- KRAFFT B., LEBORGNE R., 1979. - Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les Araignées. *J. Psychologie*, 3 : 299 - 334
- KRAFFT B., ROLAND Ch., 1979. - Un labyrinthe appliqué à l'étude des attractions sociale et sexuelle et de leur spécificité chez les Araignées. *Rev. Arachnol.*, 2 : 165 - 171
- KRAFFT B., ROLAND Ch., 1980. - Quelques remarques au sujet de la communication chimique chez les Araignées. *C.R. Vème Colloque Arach.*, IX, 1979, Barcelone, 129 - 135

- LEBORGNE R., 1981. - Soie et communication chez les Araignées (le rapprochement des sexes). *Atti. Soc. Tosc. Sci. Nat.*, Mem., Ser. B, 88, Suppl., 132 - 142
- LEBORGNE R., KRAFFT B., 1979. - Techniques d'enregistrement et d'analyse des signaux vibratoires intervenant dans les comportements des Araignées sédentaires. *Rev. Arachnol.*, 2 : 173 - 182
- LEBORGNE R., ROLAND Ch., HOREL A., 1980. - Quelques aspects de la communication chimique et vibratoire chez certaines Agelenidae. *Proc. 8 th Int. Arachn. Congr.*, 215 - 220
- ROLAND Ch., 1982. - Chemical signals bound to the silk in spider communication. *J. Arachnol.* In press
- WITT P.N., 1975. - The web as a means of communication. *Biosci. Commun.*, 1 : 7 - 23
- WITT P.N., ROVNER J.S., 1982. - Spider communication, mechanisms and ecological significance. Princeton University Press, 440 p.

A N N E X E

Suivant le convenu dans nos réunions, et par son intérêt, on insère une proposition de programme quant à l'action des termites sur la dynamique des sols tropicaux, qu'on peut facilement étendre aux fourmis et à d'autres groupes d'arthropodes.

Contribution du C.N.R.S. (Secteur Sciences de la Vie) au
programme mobilisateur " Recherche scientifique et innovation
technique au service du développement du Tiers Monde ".

Axe programme I : Connaissance et valorisation des sols tropicaux.

Proposition de programme

BIODYNAMIQUE DES SOLS TROPICAUX

THEME

ACTION DES TERMITES SUR LA DYNAMIQUE DES SOLS TROPICAUX
ET ETUDE DE
LEURS RELATIONS FONCTIONNELLES AVEC LES AUTRES ORGANISMES ENDOGES.

J. RENOUX, C. NOIROT, M. LEPAGE

(continued)

Cette proposition de programme présentée à l'initiative du C.N.R.S. comporte des aspects de recherche fondamentale et d'autres plus appliqués. Elle est conçue en tenant compte de la participation d'autres organismes de recherche français ou étrangers. Elle ne constitue pas un programme définitif mais une base de travail pour élaborer entre ces organismes, et par les spécialistes intéressés, un projet à long terme qui sera soumis pour sa réalisation aux instances " ad hoc ".

— : — : — : — : — : — : — : — : — : — : — : — : — : — :

J. RENOUX - Professeur Laboratoire de Biologie des Populations
Université Paris XII
C. NOIROT - Professeur Laboratoire de Zoologie Université de Dijon
M. LEPAGE - Chargé de Recherche au C.N.R.S. 45 rue d'Ulm Paris 5è

BIODYNAMIQUE DES SOLS TROPICAUX

THEME

Action des Termites sur la dynamique des sols tropicaux
et étude de leurs
relations fonctionnelles avec les autres organismes endogés.

BUT

Ce programme est essentiellement *scientifique* et vise à contribuer à une meilleure connaissance des sols tropicaux, il veut également participer à la *formation sur place* des chercheurs des pays dans lesquels se dérouleront les recherches.

La conduite simultanée de ces deux objectifs se fera par la constitution d'équipes mixtes Nord-Sud après définition conjointe avec chaque pays des programmes à y développer. Cette pratique de *coopération sur programme* d'intérêt commun devrait permettre de *mobiliser les hommes, d'intéresser les institu-* *tions* et de favoriser la création et l'enracinement de recherches nationales ou régionales dans les pays intéressés.

PROGRAMME SCIENTIFIQUE

La production de matière végétale, sous toutes ses formes (forêts, plantations, cultures...) dans les pays tropicaux, passe par la *conservation de la fertilité des sols* soumis à des contraintes climatiques extrêmes. Les longues sécheresses et les précipitations violentes, alliées à une forte température, entraînent un lessivage et à terme une formation de cuirasses incompatibles avec les rendements exigés par une culture rentable.

Si la composante abiotique de ces sols fait l'objet de nombreuses études, leur biologie par contre a été moins étudiée. En particulier on connaît très mal le rôle des termites dans la dynamique des sols tropicaux alors qu'il en constitu-

ent une des biomasses les plus importantes. Leurs relations fonctionnelles (compétition, prédation) avec les autres organismes endogés, vers de terre et fourmis par exemple restent également à préciser.

Les termites modifient par leurs constructions les caractéristiques mécaniques et la composition des sols. Ils interviennent également, en association avec leurs symbiotes (bactéries, flagellés, champignons), à deux niveaux successifs suivant les groupes trophiques:

- d'abord, comme intermédiaires entre la matière végétale qui tombe et le sol, en tant que consommateurs primaires et décomposeurs. La *cellulolyse* et la *destruction de la lignine* quantitativement très importantes sont faites principalement en *anaérobie* suivant des processus encore mal élucidés et les produits de la digestion qui retournent au sol sont également mal connus.
- ils interviennent ensuite (termites humivores) dans la *transformation*, l'*incorporation* et le *recyclage* de la *matière organique* au niveau de l'interface sol/litière, modifiant considérablement le cycle de l'*humus*.

L'étude de ces différents points devrait permettre de situer l'action des termites parmi les autres agents de la *décomposition* et leur influence sur la dynamique du système.

Les biocoenoses tropicales et en particulier la forêt sempervirente constituent des *écosystèmes extrêmement complexes* et les recherches sur l'action des termites qui s'exerce à de nombreux niveaux exigent une *approche interdisciplinaire* intégrée permettant une analyse suffisamment large pour être *significative*. L'étude de ces insectes se fera donc par des équipes spécialisées qui analyseront leur action à travers chaque discipline, mais aussi en étroite liaison, pour bénéficier de l'*apport synergique* d'une véritable interdisciplinarité.

Les grans axes de recherche définis dans ce programme nécessiteront donc la participation :

- d'une part, de termitologues ayant des profils complémentaires:
systématiciens,
écologistes,
éthologistes,

physiologistes ...

- d'autre part, des chercheurs des autres disciplines concernées:
pédologues,
microbiologistes,
botanistes,
biochimistes ...

ACTION DES TERMITES AU NIVEAU DU SOL

Le rôle pédogénétique des termites dans les sols équatoriaux et tropicaux peut être décomposé comme suit :

1) Action sur la morphologie et la physique des sols

- ameublissement, modification de la porosité et de la stabilité structurale par réarrangement de la texture et de la microstructure;
- aération (galeries) : accélération des processus oxydants;
- tri et remontée de matériaux pris en profondeur renouvelant les horizons superficiels;
- remaniement du réseau des argiles modifiant leur rôle dans l'érosion;
- modification de la circulation de l'eau de pluie, remontées d'eau d'origine phréatique, apports d'eau métabolique (oxydation des glucides);
- modification des conditions de lessivage;
- modification de l'inertie thermique;

2) Action sur la chimie des sols

- décomposition de la cellulose et de la lignine en milieu réducteur;
- transformation de l'humus (activité bactérienne déshumidifiante ?);
- méthanogénèse et fixation de l'azote atmosphérique de façon significative, (bactéries symbiotiques); modification du rapport C/N;
- enrichissement de la teneur en bases totales et échangeables;
- apport de calcaire, même dans les sols ferrallitiques, (existence de concrétions); accumulation de sels solubles (évapo-

ration), modification du pH;

- action sur la latéritisation et la ferrallitisation, par altération des minéraux argileux modifiant leur pouvoir absorbant; accroissement du rapport $\text{Si O}_2/\text{Al}_2 \text{O}_3$.

3) Action sur la biologie des sols

- accroissement de l'activité biologique globale du sol;
- modification de la flore bactérienne du sol (rapports entre la microflore du tube digestif des termites et la microflore du sol);
- influence sur la respiration du sol;
- compétition avec d'autres microarthropodes (collemboles; psocques, acariens);
- répartition spécifique de la flore.

4) Action sur la fertilité des sols

- action spoliatrice;
- action bénéfique sur certaines cultures (maïs, sisal ...) et graminées.

GRANDS AXES DE RECHERCHE

I - Dynamique des populations de termites

- Inventaire complet, travail de longue haleine qui sera conduit parallèlement aux études écologiques.
- Analyse des peuplements (espèces présentes avec leur abondance relative), comparaison entre le peuplement des termites du sol (composition spécifique, structure en groupes trophiques, stratifications verticales ...) selon les divers stades du couvert végétal : forêt primaire, forêts secondaires, défrichements, cultures.
- Analyse des populations par le dénombrement des individus de chaque espèce et l'étude de leur stratification suivant les différents horizons du sol.
- Analyse des associations et des successions d'espèces selon l'évolution des différents écosystèmes.

II - Physiologie des termites

- Analyse des processus digestifs; étude du rôle en enzymes propres (cellulases) et des microorganismes symbiotiques - Biochimie des aliments.

III - Relations termites et sols

- *Modifications physiques et relations abiotiques*

Analyse des sols au niveau et en dehors des nids des différentes espèces (composition, granulometrie, texture).

Etude de la composition, l'organisation et la quantification des structures construites par les termites, non seulement les nids mais les structures associées à la récolte (galeries tunnels, remontées de terre).

Analyse sur le terrain et au laboratoire des modifications à la fois macro et microstructurales apportées au sol par l'action des termites. Par exemple : importance dans la pédogénèse, l'érosion et la formation des cuirasses, des remontées de terre dues aux constructions de certaines espèces.

Etude des relations fonctionnelles avec les composantes abiotiques du sol : humidité, température ...

Outre les techniques pédologiques classiques il sera nécessaire de faire appel aux techniques micropédologiques modernes:

- imprégnation des sols, coupes fines et ultrafines;
 - étude des modifications de la morphologie et de la microstructure des sols (microscopie à balayage et en transmission);
 - caractérisation et localisation des éléments chimiques (microsonde électronique); réarrangements moléculaires et minéralogiques (sonde laser à effet Raman).
- *Modifications chimiques des sols*
- Etude qualitative et quantitative de la matière organique décomposée et voies de cette transformation (respirométrie par exemple, in "situ" et en laboratoire).

Etude des stades terminaux de décomposition de l'humus.

Processus et quantification du recyclage de cette matière organique en particulier par le truchement de la prédation.

Etude quantitative en laboratoire de la fixation de l'azote.

- *Relations biologiques*

Etude des préférences - Sols/Aliments - de différentes espèces de termites humivores de forêt.

Influence des structures construites par les termites sur la vie des sols, en particulier étude des rapports entre la microflore du sol et celle du tube digestif des termites.

Relations fonctionnelles avec les autres composantes biotiques du sol, en particulier avec les vers de terre et les fourmis.

- - - - -

Ces différentes études nécessiteront la comparaison entre les phénomènes observés sur le *terrain* et l'analyse plus fine réalisée à partir de l'expérimentation en *laboratoire*.

FORMATION

L'aspect coopération-développement doit tenir le plus grand compte de la formation. Or la *formation en France de chercheurs* des pays en développement a montré les *limites de son efficacité* pour des chercheurs appelés à travailler au sein d'un environnement scientifique radicalement différent de celui des laboratoires français. De même, les *missions ponctuelles* des directeurs de recherche ont démontré leur *insuffisance à mobiliser en permanence* des chercheurs locaux. Il convient donc de *repenser une nouvelle forme de coopération scientifique*, *soucieuse de la mobilisation et de l'efficacité* des chercheurs dans leur pays.

Ce programme "termites et sols" se prête particulièrement bien à la constitution d'équipes mixtes Nord-Sud et dans

certains cas même, à la mise en place de "binomes" permettant d'obtenir un effet de stimulation individuelle maximum.

Il permet également un mode de travail où chacun des partenaires oeuvrera alternativement sur le terrain et dans les laboratoires africains. Les analyses fines exigeant un matériel lourd se feront dans un premier temps dans les laboratoires français bien équipés.

Cette organisation de la recherche nécessite de *fréquentes missions de moyenne durée* (1 à 3 mois) une à deux fois par an dans les deux sens. Elle implique également une certaine *mobilité* des chercheurs entre les organismes, en fonction de la nature momentanée de leurs travaux.

Les laboratoires ayant montré, outre leurs compétences, un réel désir de coopération devraient être retenus en priorité pour ce programme de recherche *effectivement* partagée.

MOBILISATION DES STRUCTURES FRANCAISES

Ce programme englobe des recherches fondamentales de base et des recherches plus finalisées. Il serait donc souhaitable d'y voir participer au niveau français les différents organismes de recherche, à finalité tropicale ou non : C.N.R.S.; Universités, Muséum, I.N.R.A., O.R.S.T.O.M., GERDAT, C.T.F.T... Chaque une de ces institutions ayant des laboratoires dont les spécialités complémentaires permettent de couvrir l'éventail des recherches proposées et de dispenser les différentes formations nécessaires.

Cette coopération franco-française sur programme permettra d'offrir un visage unique à nos partenaires étrangers et favoriserait un *décloisonnement*, nécessaire pour obtenir toute la cohérence souhaitable dans un programme intégré et éviter ainsi toutes redondances ou lacunes.

COOPERATION SUR PROGRAMME

Les possibilités de réponse du milieu scientifique français étant harmonisées, il sera souhaitable de proposer ce programme aux organismes de recherche des pays concernés. Cet

appel d'offre pourrait se faire en trois temps :

- sensibilisation des organismes de recherche étrangers, soit directement par le C.N.R.S. quand la liaison existe déjà, soit par les organismes français de recherche ayant des antennes dans ces pays.
- en cas d'intérêt d'un partenaire, étude conjointe des parties de programme qui pourront être réalisées dans le pays.
- soumission à la commission mixte "ad hoc" du programme retenu.

DEROULEMENT DU PROGRAMME

Dans un premier temps les travaux pourraient s'orienter vers l'Afrique et se dérouler au Congo à la "Station de biologie forestière de Dimonika" (Stardi), ce pays exprimant une réelle volonté de recherche dans les domaines agronomiques et forestiers. Les autorités scientifiques congolaises déjà pressenties ont exprimé leur souhait d'adhérer à un tel programme. Après contact avec l'ORSTOM et les autorités ivoiriennes un deuxième pôle africain pourrait se situer en Côte d'Ivoire à la "Station forestière de Taï".

Par la suite, les recherches pourraient être étendues, suivant les demandes, aux autres pays africains, puis à l'Amérique latine en particulier Nordeste brésilien et Mexique à l'Institut d'Ecologie de Mexico (programme vers de terre) et au Centre d'Etudes Ecologiques du Sud Est du Mexique (programme fourmis; les fourmis tropicales jouent au niveau des sols en Amérique latine, un rôle analogue aux termites en Afrique). Les scientifiques concernés de ces deux pays ont exprimé leur intérêt pour ce programme.

La collaboration des organismes étrangers ayant des préoccupations scientifiques au niveau de l'étude des sols tropicaux pourrait être envisagée, d'une part, celle des organismes interafricains (Bureau interafricain des sols (B.I.S., OUA, OCAM) d'autre part, celle des organismes internationaux (FAO, Banque Mondiale, UNESCO ...).

