

INQUILINISME SOCIAL CHEZ LES BOURDONS :
LE CAS DE *BOMBUS (FERNALDAEPSITHYRUS) SYLVESTRIS* LEPELETIER

S. Dronnet¹, X. Simon², J.-C. Verhaeghe^{2,3}, P. Rasmont² et C. Errard¹

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

² Laboratoire de Zoologie, Université de Mons-Hainaut, B-7000 Mons, Belgique.

³ Laboratoire de l'Environnement, Université Libre de Bruxelles, B-5670 Treignes, Belgique.

RÉSUMÉ

Chez les Bombinae, les femelles d'espèces inquilines s'introduisent dans le nid d'une autre espèce de bourdons afin d'assurer la production de leur propre descendance. Une double approche méthodologique a été menée pour comprendre comment les femelles inquilines de *Bombus (Fernaldaepsithyrus) sylvestris* parvenaient à se faire accepter par la colonie hôte (Dronnet *et al.*, soumis). L'approche comportementale s'est basée sur des tests de reconnaissance intra-spécifique chez le bourdon commun *B. terrestris*, mais aussi inter-spécifiques où les inquilines *B. sylvestris* ont été mises en présence de leur hôte naturel *B. pratorum* ou de leur hôte non naturel *B. terrestris*. L'approche chimique a visé à analyser les profils cuticulaires obtenus à partir d'extraits de soies de thorax. Nous avons pu confirmer que les bourdons d'une même colonie de *B. terrestris* partageaient une odeur commune qui, elle, jouerait un rôle important dans la capacité de distinguer les congénères des intrus. D'autre part, les femelles inquilines *B. sylvestris* ne montraient pas d'agressivité envers leurs hôtes naturels et pourraient acquérir progressivement la signature chimique du nid usurpé.

INTRODUCTION

Chez les bourdons, les reines appartenant aux espèces inquilines doivent envahir obligatoirement des colonies d'une autre espèce de *Bombus* pour la production de leur propre descendance et laissent donc aux ouvrières de la colonie hôte le soin de nourrir et d'élever les futurs mâles et femelles sexués (Alford, 1975). D'autre part, chaque sous-genre d'espèces inquilines semble s'être spécialisé dans l'invasion d'un seul sous-genre hôte (Löken, 1984). Cependant, les stratégies générales d'usurpation et d'intégration des colonies hôtes par les bourdons inquilines sont peu connues.

Notre étude (Dronnet *et al.*, soumis) a les objectifs suivants :

- Étudier dans les colonies de *Bombus terrestris* les comportements associés aux processus de discrimination des congénères ;
- Analyser les comportements de l'inquiline *B. sylvestris* (influence du couvain et de l'espèce rencontrée *B. pratorum* (hôte naturel) ou *B. terrestris* (hôte non naturel) ;
- Mettre en relation la nature des interactions comportementales avec les caractéristiques des profils cuticulaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Analyse des interactions comportementales

- *Tests d'intrusion*. Pour observer la réaction des ouvrières d'une colonie de *Bombus terrestris* lors de l'entrée d'une intruse de la même espèce, nous avons réalisé un système de « chambre d'intrusion » (Dronnet *et al.*, soumis) entre la sortie du nid et l'extérieur. Ceci permettait à un individu de s'introduire dans le nid sans perturber l'activité des fourrageuses et de la colonie. Les expériences ont été réalisées en lumière rouge, avec les individus tests préalablement endormis. Les intrusions étaient soit homocoloniales (réintroductions d'une congénère (contrôle, n = 10), soit allocoloniales (intrusions d'ouvrières d'une autre colonie, n = 10). La fréquence des interactions agressives a été relevée.

- *Rencontres dyadiques en arène*. Les capacités de discrimination des individus ont été testées lors de rencontres dyadiques au sein d'une arène (boite en plastique 18 x 14.5 x 3

cm) en lumière rouge. Une fois les individus réveillés, les interactions ont été enregistrées pendant dix minutes par vidéo. Chaque type de rencontre était répliqué 10 fois. Les rencontres intra-spécifiques (*B. terrestris* uniquement) étaient intra-coloniales et inter-coloniales. De plus, les interactions inter-spécifiques ont été analysées lors des rencontres des inquilines *B. sylvestris* avec des ouvrières *B. terrestris* (hôte non naturel), ou des ouvrières *B. pratorum* (hôte naturel). Pour les rencontres *B. sylvestris* / *B. terrestris*, les arènes possédaient ou non en leur centre un morceau de couvain issu de la colonie *B. terrestris*. Le test binomial unilatéral a été utilisé pour comparer le nombre d'occurrence des comportements entre les types de rencontres.

Analyse des profils chimiques cuticulaires

Les profils chimiques cuticulaires ont été obtenus par chromatographie en phase gazeuse à partir d'extraits de soies du thorax. Les soies ont été prélevées (a) sur cinq ouvrières issues de chacune des quatre colonies *B. terrestris* étudiées lors des tests comportementaux ; (b) sur huit femelles inquilines *B. sylvestris* avant introduction dans un autre nid de *B. terrestris* et 24 heures après leur introduction, (c) sur huit ouvrières *B. terrestris* de ce même nid. Les composés cuticulaires ont été identifiés en comparant les profils avec ceux obtenus à partir des antennes ou des pattes (Oldham et al., 1994). Les pourcentages relatifs de chaque pic ont été calculés et traités par une analyse discriminante (Statistica© pour Windows).

RÉSULTATS

Discrimination coloniale chez *Bombus terrestris*

- Intrusions dans le nid.

Les ouvrières allocoloniales *B. terrestris* étaient significativement plus attaquées par les ouvrières résidentes que ne l'étaient les ouvrières homocoloniales (test binomial unilatéral, $p < 0.001$). Durant ces attaques, elles se sont déplacées rapidement dans le nid et ont quitté le nid dans les 30 minutes suivant l'intrusion.

- Réactions comportementales en arène.

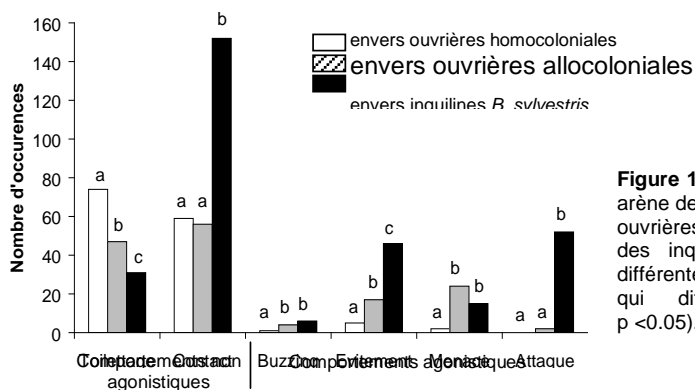


Figure 1 : Réactions comportementales en arène des ouvrières *B. terrestris* envers des ouvrières homocoloniales, allocoloniales ou des inquilines *B. sylvestris* ($n = 10$, les différentes lettres représentent les groupes qui diffèrent significativement avec $p < 0.05$).

Les interactions entre congénères n'étaient pas agressives alors qu'elles l'étaient plus fréquemment entre individus allocoloniaux (figure 1). En revanche, les ouvrières *B. terrestris* effectuaient de brefs contacts antennaires, évitaient et attaquaient les femelles inquilines significativement plus souvent ($p < 0.001$) que face à leurs conspécifiques.

- Analyse des profils cuticulaires

L'analyse discriminante réalisée pour les quatre colonies utilisées lors des tests d'intrusion et d'arène a montré que les colonies étaient séparées en quatre groupes distincts (figure 2, $F = 8.38$, $dl = 30, 21$; $P < 0.001$).

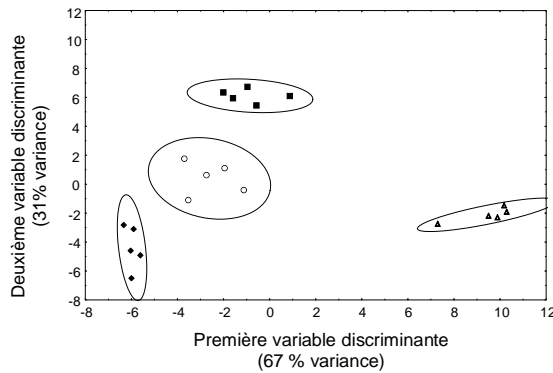


Figure 2 : Analyse discriminante réalisée à partir des profils cuticulaires d'ouvrières appartenant à quatre colonies *B. terrestris* (ellipse de confiance à 95%).

Nos résultats ont indiqué que les ouvrières *B. terrestris* pouvaient être séparées selon leur colonie d'origine sur la base de la variance de leurs composés cuticulaires. De plus, les profils chimiques de larves, cocons et échantillons de cire étaient similaires à ceux des ouvrières (données non présentées).

Inquiline *Bombus sylvestris*

Influence du couvain

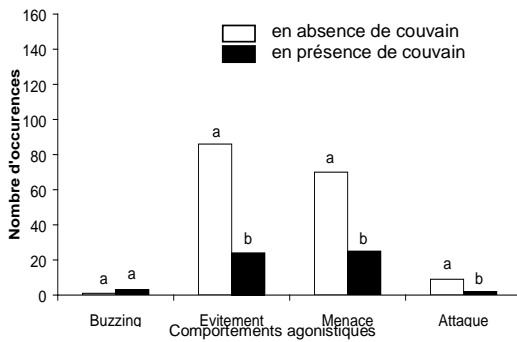


Figure 3 : Réactions comportementales des inquilines *B. sylvestris* envers les ouvrières *B. terrestris*, en présence ou non de couvain dans l'arène (n = 10, les différentes lettres représentent les groupes qui diffèrent significativement avec p < 0.05). Seuls les comportements agonistiques ont pu être visibles par l'expérimentateur.

Influence de l'espèce

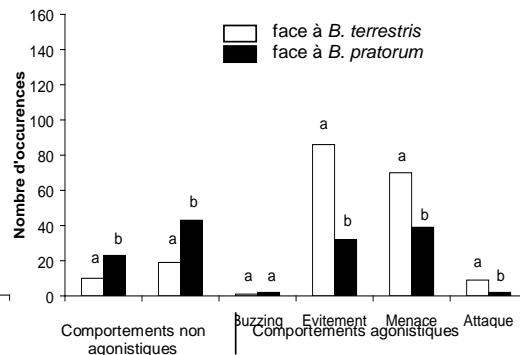


Figure 4 : Réactions comportementales, en arène, des inquilines *B. sylvestris* envers des ouvrières *B. terrestris* (hôte non-naturel) ou *B. pratorum* (hôte naturel) (n = 10, les différentes lettres représentent les groupes qui diffèrent significativement avec p < 0.05).

La présence de couvain de *B. terrestris* au centre de l'arène a affecté le comportement des femelles inquilines : celles-ci étaient significativement moins agressives envers les ouvrières (figure 3, menace, p < 0.001 ; attaque, p < 0.05) que lorsqu'il n'y avait pas de couvain. De plus, nous avons pu observer un nouveau comportement réalisé par les femelles inquilines : le frottement de la face ventrale de l'abdomen sur le couvain.

Les interactions comportementales des inquilines avec *B. terrestris* et *B. pratorum* ont révélé une nette différence selon que l'espèce hôte était naturelle ou non-naturelle. Les inquilines étaient moins fréquemment agressives envers *B. pratorum* qu'envers *B. terrestris* (figure 4, évitement, p < 0.001, menace et attaque, p < 0.05), et engageaient au contraire plus de contacts antennaires avec leur hôte naturel.

Évolution de la signature chimique cuticulaire des inquilines

Avant introduction dans le nid hôte, l'analyse des profils cuticulaires a révélé que les inquilines avaient quantitativement peu de composés (données non présentées).

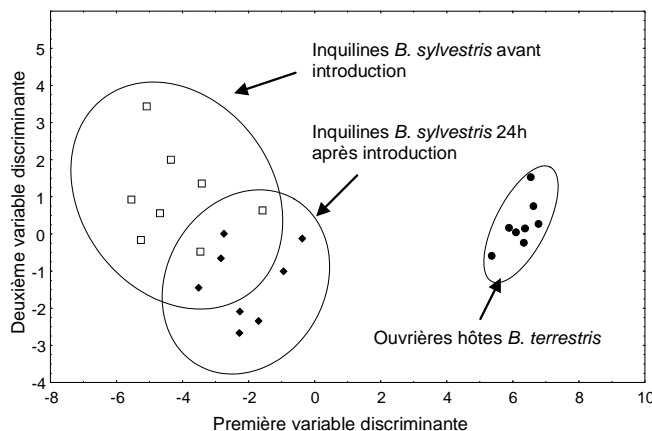


Figure 5 : Analyse discriminante réalisée à partir des profils cuticulaires des inquilines *B. sylvestris* 24 heures après introduction dans un nid de *B. terrestris* (ellipse de confiance à 95%).

Les individus étaient regroupés pour former trois groupes (figure 5) : les ouvrières *B. terrestris*, les inquilines avant introduction dans le nid et les inquilines 24 heures après introduction ($F = 3.47$; $dl = 28, 13$; $p < 0.01$). La première variable discriminante (95% de la variance) a séparé les ouvrières de *B. terrestris* des inquilines avant et après introduction (respectivement : $F = 11.88$, $p < 0.001$; $F = 7.81$, $p < 0.01$). Bien que la différence ne soit pas significative, on observe une tendance à la séparation des deux groupes d'inquilines.

CONCLUSION

Ces études expérimentales ont montré que les ouvrières *B. terrestris* sont capables de reconnaître et de tolérer les congénères mais qu'elles agressent les non-congénères. Cette discrimination serait basée sur la détection de la variation dans les proportions des composés cuticulaires. Comme l'avait déjà supposé Free en 1958, chaque colonie possède une signature chimique qui lui est propre : les composés cuticulaires ont un rôle clef dans la reconnaissance coloniale. Le contexte environnemental influence ainsi le degré des réactions agonistiques : celles-ci augmentent lorsque l'on passe d'interactions en absence de couvain, à celles avec couvain en arène, jusqu'à être importantes au sein du nid lui-même où l'odeur de la colonie est très présente.

Les stratégies d'usurpation de *B. sylvestris* révèlent que les inquilines montrent peu ou pas d'agressivité envers leur hôte naturel (voir aussi Küpper et Schwammberger 1995) mais qu'elles recherchent au contraire le contact avec leur hôte naturel et le couvain. De plus, leur profil cuticulaire, assez discret avant leur intrusion dans un nid, évoluerait avec le temps vers celui de leur hôte afin de faciliter leur intégration au sein de la colonie.

RÉFÉRENCES

- Alford D.V., 1975. Bumblebees. London, Davies-Poynter, 352 pp.
 Dronnet S., Simon X., Verhaeghe J.-C., Rasmont P., Errard C., soumis.
 Free J.B., 1958. The defence of bumblebee colonies. *Behaviour*, 12, 233-242.
 Küpper, G., Schwammberger K.H., 1995. Social parasitism in bumble bees (Hymenoptera, Apidae): observations of *Psithyrus sylvestris* in *Bombus pratorum* nests. *Apidologie*, 26, 245-254.
 Löken A., 1984. Scandinavian species of the subgenus *Psithyrus* Lapeletier (Hymenoptera: Apidae). *Entomol. Scand.*, suppl., 23, 1-45.
 Oldham N.J., Billen J., Morgan E.D., 1994. On the similarity of the Dufour gland secretion and the cuticular hydrocarbons of some bumblebees. *Physiol. Entomol.*, 19, 115-123.