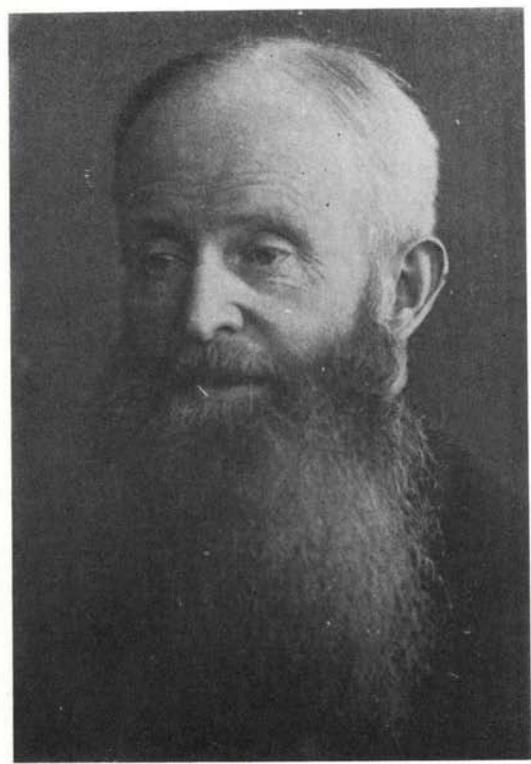


1984  
ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX VOL.2

ACTES DES  
COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

4. LENOIR  
Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL.2 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
DIEPENBEEK BELGIQUE 19-22 Sept.1984



Erich WASMANN

# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL.2 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
DIEPENBEEK BELGIQUE 19-22 Sept.1984

ISBN N° 2-905272-01-5 ISSN 0256-0076.

Dépôt légal 2ème Trim. 1985

Imprimerie Université de TOURS

Pour les commandes s'adresser à: A.LENOIR  
Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie  
Faculté des Sciences Parc de Grandmont 37200 TOURS

Prix 100FF.

## PUBLICATIONS DE LA SECTION FRANCAISE DE L'UIEIS

- C.R. UIEIS, Section Française : Ecologie des Insectes Sociaux (1980) D. CHERIX Editeur, s'adresser à D. CHERIX, Musée Zoologique, Place Riponne 6, 1005 LAUSANNE (Suisse).
- CONGRES SUR LES SOCIETES D'INSECTES (Sénanque, Septembre 1980) Biologie Ecologie Méditerranéenne, 7, n°3, 100 pages, Prix 60 FF S'adresser à G. LE MASNE, CNRS, INP7, 31 Chemin Joseph Aiguier, F-13402 MARSEILLE CEDEX 09. (Chèque à l'ordre de G. LE MASNE)
- Compte Rendu UIEIS, Section Française, Toulouse, Septembre 1981  
1 vol., 153 pages (quelques exemplaires disponibles cédés gratuitement)  
S'adresser à L. PASSERA, Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne, F-31062 TOULOUSE CEDEX
- La Communication chez les Sociétés d'Insectes (Coll. Section française, Barcelone, septembre 1982). Edité par A. de HARO et X. ESPADALER. S'adresser à A. de HARO, Universidad Autonoma de Barcelona, Bellaterra (Espagne)
- Actes des Colloques Insectes Sociaux, volume 1, 1984 (C.R. Coll. EYZIES, Septembre 1983), 1 vol., 253 pages, 100 F. (Etudiants 50 F.) - ISBN 2-905272-00-7.  
S'adresser à A. LENOIR, Laboratoire d'Ethologie et Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, F-37200 TOURS.

## COLLOQUES INTERNATIONAUX

- Pheromones and defensive secretions in social insects, C. NOIROT, P.E. HOWSE and G. LE MASNE Editors, 248 p. (1975).  
S'adresser à C. NOIROT, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 6 bd Gabriel 21100 DIJON (quelques exemplaires disponibles cédés gratuitement).
- Biosystematics of Social insects (1981), P.H. HOWSE and J.L. CLEMENT, 346 pages, ISSN 0-12-357180-4, Academic Press.  
S'adresser à J.L. CLEMENT, Laboratoire d'Evolution, 105 Bd Raspail F-75006 PARIS, (150 FF membres de la section, 250 FF autres personnes).
- Social Insects in the Tropics, P. JAISSON Editor, Volume 1 : 280 p. (1982) ISBN2-867-05000-7 ; Volume 2 ; 252 p. (1983) ISBN 2-86707-001-5  
S'adresser à P. JAISSON, Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, Université de Paris Nord, Avenue J.B. Clément, F-93430 VILLETANEUSE.

TABLE DES MATIERES

Préfaces par G.W. ELMES et J. BILLEN.....	p. 1-2
E. WASMANN par J. van BOVEN.....	p. 3
E. WASMANN by J. van BOVEN.....	p. 4
Liste des participants.....	p. 5
Communications et posters non publiés.....	p. 6

EVOLUTION

1. Conférence inaugurale : Reflections on the evolution of army ants (Réflexions sur l'évolution des fourmis voyageuses) by W.H. GOTWALD Jr. ....	p. 7
2. Comparative ultrastructure of the poison and Dufour glands in the old and new world army ants (Hym. Formicidae). (Ultrastructure comparative de la glande à poison et de la glande de Dufour chez les fourmis dorylines et ecitonines) by J. BILLEN.....	p.17
3. Phylogénèse et organisations sociales chez les blattes (Dictyoptera Blattaria). (Phyletic relationships and social organisation in Cockroaches) par P. DELEPORTE.....	p.27
4. Apport de la micromorphologie du labre à la compréhension de la phylogénèse des termites (Isoptera). (Contribution of the epipharynx micromorphology to the phylogeny of termites) par J. DELIGNE.....	p.35
5. Structures digestives et régimes alimentaires des termites (Isoptera). (Gizzard structures and food in termites) par D. LEBRUN.....	p.43
6. Recherches sur l'évolution des fourmis moissonneuses (Hym. Formicidae). (On the evolution of harvesting ants) par F. BERNARD.....	p.45
7. The nest material of Stenogastrinae (Hym. Vespidae) ant its effect on the evolution of social behaviour and design. (Les matériaux employés dans la construction des guépiers de Stenogastrinae et les effets de ces matériaux sur l'évolution du comportement social et sur la structure des nids) by M. HANSELL.....	p.57
8. Adaptations morphologiques à la récolte du nectar chez les bourdons. Incidences sur l'activité de butinage. (Hym., Apidae, Bombinae). (Morphological adaptation to nectar collecting in Bumblebees. Conséquence on foraging activity) par A. POUVREAU.....	p.65

**MORPHOLOGIE - ANATOMIE - PHYSIOLOGIE - SYSTEMATIQUE**

9. The postpharyngeal gland of workers of Solenopsis geminata (Hym. Formicidae). (La glande postpharyngienne des ouvrières de Solenopsis geminata). by A.B. ATTYGALLE, J.P.J. BILLEN and E.D. MORGAN..... p.79
10. Ultrastructure de la glande de Pavan chez Dolichoderus quadripunctatus (L.) (Hym. Formicidae). (Ultrastructure of Pavan's gland in the ant Dolichoderus quadripunctatus) par J. BILLEN..... p.87
11. Morphometrics as a tool in identification : a case study on a Myrmica from France. (Morphometrie comme méthode dans l'identification : exemple d'un Myrmica de France) by G.W. ELMES and J.A. THOMAS..... p.97
12. Identification et distribution de Tetramorium caespitum (L) et T. impurum (Foerster) en Belgique (Hym. Formicidae). (Identification and distribution of T. caespitum and T. impurum in Belgium), par R. CAMMAERTS, J.M. PASTEELS et Y. ROISIN..... p.109
13. Progrès récents dans la connaissance des bourdons du genre : Bombus Latreille sensu stricto (Hym. Apidae, Bombinae). (Recent studies about bumblebees of genus Bombus s. tr.) par P. RASMONT et R. De JONGHE... p.119
14. Chimiosystématique du genre Reticulitermes (Isoptères) aux USA et en Europe. (Chemiosystematics of the genus Reticulitermes) par J.L. CLEMENT, C. LANGE, M. BLUM, R. HOWARD et H. LLYOD..... p.123
15. Respiration of ant queens (Respiration des reines de fourmis) by M.G. NIELSEN, N. SKYBERG and G. PEAKIN..... p.133
16. La formation des membranes pérित्रophiques dans l'abeille pré-adulte (Apis mellifera L.) (Hym. Apidae). (Formation of peritrophic membranes in the pre-adult honey bee) par M. VERBEKE, J. QUINTENS, F. JACOBS, W. BOHYN et P. De RYCKE..... p.141
17. Study of the secretory activity of short Malpighian tubules (Formica cunicularia, Hym. Formicidae) : preliminary results (Activités sécrétrice des tubules courts de Malpighi isolés de fourmis (F. cunicularia) : résultats préliminaires) par R. WELTENS et E. Van KERKHOVE..... p.147

**COMPORTEMENT SOCIAL**

18. Un système primitif d'approvisionnement chez Manica rubida (Hym. Formicidae). (A primitive food-collection behaviour in M. rubida) par R. CAMMAERTS et M.C. CAMMAERTS..... p.151

19. The trail pheromone of the ant Manica rubida (Hym. Formicidae), (La phéromone de piste chez la fourmi M. rubida) by A.B. ATTYGALE, V.K. LANCASTER and E.D. MORGAN..... p.159
20. Le rôle de la mémoire et de la taille des ouvrières dans le bilan énergétique du fourragement chez les fourmis. (Influence of memory and the worker's size on the ants' foraging energy budget) par J.L. DENEUBOURG, S. GOSS, J.M. PASTEELS et G. JOSENS..... p.167
21. Influence des facteurs de parentèle dans la reconnaissance interindividuelle chez l'adulte de Camponotus abdominalis (Hym. Formicidae). (The influence of kinship factors in inter-individual recognition between C. abdominalis adults) par C. ERRARD..... p.177
22. La régulation sociale : données préliminaires sur les facteurs individuels contrôlant l'organisation des tâches chez Neoponera apicalis (Hym. Formicidae, Ponerinae). (Social regulation : preliminary results concerning individual factors controlling the social organization in N. apicalis) par D. FRESNEAU et J.P. LACHAUD..... p.185
23. Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez Ectatoma tuberculatum et Neoponera villosa (Hym. Form. Ponerinae). (The early stages of the ontogeny of societies of E. tuberculatum and N. villosa) par J.P. LACHAUD et D. FRESNEAU..... p.195
24. Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents (V) : larves de Leptothorax nylanderi et élèveuses Myrmica rubra (Hym., Formicidae). (Experimental adoptions of larvae of ants by workers of different genus (V). Larvae of a L. nylanderi and workers of M. rubra) par L. PLATEAUX..... p.203
25. Experiments on the slave raiding behaviour of Formica sanguinea Latreille on Formica rufibarbis Fabricius (Hym. Formicidae). (Expériences sur le comportement de raid de F. sanguinea envers les F. lugubris) par R. CEUSTERS..... p.221
- BIOLOGIE - ECOLOGIE**
26. Stratégies offensives des fourmis vis à vis des termites ; mécanismes de défense des Reticulitermes européens (Isoptera). (Offensive of ants against termites : defensive mechanisms of European Reticulitermes species) par M. LEMAIRE..... p.229

27. Quelques observations sur le comportement de chasse de la ponerine Mesoponera cafferaria Smith (Hym. Formicidae). (Some observations on the hunting behaviour of the ponerine ant M. cafferaria) par C. **AGBOGBA**..... p. 235
28. Microévolution du comportement de capture des proies chez les dacetines de la sous-tribu des Strumigeniti (Hym. Form. Myrmicinae). (Microévolution of the prey capture behaviour by the dacetine ants of subtribe Strumigeniti) par A. **DEJEAN**..... p. 239
29. Deuxième contribution à l'étude de Formica bruni Kutter (Hym. Formicidae). (Second contribution to the study of F. bruni) par C. **FELLER** et D. **CHERIX**..... p. 249
30. Approche expérimentale de la polygynie chez la fourmi d'Argentine (Hym. Formicidae). (Experimental approach of polygyny in the Argentine ant) par L. **KELLER** et D. **CHERIX**..... p. 263
31. Durée de vie individuelle chez le poliste - conséquences écoéthologiques (Hym. Vespidae). (Individual life-span study in the wasp Polistes) par J. **GERVET**, M. **PRATTE** et D. **GABOURIAUT**..... p. 281
32. La variation individuelle d'Evylaeus villosulus (K), espèce solitaire (Hym. Halictinae) Comparaison des fondatrices de printemps et de leurs filles, appartenant à la première génération. (Individual variation in a solitary species : E. villosulus. Comparaison of spring foundresses with their daughters belonging to the first generation) par C. **PLATEAUX-QUENU** et L. **PLATEAUX**..... p. 293
33. Rythmes d'activité de quelques espèces de fourmis en région méditerranéenne (Hym. Formicidae). (Activity rythms of species of ants in the mediterranean region) par C. **DELADANDE**..... p. 303
34. Effet sur les débris végétaux, du brassage intestinal de quatre espèces de termites (Isoptera). (Study of the humus making process of initial food in intestinal transit in four species of termites) par E. **GARNIER SILLAM**, F. **TOUTAIN**, G. **VILLEMEN** et J. **RENOUX**..... p. 319
35. L'attaque des arbres par les termites dans le parc forestier de Dakar Hann (Sénégal) (Isoptera). (Termite damage to trees in the forestry parc of Dakar Hann (Sénégal)) par C. **AGBOGBA**..... p. 323
36. Toxicité des substances secondaires des pins pour les Reticulitermes français (Isoptera). (Toxicity of trees secondary products for the european termites of the genus Reticulitermes) par P. **NAGNAN**..... p. 327
- INDEX DES AUTEURS ..... p. 333
- INDEX DES ESPECES ..... p. 336
- INDEX DES MOTS-CLES ..... p. 340

## PREFACE

The proposal for a joint meeting of the French and British Sections of IUSSI was made first at the IX International Congress of the Union, at Boulder, Colorado. Our French colleagues offered to host this social insect version of the '*entente cordiale*', but, as it turned out, the meeting was not far short of a full international conference.

We were particularly fortunate that Prof. Bill Gotwald Jr. was present to give the introductory lecture, in honour of Prof. J K A van Boven's retirement. Bill's clear and enthusiastic lecturing style really set the tone for the meeting. Despite everyone's reservations about a possible 'language barrier', it is apparent that both native English and French speakers understand far more of each other's language than they care to pretend!

The success of any meeting is 90% dependent on careful organisation. The French Section was lucky to have as an organiser Johan Billen, whose attention to detail ensured a carefree participation by all. We all are very grateful to him.

My own feelings, and the opinion of my British colleagues who participated in the meeting, are that the whole event was a great success, both at the academic and the social levels. For, as social biologists, we can have no hesitation in saying that cooperation begins with individual contact. It is my hope that in a few years' time the British Section can return the invitation to the French Section to join with us in a meeting, possibly in London. Perhaps this might be widened to include our German colleagues, so that we hold a European Congress interpolated between the quartenial international meetings.

G W ELMES  
December 1984

## AVANT-PROPOS

L'Édition 1984 des réunions annuelles de notre section ayant, pour une fois, abandonné le soleil brillant du Midi, a réuni soixante-seize chercheurs au jeune campus universitaire de Diepenbeek en Belgique. Sauf malheureusement pour nos amis espagnols, l'éloignement n'a pas empêché le voyage vers le Nord. La réunion était marquée par l'ambiance chaleureuse et amicale qui est propre à notre société. De plus cette familiarité était renforcée à Diepenbeek par la présence, pour la première fois, de nos collègues de la section britannique. Le succès de cette rencontre des deux sections est incontestable, et offre certainement des perspectives intéressantes !

Le Professeur W.H. Gotwald des États-Unis a dédié sa conférence inaugurale sur les fourmis voyageuses à son ami J. van Boven. La réunion de Diepenbeek d'ailleurs était généralement conçue comme un hommage à cet éminent collègue, une semaine avant sa retraite comme Professeur ordinaire à l'Université de Louvain. L'Assemblée a tenu exprimer cet hommage en lui conférant le titre de membre d'honneur de la section française. En portant ce titre, le Professeur van Boven rejoint le célèbre fondateur de notre société, le Professeur P. Grassé. Sans doute, cette reconnaissance a été ressentie par tous les participants comme le couronnement bien mérité d'une carrière scientifique qu'il consacra pendant beaucoup d'années à l'étude taxonomique et biologique des fourmis voyageuses africaines.

**Dr. h.c. ERICH WASMANN, S.J.**

Erich Wasmann est né le 29 mai 1859 à Méran dans le Tyrol autrichien. En Septembre 1875 il entre dans la Province allemande de la Société de Jésus. Il habite la plupart de sa vie dans le Limbourg néerlandais à Exaten et à Valkenburg. Entre 1899 et 1911 il a résidé à Luxembourg.

La puissance de travail et la persévérance de Wasmann forcent encore aujourd'hui l'admiration. Il a décrit 834 formes nouvelles, dont la plupart (87 pour cent) sont des myrmécophiles ou termitophiles. Entretiens il a publié 290 contributions à la connaissance des myrmécophiles et termitophiles, dont le total atteint le chiffre impressionnant de plus de 7000 pages. Ses recherches englobent tous les aspects de la biologie allant de la systématique à l'éthologie, de la philosophie à l'évolution. En dehors, il a encore écrit 145 articles d'ordre entomologique et 315 communications courtes et comptes rendus. Sans doute on pourra ranger Wasmann parmi les fondateurs de la myrméco- et termitophilie.

Parmi les différentes distinctions honorifiques dont on le gratifia, signalons le titre de docteur honoris causa que lui offrit, en 1921, l'Université de Fribourg, en Suisse, et le volume "Wasmann-Festband" que lui dédia la Société allemande de Zoologie, en 1929, à l'occasion de son soixante-dixième anniversaire et auquel collaborèrent plus de trente savants du monde entier.

A sa mort, le 27 février 1931, à Valkenburg il avait légué sa bibliothèque et ses collections à son Ordre. La ville de Maastricht a acheté le "Museum Wasmannianum" en 1964 et l'a déposé au Natuurhistorisch Museum.

Jozef van Boven

Couverture: E. Wasmann à l'âge de 66 ans, photographié en mai 1925

**Dr. h.c. ERICH WASMANN, S.J.**

Erich Wasmann was born on 29 May 1859 at Meran in Austria, and entered the German Jesuit Society in September 1875. During most of his life, he lived at Exaten or Valkenburg in the Dutch province of Limburg, except between 1899 and 1911 when he resided in Luxembourg.

Wasmann's life and scientific work made a profound impression at the time and still draws admiration from the present day entomologists. He described 834 new forms, the majority (87%) of which were myrmecophiles and termitophiles. Moreover, 290 contributions on the study of these insects were published, representing the impressive total number of over 7,000 pages. His work dealt with all aspects of biology, ranging from systematics to ethology and from philosophy to evolution. In addition, there were 145 general entomological papers and 315 short communications from his hand. Wasmann without any doubt therefore can be regarded as one of the founders of myrmecophilous and termitophilous research.

Among the various honorary degrees and distinctions he received were a doctorate honoris causa, offered by the University of Freiburg, Switzerland in 1921, and the "Wasmann-Festband", a special volume from the German Zoological Society with over 30 contributions from all over the world, dedicated to him in 1929 on the occasion of his 70th birthday.

Wasmann died on 27 February 1931 in Valkenburg. By his will, his library and collections were left to the Jesuit Society. The city of Maastricht bought the "Museum Wasmannianum" in 1964, where it is placed in the Museum of Natural History.

Jozef van Boven

*cover : Erich Wasmann at the age of 66, photographed in May 1925.*

## LISTE DES PARTICIPANTS

ABBOTT A. (Wareham) ; AGBOGBA C. (Dakar) ; AGOSTI D. (Zurich) ;  
 BERNARD F. (Nice) ; BILLEN J. (Diepenbeek) ; BOOMSMA J.J. (Am-  
 sterdam) ; BUSCHINGER A. (Darmstadt) ; CAMMAERTS M.C. (Bruxelles) ;  
 CAMMAERTS R. (Bruxelles) ; CASEVITZ-WEULERSSE J. (Paris) ;  
 CEUSTERS R. (Louvain) ; CHERIX D. (Lausanne) ; CLEMENT J.L. (Pa-  
 ris) ; COLLINGWOOD C.A. (Leeds) ; DARCHEN R. (Les Eyzies) ;  
 DEBOUGE M.H. (Liège) ; DEJEAN A. (Toulouse) ; DELEPORTE P. (Paim-  
 pont) ; DELIGNE J. (Bruxelles) ; DENEUBOURG J.L. (Bruxelles) ;  
 DINGEMANS-BAKELS F.N. (Maastricht) ; DUCHATEAU M.J. (La Utrecht) ;  
 ELMES G.W. (Wareham) ; ERRARD C. (Villetaneuse) ; FEBWAY G. (Petit  
 Bourg) ; FELLER C. (Lausanne) ; FRESNEAU D. (Villetaneuse) ;  
 GARNIER-SILLAM E. (Créteil) ; GASPARD Ch. (Gembloux) ; GERVET J.  
 (Marseille) ; GOSS S. (Bruxelles) ; GOTWALD W.H.Jr. (Utica) ;  
 HANSELL M. (Glasgow) ; HARKNESS M. (Londres) ; HARKNESS R. (Lon-  
 dres) ; HERAUT S. (Toulouse) ; HOUBAERT D. (Gent) ; JACOBS F.J.  
 (Gent) ; JAISSON P. (Villetaneuse) ; JOSENS G. (Bruxelles) ;  
 KELLER L. (Lausanne) ; LACHAUD J.P. (Villetaneuse) ; LEBRUN D.  
 (Nantes) ; LEMAIRE M. (Paris) ; LENOIR A. (Tours) ; LEPAGE M.  
 (Paris) ; LORBER B. (Strasbourg) ; MABELIS A.A. (Leersum) ;  
 Mc GLYNN K. (Londres) ; MORGAN E.D. (Staffordshire) ; NAGNAN P.  
 (Paris) ; NIELSEN M.G. (Aarhus) ; NOWBAHARI M. (Tours) ; PARRO M.  
 (Bruxelles) ; PASSERA L. (Toulouse) ; PASTEELS J.M. (Bruxelles) ;  
 PEAKIN G.J. (Londres) ; PLATEAUX L. (Paris) ; PLATEAUX-QUÉNU C.  
 (Paris) ; POUVREAU A. (Bure sur Yvette) ; RASMONT P. (Gembloux) ;  
 ROULAND C. (Créteil) ; SANDS W.A. (Londres) ; SEEGER B. (Lausanne)  
 SKIBINSKA E. (Varsovie) ; SKYBERG N. (Aarhus) ; SOMMEIJER M.J.  
 (La Utrecht) ; SUZZONI J.P. (Toulouse) ; van BOVEN J.K.A. (Louvain)  
 van der HAVE T.M. (Wareham) ; Van Kerkhove E. (Diepenbeek) ;  
 VELTHUIS H.H.W. (La Utrecht) ; VERBEKE M. (Gent) ; VERHAEGHE J.C.  
 (Bruxelles) ; WELTENS R. (Diepenbeek) ; WRIGHT P.J. (Londres).

## COMMUNICATIONS ET POSTERS NON PUBLIES DANS CE VOLUME

---

- . The life history of Epimyrma corsica, a workerless, permanently parasitic ant, by A. BUSCHINGER (à paraître avec U. WINTER, Entomol. gener, 10 (2), 1985 : Life history and male morphology of the workerless parasitic ant Epimyrma corsica (Hym. Form.).
- . Respiration in ant larvae, by G.J. PEAKIN, M.G. NIELSEN and N. SKYBERG.
- . Etude comparative des osidases digestives de plusieurs espèces de termites supérieurs à régimes alimentaires différents, par C. ROULAND, C. CHARARAS et J. RENOUX.
- . Les termites d'une savane soudanaise (Côte d'Ivoire), évolution saisonnière des populations et des groupes trophiques, importance de la macrofaune endogée, par M. LEPAGE.
- . Sex investment ratios and relatedness in three coastal dune populations of the monogynous ant Lasius niger L., by T.M. Van der HAVE, J.J. BOOSMSMA and S.B.J. MENKEN.
- . La fermeture des Sociétés de la fourmi Cataglyphis cursor, relations avec la distance géographique, par M. NOWBAHARI et A. LENOIR.
- . Queen-worker interactions in semi-natural nests of the ant Myrmica rubra, by E.J.M. EVESHAM and C.A. COLLINGWOOD (Publié dans Insectes Sociaux, 31, (1), 5-19, 1984).
- . Termitaria in Pliocene tuffs at Laetoli, Tanzania, East Africa and their relationships to present-day fauna of the southern Serengeti, by W.A. SANDS.
- . La glande à venin de Monomorium sp. des populations du sud-ouest de la France, par M. BAZIRE, P. CASSIER, M. LEMAIRE, J.J. BASSE-LIER et J.L. CLEMENT.
- . Cross-inoculation of Nosema sp. (Microsporidia) in Apidae, by D. HOUBAERT, F.J. JACOBS, N. KELLNER and P.H. De RYCKE.
- . La taxonomie du sous genre Coptoformica Müller en Suisse : l'approche comportementale, par B. SEEGER et D. CHERIX.

Actes Coll. Insectes Soc. , 2, 7-16 (1985)

REFLECTIONS ON THE EVOLUTION OF ARMY ANTS  
(Hymenoptera, Formicidae)

by

William H. GOTWALD, Jr.

Department of Biology Utica College of Syracuse University  
Utica, New York 13502, U.S.A.

Résumé: Réflexions sur l'évolution des fourmis voyageuses.

D'après Wilson (1958), il y aurait parmi les fourmis une évolution à degrés vers un syndrome adaptif des fourmis voyageuses. Ce plan évolutif peut être complété par d'autres aspects du comportement, et par le caractère apomorphe ou plésiomorphe de ces facteurs chez les différentes espèces. De cette manière, la position relative d'espèces dans un continuum évolutif hypothétique peut être analysée. La plupart des fourmis voyageuses pouvant être catégorisées dans les groupes suivants, présentés dans un ordre progressif de leur évolution: (1) les espèces entièrement hypogéiques; (2) les espèces quasi-hypogéiques; (3) les espèces quasi-épigéiques; et (4) les espèces complètement épigéiques.

Mots-clés: *fourmis voyageuses*, *Ecitoninae*, *Dorylinae*, *écosystèmes tropicaux*, *comportement*, *évolution*.

Summary: Wilson (1958) hypothesized a series of steps through which ants evolve toward the army ant adaptive syndrome.

This scenario can be elaborated upon by including other behavioral characters and by determining whether the behavioral character states represented in the various species are plesiomorphic or apomorphic. This was done not to construct a series of genealogies but rather to analyze the relative position of species in any hypothesized evolutionary continuum. In this way species can be identified as relatively ancestral or derived. Most army ants can be categorized into the following groups. These groups are arranged from the least derived to the most highly derived: (1) truly hypogaecic species; (2) quasi-hypogaecic species; (3) quasi-epigaecic species; and (4) truly epigaecic species.

Key-words: *army ants, Ecitoninae, Dorylinae, tropical ecosystems, behavior, evolution.*

The true army ants, once regarded as monophyletic, are now placed in two subfamilies, the New World Ecitoninae, composed of the genera *Cheliomyrmex*, *Eciton*, *Labiidus*, *Neivamyrmex*, and *Nomamyrmex*, and the Old World Dorylinae, with its two genera *Aenictus* and *Dorylus* (Snelling, 1981). The genus *Dorylus* is further divided into the six subgenera *Alaopone*, *Anomma*, *Dichthadia*, *Dorylus*, *Rhogmus*, and *Typhlopone*. These true army ants are therefore distinguished taxonomically from other ant-like species that do indeed exist but which clearly belong to other subfamilies (e.g., some ponerine species of the genus *Leptogenys*). Army ants are ubiquitous denizens of the world's tropics and

subtropics and are represented by at least 147 species in the New World (Watkins, 1976) and more than 100 species in the Old World (Gotwald, 1982).

Each army ant colony includes a single reproductive female or queen, numerous workers, and, on occasion, males. Army ant queens are dichthadigynes, i.e., they possess a greatly enlarged gaster and waist, are blind or nearly so, are permanently wingless, and have well-developed legs (Wilson, 1971). The workers of all army ants, except *Aenictus* and some species of *Neivamyrmex*, are strongly polymorphic. Workers are blind or possess reduced compound eyes. Army ant males have an exceptional morphology. They have a large cylindrical gaster, modified mandibles, and uncommonly developed genitalia. They are winged and possess well-developed compound eyes and ocelli (Gotwald, 1982). Males appear occasionally in colonies as a part of sexual broods and function essentially as "flying sperm dispensers" (Wilson, 1971).

The impact of these ants on tropical ecosystems, vis-à-vis their effect on prey populations, can only be conjectured but must be considerable. Certainly prey biomass taken by individual colonies on a daily basis must be impressively large and the number of army ant colonies per given unit of area substantial. Leroux (1977) calculated that there were 3.16 colonies of the surface-active (epigaeic) army ant *Dorylus* (*Anomma*) *nigricans* per 10 hectares of forest and 0.79 colonies per 10 hectares of savanna in the Guinea Savanna of Ivory Coast,

and Franks (1982) estimated there to be 3.5 colonies of *Eciton burchelli* (also an epigaeic species) per square kilometer on Barro Colorado Island, Panama. These figures are, of course, deceptively low, since they do not include the more numerous colonies of the many cryptic, subterranean (hypogaeic) species.

The true army ants are also of special interest because they have coevolved with a menagerie of myrmecophilous colony guests and "camp followers" whose ecological and behavioral interactions are likely to be as complex as any yet investigated (Gotwald, 1982). Consider the fact that some New World species are followed by birds that feed on the arthropods flushed by the foraging ants (Willis, 1966, 1967) and by ithomiine butterflies that feed on the nitrogenous wastes and/or feces of these birds (Ray and Andrews, 1980).

Two features characterize army ants behaviorly: (1) they are group predators, meaning that they group raid and retrieve prey; and (2) they are nomadic, i.e., they periodically move from one nesting site to another, thus changing their trophophoric fields. It is the inextricable combination of these two behaviors that distinguish army ants, including such ponerines as *Leptogenys purpurea* and *Megaponera foetens*, from other ants (Gotwald, 1982).

Two foraging patterns (with graduations between the two) exist among the army ants: column raiding and swarm raiding (Schneirla, 1971). These patterns are species specific. A column raid consists of single base column of workers leading from the nest to the foraging area where the base column subdivides into numerous branches. Each of these branches terminates in small

groups of foraging workers. In a swarm raid, however, the base column divides into a series of anastomosing branches that fuse to form a single, advancing mass or swarm of workers. The trails formed by the raiding workers are both physical and chemical entities. Army ants can be either trophic specialists or generalists, but in each case, the workers carry the prey in their mandibles, slung beneath their bodies (Gotwald, 1982).

Theoretically, all army ants live in temporary nests and emigrate at least on occasion. Schneirla (1971) categorized army ants as belonging to either group A or group B depending on the regularity with which the various species moved. In group A he placed those species that exhibit a well defined cycle of alternating nomadic and statory phases (termed phasic here) that are conditioned by brood stimulative factors. In group B he placed species that conducted emigrations as single events separated by intervals of nonnomadic behavior of varying length (nonphasic).

The army ant adaptive syndrome is clearly successful in tropical ecosystems. Army ants are conspicuous elements of the ant fauna of most tropical forests and savannas; army ant behavior has arisen convergently as many as seven times (Wilson, 1958); and army ant behavior permits these ants to forage more efficiently and to expand their diet to include large arthropods and other social insects (i.e., dietary items normally not available to solitary foragers).

Because army ants are absent from the fossil record, their origins can only be inferred indirectly by examining their

geographic distribution patterns relative to past geologic events, especially continental drift. In such a study, Gotwald (1979) concluded that, if the true army ants arose in tropical habitats not earlier than the late Cretaceous or early Tertiary and if the apterous condition of the queens appeared early in the acquisition of army ant traits, the army ants as traditionally constituted (i.e., as a single subfamily) are triphyletic. He conjectured that the evidence suggests that these ants arose convergently on three separate occasions in three separate locations; *Aenictus* in Laurasia, *Dorylus* in Africa, and the Ecitoninae in South America.

Wilson (1958) hypothesized a series of steps through which ants evolve toward the army ant adaptive syndrome: (1) group predation initially permits specialized feeding on social insects; (2) the concurrent evolution of nomadism permits colonies to shift trophosphoric fields; (3) diet may be expanded to include a variety of arthropods, giving rise to general predation; and (4) large colony size becomes a possibility. This scenario suggests that the essential behavioral characteristics that typify army ants can be polarized, i.e., the behavioral character states represented in the various species can be identified as ancestral (plesiomorphic) or derived (apomorphic). This was done for the present paper, not to construct a series of geneologies (based on shared apomorphies) but rather to assemble various combinations of character states that might be found in nature. Each constellation of character states can be placed on a continuum beginning with least derived and ending with most derived. Species in nature can

then be placed on this continuum by matching their behavioral characteristics to an appropriate hypothetical array of character states. To do so, however, does not imply evolutionary relationship, but rather demonstrates the degree to which any one species may be derived from an ancestral condition. In polarizing these characteristics, outgroup comparisons were made with the Cerapachyini, because it is possible that *Eciton* and *Aenictus* arose separately from cerapachyine ancestors (Brown, 1975).

Most army ants can be categorized into the following groups. These groups are arranged from the least derived to the most highly derived. It must be noted that some species fall outside the groups, because of slightly different arrays of character states.

1. Truly hypogaeic species: These nest, forage, and emigrate hypogaeically; they are column raiders, reproductively nonphasic, specialized predators of social insects, generally form small colonies, and have monomorphic workers. Examples: Some species of *Aenictus*.
2. Quasi-hypogaeic species: These are similar to the truly hypogaeic species except that they may occasionally forage and emigrate epigaeically. Example: *Aenictus asantei*.
3. Quasi-epigaeic species: These nest hypogaeically but forage and emigrate epigaeically; they are swarm raiders, reproductively nonphasic, general predators, form large colonies, and have polymorphic workers (with

a size-correlated division of labor). Example:

*Dorylus (Anomma) nigricans*.

4. Truly epigaeic species: These nest, forage, and emigrate epigaeically; they are swarm raiders, reproductively phasic, oligophagic or are general predators, form large colonies, and have polymorphic workers. Example: *Eciton burchelli*.

#### Acknowledgments

The research was supported by National Science Foundation grants, most recently DEB-8113274 and BSR-8403385 (W.H. Gotwald, Jr., Principal Investigator). I thank Ms. Judith Dale for typing the final draft of the manuscript.

#### References

- BROWN, W.L., JR. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. Search: Agric. 5:1-116.
- FRANKS, N.R. 1982. A new method for censusing animal populations: The number of *Eciton burchelli* army ant colonies on Barro Colorado Island, Panama. Oecologia 52:266-268.
- GOTWALD, W.H., JR. 1979. Phylogenetic implications of army ant zoogeography (Hymenoptera:Formicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 72:462-467.

- GOTWALD, W.H., JR. 1982. Army ants. *In* Social insects (H.R. Hermann, ed.), Vol. IV, pp. 157-254. Academic Press, New York.
- LEROUX, J.R. 1977. Densite des colonies et observations sur les nids de dorylines *Anomma nigricans* Illiger (Hym. Formicidae) dans la region de Lamto (Cote d'Ivoire). Bull. Soc. Zool. Fr. 102:51-62.
- RAY, T.S., and C.C. ANDREWS. 1980. Antbutterflies: Butterflies that follow army ants to feed on antbird droppings. Science 210:1147-1148.
- SCHNEIRLA, T.C. 1971. Army ants: A study in social organization. Freeman, San Francisco.
- SNELLING, R.R. 1981. Systematics of social Hymenoptera. *In* Social insects (H.R. Hermann, ed.), Vol II, pp. 369-453. Academic Press, New York.
- WATKINS, J.F., II. 1976. The identification and distribution of New World army ants (*Dorylinae:Formicidae*). The Markham Press Fund of Baylor University Press, Waco, Texas.
- WILLIS, E.O. 1966. The role of migrant birds at swarms of army ants. Living Bird 5:187-231.
- WILLIS, E.O. 1967. The behavior of bicolored antbirds. Univ. Calif., Berkeley, Publ. Zool. 79:1-132.

WILSON, E.O. 1958. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution* 12:24-31.

WILSON, E.O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 17-26 (1985)

COMPARATIVE ULTRASTRUCTURE OF THE POISON AND DUFOUR GLANDS  
IN OLD AND NEW WORLD ARMY ANTS  
(Hymenoptera, Formicidae)

by  
Johan BILLEN (\*)

Limburgs Universitair Centrum, Dept. SBM, B-3610 Diepenbeek  
(Belgium)

and

Laboratorium voor Systematiek en Ecologie, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven (Belgium)

**Summary:** The ultrastructure of the poison and Dufour glands has been investigated in five African army ant species (*Anomma*, *Dorylus*) as well as in the New World species *Eciton burchelli*. The poison gland secretory cells in workers of both groups are characterized by a very well developed granular endoplasmic reticulum, according to the proteinaceous nature of the poison. The Dufour gland epithelium in the Dorylinae has a conspicuous crenellate appearance at its apical side and shows numerous basal invaginations. The Ecitoninae, on the other hand, have a very uniform epithelium without such invaginations, but are characterized by numerous foldings of the lateral cell membranes. These clear differences in the Dufour gland morphology between Old and New World army ants are in agreement with the assumed diphyletic origin of both groups.

**Key-words:** *poison gland, Dufour gland, morphology, ultrastructure, Dorylinae, Ecitoninae, Formicidae.*

**Resumé:** Ultrastructure comparative de la glande à poison et la glande de Dufour chez les Fourmis dorylines et ecitonines (Hymenoptera, Formicidae)

L'ultrastructure de la glande à poison et la glande de Dufour a été examinée chez cinq espèces dorylines africaines (*Anomma*, *Dorylus*) ainsi que chez *Eciton burchelli* provenant d'Amérique Centrale. Les cellules sécrétrices de la glande à poison chez les ouvrières des deux groupes sont pourvues d'un ergastoplasme très élaboré, ce qui est conforme à la nature protéineuse du venin. L'épithélium de la glande de Dufour chez les espèces dorylines montre un aspect très crénelé dans sa région apicale et contient de nombreuses invaginations basales. La glande des Ecitoninae, au contraire, montre un épithélium d'une hauteur très uniforme sans de telles invaginations, mais elle est

(\*) : research assistant of the Belgian National Fund for Scientific Research

caractérisée par des membranes intercellulaires latérales très sinueuses. Ces différences très nettes entre les glandes de Dufour des Dorylinae et des Ecitoninae sont en accord avec l'origine diphylétique supposée des deux groupes.

**Mots-clés:** glande à poison, glande de Dufour, morphologie, ultrastructure, Dorylinae, Ecitoninae, Formicidae.

## INTRODUCTION

Due to their obvious behaviour of mass raiding and their extremely large colonies, army ants often form a spectacular and impressive appearance in tropical forests of both the Old and New World. The African members of the Old World Dorylinae undoubtedly beat the record size that insect communities can reach. Although their nests are monogynous, numbers of over 20 million workers were recorded for *Anomma wilverthi* (RAIGNIER and VAN BOVEN, 1955). The colonies of the New World Ecitoninae, in contrast, seem relatively small but still attain numbers of nearly a million individuals.

Most of our actual knowledge on army ants refers to behavioural and taxonomic studies (RAIGNIER and VAN BOVEN, 1955; RETTENMEYER, 1963; SCHNEIRLA, 1971; GOTWALD, 1982). Morphological research in these insects hitherto is very limited. A general anatomical description of the female castes in *Eciton burchelli* and *E. hamatum* was given by WHELDEN (1963), while in the latter species the poison apparatus sclerites (HERMANN and BLUM, 1967) was the subject of a morphological and histological study. Although the poison apparatus associated poison gland and Dufour's gland are known to play a major role in pheromonal communication in other ant subfamilies, neither their chemical secretion nor their morphological appearance have been investigated in army ants.

We here report on the morphology and ultrastructure of the poison and Dufour gland in *Eciton burchelli*, *Dorylus affinis* and four *Anomma* species.

## MATERIAL AND METHODS

Workers of *Anomma kohli* Gerstaecker, *A. nigricans* Illiger and *Dorylus affinis* Shuckard were collected in Kigali (Ruanda), *A. molestum* (Mayr) in Nairobi (Kenya), *A. wilverthi* near Kizu (Zaire) and *Eciton burchelli* in Arima Valley (Trinidad).

Either abdominal halves or dissected Dufour glands were fixed in 2% cold glutaraldehyde buffered with 0.05 M sodium cacodylate and 0.15 M saccharose (pH 7.3). Postfixation was carried out in 2% osmiumtetroxide in the same buffer. Dehydration in an acetone series preceded embedding in Araldite. Semi-thin sections were stained with methylene blue and thionin and were used for light microscopy. Thin sections were cut with a Reichert Ultracut microtome, double stained with uranyl acetate and lead citrate and examined in a Philips EM 400 electron microscope.

## RESULTS

The general anatomical appearance of both the poison gland and Dufour gland is very similar in doryline and ecitonine army ants and corresponds to that in most other ant subfamilies. The poison gland is formed by two long and slender secretory filaments that open in a relatively large reservoir sac. From this a narrow duct makes its way and enters the sting base dorsally to the duct from Dufour's gland. The Dufour gland is an elongate sac, the wall of which consists of a monolayered epithelium.

### 1. Poison gland ultrastructure

The poison gland secretory cells form the approximately 15  $\mu\text{m}$  thick outer wall of the free filaments. The inner lining surrounding the central lumen is formed by a thin layer of duct cells with narrow cuticular ductules (internal diameter 0.3 - 0.4  $\mu\text{m}$ ), that form the link with the intracellular end apparatus of the secretory cells. In this region, the thick epicuticle becomes gradually narrower and fenestrated. It is accompanied by a fibrillar endocuticular layer surrounded by a sheath of microvilli (Fig. 1). The cytoplasm of the secretory cells is characterized by a very well developed granular endoplasmic reticulum, many free ribosomes and fairly abundant small mitochondria. Tracheoles and nerve fibres (Fig. 2) are often seen to penetrate between the secretory cells.

The poison gland reservoir consists of a very thin epithelial wall, covered with a cuticular layer that can reach a thickness of up to 7  $\mu\text{m}$  in *Anomma*.

### 2. Dufour gland ultrastructure

Unlike the poison gland, the Dufour gland morphology in doryline and ecitonine ants is distinctly different.

The 5 Old World Dorylinae investigated all show a crenellate Dufour gland epithelium with a thickness of 10 to 20  $\mu\text{m}$ . Subsequent crenel tops are situated at 5 to 10  $\mu\text{m}$  intervals and as a rule correspond to the apical region of the intercellular junctions (Figs. 3 and 6). Due to the much folded lateral cell membranes - particularly in the apical cell region - and the clear basal invaginations, the Dufour gland cells have a very capricious shape (Fig. 5). The slightly lobate nuclei are found in the lower half of the cells. The cytoplasm contains a well developed smooth endoplasmic reticulum, though less obvious compared with that in other ant subfamilies because of the numerous membrane foldings and the occurrence of multilamellar inclusions. Numerous slender and small mitochondria are randomly distributed in the cytoplasm. A relatively weak muscle layer as well as a few tracheoles and nerve fibres surround the gland.

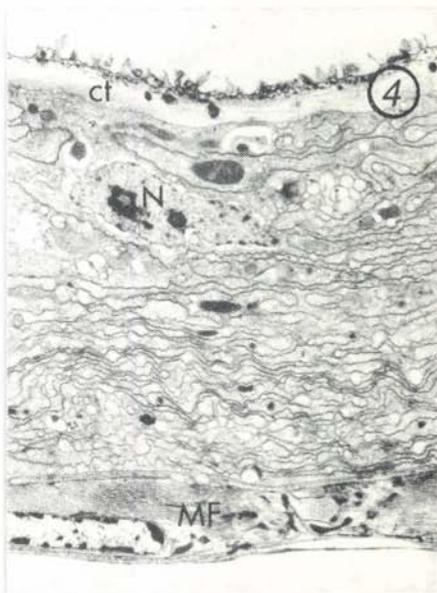
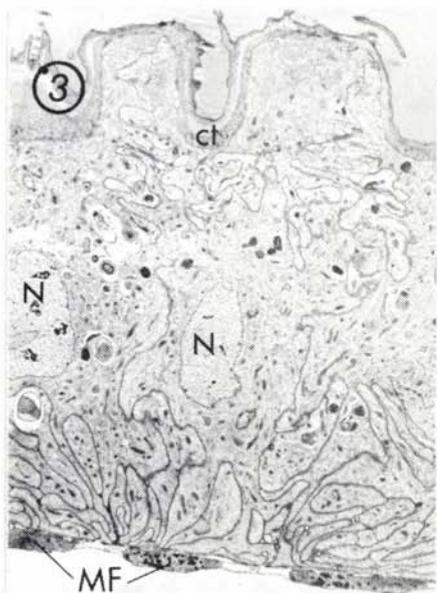
*Fig. 1. Poison gland secretory cell in Eciton burchelli showing the junction between the intracellular end apparatus and the duct cell. (x 24,750)*

*Fig. 2. Poison gland in Anomma molestum with extracellular duct and nerve fibre penetrating between the secretory cells. (x 13,500)*

*Fig. 3. Dufour gland epithelium in Anomma nigricans. (x 3,600)*

*Fig. 4. Dufour gland epithelium in Eciton burchelli. (x 8,000)*

ct = cuticle, EA = end apparatus, ed = extracellular duct, MF = muscle fibres, N = nucleus, Nf = nerve fibre, RER = granular endoplasmic reticulum.



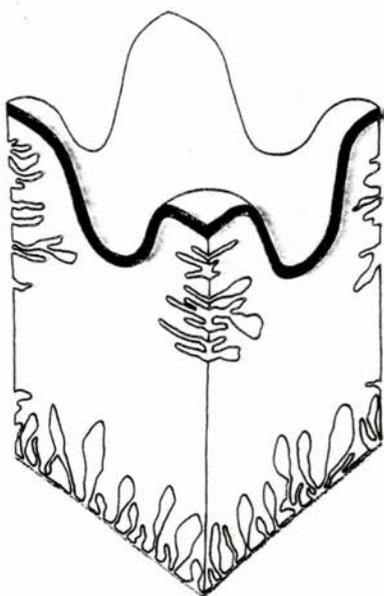


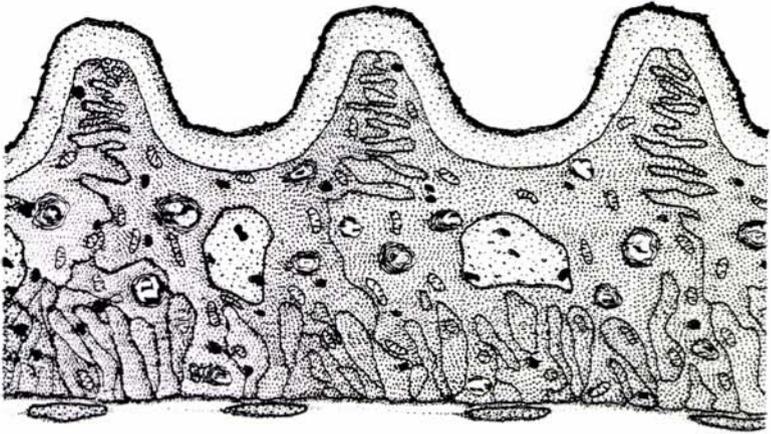
Fig. 5. Theoretical model of a Dufour gland cell in doryline army ants, conveniently drawn for a four-corner-cell. The intercellular junctions correspond with crenel tops, resulting in a multicellular origin for each crenel.

The New World *Eciton burchelli*, on the other hand, displays a Dufour gland epithelium with a very constant thickness between 7 and 10  $\mu\text{m}$ . The elongate nuclei are located in the upper half of the epithelium. Some scattered mitochondria and numerous small vacuoles are found along with smooth endoplasmic reticulum. The basal epithelium half is characterized by the overwhelming number of lateral cell membrane foldings (Figs. 4 and 6). The basal cell membrane is tightly appressed to the thin basement membrane. The gland is surrounded by a muscle layer, some nerve fibres and tracheoles.

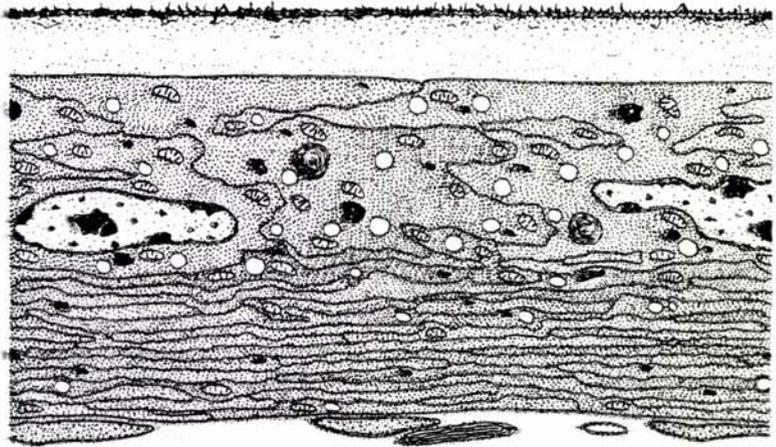
#### DISCUSSION

The poison and Dufour glands in ants generally are involved in the alarm-defence system or in the production of trail pheromones. Although their function in the army ants has been hardly investigated, it seems most likely they serve a similar role in this group.

As in other ant subfamilies, the poison gland in *Ecitoninae* is reported to contain a proteinaceous venom (BLUM & HERMANN, 1978). In accordance with this is the very well developed granular endoplasmic reticulum we find in the secretory



DORYLINAE



ECITONINAE

Fig. 6. Schematical comparison between the Dufour gland epithelium in the Dorylinae and Ecitoninae.

cells of *Eciton* as well as these of the doryline species. A similar ultrastructural organization, including the appearance of the end apparatus, has been described for the poison gland in wasps (KANWAR & KANWAR, 1975) and honeybees (OWEN & BRIDGES, 1976). Moreover, the very thick cuticular lining of the reservoir may be considered as an individual protection of the ant against its own powerful poison contents.

The Dufour gland ultrastructure, on the other hand, shows a well developed smooth endoplasmic reticulum in addition to numerous multilamellar inclusions. The latter perhaps may be considered as secretion bodies for a hydrocarbon-like fluid (HEFETZ & ORION, 1982). The presence of the smooth endoplasmic reticulum can be related to an eventual hydrocarbon metabolism. Although as yet, no chemical analyses have been made on the army ant Dufour gland, we may tentatively propose from our preliminary chemical investigations on *Anomma nigricans* they are involved in hydrocarbon production. In contrast with species from other subfamilies, however, we find here a complex mixture of high molecular weight compounds in the C<sub>18</sub> to C<sub>25</sub> range, with a very small total quantity of less than 100 ng per worker.

The morphological variation between the doryline and ecitonine Dufour gland as reported here, clearly illustrates the taxonomic difference of both groups. It moreover supplies additional evidence for their diphyletic origin in addition to obvious characters such as the blind and more or less stingless condition of Dorylinae in comparison with the powerful stinging and sighted Ecitoninae.

According to GOTWALD (1979), army ants even have to be considered as a triphyletic group, with the Ecitoninae occurring in the New World, and the Old World species being separated in the mainly African Dorylini and the mainly Indo-Australian Aenictini. Data on the *Aenictus* Dufour gland morphology so far are restricted to a brief report on the West African *A. asanteri* that shows epithelial cells of varying height, "causing the surface of the lumen to appear irregular" (CAMPIONE *et al.*, 1983). Whether this particular arrangement is to be compared with the crenellate condition of the doryline Dufour gland or not, shall need more careful and perhaps ultrastructural research on *Aenictus*. Research in that direction therefore is planned and hopefully will shed more light on the relationships between the fascinating army ant species.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

I wish to express my sincere thanks to Prof. J.K.A. van Boven and Dr. J.M. Cherrett for providing the species and to E. Plaum for preparing the sections for electron microscopy. I am also very grateful to Dr. E.D. Morgan for his guidance in the chemical research, to Prof. M.C. Van Poucke for reading the manuscript and to H. Zurings for typing.

## REFERENCES

- BLUM M.S., HERMANN H.R., 1978. - Venoms and Venom Apparatuses of the Formicidae : Myrmeciinae, Ponerinae, Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, and Formicinae. In : *Arthropod Venoms*, S. Bettini Ed., Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, p. 801-869.
- CAMPIONE B.M., NOVAK J.A., GOTWALD W.H., Jr., 1983. - Taxonomy and Morphology of the West African Army Ant, *Aenictus asantei* n.sp. (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76, 873-883.
- GOTWALD W.H., Jr., 1979. - Phylogenetic Implications of Army Ant Zoogeography (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 72, 462-467.
- GOTWALD W.H., Jr., 1982. - Army Ants. In : *Social Insects*, vol. IV, H.R. Hermann Ed., Academic Press, New York, p. 157-254.
- HEFETZ A., ORION, T., 1982. - Pheromones of Ants of Israel : I. The Alarm-Defense System of some Larger Formicinae. *Isr. J. Entomol.*, 16, 87-97.
- HERMANN H.R., BLUM M.S., 1967. - The Morphology and Histology of the Hymenopterous Poison Apparatus. III. *Eciton hamatum* (Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 60, 1282-1291.
- KANWAR K.C., KANWAR, U., 1975. - Fine Structure of the Venom Gland of *Vespa orientalis*. *Toxicon*, 13, 102-103.
- OWEN M.D., BRIDGES A.R., 1975. - Aging in the Venom Glands of Queen and Worker Honey Bees (*Apis mellifera* L.) : Some Morphological and Chemical Observations. *Toxicon*, 14, 1-5.
- RAIGNIER A., VAN BOVEN J., 1955. - Etude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera Formicidae). *Ann. Mus. R. Congo Belg.*, 2 1-359.
- RETTENMEYER C.W., 1963. - Behavioral Studies of Army Ants. *Univ. Kans. Sci. Bull.*, 44, 281-465.
- SCHNEIRLA T.C., 1971. - *Army Ants. A Study in Social Organization*. H.R. Topoff Ed., Freeman, San Francisco, 349 p.
- WHELDEN R.M., 1963. - The Anatomy of the Adult Queen and Workers of the Army Ants *Eciton burchelli* Westwood and *Eciton hamatum* Fabricius. *J. N.Y. Entomol. Soc.*, 71, 90-115.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 27-33 (1985)

PHYLOGENESE ET ORGANISATIONS SOCIALES CHEZ LES BLATTES  
(Dyctioptera Blattaria)

par  
Pierre DELEPORTE

L.A. 373 - C.N.R.S.  
Station Biologique F-35380 PAIMPONT

Résumé: On confronte les différents types d'organisation sociale connus chez les blattes avec les relations phylétiques et avec les niches écologiques des différentes espèces. On discute l'utilisation de l'organisation sociale comme critère taxonomique dans l'étude des relations blattes-termites.

Mots-clés: *Blattidae*, *Isoptera*, *organisation sociale*, *niche écologique*, *phylogénèse*.

Summary: Phyletic relationships and social organizations in cockroaches.

Main categories of social organization presently known in cockroaches are described, and compared: with phyletic relationships of the species, and with ecological niches of the species. It appears that the differences in social organization are not well related to phyletic lineages, and that some of them seem to be related to ecological niches. The case of the "primitive cockroach" *Cryptocercus punctulatus* is discussed. We believe that the "familial-territorial" organization of this species shows more likely parallel evolution with termites, than phyletic relatedness making *Cryptocercus* a "primitive termite".

Key-words: *Blattidae*, *Isoptera*, *social organization*, *ecological niche*, *phyletic relations*.

Mc. KITTRICK (1964) propose un arbre phylétique de la plupart des blattes actuelles, qui prend en compte de multiples critères de classification: anatomie de l'appareil reproducteur, structure et mode de dépôt de l'oothèque, structure du tube digestif (fig.1; nous avons placé entre parenthèses les terminologies qui ne correspondent pas à des lignées monophylétiques).

Si l'on observe cette classification du point de vue du mode de pose d'oothèque, on distingue 2 lignées principales: -les *Blattoidea*, qui ne présentent pas d'évolution vers l'ovoviparité; l'oothèque est portée verticalement et déposée rapidement; -les *Blaberoidea*, qui présentent une telle évolution: chez les *Polyphagidae*, *Anaplectinae* et *Plectopterinae*, l'oothèque est portée verticalement. Chez les autres *Blattellidae*, il y a rotation de l'oothèque à l'horizontale après son émission. On trouve

chez les *Blattellinae* tous les intermédiaires entre le port externe avec dépôt précoce et l'incubation interne. *Blattella germanica* porte l'oothèque jusqu'à l'éclosion des larves, et ROTH (1982) vient de décrire la première *Blattellinae* à incubation interne avec *Simplioce bimaculata*. Chez les *Blaberidae*, il y a toujours rotation de l'oothèque et incubation interne, avec plus ou moins d'échanges d'eau et de sels minéraux entre la femelle et les embryons ; on parle même de fausse viviparité pour *Diploptera punctata*, où les embryons reçoivent beaucoup d'éléments nutritifs de la part de la femelle.

Cette phylogénèse est confirmée par des études portant par exemple sur les tubes de Malpighi (LEFEUVRE, 1969) ou sur les glandes exocrines (BROSSUT, 1980).

Si on superpose à cette classification les types d'organisation sociale connus chez les blattes (ROTH et al., 1960 ; SCHAL et al., 1984 pour les principales revues), on obtient une répartition "en mosaïque" qui ne correspond pas aux grandes lignées phylétiques (fig.1).

Nous avons distingué quatre types d'organisation sociale, ou tout au moins d'organisation de la distribution spatiale des animaux pour les espèces les moins étudiées :

- la dispersion : où l'on n'observe que des regroupements épisodiques, autour de sources ponctuelles de nourriture par exemple ;
- le gréganisme : où l'on voit des regroupements de larves et d'adultes, mais avec des relations hiérarchiques faibles et instables, et pas de territorialité nette ;
- l'organisation "territoriale-hiérarchique", avec des relations hiérarchiques fortes et stables, qui peuvent laisser place à la territorialité de certains mâles dominants dans les conditions de faible densité de la population ;
- la "famille territoriale" : rassemblement d'un couple avec sa progéniture, dans une zone défendue par le mâle, avec des contacts prolongés entre les adultes et les larves.

La figure montre bien que différents types d'organisation sociale peuvent exister dans chacune des grandes lignées phylétiques.

Nous avons choisi trois exemples pour illustrer les phénomènes de divergence et de convergence de l'organisation sociale chez les blattes.

a - Chez les *Polyphaginae*, une blatte des déserts chauds, *Arenivaga investigata*, est très bien adaptée à la chaleur et à la dessiccation. Elle s'enfouit pendant le jour, et remonte la nuit en surface du sable pour exploiter la litière des buissons dans les horizons superficiels. Elle présente une distribution dispersée.

Une espèce des déserts très voisine, *Arenivaga apache*, ne présente pas d'adaptation physiologique particulière ; elle colonise des terriers de rongeurs où règne en permanence au moins 90% d'humidité relative. On y trouve des rassemblements de larves

et d'adultes, dans certaines zones du terrier, près des réserves de nourriture. Ce mode de vie contraste avec la dispersion de l'espèce précédente.

b - Un second exemple est fourni par certaines *Epilamprinae* adaptées à la vie aquatique. Celles qui colonisent les réceptacles de plantes épiphytes en forêt tropicale présentent des colonies de larves, qui s'enfoncent sous l'eau pour échapper à la prédation. On sait peu de choses des relations sociales, mais cette distribution très agrégative contraste avec la dispersion des espèces voisines qui vivent dans les cours d'eau.

(Nous ne détaillerons pas ici les exemples de gréganisme plus ou moins complexe que manifestent la plupart des espèces domestiques et cavernicoles, ou les larves de *Panchlorinae* commensales de coléoptères Passalides. Signalons simplement que des espèces grégaires, qui ne présentent pas de structure familiale, montrent cependant des phéromones et substances attractives, émises par des glandes exocrines ou contenues dans les fèces ; la coprophagie est parfois fréquente dans les groupes, et il peut exister des formes de stygmergie liées à la modification du milieu par le groupe).

c - On trouve le cas le plus remarquable d'évolution parallèle chez *Cryptocercus punctulatus* et *Panesthia australis* : ces deux espèces sont respectivement parmi les plus primitives et les plus évoluées du point de vue du mode de reproduction. Elles présentent une organisation du type "familial-territorial". Elles sont xylophages, et creusent des galeries dans le bois mort. Elles hébergent une flore symbiote cellulolytique constituée de bactéries, ainsi que, chez *Cryptocercus*, de flagellés semblables à ceux des termites.

Les travaux récents de SEELINGER (1983) montrent que les *Cryptocercus punctulatus* d'Amérique du Nord ne sont pas simplement "grégaire" comme on l'avait cru dans un premier temps. Les couples d'adultes sont isolés, avec leurs jeunes larves, dans des galeries familiales défendues par le mâle contre les intrusions de congénères. Les oothèques sont déposées dans la galerie, mais comme les animaux sont très stables, les larves se trouvent facilement en contact avec les adultes après l'éclosion ; elles sont attirées par la femelle, et la flore symbiotique est transmise par trophallaxie proctodéale, comme chez les termites.

Les *Panesthia* d'Australie, qui présentent superficiellement une convergence morphologique avec *Cryptocercus*, montrent également une distribution familiale dans des galeries. Les mâles résidents agressent les mâles étrangers. Les larves restent à proximité de la femelle après la naissance. Chez cette espèce, on n'a pas de preuves d'une véritable trophallaxie, mais la flore symbiote de bactéries doit là aussi être transmise aux larves d'une manière plus ou moins directe.

Les modèles d'organisation sociale chez les blattes illustrent donc, à notre avis, ce que WILSON (1971) appelait le caractère "éclectique et convergent" de l'organisation sociale chez

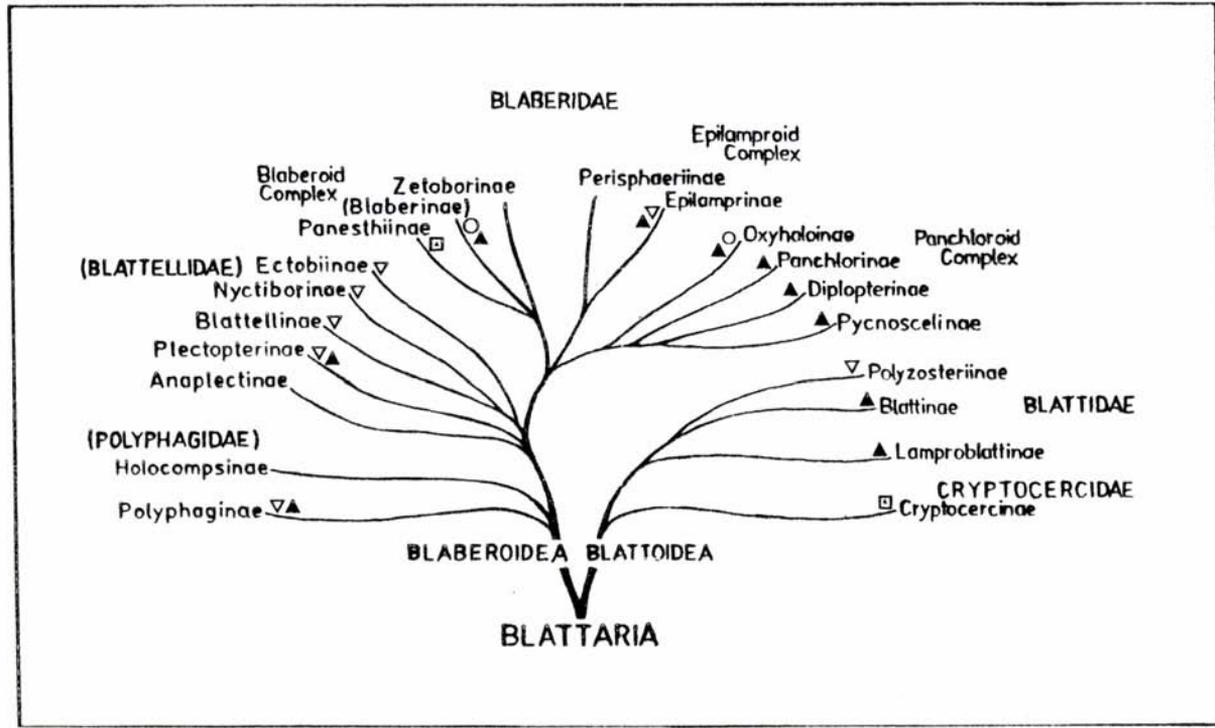


Figure 1 : Types d'organisation sociale chez les blattes. Arbre phylétique d'après McKITTRICK (1964). ▽ : dispersion ; ▲ : grégarisme ; ○ : organisation territoriale-hiérarchique ; ◻ : famille territoriale.

les arthropodes pré-sociaux. Les types d'organisation sociale se superposent mal aux lignées phylétiques, mais semblent plutôt correspondre dans certains de leurs aspects à la niche écologique des espèces. On peut grossièrement retenir la tendance au gréganisme, liée à l'occupation d'un milieu plus ou moins clos présentant des ressources abondantes, et le cas de la famille territoriale, lié à la niche de xylophage occupant des galeries et dépendant d'une flore symbiote.

Nous allons maintenant discuter l'utilisation des relations sociales dans l'étude des relations phylétiques et de l'évolution de la socialité chez les blattes et les termites.

L'origine possible de la socialité chez les termites reçoit un éclairage nouveau avec les récents travaux sur *Cryptocercus*. HAMILTON (1972), sur la base de l'interprétation du comportement de *Cryptocercus* et de l'ensemble des blattes comme simplement "grégaire", avait émis l'hypothèse selon laquelle les sociétés de termites dériveraient de colonies polygynes de blattes xylophages. L'organisation en réalité familiale-territoriale de *Cryptocercus* (SEELINGER et al., op.cit.) tend à affaiblir cette hypothèse et à donner plus de crédit à une évolution basée sur l'association du couple avec sa descendance ; ceci si l'on admet que des blattes actuelles peuvent nous montrer des types d'organisation sociale voisins de celui de l'ancêtre des termites.

A notre avis, la convergence entre *Panesthia*, *Cryptocercus* et les termites laisse supposer l'importance du régime xylophage et de la nécessité de transmettre la flore symbiote dans le développement de ces relations sociales : le confinement dans une galerie faciliterait ces relations, en favorisant les contacts prolongés entre les parents et leur descendance. Il nous semble remarquable, à ce sujet, que les *Cryptocercus*, qui sont ovipares et n'apportent pas de soins prolongés à leurs oeufs, peuvent rencontrer leurs propres larves du simple fait de ce confinement dans la galerie.

Par ailleurs, SEELINGER reprend une hypothèse formulée par HENNIG (1969), selon laquelle *Cryptocercus* pourrait être non pas une blatte, mais un isoptère primitif, d'un point de vue cladiste. Il avance des arguments basés sur les ressemblances anatomiques ou sur la parenté de la flore symbiote, et il y ajoute des considérations sur l'organisation sociale pour étayer cette hypothèse.

A notre avis, les arguments d'ordre anatomique ne sont pas convaincants : d'après les données actuelles, *Cryptocercus* ne partage avec *Mastotermes darwiniensis* et d'autres termites que des caractères archaïques (Mc. KITTRICK, 1964).

Pour ce qui est de la flore symbiote, il s'agit de considérer qu'elle serait héritée, par filiation, d'un ancêtre commun propre à *Cryptocercus* et aux termites. Nous avons examiné

la revue des espèces de flagellés symbiontes réalisée par YAMIN (1979) : l'analyse détaillée montre qu'il n'y a pas de parenté particulière entre la flore de *Cryptocercus* et celle des termites comme *Mastotermes* ou *Zootermopsis*, pourtant réputés les plus proches de *Cryptocercus* sur le plan anatomique. Il faut citer les hypothèses alternatives concernant la parenté de la flore symbionte : l'hypothèse GRASSE-NOIROT (1959) suppose un ancêtre commun à toutes les blattes actuelles et aux termites, hébergeant des flagellés symbiontes ; il est alors nécessaire que toutes les blattes à l'exception des *Cryptocercidae* aient perdu ces flagellés au cours de l'évolution. Une troisième hypothèse suppose des passages de la flore symbionte entre différentes espèces de blattes et de termites au cours de l'évolution (cf. les expériences de transfert de flore symbionte entre *Cryptocercus* et le termite *Zootermopsis* : CLEVELAND, 1934). Les deux dernières hypothèses offrent l'avantage de ne pas entrer en contradiction avec les données de l'anatomie comparée.

Il reste les arguments tirés de l'organisation sociale, c'est-à-dire essentiellement la ressemblance entre l'organisation familiale-territoriale de *Cryptocercus* et la phase de fondation d'une colonie de termites. Mais l'exemple d'évolution parallèle de la structure familiale chez *Cryptocercus* et *Panesthia* rend cet argument peu convaincant, surtout s'il s'agit de l'opposer aux données de l'anatomie comparée.

A notre avis, dans l'état actuel des connaissances, *Cryptocercus* doit être considérée comme une *Blattaria*, qui présente sur le plan de l'organisation sociale des éléments de convergence avec *Panesthia* et les termites, convergences pouvant être liées à l'occupation d'une niche écologique voisine.

Ces exemples d'évolution parallèle montrent simplement que des insectes dits "pré-sociaux" ont pu développer, de façon indépendante, des éléments d'organisation sociale dont on retrouve des formes semblables chez les insectes à sociétés plus évoluées. Ces éléments sont alors intégrés dans un fonctionnement global plus complexe.

En conclusion, notre propos n'est pas de nier l'intérêt d'une confrontation entre l'organisation sociale et la phylogénèse, mais de souligner la nécessité de faire un bon usage de la convergence et de la notion de comportement social évolué (LE MASNE, 1983). Nous pensons que l'exemple des blattes montre, après d'autres, que l'organisation sociale n'est pas un bon critère taxonomique lorsqu'il s'agit de définir les grandes lignées phylétiques. Cependant, l'étude comparée des organisations sociales peut nous éclairer sur les voies évolutives qu'ont pu suivre les espèces pour aboutir aux types d'organisation sociale actuels, et ceci de différentes manières :

- par l'étude des convergences, en tant que répétitions d'expériences évolutives naturelles, en liaison avec l'adaptation au milieu ;
- par l'étude des gradations éventuelles entre les comportements d'espèces que l'on sait par ailleurs être phylogénétiquement proches ;

- ou par l'analyse de la plasticité du comportement social d'une même espèce en tant que réponse adaptative aux variations des populations et de leur environnement.

### Références

- BROSSUT R., 1980.- La communication chimique chez les Blattes. *Thèse Doct.*, Univ Dijon.
- CLEVELAND L.R., HALL S.R., SANDERS E.R., COLLIER J., 1934.- The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its protozoa, and the symbiosis between protozoa and roach. *Mem.Am.Acad.Arts.Sci.*, 17, 185-342.
- GRASSE P.P., NOIROT C., 1959.- L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia*, 15, 365-372.
- HAMILTON W.D., 1972.- Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, 3, 193-232.
- HENNIG W., 1969.- Die Stammesgeschichte der Insecten. W. Kramer ed., Frankfurt.
- LEFEUVRE J.C., 1969.- Recherches sur les organes alaires des blattaria. *Thèse Doct.*, Univ. Rennes.
- LE MASNE G., 1983.- Le rôle du comportement dans l'évolution biologique : l'évolution des systèmes de communication intra- et inter-spécifiques. *Coll.Int.C.N.R.S. Modalités, rythmes et mécanismes de l'Evolution. Gradualisme phylétique ou équilibres ponctués ?* Dijon, 10-14 Mai 1982.
- McKITTRICK F.A., 1964.- Evolutionary studies of cockroaches. *Cornell Univ.Agric.Station Memoirs*, 389, 1-197.
- ROTH L.M., 1982.- Ovoviviparity in the blattellid cockroach, *Simulocera bimaculata* (Gerstaecker) (Dyctioptera: Blattaria: Blattellidae). *Proc.Entomol.Soc.Wash.*, 1984, 277-280.
- ROTH L.M., WILLIS E.R., 1960.- The biotic associations of cockroaches. *Smithsonian Misc. Coll.*, 141, 1-470.
- SCHAL C., GAUTIER J.Y., BELL W.J., 1984.- Behavioural ecology of cockroaches. *Biol.Rev.*, 59, 209-254.
- SEELINGER G., SEELINGER U., 1983.- On the social organisation, alarm and fighting in the primitive cockroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder. *Z.Tierpsychol.*, 61, 315-333.
- WILSON E.O., 1971.- The insect societies. Harvard University Press, Cambridge.
- YAMIN M.A., 1979.- Flagellata with lower termites. *Sociobiology*, 4, 3-119.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 35-42 (1985)

APPORT DE LA MICROMORPHOLOGIE DU LABRE A LA  
COMPREHENSION DE LA PHYLOGENESE DES TERMITES  
(Isoptères)

par  
Jean DELIGNE

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire  
et  
Service de Biologie sociale  
Université libre de Bruxelles, CP 160  
50, av. F.D. Roosevelt, B 1050 Bruxelles  
Belgique (Belgium)

Résumé : Etudiée au M.E.B. la face adorale du labre (épipharynx) montre un ensemble complexe de différenciations cuticulaires. Dix groupes de sensilles contrôlent la qualité et l'ingestion des aliments. De nombreuses et diverses aspérités augmentent l'efficacité du labre dans le transport des aliments; ces aspérités varient d'un groupe de termites à l'autre :

(1) le genre primitif *Mastotermes* présente 2 rangées longitudinales de tubercules arrondis qui s'allongent en crêtes vers l'avant du labre. Le reste de l'épipharynx porte des écailles foliacées ou épineuses. (2) Kalotermitidae et Termopsidae ont perdu les rangées de tubercules. (3) Les Hodotermitidae ont conservé les tubercules et diffèrent donc nettement des Termopsidae. (4) Rhinotermitidae et Termitidae conservent également les tubercules mais montrent en outre un sillon caractéristique vers l'avant de l'épipharynx. (5) Chez les Rhinotermitidae le sillon est en arc de cercle et couvert d'écailles imbriquées. (6) Les Termitidae Macrotermitinae ont un épipharynx (et spécialement un sillon) très semblable à celui des Rhinotermitidae. (7) Les autres Termitidae (Nasutitermitinae, Apicotermitinae et Termitinae) sont très semblables entre eux mais diffèrent des Macrotermitinae : ils montrent 2 sillons antérieurs gauche et droit séparés, non couverts d'écailles, mais contenant de grandes écailles en crête.

Les Hodotermitidae doivent être considérés comme une famille distincte des Termopsidae. Les Macrotermitinae mériteraient d'être élevés au rang de famille.

Mots-clés : *Termites, Isoptera, phylogénèse, systématique, taxonomie, labre, épipharynx, microscopie électronique à balayage.*

Summary : Contribution of the epipharynx micromorphology to the phylogeny of termites.

Observed with the S.E.M., the adoral side of the labrum (epipharynx) shows a complex pattern of cuticular structures. Ten groups of sensillae control the quality and the movements of the food. Numerous and diverse cuticular projections make

the labrum more effective in moving the food. The shape and the distribution of these projections vary from one group of termites to the other. (1) The primitive *Mastotermes* shows 2 longitudinal rows of rounded tubercles, becoming more elongate (crest-like scales) near the front of the labrum. Other, leaf-like or spine-shaped scales cover the remaining area. (2) *Kalotermitidae* and *Termopsidae* (s.s.) have lost the tubercles. (3) *Hodotermitidae* maintain the tubercles and are thus distinctly different from *Termopsidae*. (4) *Rhinotermitidae* and *Termitidae* also maintain the tubercles but show a new characteristic groove near the front of the epipharynx. (5) In *Rhinotermitidae* the groove is arched and covered with imbricated scales. (6) In *Termitidae* *Macrotermitinae* the epipharynx (and especially the groove) looks very much like that of *Rhinotermitidae*. (7) The other *Termitidae* (*Nasutitermitinae*, *Apicotermitinae* and *Termitinae*) are much alike but differ from *Macrotermitinae*; they show 2 separate grooves (left and right) containing a few very large cres-like scales but lacking a scale covering.

*Hodotermitidae* must be considered as a separate family from *Termopsidae*. *Macrotermitinae* should deserve a family rank.

**Key-words :** *Termites, Isoptera, phylogeny, systematics, taxonomy, epipharynx, labrum, scanning electron microscopy.*

## INTRODUCTION

HOLMGREN (1911, 1912) a jeté les bases de la systématique phylogénétique moderne des termites en utilisant comme critère de classification un ensemble de caractères morphologiques externes des diverses castes. Parmi les caractères importants figure la denticulation des mandibules de l'ouvrier et de l'imago. Il reconnaît 4 ensembles systématiques (*Mastotermitidae*, *Protermitidae*, *Mesotermitidae* et *Metatermitidae*) qu'il divise en certain nombre de sous-familles (ou de "séries") dont la plupart correspondent encore à des taxa des classifications récentes.

Depuis les travaux de HOLMGREN, une exploitation plus complète des mêmes critères et une appréciation différente de leurs poids respectifs a conduit à divers remaniements successifs de la phylogénèse supposée des termites.

Les *Protermitidae* de HOLMGREN ont fait place à plusieurs familles distinctes. Ce sont, selon GRASSÉ (1949), les *Kalotermitidae*, les *Termopsidae* (*Termopsinae*, *Stolotermitinae* et *Porotermitinae*) et les *Hodotermitidae* (*Hodotermes*, *Microhodotermes* et *Anacanthotermes*). Selon EMERSON (1955) les *Termopsidae* et les *Hodotermitidae* (sensu GRASSÉ) appartiennent à une seule famille, les *Hodotermitidae* Snyder, avec 4 sous-familles (*Termopsinae*, *Stolotermitinae*, *Porotermitinae* et *Hodotermitinae*). Dans la suite de cet article nous suivrons la nomenclature de GRASSÉ.

Les *Mesotermitidae* de HOLMGREN correspondent aujourd'hui à la famille des *Rhinotermitidae*, subdivisée en 7 sous-familles (*Coptotermitinae*, *Heterotermitinae*, *Psammotermitinae*, *Termitogetoninae*, *Stylotermitinae*, *Prohrinotermitinae* et *Rhinotermitinae*) (QUENNEDEY et DELIGNE, 1975) et à celle des *Serritermitidae*

(EMERSON 1965 p 17).

Les Metatermitidae de HOLMGREN correspondent aujourd'hui à la famille des Termitidae, subdivisée en 4 sous-familles (SANDS 1972) : Macrotermitinae, Apicotermitinae, Termitinae et Nasutitermitinae.

Les progrès les plus récents de la systématique des termites ont été accomplis grâce à l'étude comparée de caractères anatomiques. En particulier, la structure et les productions cuticulaires du tube digestif des ouvriers se sont révélées d'un grand intérêt pour l'étude des Termitidae. Elles ont notamment permis la définition de la sous-famille des Apicotermitinae (GRASSÉ et NOIROT 1954) et la révision du complexe des genres africains dépourvus de soldat (SANDS 1972).

Etant donné le grand intérêt phylogénétique de certains organes de l'ouvrier associés à l'alimentation (mandibules, tube digestif), nous avons entrepris l'étude comparée de la structure et des productions cuticulaires d'un autre de ces organes : la face adorale du labre ou épipharynx. Nous présentons ici les premiers résultats de cette étude.

## MATERIEL ET METHODE

Nous avons examiné en microscopie photonique les ouvriers de 70 espèces appartenant à une soixantaine de genres et représentant les principales familles, sous-familles et lignées de termites. Pour cette observation les spécimens ont été fixés dans le liquide alcoolique de Bouin. Le labre de 1 à 4 ouvriers de chaque espèce a été disséqué, éventuellement coloré au carmin boracique, déshydraté puis inclus *in toto* entre lame et lamelle dans le baume de Canada; la face adorale (épipharynx) est tournée vers la lamelle.

Une vingtaine des espèces étudiées, appartenant à 18 genres différents ont été également préparées pour la microscopie électronique à balayage. Pour chacune de ces espèces 2 ouvriers ont été déshydratés par passage à la bombe à point critique. Leur labre a ensuite été disséqué, collé par la face aborale sur un porte-objet, métallisé par évaporation d'or puis observé au microscope ISI DS 130.

Dans la liste suivante des genres étudiés, les genres marqués d'une astérisque ont été examinés au M.E.B.

Mastotermitidae : *Mastotermes* \*

Kalotermitidae : *Kaloterмес* \*, *Neotermes*\*, *Cryptotermes*\*, *Glyptotermes*, *Postelectrotermes*

Termopsidae

Termopsinae : *Zootermopsis* \*

Stolotermitinae : *Stoloterмес*\*

Porotermitinae : *Porotermes*

Hodotermitidae : *Anacanthotermes*\*, *Microhodotermes*

Rhinotermitidae

Psamnotermitinae : *Psamnotermes*\*

Heterotermitinae : *Reticuliterмес*\*, *Heterotermes*

Coptotermitinae : *Coptotermes*\*

Rhinotermitinae : *Schedorhinotermes*\*

## Termitidae

Macrotermitinae : *Pseudacanthotermes*\*, *Acanthotermes*, *Protermes*, *Macrotermes*, *Bellicositermes*, *Odontotermes*\*, *Microtermes*, *Ancistrotermes*.

Apicotermitinae (1) : *Eburnitermes*, *Labidotermes*, *Allognathotermes*, *Jugositermes*, *Rostrotermes*\*

Apicotermitinae (2) : *Anoplotermes*, *Speculitermes*.

Termitinae (1) : *Thoracotermes*, *Crenetermes*, *Ophiotermes*, *Furculitermes*, *Cubitermes*\*, *Noditermes*, *Proboscitermes*, *Basidentitermes*, *Orthotermes*, *Amitermes*, *Cephalotermes*, *Microcerotermes*.

Termitinae (2) : *Termes*, *Tuberculitermes*, *Cavitermes*, *Neocaprithermes*, *Pericaprithermes*\*

Nasutitermitinae (1) : *Syntermes*\*, *Procornitermes*, *Cornitermes*, *Rhynchotermes*, *Nasutitermes*\*, *Constrictotermes*, *Leptomycotermes*.

Nasutitermitinae (2) : *Labiotermes*, *Armitermes*, *Eutermellus*, *Subulitermes*, *Postsubulitermes*, *Verrucositermes*.

## RESULTATS

La face épipharyngienne du labre des ouvriers montre un ensemble complexe d'aspérités cuticulaires non innervées à fonctions mécaniques, qui augmentent l'efficacité du labre dans le transport des aliments à l'intérieur de la cavité orale. Ces aspérités consistent principalement en épines sétiformes, parfois très longues, en écailles plates, trapues à modérément allongées et en tubercules. Entre ces productions cuticulaires sont également répartis des groupes de sensilles. On peut distinguer (à gauche et à droite) un groupe de cônes sensoriels antérieurs, un groupe d'écailles et un groupe de petites soies sensorielles latérales et enfin 2 groupes de cônes sensoriels postérieurs. La structure et la répartition précises de ces sensilles ne seront pas examinées ici.

L'épipharynx du soldat porte toujours des aspérités mécaniques beaucoup moins développées et moins nombreuses que celui de l'ouvrier. Il est parfois entièrement glabre.

*Distribution générale-Mastotermitidae*- La distribution générale des différenciations cuticulaires de l'épipharynx de l'ouvrier peut être présentée sur la base du genre *Mastotermes*. On distingue plusieurs zones concentriques (centrale, latérales, marginale) (fig. 1).

La zone centrale est large et arrondie. Vers le centre et l'avant elle est quasi glabre. Sur les côtés et vers l'arrière elle porte une "chevelure" de milliers d'épines dont la taille va croissant vers l'arrière de l'épipharynx. Par leur distribution et leur orientation ces épines forment un système complexe, asymétrique par rapport au plan sagittal du labre.

Les zones latérales gauche et droite consistent en deux bandes longitudinales étroites occupées chacune par une centaine de tubercules saillants et espacés. Vers l'avant, les bandes latérales se rétrécissent et se recourbent vers le plan sagittal; elles sont prolongées et réunies par un étroit sillon en arc de

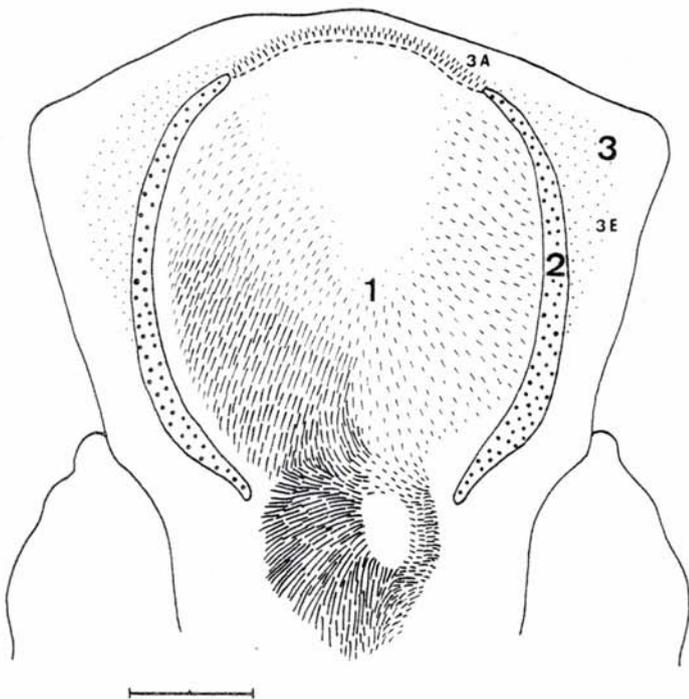


Fig. 1 - Ouvrier de *Mastotermes darwiniensis* : représentation schématique des principales zones de l'épipharynx. 1. Zone centrale. 2. Bandes latérales. 3. Zone marginale (3E. région externe, 3A. région apicale). Les divers types de différenciations cuticulaires ne sont que suggérés : ni leur forme ni leur nombre ne sont exactement figurés. Echelle : 200  $\mu$ m.

cercle qui longe le bord antérieur de l'épipharynx. Les bandes latérales et le sillon antérieur dessinent ensemble un fer à cheval. Le sillon antérieur contient quelques écailles en forme de crête.

La zone marginale borde l'épipharynx à l'extérieur des bandes latérales et à l'avant du sillon antérieur. Sur les côtés (région externe) elle ne porte que de très faibles aspérités. A l'avant (région apicale) elle forme la lèvre antérieure du sillon arqué et le borde de plusieurs rangées d'écailles.

*Autres familles* - Les aspérités mécaniques sont toujours très semblables au sein d'un même genre et sont relativement homogènes au sein d'un même groupe systématique. Des différences

plus ou moins nettes peuvent séparer les familles ou les sous-familles. Nous ne signalerons ici que les caractéristiques les plus marquantes des différents taxa, par référence à la morphologie de base décrite ci-dessus. Sauf mention contraire la région apicale porte un revêtement continu formé par des épines et par de nombreuses écailles.

*Kalotermitidae* - Les bandes latérales sont larges, occupant ensemble une aire égale à celle de la région centrale. Elles portent plusieurs centaines de petites écailles mousses peu espacées qui diminuent progressivement de taille vers l'extérieur et se poursuivent insensiblement par les écailles de la région externe : on n'y distingue pas de rangées de tubercules nettement différenciés.

*Termopsidae (Hodotermitidae exclus)* - Les bandes latérales sont très larges couvrant ensemble une aire supérieure à celle de la zone centrale. Elles portent une couverture continue et dense formée de plus d'un millier de petites écailles mousses.

*Hodotermitidae* - Les bandes latérales sont étroites et portent une centaine de tubercules surmontés d'une pointe mousse. Ces tubercules sont espacés et nettement distincts des différenciations cuticulaires avoisinantes.

*Rhinotermitidae* - Les bandes latérales sont étroites et portent des rangées de tubercules bien différenciés. Elles sont réunies à l'avant par un sillon en arc de cercle extrêmement net et bien marqué. Ce sillon contient des tubercules peu proéminents mais étirés en crête. Il est recouvert en grande partie par un toit formé d'un ensemble continu d'écailles imbriquées, implantées dans la région apicale et couchées vers l'arrière.

*Macrotermittinae* - Dans ce groupe systématique les bandes latérales sont également étroites et pourvues de tubercules bien différenciés. Le sillon antérieur est très marqué, continu et densément recouvert par des écailles lancéolées. Dans le sillon même, les tubercules en crête tendent à se réduire ou à disparaître.

*Nasutitermittinae, Apicotermitinae et Termitinae* - Dans ces 3 sous-familles les bandes latérales sont étroites et portent des tubercules bien différenciés. Les sillons gauche et droit sont bien marqués mais séparés l'un de l'autre. Ils sont en effet parallèles ou même divergents vers l'avant. Aux abords même des sillons la zone marginale est glabre, mais le sillon lui-même contient de grandes écailles en crête. Entre les sillons la région apicale médiane est lisse et glabre.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

*Mastotermes* présente des caractères épipharyngiens qui le rapprochent plus des *Rhinotermitidae* et des *Termitidae* que des autres "termes inférieurs". Les *Kalotermitidae* et surtout les *Termopsidae* présentent des bandes latérales plus larges et recouvertes d'une écaillage plus simple. Les *Hodotermitidae* (sensu GRASSÉ) qui présentent, comme *Mastotermes*, des bandes latérales étroites et tuberculées sont donc nettement différents des *Termopsidae*. Cette constatation apporte un argument supplémentaire à la

proposition de GRASSÉ (1949) de considérer les Hodotermitidae comme une famille distincte des Termopsidae.

Les Rhinotermitidae et les Termitidae possèdent en commun l'existence de bandes tuberculées étroites et de sillons antérieurs très marqués. Toutefois la structure du sillon et celle des différenciations voisines diffèrent nettement entre ces 2 familles. Aux sillons convergents, couverts d'écaillés et à la région apicale écaillée des Rhinotermitidae s'opposent, chez les Termitidae (Macrotermitinae exceptés), des sillons parallèles, non ou peu couverts d'écaillés (contenant eux-mêmes de grandes écaillés en crête) et une zone apicale glabre.

Pour ces caractères les Macrotermitinae sont plus proches des Rhinotermitidae que des Termitidae.

Sur la base de ces faits et en tenant compte des autres caractères des familles et sous-familles nous considérons que les 5 groupes suivants sont issus de façon indépendante des populations ancestrales de termites : (1) Mastotermitidae, (2) Kalo-termitidae, (3) Termopsidae, (4) Hodotermitidae, (5) Rhinotermitidae + Macrotermitinae + autres Termitidae. Cette proposition étend une hypothèse formulée par EMERSON (1975 p 26) mais non exploitée par cet auteur. Il nous paraît trop spéculatif de proposer des affinités plus précises entre certains de ces groupes.

En ce qui concerne les Macrotermitinae, les faits observés plaident pour l'élévation de cette sous-famille au rang de famille. Une allusion à cette possibilité a déjà été faite par GRASSÉ et NOIROT (1954 p 364). Nous nous proposons d'examiner encore d'autres genres pour nous assurer plus complètement du bien-fondé de cette proposition. Nous publierons ailleurs l'ensemble des résultats accompagnés des documents micrographiques sur lesquels nos études sont basées. A cette occasion nous ferons de façon formelle les propositions taxonomiques éventuelles découlant de nos conclusions.

#### REFERENCES

- EMERSON, A.E., 1955. - Geographical origins and dispersions of termite genera. *Fieldiana, Zool.*, 37, 465-521.
- EMERSON, A.E., 1965. - A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossile genus from Brazil. *Ann. Museum Novitates*, 2236, 1-46.
- EMERSON, A.E., 1975. - The termite family Serritermitidae (Isoptera). *Ann. Mus. Novitates*, 2570, 1-31.
- GRASSÉ, P.-P., 1949. - Ordre des isoptères ou termites. *Traité de Zoologie* publié sous la direction de P.-P. GRASSÉ, 9, 408-544, Masson édit., Paris.
- GRASSÉ, P.-P., NOIROT, Ch., 1954. - *Apicotermes arquieri* (Isoptères), ses constructions, sa biologie. Considérations générales sur la sous-famille des Apicotermitinae nov. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (11), 10, 345-388.

- HOLMGREN, N., 1911. - Termitenstudien II. *Kungl. Sv. Vetenskap-  
akad. Handl.* 46, (6), 1-88.
- HOLMGREN, N., 1912. - Termitenstudien III. *Kungl. Sv. Vetenskap-  
akad. Handl.*, 48, (4), 1-166.
- QUENNEDEY, A., DELIGNE, J., 1975. - L'arme frontale des soldats  
de termites. I. Rhinotermitidae. *Insectes sociaux*,  
22, 243-267.
- SANDS, W.A., 1972. - The soldierless termites of Africa (Isoptera:  
Termitidae). *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.)  
Entomology*, Suppl. 18, 1-244.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 43-44 (1985)

STRUTURES DIGESTIVES ET REGIMES ALIMENTAIRES DES TERMITES  
(Isoptera)  
par  
Daniel LEBRUN

Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes sociaux  
Université de Nantes  
2 rue de la Houssinière  
F. 44072 Nantes Cedex

**Résumé** : Le gésier des Termites français qui mangent du bois dur : *Kaloterme flavicollis*, *Reticulitermes santonensis*, *R. lucifugus* a une armature chitineuse typique avec dents et pulvilli importants. Chez *Syntermes grandis*, termite fourrageur et *Cornitermes pugnax*, mangeur de bois plus ou moins altéré, le gésier a des pièces bien développées mais les dents manquent et les pulvilli sont moins développés. Chez *Thoracotermes* sp., termite humivore, l'armature du gésier est faible et seulement les pulvilli sont présents. Ce travail montre les relations entre les structures du gésier et le régime alimentaire.

**Mots-clés** : Termites, *Kaloterme*, *Reticuliterme*, *Nasutiterme*, *Syntermes*, *Corniterme*, *Thoracotermes*, gésier, régime alimentaire.

**Summary** : The gizzard of french Termites which eat hard wood : *Kaloterme flavicollis*, *Reticuliterme santonensis*, *R. lucifugus* has a typical chitinous armature with teeth and important pulvilli. In foraging Termite, *Syntermes grandis* and in *Corniterme pugnax*, which eats wood more or less altered, the gizzard has well developed pieces but the teeth are missing and the pulvilli are comparatively less developed. In humivore termite, *Thoracotermes* sp., the gizzard armature is weak and only small pulvilli are present. This work shows the relation between gizzard structures and food.

**Key-words** : Termites, *Kaloterme*, *Reticuliterme*, *Nasutiterme*, *Syntermes*, *Corniterme*, *Thoracotermes*, gizzard, structures and food.

Le gésier des espèces françaises de Termites *Kaloterme flavicollis*, *Reticuliterme santonensis*, *Reticuliterme lucifugus* a été décrit dans une précédente publication (1) d'après les données de la Microscopie électronique à balayage. Cet organe présente chez tous les Isoptères une grande uniformité de structure (2). Il est constitué d'un cercle de 48 pièces formant six séries répétitives de quatre types d'éléments présentant l'alternance I, IV, III, IV, II, IV, III, IV. Les éléments IV forment des lames minces, frangées de digitations, bordant les autres pièces chitinisées (pièces principales) en forme de plaques subrectangulaires (éléments I et II) ou de languettes (III). Aux éléments I et II sont associés des processus odontiformes et des renflements ovoïdes, peu consistants, ou pulvilli. Bien que cette organisation de base persiste généralement, de notables variations s'observent dans les divers groupes de Termites. Le gésier des espèces françaises de Termites, qui se nourrissent de bois fortement ligneux, parfaitement sain parfois (3), comprend un ensemble de pièces I, II, III bien individualisées dont certaines (éléments I et II) portent des

processus saillants odontiformes ainsi que des pulvilli très développés, notamment sur les éléments I et qui oblitèrent largement la lumière de l'organe. Les processus odontiformes forment des dents typiques chez le Terme mangeur de bois très dur, *Kaloterms flavicollis*. Les pulvilli sont très développés, notamment sur les éléments I chez les 3 espèces françaises. Le gésier des ouvriers et soldats d'un *Nasutiterms lignivore* du Congo possède l'armature typique rencontrée chez les Termites français. La forme des divers éléments (I, II, III, IV) est comparable, les pulvilli des éléments I sont également bien développés. Cependant, les processus odontiformes sont absents ou peu perceptibles. Autre espèce étudiée, *Syntermes grandis*, terme fourrageur de Guyane, possède un gésier dont l'armature bien chitinisée présente une organisation typique. Cependant, l'aspect des pièces I et II s'uniformise, les dents sont totalement absentes et les pulvilli ont une importance moindre. Un gésier typique mais avec des pulvilli régressés s'observe également chez *Cornitermes pugnax* de Guyane récolté sur bois légèrement dégradé. Chez le Terme humivore *Thoracotermes* sp. du Congo, la régression du gésier s'accroît ; l'armature cuticulaire a pratiquement disparu, seule subsiste une couronne de pulvilli peu développés. Ces premières observations en MEB mettent en lumière les relations entre les structures digestives et les régimes alimentaires des Termites.

#### Références

- (1) LEBRUN D., LEQUET A., 1983. — Etude ultrastructurale en Microscopie électronique à balayage du gésier ou proventricule des espèces françaises de Termites. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest Fr.* 5, 1-11.
- (2) NOIROT C., NOIROT-TIMOTHEE C., 1969. — The digestive system. *Biology of Termites*, I, Academic Press, New York and London, 49-88.
- (3) GRASSE P.-P., 1982. — *Termitologia*, I, Masson, Paris.

**Remerciements** : Nous exprimons notre gratitude à Madame E. SILLAM (Université de Créteil) et M.P. LEFEUVE (C.T.F.T. Guyane) qui nous ont permis d'étudier les espèces non européennes.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 45-55 (1985)

RECHERCHES SUR L'EVOLUTION DES FOURMIS  
MOISSONNEUSES (Hymenoptera, Formicidae)

par  
Francis BERNARD

Professeur honoraire,  
35 av. Ratti, F-006000 NICE

Résumé : Des mesures de proportions biométriques sur le corps la tête et les antennes ont contribué à préciser la systématique et l'évolution de 44 Messor sur les 72 espèces connues, et de 2 Cratomyrmex sur les 5 espèces décrites, toutes africaines. Les Messor proviennent des steppes à l'Ouest de l'Himalaya et 8 espèces de cette région, données par le Professeur ARNOLDI, à Moscou, furent mesurées. Après elles, ce sont les Messor du Moyen-Orient et du Sahara qui se montrent les plus primitifs. Les formes les plus évoluées se trouvent dans l'Atlas maghrébin, chaîne dont proviennent les 4 espèces les plus banales en Europe occidentale. La plupart des Messor sont silicicoles, mais le seul originaire d'Europe (Alpes calcaires) est M. rufitarsis, qui a son optimum dans les argiles et les tufs, souvent en forêts. Il est curieux que ses graines ne germent pas dans ces terrains, pouvant retenir beaucoup d'eau.

Summary : Biometrical proportions of head, body and antennae have contributed to systematics and evolution of 44 species of Messor and 2 of Cratomyrmex. The Messor proceeds from central Asia (western steppes of Himalaya) and 8 species of that region, given by Professor ARNOLDI of Moscow, have been measured. After them, the forms of Middle-Orient and Sahara are the most primitive. The most evaluated are in the maghrebin Atlas, from which come the Messor common in western Europe.

The majority of Messor are silicicolous, but the only species originating from Europe (M. rufitarsis), probably born in calcareous Alps has its optimum in clays and tufts : it is curious that its seeds do not germinate in such grounds, retaining often much water.

#### 1°) Introduction, matériel étudié

Les Messor, fourmis de la fable, peuvent en régions sèches accumuler des hectolitres de graines dans leurs terriers. Une enquête du gouvernement de l'Algérie (1936) prouve que près du tiers des Céréales et Légumineuses des cultures passent dans leurs nids, au moins sur les Hauts Plateaux.

La systématique des Messor reste délicate, car les espèces sont nombreuses (72 déjà décrites), très voisines les unes des autres, et leurs sexués sont rares dans les collections : femelles connues seulement pour le tiers des espèces, et mâles pour le cinquième. Cela tient à ce que les graines ne sont abondantes qu'à la fin de l'été, pour nourrir les grosses larves de sexués, et ceux-ci essaient surtout en Octobre, mois où peu d'entomologistes récoltent.

Notre étude sera limitée à l'Ancien monde, car les Messor n'existent pas en Amérique, où les trois genres moissonneurs en sont assez distincts.

Les types les plus primitifs étant d'Asie centrale, ce travail n'aurait pu être achevé sans l'aide des myrmécologues soviétiques, dont nous avons bénéficié lors de deux Congrès à Moscou (1966 et 1968). Là, le Professeur K.V. ARNOLDI m'a montré sa vaste collection de Fourmis, puis en échange d'espèces sahariennes, m'a donné 8 espèces asiatiques, notamment le petit M. lamellicornis, jaune d'or, rareté du désert de Karakorum, qui semble, de loin, la forme la plus primitive dans mes mesures.

De Pologne, B. PISARSKI m'a envoyé deux autres Messor d'Asie Centrale, mais n'a pu me donner le très archaïque M. aphaeno-

gasteroïdes, trouvé par lui en Afghanistan (Jardins de Pagmen). Son ouvrière pourrait être un Aphaenogaster, mais la grosse reine est un Messor, car les Aphaenogaster ont tous des femelles grêles et maigres. Rappelons à ce propos que les Aphaenogaster récoltent parfois des fleurs : habitude constante pour A. gemella Roger, accumulant des fleurs variées, et occasionnelle pour A. senilis, de Catalogne, qui amasse souvent des pétales de Cistes. Ces coutumes florivores ont sans doute passé à la récolte des graines, en tous cas les Messor faisaient autrefois partie du genre Aphaenogaster, où FINZI les plaçait encore en 1930.

Après les steppes asiatiques, c'est l'Atlas nord-africain qui est le plus riche en Messor. 11 espèces ont été mesurées, dont 3 décrites par nous.

Le Moyen-Orient possède 3 formes spéciales, dont M. sultanus, commun à Chypre et au Liban et M. rufotestaceus, le plus petit des Messor, rareté de Syrie et du Sahara, un des plus primitifs à divers égards.

Enfin, les Messor ne sont pas les seules fourmis moissonneuses occidentales : ils appartiennent à la tribu des Pheidolini, mais celle des Myrmicini contient les 5 Cratomyrmex, de toute l'Afrique. C. arenarius (Fab.) est commun en Algérie steppique, où ses nids peuvent atteindre 50 mètres de long. J'ai constaté dans les oasis que cette grosse Fourmi accumule des noyaux de dattes coupés en deux, ce qui est à l'éloge de ses vigoureuses mandibules !.

Grâce au Professeur GHABBOUR, du Caire, j'ai reçu 150 ouvrières du Cratomyrmex niloticus (Sant.), récoltées par des étudiants près d'Alexandrie. Biométriquement, il diffère très peu de C. arenarius.

Donc, sur 2 Cratomyrmex et 44 Messor, nous avons mesuré le corps, la tête et les antennes. La massue antennaire de 4 articles varie pas mal selon les espèces, et est toujours plus longue chez les formes d'Asie Centrale. On va étudier d'abord

l'évolution biométrique chez les reines et les femelles, puis l'évolution écologique, en fonction des terrains et des végétaux.

## 2°) Evolution céphalique et biogéographique (fig. 1).

Nous avons calculé le volume céphalique, qui peut atteindre  $72 \text{ mm}^3$  pour les deux Cratomyrmex et seulement 3 à  $4 \text{ mm}^3$  pour les plus petits Messor. On a calculé aussi la surface d'une mandibule, assez triangulaire, en la rapportant au volume de la tête. Ce dernier étant proportionnel au volume des muscles masticateurs, ce rapport donne une idée de la force exercée sur les mandibules. Il varie de 25 à 37 en Asie Centrale, atteignant au Maghreb plus de 40 chez Cratomyrmex arenarius : rien d'étonnant dès lors à ce qu'il puisse couper des noyaux de dattes...

Les géants des moissonneuses sont les Messor de l'ancien "groupe céphalotes" d'Emery. Ils mesurent 15 à 23 mm, tandis qu'aucun autre Messor ne dépasse 13 mm et surtout leur tête est sphérique, et non carrée, avec yeux et antennes très grands. Je propose de créer pour eux un autre genre : Sphaeromessor, localisé avec deux espèces (cephalotes Em. et plinii Sant.) dans le Rift d'Afrique orientale, où je les ai en vain cherchés durant un voyage au Kenya.

La figure 1 donne les moyennes (taille et surface céphalique dorsale) pour les principales régions habitées. Elle met aussi en place Aphaenogaster gibbosa, voisin des asiatiques évolués, pour montrer que sa surface céphalique est aussi grande que celle de certains Messor de même taille. On voit combien les deux espèces du Moyen-Orient et les trois du Sahara s'écartent des autres par leur tête bien plus petite. 4 espèces de France viennent d'Afrique du Nord, mais leurs têtes sont moins dilatées que celles des 5 autres formes de l'Atlas.

M. semirufus André est le principal Messor de Corse, où barbara est rare. Il a dû être amené autrefois depuis la Grèce, où

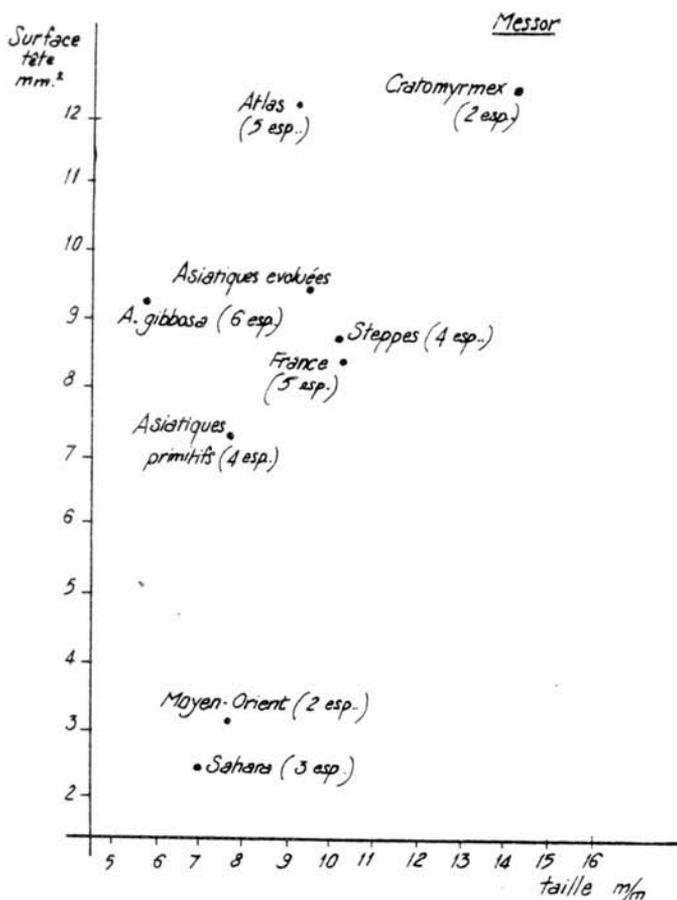


Figure 1 : Schéma biométrique des moyennes de Messor en 6 régions. Les asiatiques primitifs (4 espèces mesurées), et les asiatiques évolués (6) sont tous des steppes à l'Ouest de l'Himalaya, sauf *M. himalayanus*, de cette montagne même. Les nombres d'espèces mesurées sont indiqués pour chaque région. Remarquer la forte évolution des Messor de l'Atlas maghrébin.

il abonde. PISARSKI et moi l'ont pris dans deux nids volumineux en face du Parthénon.

Une section spéciale devrait être créée pour le curieux M. postpetiolatus Sant. des côtes atlantiques chaudes, connu de Mogador (Maroc sud) et du Sénégal. La seule espèce largement tropicale africaine est M. galla Em. très voisin de barbara par ses proportions, et comme ce dernier, commun dans les cultures.

### 3°) Evolution des femelles

17 espèces ont pu être mesurées, dont 14 étaient ailées et 3 étaient des reines fécondes. Il semble n'y avoir généralement qu'une reine par nid, au plus deux ou trois, tandis que la plupart des Myrmicinae ont des reines nombreuses (5 à 20 par société).

Le volume du gastre a été calculé. Il varie de  $55 \text{ mm}^3$  (M. structor) à  $306$  chez la reine de M. aegyptiaca Em., commun en Tunisie et dans les oasis algériennes. Les Messor les plus communs (aussi sans doute les plus féconds) n'ont pas en général de gastre femelle plus gros :

Son volume moyen pour 4 espèces très banales :  $196 \text{ mm}^3$  ;

Son volume moyen pour 7 formes assez communes :  $176 \text{ mm}^3$  ;

Son volume moyen pour 6 espèces plutôt rares (comme M. bernardi de l'Atlas, M. semoni des régions côtières algériennes, M. denticulatus d'Asie) :  $182 \text{ mm}^3$ .

Donc pratiquement, pas de relation entre le gastre femelle et le succès de l'espèce dans la concurrence vitale, qui doit être surtout dû à l'adaptativité au milieu, facteur écologique. Les milieux optima vont être indiqués plus loin.

### 4°) Evolution des organes sensoriels (fig. 2)

Le graphique porte, en abscisse, le nombre de facettes de l'oeil chez une ♀ major, en ordonnée, pour l'antenne, le rapport de surface massue/funicule grêle. L'importance de la massue (publications citées dans la bibliographie) doit être capitale dans la concurrence, les Messor très communs ayant des

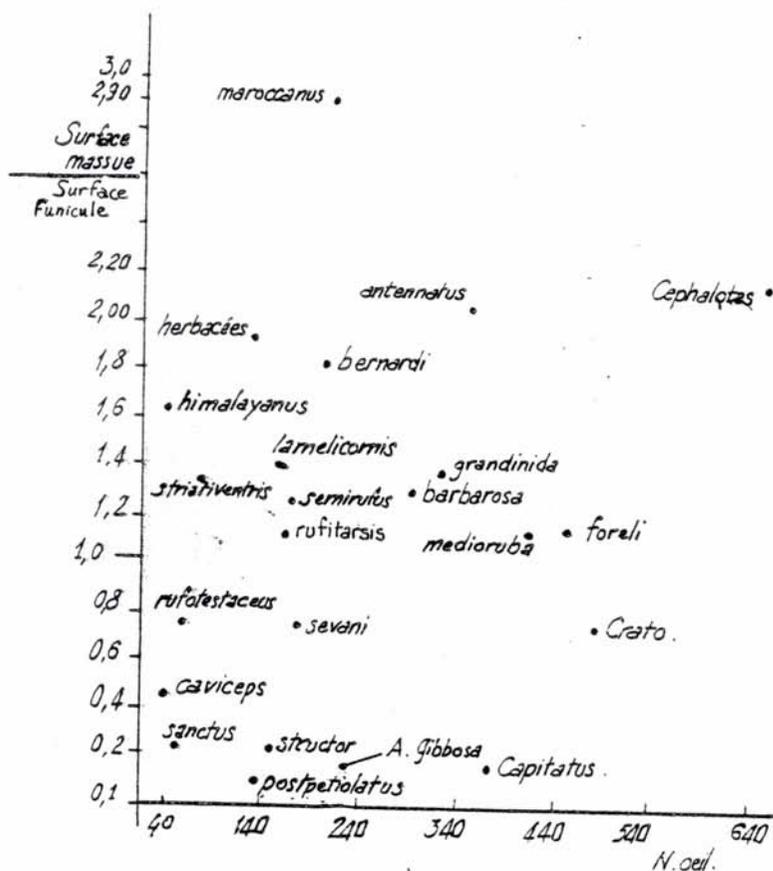


Figure 2 : Dimensions des organes sensoriels chez 2 *Cratomyrme* (*C. arenarius*, à cet égard, est très voisin de *C. niloticus*), 18 *Messor*, et *Aphaenogaster gibbosa*. En abscisse : nombre moyen de facettes de l'œil chez les ♂ major. En ordonnée : surface de la massue antennaire, rapportée à celle de la partie grêle du funicule. Ce rapport est de loin le plus élevé chez *M. maroccana* (Em.), Fourmi commune au NW du Maroc, et le plus bas chez quelques espèces de France et du Sahara.

massues relativement grandes, et toutes les formes rares ou localisées de petites massues.

Pour l'antenne, M. maroccana (Em.) se place le plus haut. Or, c'est une fourmi dominante, mais localisée, très commune dans son domaine, qui est la zone côtière du Maroc, surtout près de Rabat et de Kenitra. M. antennatus, Insecte jaune d'or du haut Atlas, est peut être aussi dominant dans sa région. Mais il y a exception à la règle des massues pour M. barbara, très commun, et surtout M. capitatus qui ne domine nulle part mais est très répandu. M. himalayanus est peut-être dominant dans les monts Altaï mais on n'en sait rien.

Quant à l'oeil, il ne dépasse nettement 500 facettes que dans le "groupe" cephalotes, mais ce sont aussi les géants du genre. Il est relativement petit (40 à 230 facettes) chez les formes de haute montagne, comme himalayanus, berbericus et bernardi, mais avec exception pour M. antennatus de l'Atlas marocain. Notons qu'en haute altitude l'intensité solaire est 3 ou 4 fois plus grande qu'en plaine : un oeil plus petit peut suffire. Mais l'oeil est moins intéressant que l'antenne : les Fourmis s'en servent bien moins, et il varie beaucoup selon les races géographiques.

##### 5°) Evolution écologique (Tableau I)

Nous avons compté les plantes dans des carrés de 100 m<sup>2</sup> et déterminé les roches, cela dans 1100 stations du Sud de la France, 220 du Maghreb arrosé et 105 au Sahara. Voici les résultats les plus nets : Le seul Messor certainement halophile est M. grandinida (Santschi), qui, en Algérie, n'existe que sur terrains salés : sur le "Rocher de Sel" de Djelfa, qui est un bloc de gypse, et surtout à Berrouaghia (100 km au sud d'Alger), et près du barrage du Chéelif (sud oranais), où le sol contient beaucoup de chlorures et sulfates. Là, il a de vastes et nombreuses fourmilières. Cette écologie est inattendue, car après les pluies, les sels retiennent de l'eau et le terrain

reste longtemps humide, chose nuisible à la conservation des graines. M. grandinida est le seul des 23 Messor nord-africains avantageé par les terrains salés. La Fourmi la plus halophile au Sahara est Acantholepis frauenfeldi Mayr., que nous avons trouvée abondante sous les épaisses couches de sels triasiques (sulfates et carbonates) du Fezzân (sud libyen) lors de la mission française de 1944.

Grâce à 270 stations sur calcaires et 410 sur roches siliceuses, on peut établir un rapport "Ca/Si" qui varie de 0,1 (Messor barbara) à 23,5 (le calcicole extrême Aphaenogaster gibbosa). Les calcicoles moyens, comme M. rufitarsis ont Ca/Si entre 2 et 7. Mais rufitarsis abonde aussi dans argiles et tufs, terrains retenant de l'eau : on se demande comment les graines de ce Messor ne germent pas dans des milieux aussi humides. Cependant, rappelons ici les belles observations du zoologiste Franz DOFLEIN, faites en 1917, quand il était mobilisé en Macédoine.

Avant d'y introduire des graines, les Messor tapissent leur terrier d'une sécrétion anale blanchâtre, très imperméable. Elle ne résiste toutefois pas à des pluies torrentielles : à Fréjus, j'ai vu les M. barbara sortir leurs provisions puis les faire sécher au soleil. Leurs graines étaient déjà dépecées, et c'est une poussière brunâtre qui séchait.

Les Messor amassent toutes sortes de graines, même de plantes toxiques pour nous : Umbellifères et Aristoloches. Quand ils ont le choix, ils préfèrent les Légumineuses. Au Sahara, M. foreli ne récolte guère que sur ces plantes, et peut grimper sur les arbres (chose rare dans les Messor) pour cueillir des graines ou des gousses d'Acacias épineux. A Saint Raphaël et à Rabat (1970), M. barbara a été vu trainant des épais épis entiers de Trifolium stellatum, trèfle où il est difficile de prendre les graines une à une, à cause de ses calices épineux. Finalement, les Messor sont, en majorité, moins spécialisés écologiquement que les autres Fourmis : beaucoup habitent des

terrains variés, tandis que, par exemple, les Cataglyphis et les Aphaenogaster ont des préférences strictes.

Tableau I : Ecologie de 13 moissonneuses communes

Ca/Si est le rapport entre la moyenne de l'espèce (% des nids) sur calcaires, et sa moyenne sur roches silicieuses. n/b : rapport entre la moyenne en lieux sans arbres et la moyenne en forêts. L : nombre optimum de plantes ligneuses basses (Genêts, Cistes, Bruyères etc ...) sur 100 m<sup>2</sup> dans les stations de l'espèce. H : optimum d'herbacées sur 100 m<sup>2</sup>. % nu : % du terrain, sur 100 m<sup>2</sup>, dépourvu de plantes, dans les meilleures stations de l'espèce.

	Ca/Si	n/b	L.	H.	% nu.
Cratomyrmex arenarius (Fab.)	0,1	0,4	98	280	40 %
Messor berbericus Bernard	3,5	0,1	29	1130	5 %
Messor striativentris André	0,9	4,0	200	700	20 %
Messor structor Latreille	0,6	12,0	150	900	15 %
Messor rufitarsis (Fab.)	5,7	0,28	220	165	30 %
Messor barbara Latreille	0,1	7,5	40	760	5 %
Messor capitatus (Fab.)	0,6	4,8	187	500	40 %
Messor minor (Latreille)	0,75	1,3	47	1000	30 %
Messor sanctus Forel	0,2	30,0	22	260	50 %
Messor grandinida (Sant.) lieux salés	0,5	40,0	75	250	60 %
Messor maroccana (Emery)	0,2	0,5	0	500	12 %
Messor mediorubra Forel	0,6	5,0	7	600	30 %
Messor foreli (Sant.)	1,08	15,0	100	65	55 %

Bibliographie

- BARONI-URBANI C., 1971 - Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. Mem. Soc. entom. ital., 50, 1-287.
- BERNARD F., 1954 - Fourmis moissonneuses nouvelles ou peu connues des montagnes d'Algérie. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord, 45, 354-365.
- 1968 - Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen. 3. Les fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Paris, Masson, 411 p., 435 fig.
- 1971 - Comportement de la Fourmi Messor barbara pour la récolte des graines de Trifolium stellatum. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord, 62, 15-20.
- 1983 - Les Fourmis et leur milieu en France Méditerranéenne. Ed. Lechevalier, Paris, 149 p., 40 fig., 17 tableaux.
- FINZI B., 1930 - Contributo alla studie degli Aphaenogaster paleartici. Boll. Soc. Entom. ital., 62, 151-166.
- GHILAROV M.S. et ARNOLDI K.V., 1969 - Steppe elements in the soil Arthropod Fauna of NW Causasus mountains. Mem. Soc. entom. ital., 48, 103-112.
- KUSNETZOV-UGAMSKIJ H.H., 1927 - Nouvelles formes de Messor (en russe). Trav. Asie centrale, série VIII, Zoologie, 1-28.
- PISARSKI B., 1967 - Fourmis d'Afghanistan. Ann. Zoologici, Polska Akademia Nauk, 24, 325-425.
- PICKLES W., 1944 - Territories and inter-relations of two Ants of the genus Messor in Algeria. Journ. of Animal Ecology, 13, 128-129.
- RUZSKY M.V., 1905 (en russe) - Fourmis de Russie. Trudy Obs. Esl. Kazan Universiti, 38, p. 1-800, 176 fig.
- SANTSCHI F., 1920 - Formicides africains et américains nouveaux. Ann. Soc. Ent. Fr., 88, 341-390.
- 1923 - Messor et autres fourmis paléartiques. Rev. suisse de Zool., 30, 317-336.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 57-63 (1985)

**THE NEST MATERIAL OF STENOGASTRINAE (Hymenoptera Vespidae) AND ITS EFFECT ON THE EVOLUTION OF SOCIAL BEHAVIOUR AND NEST DESIGN**

par **Michael HANSELL**

Department of Zoology      University of Glasgow  
Glasgow, G12 800            Scotland, U.K.

**Titre:** Les matériaux employés dans la construction des guêpiers de Stenogastrinae (Vespidae) et les effets de ces matériaux sur l'évolution du comportement social et sur la structure des nids.

**Resumé:** L'organisation sociale des Stenogastrinae démontre une certaine uniformité, cependant, la structure des nids dans la sous-famille est très variée. Le niveau modeste de l'organisation sociale démontrée par ces guêpes peut être du au manque des matériaux nécessaires pour la construction de grands nids. Polistinae et Vespinae construisent des rayons suspendus d'une tige fine faite de papier dur et fibreux. Cette structure de rayons suspendus a évolué apparemment à cause de la prédation par les fourmis, mais là où les circonstances ont, par la suite, favorisé une évolution sociale plus développée, les matériaux convenaient déjà à la construction de nids plus grands. Dans la construction des nids de Stenogastrinae les cellules sont attachées directement au substrat, ce qui provient probablement de la mauvaise qualité du papier ou de la lourdeur de la boue dont il s'agit dans leur construction. De tels matériaux ne convenaient pas non plus à la construction de nids plus grands, tels qu'il faudrait pour abriter des colonies sociales plus évoluées.

**Mots-cles:** Stenogastrinae, matériaux des nids, évolution social

**Summary:** The social organisation of the Stenogastrinae is rather uniform while the design of their nests is very varied. The modest level of social organisation shown by them may be the result of a failure to evolve a building material suitable for constructing large nests. Polistinae and Vespinae build combs suspended from a fine stalk of tough, fibrous paper. This design apparently evolved as a response to ant predation but, where circumstances then favoured further social evolution, the nest material was already suitable for building large structures. The nests of Stenogastrinae are built with the cells attached directly to the substrate, probably the result of the poor quality paper or heavy mud from which they are built; such materials are also unsuitable for the construction of larger nests to house advanced social colonies.

**Key-words:** Stenogastrinae, nest material, social evolution.

## INTRODUCTION

The lives of many species of Hymenoptera is dependent upon the construction of a prepared nest, initially to protect the brood but, in the more social species, the whole colony. It follows from this that living in large colonies must depend upon an ability to build large nests.

Among the Hymenoptera, only the bees and vespoid wasps provide both solitary and highly social species, plus a full range of intermediates. These also provide at least circumstantial support for the notion that either evolutionary changes in the choice of building material or in nest architecture have significantly contributed towards social evolution (Hansell, 1984 a, b). Among the vespoid wasps it seems that the evolution of chewed up vegetation (paper) nests rather than mud nests or burrows has facilitated the construction of large nests and so contributed to the evolution of advanced social behaviour.

This argument is based upon two assumptions. Firstly that construction with paper is energetically more efficient than burrowing or mud building thereby allowing a greater direction of energy towards reproduction in females. This would enhance the probability of overlap of generations, which is an important step towards social living. Secondly that paper is structurally more suitable for the building of large nests, thereby facilitating evolution towards advanced eusociality. These assumptions, though plausible, lack detailed evidence to support them. There is an additional complication. Stenogastrinae in spite of having many species which build nests of macerated vegetation fragments, never the less have a very modest level of social development when compared with the Polistinae and Vespinae, rarely exceeding seven adult females per nest. The Stenogastrinae therefore appear at first glance to contradict the theory that paper has had a significant influence upon vespine social evolution; however, a superficial glance at stenogastrine paper suggests that it is very fragile compared with that of the Polistinae and Vespinae. So the economic advantages of paper nests may have aided in the evolution of social life of this vespoid subfamily but that unsuitability of stenogastrine paper for building large nests may have inhibited further social evolution (Hansell 1984 a, b). The research reported here is a first step in trying to confirm features of the nest building of the Stenogastrinae which support this theory.

## METHODS AND RESULTS

**Tensile strength of materials**

Pieces of cell wall 6 - 8mm long by 4 - 5mm wide were cut from a nest with microscissors. The cells chosen were larval cells with no evidence of previously having contained pupae; this was to ensure that their inner walls were free from any larval silk or

secretion produced by larvae prior to pupation. The long axis of the piece was parallel to the long axis of the cell. One of the short ends of the piece was then pressed gently into a drop of rapid drying Araldite placed on a rectangle of 35mm camera film which was slightly wider than the piece of nest. The other end of the piece of nest was attached in the same way to another piece of film. The test piece of nest material was inspected microscopically to ensure that it was not cracked nor had any threads of Araldite lying across it. If accepted, the piece was then suspended vertically from a hook passed through a hole in one of the pieces of film. Another hook was then passed through a hole in the lower piece of film. The upper hook hung by a fine wire from a transducer linked to a pen recorder whose deflection measured the tension on the test piece. The lower hook was connected by a fine wire to a vertically positioned micro-manipulator by means of which increasing tension could be applied until the piece of nest material failed (Fig.1).

Twelve pieces of Eustenogaster calyptodoma nest material from six separate nests and 12 pieces of Polistes exclamans nest material taken from four nests were tested to destruction. The break was always sudden and clean across the material. After destruction of the piece, one of the broken surfaces was examined under a dissecting microscope and its length and thickness measured to the nearest  $0.01\text{-mm}$ . From these measurements, the cross sectional area of the piece was calculated. The median breaking stress for E. calyptodoma was  $13.05\text{ gm/mm}^2$ , and for Polistes exclamans  $69.24\text{ gm/mm}^2$ ,  $p = 0.0006$  for two tails in a Mann Whitney U test.

### SEM of nest materials

Scanning electron micrographs taken from E. calyptodoma and P. exclamans nest material (Fig.1) show that the material of the stenogastrine species is composed of shattered plant cell fragments, possibly from rotted wood, while that of the polistine species is typically composed of largely intact elongate woody stem cells.

### Cell weight plotted against internal cell volume

The volumes of larval cells of six wasp species was calculated by filling fully developed larval cells with mercury and then calculating the cell volume by dividing by the SG of mercury. The weights of the material required to build a single cell were obtained by cutting out of the nest the same cells as those the volumes of which had been measured. Each cell was then carefully trimmed to ensure that it did not contain any projecting parts that were not wholly its own or shared with a cell neighbour. This material was dried in a desiccator for 24 hours and then weighed. Using larval cells which did not previously contain pupae ensured that no pieces of meconium or cocoon material were present.

Cells from the nests of each of the six following species were removed, dried and weighed: The stenogastrine species, Parischnogaster mellyi (five cells from four nests), Holischnogaster gracilipes (five cells from four nests), Eustenogaster calyptodoma (five cells from four nests) and Liostenogaster flavolineata (six cells from four nests); the polistine wasp Polistes excalmans (five cells from two nests), and the vespine species Dolichovespula sylvestris (five cells from one nest). Fig. 2 shows the weights of these cells plotted against their internal volume.

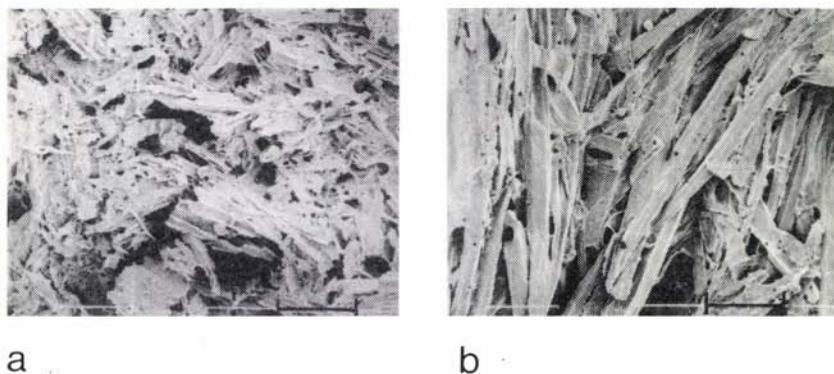


Figure 1: SEM of the nest material of a) E. calyptodoma and b) P. excalmans at the same magnification. (Each black bar = 100  $\mu$ m)

Figure 1: Micrographie de matériaux utilisés dans une cellule de nid de a) E. calyptodoma and b) P. excalmans au même grossissement. (chaque trait noir = 100  $\mu$ m)

Treating the paper building stenogastrinae (P. mellyi, H. gracilipes and E. calyptodoma) as one group, and the Polistinae and Vespinae as another, an analysis of covariance showed a highly significant difference in the slopes of the lines of the two groups ( $F = 20.84$ ,  $P < 0.001$ ). The points for L. flavolineata cells are not shown in Fig.2 because, being of mud, they are not appropriate to either of the two groups shown, but the mean volume of the six L. flavolineata mud cells was 0.3014 ml (i.e. comparable in size to those of E. calyptodoma) but their mean cell weight was a massive 522.2 mg.

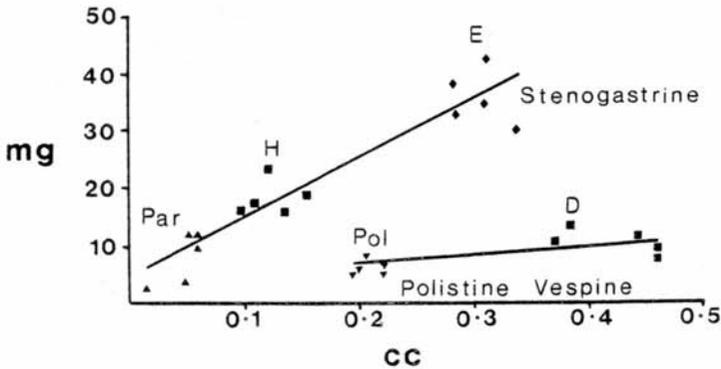


Figure 2: The regression line of the weight of nest cells against their volume for three stenogastrine species, Parischnogaster mellyi (Par), Holischnogaster gracilipes (H) and E. calyptodoma (E), and for two species, one polistine and one vespine, Polistes exclamans (Pol), and Dolichovespula sylvestris (D)

Figure 2: La ligne régressive transcant le poids des cellules de nids comparé à leur volume dans le cas de trois espèces de Stenogastrinae Parischnogaster mellyi (Par), Holischnogaster gracilipes (H) and E. calyptodoma (E), et de deux espèces, l'une Polistinae l'autre Vespinae, Polistes exclamans (Pol) and Dolichovespula sylvestris (D)

#### DISCUSSION

The results shown here demonstrate that the nest material of a paper-building stenogastrine wasp species is significantly weaker than that of a polistine species. The basis of this difference in strength can be appreciated from the electron microscope examination of the cells. The material of P. exclamans was intact woody fibres while that of E. calyptodoma was of smaller crumblike fragments of vegetation. Under the light microscope it can be seen that in the cells of P. exclamans, the orientation of the plant fibres is predominantly around the circumference of the cell. This suggests that, had the stress been applied in the direction of

difference in breaking stress between material of the two species would have been even greater.

The ability of a polistine species to rasp plant cells from apparently sound woody stems suggests that the mandibles of Polistinae are well developed relative to their overall size when compared with those of Stenogastrinae. Some Stenogastrinae do certainly take very tiny prey items. Metischnogaster (Stenogaster) cilipennis are known to take minute flying insects from the webs of spiders (Pagden, 1962) but generally it is rather difficult to determine the nature of stenogastrine prey, since prey capture is only rarely observed and the arthropod prey are brought to the nest in a finely fragmented form.

Differences in the strength of materials between stenogastrinae and polistinae may also be affected by the amount and quality of the salivary matrix contributed by the wasps as they masticate the material. The nest material of P.exclamans certainly appears to have more matrix in it than that of E.calyptodoma. In some polistinae, the salivary secretion undoubtedly performs the major structural role in parts of the nest. Vecht (1972) describes the nest of Ropalidia opifex as having an envelope which is translucent and "polythene-like", apparently composed entirely or almost entirely of salivary secretion. A very similar type of nest envelope is reported for Pseudochartergus fuscatus (Jeanne, 1976). In Mischocyttarus drewseni the initial comb hangs on a long petiole made of vegetation pulp but, as the comb grows, the petiole is strengthened by the addition of concentric layers of oral secretion alone. Vegetation nests in the stenogastrine genera Eustenogaster, Holischnogaster, Metischnogaster and Parischnogaster on the other hand all seem to have nest material with little matrix in it (personal observations), nor is there a single stenogastrine species capable of building a nest on a petiole constructed of nest material. Many of them are attached to fine supports, but these are always of plant stems, rootlets or, as sometimes in Metischnogaster, a strand of horse hair fungus (Marasmius) (Pagden, 1962).

The advantage to polistine wasps in being able to build their own nest petiole must be in having a greater choice of nest sites while maintaining their protection against predation from ants. The results presented here tend to confirm the theory that the absence of constructed petioles in the nests of Stenogastrinae is a consequence of their inability to produce a strong enough nest material. It is also consistent with the more speculative argument that the Polistinae and Vespinae, having evolved a tough nest material to enable them to construct a petiole, were then in possession of a material suitable for the construction of large nests. They were consequently enabled to progress towards larger colonies with greater social differentiation where selection pressures favoured it. The Stenogastrinae, by contrast, were prevented from further social evolution by the mechanical limitations of their nest material.

The proposal that paper building was an incentive to the evolution of sociality compared with mud building, appears to be contradicted by Liostenogaster flavolineata, which is at least as social as any other known stenogastrine while building a massive comb of mud. A possible explanation for this lies in the type and level of predation to which it is exposed. The chief of Stenogastrinae predators appear to be hornets (Vespula spp.) (Hansell, 1982). One effect of this onslaught by a visually hunting predator has been the evolution of less detectable nest forms. This is seen in the elongate stick designs of Parischnogaster striatula, P. alternata and of the two Metischnogaster species (Pagden, 1962). The nests of Liostenogaster flavolineata are combs with maximal cell wall sharing, apparently making no concessions to concealment from Vespula, but a three year study on them shows that Vespula leave them completely alone (Samuel unpublished). It seems that the massive nature of the mud structure makes them an uneconomic target for hornet predators. The mud comb is therefore an alternative response to hornet predation; however, the cost is an expensive nest material which is still unsuited to the building of large nests, so progress towards greater sociality is still not possible.

#### References

- HANSELL, M.H., 1982. - Brood development in the subsocial wasp Pargischnogaster mellyi (Saussure) (Stenogastrinae, Hymenoptera); Insectes Soc. **29**, 3-14.
- HANSELL, M.H., 1984a. - How to build a social life. New Scientist, **102**, 16-18.
- HANSELL, M.H., 1984b.- Animal Architecture and Building Behaviour. Longmans, London.
- JEANNE, R.L., 1970.- Description of the nests of Pseudochartergus fuscatus and Stelopolyllia testacea, with a note on a parasite of S.testacea (Hymenoptera, Vespidae). Psyche, Cambridge, **77**, 54-69.
- PAGDEN, H.T., 1962.- More about Stenogaster. Malayan Nature Journal, **16**, 95-102.
- VECHT, J. van der, 1962.- The Indo-Australian species of the genus Ropalidia (Icaria) (Hymenoptera, Vespidae) (Second Part). Zool. Verh., **57**, 3-71.
- WILSON, E.O., 1975.- Sociology: the new synthesis. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 65-77 (1985)

**ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES A LA RECOLTE DU NECTAR CHEZ LES BOURDONS.  
INCIDENCES SUR L'ACTIVITE DE BUTINAGE.  
(Hymenoptera, Apidae, Bombinae)**

par  
**A. POUVREAU**

Laboratoire de Neurobiologie de l'Insecte  
Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes Sociaux  
F-91440 BURES SUR YVETTE

RESUME. L'estimation des différences de ressources est souvent effectuée en utilisant des caractères morphologiques qui sont supposés refléter des différences dans l'exploitation des ressources. Les indicateurs les plus couramment utilisés sont les dimensions des pièces buccales, qui sont généralement mises en relation avec la nature et la quantité de nourriture prélevée.

La fonction du proboscis étant d'aspirer le nectar, l'étude de l'exploitation des ressources alimentaires chez les Bourdons peut être effectuée par l'examen de la longueur du proboscis et de la profondeur du tube de la corolle des fleurs visitées.

Après avoir rappelé la structure et le fonctionnement du proboscis, la longueur de cet organe a été mesurée chez un certain nombre d'espèces de Bourdons.

Les rapports morphologiques entre l'insecte et la plante ont fait l'objet d'une analyse, en insistant notamment sur les longueurs relatives du proboscis de certaines espèces de Bourdons et les profondeurs de la corolle chez deux variétés de trèfle violet.

MOTS-CLES : Bourdons. Partage des ressources. Pollinisation.  
Longueur du proboscis. Butinage.

SUMMARY : Morphological adaptations to nectar collecting in Bumblebees. Consequences on foraging activity.

For the different species of sympatric Bumble-bee, co-existence in the same ecological niche depends on the availability

of common resources of trophic or chorologic nature.

Bumble-bees reduce the interspecific competition because of distinct preferences and more or less precise specialisations, according to the species. Differences in resources are often estimated by use of morphological characteristics which are assumed to reflect differences in resource partitioning.

The most commonly used indicator is the size of the trophic apparatus, which is generally related to the nature and quantity of food taken. The function of the proboscis being to suck nectar, food resource utilisation among Bumble-bees can be analysed on the basis of proboscis length and the depth of the corolla tubes of the visited flowers. The structure and the mechanisms of the proboscis are briefly recalled here. Then the proboscis length is shown for several species of Bumble-bee.

The morphological relations between the insect and the plant are analysed, using the relative proboscis length of some species of Bumble-bee and the corolla tube depth of two varieties of red clover, whose pollination is mainly effected by Bumble-bees.

KEY-WORDS : Bumble-bees. Resource partitioning. Pollination. Proboscis length. Foraging.

## I - INTRODUCTION.

Pour les différentes espèces de Bourdons sympatriques, la cohabitation dans un même biotope dépend, en partie, des ressources communes de nature trophique.

L'évaluation du partage des ressources entre les espèces peut être effectuée en utilisant des caractères morphologiques ou écologiques. Les indicateurs morphologiques les plus couramment utilisés sont les dimensions des pièces buccales, qui sont généralement mises en relation avec la nature et la quantité de nourriture prélevée.

La fonction du proboscis étant d'aspirer le nectar des fleurs, l'étude de l'exploitation des ressources alimentaires chez les Bourdons peut être entreprise par l'examen de la lon-

gueur du proboscis et de la profondeur du tube de la corolle des fleurs visitées.

Auparavant, il convient de faire un bref rappel de la structure et du fonctionnement de l'appareil buccal chez ces Insectes.

## II - STRUCTURE DU PROBOSCIS.

Le proboscis - ou complexe labio-maxillaire -, dont le Bourdon au repos replie l'extrémité au-dessous de la tête (Fig.1),

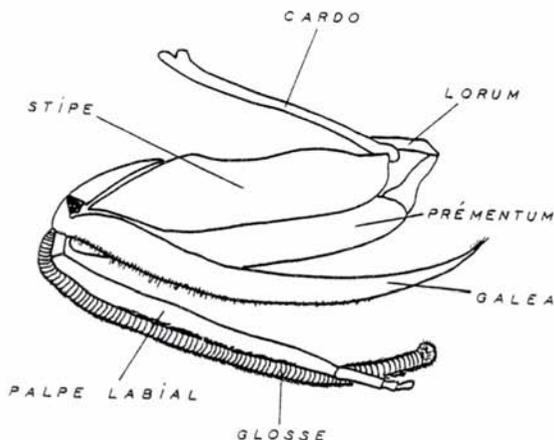


Fig. 1 - PROBOSCIS REPLIÉ : VUE LATÉRALE.

dans l'arche occipitale, se compose des maxilles, disposées latéralement, et du labium, en position médiane, lesquels se subdivisent encore en différents appendices. L'ensemble de ces pièces constitue une trompe lécheuse-suceuse, tube à travers lequel les liquides alimentaires peuvent être aspirés jusqu'à la bouche, sous l'action de la pompe cibariale.

L'appareil buccal des Bourdons présente des ressemblances très étroites sur le plan structural avec celui de l'Abeille domestique, décrit en détail par SNODGRASS (1956), et qui nous sert de terme de comparaison.

Toutefois, un certain nombre d'appendices se présentent différemment chez les 2 genres.

Les *Bombus* se distinguent du genre *Apis* par la présence, sur le bord postérieur du stipe, de soies (= peigne) plus abondantes et plus longues, par une lacinia sclérotisée et velue - alors qu'elle est membraneuse et glabre chez l'Abeille - et par une structure différente au niveau de l'extrémité distale du cardo. Chez les *Bombus*, il existe une crête transversale fortement sclérotisée dans la partie où le cardo se divise en 2 apophyses (Fig.2).

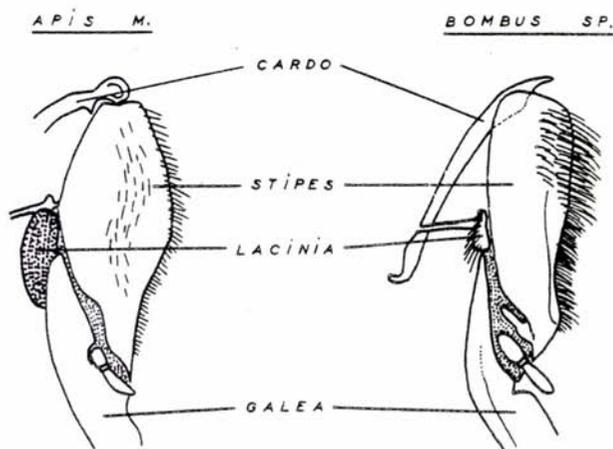


Fig. 2 - MAXILLE : VUE EXTERNE.

### III - FONCTIONNEMENT DU PROBOSCIS.

Au repos, le proboscis est replié sous la tête, en 3 sections, selon un dispositif en forme de Z. La partie basale, comprenant les cardos, le lorum et le mentum, est dirigée postérieurement, et s'articule sur la tête au moyen des condyles cardinaux. La section médiane, constituée des stipes et du prémentum, est repliée antérieurement au-dessous des cardos. La partie distale (glosse, paraglosses, palpes labiaux et galeas) prend appui sur

les stipes et le prémentum et se trouve dirigée vers le cou (Fig. 1).

La protraction du proboscis se produit sous l'action de muscles protracteurs et de l'articulation des cardos. En extension, la section distale du proboscis se déploie antérieurement, en alignement avec les stipes et le prémentum.

A l'intérieur du tube constitué aux parties dorsale et latérales par les lobes externes des maxilles, et à la partie ventrale par les palpes labiaux, se meut la langue, ou glosse, protractile. Par rapprochement de ses 2 bords qui se rejoignent sur la face ventrale, la glosse constitue un tube clos, permettant la circulation des liquides alimentaires. Une tige, creusée d'un sillon, parcourt, dans toute sa longueur, la paroi dorsale de ce tube et en assure la rigidité (Fig.3). A sa partie terminale, la glosse forme une minuscule "cuiller", le labelle, munie d'organes sensoriels.

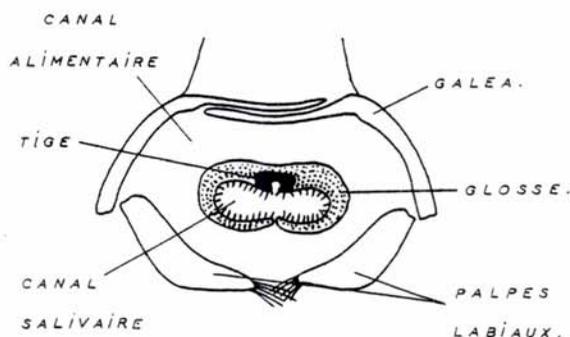


Fig. 3 - PROBOSCIS : SECTION MÉDIANE

En suivant les mouvements de l'appareil buccal d'un Bourdon se nourrissant sur une goutte de sirop, on peut constater que la langue est plongée dans la nourriture liquide, et animée d'un vif mouvement de "va-et-vient". Pendant cette phase d'alimentation, les maxilles, le prémentum et les palpes labiaux restent relativement immobiles.

Le liquide sucré monte le long du canal, aspiré à l'aide de la pompe cibariale, pour pénétrer dans le pharynx.

Selon SNODGRASS, chez *Apis mellifera*, le pharynx fait dans ce cas office de pompe : les muscles qui entourent le pharynx le distendent et le contractent tour à tour. Quand le pharynx est distendu, le canal que forme le proboscis ayant son extrémité plongée dans le liquide, celui-ci est fortement aspiré ; si la bouche est fermée par la pression de l'épipharynx contre la plaque pharyngienne, et qu'en même temps le pharynx soit contracté, le liquide est alors chassé dans l'oesophage.

#### IV - LONGUEUR FONCTIONNELLE DE LA LANGUE (Fig. 4).

Lorsque l'on considère la pollinisation des plantes, l'un des critères les plus importants dans l'exploitation florale est l'accessibilité au nectar et/ou au pollen, sans lesquels les fleurs ne seraient pas visitées. Ces visites dépendent, à leur tour, de caractères structuraux, comportementaux et phénologiques des insectes pollinisateurs. Il est évident que la longueur du proboscis constitue l'élément le plus important pour accéder au nectar dans la fleur.

Certaines mesures de la longueur du proboscis prennent en compte la longueur effective de l'organe et celle de la région antérieure de la tête. On peut alors se demander si ces mesures correspondent à la longueur fonctionnelle du proboscis.

Lorsque le proboscis est en extension, la base du prémentum se situe au niveau de la base des mandibules (Fig. 4 B). La profondeur à laquelle un Bourdon peut explorer la corolle d'un type de fleur devrait être déterminée, en premier lieu, par les longueurs relatives du prémentum et de la glosse.

Des observations directes montrent qu'un Bourdon protracte son prémentum seulement lorsque le nectar est hors de portée. Au repos, le prémentum se trouve dans la fosse proboscidiale, et son extrémité distale est située entre la base des mandibules. Du fait de l'immobilité relative du prémentum pendant les mouvements de "va-et-vient" de la glosse, la longueur de celle-ci pour-

rait, dans certains cas, constituer la longueur fonctionnelle du proboscis.

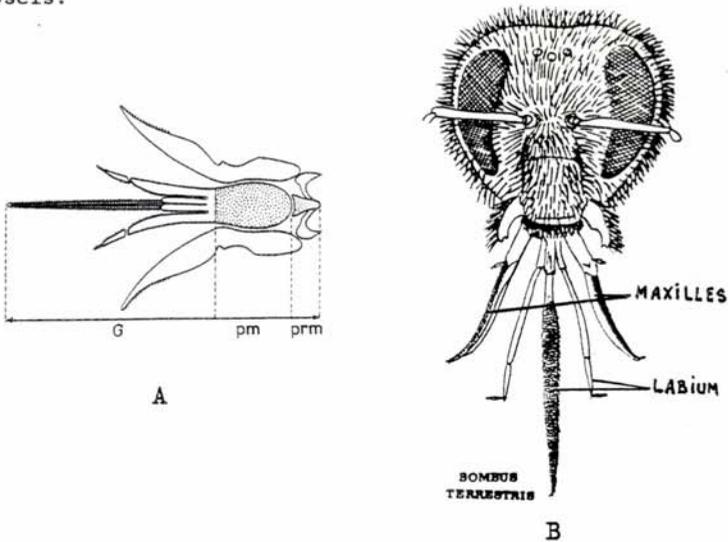


Fig. 4 : A = Proboscis de *Bombus* sp. (G. = glosse ; Pm. = Postmentum ; Prm. = prémentum).

B = Tête d'ouvrière de *Bombus terrestris* L., montrant les pièces buccales en protraction.

Cependant, il apparaît plus judicieux de prendre aussi en compte la longueur du prémentum, la longueur de l'ensemble indiquant plus précisément la profondeur susceptible d'être explorée par un Bourdon (Fig. 4 A).

Sur le plan méthodologique, la mesure du prémentum ne présente aucune difficulté, après extraction du labium. Par contre, la mesure précise de la glosse s'avère plus délicate, selon que celle-ci est déployée ou repliée au moment de la mort de l'insecte.

Nous avons effectué un certain nombre de mesures de la longueur du proboscis chez les 2 sexes et les 2 castes de différentes espèces de Bourdons (Tabl. I), provenant de colonies élevées au laboratoire.

TABLEAU I

Espèces de <i>Bombus</i>	Longueur du proboscis (prémentum + glosse) (en mm)		
	Reines	Ouvrières	Mâles
<i>Bombus terrestris</i> L.	10,28 $\pm$ 0,52 (33)	7,91 $\pm$ 0,62 (163)	8,01 $\pm$ 0,49 (115)
<i>Bombus lucorum</i> L.	9,03 $\pm$ 0,45 (45)	6,54 $\pm$ 0,60 (179)	6,90 $\pm$ 0,50 (148)
<i>Pyrobombus (Pyrob) hypnorum</i> L.	9,45 $\pm$ 0,43 (77)	6,88 $\pm$ 0,72 (216)	7,04 $\pm$ 0,55 (207)
<i>Pyrobombus (Pyrob.) pratorum</i> L.	9,51 $\pm$ 0,48 (71)	6,93 $\pm$ 0,60 (150)	7,34 $\pm$ 0,51 (138)
<i>Pyrobombus (Melanob) lapidarius</i> L.	11,02 $\pm$ 0,40 (65)	7,85 $\pm$ 0,63 (185)	8,05 $\pm$ 0,46 (140)
<i>Megabombus (Thoracob.) pascuorum</i> Scop.	11,45 $\pm$ 0,55 (54)	8,25 $\pm$ 0,74 (96)	8,31 $\pm$ 0,44 (48)
<i>Megabombus (Megab.) hortorum</i> L.	14,85 $\pm$ 0,47 (32)	12,33 $\pm$ 0,70 (67)	12,40 $\pm$ 0,66 (16)

N.B. Entre parenthèses : nombre d'insectes.

V - INCIDENCES SUR L'ACTIVITE DE BUTINAGE.

Un certain nombre de travaux ont établi des relations entre la longueur du proboscis et la profondeur du tube de la corolle des fleurs visitées par les Bourdons.

La longueur du proboscis est d'un intérêt majeur pour la pollinisation, en particulier pour la visite des fleurs à corolle tubulaire. Nous avons pris comme modèle le comportement de butinage des Bourdons sur les fleurs de Trèfle violet (*Trifolium pratense*) (Fig. 5).

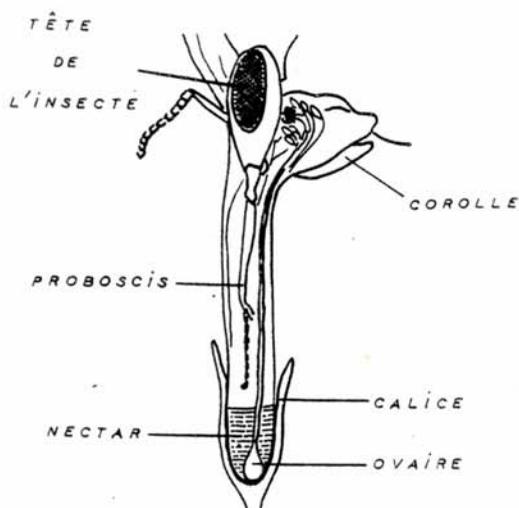
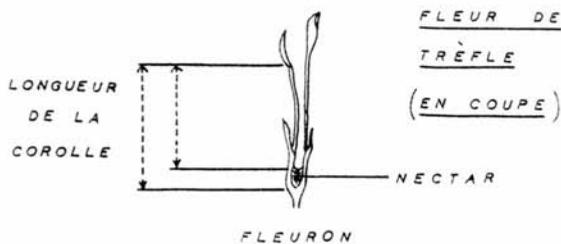


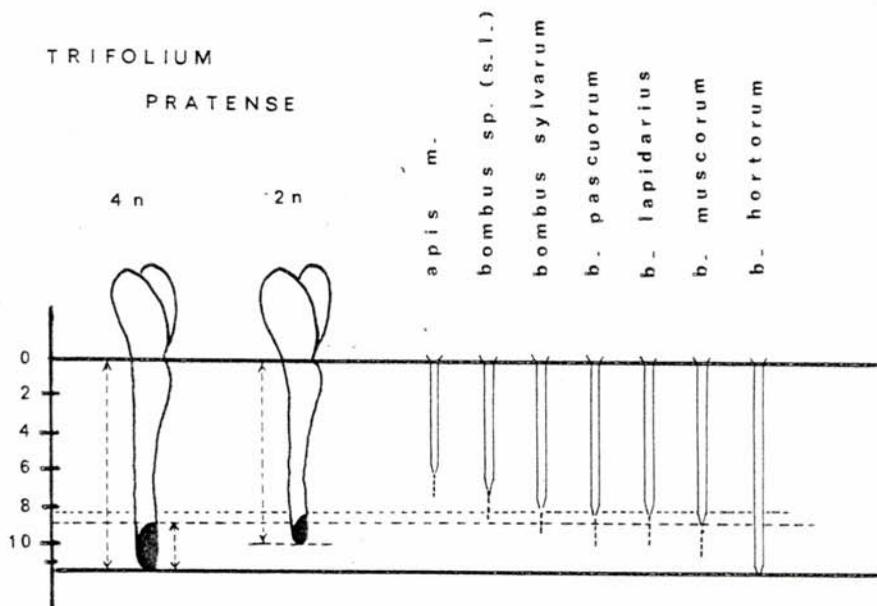
Fig. 5



La longueur du proboscis des différentes espèces de Bourdons fait de certaines d'entre elles des agents pollinisateurs particulièrement adaptés aux fleurs de Légumineuses, et notamment à celles du Trèfle. Celui-ci possède des fleurs à corolle en tube où le nectar est sécrété à la base de la gouttière staminale.

La profondeur de la corolle pour les variétés diploïdes de Trèfle violet varie de 7,9 à 11,9 mm., et pour les variétés tétraploïdes de 8,0 à 12,6 mm. La figure 6 montre la relation

Fig. 6 - Comparaison entre la longueur de la langue d'Apoïdes pollinisateurs et la profondeur de la corolle de fleurs de *Trifolium pratense* (4 n et 2 n).



entre la longueur du proboscis de quelques Apides et la profondeur de la corolle de fleurs de Trèfle diploïde et tétraploïde. Il ressort de l'examen de cette figure que seuls les Bourdons peuvent atteindre le nectar des fleurs de Trèfle diploïde, mais le prélèvement du nectar dans les fleurs de variétés tétraploïdes n'est possible que par les espèces de Bourdons à proboscis long.

Il existe également une relation, comme le montre la figure 7, entre la longueur du proboscis de différentes espèces de Bourdons et la vitesse de butinage, c'est-à-dire le nombre de fleurs visitées par minute.

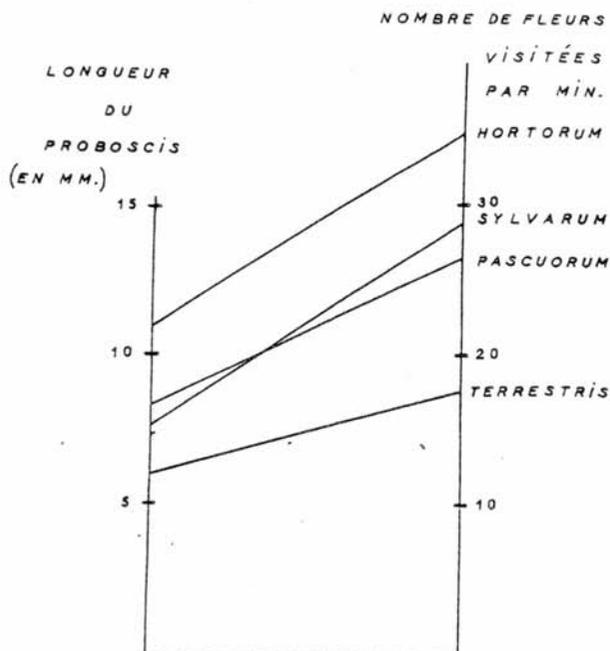


Fig. 7 - CORRÉLATION "LONGUEUR DU PROBOSCIS" -  
"NOMBRE DE FLEURS VISITÉES PAR MIN."

## VI - CONCLUSIONS.

La longueur du proboscis des Bourdons détermine en partie le choix et l'exploitation des espèces florales en fonction de la profondeur de la corolle - c'est-à-dire l'accessibilité du nectar - ainsi que leur vitesse de butinage.

Cependant, la relation directe : "à corolle peu profonde, proboscis court ; à corolle profonde, proboscis long", établie

par la plupart des auteurs ne semble pas se vérifier dans tous les cas.

Indépendamment de la longueur du proboscis, il apparaît que certaines espèces de Bourdons se chevauchent plus ou moins largement dans leurs visites aux fleurs possédant des tubes corollins de profondeurs différentes.

Il est évident que des différences dans la longueur du proboscis entraînent des différences dans l'utilisation des ressources et donnent un avantage aux espèces à proboscis long.

Celles-ci tirent profit de cet avantage morphologique en étant capables de visiter positivement un spectre de fleurs plus important que les espèces à proboscis court. Mais si l'on exprime cette relation en termes de vitesse de butinage, les Bourdons à proboscis court sont plus efficaces sur les fleurs à corolle peu profonde, tandis que les espèces à proboscis long butinent plus rapidement sur les fleurs à corolle profonde.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRIAN A.D., 1957. - Differences in the flowers visited by four species of Bumble-bees and their causes. J. Anim. Ecol., 26, 71-98.
- DEVAUX A., 1984. - Influence de l'Alar 85 sur la pollinisation du trèfle violet porte-graine. Rapport de stage. I.N.R.A. Lusignan.
- FRETAULT B., 1977. - Influence des populations de Bourdons sur la production en graines d'une Légumineuse : *Trifolium pratense* L. Thèse Univ. Rennes.
- FRETAULT B., POUVREAU A., 1983. - Sur la dynamique des peuplements de Bourdons visitant les cultures de Trèfle violet. Incidence sur le rendement en graines. - Vè Symposium inter. Pollin. Versailles. 317-322.
- HEINRICH B., 1976. - Resource partitioning among some eusocial insects : Bumblebees. Ecology, 57 (5), 874-889.
- HOLM S.N., 1966. - The utilization and management of Bumble Bees for Red clover and Alfalfa seed production. Ann. Rev. Entomol., 11, 155-182.
- INOUYE D.W., 1980. - The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by Bumblebees. Oecologia (Berl.), 45, 197-201.
- MORSE D.H., 1977. - Resource partitioning in bumble bees : the role of behavioural factors. Science, 197, 678-680.
- RANTA E., 1983. - Foraging differences in bumblebees. Ann. Ent. Fenn., 49, 17-22.
- RANTA E. et LUNDBERG H., 1980. - Resource partitioning in bumblebees : significance of differences in proboscis length. Oikos, 35, 298-302.
- HARDER L.D., 1981. - Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera : Apidae). Can. J. Zool. 60, 1073-1079.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 75-86 (1985)

THE POSTPHARYNGEAL GLAND OF WORKERS OF *SOLENOPSIS GEMINATA*  
(Hymenoptera : Formicidae)

par

A.B. ATTYGALLE<sup>1</sup>; J.P.J. BILLEN<sup>2</sup> and E.D. MORGAN<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Chemistry, University of Keele, Staffordshire ST5 5BG

<sup>2</sup> Limburgs Universitair Centrum, Dept. SBM, B-3610 Diepenbeek

and Laboratorium voor Systematiek en Ecologie,

Naamsestraat 59, B-3000 Leuven.

**Summary:** The postpharyngeal gland of *Solenopsis geminata* workers consists of four hypertrophied lobes which completely fill the upper part of the head cavity. The gland is lined with a monolayered epithelium, showing numerous basal invaginations and a distinct microvillar border at its apical side.

It contains a hydrocarbon oil of complex composition but heneicosane, tricosane and tricosene (linear C<sub>21</sub> and C<sub>23</sub> hydrocarbons) are the major constituents. These same substances are found in different proportions, in the Dufour gland.

No explanation for the enlarged gland in this species has been discovered.

**Key-words:** *postpharyngeal gland*, *Solenopsis geminata* morphology, *hydrocarbons*.

**Résumé:** La glande postpharyngienne des ouvrières de *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae).

La glande postpharyngienne de *Solenopsis geminata* contient quatre lobes hypertrophiés qui occupent presque toute la partie frontale de la tête. Sa paroi est formée par un épithélium simple, pourvu de nombreuses invaginations basales ainsi que de microvillosités apicales.

La glande contient une huile d'hydrocarbures de composition complexe, avec le heneicosane, le tricosane et le tricosène (chaînes linéaires C<sub>21</sub> et C<sub>23</sub>) étant les éléments principaux. Ces mêmes substances sont également présentes dans la glande de Dufour, mais dans des proportions différentes.

Jusqu'à présent, il nous manque l'explication de l'agrandissement de la glande dans cette espèce.

**Mots-clés:** *glande postpharyngienne*, *Solenopsis geminata*, *morphologie*, *hydrocarbures*.

<sup>2</sup> research assistant of the Belgian National Fund for Scientific Research

## INTRODUCTION

The postpharyngeal gland in ants has always been described as glove-shaped structures consisting of 20 to 25 finger-like projections (BAUSENWEIN, 1960; FORBES & McFARLANE, 1961; EMMERT, 1968; KÜRSCHNER, 1971; FEBVAY & KERMARREC, 1981). The gland, which occurs in both workers, females and males, is a unique structure that is only found in the family Formicidae. Its function most probably is related to digestive processes since it is known to show a specific absorption of the lipid compounds from the ingested food. This digestive function is most probably related to social life, as follows from the inter-individual transfer of radio-labelled compounds (NAARMANN, 1963; DELAGE-DARCHEN, 1976). Other suggestions have included involvement in larval feeding, digestion of lipids, a cephalic caecum, colony organization, caste determination, queen and brood tending and age polyethism. Some knowledge of the morphology and chemical contents of the gland might help to choose between these alternatives. The material is usually described as a yellow oil. The few chemical analyses that have been made are reviewed by ATTYGALLE and MORGAN (1984).

In seeking to study the mandibular glands of *Solenopsis geminata* (Fabr.) 1804, we discovered that the postpharyngeal glands, filled with a hydrocarbon oil, almost fill the upper part of the head capsule of workers of this species. Our chemical and morphological studies of the gland are described here.

## MATERIAL AND METHODS

A colony of *Solenopsis geminata* collected at Galle, Sri Lanka was maintained in the laboratory, in a nest of moist earth.

### Preparation of sections

The heads of a few workers were cut off, keeping a reasonably large opening at the hind part to allow penetration of the fixative and other preparation solutions. The heads were fixed in a cold 2% solution of glutaraldehyde in 0.05 M sodium cacodylate and 0.15 M saccharose. After postfixation in 2% osmium tetroxide in the same buffer, dehydration in acetone and bloc-staining in 2% uranyl acetate occurred. Serial semi-thin sections stained with methylene blue were used for a microreconstruction according to GAUNT (1971), while thin sections were used for ultrastructural observation in a Philips EM 400 electron microscope.

### Chemical sample preparation

Ants were killed by momentary immersion in liquid nitrogen. Individual heads were sealed in glass tubes (35 mm x

1.8 mm), or the postpharyngeal glands were excised in water, by breaking the cuticle and withdrawing the yellow mass over the brain with tweezers.

#### Gas chromatography

Individual heads or dissected glands were injected by the solid sampling method (MORGAN and WADHAMS, 1972) onto a 1.5 m × 4 mm glass column filled with 5% SE-30 silicane on Chromosorb W-AW-HMDS. The oven temperature was programmed from 147 to 260°C at 3°C/min. Pieces of cuticle, mandibular gland, and other parts of the head and thorax were examined for comparison. Quantification was made by comparison with a solution of hexadecane in hexane (770 ng/μl) as an external standard.

#### Mass Spectrometry

The mass spectra of the three major hydrocarbons were obtained by a GC-MS system using the same GC column conditions. The mass spectra of authentic heneicosane, tricosane and (Z)-9-tricosene were taken under the same conditions for comparison.

#### Double bond position of tricosene

The tricosene peak from gas chromatography was trapped in a cooled metal U-tube, and converted into two isomeric methoxy-derivatives by the methoxy-mercuration-demercuration procedure (ABLEY *et al.*, 1970).

#### Configuration of 9-tricosene

The tricosene peak trapped from the gas chromatography of two heads of *S. geminata* workers was chromatographed on a 10% AgNO<sub>3</sub>-silica gel TLC plate, developed in 1% diethyl ether in light petroleum, and compared with authentic (Z)-9-tricosene and a mixture of (Z)- and (E)-9-nonadecene after spraying with 10% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> and heating to 120°C for 10 min.

### RESULTS AND DISCUSSION

The postpharyngeal gland in *Solenopsis geminata* is composed of 4 large lobes instead of the normal finger-like appearance in other ant species. Two of them overlie the brain in a more or less horizontal position (1 and 4 in Fig. 1), while the other two have a rather vertical position reaching from the dorsally occurring pharynx to the ventral ridge of the integument (2 and 3 in Fig. 1).

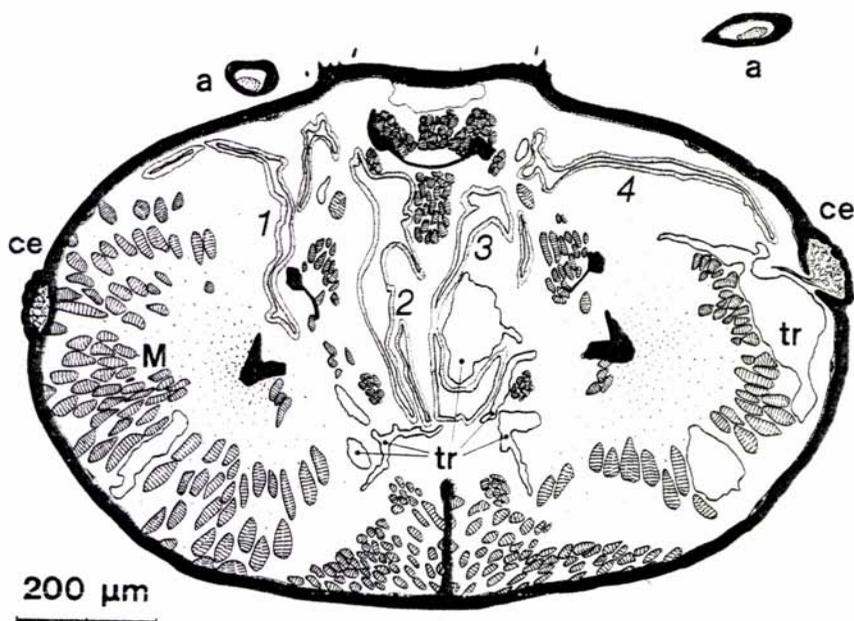


Fig. 1. Cross section through the head of a *S. geminata* worker, showing the large postpharyngeal gland lobes (1 to 4). a = antenna; ce = compound eye; M = muscle fibres; tr = tracheolar sac.

The gland wall is formed by a monolayered epithelium consisting of type-1 cells according to the classification of NOIROT and QUENNEDEY (1974). The rounded nuclei are found in the centre of the cells, while the cytoplasm is characterized by numerous mitochondria (Fig. 2). Multivesicular and multilamellar inclusions also are fairly obvious, and probably form part of the cellular lysosome system. An apical microvillar border is observed, while the basal cell membrane forms very distinct invaginations that penetrate into the basal quarter of the cell. The epithelium is lined with a cuticular layer, that is composed of an electron-dense outer epicuticle and a fibrillar endocuticle. According to ZYLBERBERG *et al.* (1979), this cuticular structure of the postpharyngeal gland epithelium constitutes a lipophilic layer thus enabling transport of metabolics through it. This transport

function moreover is suggested by the occurrence of the well developed basal invaginations along with the apical microvillar layer. The direction of this transport, however, remains an unsolved question (DELAGE-DARCHEN, 1976).

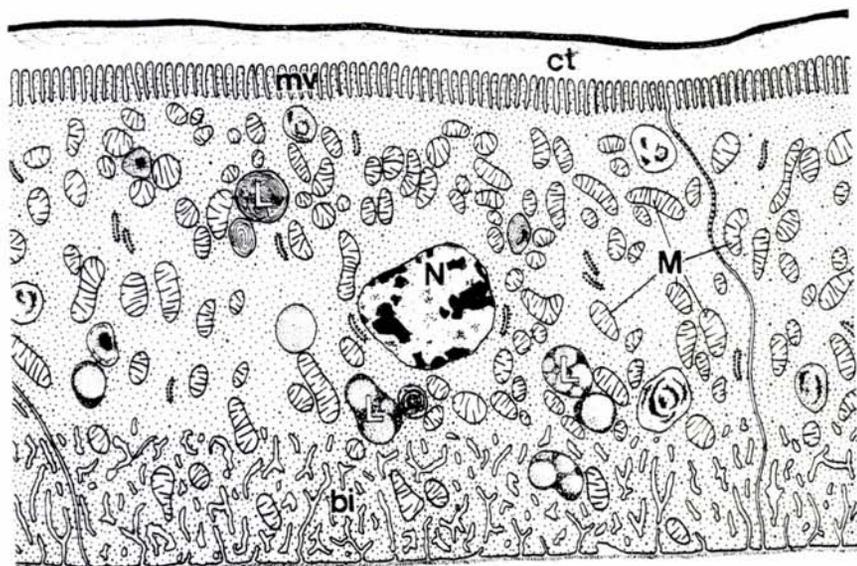


Fig. 2. Half-schematic drawing of the postpharyngeal gland wall  
bi = basal invaginations ; ct = cuticle ; L = lysosomal elements ; M = mitochondria ; mv = microvilli ; N = nucleus.

Examination of the postpharyngeal glands by gas chromatography revealed that the major contents were hydrocarbons. A typical gas chromatogram from the gland of a single individual is given in Fig. 3. Three components represent 85% of the total volatile material. These were identified by mass spectrometry as heneicosane ( $M^+ 296$ ,  $C_{21}H_{44}$ ), tricosene ( $M^+ 322$ ,  $C_{23}H_{46}$ ) and tricosane ( $M^+ 324$ ,  $C_{23}H_{48}$ ). Insufficient material was available for complete mass spectra of the other components. The amounts of material and percentage composition are summarized in Table I.

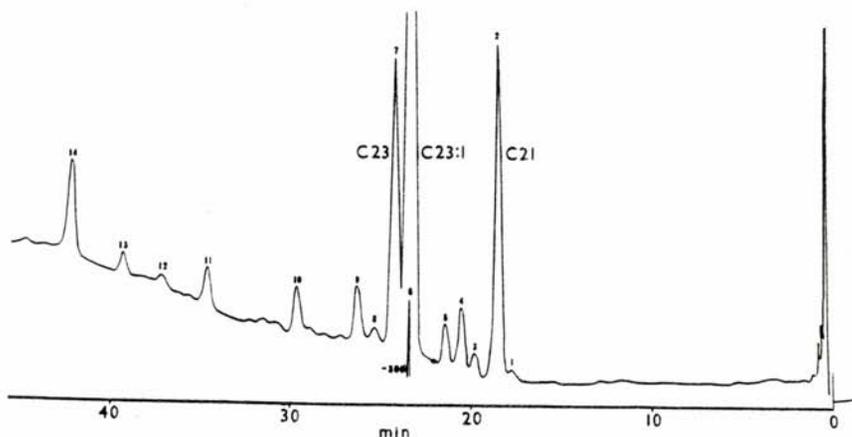


Fig. 3. A gas chromatogram of the postpharyngeal gland of a single worker of *Solenopsis geminata*. The chromatographic conditions were a 1.5 x 4 mm column of 5% SE-30 on Chromosorb W, temperature programmed from 147° to 260°C at 3°C/min. The attenuation was changed at 22 min from 500 to 1000. The peak numbers refer to table I.

Mass spectrometry of the mixture of methoxy-derivatives obtained by methoxy-mercuration-demercuration showed the tricosene to be 9-tricosene and argentation-TLC showed this to be the (Z) isomer. The major component of the gland therefore, representing 50% of the total, is (Z)-9-tricosene.

The only previous chemical examination of postpharyngeal glands was that of queens of *Solenopsis invicta* (THOMPSON *et al.*; 1981). Hydrocarbons were reported as the major component (63%), together with triglycerids (32%) and some free fatty acids. The hydrocarbons were all methyl-branched, namely 13-methylheptacosane, 3-methylheptacosane, 13,15-dimethylheptacosane and 3,9-dimethylheptacosane. There were no peaks evident in the C<sub>22</sub> to C<sub>23</sub> region. THOMPSON *et al.* (1981) reported that workers of *S. invicta* clustered around a sample of the hydrocarbons from the queen postpharyngeal gland, however, in a similar test with *S. geminata* worker glands, we observed no response from congener workers.

This study has shed more light on the structure and contents of postpharyngeal glands and has drawn attention to the large size of this gland in *S. geminata* which should help in deciding the function of the gland, though for the present, this function remains uncertain.

Table I : Composition of the volatile chemicals in the postpharyngeal gland of *Solenopsis geminata*.

No <sup>a</sup>	Compound	Mean Composition <sup>b</sup> by weight (ng/ant $\pm$ S.D.)	Mean % by weight $\pm$ S.D.
1	(Heneicosene ?)	62 $\pm$ 29	0.7 $\pm$ 0.3
2	Heneicosane	2215 $\pm$ 356	23.2 $\pm$ 2.2
3	-	81 $\pm$ 56	0.8 $\pm$ 0.4
4	(Docosene ?)	162 $\pm$ 111	1.7 $\pm$ 0.9
5	Docosane	94 $\pm$ 24	1.1 $\pm$ 0.5
6	(Z)-9-tricosene	4672 $\pm$ 604	49.9 $\pm$ 4.1
7	Tricosane	1057 $\pm$ 89	11.4 $\pm$ 0.6
8	-	64 $\pm$ 24	0.7 $\pm$ 0.2
9	-	155 $\pm$ 45	1.6 $\pm$ 0.4
10	-	202 $\pm$ 48	2.2 $\pm$ 0.5
11	-	132 $\pm$ 22	1.5 $\pm$ 0.3
12	-	79 $\pm$ 35	1.0 $\pm$ 0.3
13	-	70 $\pm$ 17	0.8 $\pm$ 0.2
14	-	315 $\pm$ 57	3.4 $\pm$ 0.8
Total		9356 $\pm$ 980	100
<sup>a</sup> numbers refer to the peaks of Figure 3. <sup>b</sup> numbers of replicates = 10			

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We greatly acknowledge the help of V.K. Lancaster for maintenance of the ant colonies, E. Plaum for preparation of the tissue sections for microscopy and H. Zurings for typing the manuscript.

#### REFERENCES

- ABLEY P., McQUILLIN F.J., MINNIKIN D.E., KUSAMRAN K., MASKER K., POLGAR N., 1970.- Location of olefinic links in long chain esters by methoxy-mercuration-demercuration followed by GC-MS. *Chem. Comm.*, 348-349.

- ATTYGALLE A.B., MORGAN E.D., 1984.- Chemicals from the Glands of Ants. *Chem. Soc. Reviews*, 13, 245-278.
- BAUSENWEIN F., 1960.- Untersuchungen über die sekretorische Drüsen des Kopf- und Brustabschnittes in der *Formica rufa*-Gruppe. *Acta Soc. Entomol. Cechosloveniae*, 57, 31-57.
- DELAGE-DARCHEN B., 1976.- Les Glandes Post-Pharyngiennes des Fourmis. Connaissances Actuelles sur leur Structure, leur Fonctionnement, leur Rôle. *Ann. Biol.*, 15, 63-76.
- EMMERT W., 1968.- Die Postembryonalentwicklung sekretorischer Kopfdrüsen von *Formica pratensis* Retz. und *Apis mellifica* L. (Ins., Hym.). *Z. Morph. Tiere*, 63, 1-62.
- FEBVAY G., KERMARREC A., 1981.- Morphologie et Fonctionnement du Filtre infrabuccale chez une Attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) (Hymenoptera : Formicidae). Rôle de la Poche Infrabuccale. *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, 10, 441-449.
- FORBES J., McFARLANE A.M., 1961.- The Comparative Anatomy of Digestive Glands in the Female Castes and the Male of *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Formicidae, Hymenoptera). *J. N.Y. Ent. Soc.*, 69, 92-103.
- GAUNT W.A., 1971.- *Microreconstruction*. Pitman Medical, London - Victoria - Johannesburg - New York - Toronto, 108 pp.
- KÜRSCHNER I., 1971.- Zur Anatomie von *Formica pratensis* Retzius, 1783. Morphologische Untersuchungen der sekretorischen Kopfdrüsen (Postpharynxdrüse, Maxillardrüse, Mandibulardrüse, Zungendrüse) und der am Kopf ausmündenden Labialdrüse. *Beitr. Ent.*, 21, 191-210.
- MORGAN E.D., WADHAMS L.J., 1972.- Gas Chromatography of Volatile Compounds in Small Samples of Biological Materials. *J. Chromatogr. Sci.*, 10, 528-529.
- NAARMANN H., 1963.- Untersuchungen über die Bildung und Weitergabe von Drüsensekrete bei *Formica* (Hymenopt. Formicidae) mit Hilfe der Radioisotopenmethode. *Experientia*, 19, 412-413.
- NOIROT C., QUENNEDEY A., 1974.- Fine Structure of Insect Epidermal Glands. *Ann. Rev. Entomol.*, 19, 61-80.
- THOMPSON M.J., GLANCEY B.M., ROBBINS W.E., LOFGREN C.S., DUTKY S.R., KOCHANSKY J., VANDER MEER R.K., GLOVER A.R., 1981.- Major Hydrocarbons of the Post-Pharyngeal Glands of Mated Queens of the Red Imported Fire Ant *Solenopsis invicta*. *Lipids*, 16, 485-495.
- ZYLBERBERG L., JEANTET A.-Y., DELAGE-DARCHEN B., 1974.- Particularités Structurales de l'Intima Cuticulaire des Glandes Post-Pharyngiennes des Fourmis. *J. Microscopie*, 21, 331-342.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 87-95 (1985)

**ULTRASTRUCTURE DE LA GLANDE DE PAVAN CHEZ *DOLICHODERUS QUADRIPUNCTATUS* (L.) (Hymenoptera, Formicidae)**

by  
**Johan BILLEN \***

Limburgs Universitair Centrum, SBM, B-3610 Diepenbeek (Belgique)

et

Lab. Systematiek en Ecologie Kuleuven, Naamsestraat 59, B-3000  
Leuven (Belgique)

**Résumé:** La glande de Pavan est composée d'un sac médioventral entre les sternites VI en VII, déjà décrit par Pavan il y a presque 30 ans, et un épithélium épaissi sous le septième sternite.

L'ultrastructure du sac montre un épithélium très mince (1 à 2 µm) conforme à sa fonction de réservoir, tandis que l'épithélium épaissi (20 à 30 µm) peut être considéré comme la partie sécrétrice de la glande. On y trouve un réticulum endoplasmique lisse très étendu, des mitochondries assez nombreuses, des microvillosités apicales et une cuticule pourvue de pores.

**Mots-clés:** *glande de Pavan*, *Dolichoderus quadripunctatus*, *morphologie*, *ultrastructure*.

**Summary:** Ultrastructure of Pavan's gland in the ant *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) (Hymenoptera, Formicidae)

The Pavan gland, that is known only to occur in the Dolichoderinae, consists of a medioventral sac between the 6th and 7th abdominal sternites, as was first described by Pavan nearly 30 years ago, as well as a thickened, glandular epithelium on the anterior margin of the 7th sternite.

The sac is lined with a very thin epithelium (1 to 2 µm) and acts as the gland's reservoir. The cytoplasm of its cells hardly contains any organelles apart from a few free ribosomes and vacuoles. A relatively thick cuticular layer forms the internal lining of the reservoir sac.

The glandular epithelium has a thickness of 20 to 30 µm and can be considered as the secretory part of the gland. The columnar epithelial cells are characterized by a well developed smooth endoplasmic reticulum and Golgi apparatus, numerous mitochondria, and the basal position of the rounded nuclei.

(\*): aspirant du F.N.R.S. belge

The apical cell membrane forms an extensive microvillar region, while the cuticle shows many pore canals through which the secretion will pass on its way to the reservoir. The precise mechanism of this transport from the glandular epithelium towards the reservoir sac, however, remains unknown.

**Key-words:** *Pavan's gland*, *Dolichoderus quadripunctatus*, *morphology*, *ultrastructure*.

## INTRODUCTION

La glande de Pavan, telle qu'elle a été décrite dans la littérature (PAVAN, 1955; PAVAN & RONCHETTI, 1955 : "organo ventrale") n'est formée que d'un sac médioventral entre les sternites VI en VII. Elle semble une néoformation dans la sous-famille des Dolichoderinae, où son activité principale se situe dans la production des phéromones de piste.

La connaissance morphologique de cette structure est restée limitée jusqu'à présent aux données anatomiques générales de 1955. L'épithélium très mince du sac suggère un métabolisme peu intense, ce qui nous a incité à aborder l'étude morphologique approfondie de cette glande de Pavan. Ces recherches chez *Dolichoderus quadripunctatus* ont révélé l'existence d'un épithélium épaissi sous la partie antérieure du septième sternite abdominal. La présence d'un tel épithélium glandulaire est en rapport avec les descriptions récentes de DAZZINI VALCURONE & FANFANI (1982) chez *Dolichoderus doriae*, *Liometopum microcephalum*, *Tapinoma nigerrimum* et plusieurs espèces d'*Iridomyrmex*, qui possèdent également cette structure. Nous tenons à supporter l'hypothèse de FANFANI & DAZZINI VALCURONE (1984) sur la "nouvelle" glande de Pavan comprenant un sac formant le réservoir (donc la structure décrite par Pavan il y a 30 ans), ainsi qu'une partie sécrétrice, qui est l'épithélium glandulaire décrit ici et dans les travaux de FANFANI & DAZZINI VALCURONE.

Nous exposons dans ce travail la morphologie et l'ultrastructure de cette nouvelle glande de Pavan chez l'ouvrière de *D. quadripunctatus*.

## MATERIEL ET METHODES

Des ouvrières de *D. quadripunctatus* ont été récoltées dans les environs de Würzburg (Allemagne Fédérale). Les parties postérieures de leurs abdomens ont été fixées par le glutaraldéhyde à 2% dans le tampon cacodylate 0.05M (pH 7,3; additionné de saccharose 0.15M) et postfixées par le tétroxyde d'osmium à 2% dans le même tampon. L'inclusion est faite dans l'Araldite. Les coupes contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, sont observées aux microscope électronique Philips EM400.

## RESULTATS

La glande de Pavan est formée d'un sac piriforme entre les sternites abdominaux VI et VII fonctionnant comme réservoir, et d'un épithélium glandulaire qui correspond à un épaississement assez large des deux côtés de la partie antérieure du septième sternite (Fig. 1). Le réservoir ainsi que l'épithélium glandulaire sont bordés par une cuticule qui se continue dans la cuticule tégumentaire des sternites.

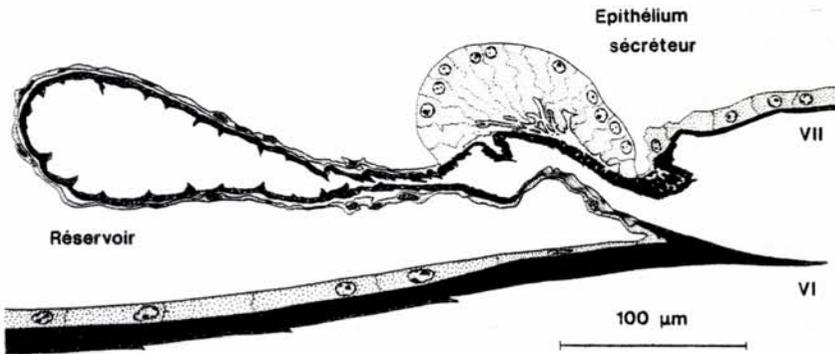
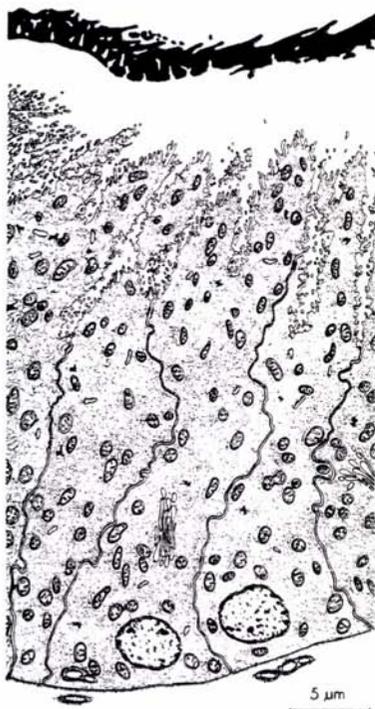


Fig. 1. Section longitudinale à travers les sternites VI et VII montrant le réservoir et l'épithélium sécréteur de la glande de Pavan chez *Dolichoderus quadripunctatus*.

### 1. le réservoir

Le réservoir de la glande de Pavan a une longueur de 200 à 400  $\mu\text{m}$ , et une largeur d'environ 50 à 80  $\mu\text{m}$ . Sa paroi consiste en un épithélium très mince (1 à 2  $\mu\text{m}$ ), séparé de la cuticule par un espace subcuticulaire assez étendu. La cuticule avec une épaisseur assez constante de 1  $\mu\text{m}$  montre de nombreuses projections vers la lumière, donnant l'aspect très caractéristique du réservoir (Fig. 1).

Les cellules contiennent des noyaux aplatis et un cytoplasme qui est pauvre en organites (Fig. 3). Il y a quelques ribosomes et des vacuoles. Les liaisons intercellulaires sont très sinueuses avec des jonctions septées dans leur partie apicale. Des muscles entourant le réservoir n'ont pas été observés.



*Fig. 2. Schéma général des cellules sécrétrices de la glande de Pavan. Notez les microvillosités apicales, l'espace subcuticulaire considérable et les pores cuticulaires. Le cytoplasme est caractérisé par un réticulum lisse très étendu ainsi que de nombreuses mitochondries et des noyaux situés dans la région basale.*

## 2. l'épithélium glandulaire

L'épithélium sécréteur de la glande de Pavan apparaît comme une différenciation des cellules épidermiques, qui y atteignent une hauteur de 20 à 30  $\mu\text{m}$ . Les noyaux arrondis avec un diamètre d'environ 3  $\mu\text{m}$  se trouvent dans leur partie basale (Fig. 2 et 7). Le cytoplasme contient un réticulum endoplasmique lisse très élaboré sous forme de tubules traversant toute la cellule (Fig. 5 et 6). Des mitochondries plus ou moins arrondies sont assez nombreuses, de même que des corps de Golgi (Fig. 5). Quelques ribosomes libres et des microtubules sont disséminés dans le cytoplasme. Les liaisons intercellulaires montrent des jonctions septées dans leur partie apicale peu prononcées, et surmontées d'un desmosome. La membrane plasmique apicale est caractérisée par la formation de nombreuses microvillosités

disposées assez irrégulièrement (Fig. 4 et 6). Des canaux axiaux, qui probablement correspondent à des extensions du réticulum lisse, peuvent être discernés dans les microvillosités (Fig. 6). Un espace subcuticulaire considérable existe et se continue dans les pores cuticulaires que l'on peut trouver assez fréquemment (Fig. 4).

La région basale de l'épithélium est entourée de trachéoles, qui peuvent pénétrer entre les cellules sécrétrices. La membrane plasmique dans cette région joint la mince basale conjonctive sans formation notable d'invaginations (Fig. 7).

### DISCUSSION

La glande de Pavan constitue la source des phéromones de piste chez les fourmis dolichodérines (WILSON & PAVAN, 1959 ; ROBERTSON *et al.*, 1980 ; CAVILL *et al.*, 1980). La capacité sécrétoire éventuelle de la paroi épithéliale très mince du sac formé entre les sternites VI et VII nous semble pourtant assez douteuse. Sa fonction tout simplement de réservoir est par conséquent beaucoup plus acceptable, et d'ailleurs, est conforme à la présence d'un épithélium glandulaire bien développé au septième sternite.

L'aspect ultrastructural de cette partie sécrétrice de la glande indique en effet un tissu bien actif par le développement considérable du réticulum lisse, les corps de Golgi et les nombreuses mitochondries. La différenciation de la membrane plasmique apicale en microvillosités ainsi que les pores cuticulaires peuvent jouer un rôle prépondérant dans le transport de la sécrétion de la glande vers l'extérieur.

La présence de tels pores dans la cuticule couvrant les glandes exocrines est plutôt exceptionnelle parmi les fourmis, où on a pu l'observer jusqu'à présent seulement dans la glande tibiale de *Crematogaster* (BILLEN, 1984). Le mécanisme exact du transport de la sécrétion de la glande vers le réservoir reste plus ou moins obscur ; d'après FANFANI & DAZZINI VALCURONE (1984), la disposition spatiale sur le vivant de la partie glandulaire, plus élevée par rapport au réservoir provoquerait un écoulement passif de la sécrétion dans la direction requise. Aussi le mécanisme de décharge par le réservoir pose-t-il un problème en raison de l'absence des muscles.

La relation fonctionnelle entre le sac-réservoir et l'épithélium épaissi est confirmée par leurs propriétés phéromonales identiques selon des expériences éthologiques (FANFANI & DAZZINI VALCURONE, 1984). La connaissance de la composition chimique de la glande de Pavan est encore très fragmentaire, la seule substance identifiée et causant une réaction éthologique positive étant le (Z)-9-hexadécénal chez *Iridomyrmex humilis* (CAVILL *et al.*, 1979).

Dans quelle mesure la glande de Pavan peut-elle être considérée comme une néoformation chez les Dolichoderinae reste une question discutable. Une structure complètement identique et également responsable dans la production des phéromones de piste

existe chez l'espèce assez voisine *Aneuretus simoni* (MIRADOLI ZATTI & PAVAN, 1957 ; TRANIELLO & JAYASURIYA, 1981). Cependant, sauf chez les Dolichoderinae et les Aneuretinae, une structure sacciforme comme celle décrite par PAVAN & RONCHETTI (1955) n'a été observée chez aucune fourmi. D'autre part, les glandes sternales, trouvées chez quelques Myrmicinae et Ponérines (HÖLLDOBLER & ENGEL, 1978 ; JESSEN *et al.*, 1979) correspondent aux cellules glandulaires individuelles du type 3 selon NOIROT & QUENNEDEY (1974) et par conséquent ne peuvent être homologuées avec la glande de Pavan. Un épithélium glandulaire sur le septième sternite (mais sans sac-réservoir correspondant) a été décrit chez *Eciton* et *Neivamyrmex* (Ecitoninae), *Novomessor* (Myrmicinae) et *Leptogenys* (Ponerinae) d'après HÖLLDOBLER & ENGEL (1978). Des recherches ultrastructurales supplémentaires peuvent peut-être aider à éclaircir une homologie éventuelle.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier très vivement le Prof. A. Buschinger qui m'a procuré les fourmis et E. Plaum pour la préparation technique des coupes microscopiques. Je remercie également le Prof. D. Lebrun pour la discussion du manuscrit, et H. Zurings pour la dactylographie du texte.

#### REFERENCES

- BILLEN J.P.J., 1984. Morphology of the Tibial Gland in the Ant *Crematogaster scutellaris*. *Naturwissenschaften*, **71**, 324-325.
- CAVILL G.W.K., ROBERTSON P.L., DAVIES N.W., 1979. An Argentine ant aggregation factor. *Experientia*, **35**, 989-990.
- CAVILL G.W.K., DAVIES N.W., McDONALD F.J., 1980. Characterization of Aggregation Factors and Associated Compounds from the Argentine Ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. Chem. Ecol.*, **6**, 371-384.
- DAZZINI VALCURONE M., FANFANI A., 1982. Nuove Formazione Glandolari del Gastro in *Dolichoderus (Hypoclinea) doriae* Em. (Formicidae, Dolichoderinae). *Pubbl. Ist. Entom. Univ. Pavia*, **28**, 1-18.
- FANFANI M., DAZZINI VALCURONE M., 1984. Nuovi Dati Relativi alla "Glandola di Pavan" in *Iridomyrmex humilis* Mayr. (Formicidae Dolichoderinae). *Pubbl. Ist. Entom. Univ. Pavia*, **28**, 1-9.
- HÖLLDOBLER B., ENGEL H., 1978. Tergal and Sternal Glands in Ants. *Psyche*, **85**, 285-329.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., HAHN M., 1979. Neue Abdominaldrüsen bei Ameisen. I. Ponerini (Formicidae : Ponerinae). *Zoomorphologie*, **94**, 49-66.

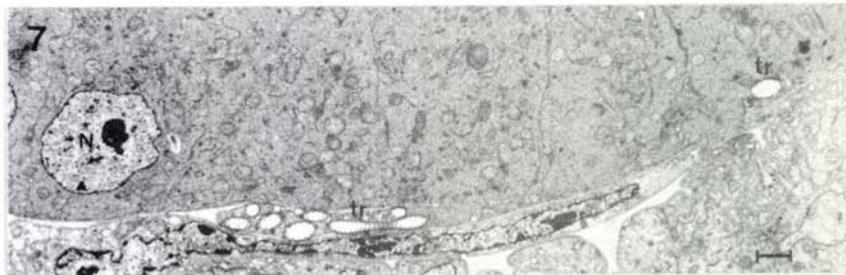
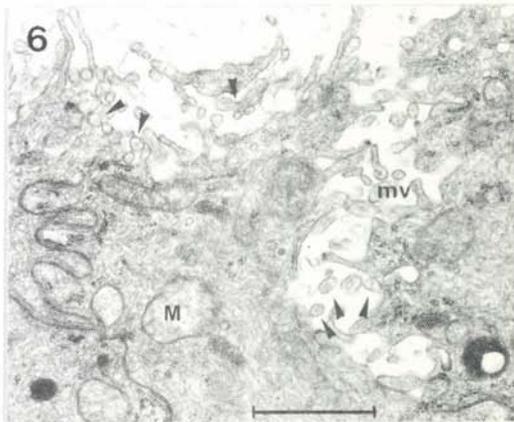
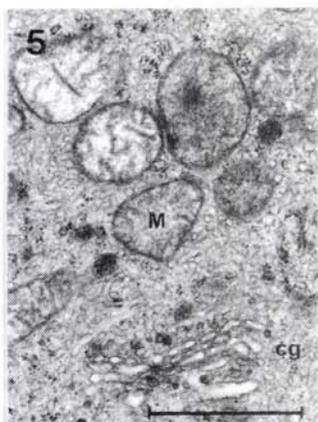
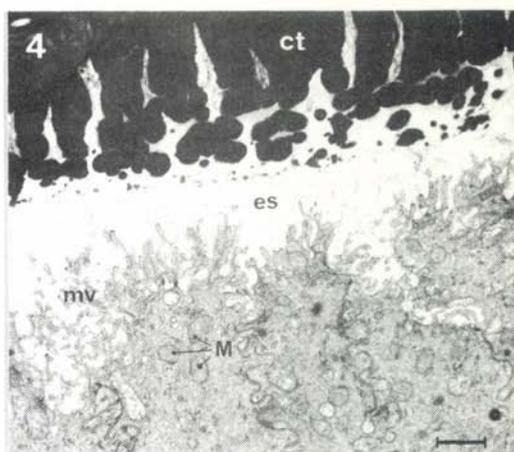
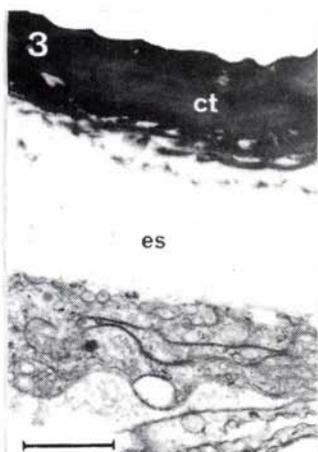
- MIRADOLI ZATTI M.A., PAVAN M., 1957. Studi sui Formicidae. III. Nuovi Reperti dell'Organo Ventrale nei Dolichoderinae. *Boll. Soc. Ent. Ital.*, **87**, 84-87.
- NOIROT C., QUENNEDEY A., 1974. Fine Structure of Insect Epidermal Glands. *Ann. Rev. Entomol.*, **19**, 61-80.
- PAVAN M., 1955. Studi sui Formicidae. I. Contributo alla conoscenza degli organi gastrali dei Dolichoderinae. *Natura (Milano)*, **46**, 135-145.
- PAVAN M., RONCHETTI, G., 1955. Studi sulla morfologia esterna e anatomia interna dell'operaia di *Iridomyrmex humilis* Mayr e ricerche chimiche e biologiche sulla iridomirmecina. *Atti Soc. It. Sc. Nat.*, **94**, 379-477.
- ROBERTSON P.L., DUDZINSKI M.L., ORTON C.J., 1980. Exocrine Gland Involvement in Trailing Behaviour in the Argentine Ant (Formicidae : Dolichoderinae). *Anim. Behav.*, **28**, 1255-1273.
- TRANIELLO J.F.A., JAYASURIYA A.K., 1981. Chemical Communication in the Primitive Ant *Aneuretus simoni* : The Role of the Sternal and Pygidial Glands. *J. Chem. Ecol.*, **7**, 1023-1033.
- WILSON E.O., PAVAN M., 1959. Glandular Sources and Specificity of some Chemical Releasers of Social Behavior in Dolichoderine Ants. *Psyche*, **66**, 70-76.

Fig. 3 - 7. Détails ultrastructuraux de la glande de Pavan :

3. Paroi du réservoir montrant l'épithélium très mince. (x 14.800)
4. Région apicale de l'épithélium glandulaire, l'espace subcuticulaire et la cuticule pourvue de pores. (x 7.600)
5. Cytoplasme des cellules sécrétrices montrant le réticulum lisse très élaboré, des mitochondries et corps de Golgi. (x 24.700)
6. Détail de la région des microvillosités. Les flèches indiquent des canaux axiaux. (x 19.500)
7. Région basale de l'épithélium glandulaire avec pénétration des trachéoles entre les cellules sécrétrices. (x 5.100)

Abréviations : cg = corps de Golgi ; ct = cuticule ; es = espace subcuticulaire ; M = mitochondries ; mv = microvillosités ; N = noyau ; tr = trachéoles.

(échelle : 1  $\mu$ m)



MORPHOMETRICS AS A TOOL IN IDENTIFICATION : A CASE STUDY ON A MYRMICA  
FROM FRANCE  
(Hymenoptera, Formicidae)

par

G.W. ELMES et J.A. THOMAS

Institute of Terrestrial Ecology  
Furzebrook Research Station  
Wareham, Dorset, BH20 5AS, UK

**Résumé:** Morphométrie comme méthode dans l'identification: un exemple d'un *Myrmica* de France.

Des populations de trois espèces de *Myrmica* ont été étudiées dans une région de la Haute Savoie française, qui est caractérisée par la présence de deux espèces du papillon rare *Maculinea*. L'identification de *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* ne posait aucun problème, tandis que la troisième espèce qui a été considérée comme *M. vandeli* Bondroit ne pouvait être discernée que par ses femelles et mâles. Les ouvrières de cette espèce sont difficiles à séparer de *M. scabrinodis*, d'autant plus que les différences entre les mâles de *M. vandeli* et *M. sabuleti* sont assez faibles. Les femelles, au contraire, sont faciles à identifier par leur taille beaucoup plus grande et leur couleur plus foncée par rapport aux femelles de *M. scabrinodis*. Cette contribution confirme l'identification d'une espèce par une étude morphométrique, et nous permet ensuite de déterminer les ouvrières avec un certitude relative.

**Mots-clés:** *Formicidae*, morphométrie, distinction, *Myrmica vandeli*, *Myrmica scabrinodis*.

**Summary:** Populations of 3 species of *Myrmica* were examined at a site in the Haute Savoie region of France; the site is notable for the presence of 2 species of the rare butterfly genus *Maculinea*. *M. rubra* and *M. scabrinodis* were easily identified but, initially, the third species could be separated only by differences in the gynes and males. The species was assumed to be *M. vandeli* Bondroit. The workers of this species are difficult to separate from *M. scabrinodis* and the males can easily be mistaken for *M. sabuleti*. Only the queens are readily recognisable, being very similar to *M. scabrinodis*, but generally much larger and darker. This paper shows how an examination of morphometrics confirmed the identification of the species and enabled us to determine workers with a known reliability.

Key-words: *Formicidae*, *morphometry*, *discrimination*, *Myrmica vandeli*, *Myrmica scabrinodis*.

## INTRODUCTION

People who work on the ecology and population biology of ants often encounter forms that appear to be different from the normal species. The reasons for considering them to be different are often a qualitative assortment of observations on behaviour, nest sites, etc. The scientist is then faced with 2 related but separate problems: is the form really different, using the accepted morphological criteria for determining speciation within the genus?; and, if so, what name should be given to it? The first question is of primary importance to the field biologist, but the second becomes important when he wishes to publish his observations. We were faced with these problems when working on a site near Yenne, in the Haute Savoie region of France.

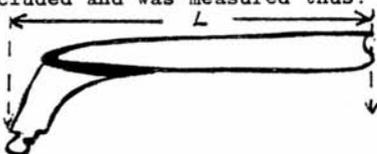
This site was a small marsh at the bottom of old hay-meadows, and it supported colonies of 2 species of the rare butterfly genus *Maculinea*: *M. nausithous* Bgstr. and *M. teleius* Bgstr. (Thomas 1984). The larvae of these butterflies are parasitic on colonies of *Myrmica* ants; we found that each *Maculinea* had a specific host, and that *Maculinea nausithous* used *Myrmica rubra* L. whilst *Maculinea teleius* used *Myrmica scabrinodis* Nyl. (Thomas 1983). It was therefore important to estimate the abundance and distribution of the 2 *Myrmica* species and to know the average nest population of each, so that we could estimate the carrying capacity of the site for the butterfly populations. In some of the nests of "*scabrinodis*" we found very large, dark, atypical queens. Subsequently, we began to notice small behavioural differences between the workers in the nests of "*scabrinodis*", and this led us to suspect that we might in fact be dealing with 2 distinct forms or species. If this was the case, obviously it would have an important bearing on our study of the butterfly populations.

For the first year we had only workers and queens available, and because Elmes (1978) had already studied queens of the *M. scabrinodis* group using morphometrics, we decided to use this approach on these ants. Using the key of Kutter (1977), which is the best current guide to the identification of *Myrmica*, we suspected that the large queens were either *Myrmica vandeli* Bondroit or some unknown species. However, we were misled by his descriptions of the workers and males, and the suggestion that *M. vandeli* might be a parasite did not fit our observations of the nest structure or the behaviour of the workers. The following illustrates the morphometric approach to this problem. In fact, it was more piecemeal than is suggested here because new material, including males and the types, were obtained as the study progressed. Here, we start with the detailed examination of the queens, as we did in fact, then examine the males, which were found clearly to be distinct from *M. scabrinodis*, and finally we consider the workers, which are the hardest to distinguish but which are all that are available in most field studies.

## METHODS

Eleven measurements were made on queens and workers, and 10 on males: headwidth, headlength, minimum frons width, scape length, thorax width, epinotal spine length (females only), petiole width, post-petiole width, post-petiole height, and the number of hairs on the petiole; all were measured as indicated by Elmes (1978). The length of a head bristle was not measured for this study, but the length of the female scape was included and was measured thus:

Scape length:  $L$



All measurements were recorded to the nearest 100th of a mm.

Canonical variate analysis was carried out on the groups of samples. For a detailed explanation of the method see Blackith & Reyment (1971), and for its application to *Myrmica* ants see Elmes (1978). In simple terms, this method attempts to maximise the between-/within-group variance ratio; in other words, it looks for a linear combination of the original morphometrics that emphasise differences which exist between the distinct groups while condensing the differences between the individuals within those groups. If there is no discrimination between 2 groups, they cannot be separated by this method. For convenience, the canonical variate (Cv) scores are standardised to have unit average within-group variance and an overall mean of zero.

The method assumes that the original measurements are normal and that the within-group variances are homogenous, so theoretically the within-group canonical variate scores should all have the same spread and the confidence limits can be calculated as the square root of  $\chi^2$  with the degree of freedom equal to the number of canonical variates that are considered together. In practice, the data never conform exactly to the assumptions, so we consider it best to show confidence limits that are calculated from the actual scores. When 2 canonical variates are considered together, as is usual in this study, the confidence limits are ellipses whose major axis lies along the correlation between the 2 scores. If the assumptions about the data were perfectly true, these would be equal-sized circles!

As a starting point, we have taken the comparison of the queens of *Myrmica scabrinodis*, *Myrmica sabuleti* Meinert and *Myrmica hirsuta* Elmes (Elmes 1978). Here the analysis is repeated with scape included instead of bristle length (Fig. 1). In the case of 3 groups, only 2 canonical variates are obtained: Cv1 accounting for 83% of the between-/within-group variation and Cv2 the remaining 17%.

We can illustrate the discriminating power of the method by including in the analysis 2 more groups from each of the 3 species. These were:

*M. scabrinodis*, 10 queens from Bindon Hill, Dorset, GB, and 10 queens from Yenne, France (the same site as the unknown queens).

*M. sabuleti*, 10 queens from Oland, Sweden, and 10 queens from miscellaneous sites in France.

*M. hirsuta*, 10 queens from Bindon Hill, Dorset, GB, and 9 queens from the DDR.

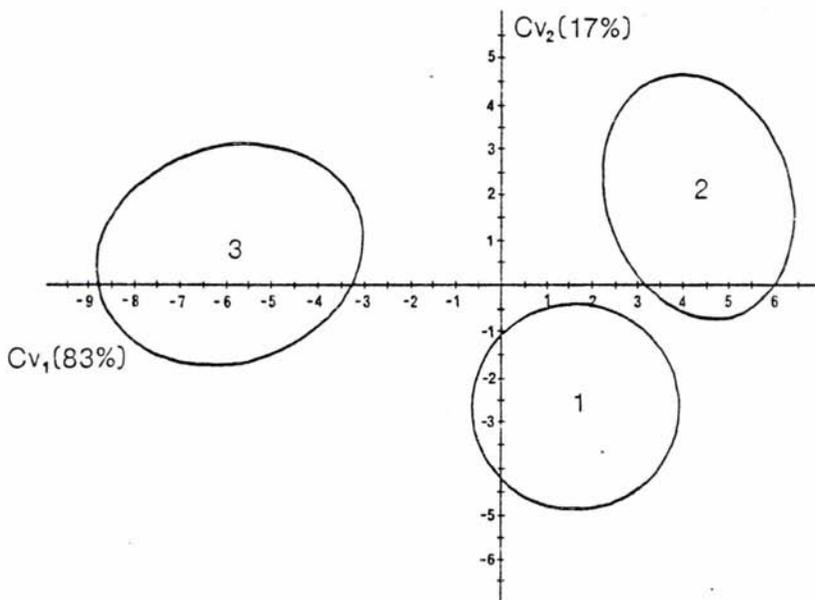


Figure 1: Distribution of the  $Cv$  scores for 40 queens of each of *M. scabrinodis* (1), *M. sabuleti* (2), *M. hirsuta* (3). The ellipses are the 95% confidence limits. These are the same individuals used by Elmes (1978).

In every case, treating these as separate groups resulted in them overlying the correct species, being indistinguishable from the base samples. For clarity of illustration, the extra queens of each species have been pooled to give groups of 20, 20, 19, respectively (Fig. 2). Thus, for determining these species by the use of the 11 morphometrics and comparison with the base groups (Fig. 1), the method is quite robust.

## RESULTS

### QUEENS

The putative *M. vandeli* from Yenne were included and compared with the groups obtained by combining the groups 1 and 1a, etc., from Fig. 2. This produced a clear separation of the *M. vandeli*. Two further samples of 9 suspected *M. vandeli* queens collected from the Massif Central and 10 queens from St Bonnet, Hautes Alpes, were added, and as expected, these were not discriminable from the Yenne sample. For clarity, these 19 queens are illustrated as one group (4a) in Fig. 3.

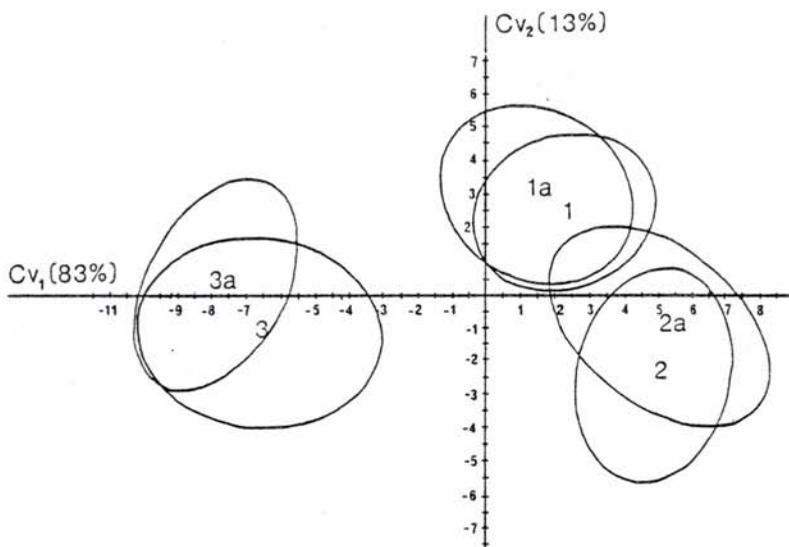


Figure 2: Distribution of the Cv scores for base samples 1, 2 and 3 and three new groups of 20 *M. scabrinodis* (1a), 20 *M. sabuleti* (2a), and 19 *M. hirsuta* (3a). The ellipses are the 95% confidence limits. Note that the scores for Cv2 have been 'flipped' compared to Figure 1; this is arbitrary and has no significance.

This convinced us that we were truly dealing with a fourth species that differed morphologically from the original 3 by at least the same amount as these differ from each other. The final step was to confirm the name. The type specimens of *M. vandeli* were then obtained and measured, and their Cv scores were found to be indistinguishable from our unknown species (Fig. 4, groups 4 and 4b), confirming our original visual impression that we were dealing with *M. vandeli*.

If we wish to use these measurements to identify a specimen between *M. scabrinodis* and *M. vandeli*, then a Cv analysis on just these 2 groups gives only one Cv. If the average of the 2 group mean scores, weighted for the actual within-group SD, is used to discriminate between them, then there is only a 1 in 10,000 chance of misidentifying an individual. If the variables that are measured are reduced from 11 to 3, then the odds of misidentification rise only slightly to 3 in 10,000; this is adequate for most purposes. The 3 best variables for discrimination between queens of these species are headwidth (W), post-petiole width (PPW) and petiole hair number (H). In order to calculate the Cv score, the measurements in mm. are put in the following equation:

Cv score =  $11.913 W + 13.458 PPW - 25.889 + 0.192 H$   
*M. scabrinodis* < -0.91 > *M. vandeli*. Confidence 99.97%

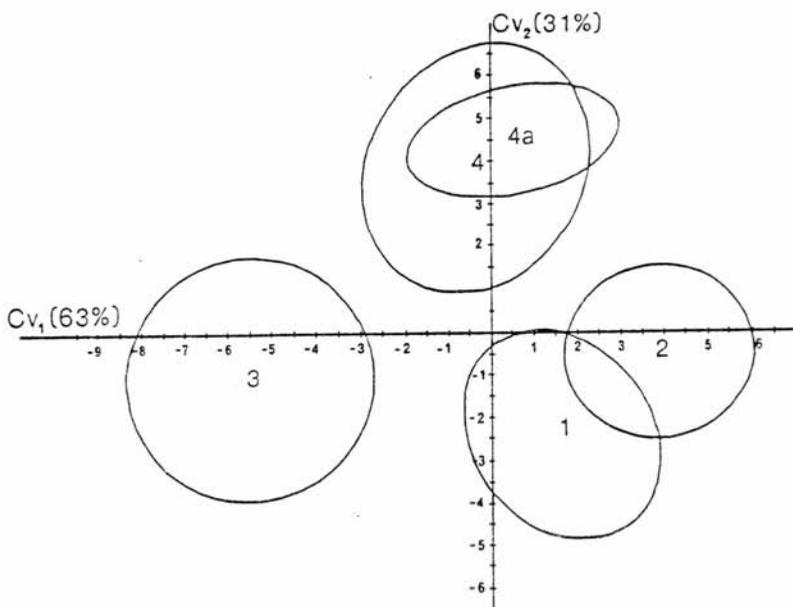


Figure 3: Distribution of the Cv scores for 4 groups of queens: 60 *M. scabrinodis* (1), 60 *M. sabuleti* (2), 59 *M. hirsuta* (3) and 40 "*M. vandeli*" (4). 19 *M. vandeli* (4a) from 2 other French sites are included: these cannot be distinguished from (4). The ellipses represent the 95% confidence limits.

With only 3 measurements and a pocket calculator, this becomes a practicable method of identification for non-specialists. Obviously, if a different pair is considered (eg *M. vandeli*/*M. sabuleti*) then the components of the reduced variable set would be different. As a general rule, when more species are discriminated between together, more measurements must be used.

#### MALES

Males of the putative *M. vandeli* were caught at all 3 sites in France: the Hautes Alpes, Haute Savoie and Massif Central. Cv analysis was used to compare these with the sets of males of *M. scabrinodis*, *M. sabuleti* and *M. hirsuta* that were used by Elmes (1978). Nine males of *M. hirsuta* from DDR were also included in the analysis. This confirmed the visual impression that *M. scabrinodis* is quite distinct from the other 3 species; its most obvious

distinction is a short antennal scape. For clarity of presentation, *M. scabrinodis* is omitted from the subsequent analyses, although its inclusion should have no effect on the discrimination between the other species; this would be done by lower level canonical variates (ie Cv3, Cv4, etc.).

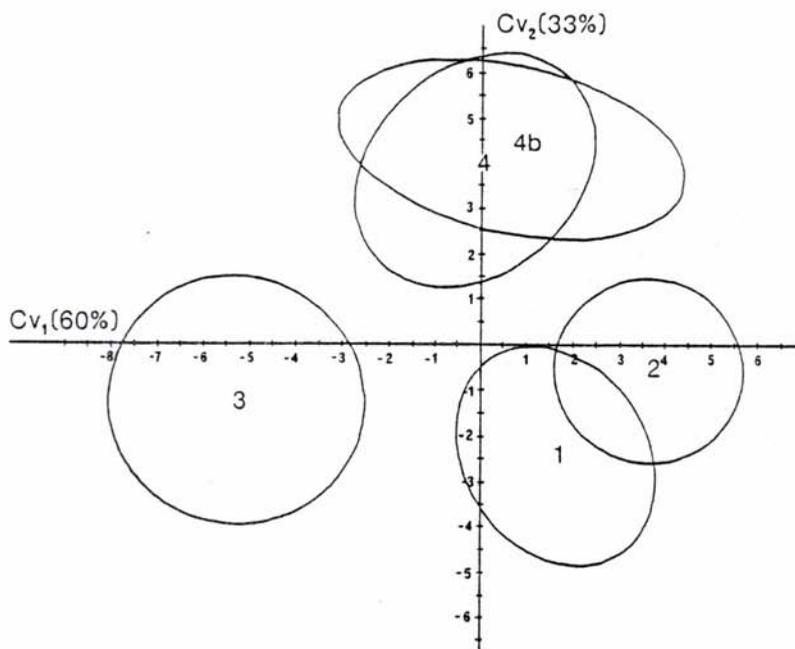


Figure 4: Distribution of the Cv scores for *M. scabrinodis* 60 queens (1), *M. sabuleti* 60 queens (2), *M. hirsuta* 59 queens (3), and *M. vandeli* 6 type specimens (4b) and combined sample of 59 queens from 3 sites in France (4). The ellipses are the 95% confidence limits.

Note: the large apparent variance of the type specimens is due to the small sample size.

Somewhat unexpectedly, the *M. hirsuta* from the DDR were discriminable from those caught by Elmes (1978) (but remember that no discrimination could be made between the females from DDR and UK). The most obvious difference is the DDR specimens' greater pilosity and wider post-petiole - the characters most often associated with parasitic ants. This is not so surprising if one accepts the theory of the independent occurrence or evolution of *M. hirsuta* parasites within *M. sabuleti* populations, as proposed by Elmes (1978). The haploid males might be expected to show greater individual variation than the diploid females in all species, and this might be exaggerated if the various geographical races of *M. hir-*

*suta* are in fact of different genetic origins. Further investigation of this problem will be made elsewhere. Here, the 9 males from the DDR are ignored in subsequent analyses.

When samples of *M. vandeli* from the 2 French sites were compared with *M. sabuleti*, each discriminated well from that species, but no discrimination could be made between the various *M. vandeli* samples. Therefore, these were combined and compared again with *M. sabuleti*, and with 14 type and paratype specimens of *M. vandeli* from the Bondroit Collection (Fig. 5). It is seen that no real discrimination can be made between our *M. vandeli* and Bondroit's types; this, again, confirms our opinion that the putative *M. vandeli* are indeed that species.

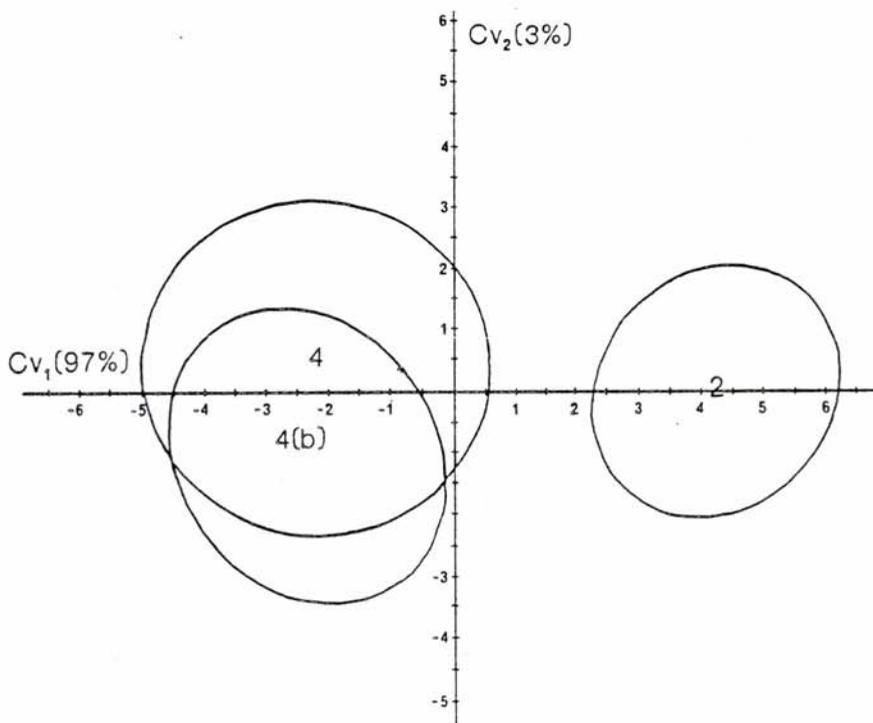


Figure 5: Distribution of the  $Cv$  scores for 3 groups of males: 28 *M. sabuleti* (2), 39 *M. vandeli* from 3 sites (4), and 14 type specimens of *M. vandeli* (4b). The ellipses represent the 95% confidence limits.

When all the *M. vandeli*, including the type specimens, are compared against *M. sabuleti* and *M. hirsuta* from the UK, it is seen that *M. vandeli* males are quite similar to *M. hirsuta* males (Fig. 6). This might lead to problems if *M. vandeli* males were caught apart from their related females. A simple comparison has

been made between the pairs of species. *M. sabuleti* can be separated satisfactorily from *M. vandeli* using only 3 measurements: post-petiole width (PPW), post-petiole height (PPH) and the number of hairs on the petiole (H).

$$Cv \text{ score} = -25.23 \text{ PPW} + 30.63 \text{ PPH} - 0.34 \text{ H} + 1.96$$

*M. vandeli* < 1.32 > *M. sabuleti*. Confidence 99.93%

But a similar comparison of *M. hirsuta* with *M. vandeli* produced a less clear separation. Most of the original measurements contribute to the discrimination to some extent, although the best 4 are: minimum frons width (F), petiole width (PW), post-petiole width (PPW) and post-petiole height (PPH).

$$Cv \text{ score} = 15.49 \text{ F} + 27.81 \text{ PW} + 1.32 \text{ PPW} + 3.64 \text{ PPH} - 16.51$$

*M. vandeli* < 0.471 > *M. hirsuta* (GB). Confidence 83.7%.

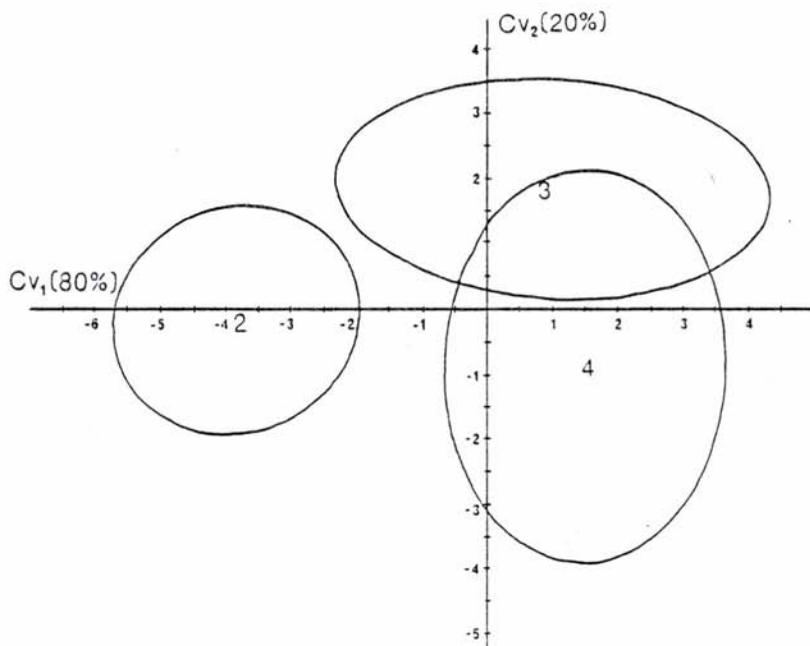


Figure 6: Distribution of the Cv scores for 3 groups of males: 28 *M. sabuleti* (2), 27 *M. hirsuta* from GB (3), and 53 *M. vandeli* (4). The ellipses represent the 95% confidence limits.

#### WORKERS

Whereas the males and females of *M. vandeli* were previously known from the Bondroit Collection, the workers were descr-

ibed from only 3 rather dubious specimens by Kutter (1977). It was essential for us to be able to separate workers of the species from those of *M. scabrinodis* from the site at Yenne with a high degree of confidence, because we did not wish to disturb the nests too much when we assessed the populations of ants that were available for parasitisation by *Maculinea* butterflies. Consequently, only workers were available for most identifications.

We compared a sample of 40 workers of *M. vandeli* from 8 nests at Yenne with similar samples of *M. scabrinodis* and *M. sabuleti* that were obtained within a few hundred metres of each other at that site. Where possible, only those colonies which had either queens or males available for confirmation were used to obtain the worker samples. A good discrimination was obtained between *M. vandeli* and the other 2 species, although, interestingly, a much poorer discrimination was obtained between *M. scabrinodis* and *M. sabuleti* at Yenne than is normal for other sites (Fig. 7).

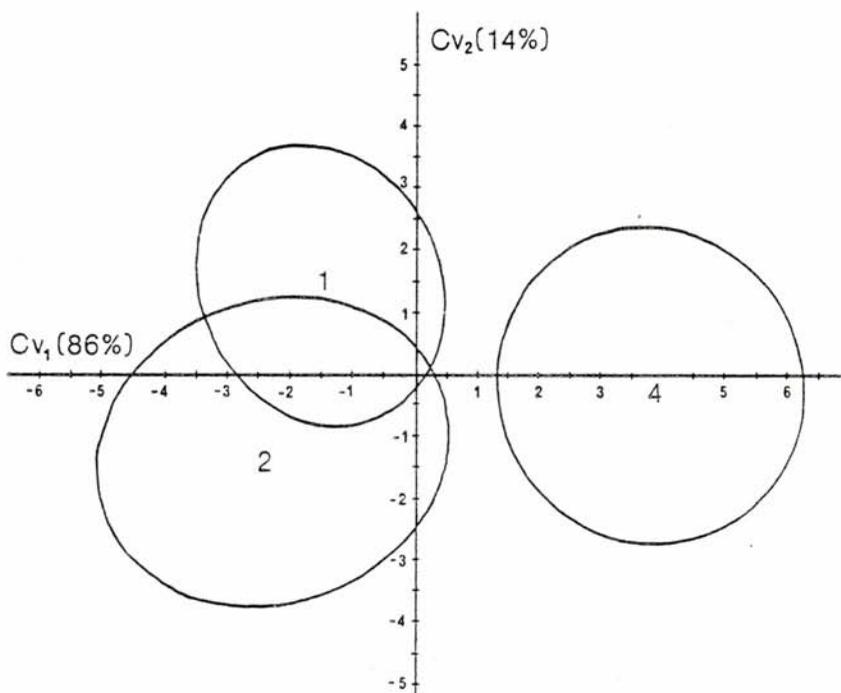


Figure 7: The distribution of Cv scores for 3 species of workers: 40 *M. scabrinodis* (1), 40 *M. sabuleti* (2) and 40 *M. vandeli* (4). The ellipses represent the 95% confidence limits.

When *M. scabrinodis* and *M. vandeli* workers are considered as a pair, we find that only 3 measurements are needed to obtain a satisfactory discrimination. It should be remembered that

this applies to workers from the Yenne site, although our experience indicates that the overall discrimination for specimens from elsewhere would not be much different from this. The required measurements are: minimum frons width (F), post-petiole width (PPW) and the number of hairs on the petiole (H).

$$Cv \text{ score} = 53.10 F - 33.09 PPW + 0.42 H - 9.69$$

$$M. \textit{scabrinodis} < -0.20 > M. \textit{vandeli}. \text{ Confidence } 99.53\%$$

These measurements were used as a practical aid to our field study. Because of the small amount of variation among workers within colonies, it can be demonstrated that if 3 workers from the same nest are available, then that colony can be identified between *M. scabrinodis* and *M. vandeli* using these 3 measurements, with a probability of error so small as to be almost a certainty!

#### DISCUSSION

The method of canonical variate analysis of morphometrics has enabled us, who are not specialist taxonomists, to recognise and assign a name to specimens from a species that had been previously poorly described. Furthermore, we have been able to isolate those measurements that are of most use for the separation of *M. vandeli* workers from *M. scabrinodis*, and *M. vandeli* males from *M. sabuleti* - two sets of discriminations that are impossible to make with confidence by a casual inspection of the ants.

Apart from the larger size, darker coloration, and coarser sculpture of the queens, we find that *M. vandeli* females (both workers and queens) are generally larger than *M. scabrinodis*, with relatively wider heads and post-petioles and much more hair in the peduncle region. These last 2 features are characters of social parasites and led Bondroit (who had only seen a few queens and males, caught flying during a nuptial flight) to speculate that *M. vandeli* might also be parasitic. All our evidence is that the possession of these characters is coincidental; we have excavated many discrete nests that contained only *M. vandeli*, and conclude that this is a perfectly good free-living species.

The males are easily separated from *M. scabrinodis* and *M. sabuleti* by this method, but are rather difficult to separate from *M. hirsuta*, both having long scapes, high pilosity and a wide post-petiole. The workers, like the queens, are fairly easily separated from *M. scabrinodis*, with pilosity and post-petiole width again being important in the discrimination. This general association of so-called parasitic characters in an apparently free-living species is interesting. In our opinion, it tends to support Elmes' view that while these characters are often linked with a set of behavioural characteristics that give the individual a proclivity towards a parasitic mode of life. Parasites without these morphological characters might also occur by chance, as might the morphological characters in non-parasites (Elmes 1978).

We hope to publish a detailed assessment of the ecology of *M. vandeli* elsewhere, but here we take the opportunity to report that it lives in wet grassland. It tends to nest in tussocks of

fine grass that are themselves quite dry even if they are surrounded by water, although it seems likely that nests may be temporarily submerged when the snows melt in Spring. In our experience, nests of *M. vandeli* are always sympatric with *M. scabrinodis*, with the latter resting in wetter tussocks of coarser vegetation. There is thus a distinct partition of habitat on a fine level but not on a wider scale; no doubt this, combined with the similarity of the workers to *M. scabrinodis*, has led to the failure to recognise this species. Having seen *M. vandeli*'s habitat at Yenne, we soon found it on similar-looking sites in two areas of France, over 100 km apart, and on one site in Switzerland. We have also been told of its occurrence in the German/Austrian Alps and in Czechoslovakia (Petr Werner pers. comm.). We suspect that it is in fact a widespread species, possibly confined to the mountains of Central and Southern Europe. Judging by its habitat requirements, it is likely to be more common than *M. scabrinodis* in some parts of the Alps.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We are indebted to Bernhard Seifert of the Staatliches Museum für Naturkunde Goerlitz, DDR, for the loan of specimens of *Myrmica hirsuta*, and especially to the Institut Royale Sciences Naturelles de Belgique for the loan of type specimens from the Bondroit Collection.

#### References

- BLACKITH R.E., REYMENT R.A., 1971.- *Multivariate Morphometrics* Academic Press, London and New York- 412 pp.
- ELMES G.W., 1978.- A morphometric comparison of three closely-related species of *Myrmica* (Formicidae), including a new species from England. *Systematic Entomology*, 3, 131-145.
- KUTTER H. von, 1977.- *Insecta Helvetica*, 6 Hymenoptera, Formicidae. Fotorotar AG, Zürich- 298 pp.
- THOMAS J.A., 1983.- The ecological separation of two species of large blue butterfly (*Maculinea* spp.). *Annual Report of Institute of Terrestrial Ecology*, 1982, 82-83.
- THOMAS J.A., 1984.- The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the Dusky Large Blue butterfly) and *M. teleius* (the Scarce Large Blue) in France. *Biological Conservation*, 28, 325-347.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 109-118 (1985)

**IDENTIFICATION ET DISTRIBUTION DE TETRAMORIUM CAESPITUM  
(L.) ET T. IMPURUM (FOERSTER) EN BELGIQUE  
(Hymenoptera Formicidae).**

par

**Roger CAMMAERTS, Jacques M. PASTEELS et Yves ROISIN (\*)**

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire,  
Université libre de Bruxelles, CP 160.  
50, av. F.D. Roosevelt,  
B-1050 Bruxelles

Résumé : *Tetramorium caespitum* (LINNE) et *T. impurum* (FOERSTER, 1850) sont présents en Belgique et dans les régions limitrophes. Les mâles sont facilement identifiables, par la structure de leurs genitalia et les reines peuvent se distinguer par la morphologie du thorax. Les différences morphologiques entre ouvrières ne sont que statistiques, le meilleur critère, dans les régions étudiées, étant la couleur plus pâle (brunâtre) de *T. impurum*. Les phéromones de piste sont spécifiques de l'espèce et un test de phéromone de piste constitue une méthode simple et fiable d'identification.

Les époques et les heures d'essaimage sont différentes chez les deux espèces.

Une carte de distribution est présentée. Elle montre que les deux espèces sont le plus souvent allopatriques, *T. caespitum* se retrouvant surtout sur les sols sablonneux et *T. impurum* sur les sols argileux et limoneux. Cependant, des zones locales de sympatrie s'observent. Aucun hybride n'a pourtant été trouvé. Il est constaté que *T. impurum* est plus rudéral et que *T. caespitum* préfère les sols plus chauds.

*T. modestum* (FOERSTER, 1850) est considéré comme synonyme de *T. caespitum*.

Mots-clés : *Formicidae*, *Tetramorium caespitum* (LINNE), *T. impurum* (FOERSTER, 1850), *T. modestum* (FOERSTER, 1850), morphologie, spécificité de la piste, sécrétion mandibulaire, isolement reproducteur, distribution.

Summary : *Tetramorium caespitum* (LINNAEUS) and *T. impurum* (FOERSTER, 1850) are present in Belgium and its adjacent regions. The males of the two species are easily identified by the structure of their genitalia, and queens and gynes may be distinguished by the morphology of their thorax. Morphological differences between the workers are only statistical, the best criterium in the area studied being the paler colour

(\*) Aspirant du Fonds National belge de la Recherche scientifique

(brownish) of *T. impurum*. Trail pheromones are species-specific, and a trail bioassay provides a simple and unambiguous identification method.

The season and the hours of swarming are different for the two species.

A distribution map is presented which shows that the two species are usually allopatric, *T. caespitum* being mainly found on sandy soils and *T. impurum* on clayish and loamish soils. However, local sympatric zones were found though no hybrids were observed. It is stated that *T. impurum* is more ruderal and that *T. caespitum* prefers warmer soils.

*T. modestum* (FOERSTER 1850) is considered as synonymous with *T. caespitum*.

**Key words :** *Formicidae, Tetramorium caespitum* (LINNAEUS), *T. impurum* (FOERSTER, 1850), *T. modestum* (FOERSTER, 1850), morphology, trail specificity, mandibular secretion, reproductive isolation, distribution.

## INTRODUCTION

Cette année (en 1984) il y aura cent ans que disparaissait Arnold FOERSTER, ce taxonomiste allemand perspicace, qui, en 1850 déjà, avait montré l'existence d'espèces ne différant que de peu d'espèces linnéennes communes. Telles sont, par exemple, *Formica polyctena* FOERSTER, voisine de *F. rufa* L. ou encore *Lasius alienus* (FOERSTER), voisine de *Lasius niger* (L.). Très tôt les myrmécologues ont reconnu le bien fondé de l'existence de ces couples d'espèces proches, voire jumelles et dont la mise en question ne se pose plus.

FOERSTER nous a aussi laissé la description de 3 espèces de *Tetramorium* vivant aux environs d'Aix-la-Chapelle, aux confins de la Belgique et de la Hollande, à savoir, sous le nom générique de *Myrmica*, *M. fuscula* NYLANDER et deux espèces nouvelles, *M. modesta* et *M. impura*.

Les *Myrmica fuscula*, *M. modesta* et *M. impura* ont été très tôt mises en synonymie avec *Myrmica caespitum* LATREILLE, 1807, par MAYR (1855) et NYLANDER (1856). La synonymie de tous ces taxons avec *Formica caespitum* LINNÉ, 1761 (sic) a été confirmée par MAYR, en 1863, l'espèce linnéenne étant alors définitivement placée dans le genre *Tetramorium* MAYR, 1855. Ceci a conduit à l'oubli des *Myrmica modesta* et *M. impura* de FOERSTER. Cependant, EMERY (1925), en révisant les *Tetramorium* du groupe *caespitum* a contribué à préparer la résurrection des taxons de FOERSTER en écrivant que "les variétés décrites par FOERSTER ne devraient pas être regardées simplement comme synonymes de *T. caespitum*, du moins *M. impura*...". Effectivement, en 1972, H. KUTTER suggérait à B. POLDI que les *T. caespitum* que cet auteur étudiait sur la côte adriatique appartenaient en fait à l'espèce *T. impurum* FOERSTER *sensu* EMERY, 1925 (POLDI, 1973). Dans sa récente Faune des Fourmis de Suisse, KUTTER (1977) distingue *T. caespitum* (L.,

1758), *T. impurum* (FOERSTER, 1850) et *T. semilaeve* (ANDRE, 1883).

Une contradiction entre les résultats de l'analyse du contenu des glandes mandibulaires de *Tetramorium* de Belgique (PASTEELS et al., 1980, 1981) et d'Angleterre (LONGHURST et al., 1980) a attiré notre attention sur l'existence des deux taxons *T. caespitum* et *T. impurum* en Belgique.

Des récoltes intensives nous permettent à présent de préciser la distribution des deux taxons en Belgique et dans les régions limitrophes. De plus, des observations complémentaires sur la morphologie et l'éthologie des deux espèces, facilitant leur identification, sont apportées dans le présent travail. Enfin, les mécanismes d'isolement reproducteur des deux espèces, parfois sympatriques, sont discutés.

## RESULTATS

### MORPHOLOGIE

KUTTER, dans sa Faune de Suisse (1977), distingue bien *caespitum* d'*impurum*, mais ne donne aucune diagnose pour les ouvrières, qu'il serait donc impossible de distinguer. Les différences ne se verraient que sur les mâles et les femelles.

En Belgique, les mâles trouvés se répartissent en 2 formes, à l'origine identifiées pour nous par B. POLDI. Il est toujours aisé de les distinguer par les genitalia (fig. 1), notamment par la forme des stipes. Notons ici que les vues latérales données par KUTTER (1977 : fig. 324 et 325) semblent avoir été interverties.

Les femelles ne se distinguent que par la forme de leur thorax dont le mesonotum surplombe davantage le pronotum chez *T. caespitum*. Chez *T. impurum* on voit mieux les "épaules", mais ce caractère est parfois quelque peu variable. D'autre part, en Belgique, le thorax des femelles adultes de *T. caespitum*, vu de profil, est d'un noir profond, tandis que celui des femelles adultes de *T. impurum* est brun ou brun foncé.

Le cas le plus difficile mais le plus intéressant est celui des ouvrières. C'est en effet sur la caste ouvrière que s'établissent la plupart des identifications des myrmécologues.

En l'absence de comparaison avec le matériel typique dont nous attendons l'envoi, le mieux est de retirer du travail de FOERSTER (1850) les différences qui nous semblent utiles et qui ne se rapportent d'ailleurs qu'aux ouvrières. FOERSTER ayant décrit son matériel des environs d'Aix-le-Chapelle, on peut considérer le matériel que nous avons récolté à la frontière belgo-hollando-allemande comme topotypique, matériel qui ne se distingue pas non plus de celui récolté ailleurs en Belgique et dans les régions limitrophes.

Pour la coloration tout d'abord, FOERSTER signale que *M. impura* (et *M. modesta*) est plus claire que *M. fuscula*, ce dernier taxon étant considéré depuis longtemps comme synonyme de *caespitum*.

Un classement des ouvrières de 4 nids de *T. caespitum*

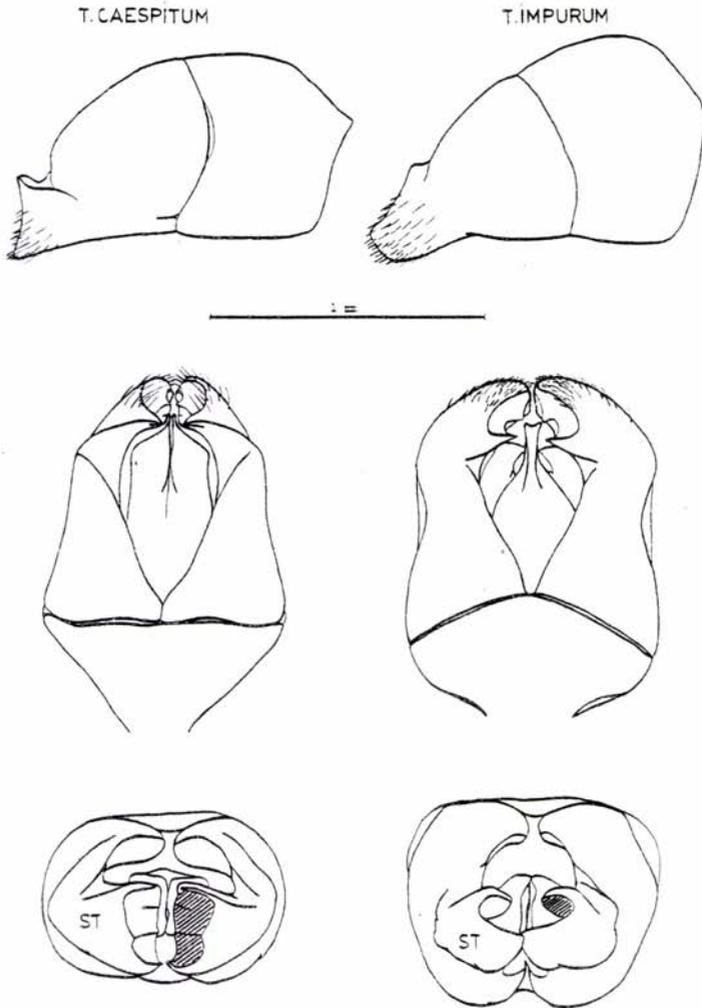


Figure 1 : Armature génitale des mâles de *Tetramorium caespitum* (L.) et *T. impurum* (FOERSTER), de Belgique.  
 De haut en bas : vue latérale droite, vue dorsale, vue postérieure.  
 ST : stipes.

et de 5 nids de *T. impurum*, dont nous connaissons l'identité grâce à la présence de sexués, a été réalisé par 4 observateurs naïfs. Bien qu'il y ait un certain chevauchement dans le degré de coloration attribué (gradation de 1 à 9), les ouvrières de *T. caespitum* ont significativement été jugées plus foncées que les ouvrières de *T. impurum* (test U de Mann-Whitney :  $P = 0.016$ ). Ce résultat est confirmé par nos recherches intensives sur le terrain, sur des centaines de nids. Ceci permet d'affirmer, qu'en Belgique et régions limitrophes, lorsqu'un nid de *Tetramorium* ne contient que des ouvrières entièrement noires, il s'agit bien de *T. caespitum*, tandis que si toutes les ouvrières adultes sont claires, il s'agit sans aucun doute de *T. impurum*. On voit que, néanmoins, seules les colorations extrêmes sont de quelque utilité pour reconnaître les ouvrières vivantes.

En ce qui concerne la morphologie des ouvrières, FOERSTER indique que les espèces se distinguent par les dimensions relatives des articles 1 à 4 du fouet antennaire et par la présence ou non d'une striation sur les noeuds pétiolaires. Pour FOERSTER, seul *T. impurum* se distingue ainsi de *T. caespitum*, *T. modestum* étant semblable à *T. caespitum*. En l'absence d'examen du matériel typique, nous admettons donc que *Myrmica modesta* FOERSTER n'est qu'une variété plus claire de *Tetramorium caespitum* (L.), *Myrmica fuscula* NYLANDER en étant la forme la plus foncée.

	lisse	intermédiaire	strié	N
<i>T. caespitum</i>	62	26	12	129
<i>T. impurum</i>	23	31	46	142

test  $X^2$  :  $P < 0.001$

Tableau 1 : Striation du postpétiole des deux espèces de *Tetramorium* de Belgique, donné en pourcentage du total (N) d'ouvrières observées.

Seule la striation du postpétiole a fait l'objet d'une première analyse (tabl. 1). Elle montre que les ouvrières de *T. caespitum* possèdent statistiquement un postpétiole plus lisse que les ouvrières de *T. impurum*. Dans un même nid on peut cependant trouver des ouvrières non typiques et surtout un pourcentage non négligeable de formes intermédiaires (respectivement 26% et 31% du total des spécimens examinés). La striation du postpétiole, si elle confirme la différence entre les deux taxons, ne constitue donc pas un caractère clé.

PHEROMONES DE PISTE

Si la morphologie et la coloration des ouvrières ne fournissent pas toujours des critères d'identification absolus, il n'en va pas de même pour le contenu de leur glande à poison.

A la suite de résultats préliminaires obtenus par ATTYGALE et MORGAN (comm. pers. et 1984), nous avons pu vérifier que la phéromone de piste des ouvrières est spécifique (tabl. 2). Un test éthologique peut alors être utilisé en laboratoire pour vérifier l'appartenance spécifique des deux *Tetramorium* : un extrait hexanique de glande à poison provenant d'une espèce connue et déposé en une circonférence est-il suivi ou non par les ouvrières du nid testé ? La médiane et surtout le troisième quartile de la distribution du nombre d'arcs parcourus par les ouvrières renseignent sur l'appartenance spécifique du nid.

Nid testé :

Phéromone de :	<i>T. caespitum</i>			<i>T. impurum</i>			<i>T. semilaeve</i>		
<i>T. caespitum</i>	1.0	3.8	10.5	0.3	0.5	1.0	0.6	1.8	4.4
	5.8	10.1	18.4	0.5	1.1	2.9			
<i>T. impurum</i>	0.1	0.5	1.0	2.8	5.8	13.2	0.2	0.7	1.0
	0.6	1.5	3.2	6.5	12.0	21.0			
<i>T. semilaeve</i>	0.4	0.8	3.0	0.2	0.6	1.9	1.6	6.4	14.0

Tableau 2 : Exemple de distribution du nombre d'arcs parcourus par les ouvrières d'un nid de *Tetramorium* spp. sur une piste circulaire artificielle ( $r = 3.15$  cm; 36 arcs; 0.5 glande à poison d'une des spp. de *Tetramorium*). Seules les distributions extrêmes sont présentées lorsque plusieurs tests ont été réalisés pour une même comparaison. Pour chaque distribution, on indique les 1ers, 2èmes et 3èmes quartiles du nombre d'arcs parcourus en 10 minutes. 14 nids ont été testés (10 de *T. caespitum*, 3 de *T. impurum* et 1 de *T. semilaeve*; ce dernier, de Corse).

Il s'avère cependant, chez certains nids, que les ouvrières sont capables de suivre, bien qu'inégalement, la phéromone de piste de *T. caespitum* et celle de *T. impurum*. Un raffinement du test de piste permet de contourner cette difficulté. En effet, si une ouvrière est sensible aux deux phéromones, il semble bien que le contenu de sa glande à poison reste caractéristique de l'espèce à laquelle elle appartient. Pour identifier un nid, il suffit donc de prélever la glande à poison d'une seule de ses ouvrières, de l'extraire à l'hexane et de tester cet extrait

sur des nids d'espèces connues et qui ne réagissent fortement qu'à la phéromone de piste de leur propre espèce. On dispose là d'un test éthologique aussi simple que sûr et qui est indiqué aussi pour tester l'appartenance de petits échantillons de nids : il suffit d'une seule ouvrière.

La spécificité des phéromones de piste de *T. caespitum* et de *T. impurum* est d'ailleurs confirmée par l'examen des chromatogrammes en phase gazeuse de ces deux taxons (D. OLLETT et D. MORGAN, comm. pers.).

#### AGRESSIVITE

Il existe d'autres différences éthologiques entre les ouvrières de *T. caespitum* et *T. impurum*. Signalons ici que les ouvrières de *T. caespitum* sont plus agressives lors de l'ouverture de leur nid par l'observateur que celles de *T. impurum*. POLDI (1973) signale par ailleurs le caractère agressif de *T. caespitum* en Italie, lors de l'adoption de nouvelles reines par le nid, en opposition au caractère plus pacifique de *T. impurum sensu* EMERY.

#### ISOLEMENT REPRODUCTEUR

Dans la nature, les deux taxons cohabitent parfois le même site (par ex. à Ethe-Buzenol, à Chassepierre, à Treignes, etc...) et nous n'avons pas réussi à découvrir des formes intermédiaires par leur morphologie ou leur éthologie, qui pourraient être considérées comme des hybrides. On peut donc considérer *T. caespitum* et *T. impurum* comme deux espèces biologiquement distinctes. Quels sont les mécanismes qui assurent l'isolement génétique des deux espèces ?

Contrairement à ce que nos études précédentes nous laissaient croire (PASTEELS et al. 1981), le mécanisme d'isolement ne réside pas dans la composition des phéromones mandibulaires des mâles. En effet, une nouvelle étude portant à la fois sur des *T. caespitum* et des *T. impurum* de Belgique, montre que les mâles (ainsi, qu'en quantité moindre, les femelles et les ouvrières) de ces deux taxons possèdent tous du 4-méthyl-3-hexanol et de la 4-méthyl-3-hexanone. Il est curieux de constater que LONGHURST et al. (1980) rapportent que les ouvrières de *T. caespitum* d'Angleterre possèdent de la 3-octanone dans les glandes mandibulaires et ne signalent pas la présence de l'hexanol et de l'hexanone.

Par contre, on observe que le couvain sexué de *T. caespitum* est plus précoce que celui de *T. impurum* et hiverne même. En conséquence, les sexués de *T. caespitum* essaient, chez nous, en général vers la fin juin ou en juillet, tandis que les sexués de *T. impurum* essaient généralement vers la fin août ou en septembre.

De plus, les *T. caespitum* essaient tôt le matin, dans des conditions anticycloniques, tandis que les *T. impurum* essaient

ment, au contraire, dans l'après-midi, par temps orageux. Nos données sur les essais confirment celles de POLDI (in litt.), faites en Italie.

#### DISTRIBUTION

Le plus souvent les deux espèces ne sont pas sympatriques, *T. caespitum* se rencontrant dans les régions sablonneuses et *T. impurum* sur les sols argileux et limoneux. Un examen cartographique (fig. 2) montre toutefois que *T. caespitum* se retrouve hors de la zone des sables en Lorraine française. De plus, *T. impurum* se retrouve parfois co-dominant ou seul dans la zone sablonneuse de la Lorraine belge (la Gaume) ou luxembourgeoise (le Gutland) et dans les affleurements sablonneux du Hainaut (Stambruges) et du Brabant (Chaumont-Gistoux et région bruxelloise). *T. impurum* s'y conduit comme une espèce rudérale.

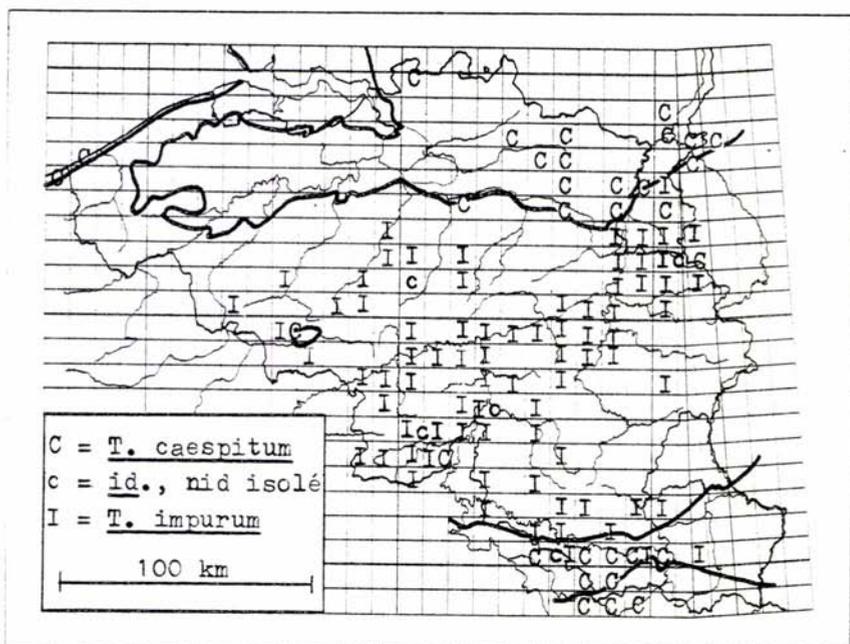


Figure 2 : Répartition géographique de *Tetramorium caespitum* (L.) et *T. impurum* (FOERSTER) en Belgique et régions limitrophes. Quadrillage UTM de 10 X 10 km. Les lignes grasses délimitent les régions à sols sablonneux.

Ce n'est donc pas exclusivement le sable qui limite la distribution des deux espèces de *Tetramorium*. On peut aussi constater que nos régions sablonneuses sont celles où règne un pedoclimat plus chaud. Enfin, la distribution de *T. impurum*, rudérale, s'accorde bien avec celle des régions où les carrières et les éboulis sont les plus nombreux.

A l'intention de nos collègues français, signalons que les ouvrières des *T. caespitum* et *T. impurum* ne peuvent plus se distinguer de la coloration, plus au sud, en France (probablement dès la latitude de Paris), mais qu'elles se séparent toujours aisément par le test de la phéromone de piste.

REMERCIEMENTS : Nous tenons à remercier chaleureusement M. le Commandant d'Aviation Pierre Van Laethem pour avoir permis à l'un d'entre nous (R.C.) de récolter *Tetramorium semilaeve* dans l'enceinte de la base militaire de Solenzara Air (Corse). M.-C. Cammaerts nous a aidé dans l'élaboration du test de piste et B. Poldi (Mantua) a identifié nos premiers échantillons de *Tetramorium* belges. J.-C. Braekman et D. Daloz ont identifié les phéromones mandibulaires des échantillons de Belgique.

#### Références

- ATTYGALE A., MORGAN D., 1984.- Identification of trail pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. (Hymenoptera : Myrmicinae). *J. Chem. Ecol.*, 10, 1453-1468.
- EMERY C., 1925.- Notes critiques de Myrmécologie. XI. *Tetramorium caespitum* (L.). *Ann. Soc. Ent. Belg.* 64, 177-191.
- FOERSTER A., 1850.- Hymenopterologische Studien. 1 Heft. Formicariae. *Jahresb. höh. Bürgerschule Aachen*, 1-74.
- KUTTER H., 1977.- Hymenoptera Formicidae in *Insecta Helvetica*. 6. Fotostar AG, Zürich 298 pp.
- LONGHURST C., BAKER R., HOWSE P.E., 1980.- A comparative analysis of mandibular gland secretion in the ant tribe *Tetramorini*. *Insect Biochem.*, 10, 107-112.
- MAYR G., 1855.- Formicina austriaca. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, 5, 273-478.
- MAYR G., 1863.- Formicidarum Index Synonymicus. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, 13, 385-460.
- NYLANDER W., 1856.- Synopsis des Formicides de France et d'Algérie. *Ann. Sci. Nat. (Zool.)* 4 sér., 5, 51-109.

- PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C., BRAEKMAN J.C., DALOZE D., TURSCH B., 1980.- Caste-dependent pheromones in the head of the ant *Tetramorium caespitum*. *J. Chem. Ecol.*, 6, 467-472.
- PASTEELS J.M., VERHAEGHE J.C., OTTINGER R., BRAEKMAN J.C., DALOZE D., 1981.- Absolute configuration of (3R, 4S)-4-methyl-3-hexanol - A pheromone from the head of the ant *Tetramorium impurum* FOERSTER. *Insect Biochem.*, 11, 675-678.
- POLDI B., 1973.- Colony-Founding among *Tetramorium* (Hymenoptera Formicidae) IV : remarks on allometric behaviour in haplometric females. *Proc. VII Congr. IUSSI - London*, 1973, 318-322.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 119-122 (1985)

PROGRES RECENTS DANS LA CONNAISSANCE DES  
BOURDONS DU GENRE BOMBUS LATREILLE SENSU STRICTO  
(Hymenoptera, Apidae, Bombinae)

par

Pierre RASMONT<sup>°</sup> et Roland DE JONGHE<sup>°°</sup>

Zoologie générale et Faunistique  
Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat  
B-5800 Gembloux

<sup>°</sup>Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique

<sup>°°</sup>Adresse privée : Langstraat 105, B-3180 Westerlo

**Résumé:** Des études récentes montrent qu'en Europe, les Bourdons jadis déterminés comme *Bombus terrestris* appartiennent à quatre bonnes espèces: *Bombus terrestris* (L., 1758) sensu stricto, *B. lucorum* (L., 1761), *B. cryptarum* (Fabricius, 1775) et *B. magnus* Vogt, 1911. Les quatre espèces se différencient bien par leur distribution géographique, leur écologie et leur phénologie. Des essais d'hybridation en captivité montrent que les accouplements interspécifiques de *B. lucorum*, *B. cryptarum* et *B. magnus* sont stériles par mortalité des zygotes.

**Mots-clés:** Apidae, *Bombus terrestris*, *Bombus lucorum*, *Bombus cryptarum*, *Bombus magnus*, distribution, hybridation, stérilité.

**Summary:** Recent studies strongly suggest that in Europe, bumblebees once labelled as *Bombus terrestris* belong to four good species: *Bombus terrestris* (L., 1758) sensu stricto, *B. lucorum* (L., 1761), *B. cryptarum* (Fabricius, 1775) and *B. magnus* Vogt, 1911. The four species are well differentiated by their geographic distribution, their ecology and their phenology. Hybridization tests in captivity show that interspecific matings of *B. lucorum*, *B. cryptarum* and *B. magnus* are sterile because of zygote mortality.

**Key-words:** Apidae, *Bombus terrestris*, *Bombus lucorum*, *Bombus cryptarum*, *Bombus magnus*, distribution, hybridization, sterility.

Depuis longtemps (Krüger, 1951, 1954, 1956, 1958) on soupçonnait que les Bourdons jadis déterminés comme *Bombus terrestris* comportaient trois espèces en Europe: *Bombus terrestris* (L., 1758) sensu stricto, *B. lucorum* (L., 1761) et *B. magnus* Vogt, 1911. Mais quelques entomologistes ont récemment contesté cette séparation (Pekkarinen, 1979; Warncke, 1981) bien que d'autres (Løken, 1973; Alford, 1975) aient confirmé les vues de Krüger et reconnu trois espèces.

Nos études confirment l'existence des trois espèces contestées et conduisent à élever un quatrième taxon au rang spécifique: *Bombus cryptarum* (Fabricius, 1775).

*Bombus terrestris* a une distribution euro-méditerranéenne limitée au nord par le 60ème parallèle. Espèce dominante des biotopes méditerranéens, elle se raréfie progressivement vers le nord et en montagne mais elle se comporte partout comme ubiquiste écologique. Elle forme des colonies très populeuses fondées précocement. Sa phénologie est très souple comme le montre son aptitude à fonder des colonies hivernales là où le climat le permet (Rasmont, *sous presse*).

*Bombus lucorum* a une distribution euro-sibérienne. On le trouve depuis la Méditerranée jusqu'au delà du Cercle Arctique. Sub-ubiquiste, on le trouve dans tous les biotopes mais avec une préférence très marquée pour les forêts dans la région méditerranéenne.

*Bombus magnus* et *Bombus cryptarum*, plus sténotopiques, se cantonnent aux landes à Ericaceae où ils peuvent constituer les espèces dominantes de Bourdons (Jacob-Remacle & Jacob, 1983). *Bombus magnus* a une distribution armoricaine (sub-atlantique). *Bombus cryptarum* a, semble-t-il, une distribution euro-sibérienne avec des isolats dans les hautes montagnes des Balkans et de l'Asie Mineure mais vers l'Ouest, elle n'atteint ni les Pyrénées ni les îles Britanniques. En Belgique, là où les deux espèces cohabitent, *magnus* semble apparaître plus tard au printemps que *cryptarum* (Rasmont, 1981, 1984).

Les glaciations ont favorisé l'apparition de plusieurs sous-espèces en Europe chez chacune des espèces (Rasmont, 1983, 1984).

En captivité, *lucorum*, *magnus* et *cryptarum* acceptent de

copuler ensemble ce qui permet l'essai d'hybridations (de Jonghe, 1982).

Nous avons observé l'interstérilité par mortalité des zygotes des croisements *magnus* ♀ x *cryptarum* ♂, *cryptarum* ♀ x *lucorum* ♂, *magnus* ♀ x *lucorum* ♂ et *lucorum* ♀ x *magnus* ♂ (de Jonghe & Rasmont, 1983). Un isolement génétique postcopulatoire de ces trois espèces semble donc bien établi.

Récemment, les travaux d'enzymologie et de morphométrie de Scholl & Obrecht (1983) ont apporté des arguments supplémentaires à la séparation spécifique de ces taxons.

#### Bibliographie

- ALFORD D.V., 1975. - *Bumblebees*. Davis Poynter, London, 352 pp.
- JACOB-REMACLE A. & JACOB J.-P., 1983. - Hyménoptères Aculéates de la Fagne de Spa-Malchamps (Hautes-Fagnes). *Bull. Annl's Soc. R. belge Ent.*, 119: 234-256.
- JONGHE R. DE, 1982. - Copulations interspécifiques en captivité d'espèces du genre *Bombus* Latreille (sensu stricto) (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). *Bull. Annl's Soc. R. belge Ent.*, 118: 171-175.
- JONGHE R. DE & RASMONT P., 1983. - Kreuzungsexperiment mit Hummeln des Genus *Bombus* Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Apidae). *Phegea, Antwerpen*, 11 (1): 7-10.
- KRÜGER E., 1951. - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymen. Bom.). I Teil. *Tijdschr. Ent.*, 93: 141-197 (1950).
- 1954. - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). II. Teil. *Tijdschr. Ent.*, 97: 263-298.
- 1956. - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). II. Teil (Fortsetzung). *Tijdschr. Ent.*, 99: 75-105.
- 1958. - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). III. Teil (Schluss). *Tijdschr. Ent.*, 101: 283-344.
- LØKEN A., 1973. - Studies on Scandinavian Bumble Bees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk ent. Tidsskr.*, 20 (1): 1-219.
- PEKKARINEN A., 1979. - Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. *Acta Zool. Fenn.*, 158: 1-60.

- RASMONT P., 1981. - *Contribution à l'étude des bourdons du genre Bombus Latreille sensu stricto* (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). Thèse de fin d'études, Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat, Gembloux (Belgique), 5 + 7 + 85 pp., 6 pls, 4 maps.
- 1983. - Catalogue commenté des Bourdons de la région ouest-paléarctique (Hymenoptera, Apoidea, Apidae). *Notes fauniques de Gembloux*, 7: 1-71.
  - 1984. - Les Bourdons du genre *Bombus* Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Apidae) en Europe Occidentale et Centrale. *Spixiana, München*, 7 (2): 135-160.
  - sous presse. - *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) dans le Massif des Maures (France: Var), une génération d'hiver ? *Bull. Annls Soc. R. belge Ent.*
- SCHOLL A. & OBRECHT E., 1983. - Enzymelektrophoretische Untersuchungen zur Artabgrenzung im *Bombus lucorum*-Komplex (Apidae, Bombini). *Apidologie*, 14 (2): 65-78.
- WARNCKE K., 1981. - Die Bienen des Klagenfurter Beckens (Hymenoptera, Apidae). *Carinthia II*, 91: 275-348.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 123-131 (1985)

CHIMOSYSTEMATIQUE DU GENRE RETICULITERMES (Isoptères)  
AUX U.S.A. ET EN EUROPE

par

Jean-Luc CLEMENT<sup>1</sup>, Catherine LANGE<sup>2</sup>, Murray BLUM<sup>3</sup>,  
Ralph HOWARD<sup>4</sup> et Helen LLOYD<sup>5</sup>

1 : Laboratoire d'Evolution - U.A. 681 - PARIS VI.

2 : Laboratoire de chimie organique structurale - U.A. 455 - PARIS VI.

3 : University of Georgia - U.S.A.

4 : U.S.D.A. Gulfport - Mississippi - U.S.A.

5 : N.I.H. Bethesda - Maryland - U.S.A.

Résumé: Les substances épicuticulaires des ouvriers ainsi que les molécules défensives des soldats permettent de séparer aisément les espèces jumelles de termites. Les différences chimiques entre les espèces sont qualitatives alors qu'elles sont quantitatives entre les populations d'une même espèce. Les produits hydrocarbonés de l'épicuticule servent de "signature chimique" aux termites et permettent aux ouvriers de se reconnaître.

Mots-clés: *Termites*, *Reticulitermes*, *chimosystématique*, *substances défensives*, *hydrocarbures épicuticulaires*, *terpènes*.

Summary: Worker epicuticular compounds and soldier defensive substances discriminate easily termite sibling species. Chemical differences between species are qualitative but are quantitative between populations of the same species.

Key-words: *Termites*, *Reticulitermes*, *chimosystematic*, *defensive compounds*, *epicuticular hydrocarbons*, *terpenes*.

#### INTRODUCTION

Les hydrocarbures épicuticulaires et les substances défensives des insectes sociaux sont de remarquables outils systématiques. Dans le genre *Reticulitermes* (Isoptères), ces deux types de molécules permettent de séparer aisément des espèces jumelles en Europe et aux Etats-Unis. Des analyses comportementales antérieures (CLEMENT 1978, 1981, 1982) ont montré que l'exploration de l'épicuticule par les organes olfactifs des ouvriers de termites permet la reconnaissance coloniale et spécifique. Les substances défensives émises par la glande frontale des soldats des *Reticulitermes* sont constituées essentiellement de terpènes (PARTON et coll. 1981; ZALKOW et coll. 1981; BAKER et coll. 1982).

## MATERIEL ET METHODES

Les Termites, extraits des souches de bois, sont plongés quelques minutes dans un solvant apolaire (pentane), après séparation des ouvriers pour l'analyse des hydrocarbures épicuticulaires et des soldats pour celle des substances défensives. Dix sociétés par population sont analysées. Les différentes molécules sont ensuite déterminées par couplage d'un chromatographe en phase gazeuse et d'un spectrographe de masse ainsi que par spectropétrie de résonance magnétique nucléaire après séparation par chromatographie liquide à haute performance. Les proportions des composés sont mesurées grâce à un intégrateur couplé au chromatographe en utilisant un détecteur à ionisation de flamme. La colonne capillaire est une CPSIL5 de 25 mètres. La position des doubles liaisons des alcènes est reconnue après méthoxymercuration des mixtures (HOWARD et coll. 1978, BLOMQUIST et coll. 1980). La position des méthyles est déterminée par ionisation chimique au CH4 (HOWARD et coll. 1980).

## RESULTATS

A. Substances défensives des *Reticulitermes* aux USA

Le prélèvement systématique des soldats de termitières de Géorgie, d'Alabama et du Mississippi montre que quatre phénotypes sont présents, sans intermédiaire. Les différences de composition en terpènes permettent une discrimination absolue entre les phénotypes (Figure 1). Des analyses éthologiques et génétiques menées parallèlement ont permis de vérifier que ces phénotypes caractérisaient quatre espèces vraies sympatriques (Figure 2). Les mécanismes d'isolement spécifique sont maintenant connus. Deux espèces avaient été décrites : *R. flavipes* 1 et *R. virginicus* par ZALKOW et coll. en 1981, les deux autres sont nouvelles : *R. flavipes* 2 et *R. malletei*.

B. Hydrocarbures épicuticulaires des *Reticulitermes* européens : *R. santonensis*, *R. (lucifugus) grassei* et *R. (lucifugus) banyulensis*.

Chaque espèce se distingue par des mixtures différentes. Les proportions de chaque constituant varient dans la même société, selon les castes. Comme pour les deux espèces de *Reticulitermes* américains étudiés (HOWARD et coll. 1978, 1982), la double liaison des alcènes est en position 9 : 9-tricosène (*R. santonensis* : 1,9 % de la masse totale des hydrocarbures, *R. banyulensis* : 1,4 %), 9-tetracosène (*R.s.* 1%), 9-pentaocosène (*R.s.* : 19%, *R. banyulensis* : 2,7 %). *R.s.* est riche en composés insaturés (26 % de la masse totale), alors que les deux autres espèces sont plus pauvres (*R.g.* : 2,2 % et *R.b.* : 10 %). Les hydrocarbures saturés possèdent entre 23 et 26 carbones pour *R.s.* et entre 23 et 32 carbones pour *R.g.* et *R.b.* *R. santonensis* ne possède aucun alcane diméthylé dans son épicuticule alors que *R. grassei* en possède 29 % et *R. banyulensis* 37 %. Les alcanes diméthylés

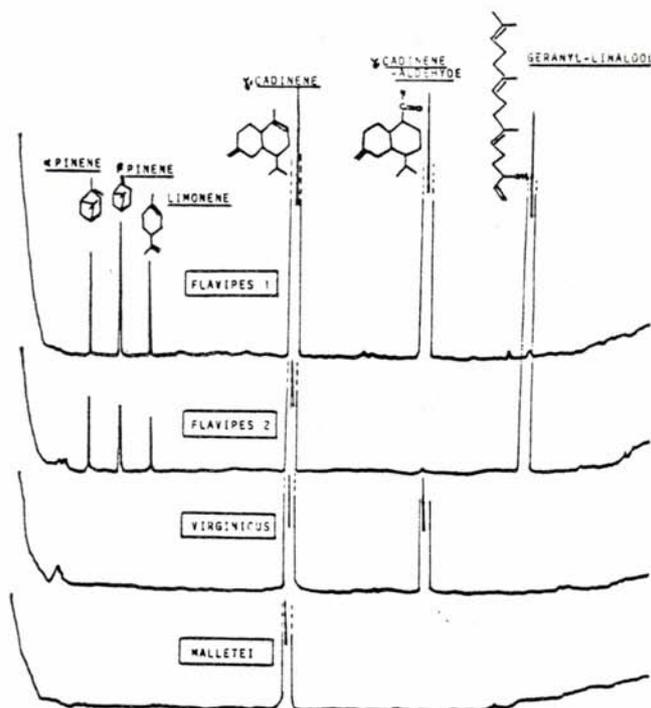


Figure 1 : Chromatogramme des sécrétions de la glande frontale de quatre espèces sympatriques du Sud-Est des Etats-Unis.

ont deux structures caractéristiques : les deux méthyles sont soit séparés par deux carbones libres (diMe 11,14C26 (15%); 11,14C28 (2%) pour R.g. et diMe 10,12C24 (17%); 11,14C26 (11%); 11,14C27 (2%); 11,14C28 (2%); 9,12C25 (3%) pour R.b.) soit séparés par 11 carbones libres (diMe 5,17C27 (11%) pour R.g. et diMe 5,17C29 (1,4%) pour R.b.). Les alcanes monométhylés le sont en 3 (C25), en 4 (C23, C24, C25), en 11 (C23, C25) et en 12 (C23, C24) chez R.s. pour 43% de la masse totale. R.g. a des alcanes monométhylés en 5 (C25, C27, C29, C30) pour 41% de la masse totale. Ils le sont en 4 (C26), 5 (C25, C26, C27, C29) et 11 (C23, C24) pour R.b. pour 26% de la masse totale. Les alcanes linéaires ont 23 (8%), 24 (2%) et 25 (9%) carbones chez R.s. 27 carbones (6%) chez R.g. et 24 (1%), 25 (10%), 26 (1%) et 27 (3%) carbones chez R.b.

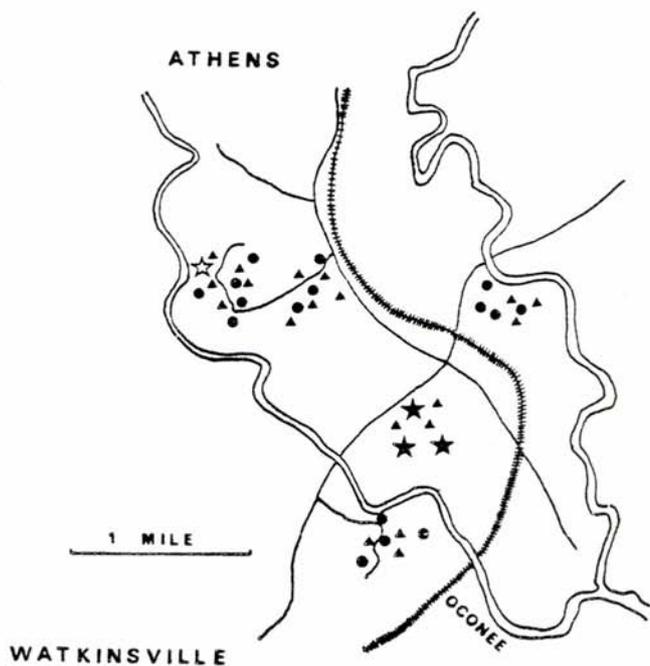


Figure 2 : Localisation des sociétés des quatre espèces du genre *Reticulitermes* aux environs d'Athens (Goergia):

- R.flavipes* 1 : étoile noire
- R.flavipes* 2 : disque noir
- R.virginicus* : étoile blanche
- R.malletei* : triangle

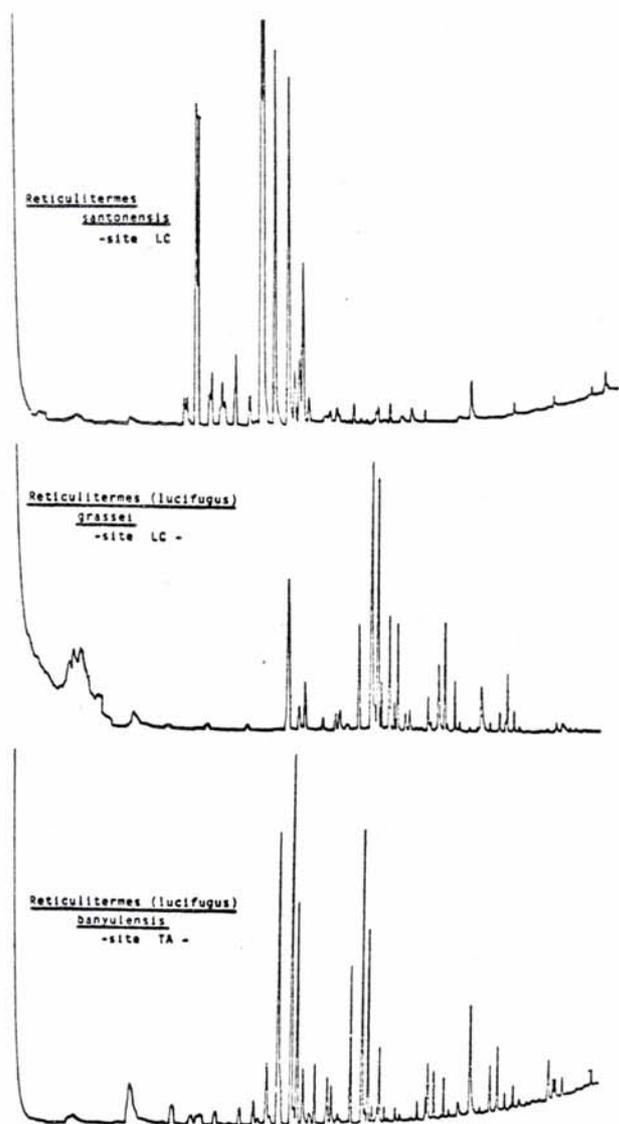


Figure 3 : Chromatogramme d'extraits épicuticulaires des *Reticulitermes* européens.

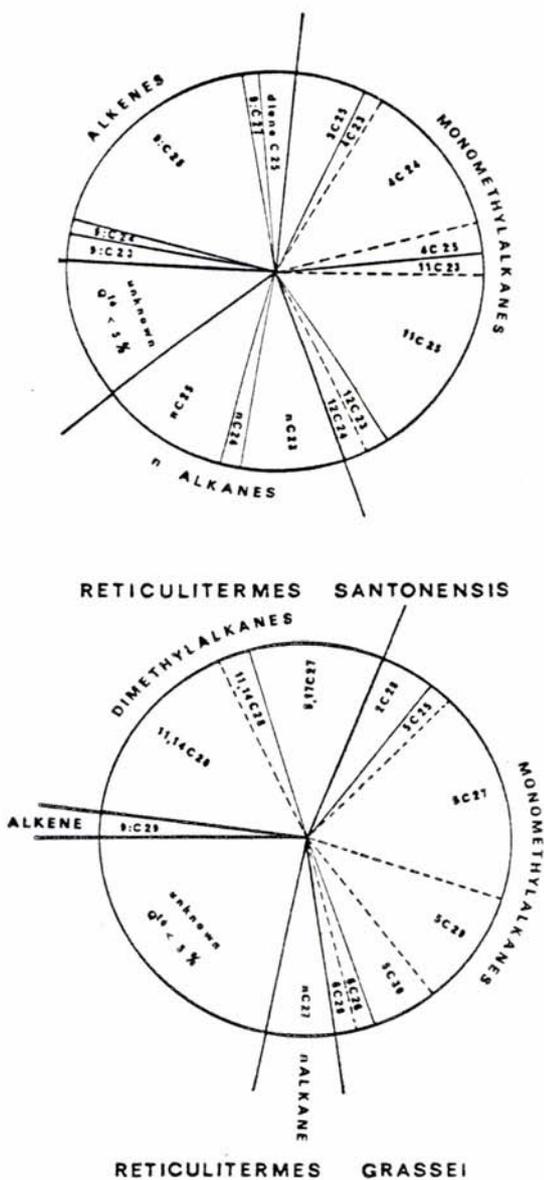
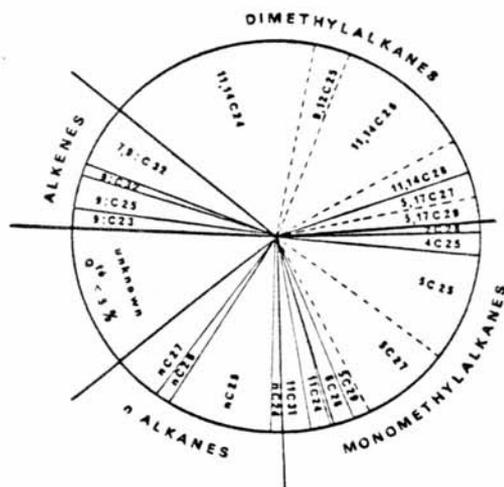


Figure 4a: Composition chimique de la cire épicuticulaire des ouvriers des *Reticulitermes* européens.



**RETICULITERMES BANYULENSIS**

Figure 4b: Composition chimique de la cire épicuticulaire des ouvriers des *Reticulitermes* européens.

**CONCLUSIONS**

L'analyse des substances défensives des soldats et des cires épicuticulaires des ouvriers des Termites du genre *Reticulitermes* permet de définir sans ambiguïté les espèces même jumelles. Dans les deux exemples cités, le prélèvement de quelques individus de chaque société utilisés pour des recherches écologiques, éthologiques ou physiologiques permet, même sans détermination structurale des composés, grâce à la simple utilisation d'un chromatographe, de connaître la position taxonomique des sociétés.

## CLEFS SYSTEMATIQUES :

A. D'après la composition chimique des sécrétions défensives des soldats.

- Présence de geranyl-linalool
  - Présence de sesquiterpènes
    - ✗ Germacrène présent
      - + des alcènes de faible poids moléculaire dans la sécrétion : R. grassei (CLEMENT)  
ou R. lucifugus (ROSSI)
      - + Pas d'alcènes  
R. banyulensis (CLEMENT)
    - ✗ Pas de germacrène  
R. flavipes 2 (KOLLAR)
  - Pas de sesquiterpène  
R. banyulensis (CLEMENT)
- Pas de geranyl-linalool
  - Présence de monoterpènes
    - Sesquiterpène aldéhyde  
R. flavipes 1 (KOLLAR)
    - Pas de sesquiterpène aldéhyde  
R. santonensis (FEYTAUD)
  - Pas de monoterpènes
    - Un sesquiterpène aldéhyde  
R. virginicus (BANK)
    - Pas de sesquiterpène aldéhyde  
R. malletei (HOWARD et CLEMENT)

B. D'après les cires épicuticulaires des ouvriers.

- Présence de diméthyle alcane
  - Trois carbones libres entre les deux méthyles (11,15 diMeC31,33,35,37)  
R. virginicus (BANK)
  - Deux carbones libres entre les deux méthyles (11,14 diMeC24,26,28; 9,12 diMeC25)
    - ▲ 11 monométhylalcane  
11C23,24,31 et 11,14 diMeC24  
R. banyulensis (CLEMENT)
    - ▲ Pas de 11 monométhylalcane ni de 11,14 diMeC24.  
R. grassei (CLEMENT)
- Pas de diméthylalcane
  - Les monométhylalcane sont en 3,4,11 et 12  
R. santonensis (FEYTAUD)
  - Les monométhylalcane sont en 2,3 et 5 jamais en 4,11 et 12  
R. flavipes (KOLLAR)

## Références

- BAKER R., PARTON A.H., HOWSE P.E., 1982. - Identification of an acyclic diterpene alcohol in the defense secretion of soldiers of *Reticulitermes lucifugus* (ROSSI). *Experientia*, 38, 297-298.
- BLOMQUIST G.J., HOWARD R.W., Mc DANIEL C.A., REMALEY S., DWYER L.A. and NELSON D.R., 1980. - Application of methoxymercuration-demercuration followed by mass spectrometry as a convenient microanalytical technique for double bond location in insect-derived alkenes. *J.Chem.Ecol.* 6 : 257-269.
- CLEMENT J.L., 1978. - L'agression inter et intraspécifique des espèces françaises du genre *Reticulitermes*. *C.R. Acad.Sc.*, 286 : 351-354.
- CLEMENT J.L., 1981. - Comportement de reconnaissance individuelle dans le genre *Reticulitermes*. *C.R. Acad.Sc.* 292 : 931-933
- CLEMENT J.L., 1982. - Signaux responsables de l'agression interspécifique des Termites du genre *Reticulitermes*. *C.R. Acad.Sc.* 294 : 635-638.
- HOWARD R.W., Mc DANIEL C.A. and BLOMQUIST G.J., 1978. - Cuticular hydrocarbons of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *J.Chem.Ecol.* 4 : 233-245.
- HOWARD R.W., Mc DANIEL C.A., NELSON D.R. and BLOMQUIST G.J., 1980. - Chemical ionization mass spectrometry : application to insect derived cuticular alkanes. *J.Chem.Ecol.* 6 : 609-623.
- HOWARD R.W., Mc DANIEL C.A., NELSON D.R., BLOMQUIST G.J., GELBAUM L.T. and ZALKOW L.H., 1982. - Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* and their role as potential species and caste recognition cues. *J.Chem. Ecol.* 8.9 : 1227-1239.
- PARTON A.H., HOWSE P.E., BAKER R. and CLEMENT J.L., 1981. - Variation in the chemistry of the frontal gland secretion of european *Reticulitermes* species in *Biosystematics of Social Insects*, 19 : 193-209, P.E. HOWSE and J.L. CLEMENT Editors.
- ZALKOW L.H., HOWARD R.W., GELBAUM L.T., GORDON M.M., DEUTSCH H.M. and BLUM M.S., 1981. - Chemical ecology of *Reticulitermes flavipes* (KOLLAR) and *R. virginicus* (BANKS) (*Rhinotermitidae*) : chemistry of the soldier cephalic secretions. *J.Chem. Ecol.*, 7, n°4: 717-731.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 133-139 (1985)

RESPIRATION OF ANT QUEENS  
(Hymenoptera, Formicidae)

by  
Mogens Gissel NIELSEN<sup>1</sup>, Nils SKYBERG<sup>1</sup>  
and Greg PEAKIN<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Zoolog. Laboratory, University of Aarhus, Denmark

<sup>2</sup> Dept. of Biological Sciences, Rachel McMillan  
College, London

Résumé: La respiration chez les reines des fourmis.

Par la production de reines souvent très élevée, le budget énergétique de la société des fourmis peut-être influencé considérablement par le métabolisme de ses membres. Comme les mesures de respiration sont surtout effectuées dans des conditions artificielles, il est difficile d'appliquer leurs résultats aux nids naturels. Des mesures sur des reines sont plus complexes encore par l'effet très marqué sur la respiration de leur changements physiologiques.

Ces problèmes relatifs à la mesure de la respiration des fourmis, et en particulier des reines seront discutés. Les résultats de recherches approfondies sur les changements de composition du corps ainsi que la respiration des reines de Lasius flavus seront présentés et comparés à d'autres mesures.

Mots-clés: Formicidae, respiration, reines.

Summary: In many ant societies the production of queens is very high. Therefore the energy loss through their metabolic activity is an important factor in the energy budget for the society. For ants and other social insects respiratory measurements are often carried out under very unnatural conditions, which make the results difficult to apply to natural societies. The measurement of respiration of ant queens is even more problematic because the marked physiological changes have a great influence on the respiratory rate.

In the present paper some of the general problems connected with the measurement of ant respiration will be discussed besides some of the specific problems with ant queen respiration. The results of a detailed study of the changes in body composition and respiration of ant queens of Lasius flavus will be presented and compared with results of ant queen respiration from other investigations.

Key-words: Formicidae, respiration, queens.

## INTRODUCTION

In many ant societies the production of queens is very high, and therefore the energy loss through their metabolic activity is an important factor in the energy budget. Respiratory measurements of ants are normally carried out in the laboratory under very unnatural conditions, and the findings are then applied to field conditions without too much attention to the validity of the results.

In the present paper the influence of a few factors on worker and queen ant respiration will be discussed and the results from some investigations of queen respiration will be compared with a more detailed study on Lasius flavus (F.) queens.

## FACTORS EFFECTING ANT RESPIRATION

The number of factors that effect respiration can be divided into 1) the general accepted factors which act in a predictable way, and 2) factors which act in an unpredictable way, and therefore must be kept constant or investigated in each case in order to make meaningful comparison of results. The first category of factors is included in many textbooks, and it is possible to describe the effect or to compensate for these factors. The factors in the other category are by far the most difficult to handle, because they sometimes are not expected to have any influence on the respiration, and therefore often are neglected.

As social insect worker ants are used to living in close contact with other workers and the food-exchange between them is a basic part of the social organization. Queens are fed and nursed by the worker ants, and therefore the behaviour of the queens will be changed in the absence of worker ants.

The social behaviour of the ants can influence the respiratory rates. Gallé (1978) found that the group-effect (number of ants in the respiration chamber) was very strong for some ant species. For example Formica cunicularia Latr. has a specific respiratory rate of 2.55 and 1.25  $\mu\text{l O}_2$  per mg per hour with ten and one ants per respiration chamber, respectively. On the other hand Brian (1973) and Nielsen (unpubl.) found no group-effect in Myrmica rubra (L.) and Lasius flavus (F.). The number of individuals in the respiration chambers are often determined according to the sensitivity of the equipment, and therefore it might be difficult to compare results where different numbers of individuals are used.

One of the disadvantages of the social habit is that the workers have to bring most of the food back to the colony, and therefore a fairly high proportion of energy and time is used on travelling.

Worker ants are capable of great physical activity, and consequently their respiratory rate changes drastically according to their work. When ants are placed in respiration chambers they sometimes start running - in order to get out, and sometimes they remain still.

There are several external factors that might influence the motoric activity of the ants, but also the shape and size of the respiration chamber can influence the activity and therefore the respiratory rate.

Holm-Jensen et al. (1980) suggested that standard condition for metabolic studies of worker ants could be established by using anaesthesia which should give a "resting" metabolism. Nielsen et al. (1982) and Jensen and Holm-Jensen (1980) measured the respiratory rate of running and of loaded worker ants and could therefore demonstrate the extra costs of running and the extra costs of carrying loads. The results showed that running worker ants increase their respiratory rate up to nine times compared to their "resting" metabolism.

Many worker ants have the ability to carry huge quantities of food as liquid in the gut when foraging. In respiratory measurements the results can be strongly influenced by this gut content, which can be up to two - three times the fresh weight of the worker. When the worker ant is resting there is no change in the respiratory rate, whereas there will be an increase in the respiratory rate due to the load carried and the distance run by the worker as it returns to the nest.

When the respiration is expressed as specific respiratory rate (respiration per unit weight) the gut content will be included in the weight of the ant. Similar problems occur when the respiratory rate of species and specimens with different content of material with low biological activities are compared.

The exoskeleton is an example of a tissue with low biological activity, and its fraction of the total weight differs strongly between species. When fresh weight is used in expressing the specific respiratory rate the water content is one of the factors that might influence the results.

Accumulation of fat is a factor which can influence the weight drastically without having the same effect on the respiratory rate. The fat content in worker ant fluctuates strongly during the season, and in temperate regions most worker ants accumulate fat during the summer in preparation for hibernation. It is therefore evident that the specific respiratory rate will fluctuate during the season, whereas the absolute respiratory rate might be constant.

		Specific respiratory rate		Fat % of dw	Specific respiratory rate		
		$\mu\text{l O}_2/\text{mg dw/h}$			$\mu\text{l O}_2/\text{mg fat free dw/h}$		
		Dry weight mg	25°C		30°C	25°C	30°C
<i>Lasius flavus</i> <sup>a)</sup>							
	newly hatched	♀	2.9		2.87	22.2	3.76
	two days old	♀	4.2		4.34	34.6	6.65
	six days old	♀	9.8		1.24	60.1	3.06
	mature	♀	9.7		1.08	60.3	2.72
<i>Lasius flavus</i> <sup>b)</sup>							
	young egg-laying	♀	5.7		.61	44.0	1.10
		w	.5	1.97	3.14	9.1	2.17
<i>Lasius alienus</i> <sup>b)</sup>							
		♀	13.6		.96	51.7	1.99
		w	.5	2.59		40.1	4.32
<i>Lasius sitiens</i> <sup>a)</sup>							
		♀	8.7		.66	44.2	1.18
		w	.3	1.98		32.6	2.96
<i>Camponotus herculeanus</i> <sup>a)</sup>							
		♀	52.4		.86	39.4	1.43
		w	7.5	2.69		1.3	2.73
<i>Formica polyctena</i> <sup>c)</sup>							
	newly hatched	♀			1.06		
	mature	♀			.61		
	winter	w	15.2		.71		
	summer	w	8.6		1.08		
<i>Pogonomyrmex montanus</i> <sup>d)</sup>							
		♀	6.4		3.00	36	4.72
		w	1.6		2.85	23	3.72
<i>Pogonomyrmex subnitidus</i> <sup>d)</sup>							
		♀	8.1		1.93	28	2.67
		w	2.9		2.08	27	2.84
<i>Pogonomyrmex rugosus</i> <sup>d)</sup>							
		♀	22.9		1.35	31	1.97
		w	5.7		1.76	14	2.04
<i>Atta laevigata</i> <sup>e)</sup>							
	cutters	w	205.1		.31		
	soldiers	w	4.4		2.19		
		w	16.4		1.30		
<i>Atta rubropilosa</i> <sup>e)</sup>							
		♀	163.4		1.00		
		w	3.0		2.74		
		w	11.1		1.89		

Table 1. The respiratory rate of queens and worker ants.

From: a) Nielsen et al. (in press)

b) Nielsen (not published before)

c) Kneitz 1967

d) MacKay 1982, 1981

e) Beraido and Mendes 1981

## QUEEN RESPIRATION

In queens radical changes in the body composition take place in the period from emerging from the pupa until the nuptial flight and to the foundation of a new colony. Nielsen et al. (in press) have studied these changes in body composition and the respiratory rate of queens of Lasius flavus (L.). The investigations showed that during the first six days after hatching they increased their dry body weight from 2.9 to 9.8 mg, and during the same period the fat content increased from about 20% to 60% and the water content decreases from about 75% to 45%. After the nuptial flight the queens loose weight due amongst other things to the consumption of fat. As shown in Tab. 1 the respiratory rate of the queens increased strongly in the first two days and then decreased more moderately until it reached a low level for the young egg-laying queen.

In the first three months of the queen's life the respiratory rate fluctuated between 3.50 and 18.40  $\mu\text{l O}_2$  per individual per hour at 30°C, and the specific respiratory rates in the same period fluctuate between 0.61 and 4.34  $\mu\text{l O}_2$  per mg dw per hour or between 1.10 and 6.65  $\mu\text{l O}_2$  per mg fat free dry weight per hour.

Table 1 shows the specific respiratory rate of queen and worker ants from different investigations carried out under different conditions. In the cases where the fat content is measured the specific respiratory rate is also expressed in terms of fat free dry weight.

In the three Pogonomyrmex-species there are no real differences between queen and worker respiration. The queens of Pogonomyrmex montanus MacKay have a higher specific respiratory rate than the workers, even though the weight is four times the worker, whereas the workers and the queens of the two other Pogonomyrmex-species have nearly the same specific respiratory rate in terms of fat free dry weight.

In Formica polyctena Förster the newly flown queen has the same specific respiratory rate as the summer worker (Kneitz 1967), whereas the heavy winter worker and the mature queen have similar but lower rates.

For the species Lasius alienus (Förster), Lasius sitiens Wilson and Camponotus herculeanus (L.) the specific respiratory rate of the queens is also lower (two to three times) than that of the workers (Nielsen, in press). All the queens in these measurements are mature queens and as the Lasius flavus (L.) investigation shows the mature queens have much smaller respiratory rates than queens in the periods just

after hatching, which may account for some of the differences in specific rates.

In the two Atta-species the great disparity in weight between queens and the other castes is associated with a much lower specific respiratory rate. Surprisingly the queens of the two species which only differ in weight by 25% show a 3-fold difference in specific respiratory rate.

As it can be seen from the different investigations of queen respiration, no clear and general conclusions can be drawn about the respiratory rate of queen and worker ants. There is no doubt that the different conditions under which the experiments have been carried out have caused at least some of the variations. It is therefore necessary to make several series of measurements where the conditions are constant before the effect of all the "special" factors can be described and a general picture of queen respiration can be shown.

#### References

- BERALDO, M. J. A. H. and MENDES, E. G. 1981. - The respiratory metabolism of the castes of two leaf cutting ants, Atta laevigata (F. Smith, 1858) and Atta sexdens rubropilosa (Forel, 1908). - Comp. Biochem. Physiol. 68A, 241-247.
- BRIAN, M. V. 1973. - Feeding and Growth in the ant Myrmica. - J. Anim. Ecol. 42, 37-53.
- GALLE, L. Jr. 1978. - Respiration as one of the manifestations of the group effect in ants. - Acta Biologica Szeged 24(1-4), 111-114.
- HOLM-JENSEN, I., JENSEN, T. F. and NIELSEN, M. G. 1980. The influence of temperature upon the rate of CO<sub>2</sub>-production in enflurane anaesthetized worker ants of Formica rufa L. - Ins. Soc. 27, 180-185.
- JENSEN, T. F. and HOLM-JENSEN, I. 1980. - Energetic cost of running in workers of three ant species, Formica fusca L., Formica rufa L. and Camponotus herculeanus L. (Hymenoptera, Formicidae). - J. Comp. Physiol. 137, 151-156.

- KNEITZ, G. 1967. - Untersuchungen zum Atmungsstoffwechsel der Arbeiterinnen von Formica polyctena Foerst. (Hymen., Formicidae). - Proc. Vth Congr. Int. Union Study of Social Insects, Toulouse 1965, 277-291.
- MACKAY, W. P. 1981. - A Comparison of the Nest Phenologies of three Species of Pogonomyrmex Harvester Ants (Hymenoptera: Formicidae). - Psyche 88, 1-2, 25-74.
- MACKAY, W. P. 1982. - An Altitudinal Comparison of Oxygen Consumption Rates in three Species of Pogonomyrmex Harvester Ants (Hymenoptera: Formicidae). - Physiol. Zool. 55(4), 367-377.
- NIELSEN, M. G. (in press). - Respiratory rates of ants from different climatic areas.
- NIELSEN, M. G., JENSEN, T. F. and HOLM-JENSEN, I. 1982. Effect of load carriage on the respiratory metabolism of running worker ants of Camponotus herculeanus (Formicidae). - Oikos 39, 137-142.
- NIELSEN, M. G., PEAKIN, G. and SKYBERG, N. (in press). Respiration in the sexuals of the ant Lasius flavus Fab.

LA FORMATION DES MEMBRANES PERITROPHIQUES DANS  
L'ABEILLE PRE-ADULTE (*APIS MELLIFERA* L.)  
(Hymenoptera, Apidae)

par

Marleen VERBEKE, Johan QUINTENS, Frans JACOBS,  
Willy BOHYN (1), et Paul DE RYCKE

Laboratoire de Zoophysologie, Faculté des Sciences,  
35, K.L. Ledeganckstraat, B-9000 Gent, Belgique.

(1) Laboratoire de Microscopie Electronique, Faculté  
des Sciences Appliquées, 41, St. Pietersnieuwstraat,  
B-9000 Gent, Belgique

**Résumé:** La formation des membranes péritro-  
phiques dans l'intestin moyen de l'abeille a été étu-  
diée avec le microscope photonique et électronique du  
moment de leur origine jusqu'au moment de l'éclosion  
de l'ouvrière adulte. Les membranes apparaissent dans  
les pupes après 19 jours de développement pré-adulte.  
Elles se forment, comme dans les abeilles adultes, à  
partir des microvilli qui sont déjà visibles après  
18 jours.

**Mots-clés:** *Apis mellifera*, intestin moyen,  
microvilli, membrane péritrophique, microscopie élec-  
tronique.

**Summary:** The formation of peritrophic membra-  
nes in the honeybee midgut is studied by means of  
light- and electronmicroscopy, starting from the mo-  
ment of their origin until the emergence of the adult  
workerbee. They appear for the first time in pupae  
after 19 days of pré-adult development. They origina-  
te, as in adult bees, from the microvilli, which ap-  
pear already after 18 days.

**Key-words:** *Apis mellifera*, midgut, microvil-  
li, peritrophic membrane, electronmicroscopy.

#### INTRODUCTION

Les membranes péritrophiques se forment dans  
l'ouvrière adulte à partir des microvillosités (VER-  
BEKE *et al.*, 1983). Ces résultats ont été obtenus par  
une étude microscopique photonique et électronique de  
l'intestin moyen.

Puisque les membranes péritrophiques sont  
déjà présentes dans l'abeille émergente, il est néces-  
saire, afin de mieux comprendre le processus de leur  
formation, d'étudier les phases pré-adultes d'une  
même manière.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux, utilisés pour cette étude proviennent d'une chambre climatisée (JACOBS, 1977). L'âge des pupes est déterminé par la méthode décrite par REMBOLD *et al.* (1980). Nous définissons les phases du développement à l'aide des abréviations, utilisées par ULRICH (1979) (fig. 1).

Pour l'étude microscopique photonique, les intestins moyens des pupes sont fixés dans le fixatif Bouin-Hollande et inclus dans la paraffine. Les coupes longitudinales de 5  $\mu$ m sont colorées suivant la méthode AZAN.

Pour la microscopie électronique, la fixation se fait à l'aide de glutaraldéhyde 2,5 % et de  $OsO_4$  2 % dans une solution de phosphate tamponnée d'après MILLONIG. Pour la microscopie électronique à balayage les préparations sont séchées en utilisant la méthode du point critique, et couvertes de l'or. Les tissus pour la microscopie électronique à transmission sont inclus dans l'araldite. Les coupes ultraminces sont contrastées avec de l'acétate d'aranyl et du citrate de plomb.

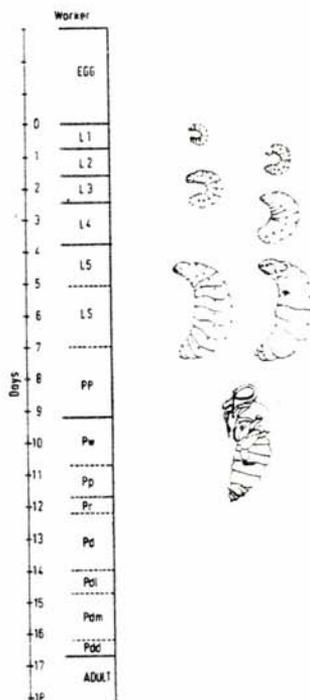


Fig. 1. Définition des phases pré-adultes (ULRICH, '79)

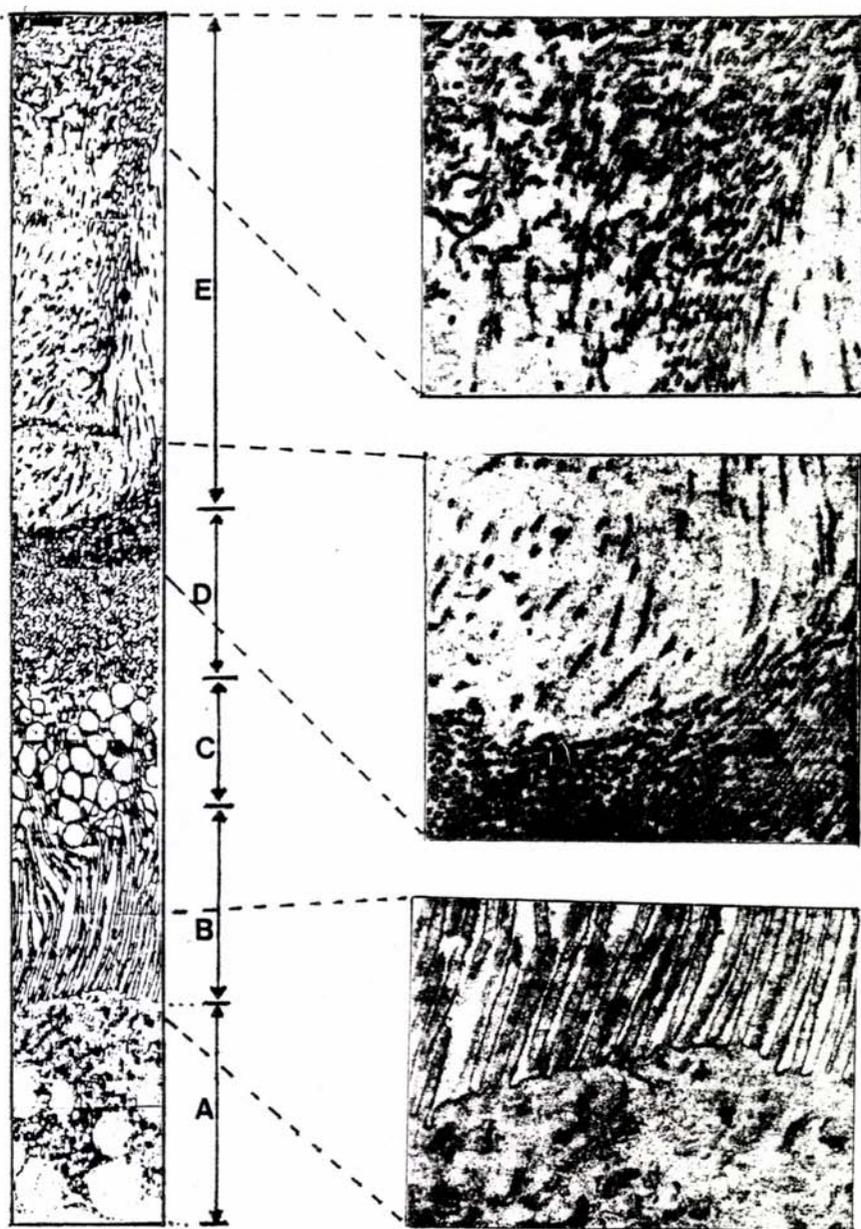


Fig. 2. Voyez aussi la page précédente.

## RESULTATS

Puisque les membranes péritrophiques des abeilles adultes se forment à partir des microvillosités (VERBEKE *et al.* 1983), nous avons vérifié à quel moment du développement les microvillosités apparaissent. Avec le microscope photonique elles sont visibles, soit juste avant l'éclosion, soit après 21 jours de développement; avec le microscope électronique on les trouve déjà dans les pupes de phase pdm. Au début elles sont présentes dans la partie frontale de l'intestin moyen; moins nombreuses dans la partie moyenne, tandis que dans la région postérieure les cellules en sont toujours dépourvues.

Dans la phase pdd des microvilli sont présents sur toute la longueur de l'intestin moyen. Avec le microscope photonique, les premières membranes péritrophiques complètes sont remarquées dans la phase pdd. Au début différents stades de formation de membranes sont visibles. Il y a parfois d'assez grands fragments, qui s'étendent jusqu'au moitié de l'intestin moyen. Cependant la zone de formation s'agrandit assez rapidement en sorte qu'on la remarque le long de tout l'intestin à la fin du stade pdd. La première membrane complète enveloppe le lumen pupal et est sécrétée dans le rectum. Juste avant l'éclosion, il y a déjà 3 à 4 membranes.

À l'aide du microscope électronique on peut suivre le processus de formation: les microvilli se mélangent en désordre et condensent formant ainsi une couche mince qui est détachée de l'épithélium (fig. 2)

## DISCUSSION

EVENIUS (1925) doutait que le processus de formation des membranes péritrophiques chez les abeilles pré-adultes soit le même que chez l'imago. VON DEHN (1933) affirmait que les microvilli ne peuvent pas jouer de rôle dans la formation, puisque, avec le microscope

Fig. 2. Formation des membranes péritrophiques.

- à gauche: A. cytoplasme  
 B. insertion des microvilli  
 C. sécrétion des vésicules  
 D. condensation des microvilli  
 E. membrane péritrophique qui se sépare de l'épithélium.  
 Agrandissement : 6120 X.
- à droite: Agrandissements (18400 X) des détails des zones indiqués.

photonique, elle ne voyait apparaître les microvilli qu'après les membranes pérîtrophiques. En effet, les microvilli ne peuvent être vus avec le microscope photonique qu'à partir du moment où leur longueur et densité sont telles qu'ils se forment en faisceaux et que la matière colorante est suffisamment absorbée que pour les rendre visibles.

Avec le microscope électronique on utilise des agrandissements tels qu'on peut voir un seul microvillus, même s'il est très court. Par suite de notre étude sur l'apparition des microvilli et des membranes pérîtrophiques, à l'aide de microscopie électronique, nous pouvons confirmer que les membranes pérîtrophiques sont formées dès leur apparition à partir des microvillosités et ça par le mécanisme, décrit par VERBEKE *et al.* (1983) pour des abeilles adultes. La formation des microvillosités et des membranes pérîtrophiques débute chaque fois du côté apical de l'intestin moyen et progresse vers le côté anal de façon à ce que quelques membranes complètes soient reconnaissables juste avant l'éclosion.

#### RÉFÉRENCES

- EVENIUS J., 1925.- Die Entwicklung des Zwischendarmes der Honigbiene. *Zool. Anz.* 63 : 49-64.
- JACOBS F.J., 1977.- Studie over de ontwikkeling van *Nosema apis* ZANDER in de honingbij (*Apis mellifera*). *Thèse de Doctorat, Fac. des Sciences, R.U.G (Gent)*.
- REMBOLD, H., KREMER J.P., ULRICH G.M., 1980.- Characterisation of postembryonic developmental stages of the female castes of the honeybee, *Apis mellifera* L. *Apidologie* 11 (1) : 29 - 38.
- ULRICH G., 1979.- Histologische und biochemische Untersuchungen zur endokrinen Steuerung der Kastenbildung bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Inaugural-Dissertation, Mathem. Naturw. Fak. Universität Köln, Druckerei Schaller; München*.
- VERBEKE M., PARENT G., JACOBS F., BOHYN W., 1983. - Formation of Peritrophic Membranes in the Alimentary Tract of the Honeybee (*Apis mellifera* L.). *Biology of the Cell* 48 : 7a.
- VON DEHN M., 1933.- Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.* 19 : 79 - 105.
-

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 147-150 (1985)

STUDY OF THE SECRETORY ACTIVITY OF SINGLE SHORT MALPIGHIAN  
TUBULES (*FORMICA CUNICULARIA*) : PRELIMINARY RESULTS  
(Hymenoptera, Formicidae)

by

R. WELTENS and E. VAN KERKHOVE

L.U.C., Dept. WNF,  
Universitaire Campus,  
3610 Diepenbeek (Belgium)

Summary : The secretory activity of isolated Malpighian tubules of worker ants was studied. These tubules are rather short and thus have a low secretory rate. Nevertheless the tubules could be studied by adapting the methods. It was shown that the secretion rate depended on the K concentration and that the tubules concentrated chloride.

Key-Words : Formicidae, *Formica cunicularia*, hemolymph, Malpighian tubule, secretion rate, Cl transport.

Activité sécrétoire des tubules courts de Malpighi isolés de fourmis (*Formica cunicularia*) : résultats préliminaires

Résumé : L'activité sécrétoire de tubules de Malpighi isolés d'ouvrières de fourmi a été étudiée. Ces tubules sont assez courtes et ont dès lors une vitesse de sécrétion assez basse. En adaptant les méthodes nous avons pu néanmoins les étudier. Il a été montré que la vitesse de sécrétion dépend de la concentration de K dans le bain et que les tubules arrivent à concentrer le Cl.

Mots-clés : Formicidae, *Formica cunicularia*, hémolymphe, tubule de Malpighi, vitesse de sécrétion, transport de Cl.

## INTRODUCTION

*Formica cunicularia* has about 15 Malpighian tubules (MT) which are 1.8 to 2.5 mm long (unpublished results). Until now isolated, single tubules shorter than 3 mm with secretion rates smaller than 0.5 nl/min have only rarely been studied (Phillips and Maddrell, 1974, for ex. used several short tubules of *Aedes Campestris* to collect enough secretory fluid). By miniaturising collecting and analysing techniques one such tubule of a worker ant could be isolated and studied.

## MATERIALS AND METHODS

Na concentration in the hemolymph was determined with an Eppendorf emission flame photometer. Cl concentration was calculated from the Cl content measured in 0.5 nl droplets with a WPI microtitrator (cfr. infra).

The dissecting solution (normal Ringer) contained 22 mM NaCl, 5 mM KCl, 10 mM Hepes, 2 mM CaCl<sub>2</sub>, 13 mM MgCl<sub>2</sub>, 17,8 mM Na<sub>2</sub>-fumarate, 9 mM Na<sub>3</sub>-citrate, 15.4 mM Na<sub>2</sub>-succinate, 11.2 mM alanine, 10.6 mM Trehalose, 11.7 mM maltose and 137 mM glucose, pH = 7.20. In Na Ringer KCl was replaced by NaCl. In K-Ringer NaCl and Na<sub>3</sub>-citrate were replaced by KCl and K<sub>3</sub>-citrate respectively. In high KCl-Na-free (or high NaCl-K-free) Ringer all K and Na salts were replaced by KCl (or NaCl respectively).

The M.T. were cut as close to the gut as possible and transferred to a plastic petri-dish in a bathing droplet, under paraffin oil. This petri-dish was placed on a Zeiss invertoscope (ICM 405) (fig. 1).

By applying negative pressure the cut end was sucked into a micropipet filled with paraffin oil. About 0.2 mm is lost in this holding pipet. The tubule is then pulled out of the droplet for a short distance (0.3 to 0.4 mm). A constriction in the holding pipet prevents the secreted fluid to leave the tubule and so the lumen widens. With a broken glass tip a hole is made in the short

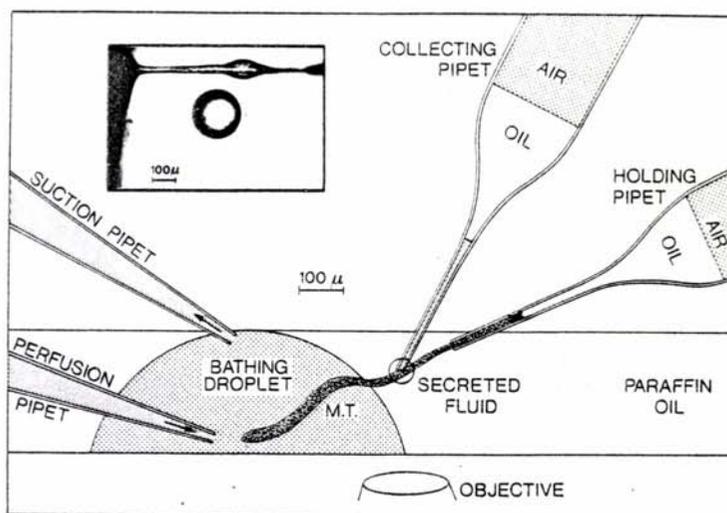


Fig. 1.

length exposed to the oil and a droplet appears. Another well siliconized micropipet is used to collect the secreted fluid at predetermined time intervals (10 to 20 min). At the end of each collection period the collected fluid is blown out of the pipet. under oil so as to form a spherical droplet (see inset fig. 1). Photographs are made of the droplet and a calibrated meter at two different magnifications. So the radius can be measured to calculate volume and secretion rate.

Changing bath solutions and/or continuously perfusing the bath droplet was realised by placing a perfusion and suction pipet in the bathing droplet.

Cl-content of the collected fluid was measured on 0.5 nl samples by microtitration (W.P.I. F.T. 2230) 2 to 5 measurements were made for each collected droplet and compared to a calibration curve.

Results are given as mean value  $\pm$  S.E. (n = number of droplets t = number of tubules).

## RESULTS

[Na] in the hemolymph was  $113 \text{ mM} \pm 4.6$  (16 ants), [Cl] was  $37 \text{ mM} \pm 1.9$  (16 ants). [Na] and [Cl] in the dissecting Ringer were chosen accordingly.

Secretion rate and secreted [Cl] were first measured in K-Ringer ( $51 \text{ mM K}$ ). The rate was  $60 \text{ pl/min} \pm 7.5 \text{ S.E.}$  ( $n = 30, t = 12$ ). [Cl] was almost tripled : from  $57 \text{ mM}$  in the bathing solution to  $139 \text{ mM} \pm 5.4 \text{ S.E.}$  ( $n = 10, t = 2$ ) in the secreted fluid. The secretion virtually stopped when K-Ringer was replaced by Na-Ringer ( $t = 6$ ) ; the effect was reversible.

In high KCl-Na-free Ringer ( $[K] = 103 \text{ mM}, [Cl] = 133 \text{ mM}$ ) secretion rate rose to  $183 \text{ pl/min} \pm 14 \text{ S.E.}$  ( $n = 40, t = 7$ ) and virtually stopped in high NaCl-K free Ringer ( $t = 2$ ) ; the effect was reversible. [Cl] was almost doubled : from  $133 \text{ mM}$  to  $230 \text{ mM} \pm 3.2 \text{ S.E.}$  ( $n = 56, t = 20$ ).

In two experiments ( $t = 2$ ) the bathing [Cl] was kept constant ( $133 \text{ mM}$ ) but [K] was halved from  $103 \text{ mM}$  to  $51 \text{ mM}$  by mixing the high NaCl and high KCl Ringer. This did not significantly influence the [Cl] in the secreted fluid :  $236 \text{ mM/l} \pm 5.0 \text{ S.E.}$  ( $n = 12, t = 2$ ) in  $103 \text{ mM K}$ ;  $228 \text{ mM/l} \pm 5.4 \text{ S.E.}$  ( $n = 8, t = 2$ ) in  $51 \text{ mM K}$  ( $p > 0.10$ ). The secretion rate however fell to 79 %. The effect was reversible.

## DISCUSSION

As in many other insect species K may be the prime mover in the secretory activity of Malpighian tubules of the worker ant. During the secretion process the chloride ion is concentrated. Measurement of [K] in secreted fluid and of transepithelial electrical potential difference is necessary to determine the electrochemical gradient for K and Cl and to decide which ion is actively transported.

## REFERENCES

- Phillips, J.E., MADDRELL, S.H.P., 1974. - Active transport of magnesium by the Malpighian tubules of the larvae of the mosquito *Aedes campestris*. *J. Exp. Biol.*, 61, 761-771.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 151-157 (1985)

UN SYSTEME PRIMITIF D'APPROVISIONNEMENT CHEZ *MANICA RUBIDA*  
(Hymenoptera, Formicidae)

par

Roger CAMMAERTS et Marie-Claire CAMMAERTS

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire,  
Faculté des Sciences,  
Université Libre de Bruxelles,  
50, Av. F. Roosevelt,  
B-1050, Bruxelles

Résumé : La manière dont les ouvrières de *Manica rubida* s'approvisionnent en eau sucrée fut étudiée au niveau collectif et individuel.

Les nombres de fourmis atteignant et quittant l'eau sucrée par unité de temps n'augmentent pas et n'atteignent pas les valeurs élevées observables chez des espèces recrutant activement des congénères. Les nombres de fourmis quittant le nid ou y rentrant par unité de temps sont plus grands lorsque les sociétés ne reçoivent aucun stimulus alimentaire, et moindres quand une aire nouvelle pourvue d'une source d'eau sucrée leur est fournie. Le même nombre d'ouvrières parviennent à l'eau sucrée qu'elles soient toutes prélevées ou qu'elles le soient toutes sauf une, qui aurait donc pu recruter des congénères. On peut donc conclure qu'aucun recrutement alimentaire ne peut être mis en évidence chez *Manica rubida*.

En fait, le comportement d'une ouvrière récolteuse est assez probabiliste, et ne comprend aucun acte induisant un recrutement, tel que des contacts antennaires, ou des mouvements particuliers. Néanmoins, ces récolteuses déposent sur le sol une substance de piste issue de leur glande à poison, et ce, d'autant plus qu'elles avoisinent le nid.

Ces résultats font apparaître des problèmes d'ordre écologiques et phylogénétique, que des études ultérieures chimiques, écologiques et éthologiques permettront d'aborder.

Mots-clés : fourmis, comportement, approvisionnement, *Manica*.

Summary : A primitive food-collection behaviour, in *Manica rubida*.

The collecting behaviour of workers of *Manica rubida* receiving sugared water was studied at a collective and an individual level.

The numbers of ants reaching or leaving the food per min. vary only randomly, and do not present the increase and the high values they affect with actively recruiting species. More workers go out of and into their nest per min. when nothing is presented to the societies, and less of them do so when a new area

provided with sugared water is offered. The same numbers of ants are obtained when collecting either all the ants reaching the food or all of them except one, allowed to recruit any congeners. Consequently, no food recruitment can be revealed in *M. rubida*.

In fact, the behavioural sequence of a collecting ant is rather stochastic, and never includes recruiting acts as antennal contacts, or particular movements. However, the foragers collecting sugared water lay down on the ground a trail pheromone from their poison gland, specially when running near the nest, and only fragmentarily when moving near the food.

Our results cause ecological and phylogenetical problems to appear, leading us to future ecological, behavioural and chemical studies on *M. rubida*.

Key-words : ants, behaviour, food-gathering, *Manica rubida*.

#### INTRODUCTION MATERIEL ET METHODES

Après avoir étudié le recrutement alimentaire chez diverses espèces de *Myrmica*, nous avons étendu nos recherches à une espèce d'un genre voisin, *Manica rubida*, la seule espèce européenne et asiatique du genre *Manica jurine*.

Un site bien fourni en *Manica rubida* fut découvert en Ardèche et nous permit d'établir au laboratoire, dans des nids artificiels, plusieurs sociétés contenant quelques centaines d'ouvrières et quelques reines.

Les fourmis nourries normalement de blattes tuées par congélation et d'une solution aqueuse de cassonade n'ont reçu que des insectes morts temps que nous en étudions les comportements collectifs et individuels induits par la présence d'un aliment sucré, et plus précisément, de quelques gouttes d'une solution aqueuse molaire de saccharose. Ce stimulus alimentaire était posé sur une lame de verre, à l'extrémité d'une plateforme jointe à l'aire de récolte habituelle des fourmis (Fig. 4).

#### RESULTATS

Les flux d'arrivée et de départ des ouvrières au niveau de la nourriture furent d'abord étudiés de manière comparative chez *M. rubida* et chez *Myrmica ruginodis*, une espèce dont le recrutement alimentaire a déjà été élucidé (Cammaerts et Cammaerts, 1980). Les nombres obtenus varient de manière aléatoire chez les deux espèces (Fig. 1), mais, chez *M. ruginodis*, ils augmentent au cours du temps et prennent à certains moments des valeurs plus élevées. Cette augmentation et ces valeurs élevées sont le reflet de l'existence d'un recrutement alimentaire chez *M. ruginodis*, recrutement qui ne peut donc être mis en évidence, chez *M. rubida*, au niveau de la nourriture.

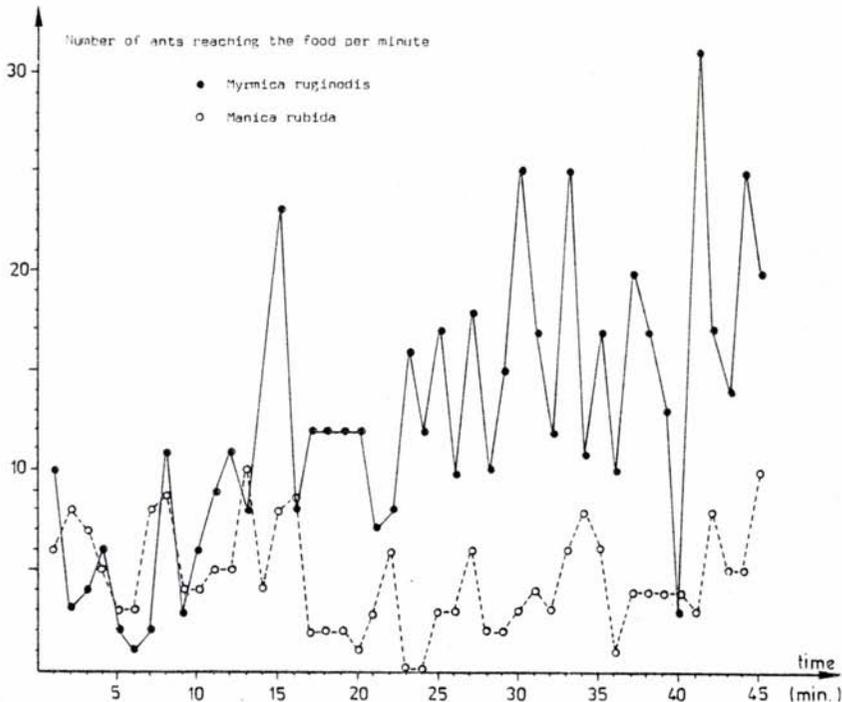


Fig. 1

Mais les exploratrices de *M. rubida* se dispersent beaucoup sur leur aire de récolte. Il pourrait donc exister, chez cette espèce, un recrutement alimentaire localisé au nid, ou à ses abords, et dont les effets aux abords de la nourriture seraient masqués ou effacés par la grande dispersion des ouvrières.

Nous avons alors compté les nombres d'ouvrières rentrant et sortant du nid au cours du temps (la somme de ces deux nombres donnant le trafic à l'entrée du nid), lors d'une expérience chez *M. ruginodis* et de trois chez *M. rubida*, chaque fois, dans trois circonstances différentes : lorsque rien n'est offert à la société (a), lorsqu'une nouvelle aire lui est présentée (b), et lorsqu'une aire nouvelle pourvue d'une source de nourriture sucrée lui est donnée (c) (Fig. 2).

Chez *M. ruginodis*, les nombres les plus élevés s'obtiennent en présentant de la nourriture, preuve de l'existence d'un recrutement d'ouvrières chez cette espèce. Chez *M. rubida*, les nombres les plus faibles s'obtiennent dans cette circonstance : aucun recrutement alimentaire ne peut donc être mis en évidence, chez cette dernière espèce, même en localisant nos observations au niveau du nid.

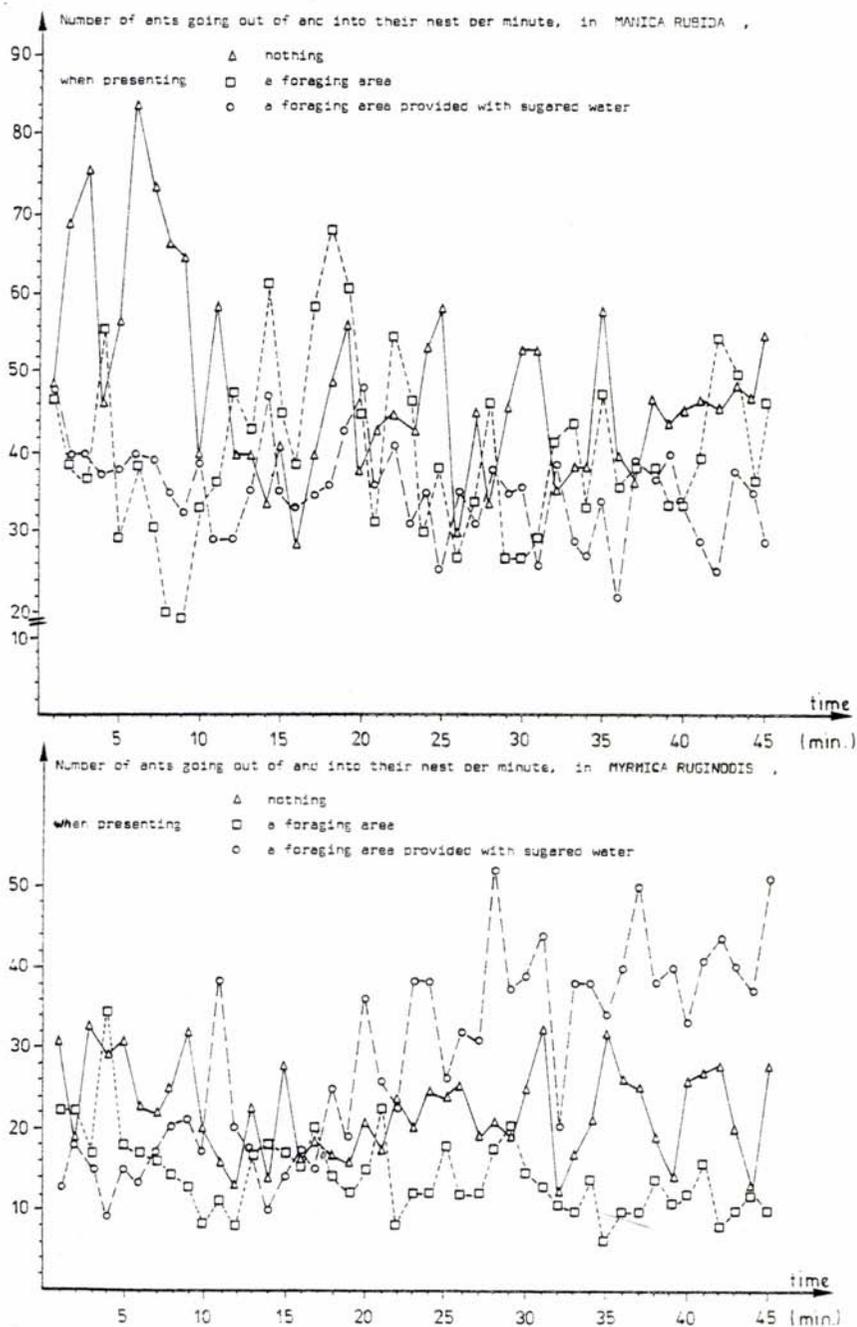


Fig. 2

Nous avons ensuite réalisé, chez *M. rubida*, plusieurs expériences semblables et indépendantes, au cours desquelles nous comptons et prélevions avec un aspirateur à bouche, dans un premier temps, toutes les fourmis parvenant à l'eau sucrée, et, dans un second temps, toutes les fourmis sauf une, qui, marquée, était libre de recruter des congénères. Les nombres obtenus lors des deux temps expérimentaux sont très semblables, même si l'on change la société utilisée, l'heure expérimentale, la distance entre le nid et la nourriture, le type de nourriture utilisée. La somme des résultats de plusieurs expériences est notamment de 465 pour le premier temps expérimental, et de 475, pour le second.

Aucun recrutement alimentaire ne peut donc être décelé, chez *M. rubida*, en étudiant le phénomène à un niveau collectif.

La manière dont *M. rubida* s'approvisionne en eau sucrée fut aussi étudiée à un niveau individuel, en essayant tout d'abord de préciser la séquence comportementale des récolteuses. L'observation de 22 d'entre elles, lors de plusieurs expériences semblables et indépendantes, nous a permis d'établir le flow-diagramme descriptif de leur comportement (Fig. 3). Il s'avère qu'une récolteuse de *M. rubida* s'étant nourrie d'eau sucrée se déplace sur l'aire de récolte et atteint, dans la plupart des cas, les abords du nid. Elle entre alors ou s'en éloigne. Arrivée dans le nid, elle peut soit en ressortir, soit circuler puis sortir ou faire une trophallaxie, soit faire une trophallaxie puis circuler avant de sortir. Dehors, elle explore à nouveau et revient, dans deux cas sur trois environ, vers la source de nourriture préalablement visitée.

Sa manière d'agir est loin d'être déterministe, et à aucun moment, elle n'incite de congénères à se diriger vers la nourriture, ou à sortir du nid, ou à la suivre vers la nourriture.

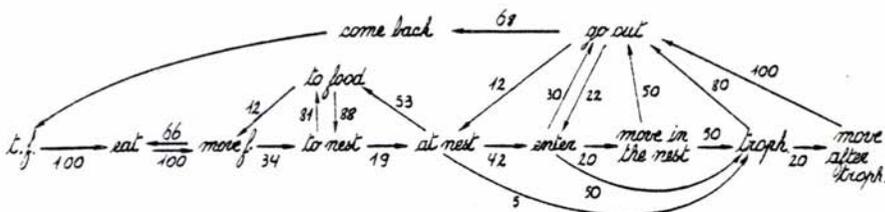


Fig. 3. Flow diagramme décrivant le comportement d'ouvrières de *Manica rubida* récoltant de l'eau sucrée.

Fig. 3. Flow diagramm describing the behaviour of sugared water collecting ants of *Manica rubida*.

Néanmoins, lors de ses allées et venues entre le nid et la nourriture, elle touche, à certains moments, l'aire de récolte de son extrémité abdominale, et réalise ainsi des traces médianes que nous avons visualisées à l'aide de lames noircies, et que nous avons quantifiées par leur longueur observable par cm parcouru. La Fig. 4 montre que ces traces sont les plus longues aux abords du nid, et les plus fragmentaires au voisinage de la nourriture, quel que soit le sens de déplacement des ouvrières. Ces traces correspondent au dépôt d'une substance de piste issue de la glande à poison, substance que nous étudions chimiquement et éthologiquement avec la collaboration du Prof. Morgan (Université de Keele) (Attygalle et al., 1984, en préparation).

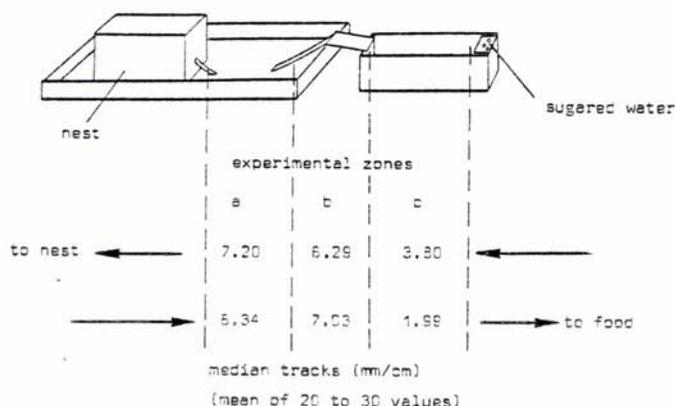


Fig. 4. Traces médianes laissées sur le sol par des ouvrières de *Manica rubida* récoltant de l'eau sucrée.

Fig. 4. Median tracks left on the ground by sugared water collecting ants of *Manica rubida*.

#### DISCUSSION

La manière dont les *M. rubida* s'approvisionnent en eau sucrée pose, à notre avis, trois problèmes :

- Comment les sociétés pourtant très populeuses de cette espèce parviennent-elles à subvenir à leurs besoins ?
- Comment cette espèce parvient-elle à survivre dans des milieux compétitifs, et à être l'espèce dominante dans certains sites ? Des études écologiques sur le terrain, ainsi que des observations au laboratoire du comportement agressif des *M. rubida*, de leur comportement d'exploration et de leurs réactions dans une situation de compétition vont être entreprises.
- Du point de vue de leur manière de s'approvisionner en eau sucrée, les *M. rubida* semblent plus primitives que des espèces du genre *Myrmica* ou *Tetramorium* par exemple. Cette idée est étayée

par d'autres faits éthologiques et morphologiques. De plus, le contenu des glandes mandibulaires des *Manica* américaines laisse penser que ces fourmis seraient plus primitives que des espèces de genres voisins (*Myrmica*, *Tetramorium*) (Fales et al., 1972). Nous comptons dès lors entreprendre, avec le Prof. Morgan, l'étude chimique et éthologique des sécrétions des ouvrières de *Manica rubida*.

## REFERENCES

- ATTYGALLE A.B., LANCASTER V.K., MORGAN E.D. 1984.- The trail pheromone of the ant *Manica rubida*. Compte-rendus de la réunion annuelle de la section française de l'IUSSI, Diepenbeek, 18-21 sept.
- ATTYGALLE A.B., CAMMAERTS M-C., CAMMAERTS R., LANCASTER V.K., MORGAN E.D. Chemical and ethological studies of the trail pheromone of the ant *Manica rubida* (Hymenoptera, Formicidae). En préparation.
- CAMMAERTS M-C., CAMMAERTS R. 1980.- Food recruitment strategies of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica ruginodis*. Behavioural Processes, 5, 251-270.
- FALES H.M., BLUM M.S., CREWE R.M., BRAND J.M. 1972.- Alarm pheromone in the genus *Manica* derived from the mandibular gland. J. Insect Physiol., 18, 1077-1088.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 159-166 (1985)

THE TRAIL PHEROMONE OF THE ANT MANICA RUBIDA  
(Hymenoptera, Formicidae)

by  
A.B. ATTYGALLE, Vivien K. LANCASTER and  
E.D. MORGAN\*

Department of Chemistry, University of Keele,  
Staffordshire ST5 5BG, England.

LA PHÉROMONE DE PISTE CHEZ LA FOURMI MANICA RUBIDA  
(Hymenoptera: Formicidae)

**Résumé:** La glande à poison des ouvrières de Manica rubida contient la phéromone de piste. Par une combinaison de méthodes microchimiques et expériences éthologiques, nous avons identifié la substance active comme étant le 3-éthyl-2,5-diméthylpyrazine, donc la même substance utilisée par huit espèces de Myrmica et trois d'Atta. La quantité moyenne par ouvrière est environ 7 ng. La substance 2,5-diméthylpyrazine est également présente mais ne montre aucune activité phéromonale.

**Mots-clés:** *Phéromone de piste, fourmi, Manica rubida, gland à poison, pyrazine, Myrmicine.*

**Summary:** The poison gland of the workers of Manica rubida contains a trail pheromone which has been identified by micro-chemical methods and trail-following experiments to be 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the same substance as used by at least eight species of Myrmica and three species of Atta. There is on average 7 ng of the pheromone per individual worker's gland. The substance 2,5-dimethylpyrazine is also present in the gland but has no pheromonal function.

**Key words:** *Trail pheromone, ant, Manica rubida, poison gland, pyrazine, Myrmicine.*

Manica rubida is the only European member of this widely distributed North American genus of primitive Myrmicine ants. Goetsch (1934) showed that M. rubida laid odour trails and Blum (1974) showed further that the trails were laid from the poison gland of three North American Manica species. Blum found a complex pattern in transposition studies with artificial trails made from the glands of Manica and other species. Our information on the specificity of odour trails, or the lack of it, is at present fragmentary, but it is known that many ant species share the same trail pheromones and will follow artificial trails made from the glands of other species. The subject has been reviewed recently (Attygalle and Morgan, 1984a).

Cammaerts and Cammaerts (1985) have now described the food-gathering behaviour of M. rubida. They found that workers do not recruit congeners to food gathering, although they lay odour trails. The Cammaerts found a large nest of M. rubida in central France in 1983, and through their good offices, part of this colony was made available to us for trail pheromone studies.

We describe here our investigations which show that M. rubida follows trails by the odour of a single substance in its poison gland. It possesses the same substances as Tetramorium caespitum, but responds to them differently.

## MATERIALS AND METHODS

The techniques used throughout are the same as those described in detail by Attygalle and Morgan (1984b).

Maintenance of Colonies The ants were kept in an artificial nest of glass and moistened plaster of Paris, and fed on dilute sugar solution, mealworm and dipteran larvae. Their foraging area was inside a large plastic bowl, with its walls coated with polytetrafluoroethylene to prevent the ants escaping.

Gas chromatography Ants were killed immediately before use by exposure to the cold vapour from liquid nitrogen. Single poison glands were cleanly dissected from the gaster, so as to avoid contamination from the much more abundant substances of the Dufour gland. The poison gland was sealed in a short piece of glass capillary, and introduced onto the gas chromatography column by our usual technique of solid sampling (Morgan and Wadhams, 1972). The

conditions used were a 1.5m x 4mm column of 10% PEG 20M on Chromosorb W with nitrogen at 50 ml min<sup>-1</sup>, isothermal at 128 °C and a 2.75m x 4mm column of 10% PEGA with nitrogen at 50 ml min<sup>-1</sup> and isothermal at 135 °C. Fractions were collected from the gas chromatograph for bioassay by attaching an effluent splitter which diverted 95% of the material to the outside of the chromatograph for collection in metal U-tubes cooled in liquid nitrogen and ethyl acetate. The trapped material was washed from the tubes with acetone (50 µl) and used in the bioassay.

Quantification of glandular components The poison glands of 10 workers were chromatographed singly, using the injection technique outlined above. A computing integrator (DP101 Spectra Physics) was attached to measure peak areas and to calculate the absolute quantities of material in each gland, using a solution of 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine as an external standard.

Bioassay for trail-following behaviour Whole poison glands crushed in acetone or hexane (100 µl) or acetone solutions obtained by trapping from the gas chromatograph were assayed by the method of Pasteels and Verhaeghe (1974). The solution was placed on the circumference of a circle or radius 5 cm on paper using a Standardgraph pen (0.8 mm Blundell Harling, Dorset). The solvent was allowed to evaporate (2 min) and the paper then placed in the foraging area of the colony. The number of arcs of 1 cm on the circumference, which each individual worker ran along the trail, when it reached the circle was recorded for a total of 20 min observation. The median of the number of arcs followed was used as a measure of activity for each test and mean values of the medians were obtained by repeating each test three times. A blank bioassay using solvent alone was performed before each test to ensure that there was no residual activity in the pen.

## RESULTS

Workers of Manica rubida followed artificial trails made from their poison glands but not from their Dufour glands. When poison glands were subjected to gas chromatography and the whole of the volatile material collected in a single fraction, this was equally active, therefore it was concluded the pheromone was volatile and stable to chromatography. Further glands were then chromatographed and collected in fractions. All fractions were inactive in bioassay (Table I) except that collected between 4.0 and 7.0 min after crushing the

capillary and releasing the substances on a PEG20M (polyethylen glycol) phase (Fig. 1) and that between 5 and 7 min on a PEGA column.

Table 1. Trail-following activity of fractions collected from gas chromatography of Manica rubida poison glands.

A. Using a column of PEG 20M. One poison gland was chromatographed, and the material from each fraction was collected in a cooled metal U-tube, and washed from there with 100  $\mu$ l of acetone, which was placed on a circle of radius 5 cm drawn on paper. The workers were allowed access to the paper after allowing 2min for the acetone to evaporate.

Time of elution of fraction (min)	No. of ants reaching circle in 20 min.	Median No. of 1 cm arcs run per insect	Trail following activity
0-2	20	0	-
2-4	22	0	-
4-7	25	*	++
7-9	25	0	-
9-21	29	0	-

\* each individual ant continued to circle 3 or 4 times

B. Using a column of PEGA. Conditions otherwise as in A, above.

Time of elution of fraction (min)	No. of ants reaching circle in 20 min.	Median No. of 1 cm arcs run per insect	Trail-following activity
0-2	21	0	-
2-5	17	0	-
5-7	13	23	++
7-9	22	0	-
9-20	23	0	-

The peak observed in this region corresponded in retention time on both columns to 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine, which had already been identified in several other species (Attygalle and Morgan, 1984a). Trails made with synthetic ethyldimethylpyrazine (at 5 ng/100  $\mu$ l per trail) were equally active for M. rubida workers (Table II).

The only other peak visible in the gas chromatogram, originating from the poison gland was a smaller peak corresponding in retention time on both columns to 2,5-dimethylpyrazine (Fig. 1). This peak was inactive when trapped and assayed, though it was active for Tetramorium caespitum workers for whom this substance is the chief component of the trail pheromone (Attygalle and Morgan, 1984b). Likewise, synthetic dimethylpyrazine was inactive for M. rubida.

When the amount of ethyldimethylpyrazine in M. rubida workers was quantified by determining ten replicates of individual glands, a mean value of 7 ng was obtained. The amount of dimethylpyrazine was not quantified, and the ratio of ethyldimethylpyrazine to dimethylpyrazine varied from one worker to another, but from peak areas was on average 5:1, so that a mean of approximately 1 to 2 ng of dimethylpyrazine was present in each gland.

Table II. Activity of gland extracts and synthetic compounds in artificial trail-following experiments according to the method of Pasteels and Verhaeghe (1974). The number of ants (N) reaching the circular trail during a 20 minute period and the median number of 1 cm arcs which they then walked along the trail (m) were recorded.

Test substance	N	m	activity
Hexane blank*	30	0	-
Acetone blank*	35	0	-
1 Poison gland of <u>M. rubida</u>	40	7	+
1 " " " " "	34	5	+
5 ng of 2,5-dimethylpyrazine	23	0	-
5 ng " "	41	0	-
5 ng of 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine	42	9	+
5 ng " "	40	6	+
5 ng of 2,5-dimethylpyrazine (as above, except using <u>T. caespitum</u> workers)	38	1	+
5 ng " "	32	2	+

\* These are two of many such tests giving the same result.

All tests were made with a M. rubida colony, except the last two, which used a T. caespitum nest.

## DISCUSSION

Although M. rubida workers do not recruit congeners to food gathering, yet they have a clearly developed ability to follow odour trails. The trail pheromone, like that studied by Blum in North American Manica species, is found in the poison gland. The only two volatile substances found in the poison gland in any quantity (i.e. more than  $5 \times 10^{-10}$ g) are 2,5-dimethylpyrazine and 3-ethyl-2,5-

-dimethylpyrazine, and only the latter displays activity. We have recently identified these two substances as together forming the trail pheromone of another Myrmicine, Tetramorium caespitum, (Attygalle and Morgan, 1983; 1984b).

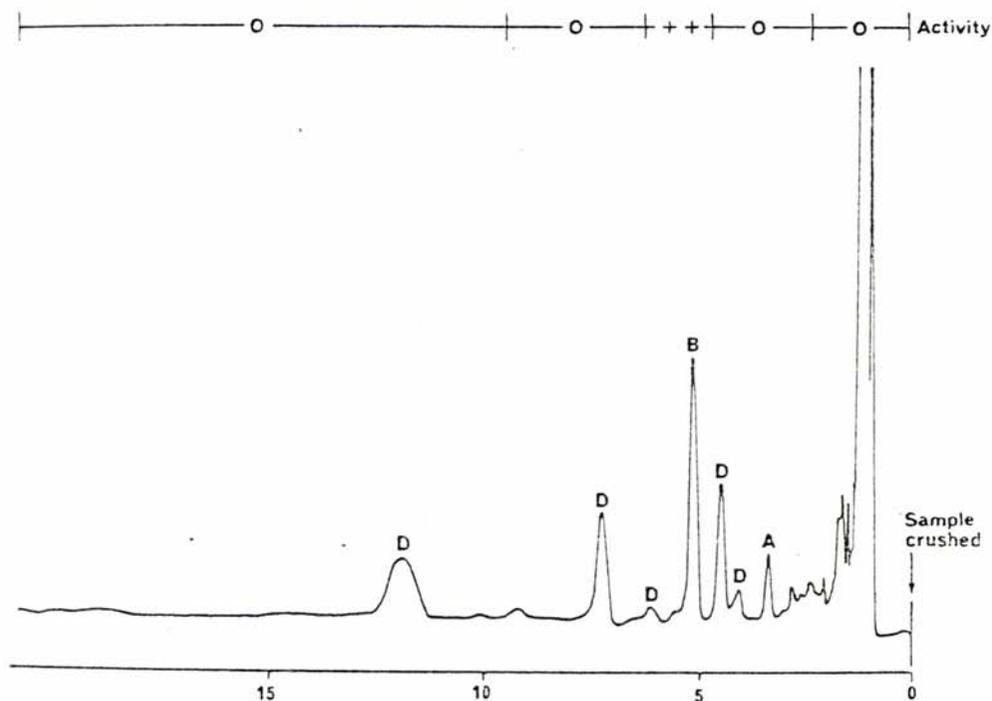


Fig. 1.

Gas chromatograph trace obtained by chromatography without solvent (solid injection) of one poison gland of M. rubida on a PEG20M column at 128 °C. The effluent was split between detector and collector trap and the trapped material bioassayed. At the top of the figure are indicated the trapped fractions, and their activity in the trail-following test. O, no trail following; ++, highly active fraction in trail test; A, 2,5-dimethylpyrazine; B, 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine; D, traces of contaminating substances from the Dufour gland.

In T. caespitum the compounds are in a 7:3 ratio and this mixture is the most active at a concentration of 1 ng per trail. In M. rubida the ratio is 1:5 and only the ethyldimethylpyrazine is active. Neither the dimethylpyrazine from the gland nor synthetic material showed any activity, yet T. caespitum responded to the same solutions. Without electrophysiological studies, we cannot know if M. rubida can detect dimethylpyrazine, but certainly they do not respond to it by any

The active ethyldimethylpyrazine represents a fraction of a percent of the total poison gland volume, it is therefore only a trace component of the venom.

In the eight species of Myrmica we have examined, ethyldimethylpyrazine alone is present and completely accounts for the trail-following activity (Evershed et al., 1981; 1982). In Atta species, either methyl 4-methylpyrrole-2-carboxylate (in A. texana and A. cephalotes) or ethyldimethylpyrazine (in Atta sexdens) can be the trail pheromone, though we have demonstrated that both substances are present in A. cephalotes and A. sexdens (Evershed and Morgan, 1983). In T. caespitum the pheromone is a synergistic mixture of both ethyldimethylpyrazine and dimethylpyrazine (Attygalle and Morgan, 1984b). Among this group of poison-gland derived trail pheromones we therefore have three known substances one or more of which can be active. It may be noted that we have failed to detect the pyrrole substance in Myrmica, Manica or Tetramorium thus far.

Much further work may be necessary to understand the rationale behind the adoption and use of these pyrazines by different species as trail pheromones.

Acknowledgement: This paper is respectfully dedicated to Professor J.K.A. van Boven on his retirement. We thank M and Mme Cammaerts for their generous help in providing M. rubida workers and for their advice and collaboration.

#### REFERENCES

- Attygalle A.B. and Morgan E.D., 1983. - Trail pheromone of the ant Tetramorium caespitum L. *Naturwissen.*, 70, 364-365. - 1984a. - Ant trail pheromones. *Adv. Insect Physiol.*, 18, (in press) - 1984b. - Identification of the trail pheromone of the ant Tetramorium caespitum. *J. Chem. Ecol.*, 10, 1453-1468.
- Blum M.S., 1974. - Myrmicine trail pheromones: specificity, source and significance. *J. New York Entomol. Soc.* 82, 141-147.
- Cammaerts M.C. and Cammaerts R., 1985. - Systeme primitif d'approvisionnement chez Manica rubida. (*this volume*).
- Evershed R.P., Morgan E.D. and Cammaerts M.-C., 1981. Identification of the trail pheromone of the ant Myrmica

- rubra* L. and related species. *Naturwissen.* 67, 374-376.  
- 1982. - 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants. *Insect Biochem.* 12, 383-391.
- Goetsch W., 1934. - Untersuchungen über die Zusammenarbeit im Ameisenstaat. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 28, 319-401.
- Morgan E.D., and Wadhams L.J., 1972. - Gas chromatography of volatile compounds in small samples of biological materials. *J. Chromatogr. Sci.*, 10, 528-529.
- Pasteels J.M. and Verhaeghe J.C., 1974. - Dosage biologique de la phéromone de piste chez les fourrageuses et les reines de *Myrmica rubra*. *Insectes Sociaux*, 21, 167-180.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 167-176 (1985)

**LE ROLE DE LA MEMOIRE ET DE LA TAILLE DES OUVRIERES  
DANS LE BILAN ENERGETIQUE DU FOURRAGEMENT DES FOURMIS  
(Hymenoptera, Formicidae)**

par

**J.L. DENEUBOURG<sup>o</sup>, S. GOSS<sup>oo</sup>,  
J.M. PASTEELS\* et G. JOSENS\***

<sup>o</sup> Service de Chimie Physique II, C.P. 231

<sup>oo</sup> C.D.C.S., Ecole de Santé Publique

\* Département de Biologie Animale et Cellulaire  
Université de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique

**Résumé :** Le flux énergétique entrant dans la colonie est modélisé pour deux types de fourragement individuel : avec ou sans mémoire de la position des sources découvertes. Les relations entre le type de fourragement, la taille de la colonie, des ouvrières, des sources de nourriture et de l'aire de récolte sont discutées.

En l'absence de mémoire, l'optimum du bénéfice énergétique est atteint lorsque les sources ont une taille égale à la capacité de transport d'une ouvrière et les petites ouvrières sont plus efficaces en milieu pauvre. Avec une mémoire, les plus petites fourmis sont plus efficaces pour l'exploitation des petites sources et les plus grandes pour de très grandes sources. La colonie peut exploiter efficacement un large spectre de taille de sources. Son efficacité maximale n'est plus atteinte par l'exploitation de sources de taille égale à la capacité de transport des fourrageuses.

Sous certaines conditions, avoir la bonne dimension est plus important que de posséder une mémoire et sous d'autres conditions l'inverse est observé

**Mots-clés :** Formicidae, modèle mathématique, fourragement, bilan énergétique, mémoire de la position des sources.

**Summary :** Influence of memory and the workers' size on the ants' foraging energy budget.

The energy flow between the ant colony and the environment is modelised for two individual foraging systems : with and without memory of the food-sources' location. The relationships between the foraging system and the sizes of the colony, of the ants, the food-sources and the foraging area are explored.

Without memory the optimal net benefit is given when the food sources are equal in size to the ants' carrying capacity and smaller ants are more efficient than larger ants in poorer environments.

With memory smaller ants are more efficient with small food-sources and larger ants with very large food-sources.

Under certain intermediary conditions being the right size is more important than having a memory and under others the reverse is true.

**Key-words** : Formicidae, mathematical models, foraging, energetical budget, memory of food-location.

## INTRODUCTION

Les fourmis présentent une grande diversité de stratégies de fourragement. La taille des ouvrières varie d'une espèce à l'autre. Certaines espèces recrutent, sont territoriales, polymorphes, ... S'il est trivial d'affirmer que ces différentes stratégies sont des réponses adaptatives à des environnements différents, il est plus difficile de mettre en évidence l'action de l'environnement sur la sélection des caractéristiques comportementales et sociales ou de voir comment celles-ci permettent une exploitation efficace (optimale) du milieu.

Divers modèles décrivant tel ou tel aspect du fourragement ont été développés (pour références voir Goss et al., en prep.). Cependant dans ces modèles, le rôle de la mémoire dans le fourragement n'a été que peu étudié. Nombre d'exemples de mémoire à long terme, telle que la fidélité à une piste ou à une portion de territoire sont connus (Rosengren, 1971; Hölldobler, 1976; Harkness and Wehner, 1977; Hennault et al., 1979; Fresnau, 1985).

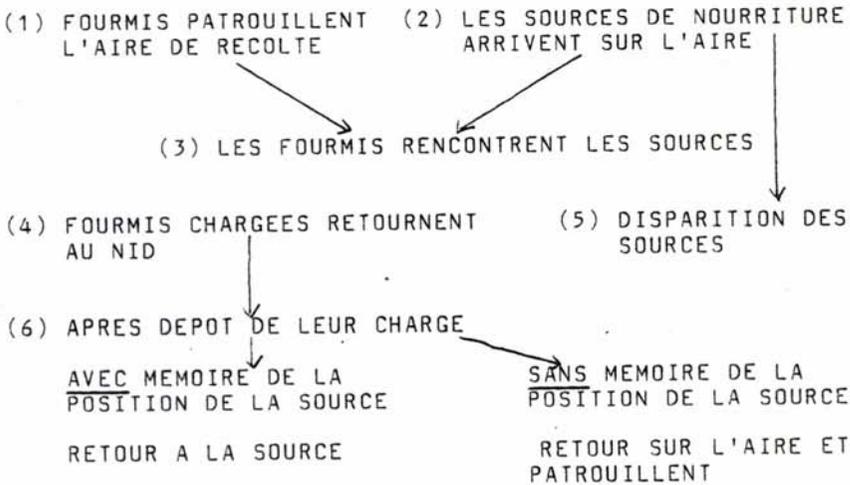
Plusieurs espèces possèdent une mémoire à court terme : la découverte d'une source de nourriture par une fourmi entraîne son retour dans la zone de découverte. Tetramorium caespitum (G. Josens, obser. pers.) et Paltothyreus tarsatus (Hölldobler, 1980) en sont des exemples. Manica rubida (Cammaerts et Cammaerts, ce volume) utilise sa piste chimique comme une "mémoire externe" : la piste est seulement suivie par le scout l'ayant tracée.

Nous discuterons ici du rôle de la mémoire à court terme, et ce à l'aide de deux situations extrêmes : celle où les fourmis ne possèdent pas cette mémoire et celle où les fourrageuses possèdent une mémoire parfaite à court terme.

Des différents paramètres qui peuvent influencer le budget énergétique, seule la dimension des

fourmis, leur nombre, la surface exploitée par la colonie, la taille des sources et leur vitesse d'apparition et de disparition sont ici pris en compte. Malgré leur importance, les distributions de la taille des fourmis et de la taille des sources alimentaires ont été ignorées notamment parce que déjà discutées dans la littérature (Oster and Wilson, 1978).

Nous présentons ici un résumé des résultats obtenus à l'aide du modèle. Celui-ci et l'ensemble des résultats sont présentés dans un futur article (Goss et al., en prép.). Le modèle est un système d'équations différentielles non-linéaires qui décrit la série d'événements suivants:



Les résultats présentés ont été obtenus en imposant les caractéristiques suivantes aux fourmis et aux sources.

Fourmis : Les valeurs des paramètres sont tirées d'espèces européennes qui fourragent individuellement ou qui fourragent individuellement et recrutent, telles que Tetramorium caespitum, I. impurum, Iapinoma erraticum, Leptothorax unifasciatus. Les unités utilisées sont les joule, mètre, gramme et minute.

1. Toutes les fourrageuses d'une colonie ont la même longueur (1); leur poids  $w_a = 2.7 \cdot 10^4 \text{ l}^3$ .
2. Elles explorent l'aire de récolte homogènement en réalisant une promenade aléatoire à vitesse constante. Pour les tailles de fourmis étudiées et devant le peu de données, la vitesse est fixée à 0.6 m/min et est indépendante de la taille .

3. Leur capacité de transport est égale à leur poids ( $w_a$ ). Le poids d'une charge ( $w_1$ ) est toujours  $\leq w_a$ .

4. Le champ perceptif est égal à l'écart entre les antennes qui est donné par la relation  $0.018 l / (0.017 + l)$

5. Les coûts énergétiques (Joules par min et par g) sont estimés d'après Jensen and Holm-Jensen, 1980 et Nielsen et al, 1982.

Fourrageuse non chargée se déplaçant  $C_1 \cong w_a^{-0.65}$   
 chargée  $C_2 = C_1(1 + w_1/w_a)$

Pour une fourrageuse non-active  $C_0 = C_1/8.3$

Pour une non-fourrageuse restant au nid  $C_3 = 2 C_0$

Sources : ce sont des sources liquides (miellat de pucerons), solides facilement divisibles (fruits) ou des sources solides déjà divisées à bonne taille (paquets de graines). Le poids de la source divisé par  $w_a$  donne le nombre de charges pour une fourmi. Le contenu énergétique de ces sources est équivalent à 0.125 M de glucose.  $A_n$  est le nombre de sources qui arrivent par minute sur l'aire de récolte. Elles restent en moyenne  $q$  minutes disponibles pour la colonie. Ce temps est fonction de la nature de la source et de la présence de compétiteurs.

Le bénéfice = l'énergie rapportée par les fourrageuses  
 - leur consommation énergétique.

Pour permettre des comparaisons entre fourmis de taille différente, le bénéfice sera exprimé par la suite non pas en joules mais en multiple du nombre de joules consommés par minute et par fourmi au nid ( $C_3$ ). Ceci implique que le succès d'une colonie est mesuré plus par le nombre d'individus que par le flux d'énergie et qu'un joule a plus d'importance pour des petites fourmis que pour des grandes.

#### RELATION ENTRE LE BENEFICE (B), LE NOMBRE DE FOURRAGEUSES (A) ET LA SURFACE DE FOURRAGEMENT (S)

Le bénéfice ne présente qu'un seul maximum ( $B^P$ ) en fonction de l'aire (S) et du nombre de fourrageuses (A) (Fig. 1).

Au contraire, le bénéfice par individu ( $B/A$ ) est toujours décroissant pour un nombre croissant de fourrageuses. Dans un tel système de fourragement individuel (avec ou sans mémoire), la vie sociale est toujours défavorable au rendement du fourragement ("n fourmis solitaires" sont globalement plus efficaces que "n fourmis associées"). Dans de telles situations d'autres tâches (soins aux jeunes, défense,...) sont responsables du développement et du maintien de la vie sociale.

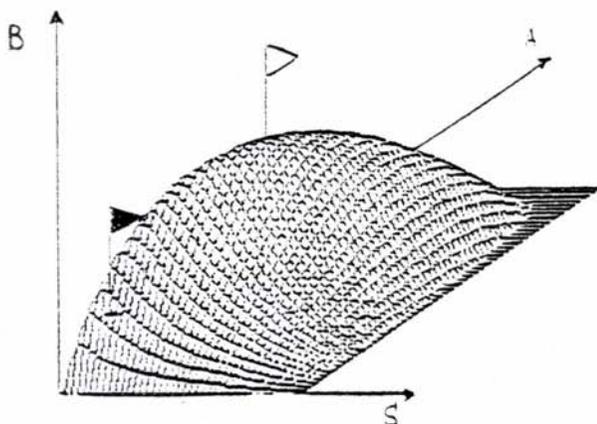


Figure 1: Le bénéfice en fonction de la surface exploitée ( $S$ ) et du nombre de fourrageuses ( $A$ ).

$B^*$  n'est soumis à aucune contrainte. Cependant par la division du travail, une fourrageuse doit nourrir les individus se consacrant aux tâches internes. Nous avons adopté une contrainte telle qu'une fourrageuse subvient aux besoins de 10 individus dans le nid. Le bénéfice optimal qui sera considéré par la suite ( $B^*$ ) est la plus grande valeur du bénéfice dans la zone où le rapport bénéfice/fourrageuse est supérieur ou égal à 10.  $A^*$  est le nombre de fourrageuses et  $S^*$  l'aire qui correspondent à  $B^*$ .

#### RELATION ENTRE LE BENEFICE OPTIMAL ( $B^*$ ), LA TAILLE DES FOURMIS ET DES SOURCES DE NOURRITURE POUR LES FOURMIS SANS MEMOIRE

Pour une fourmi de taille fixée,  $B^*$  est maximum, comme on peut s'y attendre, quand la fourmi exploite des sources dont la taille est égale à sa capacité de charge (fig. 2 a).  $B^*$  en fonction de la taille de la source se présente sous la forme d'un pic. Si nous comparons pour une richesse donnée, des fourmis de taille différente exploitant chacune "leur meilleure" proie (taille de la proie = capacité de transport des fourmis), il y a toujours une taille de fourmi plus performante que les autres.

La hauteur relative des sommets est modifiée dans le sens où un appauvrissement par compétition (diminution de  $q$ ) favorise les petites colonies de petites fourmis (comparer fig. 2 a et b). La surface exploitée et la densité de fourrageuses sont également réduites.

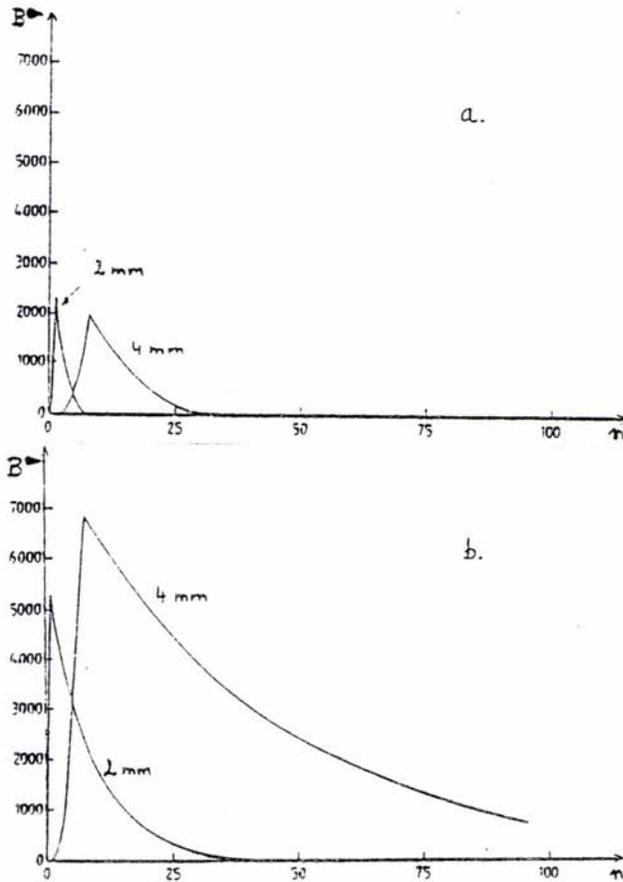


Figure 2 :  $B$  en fonction de la taille des sources pour des fourmis de 2 et 4 mm de longueur. La taille des sources ( $n$ ) est exprimée en multiple de la capacité de transport de la fourmi de 2 mm ( $n$ ).

(a) est obtenu avec un temps de vie des sources de  $10^{3.4}$  min et (b) de  $10^4$  min.

Le flux d'entrée ( $A_n$ ) et le temps de séjour ( $q$ ) déterminent la richesse du milieu. Si nous augmentons le turn-over du milieu en conservant la même richesse ( $A_n$  est multiplié et  $q$  est divisé par le même facteur), le bénéfice  $B$ , le nombre de fourmis  $A$  et la densité ( $A/S$ ) sont multipliés par ce facteur, par contre la surface  $S$  reste constante.

### RELATION ENTRE LE BENEFICE OPTIMAL ( $B^*$ ), LA TAILLE DES FOURMIS ET DES SOURCES DE NOURRITURE POUR LES FOURMIS AVEC MEMOIRE

Les résultats obtenus avec et sans mémoire sont similaires sauf en ce qui concerne la relation entre la taille des fourmis et la dimension optimale des sources qu'elles exploitent (fig. 3).  $B^*$  pour une fourmi de taille donnée en fonction de la taille des sources exploitées présente un maximum peu marqué et un plateau étendu, et ce d'autant plus que le temps de vie des sources est long. De plus, le maximum ne se trouve plus au point taille source = capacité de transport de la fourmi.

Il apparaît avec ce scénario que la mémoire donne une liberté de choix des tailles des sources, en particulier pour des compétitions faibles.

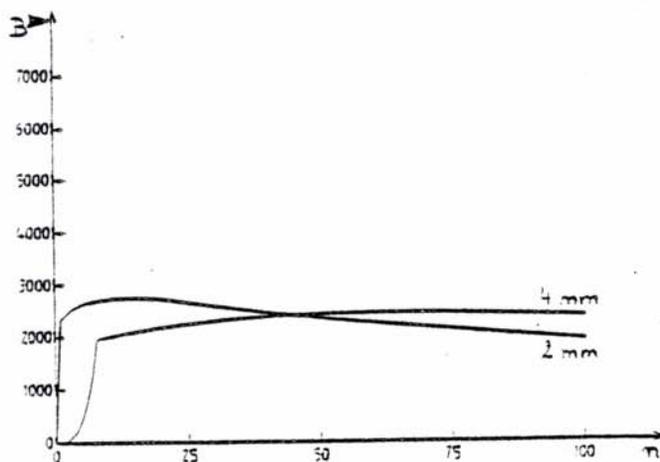


Figure 3: Fourmis avec mémoire. Valeurs des paramètres identiques à 2 a.

### IMPACT DE LA TAILLE ET DE LA MEMOIRE

La figure (4) compare les performances relatives de 4 fourmis en fonction du temps de vie des sources, qui est une mesure de la compétition, et de la taille des sources. Ces 4 fourmis sont :

petite sans mémoire ( $l = 2$  mm)      petite avec mémoire  
grande sans mémoire ( $l = 4$  mm)      grande avec mémoire

La taille de la source est exprimée en nombre de charges des petites fourmis.

Nous distinguons:

ZONE 1: Les sources sont plus petites que la capacité

de transport des petites et des grandes. La petite est toujours la meilleure, et il est évident qu'il n'y a pas de différence entre fourmi avec ou sans mémoire.

ZONE 2: Les sources sont plus grandes que la capacité de transport des petites fourmis et plus petites que celle des grandes fourmis. La petite fourmi avec mémoire est la meilleure (zone 2a et 2b) excepté dans la zone frontière 2c où la grande fourmi est plus efficace. Dans la zone 2a la petite fourmi sans mémoire, est moins performante évidemment que celle avec mémoire mais meilleure que la grande fourmi; dans la zone 2b la grande fourmi surpasse la petite sans mémoire.

ZONE 3: Vu la taille de la source, plus grande que la capacité de transport de la grande fourmi, il est logique, que pour une même taille, les fourmis avec mémoire soient toujours avantagées et que cet avantage se marque de plus en plus si les sources deviennent importantes. C'est le cas de la zone 3b où nous avons le classement grande avec mémoire, petite avec mémoire, grande sans mémoire. Cependant pour des temps de vie plus long et des sources moins grandes, la grande sans mémoire parvient à dépasser la petite avec mémoire (3c). Dans 3a la mémoire prime sur la taille. De plus dans cette zone, de manière surprenante : la petite avec mémoire, pourtant handicapée par rapport à sa taille, parvient à surpasser la grande avec mémoire.

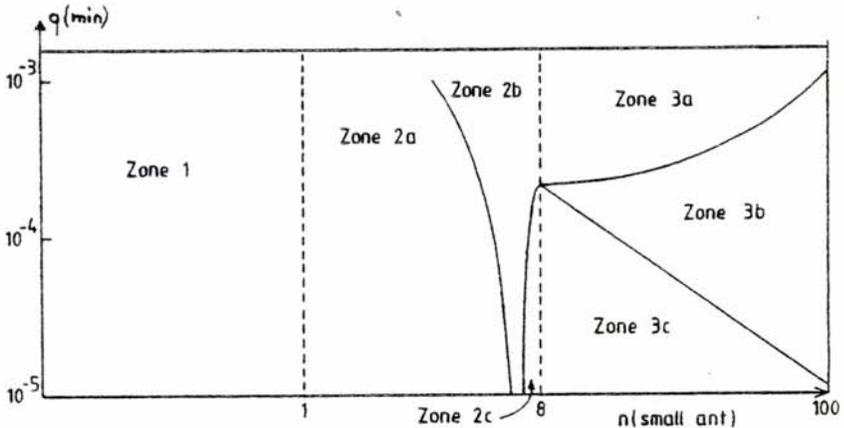


Figure 4: Classement des performances en fonction de la taille et de la durée de vie des sources pour 4 fourmis: petite avec et sans mémoire, grande avec et sans mémoire

## DISCUSSION

Ces quelques résultats montrent l'influence de la possession de la mémoire sur le choix des sources exploitées et/ou sur la taille de la fourmi et comment le flux d'arrivées des sources et leur vitesse de disparition modulent ces relations.

Les fourmis sans mémoire peuvent seulement exploiter efficacement des sources ayant une taille correspondant à leur capacité de transport. Elles doivent donc se spécialiser vis-à-vis de proies ayant la bonne taille ou adapter leur dimension.

Au contraire, la possession de la mémoire confère une efficacité sur un large spectre de taille de sources, largeur qui croît avec la durée de vie des proies (compétition faible). Les fourmis peuvent ainsi exploiter des proies beaucoup plus grandes que leur capacité de transport. La figure 4, en comparant des fourmis de taille différente, nous montre qu'une petite fourmi à mémoire est plus performante qu'une grande fourmi, ayant pourtant la bonne dimension. Celle-ci ne redevenant la plus performante que si les sources sont à longue durée de vie.

La mémoire agit d'autant plus que le spectre de proies est large, condition qui favorise le polymorphisme (Oster et Wilson, 1978). La plasticité du comportement le défavorise. La mémoire est un exemple de cette plasticité et apparaît ainsi comme une réponse alternative ou complémentaire au polymorphisme.

La possession de la mémoire, en diminuant les contraintes sur la taille permet à d'autres facteurs de sélection de jouer. Il apparaît ainsi d'une part de plus en plus de possibilités et d'autre part une synergie dans la sélection de caractères qui n'ont à première vue qu'un rapport lointain. Hunt (1983) analyse les stratégies de récolte, non plus en termes de relation fourmis-ressources alimentaires et compétition fourmis-fourmis, mais comme des réponses anti-prédateurs vis-à-vis des vertébrés. Aux fourrageuses solitaires deux réactions anti-prédateurs sont possibles : soit la force (grande fourmi, agressive, "armée" ou la discrétion (petite, cryptique, nocturne).

Dans notre scénario de fourmis non agressives, la compétition favorise les petites sociétés de petites fourmis. On voit dès lors se dessiner une corrélation : petites sociétés de petites fourmis cryptiques exploitant des sources temporaires et des milieux pauvres.

Si la colonie augmente le temps de vie des sources par la défense d'un territoire, le modèle nous apprend que les grandes fourmis sont favorisées et cela nous amène à soupçonner une corrélation entre taille,

agressivité, faible prédation, territorialité et exploitation de sources permanentes ou de milieux riches.

#### REFERENCES

- FRESNAU D., 1985.- Individual foraging path fidelity : a novel strategy in Ponerine ant. Insectes Sociaux, 32 , (sous presse).
- HARKNESS R. and WEHNER R., 1977.- Cataglyphis. Endeavour, 1 , 115-121.
- HENNAULT-RICHE B., JOSENS G. et PASTEELS J., 1979.- L'approvisionnement du nid chez Lasius fuliginosus : piste, cycles d'activité et spécialisation territoriale des ouvrières. C.R. U.I.E.I.S. (sect franç) Lausanne, 71-78.
- HÖLLDOBLER B., 1976.- Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, Pogonomyrmex. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1 , 3-44.
- HÖLLDOBLER B., 1980.- Canopy orientation: a new kind of orientation in ants. Science, 210 ,86-88.
- HUNT J.H., 1983.- Foraging and morphology in ants : the role of vertebrate predators as agents of natural selection. Social Insects in the Tropics, Ed. P. Jaisson, Université Paris-Nord, 83-104.
- JENSEN T.F. and HOLM-JENSEN I., 1980.- Energetic cost of running in workers of three ants species, Formica fusca L., Formica rufa L. and Camponotus herculeanus L. (Hymenoptera, Formicidae). J. Comp. Physiol., 137 , 151-156.
- NIELSEN M.G., JENSEN T.F. and HOLM-JENSEN I., 1982.- Effect of load carriage on the respiratory metabolism of running worker ants of Camponotus herculeanus (Formicidae). Oikos, 39 , 137-142.
- OSTER G.F. and WILSON E.O., 1978.- Caste and ecology in the Social Insects. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- ROSENGREN R., 1971.- Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus Formica (Hymenoptera, Formicidae). Acta Zoologica Fennica 133 , 1-105.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 177-184 (1985)

**INFLUENCE DES FACTEURS DE PARENTELE DANS LA RECONNAISSANCE  
INTERINDIVIDUELLE CHEZ L'ADULTE DE CAMPONOTUS ABDOMINALIS  
(Hymenoptera, Formicidae)**

par  
**Christine ERRARD**

Laboratoire d'Ethologie (U.A. C.N.R.S. n 667)  
Université Paris XIII  
Avenue J.B. Clément, Villetaneuse 93430, France.

**Résumé :** Nous avons abordé ce problème par l'étude comparative de groupes d'ouvrières constitués à partir d'individus nés dans leur colonie d'origine (témoins) ou bien adoptés par cette colonie; a) directement après l'émergence; b) dès le stade cocon; ou c) après isolement et ouverture artificielle du cocon.

Il apparaît de façon significative que les ouvrières de Camponotus abdominalis discriminent les individus homospécifiques provenant d'une autre colonie. Nous avons montré également que les ouvrières adoptées dès le stade cocons ou après isolation et ouverture artificielle du cocon, ont tendance à soigner le couvain non apparenté (de la colonie d'adoption) d'une façon non négligeable. Cette affinité serait basée sur une similitude de l'expérience précoce dès l'émergence du cocon.

**Mots-clés :** Fourmis, Camponotus abdominalis, Colonie mixte homospécifique, Interactions, Sociobiologie.

**Summary :** The influence of kinship factors in inter-individual recognition between Camponotus abdominalis adults.

In order to investigate this issue, groups of workers consisting of individuals born within their own colony and workers adopted by that colony were compared. These adoptions occurred either a) immediately after emerging, b) during the cocoon stage or c) after isolation and artificial opening of the cocoon.

Camponotus abdominalis workers clearly discriminate homospecific workers from another colony. We have also demonstrated that those workers that are adopted during the cocoon stage or after isolation and artificial opening of the cocoon, tend to have a high level of nursing behaviour towards the unrelated brood of the adoptive colony (as do the controls). This attraction appears to be based on similarity with the stimulation received in a precocial period following emergence from the cocoon.

**Key-words :** Ants, Camponotus abdominalis, Homospecific mixt colony, Interactions, Sociobiology.

## INTRODUCTION

Dans beaucoup d'espèces sociales, et notamment chez les fourmis, la base de la distinction entre colonies est certainement une odeur spécifique qui préserve l'unité coloniale (Forel, 1874 ; Fielde, 1904 ; Michener, 1974 ; Howse, 1975).

Cette odeur serait déterminée en partie par des facteurs génétiques jouant sur le métabolisme (Bell, 1974 ; Greenberg, 1979 ; Buckle et Greenberg, 1981), et par des facteurs environnementaux, physiques et sociaux (Lange, 1960 ; Blum et Brand, 1972 ; Kukuk, 1977 ; Jutsum, 1979) que le jeune individu doit à la fois capter et dont il doit acquérir la connaissance (Jaisson, 1975 et 1980 ; Provost, 1979 ; Leroux, 1980 ; Lenoir, 1982 ; Errard, 1984a et 1984b).

La société, très organisée, est caractérisée par la coopération entre congénères, la spécialisation en sous-castes fonctionnelles et l'altruisme individuel. Le concept d'altruisme de la théorie de sélection de parentèle de Hamilton (1964) étant basé sur l'idée que les comportements coopératifs doivent être plus fréquents entre des individus apparentés qu'entre des individus non apparentés.

La question reste de savoir quels sont les mécanismes spécifiques qui assurent la reconnaissance entre les individus.

Bien que de nombreux modèles théoriques aient été proposés, aucun des facteurs impliqués dans la reconnaissance n'a encore été mis en évidence d'une façon précise (Wilson, 1971 ; Crozier et Dix, 1979 ; Hölldobler et Michener, 1980 ; Carlin, 1983 ; Jaffe, 1983).

Nous avons abordé ce problème en nous attachant plus particulièrement à préciser l'importance éventuelle de la contribution génétique et de l'impact de l'environnement social à l'émergence de l'adulte, sur la reconnaissance individuelle.

Dans ce but, nous avons réalisé une étude du développement des interactions impliquant des ouvrières de Camponotus abdominalis provenant de deux colonies distinctes et ayant subi une expérience sociale différente à l'émergence.

## MATERIEL ET METHODES

Les expériences ont été réalisées en 1982 à partir de deux colonies de Camponotus abdominalis élevées en nids artificiels : la colonie expérimentale, et la colonie stock.

La colonie expérimentale comprend une reine, une ouvrière, 11 cocons, 6 larves et des oeufs.

La colonie stock comporte une reine, 40 ouvrières, de nombreux cocons, larves et oeufs.

La colonie expérimentale devient mixte lorsqu'elle rassemble les individus des groupes suivants :

-Un groupe de fourmis étrangères, n°2, introduites dans la colonie expérimentale juste après émergence dans leur propre colonie.

-Un groupe de fourmis étrangères, n°3, introduites dans la colonie expérimentale à l'état de cocons, peu avant l'émergence.

-Un groupe de fourmis étrangères, n°4, nées en dehors de la société à partir de cocons prélevés dans la colonie stock, puis isolés pendant 8 jours et ouverts artificiellement à l'aide de pinces fines.

-Enfin un groupe témoin, n°1, comprend les fourmis nées dans la colonie expérimentale.

Les fourmis de chaque groupe (10 à 15 individus par groupe, soit 49 au total) sont marqués dès l'émergence avec une pastille numérotée, collée sur le thorax (Fresneau et Charpin, 1977). Les observations sont réalisées 2 à 4 fois par jour, sous forme de relevés ponctuels nous permettant de noter l'activité de chaque ouvrière de l'émergence au 25ème jour.

Le répertoire des comportements étant important, nous les avons regroupés en 10 catégories comportementales : exploration, soins aux cocons, soins aux larves, soins aux oeufs, activités alimentaires, contacts sociaux (contacts antennaires et toilettes interindividuelles), inactivité, activités domestiques (nettoyage, transport de matériaux ...), trophallaxies, toilettes individuelles.

L'analyse est effectuée à l'aide de matrices graphiques pondérées (Bertin, 1977).

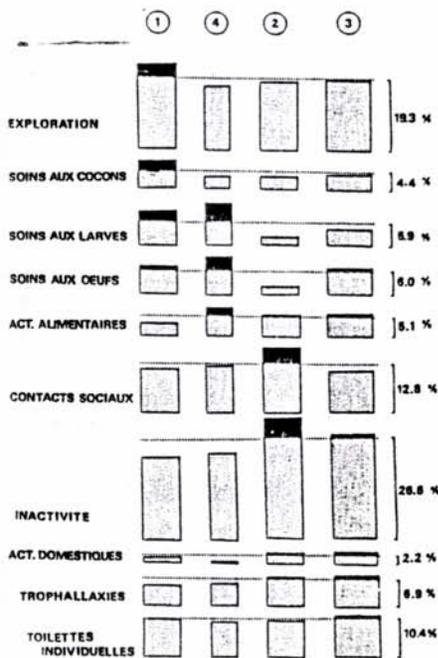


Figure 1 : Sociogramme de la colonie expérimentale.  
( 1: Témoins, 2: Jeunes adoptées, 3: Jeunes nées de cocons adoptés, 4: Jeunes nées de cocons ouverts artificiellement).

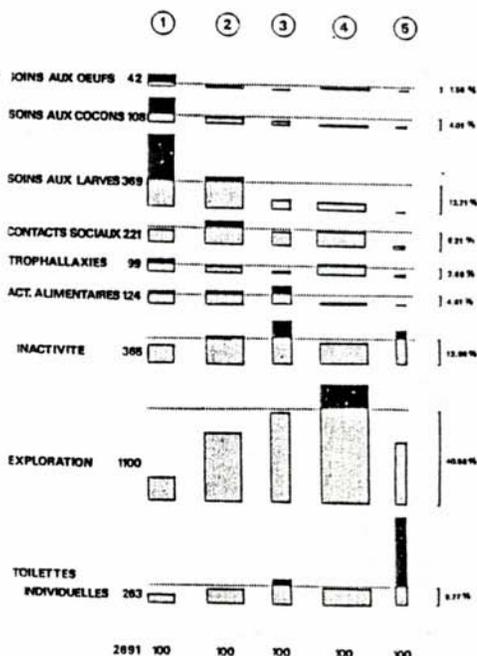


Figure 2 : Sociogramme de la colonie de référence (témoin).

Le profil comportemental de chaque groupe est représenté sur le graphique 1 où la moyenne comportementale, pour l'ensemble des groupes est signalée par la ligne pointillée, les comportements supérieurs à la moyenne, représentés en noir, indiquent le niveau de spécialisation des différents groupes pour chaque tâche considérée. La largeur des rectangles est proportionnelle au nombre d'individus constituant chacun des groupes. Le chiffre de droite donne le profil comportemental de la colonie expérimentale.

Ce graphique montre que les ouvrières du groupe témoin, c'est à dire nées dans la colonie expérimentale, sont des exploratrices, elles font également beaucoup de soins au couvain, cocons et larves essentiellement.

Le groupe 4, constitué de jeunes nées de cocons ouverts artificiellement, font beaucoup de soins au couvain, oeufs et larves, ainsi que des activités alimentaires.

Les ouvrières du groupe 2, formé de jeunes adoptées développent de nombreuses interrelations sociales comme les contacts sociaux et les trophallaxies, elles sont également fortement inactives et réalisent une part importante des activités domestiques. Elles n'ont que de très faibles relations avec le couvain.

Le groupe 3, formé de jeunes nées de cocons adoptés, ont surtout des activités en relation avec l'alimentation, beaucoup d'activités domestiques, de toilettes individuelles et d'inactivité.

Un graphique (n°2) du même type a été réalisé sur une colonie témoin ou colonie de référence, constituée d'une reine, de cocons, larves et oeufs, ainsi que de 49 jeunes ouvrières, toutes du même âge, à 5 jours près.

Le profil comportemental de cette colonie, indiqué par les chiffres de la colonne de droite, diffère de celui de la colonie expérimentale pour certains comportements :

L'exploration est en effet plus importante (40.8 %) que dans la colonie expérimentale (19.3 %), ce fait étant en relation avec la très faible inactivité (13.5 % contre 26.6 % dans la colonie expérimentale). Ce surcroît d'inactivité relevé dans la colonie expérimentale pourrait être le signe d'une plus forte perturbation au niveau de la colonie expérimentale.

D'autre part, les contacts sociaux et les trophallaxies sont nettement plus importants dans la colonie expérimentale (12.8 % contre 8.2 % et 6.9 % contre 3.6 %, respectivement), ces contacts étant probablement nécessaires pour l'intégration des différents groupes dans la société.

En étudiant ces comportements de façon globale, on peut différencier deux ensembles d'ouvrières, les bonnes soigneuses et les mauvaises soigneuses. En effet, le groupe témoin, le groupe de jeunes nées de cocons adoptés, et le groupe de jeunes nées de cocons ouverts artificiellement, sont constitués de meilleures soigneuses que les fourmis du groupe de jeunes adoptées.

Lorsque l'adoption s'effectue avant l'émergence, ou après une émergence artificielle, les jeunes s'occupent du couvain étranger d'une façon non négligeable. Ceci permet de penser que les informations transmises par les témoins aux jeunes lors de leur éclosion, sont utilisées à posteriori pour la reconnaissance du couvain étranger selon un phénomène d'empreinte ou d'induction environnementale.

L'étude des interactions entre ouvrières ( contacts sociaux et trophallaxies) montre que ce sont les jeunes adoptées du groupe 3 et les jeunes nées de cocons adoptés du groupe 2, qui en présentent le plus.

Sur la figure suivante, nous avons étudié en détail les interactions entre ces 4 groupes d'ouvrières. (étude des phénomènes de reconnaissance sélective entre les membres de la même société).

Nous avons donc étudié en détail les phénomènes de reconnaissance sélective entre les membres des 4 groupes (schéma 3). Sur ce schéma, nous voyons que les jeunes nées nées de cocons adoptés, représentées par le cercle 3, bénéficient des plus nombreux échanges, alors que les jeunes nées de cocons ouverts artificiellement n'en reçoivent que très peu.

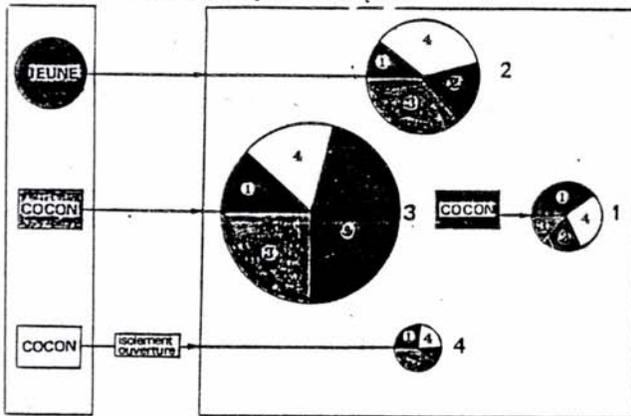


Figure 3 : Diagramme des relations dont bénéficie chaque groupe.

La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'échanges non agonistiques dont bénéficie le groupe, chaque quartier représente la part due aux différents groupes (1 : Témoins, 2 : Jeunes adoptées, 3 : Jeunes nées de cocons adoptés, 4 : Jeunes nées de cocons ouverts artificiellement).

De plus, il ressort que les échanges entre les groupes 2 et 3, appartenant donc à la même parentèle sont plus nombreux qu'entre l'un quelconque de ces groupes et le groupe témoin dont les gènes diffèrent.

Cependant, pour les 3 groupes adoptés, le contact avec des fourmis étrangères au début de la vie imaginaire, non seulement n'induit pas de comportement agressif de la part des fourmis résidentes, mais permet un processus de reconnaissance entre les individus des 2 sociétés car les 3 groupes adoptés ont des échanges avec les témoins.

Il semblerait d'autre part, qu'il y ait une anomalie pour le groupe de jeunes nées de cocons ouverts artificiellement, qui reconnaissent leurs soeurs mais ne reçoivent que très peu d'interactions de ces dernières, alors qu'elles ont à priori la même programmation génétique.

Il n'est donc pas exclus que, pour ce groupe, la période d'isolement ait perturbé la production de substances chimiques endogènes chez les nymphes, artéfact qui serait responsable de l'indifférence de la part de leurs soeurs, ou peut-être perturbation comportementale par non présentation de certaines séquences comportementales ou mauvaise exécution de ces séquences..

D'autre part, il est intéressant de remarquer (figure 4) que les ouvrières du groupe témoin présentent plus d'interactions avec la reine, qui est leur mère, que les autres groupes n'ayant pas de relation génétique avec elle.

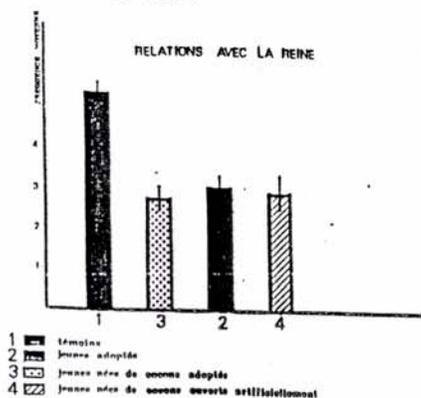


Figure 4 : Fréquence des relations avec la reine (contacts antennaires, toilettes, trophallaxie) pour les différents groupes.

Finalement, nos résultats convergent vers le fait qu'il y a chez les fourmis une tendance à reconnaître leurs congénères, le plus haut niveau de relations sociales se rencontrant chez les individus génétiquement proches.

Ceci confirme l'existence d'odeurs génétiquement contrôlées, sans oublier la part de stimulations chimiques et peut-être tactiles,

durant la période pré-imaginale ou post-imaginale immédiate, stimulations jouant le rôle d'empreinte spécifique pour chaque colonie, ce qui influencerait le jeune individu dans sa future reconnaissance des congénères.

Pendant cette période sensible, la reconnaissance des individus apparentés apparaîtrait donc sous l'influence d'un environnement approprié, dans lequel ils se développent, en interaction avec le programme génétique.

## BIBLIOGRAPHIE

- BELL, W.J. 1974. Recognition of resident and non-resident individuals in intraspecific nest defense of a primitively eusocial halictine bee. J. Comp. Physiol., 93, 195-202.
- BERTIN, J., 1977. La graphique et le traitement graphique de l'information. Flammarion, Paris. 223 p.
- BLUM, M.S., BRAND, J.M. 1972. Social insect pheromones : their chemistry and function. Am. Zool., 12, 553-576.
- BUCKLE, G.R., GREENBERG, L. 1981. Nestmate recognition in sweat bees (Lasioglossum zephyrum) : does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates ? Anim. Behav. 29, 802-809.
- CARLIN, N.F. and HOLDOBLER, B. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. Science, 222, 1027-1029
- CROZIER, P.H., DIX, 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social hymenoptera. Behav. Ecol. Sociobiol., 4, 217-224.
- ERRARD, C. 1984a. Evolution, en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis des genres Camponotus et Pseudomyrmex. Insectes Sociaux, 31, 185-198.
- ERRARD, C. 1984b. Influence des stimulations sociales précoces, sur l'intégration sociale de l'adulte de Camponotus abdominalis (Formicidae). C.R. Congrès S.F.E.C.A. Barcelone. (sous presse). 1984.
- FIELD, A.M. 1904. Power of recognition among ants. Biol. Bull., 7, 227-250.
- FOREL, A. 1874. Les fourmis de la Suisse. Nouv. Mem. Soc. Helv. Sc. Nat. Zurich, 26, 447 p.
- FRESNEAU, D., CHARPIN, A. 1977. Une solution photographique au problème du marquage des insectes de petite taille. Ann. Soc. Entomol. Fr. 13 423-426.
- GETZ, W.M. et SMITH, K.B. 1982. Patrilinear group dynamics in the honeybee Apis mellifera. In the Biology of Social Insects. Edited by M.D. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans, page 406, Westview Press, Boulder.
- 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, I, II. J. Theoret. Biol., 7, 1-52.
- HOLDOBLER, B. et MICHENER, C.D. 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In : Evolution of Social Behavior : Hypotheses and Empirical Tests. Edited by H. Markl, pages 35-58, Verlag chemie GmbH, Weinheim.
- HOWSE, P.E. 1975. Chemical defenses of ants, termites and other insects : some outstanding questions. In : Pheromones and defensive secretions in social insects. Proc. Intern. Symp. I.U.S.S.I., Dijon, 23-40.
- JAFFE, K., 1983. Nestmate recognition and territorial behaviour in the ant Odontomachus bauri Emery (Formicidae : Ponerinae). Ins. Soc., 30, 466-481.
- JAISSON, P. 1975. L'imprégnation dans l'ontogenèse 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.

- JUTSUM, A.R. 1979. Interspecific aggression in leaf-cutting ants. Anim. Behav., 27, 833-838.
- KUKUK, P.F., BRELD, M.D., SOETI, A. and BELL, W.J. 1977. The contribution of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition in a primitively eusocial bee, Lasioglossum zephyrum. Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 319-327.
- LANGE, R., 1960 : Über die Futterwiedergabe zwischen Angehörige verschiedener Waldameisenstaaten. Z. Tierpsychol., 17, 389-401.
- LENOIR, A., ISINGRINI, M. and NOWBAHARI, M. 1982. Le comportement d'ouvrières de Cataglyphis cursor introduites dans une colonie étrangère de la même espèce. In : la communication dans les sociétés d'insectes. Edited by A. de Haro and X. Espadaler. Pages 107-114. Universidad Autonoma de Barcelona.
- LEROUX, A.M. 1980. Possibilités de réintégration dans leur groupe d'origine des individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social (Myrmica ruginodis Nyl.). Biol. Médit., 7, 203-204.
- MICHENER, C.D. 1974. The social Behavior of the Bees. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 404 p.
- PROVOST, E. 1979. Etude de la fermeture de la société de fourmis chez diverses espèces de Leptothorax et chez Camponotus lateralis (Hymenoptères Formicidae). C.R. Acad. Sci., 288, 429-432.
- WILSON, E.O. 1971. The insect Societies. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Mass., 546p.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 185-193 (1985)

LA REGULATION SOCIALE : DONNEES PRELIMINAIRES  
SUR LES FACTEURS INDIVIDUELS CONTROLANT L'ORGANISATION  
DES TACHES CHEZ NEOPONERA APICALIS  
(Hym. Formicidae, Ponerinae)

par

D. FRESNEAU et J.P. LACHAUD

Unité Associée au C.N.R.S. n° 667  
Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie  
Université Paris-XIII, Av. J.B. Clément  
F-93430 VILLETANEUSE.

**Résumé:** Les résultats préliminaires présentés portent sur l'analyse des effets d'une sociotomie expérimentale ayant consisté à retirer les nourrices les plus performantes d'une société de Neoponera apicalis. Dans les deux sous-colonies ainsi formées on constate un phénomène de régulation sociale se traduisant par un réajustement de la répartition des ouvrières au sein de chaque groupe fonctionnel. Le reste de la colonie compense l'absence des nourrices les plus performantes à partir d'individus déjà nettement orientés vers cette activité. Les changements de statut social les plus importants sont apparus dans le groupe constitué des anciennes soigneuses dont certaines, très rapidement, se spécialisent dans le fourragement tandis que leurs activités de soins au couvain chutent de façon importante. Une fois réunies au reste de la colonie ces mêmes fourmis récupèrent leur statut de spécialistes en soins au couvain. Après la réunification des deux groupes, la société passe par une période transitoire où l'effectif des nourrices est surnuméraire, mais la tendance majoritaire des individus à récupérer leur statut initial traduirait une inertie dans leur orientation comportementale préférentielle probablement en relation avec un état interne particulier, notamment avec le développement des ovaires.

**Mots-clés:** Formicidae, Neoponera apicalis, polyéthisme, régulation sociale.

**Summary:** Social regulation: preliminary results concerning individual factors controlling the social organization in Neoponera apicalis (Hym. Formicidae, ponerinae)

The preliminary results reported here are based on an analysis of the effects of an experimental sociotomy, consisting of the removal of the most efficient nurses from a Neoponera apicalis society. Social regulation consisting of readjustment of the workers was observed in each of the two sub-colonies thus produced. The non-nursing sub-colony compensated for the absence of the nurses during the separation period simply by an increase of the amount of nursing activity engaged in by those individuals that had previously performed this activity at a low level. The most striking changes in social status occurred in the ex-nurse group.

Some of the ants in this group became specialized in foraging, whereas their nursing activities directed towards the brood were considerably reduced. These same individuals returned to their previous brood-nursing activities when the two sub-colonies were subsequently re-united. Following the reunification of the two groups one observes a transitory period during which there is an excessive number of nurses, but the general tendency of workers to return to their previous activity after reunification of the two sub-colonies reveals a certain inertia in their original behavioural preferences, which is probably related to some internal state such as ovarian development.

**key-words:** Formicidae, Neoponera apicalis, polyethism, social regulation.

## INTRODUCTION

Chez les Fourmis le polyéthisme se caractérise par une organisation sociale centrée autour d'une répartition des tâches réalisées par des groupes d'individus spécialisés (WILSON, 1971). Le polyéthisme peut s'opérer en fonction de l'existence de castes morphologiques et en fonction de l'âge des individus, ce dernier facteur étant pratiquement le seul à intervenir chez les Ponerinae. Lors de la disparition de l'un des groupes fonctionnels la société réagit en essayant de restaurer un équilibre proche de l'état initial, c'est ce qui constitue le phénomène de régulation sociale défini par GRASSE (1952). Bien connues dans les sociétés d'abeilles (ROSCH, 1930), où la plasticité des individus est remarquable, les régulations sociales ont été étudiées chez la fourmi Lasius niger par LENOIR (1979) en scindant une colonie en petits groupes homogènes. Dans ce cas la régulation sociale s'opère à la fois par la mobilisation des ouvrières inactives et par la plasticité d'un petit nombre d'ouvrières spécialisées. Cette aptitude à la régulation a également été vérifiée par ABRAHAM et coll. (1984) chez Myrmica rubra où l'idiosyncrasie des ouvrières semble être à l'origine de la reconstitution de la structure sociale. Sur la base des mêmes préoccupations, nous avons tenté d'étudier le polyéthisme chez des Ponerinae néotropicales. Les résultats préliminaires que nous rapportons portent sur l'effet d'une sociotomie, ayant consisté à isoler les nourrices les plus performantes, sur l'activité d'une société de Neoponera apicalis dont l'organisation sociale nous est familière (FRESNEAU et DUPUY, 1984).

## MATERIEL ET METHODE

La colonie étudiée fut récoltée au sud du Mexique, elle comprenait 36 individus, dont 12 femelles (2 d'entre elles étaient désaillées). Son couvain comprenait à l'origine une vingtaine d'oeufs et 6 larves. Après avoir installé la société dans un nid en plâtre et marqué individuellement chaque fourmi, nous avons observé la société à raison de 4 relevés ponctuels quotidiens durant 21 jours

qui représentent la période témoin (période 1). C'est alors que nous avons effectué la sociotomie en isolant dans deux nids séparés: les 8 ouvrières nourrices les plus performantes avec 10 oeufs et 2 larves et le reste de la colonie comprenant 28 individus, 15 oeufs et 4 larves. Les deux groupes ont été observés durant 11 jours (période 2) avant de reformer la colonie et de poursuivre les observations durant 19 jours correspondant à la période 3. Tout au long de l'étude, l'effectif du couvain a légèrement fluctué, la société a perdu environ 5 oeufs et 3 larves, mais ces pertes ont été largement compensées puisqu'en fin d'étude la société possédait 30 oeufs et 8 larves. Il semblerait donc que les diverses manipulations (marquage et sociotomie) n'aient pas affecté sensiblement la production du couvain.

A l'issue de chaque période d'observation les enregistrements se présentent sous forme d'une matrice où chaque fourmi se caractérise par un profil particulier de fréquences de comportements. L'utilisation d'un algorithme de classification hiérarchique nous a permis de sélectionner les fourmis ayant des profils semblables et de dresser graphiquement, sur la base de ce classement, une véritable carte polyéthique des groupes fonctionnels dans la société selon une méthode que nous avons déjà utilisée (FRESNEAU, 1984; PEREZ BAUTISTA et col., 1984).

## RESULTATS

En règle générale, les sociétés de cette espèce centrent leur profil comportemental collectif autour de pôles d'activités dont la répartition est relativement constante. Avant d'analyser en détail la dynamique des modifications comportementales, nous avons voulu vérifier la stabilité de ces pôles d'activités au cours des trois périodes d'enregistrement. Pour simplifier l'analyse de ces profils, nous avons regroupé sur la figure 1 les différents comportements observés en 6 catégories:

- les "soins au couvain" regroupent tous les comportements dirigés vers les oeufs et les larves.
- les "activités non-spécifiques" rassemblent les cas d'inactivité, exploration et toilettages individuels. Ces activités se répartissent aussi bien dans le nid qu'à l'extérieur.
- les rubriques "divers" regroupent les activités alimentaires, les toilettages sociaux et les tâches domestiques présentés également dans le nid et à l'extérieur.
- "l'approvisionnement" rassemble toutes les activités de chasse, dépeçage et transport des proies.

On peut remarquer une grande homogénéité des profils d'activités entre la période 1 et la période 3. En période 2, chaque sous-groupe issu de la sociotomie tend à compenser les fonctions des individus qui lui font défaut; le reste de la colonie maintient son activité de soins au couvain tandis que les soigneuses isolées, tout en manifestant une relative inertie dans les soins, investissent une part importante de leurs activités dans l'approvisionnement. Dans les deux cas, ce transfert d'activités s'opère au détriment des activités non-spécifiques et des tâches domestiques dans le nid. La restauration du profil collectif d'activités est apparemment plus facilement obtenue dans le reste de la colonie disposant d'un effectif plus important et

devant réaliser une régulation limitée aux seuls soins du couvain que chez les soigneuses isolées où le faible effectif se combine à la nécessité d'assurer un champ plus large d'activités, notamment à l'extérieur du nid.

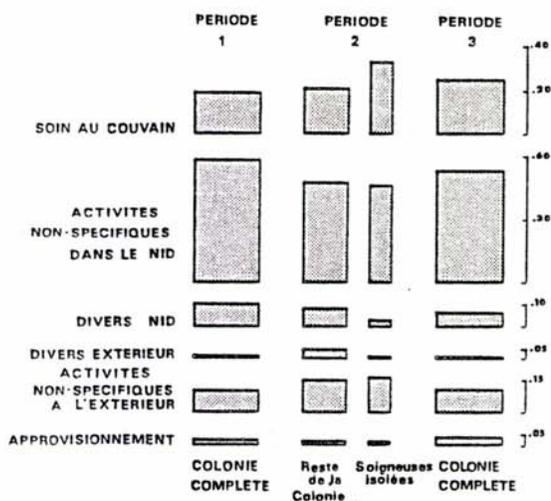


Figure 1 : Evolution du profil d'activités de la société sur l'ensemble de l'étude. Les valeurs sont exprimées en fréquences relatives par rapport au total d'actes enregistrés à chaque période.

Si l'on essaie de déterminer les agents de la régulation, une analyse individuelle des modifications comportementales est bien entendu nécessaire pour apprécier l'étendue du phénomène étudié. La question posée est de savoir si les régulations observées résultent de réajustement comportementaux réalisés par l'ensemble des membres de chaque sous-groupe ou s'ils ne dépendent que d'une catégorie d'individus spécialisés comme les inactives. Nous avons donc été amenés à établir les sociogrammes de la colonie complète en fin de période 1 et du reste de la colonie en fin de période 2. L'analyse de classification hiérarchique sur les résultats de la colonie complète en période 1 a classé les fourmis en 7 groupes fonctionnels dont la composition est reportée en haut de la figure 2, nous avons ensuite dressé verticalement les profils comportementaux moyens de chacun de ces groupes.

Le groupe I est constitué de fourmis soigneuses ayant un spectre d'activités limité aux soins au couvain (principalement les oeufs) et à quelques activités situées dans le nid.

Le groupe II comprend des fourmis plus inactives (ANN élevé) mais également orientées sur les soins au couvain (principalement les larves).

Le groupe III comprend des fourmis principalement inactives mais dont le spectre d'activités s'étend à l'ensemble des

comportements; la reine appartient à ce groupe.

Les quatre derniers groupes sont constitués d'individus qui sont les seuls à se spécialiser sur les tâches situées à l'extérieur, nous les assimilerons en première analyse à des fourrageuses.

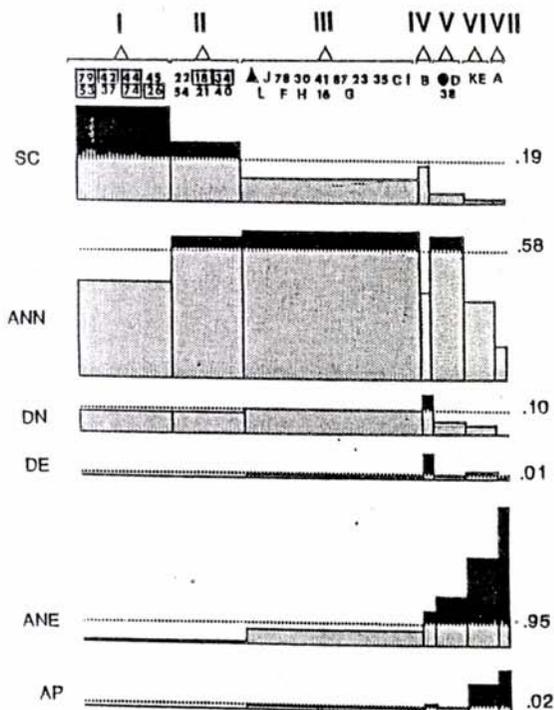


Figure 2 : Sociogramme réalisé sur la colonie complète à l'issue de la période témoin (P 1). La largeur des colonnes est proportionnelle à l'effectif des groupes de fourmis classées par l'analyse de classification et qui sont repérables en chiffres romains en haut du graphe. La ligne en pointillés indique le niveau de fréquence moyen réparti sur l'ensemble des groupes, par convention la portion des histogrammes dépassant cette norme est marquée en noir et permet de visualiser les spécialisations. Les femelles désaillées sont repérables par des symboles, les femelles ailées par des lettres et les ouvrières par des numéros. SC : Soins au couvain; ANN : Activités non-spécifiques dans le nid; DN : Divers à l'extérieur; DE : Divers à l'extérieur; ANE : Activités non-spécifiques à l'extérieur; AP : Approvisionnement.

Les huit ouvrières soigneuses qui furent isolées en période 2 sont encadrées sur la figure 2. Il s'agit des six meilleures soigneuses d'oeufs du groupe I et des deux meilleures soigneuses du groupe II. Ces ouvrières ont réalisé à elles seules la moitié des

On peut donc considérer que la colonie compense l'absence de ses soigneuses les plus performantes essentiellement en régénérant un nouveau groupe fonctionnel à partir d'individus initialement peu performants mais dont l'orientation préférentielle vers le couvain était déjà présente en période 1. Seuls deux individus provenant de l'ancien groupe des inactives ont manifesté un réajustement important de leur profil. D'une façon générale, les individus inactifs en période 1 le sont restés en période 2. Le même phénomène s'observe pour les fourrageuses.

A l'issue de ces analyses nous pouvons distinguer deux catégories de fourmis : celles qui remplacent les soigneuses absentes appelées "nouvelles soigneuses" et celles qui manifestent une haute inertie dans leur comportement que nous avons nommées "fourmis non soigneuses". La figure 4 montre l'évolution comportementale, sur les trois périodes de ces deux catégories d'individus. On peut observer que les fourmis "non soigneuses" présentent un profil très stable sur l'ensemble de l'étude. On peut

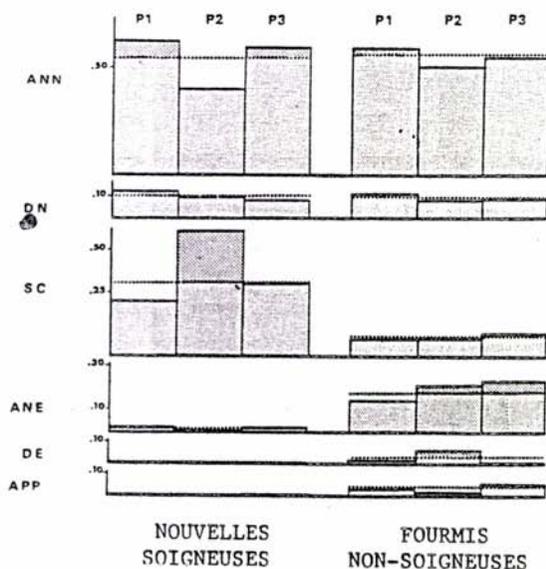


Figure 4 : Evolution comportementale sur les trois périodes du groupe de soigneuses issues de la régulation en période 2 et des fourmis non-soigneuses (cf. légende figure 2)

même remarquer une légère augmentation des activités situées hors du nid, sans doute en relation avec des besoins ponctuels de la société. En revanche, les "nouvelles soigneuses" qui assurent la totalité de l'effort de régulation en doublant leurs activités de soins au détriment de l'inactivité, ne conservent pas leur nouveau statut social lors de la réintroduction des soigneuses d'origine. Dans le cas du reste de la colonie, la régulation semble se limiter à un petit nombre d'individus qui se spécialisent momentanément dans la fonction manquante.

En ce qui concerne l'évolution comportementale des fourmis soigneuses isolées au cours de la période 2, cette petite société disposant de couvain peut être assimilée à une société orpheline privée de ses domestiques et de ses fourrageuses. On peut logiquement attendre de ce groupe qu'il tende à restaurer ces deux fonctions durant les onze jours où il est séparé du reste de la

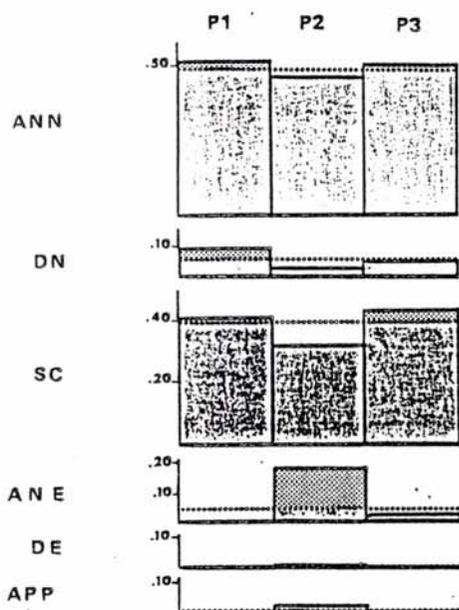


Figure 5 : Evolution comportementale sur les trois périodes des soigneuses d'origine (cf. légende figure 2).

colonie. C'est en effet ce que l'on peut constater sur la figure 5. Ce fragment de société développe en période 2 une forte activité de fourragement à l'extérieur du nid, ce qu'aucune soigneuse n'avait présenté en période 1. Ce réajustement s'opère au détriment de leurs activités de soins au couvain et des activités non-spécifiques et domestiques. Il est important de signaler que cette régulation fonctionnelle opérée sur le fourragement est réalisée dans un premier temps par l'ensemble des ouvrières puis en fin d'isolement, par trois individus qui se spécialisent transitoirement sur cette tâche. Comme dans le cas précédent, lors de leur réunion au reste de la colonie, toutes ces ouvrières récupèrent assez rapidement leur statut d'origine.

#### DISCUSSION

Trois points essentiels ressortent de cette étude;

1- Suite à une sociotomie, chaque partie isolée tend à reconstituer les groupes fonctionnels manquants.

soins au couvain de la colonie en période 1. Au cours de la période 2, leur isolement a donc entraîné la perte de la moitié du potentiel de soins au couvain dans le reste la colonie.

La figure 3 montre le sociogramme du reste de la colonie à l'issue de la période 2. L'analyse de classification hiérarchique nous a permis de classer 5 groupes fonctionnels d'individus dont les profils sont construits comme précédemment.

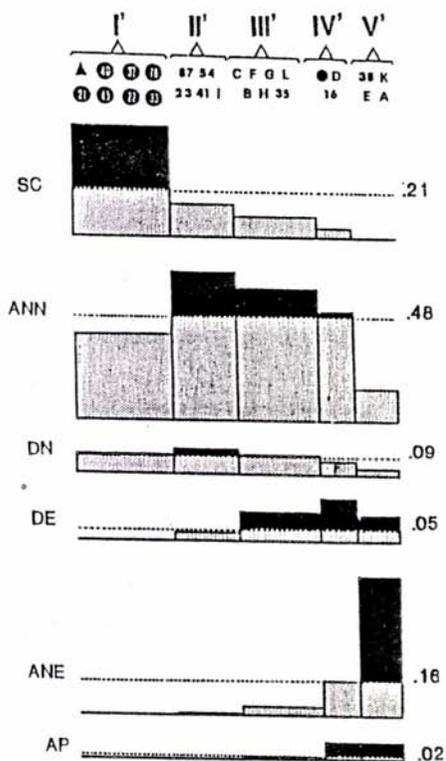


Figure 3 : Sociogramme réalisé en période 2 alors que la société était privée de ses soigneuses les plus performantes (cf. légende de la figure 2).

Le groupe I' est spécialisé dans les soins au couvain, il est constitué de soigneuses issues du phénomène de régulation et qui proviennent de l'ancien groupe 2 que nous avons vu précédemment spécialisé dans le soin aux larves et dans deux cas (n° 78 et la reine) de l'ancien groupe III constitué d'inactives.

Le groupe II' est spécialisé dans l'inactivité, il est constitué d'individus précédemment inactifs qui ne participent pas à l'effort de régulation.

Le groupe III' est spécialisé lui aussi dans l'inactivité, mais s'oriente vers les activités domestiques à l'extérieur.

Les deux derniers groupes sont constitués de fourrageuses.

2- Dans le reste de la colonie, la régulation des rôles résulte du réajustement comportemental de certains individus déjà préorientés dans la tâche devant être restaurée. La reine participe alors efficacement à la régulation. Dans la petite société constituée d'individus homogènes, l'effort de régulation est réparti d'abord sur l'ensemble des fourmis puis sur quelques spécialistes.

3- Lors de la reformation de la société complète, tous les individus tendent à récupérer leur statut social d'origine. Les soigneuses isolées retrouvent leur place de spécialistes des soins au couvain, tandis que les soigneuses de remplacement redeviennent inactives.

Ces résultats, bien que partiels semblent confirmer ceux obtenus par LENOIR (1979), toutefois la sociotomie asymétrique que nous avons pratiquée permet de montrer qu'au sein d'une même société le groupe le plus hétérogène investit des individus préorientés vers la tâche à restaurer tandis que le groupe homogène tend à répartir l'effort de régulation sur tous ses membres (au moins dans un premier temps). Mais la tendance majoritaire des individus à récupérer leur statut initial traduirait une inertie dans leur orientation préférentielle en relation avec leur état physiologique interne comme le développement ovarien. L'idiosyncrasie des individus dans leur environnement social serait le résultat de l'intégration au niveau individuel de l'état interne, de l'expérience antérieure et des besoins spécifiques de la société.

#### REFERENCES

- ABRAHAM M., DENEUBOURG J.L., PASTEELS J., 1984.- Idiosyncrasie lors du déménagement de *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera Formicidae). Actes Coll. Ins. Soc., Sect. Fr. U.I.E.I.S., 1: 19-25.
- FRESNEAU D., 1984.- Le développement ovarien et le statut social des ouvrières chez une fourmi primitive. Ins. Soc., 31 (4). (sous presse).
- FRESNEAU D., DUPUY P., 1984.- Behavioural study of the primitive ant *Neoponera apicalis*. Anim. Behav., (sous presse).
- PERREZ BAUTISTA M., LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1984.- La division del trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hym. Form.) Folia entomol. Mex., (sous presse).
- GRASSE P.P., 1952.- La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. Coll. Int. C.N.R.S., Paris, 34, 7-17.
- LENOIR A., 1979.- Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger* (L.). Thèse de Doctorat d'état, Université François Rabelais, Tours. 214p.
- ROSCH G.A., 1930.- Untersuchungen uber die Arbeitsteilung in Bienenstaat. Zeitschr. vergl. Physiol., 12, 1-171.
- WILSON E.O., 1971.- The Insect Societies. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Mass., 548p.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 195-202 (1985)

LES PREMIERES ETAPES DE L'ONTOGENESE DE LA SOCIETE CHEZ Ectatomma tuberculatum ET Neoponera villosa  
(Hym., Form., Ponerinae)

par

Jean-Paul LACHAUD et Dominique FRESNEAU

Laboratoire d'Ethologie (U.A. - C.N.R.S. n° 667)

Université Paris XIII

Av. J.B. - Clément F-93430 Villetaneuse.

**Résumé:** L'analyse des premières étapes de la fondation chez deux espèces de Ponerinae: Ectatomma tuberculatum et Neoponera villosa, fait ressortir quelques points de similarité portant: sur la richesse du répertoire des reines considérées en tant qu'individus, sur l'orientation comportementale choisie par les reines pour augmenter les chances de réussite de la fondation, et sur la rapidité avec laquelle se réalise la structuration sociale des jeunes colonies.

Ces résultats, tout en présentant certains aspects de la mise en place de l'organisation sociale caractéristiques de ces espèces, confirme les différences déjà constatées entre les Ectatomma et les Neoponera quant au niveau évolutif occupé par ces deux genres au sein des Ponerinae.

**Mots-clés:** Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, Neoponera villosa, ontogenèse sociale, polyéthisme.

**Summary:** The early stages of the ontogeny of societies of Ectatomma tuberculatum and Neoponera villosa (Hym. Form. Ponerinae)

An analysis of the early stages of the foundations of Ectatomma tuberculatum and Neoponera villosa, reveals four important findings:

1) The number of behavioural types produced by the queen of both species was not significantly different during each observation period from the number produced by individual workers, even if the former have a high proportion of inactivity in their behavioural profiles.

2) At the beginning of the foundation the queens concentrate their nursing activity on the most developed category of brood, thus tending to maximise the chances of the foundation's success.

3) The queens participate in provisioning only in the very early stages of foundation, and this behaviour persists longer for N. villosa queens, that continue even after the first few workers are present, than for E. tuberculatum queens.

4) The functional specialization appears very clearly, and at

an early stage for E. tuberculatum, but is much less clearcut for N. villosa.

While confirming certain archaic aspects of the development of social organization in the species, these results also confirm the already noted different evolutionary level occupied by the Ectatomma and Neoponera genera within the Ponerinae family.

**Key-words:** Ponerinae, Ectatomma tuberculatum, Neoponera villosa, social ontogeny, polyethism.

## INTRODUCTION

Diverses études réalisées sur les fourmis (JAISSON, 1975, JAISSON et CHAMPALBERT, 1982) montrent l'importance, même chez les Ponerinae, de l'environnement social précoce sur la mise en place de certaines activités sociales, ceci à l'échelle de l'individu, et il nous a paru intéressant, dans le cadre d'une étude comparative de l'évolution de l'organisation sociale chez les fourmis dites primitives de suivre en détail la mise en place et l'évolution du comportement social au cours du développement de la colonie mais à l'échelle cette fois de la société, c'est-à-dire en travaillant sur des fondations.

## MATERIEL ET METHODES

Notre étude a porté jusqu'à présent sur deux espèces à moeurs arboricoles: Ectatomma tuberculatum et Neoponera villosa récoltées au sud du Mexique. Quoiqu'appartenant toutes les deux à la famille des Ponerinae, elles présentent des différences importantes notamment en ce qui concerne le dimorphisme entre les castes reine et ouvrière qui est très prononcé chez E. tuberculatum et très faible chez N. villosa, et en ce qui concerne le niveau d'évolution de leurs sociétés qui est plus élevé pour E. tuberculatum.

Les fondatrices ont été installées dans des nids en plâtre standards à 2 logettes, maintenus à l'obscurité et munis d'un monde extérieur soumis lui aux variations de lumière journalières. Les périodes d'enregistrement ont été choisies en fonction de l'état de développement de la colonie (chaque période correspondant généralement à l'apparition d'un nouveau stade de couvain ou d'une nouvelle naissance). Les enregistrements ont été réalisés par photographie à raison d'une photo par demie-heure pendant 3 à 5 jours pour E. tuberculatum et par observation directe en lumière rouge à raison de 5 à 15 pointages journaliers pour N. villosa. Les données ainsi obtenues nous permettent de définir le profil comportemental de chaque individu ou bien de toute la société pour chacune des périodes (voir FRESNEAU, 1984). Les résultats que nous présentons ici portent essentiellement sur l'analyse de l'évolution du profil comportemental des jeunes sociétés et sur l'évolution du rôle joué par la reine par opposition à celui de l'ensemble de la société.

## RESULTATS

Sur la base de près de 3500 observations réalisées pour *N. villosa* et de près de 5000 pour *E. tuberculatum* nous avons retenu des répertoires comportementaux de 42 et 46 actes, respectivement, qui n'ont bien sûr rien d'exhaustif mais font intervenir néanmoins les mêmes définitions d'acte pour les deux espèces. Comme on peut le voir sur le tableau I, qui représente l'évolution du répertoire comportemental des deux espèces au cours du développement de la colonie, ce répertoire ne se met en place que progressivement.

COLONIE \ PERIODE	PERIODE								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
E. TUBERCULATUM	13	11	20	27	27	30	33	37	-
N. VILLOSA	18	17	19	20	24	22	25	24	27

Tableau I: Evolution du nombre d'actes comportementaux constituant le profil de l'ensemble de la société au cours du développement des fondations.

On note, en effet, que de nouveaux comportements font leur apparition pratiquement à chaque nouvelle période, qu'il s'agisse de comportements véritablement nouveaux, comme par exemple les toilettes sociales et les pseudo-trophallaxies, ou bien qu'il s'agisse simplement d'une diversification de certains comportements comme les soins au couvain, les interactions sociales ou les activités en relation avec l'alimentation.

Pour faciliter l'analyse l'ensemble du répertoire a été regroupé en 12 catégories comportementales.

La figure 1 présente l'évolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale au cours des périodes successives, ceci pour l'espèce *E. tuberculatum*. On remarque qu'au cours des 2 premières périodes l'activité de la colonie, qui n'est composée alors que de la reine et de son couvain, s'organise essentiellement autour des activités de soins au couvain plus particulièrement centrées sur la catégorie de couvain présentant le stade de développement le plus avancé. Une des caractéristiques essentielles de ces deux périodes est le taux très faible d'inactivité, critère qui par la suite caractérisera justement le groupe des nourrices. Dès l'apparition des premières ouvrières, le taux d'inactivité dans la colonie fait un bond en avant d'une part à cause de la forte inactivité caractéristique des très jeunes ouvrières, d'autre part parce que la reine passe brutalement d'un taux d'inactivité voisin de 20% à un taux de 55%. De plus on note l'apparition des interactions sociales, faibles dans un premier temps, mais qui vont s'accroître par la suite. Au cours des périodes suivantes, avec l'augmentation du nombre d'ouvrières on note une légère baisse des soins au couvain et des activités

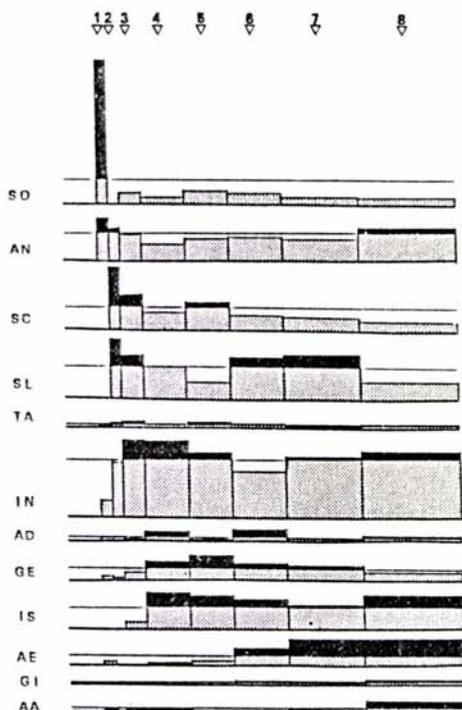


Figure 1: Evolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale chez *Ectatama tuberculatum* au cours des 8 premières périodes de la fondation. La largeur des histogrammes est proportionnelle au nombre d'ouvrières présent à chaque période d'étude. La ligne en trait fin représente ce que serait le niveau comportemental moyen si la tâche considérée était réalisée de façon homogène par toutes les périodes; tout ce qui dépasse cette ligne de base, figuré en noir ici, correspond à une spécialisation pour la tâche considérée.

AA: activités alimentaires; AD: activités domestiques; AE: activités à l'extérieur; AN: activités non-spécifiques; GE: garde à l'entrée du nid; GI: garde à l'intérieur du nid, entre les chambres; IN: inactivité; IS: interactions sociales; SC: soins aux œufs; SL: soins aux larves; SO: soins aux œufs; TA: toilettes orales et ponte.

non-spécifiques et corrélativement une forte augmentation de l'inactivité ainsi qu'un développement très net des interactions sociales, des activités domestiques, des activités de garde à l'entrée du nid et une réapparition des activités d'approvisionnement à l'extérieur. Ensuite apparaissent les activités de garde entre les chambres du nid qui constituent une des caractéristiques comportementales des sociétés d'*E. tuberculatum*, tandis que se développent de façon importante les activités à l'extérieur et les

activités alimentaires et que le niveau général des soins au couvain accuse une baisse sensible du fait de la spécialisation de certaines ouvrières en fourrageuses au détriment des fonctions de nourrices.

Dans le cas de *N. villosa* la cinétique générale de la mise en place du comportement social présente certaines analogies avec celle d'*E. tuberculatum* (figure 2) mais l'évolution de la spécialisation comportementale propre à chaque période apparaît beaucoup plus clairement.

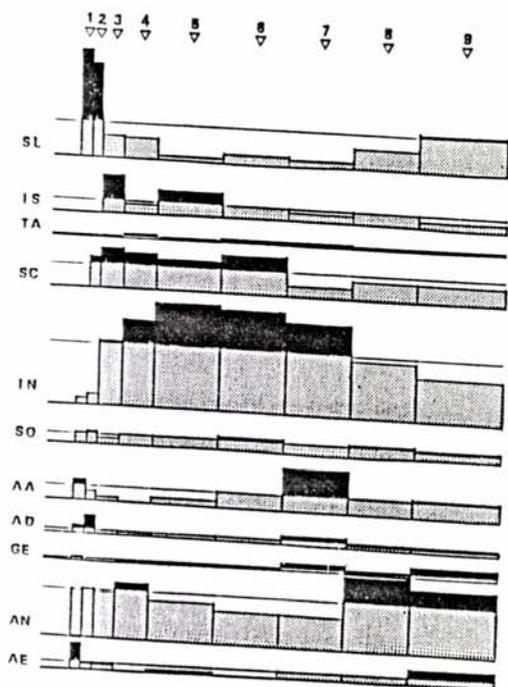


Figure 2: Evolution de la fréquence d'apparition de chaque catégorie comportementale chez *Neoponera villosa* au cours des 9 premières périodes de la fondation (voir légende de la Figure 1).

En effet on note un glissement progressif très net depuis les activités de soins au couvain (surtout larves et cocons) jusqu'aux activités d'approvisionnement en passant par les interactions sociales, l'inactivité, les activités alimentaires, les activités domestiques, la garde à l'entrée du nid et les activités non-spécifiques.

Si on regarde plus en détail l'évolution du profil comportemental de la reine par opposition à celui de l'ensemble de la fondation on remarque que le comportement des reines est très varié et qu'elles jouent même le rôle de spécialistes dans diverses

tâches comme cela apparaît sur l'histogramme de la figure 3. D'une façon générale on note que la part d'activité globale qui revient à la reine décroît au fur et à mesure que la colonie se développe ce qui s'explique tout à fait logiquement si l'on considère que la même tâche peut être effectuée, pour chaque nouvelle période, par un nombre toujours plus grand d'individus. En fait cette décroissance n'affecte pas tous les comportements de la même manière et on remarque que certains continuent à être réalisés plus spécifiquement par la reine.

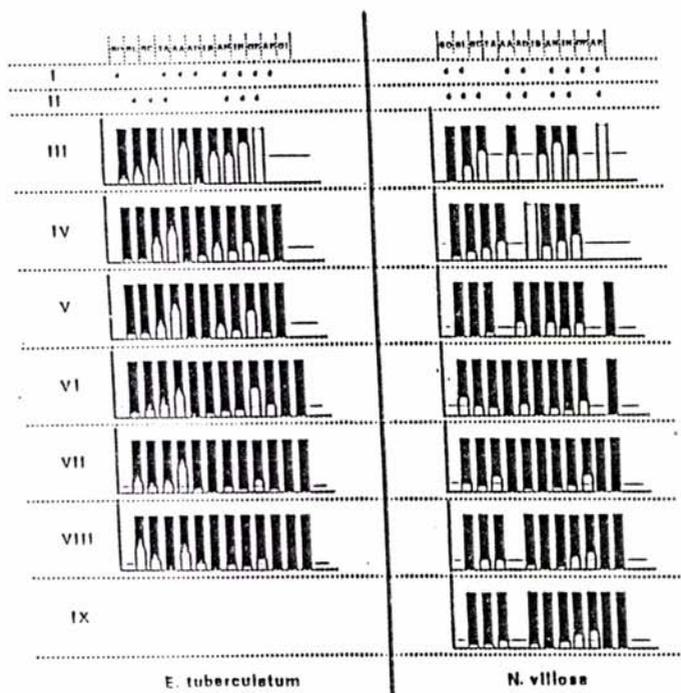


Figure 3: Evolution de la part jouée par la reine (partie inférieure des histogrammes, en blanc) par rapport au reste de la colonie (en noir), pour chacun des 12 axes comportementaux réalisés par l'ensemble de la fondation (voir légende de la Figure 1). La ligne en trait fin correspond ici au niveau d'activité moyen que devrait réaliser la reine si les tâches étaient exécutées de façon uniforme et homogène par tous les membres de la société. Chaque tâche effectuée en périodes I et II (\*), l'est à 100% par la reine qui est, alors, le seul individu de la colonie.

Si on laisse de côté les deux premières périodes où la reine est seule et réalise donc forcément les 100% de chaque tâche effectuée (représentée par une étoile sur la figure 3), on peut voir que dans les étapes suivantes les reines d'E. tuberculatum

aussi bien que de N. villosa sont très spécialisées dans l'inactivité ainsi que dans les soins au couvain mais de façon irrégulière dans ce cas, uniquement lorsque la quantité de couvain subit une augmentation importante. On note également une spécialisation pour les activités non-spécifiques dans le cas de N. villosa et pour les toilettes anales dans celui d' E. tuberculatum. Certains comportements peuvent disparaître complètement, plus ou moins rapidement, comme par exemple les activités à l'extérieur, la garde à l'entrée du nid ou les activités domestiques, tandis que d'autres persistent mais à un taux beaucoup plus faible que dans les premières étapes de la fondation, ce qui est le cas pour les activités en relation avec l'alimentation chez les deux espèces et pour les activités non-spécifiques chez E. tuberculatum.

#### DISCUSSION

Si l'on considère l'évolution du profil comportemental de la fondation d'une façon générale on constate une grande similarité entre les deux espèces, centrée autour de quelques points essentiels:

1)- Le premier de ces points concerne le fait que la reine, lorsqu'elle est seule en début de fondation, concentre ses efforts sur les soins à la catégorie de couvain présentant le stade de développement le plus avancé, stratégie qui tendrait à maximiser les chances de réussite de la fondation. Par la suite les ouvrières réintroduisent une certaine homogénéité dans les soins au couvain en répartissant leurs soins aux trois catégories de couvain mais avec toutefois une préférence marquée pour les larves chez N. villosa ainsi que pour les cocons chez E. tuberculatum, ce qui correspond à ce que l'on retrouve au niveau des sociétés adultes (FRESNEAU et coll., 1982; PEREZ BAUTISTA et coll., 1984).

2)- Le second point porte sur la participation des reines à l'approvisionnement de la société qui n'intervient que dans les étapes d'initiation de la fondation pour les deux espèces. On a pu remarquer cependant que ce comportement était plus important et persistait plus longtemps chez N. villosa que chez E. tuberculatum alors même que les toutes premières ouvrières sont déjà présentes dans la colonie, trait qui est à mettre en relation avec le niveau social plus primitif reconnu aux Neoponera par rapport aux Ectatomma.

3)- Le troisième point concerne le fait que dans les premières étapes du développement des sociétés le comportement des reines apparaît en fait très diversifié par rapport à celui des ouvrières et que cette diversification a tendance à persister pendant une durée assez longue de l'ordre de plusieurs mois. L'utilisation de tests binomiaux de comparaison de pourcentages sur de petits échantillons (SOKAL & ROHLS, 1981) nous a d'ailleurs permis de montrer qu'il n'existe pas de différence significative entre le répertoire comportemental des ouvrières et des reines

quant au nombre de comportements présentés au cours de chacune des périodes étudiées. Ce résultat, prévisible dans le cas de N. villosa où l'on sait que les reines continuent à participer aux travaux de la société dans les colonies adultes, l'était beaucoup moins dans le cas d'E. tuberculatum où, dans les sociétés adultes, la reine ne se caractérise pratiquement plus que par l'inactivité, la ponte et quelques rares activités de soins au couvain.

4)- Le dernier point enfin porte sur la rapidité avec laquelle se met en place la spécialisation fonctionnelle des ouvrières. Cette spécialisation, qui apparaît très tôt chez N. villosa où elle se manifeste dès le stade à 5 ouvrières, est encore beaucoup plus précoce et plus nette chez E. tuberculatum (FRESNEAU et LACHAUD, 1984) puisqu'elle se met en place dès le stade à 3 ouvrières et aboutit dès le stade suivant (à 4 ouvrières) à la caractérisation des 4 groupes fonctionnels que l'on retrouve dans les sociétés adultes.

Comme on peut le voir, dans l'ensemble ces résultats mettent en évidence une certaine analogie entre N. villosa et E. tuberculatum quant à la cinétique de la mise en place de leur profil comportemental spécifique, mais ils confirment également, par certains aspects, les différences déjà constatées (FRESNEAU et coll., 1982; LACHAUD et coll., 1984; PEREZ BAUTISTA et coll., 1984) entre ces deux espèces quant au niveau d'évolution atteint par leurs sociétés.

#### REFERENCES

- FRESNEAU D., 1984.- Le développement ovarien et le statut social des ouvrières chez une fourmi primitive. Ins. Soc., 31, sous presse.
- FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., JAISON P., 1982.- Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In "Social Insects in the Tropics", Jaisson P. éd., Presses de l'Univ. Paris-Nord, vol. I, 158-180.
- FRESNEAU D., LACHAUD J.P., 1984.- Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'Ectatomma tuberculatum (Hym., Formicidae). Bull. Int. SFECA, sous presse.
- JAISON P., 1975.- L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la fourmi rousse (Formica polyctena Först.). Behaviour, 52, 1-37.
- JAISON P., CHAMPALBERT A., 1982.- Epigenetic development of behaviour in ants. Proc. 9th Intern. Congr. IUSSI, Boulder, suppl. p.5.
- LACHAUD J.P., FRESNEAU D., GARCIA PEREZ J., 1984.- Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponérines. Folia entomol. Mex., sous presse.
- PEREZ BAUTISTA M., LACHAUD J.P., FRESNEAU D., 1984.- La division del trabajo en la hormiga primitiva Neoponera villosa (Hymenoptera, Formicidae). Folia entomol. Mex., sous presse.
- SOKAL R.R., RHOLS S.J., 1981.- Biometry. Streeman, 2ème éd., 859pp.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 203-219 (1985)

ADOPTIONS EXPERIMENTALES DE LARVES ENTRE DES FOURMIS DE GENRES  
DIFFERENTS (V) : LARVES DE LEPTOTHORAX NYLANDERI ET ELEVEUSES  
MYRMICA RUBRA  
(Hymenoptera, Formicidae)

par  
Luc PLATEAUX

C.N.R.S. - R.C.P. 317 ; Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés  
105 boulevard Raspail, F-75006 PARIS

**Résumé:** Au cours de 37 expériences, plus de 2.700 larves de *Leptothorax* (et aussi quelques nymphes, prénymphe et oeufs) ont été données à élever à environ 500 ouvrières de *Myrmica*, généralement dépourvues de reine et de larve, mais parfois accompagnées de reines et larves. Ces élevages ont produit 171 nymphes qui ont donné 131 adultes de *Leptothorax*. La mortalité du couvain survient principalement au début des expériences et au commencement de la nymphose. Trois expériences n'ont donné aucun résultat, huit n'ont donné qu'une croissance larvaire, deux ont abouti à des nymphes sans éclosion imaginale et vingt-quatre ont produit des adultes. Les *Myrmica* élèvent mal les premières larves qu'elles reçoivent et nettement mieux les suivantes. La présence de reine et de larves de *Myrmica* nuit à l'élevage de *Leptothorax*. Cet élevage est meilleur lorsque les ouvrières de *Myrmica* sont jeunes que lorsqu'elles sont plus âgées. La correspondance des états cycliques des larves et des éleveuses favorise beaucoup le succès de l'élevage. Les adultes de *Leptothorax* élevés par les *Myrmica* semblent normaux, mais contiennent une proportion d'intercastes très élevée. Les rapports entre *Myrmica* et *Leptothorax* adultes ainsi élevés ne montrent pas de forte agressivité.

**Mots-clés:** *Leptothorax*, *Myrmica*, accoutumance, adoption de larves, âge des ouvrières, état cyclique, fourmis, influence de la reine et des larves, intercastes, métamorphoses, rapports interspécifiques, trophallaxie.

**Summary:** Experimental adoptions of larvae of ants by workers of different genus. V. Larvae of *Leptothorax nylanderi* and workers of *Myrmica rubra*.

In 37 experiments, more of 2.700 larvae of *Leptothorax* (together with some pupae, prepupae and eggs) were given for breeding to about 500 workers of *Myrmica* generally without any queen or larva, and sometimes with queens or larvae. These breedings produced 171 pupae which gave 131 adults of *Leptothorax*. Mortality happened in the broods mainly at the beginning of the experiments and at the start of the pupation. Three experiments were negative, eight gave growing larvae, two ended in pupae without emergency, and twenty four produced adults. The *Myrmica* workers don't rear well the first larvae, but much better the

following ones. The presence of a queen and larvae of *Myrmica* disadvantages the breeding of *Leptothorax*. This breeding is more successful with young workers of *Myrmica* than with older ones. A correspondence between the stages of the cycle of both larvae and breeders greatly favours the success of the breeding. The adults of *Leptothorax* bred by *Myrmica* seem to be normal, but they show a very high proportion of intercastes. There is no strong aggressiveness in the relations between *Myrmica* and adults of *Leptothorax* bred in this way.

**Key words:** *Leptothorax*, *Myrmica*, adoption of larvae, age of workers, ants, familiarization, influence of the queen and the larvae, intercastes, interspecific relations, metamorphosis, stage of the cycle, trophallaxy.

#### INTRODUCTION MATERIEL ET METHODES

Les Fourmis *Leptothorax* et *Myrmica* sont récoltées dans le bois mort d'un même terrain forestier de la région parisienne (Parc du Château d'Arny à Bruyères-le-Chatel) en 1958 et 1959. Chaque contingent de larves sert dans une seule expérience, quelquefois dans deux; peu de nymphes, prénymphe et oeufs ont également servi. Chaque groupe de *Myrmica* peut servir plusieurs fois.

Les Fourmis sont élevées en nids tubulaires de verre, nourries de miel et de jeunes Grillons, parfois de viande hachée. Elles sont soumises à des hivernages à 5-8°C. et à des saisons chaudes à 22 à 26°C. Quatre mois d'hivernage et trois mois et demi de saison chaude réalisent une année brève de sept mois et demi; mais la pratique s'est souvent écartée de ces normes.

Dans les expériences sans larves de *Myrmica*, les plus nombreuses, il a fallu intervenir périodiquement pour supprimer ces larves.

La destruction souvent massive par les *Myrmica* des premières larves de *Leptothorax* qui leur sont offertes a conduit à répéter certaines expériences et amène à l'évocation du premier aspect des résultats.

#### ACCOUSTOMANCE DES ELEVEUSES

Les 37 expériences réalisées se répartissent en 12 adoptions premières et 25 adoptions non premières, selon que les *Myrmica* sont en rapport avec les larves de *Leptothorax* pour la première fois ou non.

Les adoptions premières comprennent les premières expériences de chacun des onze groupes de *Myrmica* employés, plus une expérience où toutes les ouvrières sont renouvelées par des jeunes n'ayant jamais rencontré de larves de *Leptothorax*.

Les résultats comparés sont les nombres de larves géantes élevées, les nombres de prénymphe, puis de nymphes, enfin d'adultes de *Leptothorax* obtenus. Les larves géantes produisent des reines ou des intercastes, la fréquence de ces derniers étant élevée.

TABLEAU 1: Expériences premières.

N° expē.	larv. ouvr.		larv. gēan.	prēnym. (gēan.)	nymphe (g+int.)	Adultes Leptothorax			
	Lepto	Myrmī				Tot.	Rei.	int.	ouv.
ML1-1	33	25	6	8 (5)	4 (3)	3	1	1	1
ML2-1	50	23	6	3 (2)	1 (1)	1	1		
ML3-1	25	33	0	0	0	0			
ML3-3	153	27	0	5	0	0			
ML4-1	23	32	0	0	0	0			
ML5-1	53	20	0	1	1	1			1
ML6-1	100	40	9	16 (4)	7 (1)	3		2	1
ML7-1	71	30	2	4 (1)	1	0			
ML8-1a	262	50	10	23 (10)	9 (4)	7	4	2	1
M1-1	98	19	15	2	0	0			
M2-1	62	140	0	0	0	0			
M3-1	211	12	0	2	0	0			

TABLEAU 2: Expériences non premières.

N° expē.	larv. ouvr.		larv. gēan.	prēnym. (gēan.)	nymphe (g+int.)	Adultes Leptothorax			
	Lepto	Myrmī				Tot.	Rei.	int.	ouv.
ML1-1bis	20	21	8	12 (6)	7 (3)	4	2		2
ML1-2	23	18	1	7 (1)	1 (1)	0			
ML1-2bis	120	14	4	0	0	0			
ML2-1bis	20	21	8	10 (6)	6 (4)	3	2	1	
ML2-2	25	20	1	6 (1)	3	3			2 1
ML3-2	115	30	16	18 (8)	7 (4)	6	2	1	2 1
ML4-2	100	30	8	17 (7)	13 (6)	11	4	1	1 5
ML4-2bis	23	26	1	9	5	1			1
ML4-3	160	24	34	36 (26)	15 (7)	12	5	1	4 2
ML4-4	100	19	4	2	0	0			
ML5-1bis	24	16	0	6	3	3			3
ML5-2	189	15	16	17 (5)	1	1			1
ML6-1bis	9	15	0	3	0	0			
ML6-2	50	10	6	4 (2)	2 (1)	2		1	1
ML7-1bis	7	5	0	1	1	1			1
ML8-1b	97	32	12	9 (8)	4 (4)	4		4	
ML8-2	55	21	0	3	2	2			2
M2-1bis	250	140	61	61 (31)	29 (19)	26	15	2	3 6
M2-2	26	100	0	1	1	0			
M2-3	150	70	16	66 (12)	22 (4)	20	3	1	8 8
M2-4	* 67+3	50	3	11 (4)	6	5			2 3
M2-5	73	56	0	20	15	8			8
M2-6	20	7	0	4	4	3			3
TOTAL	1726	760	199	323(117)	147(53)	115	33	12	36 34

\* 3 larves géantes introduites; 3 autres géantes formées ensuite.

(ML2-2bis	2	16	0	1	1	1			1)
(ML3-2bis	2	16	0	1	0	0			

Les tableaux 1 et 2 résument les résultats des 12 expériences premières et des 25 expériences non premières, dont 23 seulement sont retenues dans le total pour comparaison, les deux de reste ayant un effectif larvaire trop faible.

Les totaux des résultats de chaque tableau sont comparés dans le tableau 3, par des tests de chi deux.

	larves Lepto.	non gēan.	non gēan.	prē- nym.	non prēn.	non nym.	non nymp.	non adul.	non adul.
Premières	1141	48	1093	64	1077	23	1118	15	1126
Non prem.	1726	199	1527	323	1403	147	1579	115	1611
TOTAL	2867	247	2620	387	2480	170	2697	130	2737
Chi <sup>2</sup>		46,8		101,0		52,1		45,3	
Probabil.		< 0,001		< 0,001		< 0,001		< 0,001	

Ces résultats sont représentés graphiquement dans la figure 1. La différence très hautement significative entre les deux ensembles de résultats montre que les larves d'une première expérience sont beaucoup plus difficilement adoptées que les larves confiées à des ouvrières déjà touchées par une expérience précédente.

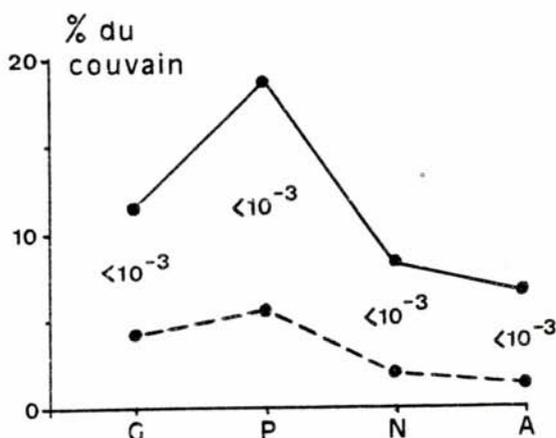


Figure 1: Comparaison globale des expériences premières (---) et non premières (—). En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prénymphes (P), des nymphe (N) et des adultes (A). Entre les deux lignes, indication des probabilités des différences obtenues entre les deux types d'expériences.

Toutefois, cette comparaison très globale ne tient pas compte des autres conditions expérimentales pouvant influencer le résultat (par exemple la présence ou l'absence de reine et de larves de *Myrmica*, les divergences d'état cyclique entre larves et éleveuses). La comparaison est plus précise dans deux couples d'expériences premières et secondes, suffisamment comparables pour manifester la différence entre ces deux adoptions successives, comme le montre le tableau 4, où le test du Chi 2 est calculé sur les résultats totaux des deux premières, puis des deux secondes expériences. Là encore, les différences entre expé-

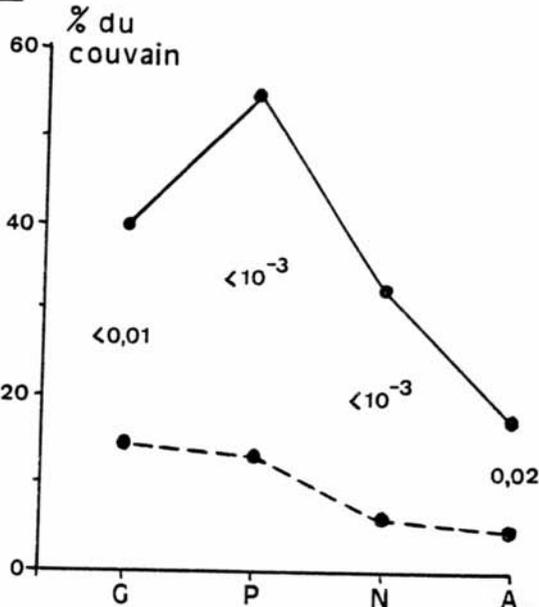
riences premières et non premières se montrent significatives ou hautement significatives. Cela confirme bien la supériorité des résultats des expériences non premières sur ceux des premières, supériorité qui implique une certaine accoutumance des éleveuses *Myrmica* aux larves étrangères.

TABLEAU 4: Adoptions premières et secondes par un même groupe de *Myrmica*. Dans les adoptions premières (ML1-1, ML2-1), les ouvrières sortent d'hivernage au début de l'expérience. Dans les secondes, les ouvrières sont sorties d'hivernage depuis 22 jours (ML1-1bis) ou 42 jours (ML2-1bis).

	ouv. lar.		lar. gēan.		prēnymphes		nymphes		adult. Lep.	
	Myr.	Lep.	n	%	n	%	n	%	n	%
ML1-1	25	33	6	18,18	8	24,24	4	12,12	3	9,09
ML2-1	23	50	6	12,0	3	6,0	1	2,0	1	2,0
TOT. 1ères	48	83	12	14,46	11	13,25	5	6,02	4	4,82
ML1-1bis	21	20	8	40,0	12	60,0	7	35,0	4	25,0
ML2-1bis	21	20	8	40,0	10	50,0	6	30,0	3	15,0
TOT. 2des	42	40	16	40,0	22	55,0	13	32,5	7	17,5
Chi <sup>2</sup>			10,4		24,12		15,16		5,24	
Probabil.			0,01		10 <sup>-3</sup>		10 <sup>-3</sup>		0,02	

Les résultats du tableau 4 sont représentés graphiquement par la figure 2.

Figure 2: Comparaison des adoptions premières (----) et non premières (—). En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prēnymphes (P), des nymphes (N) et des adultes (A). Entre les deux lignes, indication de la probabilité des différences obtenues entre les deux types d'expériences.



## PRESENCE OU ABSENCE DE REINES ET DE LARVES MYRMICA

Quelques expériences sont faites en présence de reines ou de larves *Myrmica*, ou des deux ensemble. Elles sont recensées dans le tableau 5.

TABLEAU 5: Expériences avec larves ou (et) reines *Myrmica*.

	1 <sup>e</sup> ou non 1 <sup>e</sup>	gg		lar. gēan.		prēnymph.		nymphe		adul. Lep.	
		My.	My.	n	%	n	%	n	%	n	%
ML1-2	np	0	+	1	4,35	7	30,43	1	4,35	0	0
ML2-2	np	0	+	1	4,0	6	24,0	3	12,0	3	12,0
ML3-1	1e	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ML3-2	np	1	0	16	13,91	18	15,65	7	6,09	6	5,22
ML3-3	1e	1	+	0	0	5	3,27	0	0	0	0
M1-1	1e	3	+	15	15,31	2	2,04	0	0	0	0
M3-1	1e	2	+	0	0	2	0,95	0	0	0	0
TOT. 1 <sup>e</sup>				15	3,08	9	1,85	0	0	0	0
TOT. np				18	11,04	31	19,02	11	6,75	9	5,52

La comparaison globale de ces expériences avec celles réalisées sans reine ni larve de *Myrmica* serait faussée par le fait que la majorité des expériences avec reine ou larves de *Myrmica* sont aussi des expériences premières, à la différence des autres.

C'est pourquoi la comparaison est ici faite sur des expériences premières: trois en présence de larves et de reines *Myrmica* et huit sans larve ni reine de *Myrmica*. Les résultats globaux sont comparés dans le tableau 6.

TABLEAU 6: Résultats en présence ou en absence de larves et de reines de *Myrmica* (expériences premières).

	ouv. Myr.	larv. Lept.	gēan.	non gēan.	prē-nym.	non prēn.	nym.	non nym.	adul.	non adul.
0 lar. 0 rei. <i>Myrmica</i> . (8 ex)	360	654	33	621	55	599	23	631	15	639
lar. + rein. <i>Myrmica</i> . (3 ex)	58	462	15	447	9	453	0	462	0	462
TOTAL	418	1116	48	1068	64	1052	23	1093	15	1101
Chi 2			2,13		20,9		16,5		10,7	
Proba.			0,15		$<10^{-3}$		$<10^{-3}$		$<10^{-3}$	

Résumés graphiquement dans la figure 3, ces résultats montrent bien que la présence de larves et de reines de *Myrmica* est nettement défavorable au succès de l'adoption (différence non significative sur les larves géantes seulement). D'autre part, une comparaison faite sur les expériences non premières semble indiquer un effet négatif des larves de *Myrmica* sur la production de larves géantes, et des reines de *Myrmica* sur la production de prénymphe. Cependant, cela n'est pas significatif.

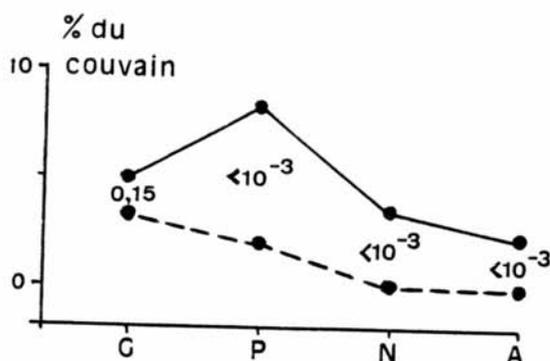


Figure 3: Comparaison des adoptions premières réalisées en présence (----) ou en absence (—) de larves et de reines de *Myrmica*. En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prénymphe (P), des nymphes (N) et des adultes (A). Entre les deux lignes, indication de la probabilité des différences obtenues entre les deux types d'expériences.

#### AGE DES OUVRIERES ELEVEUSES

Les ouvrières sont classées en trois catégories, selon leur âge au début de l'expérience: jeunes de moins de 7,5 mois, moyennes de 7,5 mois à 15 mois, vieilles de plus de 15 mois. La comparaison concerne les expériences non premières, plus nombreuses avec de meilleurs résultats que les autres. Ces expériences

TABLEAU 7: Résultats d'élevage par ouvrières jeunes, moyennes et vieilles (expériences non premières). Comparaison de pourcentages.

	ouv. Myr.	larv. Lept.	lar. n	gēan. %	prénymphe n	%	nymphes n	%	adult. n	Lepto %
Jeunes	42	40	16	40,0	22	55,0	13	32,5	7	17,5
Moyen.	164	605	53	8,76	76	12,56	33	5,45	30	4,96
Vieil.	554	1081	130	12,06	225	20,81	101	9,34	78	7,22
Jeu. } E				6,19		7,24		6,44		3,30
Moy. } p				10 <sup>-9</sup>		<10 <sup>-9</sup>		10 <sup>-9</sup>		10 <sup>-3</sup>
Jeu. } E				7,0		5,13		4,76		2,41
Vie. } p				<10 <sup>-9</sup>		<10 <sup>-6</sup>		<10 <sup>-5</sup>		0,02
Moy. } E				2,09		4,24		2,84		1,82
Vie. } p				0,04		<10 <sup>-4</sup>		<0,01		0,07

non premières se répartissent en: deux expériences à ouvrières jeunes (ML1-1bis et ML2-1bis), sept à ouvrières moyennes (ML2-2, ML3-2, ML4-2, ML5-1bis, ML5-2, ML8-1b, ML8-2) et quatorze à ouvrières vieilles (ML1-2, ML1-2bis, ML4-2bis, ML4-3, ML4-4, ML6-1bis, ML6-2, ML7-1bis, M2-1bis, M2-2, M2-3, M2-4, M2-5, M2-6). On peut comparer les pourcentages de larves géantes, prénymphe, nymphe et adulte élevés par les trois types d'ouvrières dans le tableau 7. Les données de ce tableau sont résumées dans le graphique de la figure 4.

La plus faible différence (adultes obtenus par des éleveuses

moyennes ou vieilles) n'est pas significative; toutes les autres différences sont significatives, souvent très hautement. Ainsi, les larves de *Leptothorax* apparaissent mieux élevées par les ouvrières jeunes et plus mal par les ouvrières moyennes. Toutefois, l'échantillon de jeunes ouvrières étant d'effectif relativement petit, cette conclusion demeure prudente.

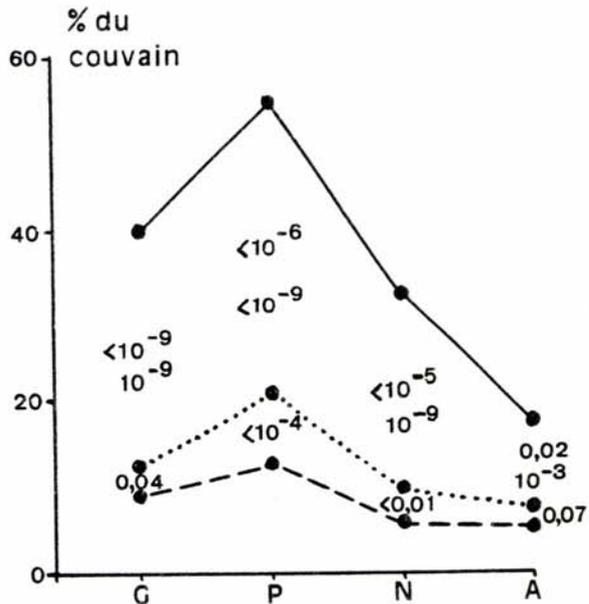


Figure 4: Comparaison des adoptions non premières réalisées par des ouvrières jeunes (—), moyennes (----) et vieilles (....). En ordonnées, pourcentages de larves donnant des larves géantes (G), des prénymphe (P), des nymphe (N) et des adultes (A). Entre les lignes, indication de la probabilité des différences obtenues entre jeunes et vieilles, jeunes et moyennes, vieilles et moyennes (de haut en bas, respectivement).

#### ETAT CYCLIQUE DES OUVRIERES ET DES LARVES

BRIAN (1955) a décrit six phases saisonnières, de deux mois chacune, chez *Myrmica rubra* dans la nature: phases pré-vernale, vernale, estivale, sérotinale, automnale, hivernale. La phase sérotinale (de *serotinus* = tardif) correspond à une très faible activité nourricière des ouvrières (mi-août à mi-octobre). J'ai montré (PLATEAUX, 1970, 1971) que le cycle saisonnier de *Leptothorax nylanderii* ressemblait à celui de *Myrmica*, mais que l'élevage à la température constante de 24°C (parfois 22 ou 26°C)

raccourcissait la saison chaude en télescopant les phases précoces. Je parle donc ici d'état vernal pour désigner l'activité nourricière forte, d'état sérotinal pour désigner la faible activité nourricière des ouvrières (phase sérotinale ou fin de phase estivale), de diapause pour l'état passif des larves qui ne se nourrissent pas.

L'étude de *L. nylanderii* a encore montré que les sociétés privées d'hivernage manifestaient à 24°C une inactivité spontanée durant au moins deux mois, cet état de diapause remplaçant l'hivernage; puis vient une reprise d'activité ressemblant à un état vernal. Cette "reprise" existe aussi chez *Myrmica*.

Sont exclues des comparaisons sur l'état cyclique six expériences: deux à effectifs larvaires négligeables (ML2-2bis, ML3-2bis), une à forte mortalité accidentelle des ouvrières (ML7-1) et trois expériences premières avec reines et larves de *Myrmica* (trop d'éléments négatifs: ML3-3, M1-1, M3-1).

Le tableau 8 donne les résultats des expériences avec larves et éleveuses en état vernal: onze expériences où larves et ouvrières sont récemment sorties d'hivernage, cinq expériences où l'hivernage plus ancien des larves ou des ouvrières introduit un certain décalage entre elles.

Le tableau 9 donne les résultats des expériences avec état de reprise: six à *Myrmica* vernales et larves en reprise, une à *Myrmica* et larves en reprise.

Le tableau 10 donne les résultats des expériences où il y a diapause ou faible activité: cinq expériences avec larves en diapause ou proches de la diapause, trois avec ouvrières sérotinales ou approchant de cet état.

Les résultats globaux de ces tableaux sont comparés dans le tableau 11. La figure 5 exprime graphiquement les données du tableau 11.

Les quatre premières situations donnent des résultats assez voisins, malgré quelques différences significatives (pré-nymphes situations 1 et 2, nymphes 1 et 3, pré-nymphes nymphes et adultes 2 et 3) montrant un certain désavantage du décalage des cycles en état vernal, tandis que les larves en reprise (3 et 4) manifestent au moins autant de possibilités que les larves vernales. On voit surtout que les deux dernières situations sont très défavorables. Cet échec montre la nécessité d'une concordance des états cycliques entre les larves et les éleveuses, nécessité déjà montrée pour les élevages homospécifiques de *Myrmica* (BRIAN, 1955) et de *Leptothorax* (PLATEAUX, 1971). Cependant, dans les élevages homospécifiques sans concordance des cycles, les larves subsistent bien qu'elles n'évoluent pas; tandis qu'ici les larves sont en majeure partie détruites: elles sont traitées comme des proies étrangères par défaut de correspondance signalétique.

Dans quatre expériences (ML4-2bis, ML5-1bis, ML6-1bis et ML7-1bis) les éleveuses et les larves ont subi en commun un hivernage préalable. Cela n'a pas donné des résultats meilleurs qu'en introduisant les larves après l'hivernage.

TABLEAU 8: Eleveuses et larves en état vernal. Indication des conditions d'hivernage: C = larves et ouvrières hivernant en commun; S = les mêmes hivernant séparément; SC = 20 jours d'hivernage en commun après un temps d'hivernages séparés. Indication de l'état cyclique des ouvrières et des larves: H = sortant d'hivernage; H+n = n jours après la sortie d'hivernage. Parfois, des ouvrières de *Leptothorax* s'ajoutent à celles de *Myrmica*, leur nombre étant ajouté entre parenthèses: (+nL). Enfin ( $\sigma\sigma^m$ ) = larves mâles.

1) *Myrmica* et larves *Leptothorax* sortant d'hivernage.

11 expér.	Hiv.	Etat ♀♀ M	Etat lar.M	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gëan.	% prëny.	% nymp.	% adul. Lep.
ML1-1	SC	H	H	25	33	18,18	24,24	12,12	9,09
ML2-1	S	H	H	23	50	12,0	6,0	2,0	2,0
ML4-2bis	C	H	H	26	23	4,35	39,13	21,74	4,35
ML4-4	S	H+7	H	19	100	4,0	2,0	0	0
ML5-1bis	C	H	H	16	24 ( $\sigma\sigma^m$ )	0	25,0	12,5	12,5
ML6-1bis	C	H	H	15	9 ( $\sigma\sigma^m$ )	0	33,33	0	0
ML6-2	S	H+7	H	10	50	12,0	8,0	4,0	4,0
ML7-1bis	C	H	H	5 (+2L)	7 ( $\sigma\sigma^m$ )	0	14,3	14,3	14,3
ML8-1a	S	H	H	50	262	3,82	8,78	3,44	2,67
M2-1bis	S	H+14	H	140	250	24,4	24,4	11,6	10,4
M2-3	S	H+6	H	70	150	10,67	44,0	14,67	13,33
TOTAL				399	958	11,48	19,42	7,93	6,68

2) *Myrmica* et larves *Leptothorax* vernaies décalées (jusque début d'estivales).

5 expér.	Hiv.	Etat ♀♀ M	Etat lar.M	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gëan.	% prëny.	% nymp.	% adul. Lep.
ML4-3	S	H+50	H	24	160	21,25	22,5	9,38	7,5
ML5-2	S	H+51	H	15	189	8,47	8,99	0,53	0,53
ML8-1b	S	H+28	H	32	97	12,37	9,28	4,12	4,12
M2-4	S	H+37	H+20 à+38	50	70	4,48	15,71	8,57	7,14
M2-6	S	H+6	H+49	7 (+5L)	20	0	20,0	20,0	15,0
TOTAL				128	536	12,13	14,37	5,60	4,66

Dans quatre autres expériences des nymphes ou prénymphe ouvrières de *Leptothorax* ont été introduites avec les larves; il s'agit de trois expériences (ML3-1, ML4-1, M2-1) avec ouvrières vernaies et larves en diapause (arrêt d'une phase d'entrées en nymphose) et d'une expérience (ML7-1) avec ouvrières en reprise d'activité. Dans les trois premières expériences, les nymphes n'étaient pas en concordance avec le cycle des ouvrières, les 17 nymphes et la prénymphe utilisées furent rapidement détruites.

TABLEAU 9: Etat de reprise au moins chez les larves. Indication de l'état cyclique des ouvrières et des larves: H = sortant d'hivernage; H+n = n jours après la sortie d'hivernage; nH = n'ayant jamais hiverné; Rep = en reprise d'activité.

3) *Myrmica* en état vernal, larves *Leptothorax* en reprise.

6 expér.	Etat ouv.M	Etat larv. L	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gėan.	% prėny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML1-1bis	H+22	nH-Rep	21	20	40,0	60,0	35,0	20,0
ML2-1bis	H+42	nH-Rep	21	20	40,0	50,0	30,0	15,0
ML3-2	H	nH-Rep	30	115	13,91	15,65	6,09	5,22
ML4-2	H	nH-Rep	30	100	8,0	17,0	13,0	11,0
ML6-1	H+2	nH-Rep	40	100	9,0	16,0	7,0	3,0
M2-5	H+1	H+183 Rep	56	73	0	27,4	20,55	10,96
TOTAL			198	428	11,45	21,73	12,85	8,18

4) *Myrmica* et larves *Leptothorax* en reprise.

1 expér.	Etat ouv.M	Etat larv. L	ouv. Myr.	larv. Lept.	% gėan.	% prėny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML2-2	H+188 ā+198	H+130 ou nH	20	25	4,0	24,0	12,0	12,0

TABLEAU 10: Larves ou ouvrières inactives. Indication de l'état cyclique des ouvrières et des larves: H = sortant d'hivernage; H+n = n jours après la sortie d'hivernage; nH = n'ayant jamais hiverné; Dia = en diapause; Jeun. = jeunes ouvrières n'ayant pas encore hiverné.

5) Larves en diapause ou approchant de la diapause.

5 expér.	Etat ouv.M	Etat des larves Lep.	ouv. Myr.	lar. Lep.	% gėan.	% prėny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML1-2	H+18	H+67	18	23	4,35	30,43	4,35	0
ML3-1	H	nH-Dia(♂)	33	25	0	0	0	0
ML4-1	H+1	nH-Dia(♂)	32	23	0	0	0	0
ML5-1	Jeun.	H+117-Dia (♂)	20	53	0	1,89	1,89	1,89
M2-1	H+13	Dia-H+167 ou nH	140	62	0	0	0	0
TOTAL			243	186	0,54	4,30	1,08	0,54

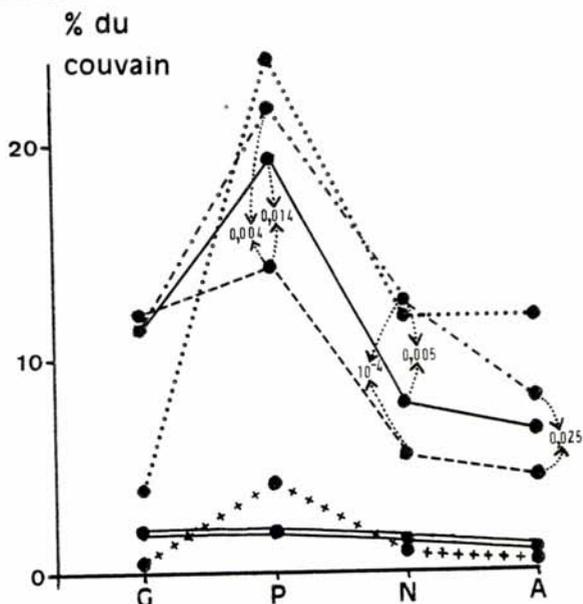
6) *Myrmica* sėrotinales ou à activité ralentie (fin estivales).

3 expér.	Etat ouv.M	Etat des larves Lep.	ouv. Myr.	lar. Lep.	% gėan.	% prėny.	% nyp.	% adul. Lep.
ML1-2bis	H+81	H	14	120	3,33	0	0	0
ML8-2	H+59	H	21	55	0	5,45	3,67	3,67
M2-2	H+67	H+25	100	26	0	3,85	3,85	0
TOTAL			135	201	1,99	1,99	1,49	0,99

TABLEAU 11: Résultats comparés suivant les états cycliques. Ver = vernaies; Rep = en reprise; déc = décalées; Dia = en diapause; Sér = sérotinales.

31 expér.	$\Sigma$ Myr.	$\Sigma$ Lar. Lept.	lar.géant.		prénymph.		nymphe		adult. Lep.	
			n	%	n	%	n	%	n	%
M, L Ver (11 ex.)	399	958	110	11,48	186	19,42	76	7,93	64	6,68
ML Ver déc (5 ex.)	128	536	65	12,13	77	14,37	30	5,60	25	4,66
MVerLRep (6 ex.)	198	428	49	11,45	93	21,73	55	12,85	35	8,18
M, L Rep (1 ex.)	20	25	1	4,0	6	24,0	3	12,0	3	12,0
MVerLDia (5 ex.)	243	186	1	0,54	8	4,30	2	1,08	1	0,54
MSérLVer (3 ex.)	135	201	4	1,99	4	1,99	3	1,49	2	0,99

Figure 5: Comparaison des adoptions en fonction des états cycliques des nourrices Myrmica et des larves Leptothorax. 1) Nourrices et larves vernaies (—). 2) Nourrices et larves vernaies avec décalage (----). 3) Nourrices vernaies, larves en reprise (---). 4) Nourrices et larves en reprise (....). 5) Nourrices vernaies, larves en diapause (++++). 6) Nourrices sérotinales, larves vernaies (==). Les différences significatives entre deux des quatre premières situations sont notées par l'indication de leur probabilité.



Dans la quatrième expérience, la prénymphe et l'une des deux nymphes introduites ont donné deux ouvrières de *Leptothorax*.

Dans deux expériences (ML3-1 et ML4-1) un total de

huit oeufs de *Leptothorax* ont été introduits. Ils ont été détruits avec tout le couvain de *Leptothorax* de ces deux expériences.

#### NATURE DES ADULTES OBTENUS

J'ai déjà indiqué (PLATEAUX, 1971) que les *Myrmica* se montraient aptes à élever des reines de *Leptothorax* dans des conditions où les *Leptothorax* n'y parvenaient pas. Ainsi, des *Myrmica* à H+50 (soit sept semaines après l'hivernage) élèvent des reines à partir de larves de *Leptothorax* sortant d'hivernage, alors que les ouvrières de *Leptothorax* ne conservent cette aptitude que jusqu'à la quatrième semaine (peut-être la cinquième?). Dans les élevages par *Myrmica*, une larve géante (donc reine ou intercaste) de *Leptothorax* a même été obtenue à partir de larves en diapause commençante (H+67), ce qui semble impossible avec des éleveuses *Leptothorax*.

Dans les élevages normaux de *Leptothorax*, le couvain qui aboutit à des adultes femelles produit nettement plus d'ouvrières que de reines (PLATEAUX, 1980, où les rares intercastes sont assimilés aux reines). Le tableau 12 compare trois productions de reines, ouvrières et intercastes: 1) une production d'élevage durant sept années consécutives par la somme de sept sociétés originaires d'un même biotope, fondées par trois reines soeurs d'une part (D85AA, D85AB, D85AC), et quatre reines soeurs d'autre part (D99LJ, D99LK, D99LP, D99LR). 2) une production annuelle de 24 sociétés d'un même biotope (1966 dans un biotope de la forêt de Fontainebleau). 3) la production obtenue dans les élevages par *Myrmica*.

TABLEAU 12: Production de femelles de *Leptothorax*, ouvrières, reines et intercastes, dans trois types de situations: 1) Total, durant sept années consécutives d'élevage, de la production de sept sociétés nées en élevage (3 soeurs, D85AA, D85AB, D85AC, et 4 soeurs, D99LJ, D99LK, D99LP, D99LR). 2) Total de la production en 1966 de 24 sociétés d'un même biotope. 3) Production totale des élevages par *Myrmica*.

Situations	Total	ouvrières	reines	intercastes		reines+int.=géant.	
				n	%	n	%
1	4376	3331	1019	26	0,59	1045	23,88
2	2279	1907	368	4	0,18	372	16,32
3	93	41	35	17	18,28	52	55,91

Il ne s'agit pas ici de comparer les termes 1 et 2, car le 2 ne représente qu'une annuité particulière, tandis que le 1 représente sept annuités de quelques sociétés particulières.

La production des élevages par *Myrmica* est manifestement très différente des autres par l'importance des individus géants (reines + intercastes) et le taux élevé d'intercastes. Cela peut s'expliquer en partie par le fait que les *Myrmica* sont le plus souvent dépourvues de reine, ce qui facilite l'élevage de

reines. Mais on a aussi obtenu de nombreuses larves géantes dans des groupes de *Myrmica* contenant une reine largement suffisante pour inhiber l'élevage de reines de *Myrmica* par des ouvrières peu nombreuses. D'autre part, lorsqu'on introduit beaucoup de petites larves de *Leptothorax* parmi les *Myrmica*, ce sont ces petites larves qui sont détruites en majorité. Les *Myrmica* accordent plus de soins aux grosses larves de *Leptothorax* qu'aux autres, car leur référence de taille des larves correspond à un gabarit nettement plus grand que celui des *Leptothorax*. Or, on sait que les *Leptothorax* bonnes éleveuses de reines soignent de préférence les grosses larves, les mauvaises éleveuses de reines soignant de préférence les petites larves (PLATEAUX, 1971). Ici, les *Myrmica* sont au niveau habituel des *Leptothorax* bonnes éleveuses de reines.

La fréquence des intercastes montre une insuffisance des nourrices *Myrmica*, qui aboutit à une proportion élevée de "reines manquées", ayant reçu en fin de croissance une nourriture insuffisante ou inadaptée.

#### LONGEVITE ET OBSERVATIONS DE COMPORTEMENT

Les *Myrmica* n'ont aucunement massacré les adultes de *Leptothorax*, dont beaucoup ont vécu plusieurs semaines en présence de leurs éleveuses. Onze ouvrières de *Leptothorax* ont vécu entre 3 mois et demi et 7 mois et demi parmi les *Myrmica*; d'autres ont vécu jusqu'à un an et davantage, mais après séparation des *Myrmica* (ce qui est encore peu pour des ouvrières qui peuvent vivre 3 ans).

Plusieurs reines de *Leptothorax* ainsi élevées ont été placées en essaimage, trois ont été fécondées et l'une d'elles a fondé une société bien développée où elle a vécu cinq ans, jusqu'à sa dissection. Il y a donc des individus tout à fait normaux parmi les *Leptothorax* élevés par des *Myrmica*, même si certains individus se montrent faibles. J'ai observé un oeuf de *Leptothorax* pondu par une ouvrière dans la société de *Myrmica* où elle vivait.

Parfois, certaines *Leptothorax* ont paru se placer hors du groupe des *Myrmica*, ce qui les repoussait vers le pôle sec du nid en situation assez défavorable. Mais on observe aussi des *Leptothorax* dans le groupe de *Myrmica* où quelques comportements ont été notés: ouvrière de *Leptothorax* mordillant ou tiraillant une ouvrière de *Myrmica* généralement passive, ou encore *Leptothorax* léchant des *Myrmica*, par exemple sur l'abdomen. J'ai vu une *Leptothorax* caressant des antennes un oeuf de *Myrmica*, une autre soignant et portant une jeune larve de *Myrmica*. Toutefois, de tels comportements semblent favorisés par l'imposition faite aux *Leptothorax* de naître dans une société de *Myrmica*. En effet, lorsqu'on introduit des oeufs de *Myrmica* chez des *Leptothorax*, ces oeufs sont parfois délaissés ou rejetés, mais le plus souvent utilisés activement comme proies. C'est ainsi que 1765 oeufs de *Myrmica* ont été distribués à quinze petites sociétés de *L. nylanderii* à diverses phases de leur cycle (vernale, estivale, sérotinale, ou reprise d'activité après diapause sans hiver). La plupart de ces oeufs ont été dévorés durant la semaine suivant leur introduction, d'au-

tres étant rejetés loin de l'abreuvoir et se desséchant. Certains de ces oeufs sont parvenus au stade de jeunes larves prêtes à éclore, mais non écloses. Un seul a donné une jeune larve, sans doute éclosée par ses propres moyens, qui a ensuite disparu.

Au cours d'une trophallaxie entre deux *Myrmica*, une *Leptothorax* placée dessous s'est dressée vers les têtes des *Myrmica* et a puisé dans la gouttelette régurgitée (figure 6).



Figure 6: Trophallaxie entre deux *Myrmica*, avec prélèvement par une *Leptothorax* passant en dessous.

Les *Myrmica* rassemblent assez rapidement dans leur nid les larves de *Leptothorax*. Elles tâtent des antennes les adultes de *Leptothorax*, parfois les saisissent légèrement (par le corps ou par une patte) sans agressivité marquée. Une *Leptothorax* immature, se promenant parmi les *Myrmica*, a suscité de la part de celles-ci des réactions de sursaut, certaines *Myrmica* la prenant parfois dans leurs mandibules et la remettant au nid.

#### CONCLUSION

Dans des expériences précédentes, j'ai obtenu l'adoption de larves de *Solenopsis fugax* par des ouvrières de *Leptothorax nylanderii* (PLATEAUX, 1960a), ainsi que l'adoption de larves de *Leptothorax* par des ouvrières de *Tetramorium caespitum* (PLATEAUX, 1960c). Il s'agissait alors de larves de tailles peu différentes, qui étaient hypocéphales, de même que les larves de l'espèce des ouvrières adopteuses. Dans une autre expérience d'adoption (PLATEAUX, 1960b), les différences morphologiques entre larves adoptées (*Anergates* à larve hypocéphale) et larves de l'espèce adopteuse (*Myrmica* à larve orthocéphale beaucoup plus grande) étaient plus importantes; et pourtant, la proportion d'*Anergates* obtenus était bien supérieure.

Ici, il s'agit de différences morphologiques au moins aussi marquées, puisque les larves de *Leptothorax* sont hypocéphales et de forme plus courte et plus épaisse que les larves de *Tetramorium* ou celles d'*Anergates* (proches des *Tetramorium* par leur aspect). Malgré cette grande différence entre les larves de *Myrmica* et celles de *Leptothorax*, les résultats de l'adoption ne sont pas négligeables. On obtient, certes, une moindre proportion d'adultes de l'espèce élevée que dans les expériences d'élevage

d'*Anergates* par *Myrmica*, ou même de *Solenopsis* par *Leptothorax*. Il est très probable que la forme des larves a beaucoup moins d'importance que leurs odeurs, ici non étudiées. Cependant, la survie des adultes de *Leptothorax* parmi les *Myrmica* atteint des durées bien supérieures aux survies d'adultes de *Solenopsis* chez *Leptothorax* (pas plus de 49 jours) ou d'*Anergates* chez *Myrmica* (pas plus de 30 jours pour les mâles, de 9 jours pour les femelles).

L'adoption de larves de *Leptothorax* est favorisée par l'absence de reine et de couvain de *Myrmica*, la jeunesse des ouvrières de *Myrmica* (ayant hiverné), la grande taille des larves de *Leptothorax*, la concordance des cycles des larves et des éleveuses, une accoutumance des *Myrmica* par un premier contingent de larves sacrifiées. Les résultats de l'élevage montrent que les *Myrmica* nourrissent préférentiellement les grosses larves adoptées en favorisant ainsi la réalisation de reines; mais l'insuffisance de leurs soins aboutit fréquemment à des "reines manquées" qui sont alors intercastes.

Les rapports entre adultes de *Leptothorax* et de *Myrmica* ainsi amenés à cohabiter mériteraient une étude plus poussée. Ils posent des problèmes concernant les phéromones spécifiques et l'adaptation des adultes à des phéromones étrangères. Du côté des *Leptothorax*, cette adaptation peut procéder d'une sorte de "familiarisation" (JAISSON, 1975) des jeunes adultes. Du côté des *Myrmica*, cela ne peut être le cas, puisque ces ouvrières sont toujours âgées de quelques mois.

#### Références

- BRIAN M.V., 1955.- Studies of caste differentiation in *Myrmica ruginodis* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation. *Insectes sociaux*, 2, 85-114.
- JAISSON P., 1975.- Contribution à l'étude de l'expérience précoce chez les Fourmis. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris VI, 175 pp.
- PLATEAUX L., 1960a.- Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents: *Leptothorax nylanderii* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Insectes sociaux*, 7, 163-170.
- PLATEAUX L., 1960b.- Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents (II): *Myrmica laevinodis* Nylander et *Anergates atratulus* Schenck. *Insectes sociaux*, 7, 221-226.
- PLATEAUX L., 1960c.- Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents: (III) *Anergates atratulus* Schenck et *Solenopsis fugax* Latreille.- (IV) *Leptothorax nylanderii* Förster et *Tetramorium caespitum* L. *Insectes sociaux*, 7, 345-348.

- PLATEAUX L., 1970.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. Morphologie et biologie comparées des castes. *Annales Sc. Nat., Zool.*, 12ème série, 12, 373-478.
- PLATEAUX L., 1971.- Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II. Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Annales Sc. Nat., Zool.*, 12ème série, 13, 1-90.
- PLATEAUX L., 1980.- Dynamique des sociétés de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). Colloque sur les sociétés d'Insectes (U.I.E.I.S., Section française), Sénanque 18-20.IX.1980. *Biologie-Ecologie Méditerranéenne*, 7, 195-196 (Résumé).

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 221-228 (1985)

EXPERIMENTS ON THE SLAVE RAIDING BEHAVIOUR OF *FORMICA SANGUINEA*  
LATREILLE ON *FORMICA RUFIBARBIS* FABRICIUS  
(Hymenoptera, Formicidae)

par

Robert CEUSTERS

Ecology and systematics of animals  
Katholieke Universiteit Leuven  
Naamsestraat 59 B-3000 LEUVEN

Summary: The raiding behaviour of *Formica sanguinea* on *Formica rufibarbis* is investigated in defined laboratory circumstances. Over a period of three months the mortality rate of the two species, the killing of the *rufibarbis* queen, the carrying behaviour by *sanguinea* of *rufibarbis* workers and the growing proportion of *sanguinea* and *rufibarbis* workers in the respective nests are observed.

Key-words: *Formicidae*, *Formica sanguinea*, *Formica rufibarbis*, *dulosis*, slave raiding behaviour, mortality, carrying behaviour, territoriality.

Résumé: Un nid de *Formica sanguinea* avec environ 5000 ouvrières et un nid de *Formica rufibarbis* avec environ 4000 ouvrières sont connectés dans des circonstances de laboratoire bien définies. Chaque nid compte 14 compartiments intérieurs avec un gradient de températures de 12 à 28 °C et un 15e compartiment extérieur, s'ouvrant sur une aire extérieure longue de 50 cm et large de 25 cm. Entre ces deux aires se trouve une troisième de 50 cm sur 50 cm. Les trois aires sont reliées par deux ponts, long de 30 cm et large de 1,5 cm.

Dès la mise en place des ponts 100 à 200 ouvrières de *sanguinea* passent par heure dans l'aire médiane. La bataille active avec les ouvrières de *rufibarbis* ne dure que quelques heures, *sanguinea* se bat en solitaire, *rufibarbis* à plusieurs en forme d'étoile et la défense de leur territoire est plus vigoureuse que l'attaque de *sanguinea*. Après cinq heures *sanguinea* se trouve déjà dans le compartiment extérieur de *rufibarbis*. Après une semaine la proportion moyenne d'ouvrières de *sanguinea* dans les compartiments de *rufibarbis* est de 21 %. La reine de *rufibarbis* s'est retirée dans le compartiment froid le plus éloigné, où *sanguinea* n'est pas encore pénétrée. Le 11e jour la reine se trouve dans le compartiment 7 et elle est activement attaquée; le 13e jour elle est en mauvaise condition, le 18e jour elle est morte et le 19e jour son cadavre est transporté dans le monde extérieur.

La mortalité cumulative des deux espèces est linéaire; jusqu'au 13e jour le coefficient de mortalité par jour pour

pour *rufibarbis* est 24,3 et pour *sanguinea* 8,6. Du 13e au 18e jour, pendant la lutte autour de la reine, la mortalité de *rufibarbis* monte à 50 par jour. Depuis lors jusqu'au 50e jour la mortalité de *rufibarbis* est 19,5 par jour et celle de *sanguinea* 13,7. Dès le 50e jour la mortalité de *rufibarbis* diminue à 10,5 par jour tandis que celle de *sanguinea* reste constante à 13,7.

Le système glandulaire de *sanguinea* dans l'attaque, la défense et la domination est clairement supérieur à celui de *rufibarbis*.

Le réflexe porteur de *sanguinea* joue à notre avis un rôle prépondérant dans son comportement esclavagiste. Dès le premier jour on voit des ouvrières de *sanguinea* transporter des ouvrières de *rufibarbis* du nid de *rufibarbis* dans le nid de *sanguinea*. L'efficacité du transport et l'orientation, probablement visuelle, en traversant les trous d'accès et les ponts, sont remarquables. Entre le 11e et le 15e jour la proportion moyenne de *rufibarbis* dans le nid de *sanguinea* est 11 %, nombre qui monte à 16 % entre le 20e et le 22e jour et diminue de nouveau à 9 % entre le 75e et le 82e jour. Rarement on observe le transport de couvin.

Le nid de *rufibarbis* continue à exister comme entité. Après 15 jours la proportion de *sanguinea* chez *rufibarbis* est 21 %, après 25 jours 26 % et après 75 jours 43 %. Cette augmentation est expliquée par la mortalité progressive des ouvrières de *rufibarbis* sans remplacement par de jeunes ouvrières.

Mots-clés: *Formicidae*, *Formica sanguinea*, *Formica rufibarbis*, *dulosis*, esclavagisme, comportement de portage, mortalité, territorialité.

#### INTRODUCTION

The slave raiding behaviour of *F. sanguinea* has been explained in different ways. BUSCHINGER (1980) and coworkers published an extensive comparative study on the organization of Slave Raids in Dulotic Ants. In the case of *F. sanguinea* he mentioned the opinion of DOBRZANSKI (1961) who proposes that the raiding behaviour is a continuation of the foraging accomplished by the group of outside workers.

In laboratory experiments several authors observed the merging of interspecific and intraspecific colonies; KUTTER (1957) forged the term "eudulosis" for this phenomenon where the queen of the subdued nest is killed and the surviving brood and workers are integrated in the nest of the slave maker. BUSCHINGER prefers to interpret this phenomenon as "territorial interaction".

We propose some new experiments and quantitative results of the interaction of *sanguinea* and *rufibarbis* in laboratory circumstances.

#### MATERIALS AND METHODS

A nest of *F. rufibarbis*, with approximately 5000 workers and a nest of *F. sanguinea*, with approximately 4000 workers, are connected to an outside world. Each nest consists of 14 interior cells, mounted on a temperature gradient with a range of 12

to 28 degrees Celcius. Each nest opens on an exterior transitory 15th cell, connected to an outside area of 50 by 100 cm. This outside world is divided in three parts. The 15th cell of each nest opens on an area of 25 by 50 cm and between them is a third area of 50 by 50 cm. These outside areas are joined by bridges, 30 cm long and 1,5 cm large. In this way the contact between the two ant nests is made sufficiently difficult to avoid a too fast merging of the outside workers (Figure 1).

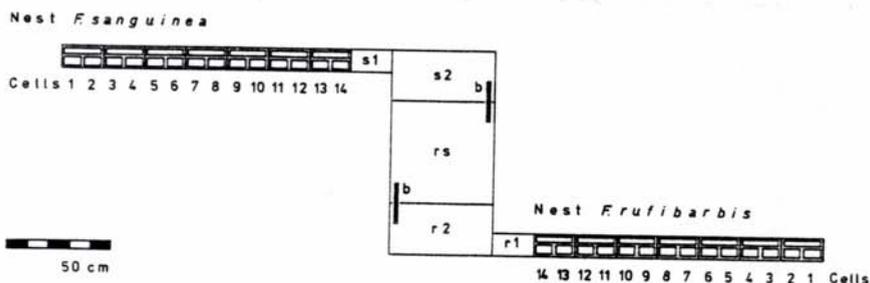


Figure 1: Experimental set-up for the connection of a *F. rufibarbis* to a *F. sanguinea* nest; r1: outside 15th cell of *rufibarbis*, r2: outside area of *rufibarbis*, rs: intermediate area of *sanguinea*, s1: outside 15th cell of *sanguinea*, s2: outside area of *sanguinea*, b: bridge.

## RESULTS

Immediately after the positioning of the bridges 100 to 200 workers of *sanguinea* are crossing per hour to the median area and soon afterwards a few sporadic workers reach the second bridge to the *rufibarbis* side. There is a visible initial fighting that lasts only for about five hours. *Sanguinea* is a solitary fighter, *rufibarbis* fights with two or more in a starlike fashion. After five hours *sanguinea* workers have penetrated the outside 15th cell of the *rufibarbis* nest. There is a mass arousal of the *rufibarbis* workers at the foot of their bridge and some workers show a display of standing high on their legs with a raised gaster. The *rufibarbis* workers are visibly disoriented. This phenomenon is explained by authors as LÖFQVIST (1968, 1973, 1976, 1977) and BILLEN (1982); the large amount of undecane and dodecylacetate, ejected by the *sanguinea* workers, have a disarming effect on the slave species.

To have an estimate of the effectiveness of this chemical alarm-defense system in *sanguinea* we counted all the dead workers of the two species over the three months of the experiment and constructed a cumulative mortality curve. This curve revealed well defined periods in the conquering of the *rufibarbis* nest by the *sanguinea* workers (Figure 2).

1. There is a first period of 13 days; the outside visible fighting lasts only some hours, inside the *rufibarbis* nest fighting continues around the *rufibarbis* queen. Normally the queen resides in

the cells 7,8,9 with a temperature around 24 °C. She is pushed back in the first cold cell on the 8th day of invasion; from the 11th till the 13th day she is pulled back in the cells 7 to 9. Till then the daily mortality rate of the *rufibarbis* workers is 24,3, nearly three times that of *sanguinea* which counts 8,6. 2. From the 13th to the 18th day there is a sharp increase in mortality in *rufibarbis*, an average of 50 workers a day; the mortality of *sanguinea* increases to 13,7, and this number remains constant for the remaining months of the experiment.

The sharp increase in *rufibarbis* mortality expresses the killing of their queen; on the 13th day she is cripple, on the 18th day she is dead, and from that moment the mortality of the *rufibarbis* workers drops to 19,5 a day, till the 53d day of the experiment; then it drops further to 10,5, even lesser than the constant mortality of *sanguinea*, 13,7 a day.

The slight increase of *sanguinea* mortality is probably caused by the start of a new brood cycle, beginning around the 13th day.

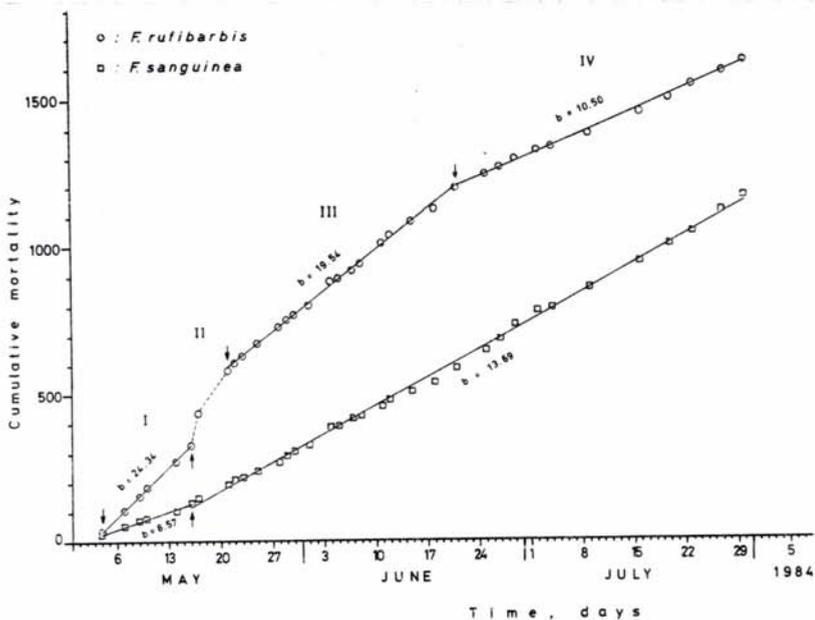


Figure 2: Cumulative mortality of *F. rufibarbis* and *F. sanguinea* during the whole length of the experiment. Mortality is linear between critical points (arrows), regression-coefficients are given (b). The meaning of the periods (I-IV) is given in the text.

What is happening meanwhile? On observing the *sanguinea* nest before the experiment we stated that certain *sanguinea* workers show a strong carrying reflex. They run in straight lines to the feeding area, solicit a feeding or drinking worker and

carry it back to the nest in the typical *Formica* fashion (HÖLDOBLER, 1974).

From the first day of contact between *sanguinea* and *rufibarbis* we observed continually the so called taxi's and picking up these workers we found always a *sanguinea*, carrying a *rufibarbis* to the *sanguinea* nest. There exists a remarkable, probably visible orientation of the *sanguinea* workers: a *rufibarbis* worker solicited and taken in the outside 15th cell of the *rufibarbis* nest is carried in straight lines through the connecting holes, over the two bridges in the *sanguinea* nest.

In day-time observation we only noticed the transport of a couple of larvae out of the *rufibarbis* nest to the *sanguinea* nest. There is an inverse transport. On the 20th day, after the disappearance of the *rufibarbis* queen, we observe *sanguinea* workers carrying *rufibarbis* workers in the nest of *rufibarbis*. In the *rufibarbis* nest brood is always present and on the 30th day males and young workers of *sanguinea* are present in the *rufibarbis* nest. What means that part of the brood of *sanguinea* has been transported to the *rufibarbis* nest, probably during the night; we never observed it. The *rufibarbis* nest has become part of the territorium of *sanguinea*.

What about the proportion of *rufibarbis* and *sanguinea* workers in the respective nests? We took regularly samples of at least 50 workers out of each cell and outside areas, and counted the proportion of the *rufibarbis* and *sanguinea* workers (figure 3).

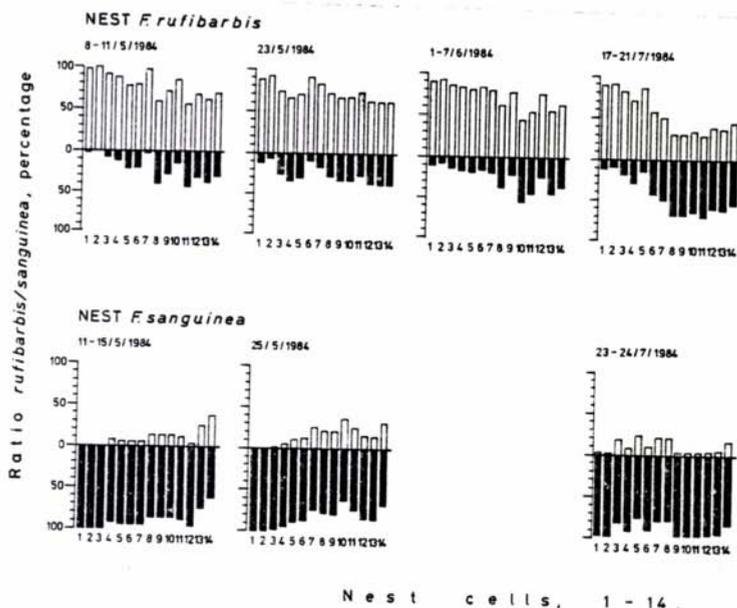


Figure 3: Histogram of the proportions of *rufibarbis* (shaded bars) and *sanguinea* (black bars) in the respective nest cells.

Between the 5th and 10th day the mean proportion of *rufibarbis* workers in the *sanguinea* nest is 11 %; this number increases to 16 % on the 20th to the 22d day and it decreases to 9 % between the 75th and 82d day. In the same three periods of sampling the mean presence of *sanguinea* in the *rufibarbis* nest is 21 %, 26 % and 43 % (Figure 4).

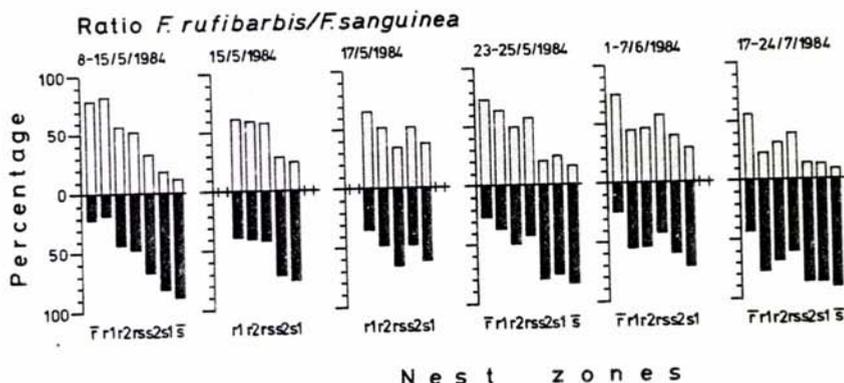


Figure 4: Histogram of the proportion of *rufibarbis* (shaded bars) and *sanguinea* (black bars) in the respective nest zones;  $\bar{r}$ : mean presence in the *rufibarbis* cells,  $\bar{s}$ : mean presence in the *sanguinea* cells, r1: outside 15th cell of *rufibarbis*, r2: outside area of *rufibarbis*, rs: intermediate area, s1: outside 15th cell of *sanguinea*, s2: outside area of *sanguinea*.

The *rufibarbis* nest continues to exist as an entity but in a decreasing way; the cumulative mortality of the *rufibarbis* workers is responsible for this situation, it is decreasing in this period. Therefore we made an absolute count of the *rufibarbis* and *sanguinea* proportions for the last sample (Table 1).

17-24/7/1984	<i>rufibarbis</i>	<i>sanguinea</i>	Totals
<i>rufibarbis</i> nest	1157	861	2018
outside world	162	514	676
<i>sanguinea</i> nest	376	3807	4183
Totals	1695	5182	6877

Table 1: Absolute numbers of the distribution of *F. rufibarbis* and *F. sanguinea* in the two connected nests near the end of the experiment.

## DISCUSSION

In our opinion territoriality does not wholly explain the observed phenomena. The proposition of DOBRZANSKI (1961) shows attractive aspects. The raiding behaviour is a continuation of the foraging. A behavioural pattern, consisting in a strong aggressiveness (DOBRZANSKA, 1959; LOFQVIST, 1977) and a pronounced carrying behaviour (HÖLLDOBLER, 1974) joined to an effective chemical alarm-defense system by means of the Dufour gland, enable the *sanguinea* foragers to subdue other species, and to bring back to the nest not only brood but even workers of the slave species.

## BIBLIOGRAPHY

- BERGSTRÖM, G. & J. LÖFQVIST, 1968.- Odour similarities between the slave-keeping ants *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens* and their slaves *Formica fusca* and *Formica rufibarbis*. *J. Insect Physiol.*, 14, 995-1011.
- BERGSTRÖM, G. & J. LÖFQVIST, 1973.- Chemical congruence of the complex odoriferous secretions from Dufour's gland in three species of ants of the genus *Formica*. *J. Insect Physiol.*, 19, 877-907.
- BILLEN, J., 1982.- Rôle de la glande de Dufour en fonction de la stratification chez *Formica sanguinea* Latreille (Hymenoptera, Formicidae). Colloque Internationale de la Section française de l'UIEIS, Barcelona, 16-18 sept. p 47-56.
- BUSCHINGER, A., EHRHARDT, W., WINTER, U., 1980.- The organization of slave raids in dulotic ants - a comparative study (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Tierpsychol.*, 53, 245-264.
- DOBRZANSKA, J., 1959.- Studies on the Division of Labour in Ants Genus *Formica*. *Acta Biol. Exper.*, 19, 57-81.
- DOBRZANSKI, J., 1961.- Sur l'Ethologie Guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptère, Formicidae). *Acta Biol. Exper.* 21, 53-73.
- HÖLLDOBLER, B., 1973.- *Formica sanguinea* (Formicidae). Futterbeteln. *Encyclopaedia cinematographica*. E. 2013/ 1973, 1-11.
- HÖLLDOBLER, B., 1978.- Ethological aspects of chemical communication in ants. *Advances in the study of behavior*, 8, 75-115.
- HÖLLDOBLER, B., 1981.- Zur Evolution von Rekrutierungssignalen bei Ameisen. *Nova Acta Leopoldina N.F.*, 54, 245, 431-447.
- LÖFQVIST, J., 1976.- Formic acid and saturated hydrocarbons as alarm phromones for the ant *Formica rufa*. *J. Insect Physiol.*, 22, 1331-1346.

- LÖFQVIST, J., 1977.- Toxic properties of the chemical defense systems in the competitive ants *Formica rufa* and *Formica sanguinea*. *Oikos*, 28, 137-151.
- MÖGLICH, M. & B. HÜLLDOBLER, 1974.- Social carrying behavior and division of labor during nest moving ants. *Psyche*, 81, 219-236.
- SULKHANOV, A.V., 1979.- The smell marks of *Formica sanguinea*. *Zoological Revue*, 58, 61-68.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 229-233 (1985)

STRATEGIES OFFENSIVES DES FOURMIS VIS A VIS DES TERMITES ;  
MECANISMES DE DEFENSE DES RETICULITERMES EUROPEENS.  
(Isoptera)

par

Michèle LEMAIRE

Université P. et M. CURIE.

Laboratoire d'Evolution

105, Bd Raspail

75006 PARIS

Résumé: La défense des *Reticulitermes* contre leurs prédateurs, les Fourmis, est le fait de la caste des soldats qui utilisent simultanément une arme chimique, la glande frontale, et une arme mécanique, les mandibules.

Les substances défensives identifiées et dosées présentent une variation quantitative spécifique et géographique. Elles sont constituées de monoterpènes ( $\alpha$ -pinène,  $\beta$ -pinène, limonène) de sesquiterpènes et d'un diterpène-alcool (géranyl-linalool).

Les prédateurs se répartissent en fonction de la stratégie d'attaque en 4 groupes :

1. Les espèces attaquant par raid, nécessité induite par la faible efficacité individuelle des Fourmis. Ex: *Pheidole pallidula*.
2. Les espèces attaquant individuellement et piquant leurs proies. C'est le cas le plus fréquent; l'efficacité de l'attaquant varie suivant l'espèce et son degré de spécialisation vis à vis de la proie. Ex : *Leptothorax sp.*
3. Les espèces attaquant individuellement et déposant leur venin sur la proie. Les substances du venin, de haute valeur insecticide sont capables de traverser la cuticule. Ex : *Monomorium sp.*
4. Les espèces mimant leurs proies pour ne pas être identifiées. Ces Fourmis (*Hypoponera eduardi*) ont des systèmes efficaces qui déjouent l'appareil d'identification des Termites.

Le rôle des substances défensives des *Reticulitermes* sur les 4 espèces de Fourmis prises en exemple a été étudié.

Mots-clés : *Reticulitermes*, substances défensives, toxicité , Fourmis, allomones.

Summary: Offensive of ants against termites; defensive mechanisms of European *Reticulitermes* species.

Defence mechanisms of European *Reticulitermes* against their ant predators is simultaneously ensured by mechanical weapons : the mandibles and chemical weapons produced by the frontal gland.

Defensive substances were identified and quantified. Predators can be divided into 4 offensive strategic groups.

The efficiency of defensive compounds of *Reticulitermes* soldiers was studied against the 4 species previously analyzed. The major substance : geranyl-linalool is highly toxic. Monoterpenes are generally repulsive ( -pinene) or transitory neurotoxic (limonene).

Key-words: *Reticulitermes*, defensive substances, toxicity, ants, allomonas.

#### INTRODUCTION

Les relations trophiques entre *Reticulitermes* européens et Fourmis de même milieu, sont de type compétitif ou de type prédateur-proie.

Les Formicinae sont le plus souvent compétitrices. Les Fourmis prédatrices de Termites se rencontrent pour la plupart chez les Myrmicinae, comme le révèlent les observations de terrain ou les élevages, l'étude des débris de proies laissés dans les nids.

Les soldats assurent une défense efficace des sociétés de *Reticulitermes*. Ils utilisent simultanément une arme mécanique, les mandibules et une arme chimique, la glande frontale qui émet des substances défensives.

Les Fourmis adoptent différents comportements d'attaque en fonction de leurs caractéristiques coloniales et individuelles. Il a été possible de définir 4 modèles de stratégie d'attaque.

Densité société	Appareil vulnérant	Stratégie	Exemple
+++	0	raid	<i>Pheidole pallidula</i>
++	venin puissant très efficace	offensive dépôt venin	<i>Monomorium sp.</i>
+	efficace	offensive piqûre	<i>Leptothorax unifasciatus</i>
-	efficace	mimétisme	<i>Hypoponera eduardi</i>

Tableau 1. Stratégies d'attaque des Fourmis prédatrices

A. Méthodes : 1 Identification de substances (substances défensives, venin, produits cuticulaires) par couplage chromatographie en phase gazeuse-spectrométrie de masse (GC-MS). La GC sépare les substances des extraits, la MS donne des spectres caractéristiques pour chaque substance.

2. Dosage des produits identifiés : Après introduction d'un étalon interne dans les extraits à doser et établissement d'abaques de référence, il est possible de doser chaque substance en GC.

3. Rôle des substances: Toxicité : Elle est établie par le calcul de la "DL50" c'est à dire de la quantité de produit

suffisante pour provoquer 50 % de mortalité en application topique  
Attraction-répulsion : Les substances sont déposées à des dilutions variables sur le trajet des Fourmis.

4. Tests comportementaux : Les ouvriers de *Reticulitermes* (10,15,25,50) affrontent un nombre croissant de Fourmis dans une arène. Le nombre de morts et leur état, le temps de survie des belligérants, les séquences comportementales durant les contacts sont appréciés.

B. Résultats. 1. La défense des Termites: Les substances défensives des Termites sont des terpènes. Il s'agit de 3 monoterpènes :  $\alpha$ -pinène,  $\beta$ -pinène, limonène; de 2 sesquiterpènes incomplètement identifiés; d'un diterpène-alcool : le géranyl-linalool (Parton, Howse, Baker, Clément, 1981). Il existe une variation quantitative interspécifique des substances doublée d'une variation biogéographique au sein de chaque espèce. Le rôle défensif de chaque substance est déterminé :

- le géranyl-linalool est la composante toxique des substances défensives et joue un rôle de répulsif de contact.
- l' $\alpha$ -pinène est un répulsif à distance et un engluant au contact.
- le limonène est neurotoxique.

Les extraits totaux de la glande frontale de soldat ont un pouvoir toxique supérieur à la toxicité de la substance la plus efficace, il y a donc synergie des produits.

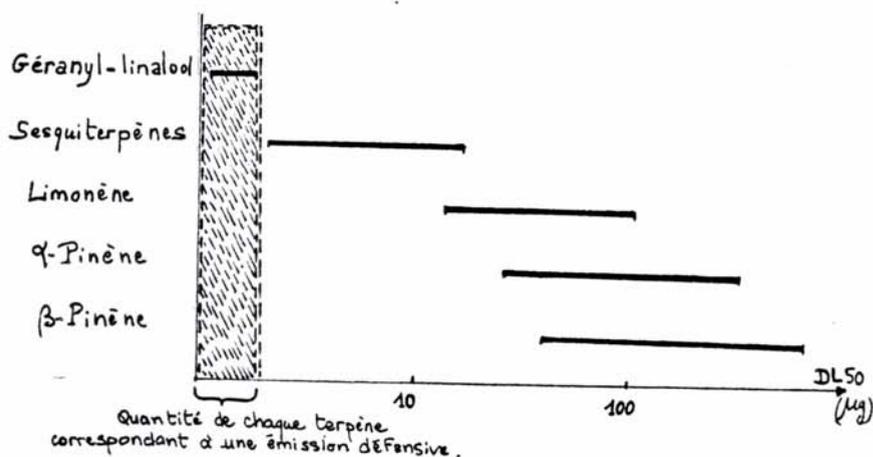


Tableau 2 : Toxicité des substances défensives de *Reticulitermes*.

## 2. L'attaque par les Fourmis.

a- Le raid : *P.pallidula*. Les sociétés de *P.pallidula* compensent la faiblesse de leur appareil vulnérant en attaquant leurs proies par raid.

b- L'offensive avec piqure: Fourmis du genre *Leptothorax*. Le comportement d'attaque de *Leptothorax unifasciatus* illustre une stratégie couramment employée par les prédateurs de *Reticulitermes*. Après contact, la Fourmi injecte son venin dans la proie grâce à un aiguillon droit muni d'un canal. Des affrontements entre *Leptothorax* de différentes espèces et *Reticulitermes* ont montré que les espèces les plus efficaces sont les prédateurs naturels des Termites; les espèces compétitrices sont en général moins performantes. Ainsi, *L.unifasciatus* a une DL 50 de 2,5 pour 10 ouvriers de *Reticulitermes* et *L.lichtensteini* une DL 50 de 4.

c- L'offensive avec dépôt de venin: *Monomorium sp.* Le dépôt de venin sans injection est une variante de la stratégie offensive. L'identification et le dosage des composés du venin ont montré qu'il s'agit de 5 alcaloïdes. Un seul de ces produits est réellement actif aux doses émises par la Fourmi.

d- Le mimétisme chimique: *Hypoponera eduardi*. Pour compenser un comportement individualiste, *H.eduardi* utilise un système de camouflage pour approcher ses proies sans être agressée et pour s'installer dans les termitières.

L'agressivité est évaluée à l'aide de deux tests comportementaux :

. La mesure du temps de survie d'*Hypoponera eduardi* dans différentes sociétés de *Reticulitermes*.

. L'analyse comportementale : L'analyse des séquences comportementales après contact (fuite, recul, agression ou absence de réaction) permet de calculer une distance statistique entre les différents cas ( $D_2$  de Mahalanobis). Les distances obtenues sont projetées selon trois axes canoniques en fonction des variables les plus discriminantes.

Le 1er axe sépare les groupes contenant les Fourmis vivant dans les termitières, des Fourmis vivant hors termitières. Les 2ème et 3ème axes distinguent les groupes des *Hypoponera eduardi* en présence de *R.santonensis*, des autres groupes *Hypoponera eduardi* en présence des autres espèces de *Reticulitermes*.

L'étude de la contribution des variables montre que les réactions des Termites et l'absence de réaction des Fourmis sont les variables les plus discriminantes.

L'analyse chimique des hydrocarbures cuticulaires d'*Hypoponera eduardi* et des trois espèces de *Reticulitermes* montre des similitudes structurales entre les prédateurs et les proies.

Origine de <i>H-eduardi</i>	Sociétés de <i>Reticulitermes</i>	Temps de survie (heures)	Société Référence (Rf.)	Variance par rapport à Rf.
Issue de société de <i>R. santonensis</i>	<i>R. santonensis</i> (hôte)	(84 $\pm$ 27)	*	
	<i>R. santonensis</i>	(105 $\pm$ 2)		N.S.
	<i>R. (l)banyulensis</i>	(96 $\pm$ 7)		N.S.
	<i>R. (l)grassei</i>	(12 $\pm$ 0)		S. dû au type de lermite
Vivant hors termitière	<i>R. santonensis</i>	(39 $\pm$ 6)		S. dû au type de Fourmi

Tableau 3 : Temps de survie et analyse de variance à deux facteurs croisés.

Chaque test est répété 5 fois. Les valeurs reportées sont des moyennes + écart-types.

Les différences des temps de survie montrent qu'une agression existe contre l'espèce *H. eduardi* mais dans certains cas, cette Fourmi ne sera pas identifiée comme prédateur (Ex: Fourmi vivant dans une société de *R. santonensis* en présence de cette espèce ou de *R. (l)banyulensis*).

#### CONCLUSION

Les Termites du genre *Reticulitermes* développent une défense efficace de leur société grâce à la caste des soldats solidement armée de mandibules et pourvus de substances défensives qui allient des propriétés toxiques, neurotoxiques, engluantes et répulsives. Les Fourmis prédatrices affrontent cette défense de façon variée et déploient 4 grands types de stratégie d'attaque en fonction de leurs capacités coloniales et individuelles. Cette "course aux armements" reflète une coévolution des prédateurs et des proies.

#### Références

- GUILLAUMIN M., LEFEBVRE J., 1974.- Etude biométrique des populations de *Pyrgus carlinae* et de *Pyrgus cirsi*. II. Utilisation de D2 de Mahalanobis dans l'analyse et la classification des populations naturelles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 115, 505-548.
- PARTON A.H., HOWSE P.E., BAKER R. and CLEMENT J.L., 1981.- Variation in the chemistry of the frontal gland secretion of *Reticulitermes* species. *Biosystematics of Social Insects*. P. HOWSE and J.L. CLEMENT ed. Academic Press. London, 193-209.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 235-238 (1985)

QUELQUES OBSERVATIONS SUR LE COMPORTEMENT DE CHASSE  
DE LA PONERINE MESOPONERA CAFFRARIA SMITH  
(Hymenoptera , Formicidae)

par  
Constance AGBOGBA

Département de Biologie Animale  
Laboratoire d'Ecologie - Environnement  
Faculté des Sciences - Université de Dakar (Sénégal)

**Résumé** : Le comportement individuel des chasseresses de *Mesoponera* diffère lors de la capture de deux espèces de Termites lignivores, et aussi selon que la proie est un ouvrier ou un soldat.

**Mots-clés** : *Ponerinae*, *Mesoponera cafferaria*, prédation, Termites lignivores, ouvriers, soldats.

**Summary** : Some observations on the hunting behaviour of the Ponerine ant, *Mesoponera cafferaria* : Smith (Hym. Formicidae).

The behaviour of individual *Mesoponera* foragers differs with the species of termite they capture (*Microcerotermes* sp. or *Amitermes evuncifer* ) and also with its caste (worker or soldier).

**Key-words** : *Ponerinae*, *Mesoponera cafferaria*, predation, termite, worker, soldier.

#### INTRODUCTION

Le comportement de prédation chez les Fourmis a été étudié par quelques auteurs (R. Chauvin, J. Lévioux, C. Longhurst et al., A. Dejean, M. Lepage).

J'ai analysé précédemment à Marseille (1981, 1982a, 1982b) l'approvisionnement et la prédation chez des Fourmis carnivores : des *Aphaenogaster* du Midi de la France et des Ponérines d'Afrique. J'ai étudié en particulier les processus de

la prédation chez *Mesoponera cafferaria* (1), avec deux types de proies, des larves de Grillon ou de Tenebrion (*Tenebrio molitor*).

J'ai voulu examiner en Afrique, au laboratoire, comment se comportent les ouvrières de *Mesoponera* lorsqu'il s'agit de capturer des termites.

J'ai recherché en particulier si le comportement de la chasseresse diffère selon que la proie possible est un termite ouvrier ou bien un soldat.

### MODELE BIOLOGIQUE ET METHODES

Cette étude a été menée, au laboratoire, sur 2 sociétés de *Mesoponera cafferaria*.

Les sociétés prélevées dans la nature, sont élevées dans des boîtes en plastique garnies de sable. Le nid habité est relié à une boîte de Petri dont le fond est recouvert d'une mince couche de terre et où sont déposées les proies offertes.

J'ai utilisé au cours des tests 2 espèces de termites lignivores : un *Microcerotermes* d'espèce encore non déterminée et *Amitermes evuncifer* Silvestri, 1912. Ces espèces habitent des nids hypogés ou subaffleureants. Les soldats des 2 espèces utilisées sont des "mandibulés" et non des nasuti.

### RESULTATS

1. Lorsqu'une ouvrière approvisionneuse de *Mesoponera cafferaria* qui se promène hors du nid, dans l'aire de chasse, découvre un ouvrier de *Microcerotermes* ou d'*Amitermes*, la séquence de prédation est fonction des réactions du termite, comme je l'avais montré déjà pour d'autres types de proies.

Si le termite fuit lorsqu'il est sur le point d'être capturé, il est poursuivi, saisi et piqué, puis transporté du nid. Par contre, s'il s'immobilise il est saisi et transporté sans que la piqûre intervienne. L'ouvrière chasseresse dépose sa proie vivante dans le nid, tout près de l'entrée, et retourne chasser. C'est une autre ouvrière qui attaquera la proie, de nouveau mobile (phénomène de relais : C. AGBOGBA, 1982a) et la tuera.

Sur 100 séquences de prédation analysées, dans 71 cas le termite ouvrier fuit, dans 29 cas il s'immobilise et est traité comme décrit ci-dessus.

L'ouvrière de *Mesoponera* effectue une seule piqûre de la proie qu'elle vient de saisir dans 64 cas sur 71 (90 %). Dans 7 % des cas (5 sur 71), le termite est piqué 2 fois de suite. L'ouvrière peut également, au cours du transport, s'arrêter pour piquer à nouveau la proie : cela a été observé dans 3 % des cas (2 sur 71).

2. Ce qui précède concernait les ouvriers de termite. Lorsqu'il s'agit de soldats, le comportement de

----

(1) *Pachycondyla cafferaria*, sensu W.L. Brown Jr. (1973).

la fourmi chasseresse n'est pas le même pour les 2 espèces de termites servant de proies.

### 2.1. Cas des soldats de *Microcerotermes*

a) Un soldat de *Microcerotermes* qu'une *Mesoponera* tente de capturer peut essayer de fuir. La fourmi se comporte alors comme ci-dessus pour les termites ouvriers : elle saisit le soldat, le pique puis le transporte jusqu'au nid.

b) Ou bien le soldat de *Microcerotermes* (après, semble-t-il, avoir perçu l'ouvrière) ouvre et referme à plusieurs reprises ses mandibules d'un mouvement rapide, mais sans parvenir à saisir un appendice de la fourmi. Celle-ci saisit la proie et la pique ; mais elle la rejete rapidement, pour la reprendre quelques secondes après. Lors de cette seconde saisie, elle peut piquer le soldat à nouveau, ou non, avant de le transporter (présence ou absence d'une seconde piqûre, ou non, sans doute selon l'effet de la première).

c) Ou bien, troisième possibilité, le soldat qui ouvre et ferme ses mandibules arrive à saisir un appendice de la fourmi. Celle-ci pique la proie, mais ne peut la rejeter : le termite reste accroché à elle. Peu de temps après, probablement sous l'effet de la piqûre, les mandibules du termite s'ouvrent, et l'appendice de la fourmi est libéré. Elle peut alors reprendre la séquence interrompue : elle se toilette, puis saisit la proie et la transporte. Il n'y a pas de seconde piqûre : cela paraît indiquer qu'une fourmi dont un appendice est saisi par le termite injecte suffisamment de venin pour qu'une piqûre suffise.

### 2.2. Cas des soldats d'*Amitermes*

a) Lorsqu'un soldat d'*Amitermes* ne se défend pas - ne met pas ses mandibules en mouvement - il est saisi, piqué et transporté comme un soldat de *Microcerotermes*.

b) S'il se défend, on voit l'ouvrière de *Mesoponera* piquer sa proie et la rejeter rapidement, comme indiqué tout à l'heure. Mais ensuite elle se traîne et se frotte, aplatie, contre le substrat. Puis, se déplaçant normalement, elle récupère la proie et la transporte jusqu'au nid. Cette réaction de la fourmi qui a attaqué un soldat d'*Amitermes* peut faire penser à une action toxique exercée par le termite. On sait en effet (P.E. HOWSE, 1975) que les soldats d'*Amitermes* libèrent une sécrétion de la glande céphalique, qui s'écoule à partir du pore frontale, par un canal superficiel, jusque sur les mandibules. La réaction de la Fourmi est peut-être un effet de cette sécrétion.

Au moment de sa capture, le soldat de termite peut s'accrocher à un objet quelconque, faisant partie du substrat (morceau de caillou, amas de terre agglomérée). Dans ce cas, l'ouvrière chasseresse, lorsqu'elle réussit à arracher à la fois termite et morceau de substrat, les transporte ensemble au nid. Si elle n'arrive pas à transporter le tout, après quelques tentatives vaines elle abandonne la proie et reprend ses déplacements.

ments dans l'aire de chasse.

La piqûre de *Mesoponera*, comme je l'ai montré pour d'autres types de proies, entraîne une paralysie rapide et non la mort immédiate. Le termite qui vient d'être piqué se montre, tout de suite après, incapable de se tenir sur ses pattes. Il essaie de se traîner, mais tombe sur le dos. Les trois paires de pattes sont animées de battements rapides ; puis les pièces buccales s'ouvrent et se referment ; ensuite seulement, les antennes se mettent à battre. On assiste à un ralentissement progressif de ces mouvements d'appendices. L'arrêt complet des mouvements se produit 1 à 7 heures après la piqûre si l'on a soustrait la proie à la fourmi.

Ces quelques observations sur la prédation des *Mesoponera* ont permis de montrer que les termites constituent des proies possibles pour ces Fourmis carnivores. Mais j'ignore encore dans quelles conditions, en milieu naturel, les *Mesoponera* peuvent attaquer les ouvriers et les soldats de ces Termites, qui circulent dans des galeries fermées, partant du nid. Ouvrent-elles activement ces galeries, comme le font les *Mesoponera foetens*. (C. LONGHURST et P.E. HOWSE, 1979) ? Ce point devra être étudié.

D'autre part, j'ai montré que le comportement de prédation, au niveau individuel, diffère selon que la proie potentielle appartient à l'une ou à l'autre des 2 espèces étudiées, et selon qu'il s'agit d'un ouvrier ou d'un soldat.

#### Références

- AGBOGBA C., 1981. L'approvisionnement en proies chez quelques espèces de Fourmis. *Bull. int. S.F./U.I.E.I.S.*, 18-22.
- AGBOGBA C., 1982a. Contribution à l'étude de la prédation et de l'approvisionnement de la société chez des Fourmis carnivores. *Thèse de 3ème cycle Neurosciences/Sciences du Comportement*, Marseille, 132 p.
- AGBOGBA C., 1982b. Analyse du comportement de prédation chez plusieurs espèces de Fourmis carnivores. *Bull. int. S.F.E.C.A.*, 81-90.
- HOWSE P.E., 1975. Chemical defences of ants, termites and other insects : some outstanding questions. *Symposium I.U.S.S.I. "Pheromones and defensive secretions in social insects"*, Dijon, 23-40.
- LONGHURST C., HOWSE P.E., 1979. Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) from the Nigerian Guinea Savanna. *Insectes Sociaux*, 26, 204-215.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 239-247 (1985)

**MICROEVOLUTION DU COMPORTEMENT DE CAPTURE DES PROIES  
CHEZ LES DACETINES DE LA SOUS-TRIBU DES STRUMIGENITI  
(Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae)**

par  
**A. DEJEAN**

Unité Associée au C.N.R.S. n° 667  
Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie  
Université Paris XIII avenue J.-B. Clément  
93430 VILLETANEUSE - FRANCE

**Résumé** : A la régression de la taille des mandibules chez les espèces considérées comme étant les plus évoluées, correspond une modification de la séquence comportementale permettant la capture des proies principales (collemboles). On constate la mise en place d'une phase nouvelle : l'arrêt de l'ouvrière chasserresse. Durant cette phase la fourmi exerce une attraction sur les collemboles. Les espèces plus primitives n'exercent pas d'attraction.

**Mots clés** : Prédation, évolution comportementale, Strumigeniti.

**Summary** : Microevolution of the prey capture behaviour by the Dacetine ants of the subtribe Strumigeniti.

The length of the mandibles is reduced in the species the most advanced of the subtribe. In consequence, there is a modification of the behaviour sequence during the capture of principal preys : springtails. There is placing of a new phasis : stopping. During this phasis, the ant is attractive for the springtails. When a huntress worker of the subtribe suffers with a failure during the attack of a prey it uses a second behaviour tactic which permits it to find again and capture the prey in many cases.

**Key-words** : Predation, behavioural evolution, Strumigeniti.

## INTRODUCTION

Les fourmis de la sous-tribu des *Strumigeniti* sont connues comme étant des prédateurs spécialisés dans la capture de Collemboles (BROWN et WILSON, 1959). Ces auteurs distinguent les espèces primitives pourvues de mandibules très développées telles les *Strumigenys rufobrunnea* des espèces les plus évoluées pourvues de mandibules très réduites telles les *Smithistruma truncatidens*.

Nous nous proposons de comparer la capture des proies chez ces deux espèces. Cela nous permettra d'établir comment font les *Smithistruma* pour compenser le handicap dû à la régression de leurs mandibules alors que les proies capturées sont de taille sensiblement équivalente à celles des *Strumigenys*.

## MATERIEL

### - Etude des séquences de capture.

Les sociétés de fourmis sont élevées dans des nids artificiels constitués par des boîtes (de 6 cm de diamètre) en polyéthylène transparent, dont le fond est recouvert de plâtre. La zone centrale du nid est humidifiée par une réserve d'eau. Ce nid est relié à une aire de chasse dont la base est recouverte de papier millimétré.

Les proies, des Collemboles *Isotomidae* *Folsomia candida* de 0,6 à 0,8 mm de long, sont introduites dans l'aire de chasse. L'observation des captures est effectuée par l'intermédiaire d'un stéréomicroscope. A la suite d'essais préliminaires faisant l'objet de commentaires enregistrés sur magnétophone, nous avons établi un système de fiches sur lesquelles figure la séquence la plus riche rencontrée. Lors des observations, nous remplissons les fiches en mentionnant les durées de chaque acte, les positions relatives de la fourmi et du collembole, le nombre de fois où un acte est répété, s'il y a lieu... etc... Le magnétophone est utilisé parallèlement. Il permet d'établir les durées d'après le commentaire. Les *Dacetini* ayant un comportement "lent" ces observations sont assez aisées.

### - Etude de l'attraction des proies.

Le fond de 8 boîtes en polyéthylène transparent de 10 cm de diamètre, est recouvert de plâtre humide et divisé en 8 secteurs égaux. Par 4 perforations disposées à 90° l'une de l'autre sur les flancs de la boîte, tombant chacune sur la bissectrice d'un secteur, 4 tubes (0,5 cm de diamètre), sont reliés à la boîte. L'orifice situé dans la boîte est grillagé, l'autre est obstrué par un bouchon. On pourra introduire une fourmi dans l'un des tubes.

Les tests sont réalisés de la façon suivante : 100 collemboles (soit *Folsomia candida*, soit un mélange de *Discranocentrus* sp. et *Paronella* sp.) sont réunis dans le couvercle de la boîte après anesthésie au CO<sub>2</sub>. La boîte est posée sur le couvercle et l'ensemble est retourné lorsque les collemboles

reprennent leur activité. L'agitation qui suit permet de supposer que cela entraîne une répartition au hasard de ces insectes.

Au bout d'un temps variant entre 1h30 et 2h30, on observe la disposition des collemboles. C'est-à-dire que nous attendons que des groupes se forment dans les boîtes témoins, cela est dû au grégarisme de ces insectes qui sécrètent une phéromone de grégarisme mise en évidence pour la première fois par VERHOEFF et col. (1977).

## RESULTATS

### I - LA CAPTURE DES PROIES.

- Strumigenys rufobrunea (Fig. 1A) (étude de 51 cas).

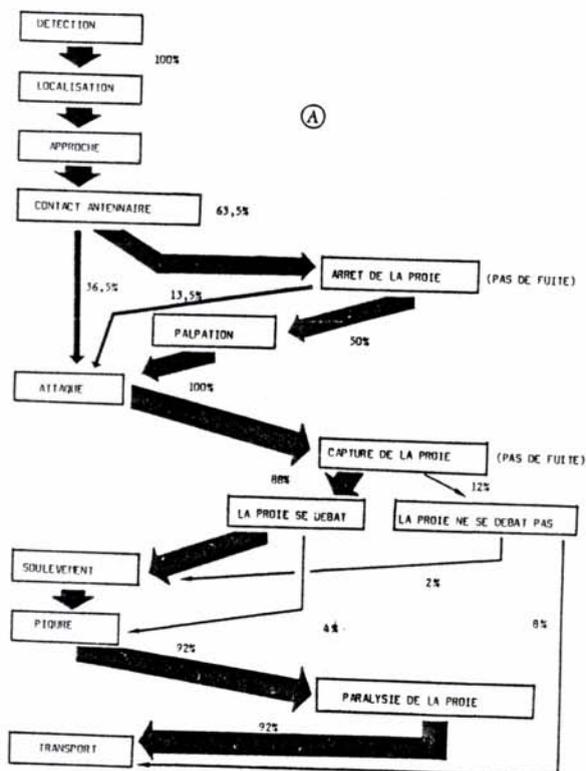


Figure 1 A : Diagramme du comportement de prédation des ouvrières de Strumigenys rufobrunea, la proie étant le Collembole Isotomidae Folsomia candida (de 0,6 à 0,8 mm de long).

La séquence complète de capture des proies par les ouvrières chasseresses comprend les phases suivantes : recherche, détection, localisation, approche, palpation antennaire avec ouverture des mandibules, attaque, soulèvement, piqûre et transport. Le soulèvement et la piqûre peuvent être absents (8% des cas) car l'impact de la fermeture brusque des puissantes mandibules sur le corps de la proie suffit à étourdir ou à tuer cette dernière. On constate que 100% des collemboles sont capturés.

- Smithistruma truncatidens (fig. 1B) (étude de 61 cas).

Après la localisation de la proie, s'intercale une nouvelle phase : l'arrêt. L'ouvrière se "fige" dans une position typique : tête aplatie au sol, mandibules fermées ou légèrement écartées, les scapes venant se loger dans les fosses antennaires, les funicules étant repliés contre les scapes, ou s'appuyant sur le sol. Le gastre peut être relevé (77% des cas) ou appuyé sur le sol (23%). Cette posture peut se prolonger plusieurs minutes quelle que soit la réaction de la proie.

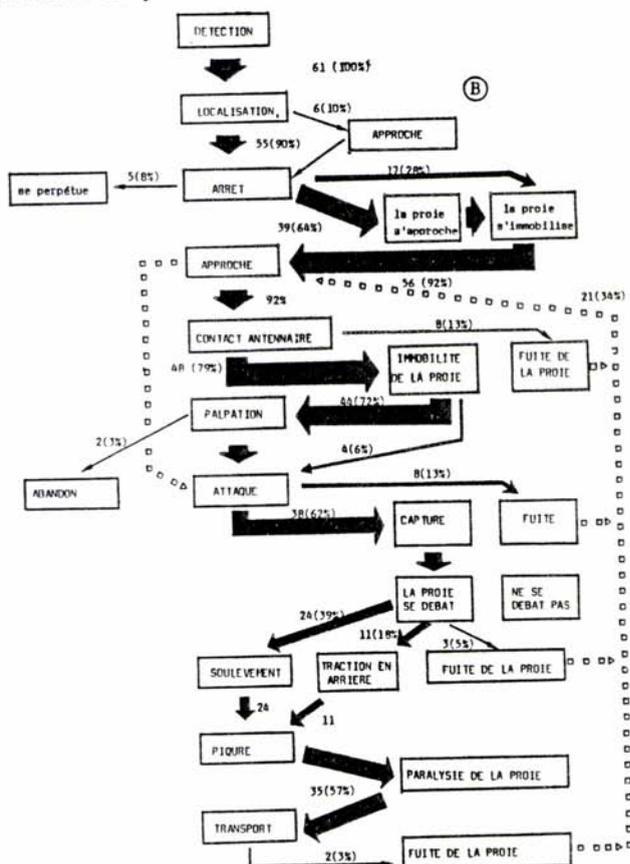


Figure 1 B : Diagramme du comportement de prédation des ouvrières de *Smithistruma truncatidens*, la proie étant le Collembole *Isotomidae Folsomia candida* (de 0,6 à 0,8 mm de long).

Les Collemboles de leur côté, présentent alors les réactions suivantes : immobilisation à côté de l'ouvrière (25%), déplacement autour de cette dernière (75%). Le Collemboule peut monter sur la fourmi, passer sous son gastre ou se placer de telle manière que sa capture soit très facile ; l'ouvrière reste immobile. Dans 96,6% des situations le Collemboule finit par s'immobiliser près de la fourmi.

La durée de la phase d'arrêt varie beaucoup : 10 à 60 secondes : 50% ; 1 à 5 minutes : 31% ; 5 à 25 minutes : 19%.

Les phases qui suivent l'arrêt : localisation et approche sont caractérisées par des mouvements extrêmement lents, encore plus que chez les Strumigenys. Ici aussi on rencontre une palpation antennaire, la proie ne réagissant pas non plus à cette stimulation tactile.

La saisie de la proie est portée sur un appendice, elle est suivie immédiatement du soulèvement ou d'une traction en arrière et de la piqure.

Seulement 54% des proies convoitées sont ramenées au nid, après cette séquence.

On peut se poser deux questions :

- Pourquoi les Collemboles viennent-ils s'immobiliser près d'une ouvrière en phase d'arrêt ?

- Que font les ouvrières après un échec ?

## II - L'ATTRACTION DES COLLEMOLES PAR LES OUVRIERES POURVOYEUSES DE SMITHISTRUMA TRUNCATIDENS (fig. 2).

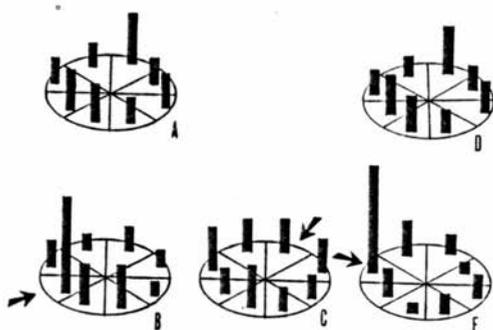


Figure 2 : Recherche d'une éventuelle attraction des Collemboles par des ouvrières chasseuses de Smithistruma truncatidens et de Strumigenys rufobrunea. A/ témoin. Collemboule Folsomia candida. B/ Smithistruma truncatidens-Folsomia candida. C/ Strumigenys rufobrunea-Folsomia candida. D/ témoin : mélange de Collemboles Entomobryens Dicranocentrus sp et Paronella sp. E/ Smithistruma truncatidens-mélange d'Entomobryens. La flèche indique le secteur où la fourmi est introduite.

Lorsqu'on introduit une fourmi dans l'un des 4 tubes latéraux de notre dispositif expérimental, on peut s'attendre à 4 types d'effets : aucune modification n'est apportée ; il y a attraction des Collemboles ; il y a répulsion des Collemboles ; il y a alarme des Collemboles (répartition des individus au hasard, donc, pas de formation de groupes).

Chaque expérience est effectuée 4 fois.

- Ouvrières chasseresses de S. truncatidens.

. La proie étant le Collembole Folsomia candida. Dans 4 tests sur 4 un groupe est observé sur le secteur testé. Cela donne une probabilité de  $P = 0,00024$ . La comparaison des variances entre les témoins et les tests (fig. 2A et B) nous donne  $F_{ab} = 57,44$  différence significative au seuil de 5% ( $P = 0,025$  ; 7 ddl numérateur, 7 ddl dénominateur,  $F = 4,99$ ).

. La proie étant un mélange d'Entomobryens. Dans trois tests sur quatre, une agrégation se manifeste sur le secteur testé. Cela donne une probabilité de  $P = 0,0068$ . La comparaison des variances entre les témoins et les tests (fig. 2 D et E), nous donne  $F_{de} = 70,63$ , différence significative au seuil de 5%.

- Ouvrières chasseresses de Strumigenys rufobrunea (fig.2C). (Proie : collembole Folsomia candida).

Dans aucun test nous ne trouvons d'effet d'agrégation dans le secteur testé. La comparaison aux témoins par le test F des variances nous donne  $F_{ac} = 2,34$ . Différence non significative au seuil de 5%. ( $P = 0,025$ , 7 ddl numérateur, 7 ddl dénominateur,  $F = 4,99$ ).

Le bilan de ces résultats montre une convergence de faits dans le sens d'une attraction des Collemboles par les ouvrières chasseresses de Smithistruma truncatidens. Il n'en est pas de même dans le cas des chasseresses de Strumigenys rufobrunea.

### III - CAPTURE DES PROIES A LA SUITE D'UN ECHEC.

Nous avons vu que lors de la première séquence de capture de Collemboles de 0,6 à 0,8 mm de long, les pourvoyeuses de Smithistruma ne ramènent au nid que 54% des proies convoitées. Les 46% des proies non capturées se répartissent en 3 lots : 8% n'ont pas été capturées par suite d'une prolongation trop importante de l'arrêt de la fourmi, la proie finit par s'en aller ; 3% des proies sont délaissées après palpation antennaire ; enfin, 34% ont pu fuir, soit juste avant la saisie (26%) soit après (8%).

Nous avons pu constater que lorsqu'une ouvrière subit un échec au cours d'un essai de capture, (donc que la proie a réussi à fuir après le contact antennaire), elle manifeste un comportement particulier : mandibules écartées, elle se déplace rapidement, selon un trajet sinueux, les antennes, généralement, sont pointées en avant, apex presque en contact l'un avec l'autre. La rapidité des mouvements contraste énormément avec les observations précédentes où les mouvements étaient extrêmement lents.

Nous avons pu observer 23 fois une ouvrière, venant de subir un échec au cours d'une capture, retrouver la proie qui a fui,

ou en trouver une autre. Les phases de localisation, arrêt et palpation font défaut. L'attaque suivie de piqure est immédiate. Nous avons représenté cela par un tracé discontinu dans la fig. 1B. La saisie s'effectue au hasard semble-t-il, il y a généralement plusieurs tentatives avant réussite.

Ainsi, ce comportement particulier venant se mettre en place après l'échec permettra de capturer une forte proportion des 34% de Collemboles qui ont fui lors du premier essai.

Ce comportement peut être également mis en évidence chez les Strumigenys lorsqu'elles sont mises en présence de grosses proies.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

La taille des proies principales est très voisine chez les Strumigenys et les Smithistruma, de sorte que ces dernières, à la suite de la régression de la longueur de leurs mandibules ont compensé ce handicap par une modification du comportement de capture. Ne pouvant assurer leur prise à même le corps de la proie, elles utilisent une tactique leur permettant de les saisir par un appendice. Cette opération très délicate est effectuée en des mouvements extrêmement lents, au cours desquels la fourmi rentre en contact à maintes reprises avec sa proie. La présence d'une substance attractive facilite cette action. La proie se comporte comme si elle était en contact avec des congénères dans un groupe. BROWN (1950) et WILSON (1954) en observant des Dacetini à mandibules courtes ont pensé à un rôle "d'apaisement" du prédateur sur la proie et ont formulé et critiqué plusieurs hypothèses.

Les Strumigenys effectuent également une palpation antennaire pouvant durer plusieurs dizaines de secondes, or, d'après nos tests, elles n'attirent pas les Collemboles. De ce fait, nous pensons qu'il pourrait y avoir deux sortes d'effets : l'attraction et l'apaisement.

L'attraction des proies par un produit volatile (allomone) est connue chez des insectes prédateurs. Un Reduviidae exerce une attraction sur les fourmis du genre Dolichoderus (JACOBSON, 1911) de même, les chenilles de Nesmiades arion attirent des Myrmica (CHINA, 1928). Les nymphes de l'acararien Womersia standmani attirent les Collemboles (HUBER, 1979). L'apaisement des proies est illustré par les sécrétions mandibulaires de fourmis spécialisées dans la prédation des termites comme les Decamorium uelense et certaines Crematogaster. Ces sécrétions ne déclenchent pas l'alarme des Termites alors que celles d'autres espèces de fourmis prédatrices de Termites de façon occasionnelle seulement, déclenchent l'alarme (LONGHURST et col., 1978).

Les sécrétions attractives et apaisantes pourraient avoir pour origine deux types de formations. Les corps spongieux du pétiole que l'on rencontre chez de nombreuses espèces de la sous-tribu et qui recouvrent des formations glandulaires. Des formations particulières sécrétées par une glande du labre ont pu être mises en évidence uniquement chez les Smithistruma (DEJEAN, 1982).

On notera que dans les conditions de nos expériences les ouvrières de Smithistruma subissent 34% d'échec. Nous considérons comme échec la fuite de la proie et non l'abandon de la proie convoitée par l'ouvrière (3%) où un prolongement anachronique de la phase d'arrêt au cours duquel la proie finit par s'en aller (8%).

Cet échec constitue une stimulation déclenchant la mise en place d'un deuxième type de comportement de capture très différent du premier. Au lieu d'effectuer des mouvements très lents, l'ouvrière se déplace rapidement et attaque et pique immédiatement toute proie rencontrée. Cela permet de récupérer une partie des 34% des proies qui ont pu fuir.

Nous avons rencontré cette deuxième tactique de capture, après un échec, chez toutes les espèces de la sous-tribu des Strumigeniti (genres Strumigenys, Smithistruma et Serrastruma). Cela a une grande importance écologique car les Dacetini ont occupé différents milieux, notamment des forêts implantées d'essences dont la litière est bien plus sèche que celle des forêts primaires et secondaires, des bosquets ainsi que des taillis. Dans de telles conditions, le dessèchement de la litière intervient avant que le cycle biologique des fourmis ne soit bouclé, de sorte que la société doit encore être approvisionnée à une période où les proies principales : Collemboles de 0,6 à 0,8 mm ont déjà entamé leur migration verticale et se sont enfoncés dans le sol. Les ouvrières chasseresses ne trouveront que des Collemboles de taille supérieure qui pourront fuir en se débattant après la saisie et d'autres arthropodes qui fuient dès le contact antennaire. La deuxième tactique de capture permettra alors la prise de proies alternatives.

#### REFERENCES

- BROWN, W.L. Jr., 1950.- Supplementary notes on the feeding of Dacetine ants. Bull. Brooklyn Ent. Soc., 45, 87-89.
- BROWN, W.L. Jr., et WILSON, E.O., 1959.- The evolution of the Dacetine ants. Quart. Rev. Biol., 34, 278-294.
- CHINA, W.E., 1928.- A remarkable bug which lures ants to their destruction. Nat. Hist. Mag., 1, 209-213.
- DEJEAN, A., 1982.- Quelques aspects de la prédation chez les fourmis de la tribu des Dacetini. (Formicidae - Myrmicinae). Thèse Doct. Etat, Toulouse, 263 p.
- HUBER, I., 1979.- Prey attraction and immobilization by allomone from nymphs of Womersia standmani (Acarina : Trombiculidae). Acarologia, 20, 112-115.
- JACOBSON, E., 1911.- Biological notes on the hemipteron Ptilocerus ochraceus. Tijdschrift voor Entomologie, 54, 175-179.
- LONGHURST, C., BAKER, R. et HOWSE, P.E., 1978.- Chemical crypsis in predatory ants. Experientia C. H. E., 35, 870-872.

- VERHOEFF, H.A., NAGERKERKE, C.J. et JOOSSE, E.N.G., 1977.-  
Aggregation pheromones in Collembola. J. Insect. Physiol., 23,  
1009-1013.
- WILSON, E.O., 1954.- The ecology of some north american Dacetine  
ants. Ann. Entomol. Soc. Amer., 46, 479-495.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 249-262 (1985)

DEUXIEME CONTRIBUTION A L'ETUDE DE *FORMICA BRUNI* KUTTER  
(Hymenoptera, Formicidae)

par  
Cécile FELLER et Daniel CHERIX

Musée de Zoologie  
Pl. de la Riponne 6  
CH-1005 LAUSANNE

**Résumé:** *Formica bruni* décrite en 1966 par Kutter appartient au sous-genre *Coptoformica* Müll. connue de Forel sous le nom de *Formica pressilabris* "un peu exsecta". La biologie de cette espèce est demeurée inconnue jusqu'à nous jours. La découverte d'une nouvelle station au Bois de Chênes, près de Nyon (Vaud, Suisse), nous a poussé à entreprendre une série de travaux afin de savoir dans quelle mesure cette espèce diffère des autres espèces de *Coptoformica*.

La zone étudiée comportait 61 nids en 1978, 18 nids habités par 7 sociétés en 1983 et 2 nids occupés par deux sociétés en juillet 1984. *F. bruni* est une espèce vraisemblablement polygyne et facultativement polycalique; aucune agressivité n'a été observée entre les sociétés qui, d'autre part, exploitent en commun un même territoire trophique. Les sociétés sont de petites tailles et leur territoire exploité ainsi que leur taux d'activité dépendent principalement de la quantité de nourriture à disposition. Différents facteurs susceptibles de la quasi extinction de cette espèce dans cette station sont discutés (fauchage, pâturage, etc...).

**Mots-clés:** *Formicidae*, *Formica bruni*, structure des nids  
organisation sociale, territoires, activité.

**Summary:** Second contribution to the study of *Formica bruni* Kutter (Hymenoptera, Formicidae).

Described under the name of *Formica bruni* in 1966 by Kutter, this species belongs to the subgenus *Coptoformica* Müll., probably known by Forel as *Formica pressilabris* "un peu exsecta". Its biology is actually unknown. The discovery of a new station at Bois de Chênes close to Nyon (Vaud, Switzerland) incited us to start a program in order to know if this species differs from the other *Coptoformica* species.

The study area involved 61 mounds in 1978, 18 mounds inhabited by 7 societies in 1983 and 2 mounds occupied by 2 societies in July 1984.

*F. bruni* is likely to be polygynous and facultatively polydomous; not any aggressivity between societies has been observed and societies share their foraging territory. Societies are small in size (worker population) and their foraging area as well as their activity depend mainly on the availability of food resources. Different factors affecting their reduction in this area are discussed (mowing, grazing, etc...).

**Key-words :** *Formicidae, Formica bruni, nest structure, social organization, territories, activity.*

### INTRODUCTION

Le sous-genre *Coptoformica* auquel appartient *Formica bruni* compte 15 espèces réparties dans la région paléarctique nord (Dlussky, 1967; Pisarski, 1982).

En ce qui concerne la Suisse et les régions limitrophes, la systématique de ce sous-genre a été abordée en détail par Kutter (1957, 1966 et 1977) qui définit 7 espèces dont *F. bruni* décrite en 1966. Toutefois il convient de relever que cette espèce se trouvait déjà dans la collection des fourmis de la Suisse d'Auguste Forel (Musée zoologique - Lausanne) sous le nom de *F. pressilabris* "un peu exsecta", provenant de Monnaz sur Morges (canton de Vaud) (Kutter, 1966).

Mis à part une localité située en Autriche, *F. bruni* n'est connue que de Suisse où 8 stations ont été dénombrées à ce jour (tableau 1).

Stations mentionnées par Kutter (1966, 1977)	Stations confirmées et nouvelles stations
Monnaz/Morges (Forel, 1874) (VD)	-
Zermatt (1919, 1961)(VS)	Zermatt (1984)
Findeln (1920)(VS)	Findeln (1984)
Binn (1946)(VS)	-
Kippel (1947)(VS)	Kippel (1984)
Randen (1948)(SH)	-
Dürnstein (1965)(Autriche)	-
	Bois de Chênes (1978)(VD)
	Wiler (1984)(VS)

Tableau 1. Liste des stations connues de *F. bruni* (à nouveau confirmées et nouvelles stations (VD: Vaud, VS: Valais, SH: Schaffhouse).

Les colonies de *F. bruni* se retrouvent toujours dans des biotopes semblables: prairies sèches, fauchées ou non, sur des terrains souvent très en pente et orientés au Sud. C'est en 1978 que S. Higashi (Cherix et Higashi, 1979) découvrit la station du Bois de Chênes située à l'ouest de la Réserve naturelle du Bois de Chênes, sur la commune de Genolier dans le canton de Vaud (Feller et Cherix, 1984) à une altitude de 515 m (coordonnées selon la carte nationale au 1:25'000 de Nyon: 506.975/142.925).

La station se présente sous la forme d'une petite colline plantée de chênes, de 80 mètres par 50 mètres, s'élevant au milieu de champs cultivés. Cette zone est à considérer comme un refuge autant pour les espèces animales que végétales. En 1983 une partie de cette zone a été exploitée (fauchage), l'autre partie pâturée par les moutons. Peu d'études ont été entreprises sur les espèces du sous-genre *Coptoformica*, mis à part les travaux des Polonais sur *F. exsecta* Nyl et *F. pressilabris* Nyl. (voir Dobrzanska, 1973; Czeckowski, 1975, 1976; Pisarski, 1982; etc...). Dès lors nous ne disposons que de fort peu d'informations relatives à la biologie de ces espèces.

Le but de notre travail consiste en l'étude de la biologie et de l'écologie de *Formica bruni*, portant sur deux saisons d'activité (1983 et 1984).

#### MATERIEL ET METHODES

- cartographie: les cartes de la colonie de 1978, 1983 et 1984 ont été établies sur la base de quadrats de 10 m de côté. Elles indiquent l'emplacement des nids ainsi que les parties boisées de la colline. La carte de 1978 est basée sur les données du Dr. S. Higashi.

- structure des nids: comme une majorité des espèces du genre *Formica*, les nids sont constitués d'une partie épigée ou dôme et d'une partie hypogée. La structure du dôme a été mise en évidence par l'observation de nids en construction et de nids abandonnés, la partie hypogée par le démontage d'un nid.

D'autre part les dimensions des nids ont été relevées tout au long de l'année: diamètre maximum, diamètre minimum, hauteur. Pour la présentation des résultats nous avons utilisé l'indice d'escarpement (HI) défini par Ceusters (1980), qui traduit la pente des nids et permet d'avoir une idée de leur forme générale ainsi que de leur évolution au cours du temps.

- population et organisation sociale: le démontage complet d'un nid avec récolte de tous les occupants nous a permis de dénombrer la population de reines et d'ouvrières. L'organisation sociale a été étudiée par marquages des ouvrières (peinture pour reines d'abeilles).

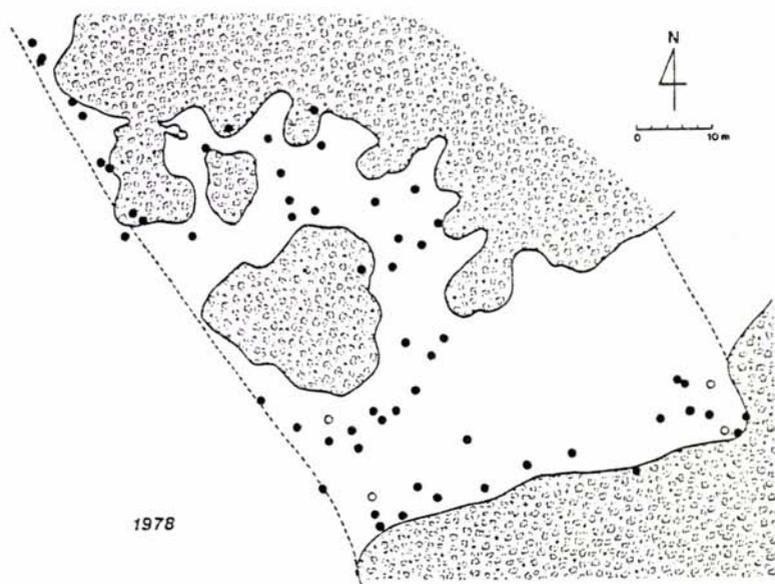
- territoires exploités: les limites des territoires occupés par un nid ou un groupe de nids ont été mis en évidence par localisation directe des fourrageuses marquées et non marquées sur le terrain. Ces relevés sont effectués en général trois fois par jour (matin, midi et soir), en parallèle avec les mesures de l'activité journalière des ouvrières.

- activité journalière : un cercle de 1 m de diamètre autour d'un nid important a été desherbé afin de mettre en évidence les pistes ou lieux de passage préférentiels. Les fourrageuses sont dénombrées pendant 5 minutes, dans les deux sens, une fois par heure depuis le début jusqu'à la fin de l'activité journalière.

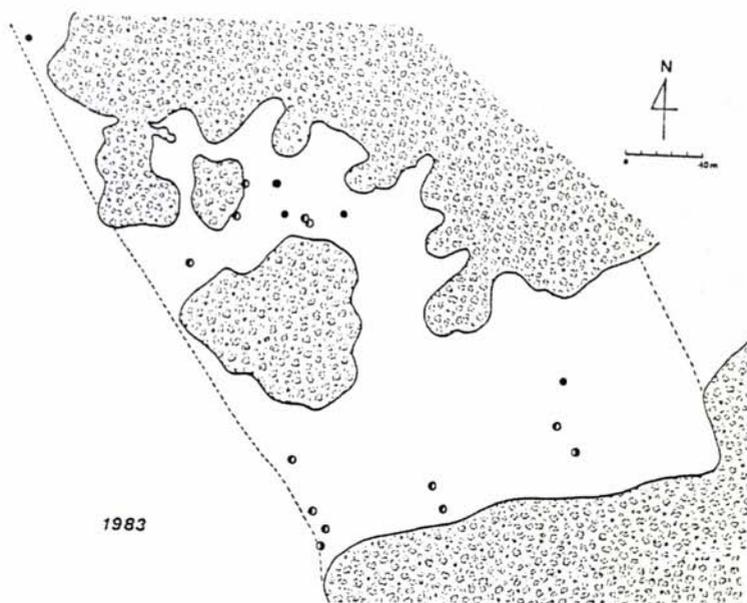
### RESULTATS

- cartographie : à l'aide des données recueillies nous avons pu dresser les cartes des nids pour les années 1978, 1983 et 1984 (cartes 1 à 3).

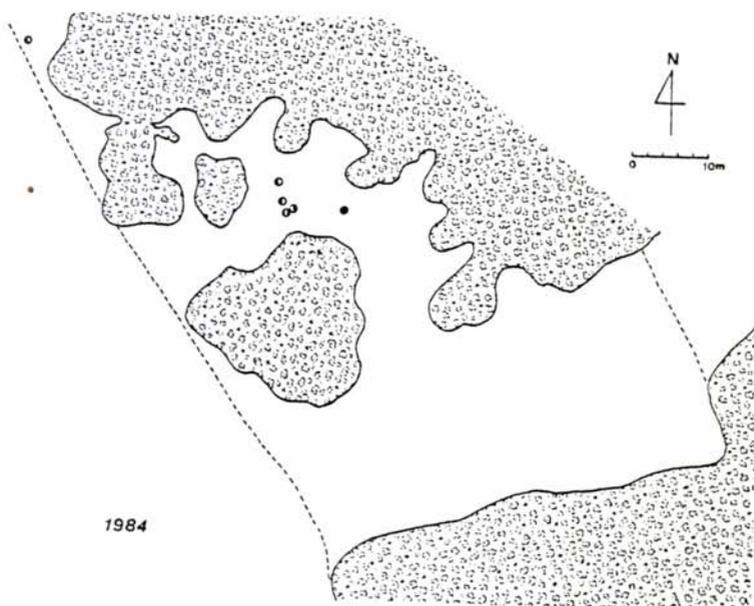
En 1978 la colonie comptait 61 nids, dont 4 seulement étaient abandonnés; de plus 11 sociétés avaient produit des sexués mâles. En 1983, il ne reste plus que 18 nids, dont certains occupés pendant quelques semaines seulement par 7 sociétés. A la fin de l'année 1983 seuls 4 nids subsistent, deux ayant disparu suite au fauchage, le troisième ayant été démonté lors de nos recherches sur la structure du nid et la population. Au début de l'année 1984, une société disparaît et deux autres nids fusionnent, si bien qu'il ne reste plus que deux nids actifs en fin de saison.



Carte 1: Distribution des nids en 1978 (symboles fermés: nids actifs; symboles ouverts: nids abandonnés)



*Carte 2: Distribution des nids en 1983 (symboles fermés: nids actifs; symboles semi fermés: nids actifs pendant une partie de la saison.*



*Carte 3: Distribution des nids en 1984 (Symboles: idem carte 2).*

- structure des nids: , les nids de *F. bruni* sont constitués de deux parties. La partie épigée, constituée de brins d'herbes sèches et de morceaux de feuilles, est érigée dans les touffes de brome dressé (*Bromus erectus*) de manière à ce que les tiges forment la charpente du nid (diamètre moyen 20.7 cm, hauteur moyenne 8.6 cm).

La partie hypogée se présente sous la forme d'un puits vertical de 40 cm s'ouvrant latéralement sur une dizaine de cellules aveugles de quelques centimètres où se tiennent reines et ouvrières. Précisons qu'au moment du démontage (5.IX.83) il n'y avait plus de couvain dans le nid.

Le graphique des indices d'escarpement de 1978 révèle l'existence de différentes formes de nids, allant du dôme aplati au dôme élevé en passant par tous les intermédiaires (figure 1). Les mesures effectuées tout au long de la saison montrent que les nids nouvellement construits sont de type élevé et tendent à s'aplatir sous l'action des intempéries. Les nids de plus d'une année prennent alors une forme aplatie et les dômes ne sont que rarement reconstruits au début d'une nouvelle saison d'activité.

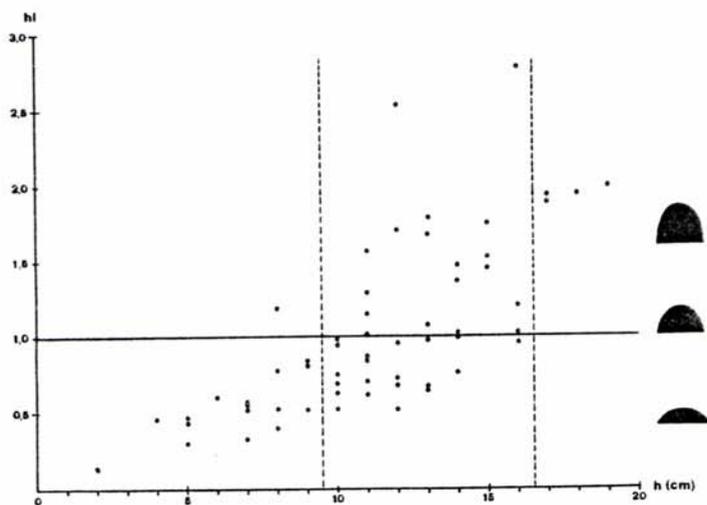


Figure 1: Indice d'escarpement des nids (hauteur/rayon) en fonction de la hauteur.

- population et organisation sociale: la population du nid démonté comprenait 1421 ouvrières et 24 reines réparties par groupes dans les différentes cellules de la partie hypogée. Les fourrageuses de ce nid, marquées au cours d'une expérience précédente se retrouvent dans toutes les cellules du nid.

L'organisation sociale de la colonie de *F. bruni*, dans les conditions étudiées, présente un caractère peu homogène et nous pouvons discerner les types d'organisation suivants:

- société isolée occupant un seul nid
- société isolée occupant successivement plusieurs nids au cours de la saison,
- sociétés très proches avec échanges entre nids, puis fusion,
- sociétés très proches avec échanges entre nids, puis déménagements et isolement des sociétés en fin de saison.

Nous constatons que l'organisation sociale a tendance à évoluer au cours de la période d'activité, les sociétés en contacts étroits s'isolent en fin de saison lorsque leur territoire diminue. Relevons toutefois qu'aucune agressivité n'existe entre ces différentes sociétés même si aucune relation directe n'est visible. Enfin *F. bruni* ne suit pas de véritables pistes, mais possède néanmoins des chemins plus ou moins bien marqués menant aux sources de nourriture ponctuelles comme les colonies de pucerons (producteurs de miellat) exploitées par des fourrageuses de nids différents.

- territoires exploités: afin d'illustrer cet aspect, nous avons choisi trois exemples parmi les relevés de territoires effectués en 1983 et 1984 (figures 2 à 4).

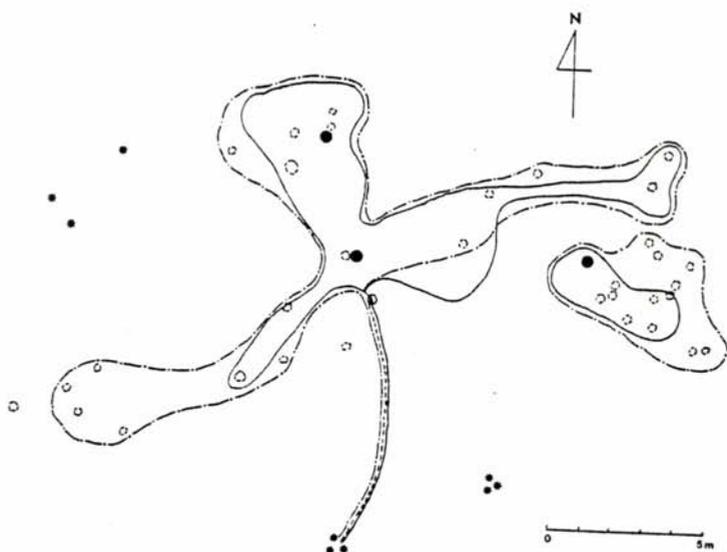


Figure 2: Territoire de 3 fourmilières le 14 juillet 1983:  
 ——— matin; --- midi; - - - soir (\*: chênes).

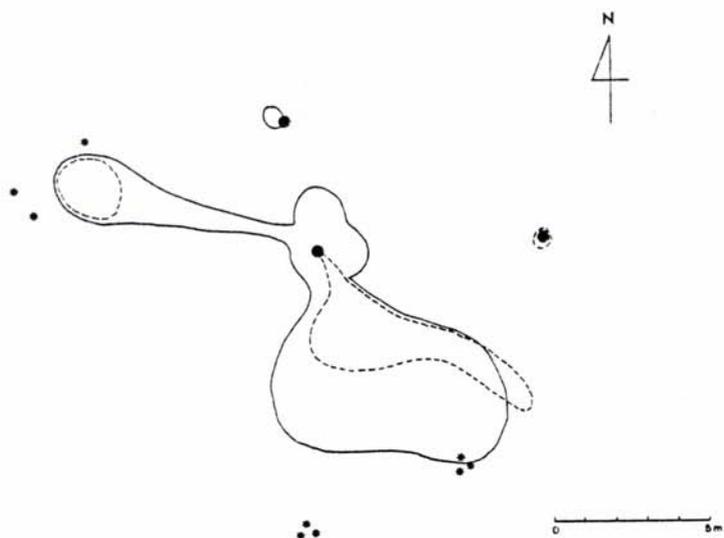


Figure 3: Territoire des 3 fourmilières le 20 août 1983 (\* :  
chênes).

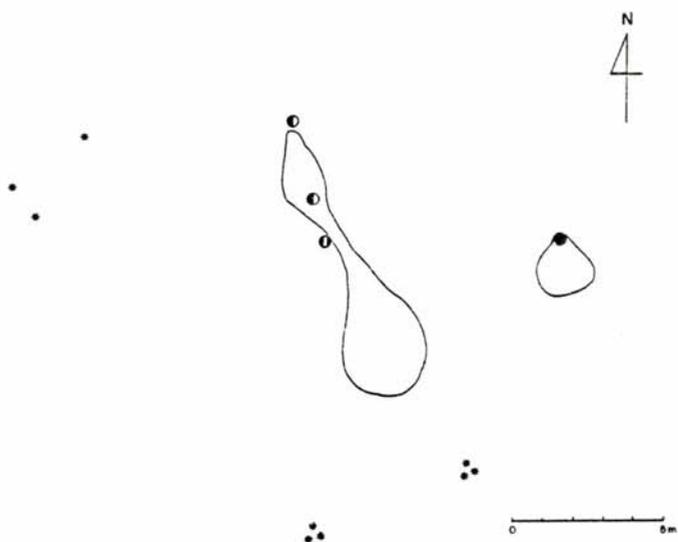


Figure 4: Territoire des 3 fourmilières le 2 juillet 1984:  
—— territoire maximum occupé au cours de la journée

Le 14 juillet 1983, les fourrageuses des trois nids étudiés exploitent le miellat de pucerons sur les hélianthèmes (*Helianthemum nummularium*) et sur trois grands chênes (*Quercus sp.*). La température élevée qui règne au milieu de la journée limitant toute activité, les ouvrières restent isolées sur les touffes d'hélianthèmes et à l'ombre. On remarque que le territoire d'un nid est indépendant alors que ceux des deux autres se recourent. Le 20 août 1983, on assiste déjà à une réduction manifeste des territoires, liée au nombre restreint des colonies de pucerons à ce moment situées sur des ombellifères (*Peucedanum oreoselinum*) ainsi qu'à la diminution progressive de l'activité. En 1984, le territoire relevé début juillet est le plus vaste de la saison, sa petite surface est le reflet des rares sources de nourriture ainsi que de l'effectif très réduit des fourrageuses.

- activité journalière: les courbes d'activité de *F. bruni* (figures 5 à 7) sont de type unimodal au printemps et en automne et bimodal en été à partir du moment où les températures à la surface du nid dépassent 50 °C.

Il faut aussi remarquer que *F. bruni* est inactive la nuit et ceci quelle que soit la température.

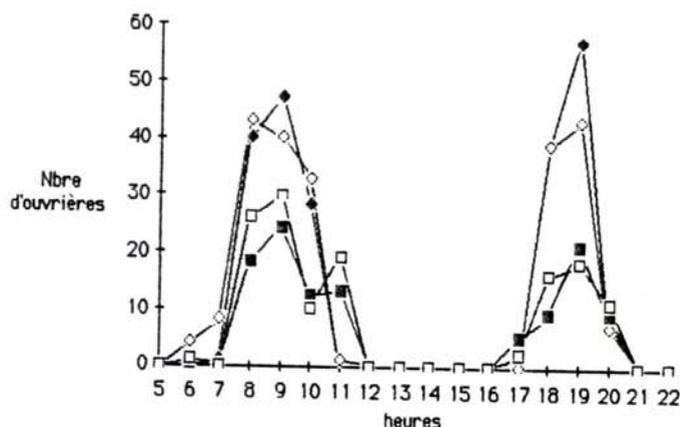


Figure 5: Courbe d'activité des fourrageuses d'un nid, mesurée sur ses deux pistes, le 29 juillet 1983 (symboles fermés: ouvrières quittant le nid; symboles ouverts: ouvrières rentrant au nid).

Le premier exemple choisi (29 juillet 1983) montre une courbe d'activité de type bimodal avec des pics importants, qui reflètent la forte activité de récolte de miellat alors que les deux courbes de juillet 1984 traduisent une très faible activité, liée à l'absence presque totale des principales sources de nourriture (miellat de pucerons). L'activité des fourrageuses est donc dépendante de la température, mais aussi de l'importance des sources de nourriture à disposition.

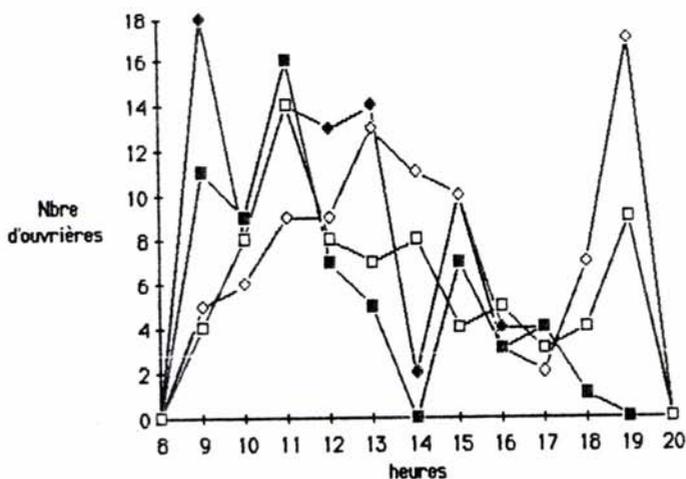


Figure 6: Courbe d'activité des fourrageuses d'un nid, mesurées sur deux pistes, le 3 juillet 1984 (symboles idem figure 5).

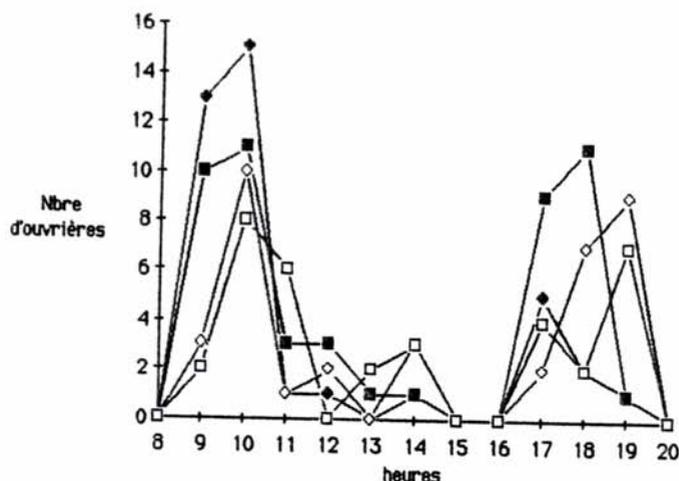


Figure 7: Courbe d'activité des fourrageuses le 21 juillet 1984 (symboles idem figure 5).

#### DISCUSSION

Contrairement à *F. exsecta*, dont la taille des nids et l'effectif des populations peuvent être impressionnants (Pisarski, 1982), *F. bruni* est une espèce plutôt discrète. La taille réduite de ses nids, leur forme le plus souvent aplatie, le faible effectif des populations rapproche cette espèce des autres espèces du sous-genre *Coptoformica*.

La petite taille des nids est le reflet du faible effectif des populations, estimé à environ 2 - 3'000 individus par nid. Il semble, d'autre part que ces nids ne sont pas des structures durables comme c'est le cas chez *F. exsecta*, mais semblent bien plus adaptés aux conditions variables du milieu, au moins dans le cas étudié. La dynamique des nids observée au Bois de Chênes est caractérisée par une forte construction durant les mois de mai et juin, lorsque l'herbe est haute, puis d'un arrêt quasi total de cette activité, les dômes s'aplatissant pendant l'été. Il faut supposer que cette forte activité de construction en début de saison serait le reflet d'une recherche active de thermorégulation du nid.

La surface des territoires exploités ainsi que le taux d'activité des fourrageuses reflètent le cycle général des sociétés. Au printemps, l'activité est certainement la plus forte: récolte de proies, construction du dôme. A cette époque, il est quasiment impossible de quantifier l'activité de récolte, les fourrageuses ne suivant pas de pistes, mais se répartissant sur un territoire de chasse très étendu. Lorsque les populations de pucerons apparaissent en nombre (fin juin), les travaux de construction des nids sont terminés. L'activité est alors canalisée sur des pistes menant aux différentes colonies de pucerons. On remarque que la surface du territoire est dépendante de l'emplacement de ces sources de nourriture. Au mois d'août, lorsque le couvain est arrivé à maturité, l'activité des sociétés commence à diminuer. Lié à cette diminution de l'activité, les territoires de chaque société se restreignent jusqu'à l'isolement progressif de ces sociétés. Relevons que malgré leur isolement, aucune agresseivité n'a pu être mise en évidence. *F. bruni* est à considérer comme une espèce polycalique, le polycalisme n'étant effectif que lorsque les conditions sont optimales. L'organisation sociale de la colonie du Bois de Chênes est d'un type assez particulier car nous rencontrons presque tous les intermédiaires possibles entre le monocalisme et le polycalisme, avec par exemple exploitation commune de sources de nourriture par des fourrageuses de nids différents et sans contacts.

Habituellement, le polycalisme se rencontre presque uniquement chez des espèces polygynes. Dans notre cas, nous avons pu démontrer la présence de plusieurs reines dans un nid, mais il nous reste à prouver que toutes ces reines ou au moins quelques unes étaient fécondées et pondeuses. La dissection de notre matériel nous permettra de répondre à cette question.

Selon Dobrzanska (1973) *F. exsecta* aurait une tendance innée à déménager. Dans notre cas nous pouvons penser que les fréquents déménagements observés chez *F. bruni* seraient à mettre au compte de conditions peu favorables. Des 61 nids de la colonie relevés en 1978, seules subsistent deux sociétés à la fin de 1984. Plusieurs facteurs peuvent être évoqués, susceptibles d'être responsables de la quasi-extinction de cette colonie. Dans les facteurs à action directe interviennent le fauchage et pâturage par les moutons.

Pour la première fois en 1983, la moitié de la colline a été fauchée, ce qui provoqua la destruction de plusieurs dômes et par la suite la disparition de deux sociétés. Toutefois il est difficile d'estimer l'effet réel du fauchage après la découverte en Valais de colonies de *F. bruni* dans des prés fauchés, semble-t-il, chaque année. En revanche, la présence de moutons (1983) semble nettement plus défavorable aux fourmis par une action directe sur la végétation. En effet, les touffes d'hélianthes abritant de nombreuses colonies de pucerons dévorées par les moutons en 1983 n'ont pas repoussé en 1984. Il est certain que la diminution des sources de miellat à proximité des nids affecte de façon dramatique les chances de survie de la colonie. De plus le piétinement du sol et par conséquent des nids n'est pas négligeable. Toutefois, ces facteurs n'étant intervenus qu'en 1983, ils ne sont pas responsables de la forte diminution déjà constatée entre 1978 et 1983, d'autres facteurs ont dû intervenir comme par exemple la présence de parasites. En effet en 1983, de nombreuses ouvrières ont été trouvées mortes et accrochées à la végétation, semblant indiquer la présence de la petite douve du foie (*Dicrocoelium sp*). Le matériel est actuellement à l'étude afin de déceler la présence de métacercaires. Toutefois nous ne connaissons pas l'impact de ce parasite sur les populations de fourmis. Enfin d'autres facteurs d'ordre plus généraux doivent également être pris en considération. Il faut relever que la colline représente un îlot au milieu de champs cultivés subissant de nombreuses pressions (épandages d'engrais, insecticides, etc...).

A l'heure où l'on parle abondamment de la mort des forêts, personne ne s'est penché en détail sur les incidences de la pollution de l'air sur les invertébrés comme les fourmis. Enfin relevons que cette station est une relique des stations de basses altitudes où l'on trouve encore cette espèce.

## Références

- Ceusters, R., 1980.- Données démographiques de diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena* Foerst.. *C. R. UIEIS, sect. française, Lausanne (7-8 septembre 1979)*: 31 - 60.
- Cherix, D. et Higashi, S., 1979.- Distribution verticale des fourmis dans le Jura vaudois et recensement préliminaire des bourdons (Hymenoptera, Formicidae et Apidae). *Bull. SVSN* 74: 315-324.
- Czechowski, W., 1975.- Bionomics of *Formica (Coptoformica) pressilabris* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zool.* 33:103-125.
- Czechowski, W., 1976.- Competition between *Formica exsecta* Nyl. and *Formica pressilabris* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zool.* 33: 273-285.
- Dlussky, G., M., 1967.- *Murav'i roda Formika (Ants of the genus Formica)* translated by J. M. Mac Lennan. Izdatel'stvo "Nauka", Moscou, 216 pp.
- Dobrzanska, J., 1973.- Ethological studies on polycalic colonies of the ants *Formica exsecta* Nyl.. *Acta Neurobiol. Exp.* 33: 597-622.
- Feller, C. et Cherix, D., 1984. -Première contribution à l'étude de *Formica bruni* Kutter (Hymenoptera, Formicidae). *Bull Soc. Ent. Suisse* 57: 231-232.
- Kutter, H., 1957.- Zur Kenntnis Schweizerischer Coptoformica-arten. *Bull. Soc. Ent. Suisse* .30: 1-24.
- Kutter, H., 1966. -Einige Ergebnisse weiteres Coptoformica-studien. *Ins. Soc.* 13: 227-240.
- Kutter, H., 1977.- *Hymenoptera - Formicidae. Insecta Helvetica*, Band 6., Schweiz. Ent. Ges, Zürich, 298 pp.
- Pisarski, B., 1982.- (sous la direction de) Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zool.*, 38: 1- 281.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 263-279 (1985)

APPROCHE EXPERIMENTALE DE LA POLYGYNIE CHEZ LA  
FOURMI D'ARGENTINE  
(Hymenoptera, Formicidae)

par  
Laurent KELLER et Daniel CHERIX

Musée de Zoologie  
Pl. de la Riponne 6  
CH-1005 LAUSANNE

**Résumé:** La comparaison des fécondités entre reines de sociétés expérimentales monogynes et polygynes de la fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis*) nous a permis de montrer que les reines des sociétés monogynes pondent significativement plus d'oeufs que les reines des sociétés polygynes. Dans ce contexte nous n'avons pas pu mettre en évidence de dominance ou de hiérarchie stricte entre les reines.

Deux hypothèses ont été émises pour expliquer la diminution de la fécondité qui affecte toutes les reines en sociétés polygynes:

- inhibition mutuelle entre reines,
- coordination et efficacité plus faible en sociétés polygynes.

Afin d'intégrer la polygynie dans un cadre évolutif l'hypothèse du "mutualisme" est proposée comme alternative à l'hypothèse de la sélection de parentèle (kin selection).

**Mots-clés:** *Formicidae*, *Iridomyrmex humilis*, polygynie, monogynie expérimentale, compétition, dominance, mutualisme, sélection de parentèle.

**Summary:** Experimental approach of polygyny in the Argentine ant.

Queen fecundity comparison between queens of experimental monogynous and polygynous societies of the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) showed that queens of monogynous societies lay significantly more eggs than queens of polygynous societies. Under this context, we could not demonstrate any dominance or strict hierarchy among queens.

Two hypothesis have been formulated in order to explain the reduction of fecundity which affects all queens in polygynous societies:

- mutual inhibition between queens,

- low coordination and efficiency in polygynous societies

A mutualistic hypothesis is proposed as an alternative to the kin selection hypothesis for the evolution of polygyny.

**Key-words:** *Formicidae*, *Iridomyrmex humilis*, polygyny, experimental monogyny, competition, dominance, mutualism, kin selection.

### INTRODUCTION

Suivant les modèles conventionnels de l'évolution (Fisher, 1930; Wright, 1931; Haldane, 1932), chaque individu bénéficierait d'un avantage proportionnel à sa capacité de produire un nombre de descendants fertiles.

Afin d'augmenter cette productivité, une compétition intraspécifique s'établit entre individus.

Au sein du monde animal, les exemples de compétition intraspécifique sont nombreux. En ce qui concerne les Insectes sociaux, le nombre de reines présentes dans une société et leur fécondité sont fortement influencés par cette compétition. Des mécanismes souvent complexes interviennent dans la régulation du nombre de reines et de leur fécondité propre.

Ainsi, chez certaines abeilles eusociales primitives (*Lasioglossum ssp*) et chez certaines guêpes eusociales primitives (*Polistes ssp*), les fondatrices coopèrent pour former une nouvelle société. Toutefois au cours du développement du premier couvain, une agressivité entre fondatrices apparaît, conduisant à l'établissement d'une hiérarchie qui s'exprime par une atrophie des ovaires des subordonnées (Pardi, 1948; Free, 1955; Gervet, 1956; West-Eberhard, 1969; Michener, 1974). On parle dans ce cas de monogynie fonctionnelle.

Chez les fourmis, la coexistence de plusieurs reines inséminées, dont une seule possède des ovaires fonctionnels a été observée pour la première fois par Buschinger (1968) chez *Leptothorax gredleri*. D'autres exemples furent découverts par la suite chez *Myrmecina graminicola* (Baroni-Urbani, 1968a), *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger et Winter, 1976), *Solenopsis invicta* (Tschinkel et Howard, 1978) *Formicoxenus hirticornis* (Buschinger, 1979), *Leptothorax provancheri* (Buschinger et al., 1980). Toutefois les échantillons examinés nous paraissent trop faibles, voire incomplets pour être acceptés tels quels. Seul le travail de Buschinger et Winter

(1976) sur *Formicoxenus nitidulus* permet de confirmer l'existence d'une monogynie fonctionnelle chez certaines espèces de fourmis.

D'autre part, lors de la fondation, aussi bien chez les guêpes et les abeilles évoluées que chez les fourmis, aucun cas de pléométrie conduisant à une polygynie primaire n'est connu; toutes les sociétés subissent un retour à la monogynie (Michener, 1964, 1974; West-Eberhard, 1973).

La monogynie secondaire peut être soit le résultat de combats entre reines, qui apparaissent dès l'émergence des premières ouvrières (Gaspar, 1965), soit, plus fréquemment, résulter de l'exécution des reines surnuméraires par les premières ouvrières adultes (voir Baroni-Urbani, 1968b; Bartz et Hölldobler, 1982).

Chez les espèces monogynes, ce sont habituellement les ouvrières qui maintiennent la monogynie, en exécutant toute nouvelle reine qui tenterait de s'intégrer. Un tel comportement a été observé chez les Termites (Lüscher, 1952), les Mélipones (Kerr, 1969; Silva et al., 1972) et l'abeille domestique (Darchen et Lensky, 1963). Chez les fourmis nous trouvons de nombreux exemples parmi lesquels nous pouvons citer *Crematogaster scutellaris* (Baroni-Urbani et Soulié, 1962), *Sphaerocrema striatula* (Soulié, 1964), *Leptothorax exilis* (Baroni-Urbani, 1966), *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1963) et *Solenopsis invicta* (Wilson, 1966; Fletcher et Blum, 1983). Chez certaines espèces de fourmis polygynes, il existe aussi des éliminations de reines par les ouvrières; par exemple chez *Iridomyrmex humilis* de telles exécutions ont été observées par Markin (1970) au début de la nouvelle saison de reproduction, de plus nos observations personnelles sur *Formica lugubris* vont dans le même sens.

Ces exemples montrent clairement l'existence d'une forte compétition reproductive parmi les reines. Cette compétition peut s'exercer directement par des combats entre les reines ou par une voie indirecte de nature phéromonale s'exprimant par des modifications comportementales des ouvrières.

On pourrait dès lors supposer que la monogynie devrait être la règle de base de l'eusocialité.

Longtemps la polygynie a été considérée comme un phénomène rare chez les insectes eusociaux (Wilson, 1971). Toutefois, ces dix dernières années ont vu la publication de nombreux travaux faisant état de la polygynie. Par exemple la synthèse de Buschinger (1974a) montre que la moitié des espèces de la myrmécofaune médio-européenne sont polygynes (polygynie facultative ou obligatoire).

Dans ce contexte, la polygynie pose un problème évolutif complexe: comment expliquer la présence de nombreuses reines fécondes coexistant au sein d'une même société ?

Plusieurs travaux ont montré que la fécondité des reines était inversement proportionnelle à leur nombre présent dans une société (Richards et Richards, 1951; Michener, 1964; Fletcher et al., 1980; Mercier, 1983). Pour expliquer cette diminution de fécondité, deux hypothèses ont été émises par Fletcher et Blum (1983):

- chez *Solenopsis invicta*, les reines des sociétés polygynes sont, vu leur nombre (parfois plus de 300), moins nourries, ce qui entraînerait une réduction de leur fécondité;
- les reines possèderaient un mécanisme phéromonal inhibant mutuellement leur fécondité.

Suivant cette deuxième hypothèse on peut se demander si une telle inhibition affecte toutes les reines de la même manière ou dans le cas contraire conduit à l'établissement d'une hiérarchie.

Chez *Leptothorax curvispinosus*, Wilson (1974a et b) montre qu'il y a une oophagie différentielle de certaines reines envers les oeufs pondus par les autres reines de la même société. Cependant, les résultats obtenus semblent plutôt provenir de différences individuelles que d'une véritable hiérarchie.

Eversham (1984) met en évidence chez *Myrmica rubra* des différences comportementales entre reines, toutefois aucune modification physiologique (par exemple la fécondité) due à l'interaction entre reines n'a été relevée.

Dès lors, il apparaît que dans les sociétés matures d'espèces de fourmis polygynes aucun cas de dominance ou de hiérarchie n'a pu, à notre connaissance être démontré clairement.

Afin d'aborder ces problèmes, nous avons tenté de résoudre les questions suivantes chez une espèce de fourmi polygyne: y-a-t'il une inhibition de la ponte chez les reines et si oui mène-t-elle à une hiérarchie ?

Notre choix s'est porté sur une espèce typiquement polygyne: *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Newell, 1909; Markin, 1970) espèce où la tolérance entre individus de différentes sociétés est très grande (Newell, 1908; Newell et Barber, 1913; Skaife, 1955).

## MATERIEL ET METHODES

18 colonies de la fourmi d'Argentine ont été récoltées en novembre 1983 et mars 1984 en France dans la région comprise entre St-Raphaël et Nice. Ces colonies ont été maintenues au laboratoire à une température de  $27^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$  avec une humidité relative de  $55\% \pm 5\%$ . L'éclairage est assuré par la lumière naturelle. Chaque colonie dispose d'eau et d'eau sucrée. De la nourriture artificielle, distribuée ad libitum, a été préparée selon une recette modifiée de D. J. C. Fletcher (com. pers.). Des vers de farine sont régulièrement rajoutés à cette diète. Toutes les colonies ont été maintenues dans ces conditions standards pendant un mois minimum avant le début de la partie expérimentale.

### - Protocole expérimental

Parmi les 18 colonies nous avons sélectionné 7 colonies, qui ont chacune été scindée en une société polygyne comprenant de 5 à 8 reines et un groupe de 5 à 8 sociétés monogynes (le nombre de sociétés monogynes étant fonction du nombre de reines dans la société polygyne). Au total 42 reines sont réparties dans les 7 sociétés polygynes et 42 reines dans les 7 groupes de sociétés monogynes correspondantes. Chaque reine est marquée individuellement (peinture Marktex<sup>®</sup>) et dispose de 0.9 cm<sup>3</sup> d'ouvrières et de couvain. 10, 20, 30, 50, 80, 120 et 160 jours après le début de l'expérimentation nous procédons à un test d'oviposition: chaque reine est pesée (précision de l'ordre de 0.1 mg), puis isolée pendant 14 heures dans un nid expérimental avant d'être replacée dans sa société. Les oeufs pondus pendant ce laps de temps sont alors dénombrés sous la loupe binoculaire.

En cas de décès d'une reine dans une société polygyne, une des reines du groupe des sociétés monogynes correspondantes est tirée au sort et éliminée. A l'inverse la même démarche est effectuée lors de la mort d'une reine en société monogyne. Ainsi le nombre de reines reste identique dans les deux types de sociétés.

## RESULTATS

### - Evolution de la fécondité et du poids des reines au cours du temps

La fécondité des reines, en sociétés monogynes et polygynes, évaluée à l'aide du test d'oviposition (tableau 1) augmente pendant les 80 premiers jours de l'expérience, puis diminue régulièrement au cours de 80 jours suivants. Un test de t montre qu'une différence significative existe entre la fécondité des reines en sociétés monogynes et polygynes. Cette différence apparaît dès le 50<sup>e</sup> jours (4<sup>e</sup> test d'oviposition). En ce qui concerne le poids des reines (tableau 2), nous constatons aussi une augmentation jusqu'à 80 jours puis une diminution. Un test de t montre qu'une différence significative entre le poids des reines des sociétés monogynes et polygynes apparaît déjà à partir du 30<sup>e</sup> jour.

### - Etude des interactions entre reines

Afin d'étudier ces interactions, nous avons sélectionné 5 sociétés polygynes comprenant encore 5 reines au minimum après 120 jours et comparé les résultats avec le témoin composé des 5 groupes de sociétés monogynes correspondantes. L'analyse porte sur les 120 premiers jours de l'expérience.

Nbre de jours après le début de l'expérience	Nbre de reines (mono)	Nbre d'œufs pondus/reine (mono) = $F_m$	Nbre de reines (poly)	Nbre d'œufs pondus/reine (poly) = $F_p$	$\frac{F_m}{F_p}$	Test de t
10	42	4.5 ± 4.9	42	3.5 ± 4.5	1.29	NS
20	42	5.6 ± 3.9	42	4.5 ± 4.5	1.24	NS
30	42	6.9 ± 5.0	42	6.8 ± 5.6	1.01	NS
50	42	15.5 ± 8.2	42	9.7 ± 8.1	1.60	P<0.002
80	38	22.6 ± 9.9	38	11.5 ± 8.9	1.96	P<0.001
120	33	15.8 ± 10.8	33	8.3 ± 8.3	1.90	P<0.001
160	28	6.1 ± 5.7	28	3.2 ± 2.9	1.91	P<0.02

Tableau 1. Résultats détaillés des tests d'oviposition.

Nbre de jours après le début de l'expérience	Nbre de reines (mono)	Poids des reines (mono)	Nbre de reines (poly)	Poids des reines (poly)	Test de t
10	42	3.5±0.5	42	3.4±0.5	NS
20	42	3.7±0.5	42	3.5±0.6	NS
30	42	3.9±0.5	42	3.7±0.4	P<0.05
50	42	4.2±0.5	42	3.8±0.4	P<0.001
80	38	4.4±0.4	38	3.9±0.5	P<0.001
120	33	4.2±0.5	33	3.8±0.5	P<0.001
160	28	3.9±0.4	28	3.5±0.4	P<0.001

Tableau 2. Résultats détaillés des poids des reines (mg).

Le but est de tester l'existence d'une hiérarchie entre reines; ainsi nous déterminons pour chaque société polygyne et pour chacun des 6 tests la reine la plus féconde ( tableau 3 ).

Bien que dans les sociétés polygyne certaines reines se retrouvent fréquemment "meilleure pondeuse", il n'est pas possible de conclure à l'existence d'une hiérarchie, puisque le même phénomène se retrouve dans les groupes de sociétés monogynes. Les différences observées entre reines sont vraisemblablement d'ordre physiologique.

	10	20	30	50	80	120	Tot
F <sub>m</sub>	D	D	B/D	C	B/E	B	B/D (2x)
K <sub>m</sub>	C	E	A	E	C/D/E	D/E	E (3x)
L <sub>m</sub>	H	H	H	H	A	A	H (4x)
P <sub>m</sub>	B/C/E	C/E	C/D	E	E	D	E (3x)
Q <sub>m</sub>	H	A/H	A	A/D	H	H	H (3.5x)
F <sub>p</sub>	I/J/M	K	H	I	H	H	H (3x)
K <sub>p</sub>	J	H	G	G	K	G	G (3x)
L <sub>p</sub>	I	L	N	K	L	L	L (3x)
P <sub>p</sub>	J	G/J	I	J	J	J	J (4.5x)
Q <sub>p</sub>	M	M	M	N	N	O	M (3x)

Tableau 3: Recherche des reines "meilleures pondueuses" de chaque société polygyne (F<sub>p</sub> - Q<sub>p</sub>) et de chaque groupe de sociétés monogynes correspondantes (F<sub>m</sub> - Q<sub>m</sub>) lors des 6 tests d'oviposition (10, 20, 30... 120 jours). Chaque lettre désigne une reine, la dernière colonne indique le nombre de tests où une même reine a été la plus féconde.

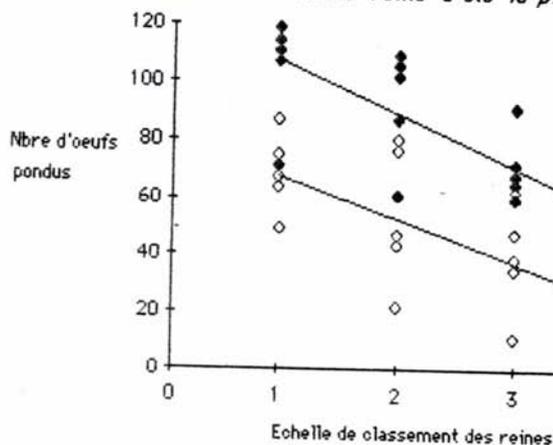


Figure 1: Nombre d'oeufs pondus par les reines des sociétés polygyne (symboles ouverts) et les reines des sociétés monogynes (symboles fermés) au cours des 6 tests en fonction de leur classement au sein de leur société.

Afin d'affiner notre analyse, les taux de ponte de toutes les reines ont été pris en considération: nous avons calculé le nombre d'oeufs pondus sur l'ensemble des 6 tests d'oviposition et établi dans chaque société polygyne et dans chaque groupe de sociétés monogynes

un classement des reines allant de 1 à 5 (rang 1 = meilleure pondeuse). Lorsqu'une société polygyne et son groupe de sociétés monogynes correspondant possèdent plus de 5 reines, une moyenne des oeufs pondus par les "reines intermédiaires" est établie et utilisée comme résultat de rang 3 (figure 1).

En comparant le nombre d'oeufs pondus par les reines des sociétés polygynes nous constatons une forte différence entre les reines "meilleures pondeuses" (rang 1) et les "mauvaises pondeuses" (rang 5). Relevons de plus l'existence d'une relation linéaire en fonction du classement ( $n = 25$ ,  $r = 0.81$ ). Cependant nous obtenons des résultats similaires dans les groupes de sociétés monogynes, ce qui ne nous permet pas de conclure à l'existence d'une hiérarchie.

D'autre part si l'on compare les sociétés monogynes et polygynes, on remarque que les reines des sociétés polygynes pondent moins d'oeufs que les reines des sociétés monogynes occupant un même rang; la diminution de fécondité affecte donc toutes les reines. Afin d'éliminer cette différence globale de ponte dans la comparaison entre les deux types de sociétés, nous avons exprimé la contribution des reines en pourcent (les reines des sociétés polygynes par rapport à l'ensemble des reines en sociétés polygynes, idem pour les reines des sociétés monogynes).

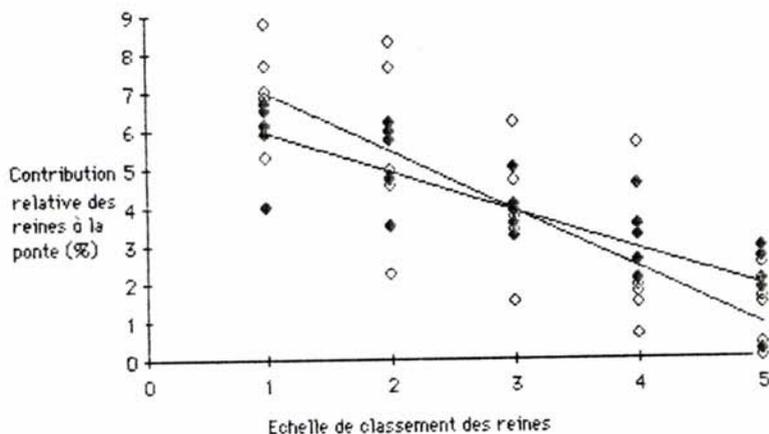


Figure 2: Idem figure 1, mais le nombre d'oeufs pondus est exprimé en pourcent du nombre total d'oeufs pondus

Nous constatons (figure 2) que la contribution des reines "bonnes pondeuses" des sociétés polygynes est plus élevée que celle des sociétés monogynes. L'inverse se produisant pour les reines "mauvaises pondeuses".

Une analyse statistique comparant les droites de régression ne montre cependant aucune différence significative ( $t \text{ calc.} = 1.990$ ;  $dl = 46$ ).

Nous avons effectué une deuxième comparaison entre les fécondités des reines des deux types, non plus en établissant un classement de la fécondité sur l'ensemble des 6 tests d'oviposition, mais en établissant un classement lors de chaque test. Puis nous avons additionné, sur les 6 tests, le nombre d'oeufs pondus en fonction de ce classement. Nous considérons dans ce cas les reines selon un classement variable au cours du temps (figure 3).

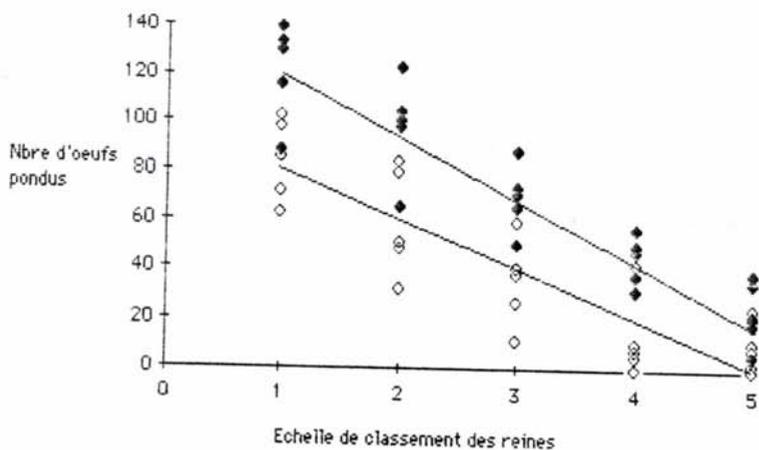


Figure 3: Idem figure 1, mais les reines sont classées selon un classement variable pour chaque test d'oviposition (voir texte).

Une telle analyse permet de fortement diminuer les variances et de mettre en évidence de façon significative une différence entre les pentes des droites de régression des contributions relatives des reines à la ponte (figure 4) ( $tcac1. = 2.470$ ;  $dl = 46$ ;  $P < 0.02$ ).

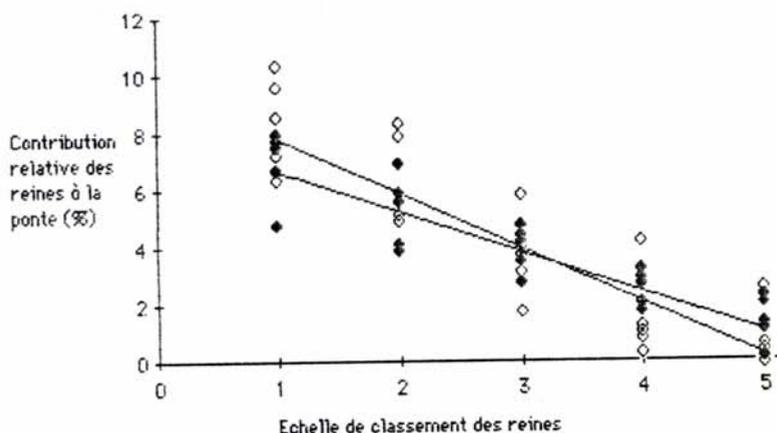


Figure 4: idem figure 2, mais les reines sont classées selon un classement variable pour chaque test d'oviposition.

## DISCUSSION

### - Evolution de la fécondité et du poids au cours du temps

L'augmentation du poids et de la fécondité pendant les 80 premiers jours de l'expérimentation, puis leurs diminutions lors des 80 jours suivants sont vraisemblablement le reflet d'un cycle interne, les reines ayant besoin d'un repos physiologique (Benois, 1973).

### - Différences de fécondité et de poids entre reines des sociétés monogynes et polygynes.

Bartels (1983) a aussi tenté de mettre en évidence des différences dans la production de couvain entre sociétés monogynes et polygynes chez la fourmi d'Argentine. De plus dans son expérimentation, il nourrit ses sociétés avec trois diètes différentes: pauvre, intermédiaire et riche. Il n'obtient des différences significatives qu'avec les deux premières diètes citées. Il conclut que la production des reines des sociétés polygynes n'est inférieure à celle des reines des sociétés monogynes que si la nourriture est limitée. Ceci paraît être en contradiction avec nos résultats, notre diète pouvant être considérée comme riche (dans nos expériences, les reines pondent 3 à 4 fois plus d'oeufs !).

Un examen attentif de ses résultats montre que la production d'oeufs par reines en société monogyne est deux fois plus importante que celle des reines des sociétés polygynes. Cependant la faible taille de ses échantillons ne lui permet pas de mettre en évidence cette différence de façon significative. Nous pouvons conclure que quelle que soit la diète, la productivité du couvain et la fécondité des reines est supérieure en sociétés monogynes. Cette différence se retrouve aussi lorsque l'on considère le poids des différentes reines (voir tableau 2).

La comparaison des fécondités entre reines d'une même société n'a pas permis de mettre en évidence une hiérarchie entre ces reines. Cependant l'examen des figures 2 et 4 montre que les différences de fécondité relative entre reines des sociétés polygynes sont plus élevées que celles existant entre reines des sociétés monogynes. Une telle différence pourrait s'expliquer de la façon suivante: les reines "bonnes pondeuses" des sociétés monogynes sont plus proches du seuil physiologique de fécondité maximale, si bien que les différences entre "bonnes" et "mauvaises pondeuses" sont moins importantes que dans les sociétés polygynes.

Bartels (1983) a tenté une approche de cette question et bien que ses échantillons soient trop faibles pour tirer des conclusions certaines, il avait déjà pressenti que les interactions entre reines ne sont pas un facteur majeur des différences de fécondité.

Ces résultats nous amènent à formuler deux hypothèses afin d'expliquer les différences de fécondité et de poids entre les reines des sociétés monogynes et polygynes.

Compte tenu du fait que la réduction de la fécondité affecte toutes les reines des sociétés polygynes et qu'il n'existe pas de dominance ou de hiérarchie stricte, nous pouvons envisager:

- une inhibition mutuelle de la fécondité entre reines; cette inhibition serait de nature phéromonale, aucune agressivité entre reines n'ayant jamais été observée (Bartels, 1983; observations personnelles),

- Une coordination et efficacité réduite des ouvrières en sociétés polygynes; plusieurs auteurs (Brian, 1950, 1957; Michener, 1964) ont montré que chez les Insectes sociaux, l'efficacité des ouvrières était inversement proportionnelle à la taille des sociétés. Dans nos expériences, les sociétés polygynes étant plus peuplées, un phénomène semblable pourrait se retrouver. De plus, la présence de plusieurs reines, dans une même société, pourrait aussi perturber

certaines régulations sociales et être la cause de la diminution de l'efficacité et de la coordination des ouvrières.

- La polygynie dans un contexte évolutif.

Chez la fourmi d'Argentine, la fécondité des reines n'est pas véritablement influencée par une inhibition compétitive. Comme une telle compétition n'a à notre connaissance jamais été démontrée chez une espèce de fourmis strictement polygyne, nous pouvons tenter d'intégrer la polygynie dans un contexte évolutif basé sur les deux propositions suivantes: sélection de parentèle ("kin selection") et mutualisme.

Suivant la théorie de Hamilton (1964 a), intitulée par la suite "kin selection" (Maynard Smith, 1964), la polygynie serait explicable si les reines étaient apparentées (Hamilton, 1964 b; Wilson, 1966, 1971; Hölldobler et Wilson, 1977). En ce qui concerne les fourmis, plusieurs travaux ont tenté de mettre en évidence le degré de parenté entre reines de sociétés polygyne (Craig et Crozier, 1979; Pamilo et Varvio-Aho, 1979; Pamilo, 1981, 1982; Pearson, 1982, 1983). Ces études montrent que les reines sont souvent apparentées, mais qu'il ne s'agit pas d'une règle absolue.

Une autre tentative serait de considérer la polygynie non pas comme la résultante d'actes "altruistes", mais plutôt de mutualisme. En effet dans certains milieux, les avantages sélectifs de la polygynie semblent nombreux pour certaines espèces (Hölldobler et Wilson, 1977). Une telle hypothèse n'est envisageable que si la polygynie est une acquisition secondaire, ce qui semble bien être le cas chez les fourmis (Wilson, 1974b; Brian, 1983). Cependant comme l'ont relevé Rosengren et Pamilo (1983), pourquoi ne pas imaginer que certaines reines redeviennent "égoïstes" en ne produisant plus que des sexués par exemple. De telles sociétés comprenant plusieurs reines "égoïstes" seraient moins fonctionnelles. Dès lors il est vraisemblable qu'une forte sélection agissant au niveau de la colonie ou de la population, sélection envisagée par Sturtevant (1938), puis discutée par Oster et Wilson (1978) et Crozier (1979) s'opérerait contre ces nouvelles sociétés. Il est évident que ces deux théories, sélection de parentèle et mutualisme, ne sont pas exclusives, leur importance relative pouvant fortement varier d'une espèce à l'autre et même au sein d'une espèce lorsqu'elle occupe des milieux différents.

### Remerciements

Nous tenons à remercier ici tout particulièrement le Service Socio-culturel de l'Université de Lausanne, la Fondation Georgine Claraz par l'entremise de son président, M. le Doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Lausanne et la Société Académique vaudoise (Fonds Reymond) pour leur aide financière, sans laquelle ce travail n'aurait pas été réalisable. Nos chaleureux remerciements s'adressent aussi à Mme J. Casevitz-Weulersse (Museum d'Histoire Naturelle, Paris) et M. J.-P. Marro (INRA, Antibes) pour leur aide lors de la récolte du matériel en France.

### Références

- Baroni-Urbani, C., 1966.- Ulteriori osservazioni ed esperenze sulla monoginia dei formicidi: saggio di un analisi del comportamento in *Leptothorax exilis* Em.. *Ins. Soc.* 13: 173-183.
- Baroni-Urbani, C., 1968a.- Dominance et monogynie fonctionnelle dans une société digynique de *Myrmecina graminicola* Latr.. *Ins. Soc.* 15: 407-411.
- Baroni-Urbani, C., 1968b.- Monogyny in ants societies. *Zool. Anz.* 181: 269-277.
- Baroni-Urbani, C. et Soulié, J., 1962. - Monogynie chez la fourmi *Crematogaster scutellaris*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 97: 29-34.
- Bartels, P. J., 1983.- Polygyny and the reproductive biology of the Argentine ant. *Ph. D. Thesis, University of California, Santa Cruz.* 205 pp.
- Bartz, S. H. and Hölldobler, B., 1982.- Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera, Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 137-147.
- Benois, A., 1973.- Incidences des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae), dans la région d'Antibes. *Ins. Soc.* 20: 267-296.
- Brian, M. V., 1950.- The stable winter population structure in species of *Myrmica*. *J. of Anim. Ecology* 19: 119-123.
- Brian, M. V., 1957.- The growth and development of colonies of the ant *Myrmica*. *Ins. Soc.* 4: 177-190.

- Brian, M., V., 1983.- *Social Insects: ecology and behavioral biology*. Chapman and Hall, London/New-York, 377 pp.
- Buschinger, A., 1968.- Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 15: 217-226.
- Buschinger, A., 1974.- Monogynie und Polygynie im Insektensozietäten. In: *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. Schmidt G. H., (Hrsg), Wissenschaftliche Verlagsges. Stuttgart: 862-867.
- Buschinger, A., 1979.- Functional monogyny in the american guest ant *Formicoxenus hirticornis* (Emery) (= *Leptothorax hirticornis*), (Hym. Form.). *Ins. Soc.* 26: 61-68.
- Buschinger, A. und Winter, U., 1976.- Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). *Ins. Soc.* 23: 549-558.
- Buschinger, A., Francoeur, A. and Fischer, K., 1980.- Functional monogyny, sexual behavior and karyotype of the guest ant *Leptothorax provancheri* Emery. (Hym., Formicidae). *Psyche* 87: 1-12.
- Craig, R. and Crozier, R., H., 1979.- Relatedness in the polygynous ant *Myrmecia pilosula*. *Evolution* 33: 335-341.
- Crozier, R., H., 1979.- Genetics of sociality. in *Social Insects*, vol 1, H.,R., Hermann (ed). Acad. Press, New-York: 223-286.
- Darchen, R. et Lensky, J., 1963.- Quelques problèmes soulevés par la création de colonies polygynes d'abeilles. *Ins. Soc.* 10: 337-357.
- Eversham, E., J., M., 1984.- Queen distribution movements and interactions in a semi natural nest of the ant *Myrmica rubra* L.. *Ins. Soc.* 31: 5-19.
- Fisher, R., A., 1930.- *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press., Oxford, XIV, 272 pp.
- Fletcher, D., J., C., Blum, M., S., 1983.- Regulation of queen number by workers in colonies of social insects. *Science* 219: 312-314.
- Fletcher, D., J., C., Blum, M., S., Whitt, T., V., and Tempel, N., 1980.- Monogyny and polygyny in the fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73: 658-661.
- Free, J., B., 1955.- The behavior of egg-laying workers in Bumblebee workers. *Brit. J. Anim. Behav.* 3: 147-153.

- Gaspar, Ch., 1965.- La monogynie chez *Lasius niger* Linnaeus, résultats d'une sélection des femelles par les jeunes ouvrières. *Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembloux*, 33: 217-220.
- Gervet, J., 1956.- L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym., Vespidae). *Ins. Soc.*, 3: 159-176.
- Haldane, J., B., S., 1932.- *The causes of evolution*. Longmans, Green, London. vii. 234 pp.
- Hamilton, W., D., 1964a.- The genetical evolution of social behavior, I. *J. Theor. Biol.* 7: 1-16.
- Hamilton, W., D., 1964b.- The genetical evolution of social behavior, II. *J. Theor. Biol.* 7: 17-52.
- Hölldobler, B. and Wilson, E., O., 1977.- The number of queens: an important trait in an evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- Kerr, W., E., 1969.- Some aspects of the evolution of social bees. *Evolut. Biol.*, 3: 119-175.
- Lüscher, M., 1952. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termiten *Kaloterme flavicollis* Fabr. *Zeitschr. für Vergl. Phys.*, 34: 123-141.
- Markin, G., P., 1970.- The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae), in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63: 1238-1242.
- Maynard Smith, J., 1964.- Group selection and kin selection. *Nature* 201: 1145-1147.
- Mercier, B., 1984.- Rôle de la polygynie dans la productivité des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Thèse 3<sup>e</sup> cycle*, Université Paul-Sabatier, Toulouse, 130 pp.
- Michener, C., D., 1964.- Reproductive efficiency in relation with colony size in hymenopterous societies. *Ins. Soc.*, 11: 317-341.
- Michener, C., D., 1974.- *The social behavior of bees: a comparative study*. Cambridge, Mass., Belknap Press. Harvard Univ. Press, 404 pp.
- Newell, W., 1908.- Notes on the habits of the Argentine or "New Orleans" ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *J. Econ. Ent.* 1: 21-34.

- Newell, W., 1909.- The life history of the Argentine ant. *J. Econ. Ent.* 2: 174-192.
- Newell, W. and Barber, T., C., 1913.- The Argentine ant. U.S.D.A. Bureau of Entomology, *Bull.* 122, 98 pp.
- Oster, G., and Wilson, E., O., 1978.- *Caste ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 352 pp.
- Pardi, L., 1948.- Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.*, 21: 1-13.
- Pamilo, P., 1981.- Genetic organization of *Formica sanguinea* populations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 45-50.
- Pamilo, P., 1982.- Genetic populations structure in polygynous *Formica* ants. *Heredity* 48: 95-106.
- Pamilo, P. and Varvio-Hao, S., L., 1979.- Genetic structure of nests in the ant *Formica sanguinea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 91-98.
- Passera, L., 1963.- Les relations sociales chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hyménoptères, Formicoidea, Formicidae). *Ins. Soc.* 10: 103-110.
- Pearson, B., 1982. Relatedness of normal queens (macrogynes) in nests of the polygynous ant *Myrmica rubra* L.. *Evolution* 36: 107-112.
- Pearson, B., 1983. Intra-colonial relatedness amongst workers in a population of nests of the polygynous ant, *Myrmica rubra* Latr.. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 1-4.
- Rosengren, R. and Pamilo, P., 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Ent. Fenn.* 42: 65-77.
- Richards, O., W. and Richards, M., J., 1951.- Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Trans. Roy. Entom. Soc. London* 102: 1-170.
- Silva, P., L., N., da, Zucchi, R. and Kerr, W., E., 1972.- Biological and behavioral aspects of the reproduction in some species of *Melipona*. *Anim Behav.* 20: 123-132.
- Skaife, S., H., 1955.- The Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Trans. Roy. Soc. South-Africa* 34: 355-377.
- Sturtevant, A., H., 1938.- Essays on evolution. II. On the effects of selection on social insects. *Quart. Rev. Biol.*, 13: 74-76.

- 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.
- West-Eberhard, M., J., 1969.- The social biology of polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 140: 1-100.
- West-Eberhard, M., J., 1973.- Monogyny in "polygynous" social wasps. *Proc. VIIIth Int. Congr. IUSSI, London*, 396-403.
- Wilson, E., O., 1966.- Behavior of social insects. *Symp. Roy. Entomol. Soc., London*, 3: 81-96.
- Wilson, E., O., 1971. - *The Insect Societies*. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press., 548 pp.
- Wilson, E., O., 1974a.- The population consequences of polygyny in the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 781-786.
- Wilson, E., O., 1974b.- Aversive behavior and competition with colonies of the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 777-780.
- Wright, S., 1931.- Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-158.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 281-291 (1985)

**DUREE DE VIE INDIVIDUELLE CHEZ LE POLISTE -  
CONSEQUENCES ECOETHOLOGIQUES.  
(Hym., Vespidae)**

par

**Jacques GERVET, Michel PRATTE et Danièle GABOURIAUT**

Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie  
C.N.R.S. - INP 16, 31 chemin J.-Aiguier, BP 71  
13277 MARSEILLE CEDEX 9

**Résumé :** Chez les Polistes, les deux castes femelles ne sont pas morphologiquement discernables et ce fait rend plus difficile l'analyse des caractères de la biologie reproductrice du guêpier.

L'étude systématique de la durée de vie, sur un lot de 2000 guêpes, issues de 20 colonies permet de discerner plusieurs modes dans la distribution des durées : on discerne deux pics principaux dont l'un vers 50 à 60 jours correspondrait aux ouvrières et l'autre, vers 300 à 320 jours aux Reines ; des modes secondaires indiqueraient des crises particulières dans la vie du guêpier. Enfin, les mâles montrent une distribution unimodale, dont le mode correspond à une valeur très voisine de celle qu'on observe dans la population considérée comme représentant les ouvrières.

La répartition des dates de naissance des femelles "à vie longue" et "à vie courte" est peu favorable à l'hypothèse d'un réglage des castes purement lié à la saison. On discute les mécanismes possibles, sur la base de résultats encore incomplets, et de leurs conséquences sur la biologie du guêpier.

**Mots-clés :** *Vespidae*, *Polistes gallicus*, durée de vie, castes, valeur adaptative.

**Summary :** The two female castes found in *Polistes* paper wasp colonies are not morphologically distinguishable, which makes investigations on the adaptative features of a colony's reproductive biology rather difficult.

In a systematic life-span study conducted on a set of 2000 wasps from 26 colonies several modes were found to exist in the life span distribution. Two main peaks were observed : the one occurred around 50-60 days and was assumed to correspond to the workers, and the other around 300-320 days presumably corresponding to the Queens ; the secondary modes observed seem to reflect certain crucial moments in the life of the colony.

Lastly, life-span distribution among the males showed a single mode involving very similar values to those observed in the sub-population thought to correspond to the workers.

The distribution of the dates of birth of long-lived and short-lived females does not support the theory that life-span is regulated purely on the basis of seasonal factors. Possible mechanisms are discussed in relation to the still rather fragmentary data, in terms of their fitness for a colony having an overall annual life span ranging between three and nine months, depending on the latitude.

**Key-words :** *Vespidae*, *Polistes gallicus*, *life-span*, *castes*, *fitness*.

L'espèce *Polistes gallicus* L. a une distribution latitudinale large : fréquente en Egypte (31°N), elle dépasse légèrement la latitude de Paris (49°N). Parallèlement, la période annuelle d'activité du guêpier varie de 3 à 9 mois selon les conditions climatiques.

Face à une telle variation, la durée de la vie individuelle, et notamment celle des ouvrières, constitue un paramètre important de la vie de guêpier, pouvant par exemple entraîner la nécessité d'un renouvellement des ouvrières au cours d'une même saison. C'est pourquoi on en a tenté une étude plus systématique visant à dégager les conséquences qui en résultent pour la vie du guêpier.

Chez le Poliste gaulois, en outre, les castes ne sont guère discernables extérieurement et la durée de vie individuelle reste le meilleur moyen non destructif de les différencier. Si l'étude de leur déterminisme ne constitue pas notre but premier, le présent travail permettant de dégager les règles différentielles de leur apparition permet d'approcher ce qu'on pourrait appeler la stratégie reproductrice du guêpier.

**Methodes** - La durée de vie des femelles a été suivie sur un lot (PRATTE et col., 1984) de guêpiers fondés en élevage à une date plus précoce (15 mars) que dans les conditions naturelles à Marseille ; les descendantes sont mises à hiverner dans la nature.

- La vie des mâles est étudiée sur un lot distinct de guêpiers fondés au laboratoire par des guêpes elles-mêmes nées au laboratoire et dont le taux de fécondation est faible.

#### 1° Durée de vie individuelle.

La fig. 1 montre la distribution des durées de vie observées pour un lot de 400 mâles ; on peut la considérer comme unimodale, centrée autour d'un mode correspondant à une durée de vie de 40 à 50 jours.

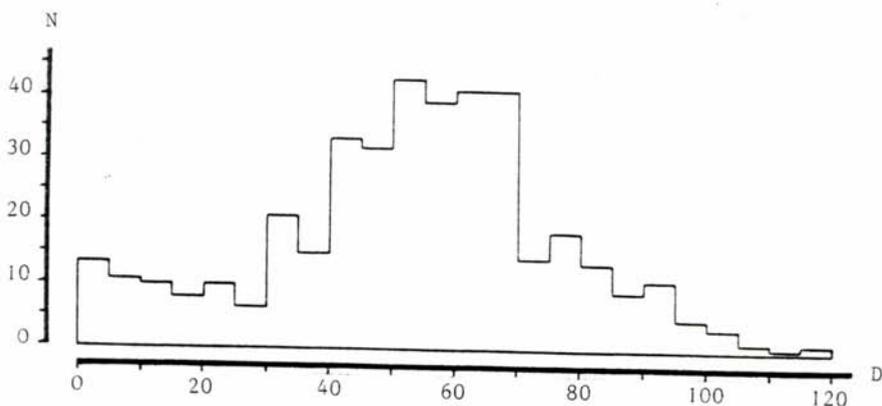


Fig. 1 - Durée de vie dans une population de mâles

LEGENDE : N : effectif

D : durée de vie (exprimée en jours)

Plus complexe paraît la distribution observée pour un lot de 2000 femelles (fig. 2) ; la multimodalité observée invite à une analyse plus précise.

Le premier mode, correspondant à des très faibles durées de vie (0 à 15 jours), résulterait d'un artefact (toxicité du vernis de marquage à la suite d'un changement de fabrication) ; de fait, nous ne l'avons pas retrouvé dans d'autres lots.

Une autre cause de mortalité est clairement liée aux conditions météorologiques : les descendantes remises à hiverner en terrarium ont montré une mortalité importante lors de fortes intempéries survenues entre le 20.XII et le 4.I ; une telle mortalité est sans enjeu pour la différenciation des castes et, pour établir la fig. 3, nous retirons toutes les guêpes mortes entre ces deux dates.

On a voulu, en outre, intégrer dans l'étude de la population la connaissance que l'on a du comportement des animaux. Un certain nombre de guêpes ont participé au travail social peu après leur naissance (récolte de proies ou de matériau de construction) : selon les données classiques on peut les considérer comme des ouvrières. D'autres, après avoir passé l'hiver, ont fondé un nouveau guêpier au printemps : on peut, à coup sûr, les considérer comme des fondatrices-filles.

La fig. 3 indique la distribution des durées de vie observées pour les femelles après suppression des deux catégories de guêpes précitées, dont la mort peut être attribuée à des causes exogènes. On a reporté, en outre, les données comportementales fournies par l'examen des deux traits de comportement cités,

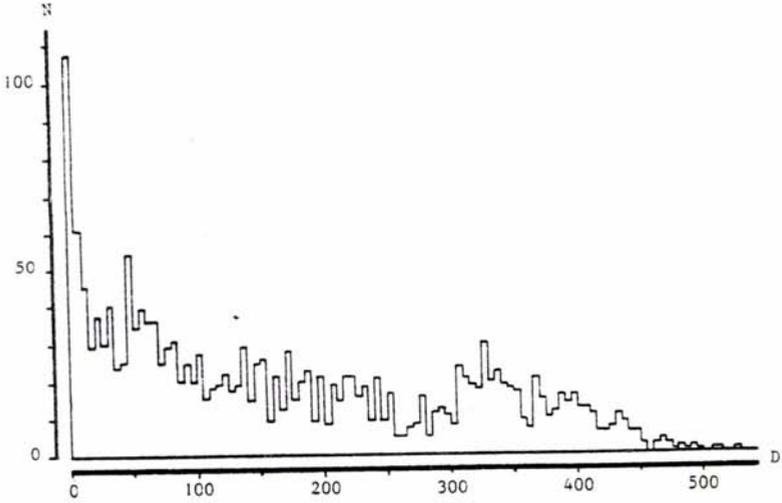


Fig. 2 - Durée de vie dans une population de femelles - Données brutes.  
LEGENDE : cf. fig. 1.

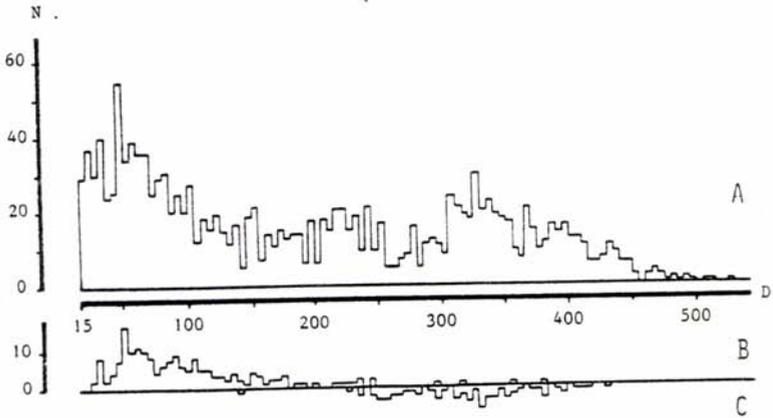


Fig. 3 - Distribution des durées de vie dans une population de femelles.  
Données corrigées (cf texte)

LEGENDE : A : Ensemble des femelles  
B : Ouvrières  
C : Fondatrices filles

permettant de définir, à coup sûr, l'appartenance de caste des sujets sur lesquels ils ont été observés. Son examen donne lieu aux remarques suivantes :

- La distribution, une fois éliminés les artefacts, montre deux modes clairement discernables : l'un correspond à une vie de l'ordre de 50 à 60 jours (très voisine de celle des mâles) et l'autre à une durée de l'ordre de 330 à 340 jours. Il y a pourtant une large zone de recouvrement.

- Sur la base des indices éthologiques retenus, les deux castes ont des durées de vie distribuées comme celles des deux sous populations. On peut considérer que celles-ci constituent au niveau de la population globale, la meilleure approximation possible de la distribution des castes dans la descendance.

Toutefois, le recouvrement des durées de vie des deux castes, l'existence d'une sous population intermédiaire importante (morte en hivernage ou en début de conditions estivales), empêche d'attribuer raisonnablement une appartenance de caste à chaque sujet considéré individuellement, au simple examen de sa durée de vie. C'est pourquoi, pour différencier des sous populations qui aient une signification de caste plus homogène, nous avons discerné deux sous populations en ne retenant que les parties des distributions les plus proches des valeurs modales.

- Des guêpes dites "à vie courte", dont la durée de vie a été comprise entre 15 et 100 jours,

- Des guêpes dites "à vie longue", dont la vie a dépassé 260 jours.

Une telle distinction, assez drastique puisqu'elle ne retient qu'environ la moitié du lot initial, vise à différencier des lots plus homogènes, mais cette précision accrue se paie de l'impossibilité d'apprécier précisément les effectifs respectifs totaux des deux castes dans la population considérée.

Sur la base d'une telle distinction, on a pourtant cherché à évaluer la variation, au cours de la vie du guêpier, du taux d'apparition de ces deux types de guêpes.

## 2° Evolution de la production de descendance au cours de la vie du guêpier.

Pour étudier cette évolution, on a voulu combiner les données concernant vingt six guêpiers ; afin de souligner les paramètres proprement biologiques de la vie sociale, on considère uniformément comme jour 1 celui de la première apparition de descendance pour chaque colonie et, pour chacun des jours successifs, on additionne les valeurs provenant de l'ensemble des nids. Les résultats sont regroupés par période de dix jours. La figure 4 qui donne les valeurs globales d'un certain nombre de paramètres de la production de descendance, fournit une image de la production moyenne dans le lot considéré. Elle donne lieu aux remarques suivantes :

- La production totale de descendance passe par un maximum 50 jours environ après l'apparition imaginaire de la première

descendante ; elle décroît ensuite progressivement et stoppe 110 jours plus tard,

- La production des mâles (PRATTE et col., 1984) montre un premier pic une trentaine de jours après la première naissance, puis chute ; un second pic apparaît en fin de saison. Il semble (loc. cit.) que le premier pic corresponde à des oeufs pondus par la fondatrice, et le second, pour l'essentiel, à des oeufs d'ouvrières. Cette production est, sur la fig. 4, exprimée, pour chaque décade, en pourcentage de la descendance totale. En fin de période, le pourcentage très important correspond pourtant à un effectif faible car la production totale est basse.

On souligne que la date précise du premier pic varie quelque peu d'un nid à l'autre, ce qui tend à le rendre moins aigu au niveau de l'ensemble de la population.

- La production des femelles, non figurée, serait bien sûr, avec les conventions adoptées, symétrique de celle des mâles. Mais ce que nous voulions indiquer c'est la variation des productions respectives des guêpes "à vie courte" et "à vie longue" ; la figure montre la variation des proportions respectives (en %) de ces deux types de guêpes parmi l'ensemble des femelles produites au cours de la même période de dix jours.

On note que le poids relatif de ces deux catégories de femelles varie fortement au cours de l'évolution du guêpier : la première décade n'a donné naissance qu'à des guêpes "à vie courte" dont la proportion dans la descendance baisse ensuite régulièrement ; à l'inverse des guêpes "à vie longue" apparaissent dès la seconde décade, et leur proportion augmente régulièrement au cours de l'été.

Sur le plan biologique, deux points se dégagent de ces remarques :

- Les mâles produits au cours du premier pic apparaissent à une phase où la production de "femelles à vie longue" est faible. Leur durée de vie, montrée par la fig. 1, ne leur permet pas de rester en vie jusqu'à la période d'apparition maximale des "guêpes à vie longue", potentiellement fondatrices filles.

Il en résulte que la fécondation de celles-ci résulterait plus particulièrement des mâles apparus en fin de la vie du guêpier et pour la plupart descendant d'ouvrières.

- Si les "guêpes à vie courte" sont produits avant les "guêpes à vie longue", ce qui est l'ordre classiquement observé pour l'apparition des ouvrières et des fondatrices filles, on ne note pas de passage brusque d'un type de production à l'autre le type de succession classiquement discerné par divers auteurs, liant le passage à une date fixe, éventuellement liée à une variation de la durée du jour, ne rend pas compte des résultats ici observés.

Les conditions de notre élevage ne mimant pas parfaitement celles de la nature (en ce qui concerne notamment la variation de la durée du jour), il n'est pas assuré, en toute rigueur, que le chevauchement

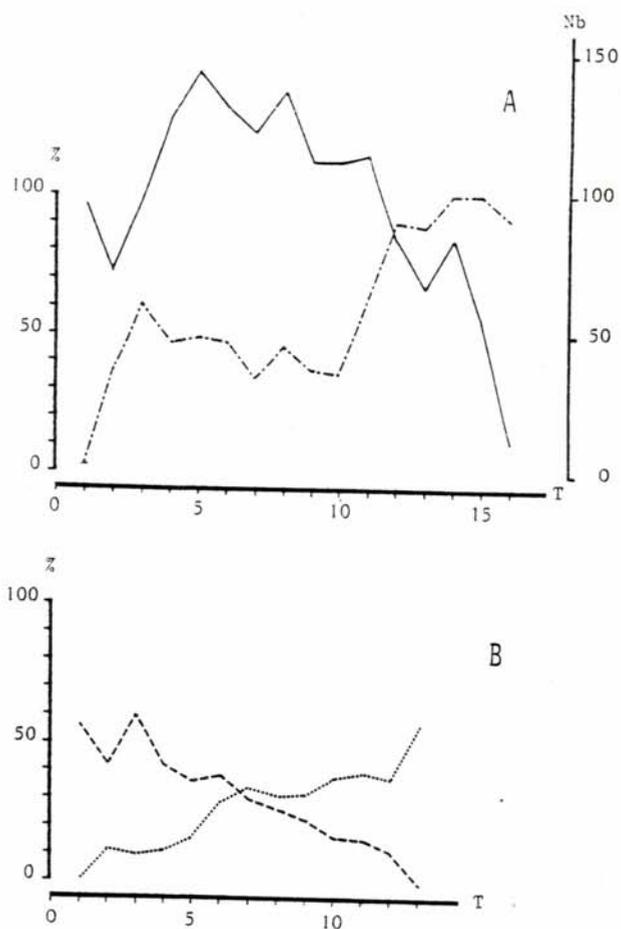


Fig. 4 - Production de descendance dans un lot de 25 guêpiers (par périodes de dix jours).

LEGENDE :

Nb : Effectif total de la descendance produite durant chaque décade  
 T : Temps. Nombre de décades écoulées depuis l'apparition de la première descendance.

A ——— : Descendance totale

----- : Proportion des mâles (en %) produits parmi la descendance totale (  $\times 100$  )

B : - - - - - : Proportion des femelles à vie courte

..... : Proportion des femelles à vie longue.

des périodes de production des deux castes soit aussi important que celui qu'indique la figure 4. L'existence de deux sous populations distinctes et l'ordre de leur apparition montrent toutefois que le déroulement des phénomènes ne diffère pas fondamentalement d'une condition à l'autre.

### 3° - Différences entre guêpiers et conséquences écoéthologiques.

L'évolution moyenne montrée par la fig. 4 recouvre en fait, d'une colonie à l'autre, des situations très variées, notamment en ce qui concerne les effectifs des deux types de femelles ; leur confrontation ne vise pas tant à mettre en évidence une variabilité, que l'on peut évidemment s'attendre à trouver dans tout processus biologique, mais à suggérer une interprétation fonctionnelle grâce à l'examen simultané de divers paramètres de l'évolution du guêpier.

Comme indice de la composition de la descendance femelle, nous prenons la proportion (exprimée en %) des "guêpes à vie courte" (15 à 100 jours) ; cette proportion, en effet, est moins affectée par les causes aléatoires de mortalité en cours de diapause que la proportion des "guêpes à vie longue".

Cette proportion varie fortement (de 9.5 à 60% de la descendance femelle) d'un guêpier à l'autre, ce qui suggère, réciproquement, une contribution très différente à la production de Reines susceptibles de fonder les colonies de l'année suivante ; pour rechercher les corrélats de ce qui semble a priori une différence de capacité reproductrice on a voulu comparer deux lots, de cinq guêpiers chacun, fort différents à cet égard : l'un contient les cinq guêpiers ayant eu la plus forte proportion (37 à 60%) de guêpes à vie courte parmi la descendance femelle produite et l'autre les cinq guêpiers ayant, par contre, donné la plus faible proportion (9.5 à 15%) de guêpes à vie courte parmi la descendance femelle.

Le Tableau I compare d'un lot à l'autre un certain nombre de paramètres concernant aussi bien le déroulement de la vie du guêpier que la production de descendance. Pour chacun d'eux on indique la valeur médiane correspondant à chaque lot, et les deux lots sont comparés au moyen du test de MANN-WHITNEY. Le tableau note (+) les cas où les deux lots diffèrent au seuil de  $P = 0.05$  (le signe +/- indique que cette limite est approchée sans être atteinte).

## A. Déroutement de la vie du guêpier (dates médianes)

Lot	Fondation	Première Emergence	Orphelinage	Dernière Emergence mâle	Dernière Emergence femelle
15-100 fort	18/03	24/04	21/06	22/09	28/07
15-100 faible	23/03	6/05	18/10	14/09	30/08
M - W	-	-	+	-	+

## B. Production de descendance (valeurs médianes)

Lot	Male + Femelle	Mâle	Femelle	SR male/femelle	Femelle (15-100)	Femelle (>260)
15-100 fort	177	132	70	1.89	26	5
15-100 faible	123	34	96	0.35	12	16
M - W	+	+	-	+	+	-

TABLEAU I

Confrontation de guêpiers ayant donné respectivement des fortes et faibles proportions de femelles "à vie courte" (15 à 60 jours).

LEGENDE : 15-100 fort : Lot des guêpiers ayant donné une forte proportion de femelles à vie courte,

15-100 faible : Lot des guêpiers ayant donné une faible proportion de femelles à vie courte,

M et W : comparaison de deux lots à l'aide du test de Mann-Whitney,

+ : les deux lots diffèrent au seuil de  $P = 0.05$

- : les deux lots ne diffèrent pas au seuil de  $P = 0.05$

SR Male/Femelle : Sex ratio de la descendance ; le nombre des mâles étant placé en numérateur,

Femelle (15-100) : Effectif des guêpes "à vie courte" produites par le guêpier (valeur médiane de chaque lot)

Femelle (>260) : Effectif des guêpes "à vie longue"

Deux remarques se dégagent :

- Les deux lots de guêpiers sont à peu près contemporains : dates de fondation et d'apparition de la première descendante sont voisines, de même que la date d'apparition du dernier descendant mâle. La population est donc relativement homogène en ce qui concerne la vie des guêpiers.

La seule différence repérée concerne une forte différence dans la date de l'orphelinage, et donc (la parthénogenèse semblant purement arrhénotoque) dans la fin de la production de descendante femelle. Les nids ayant produit une forte proportion de femelles à vie courte sont des nids précocement orphelins (dès la fin juin).

- La descendance totale (mâles et femelles considérés ensemble) est plus forte pour les nids à forte proportion de femelles à vie courte, donc à orphelinage précoce : la mort prématurée de la Reine s'accompagne d'un accroissement de la descendance totale ! Evidemment cet accroissement correspond à la production de mâles.

Par contre, la différence entre les productions de femelles des deux lots n'atteint pas le seuil de signification, bien que la différence entre les valeurs médianes soit notable. Il en résulte évidemment une importante différence concernant le sex ratio de la descendance, déséquilibré en faveur du sexe mâle pour les guêpiers précocement orphelins et produisant surtout des femelles à vie courte, plus fortement déséquilibré encore, mais en faveur du sexe femelle, pour les guêpiers produisant peu de femelles à vie courte et ayant conservé longtemps la fondatrice.

Plusieurs hypothèses, actuellement à l'épreuve, pourraient expliquer ce lien entre orphelinage précoce et production préférentielle de femelles à vie courte, mais le point que nous soulignons est qu'il en résulte une dualité fonctionnelle, équivalente à deux conduites reproductrices différentes :

- Certains guêpiers éliminent rapidement leur Reine fondatrice et donnent principalement une descendance mâle. Dans la population considérée, ces guêpiers sont les principaux responsables du second pic de production de mâles montré par la fig. 4. Par contre, une part relativement importante de leur descendance femelle est formée de guêpes à vie courte, sans doute de caste ouvrière.

- D'autres conservent leur Reine pratiquement jusqu'à la fin de la vie du guêpier et donnent une descendance principalement femelle. Les guêpes à vie courte en constituent une part plus restreinte (la descendance totale à élever étant d'ailleurs moins abondante) en sorte que l'on peut supposer que la plus grande part de l'investissement femelle porte sur la production de fondatrices filles qui contribueront directement à la production de la génération suivante.

Conclusion - Ces données, jointes aux résultats précédemment exposés (PRATTE et col., 1984) suggèrent deux éléments de la stratégie reproductrice de l'espèce, que nous présentons ici sous forme d'hypothèses, plusieurs points restant à contrôler

- Les mâles assurant la reproduction auraient une origine variable selon la latitude ; lorsque la fondation est précoce, c'est-à-dire dans la partie méridionale de l'aire de répartition, ils proviendraient pour l'essentiel de la ponte des ouvrières. Par contre, dans les zones plus septentrionales où la vie du guêpier est plus brève, l'essentiel des accouplements serait assuré par des mâles provenant d'oeufs pondus par la fondatrice avant même la première émergence.

- Dans les cas de fondation précoce, certains nids, plus rapidement orphelins, produiraient l'essentiel de la descendance mâle alors que d'autres garderaient leur Reine et produiraient la plus grande part des sexués femelles. Le sex ratio des reproducteurs résulterait donc d'un processus complexe où interviendrait le taux d'orphelinage.

#### Références

- KHALIFA, A., 1953.- Biological observations on *P. gallicus* L. and *P. foederatus* Koch, with special reference to stylopisation. *Bull. Soc. Fouad I, Entomol.* , 37, 371-404.
- PRATTE, M., GERVET, J. et SEMENOFF T.C., S., 1984. - L'évolution de la production de descendance dans le guêpier de Poliste (*P.gallicus* L.). *Ins. Soc*, 31, 34-50.
- WEST, M.J., 1969. - The social biology of Polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* , 140, 1-101.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 293-302 (1985)

LA VARIATION INDIVIDUELLE D'*EVYLAEUS VILLOSULUS* (K.), ESPECE SOLITAIRE (Hym., Halictinae). COMPARAISON DES FONDATRICES DE PRINTEMPS ET DE LEURS FILLES, APPARTENANT A LA PREMIERE GENERATION

par  
C. PLATEAUX-QUENU et L. PLATEAUX

C.N.R.S., R.C.P. n° 317

Laboratoire d'Evolution, 105 boulevard Raspail, 75006 PARIS

Résumé :

Nous comparons les deux générations annuelles successives d'*Evylaeus villosulus* à l'aide de 8 caractères variables de taille, de structure ou de coloration.

Les différences entre les mères et les filles sont toutes au moins hautement significatives. Il semble qu'il existe, chez cette espèce réputée solitaire, une alternance de deux générations différentes.

Mots-clés :

*Evylaeus villosulus*, Halictinae, caste, espèce solitaire, génération, polymorphisme, variation individuelle, vie sociale.

Summary :

Individual variation in a solitary species : *Evylaeus villosulus* (K.) (Hym., Halictinae). Comparison of the spring foundresses with their daughters belonging to the first generation.

The two annual successive generations of *Evylaeus villosulus* are compared with the help of 8 variable characteristics of size, structure and colour : head width, wing length, colour of the ventral part of the funiculus, colour of the stigma, striation of the scutum, punctuation of the scutum, aspect of the groove on the scutum, extent of the ribs on the dorsal area.

The differences between mothers and daughters are, at least, highly significant. It looks as if an alternation of two different generations took place in that solitary species. The first generation cannot be regarded like a caste as it gives birth to the second one.

Key-words :

*Evylaeus villosulus*, Halictinae, caste, generation, individual variation, polymorphism, social and solitary species.

INTRODUCTION

*Evylaeus villosulus* est une espèce réputée solitaire qui groupe ses nids en bourgades et comprend, dans la région parisienne, deux générations annuelles constituées chacune de mâles et de

femelles (STOECKHERT 1923, POURSIN et PLATEAUX-QUÉNU 1982). Les fondatrices de cette espèce présentent un polymorphisme tout à fait remarquable (PLATEAUX-QUÉNU et PLATEAUX 1981).

L'étude présentée ici est une comparaison des deux générations annuelles successives d'*Evylaeus villosulus* : celle des fondatrices ayant hiverné (= 2<sup>ème</sup> génération de l'année précédente), celle des jeunes femelles issues de ces fondatrices et qui constituent la première génération.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le biotope choisi est le campus de Jussieu. Isolé au coeur de Paris, celui-ci comporte, outre les bâtiments de l'Université, quelques talus couverts d'une végétation sauvage de Composées. Ces talus abritent de nombreux Hyménoptères fouisseurs dont une dizaine d'espèces d'Halictinae, *Evylaeus villosulus* y occupant une place prépondérante.

La récolte des individus a été faite du 22 juin au 29 juillet, soit durant une période totale de 38 jours, au cours de laquelle trois catégories d'individus volaient : des fondatrices encore actives, des jeunes femelles et des mâles de première génération récemment éclos. Très faible à la fin de juin (fig. 1),

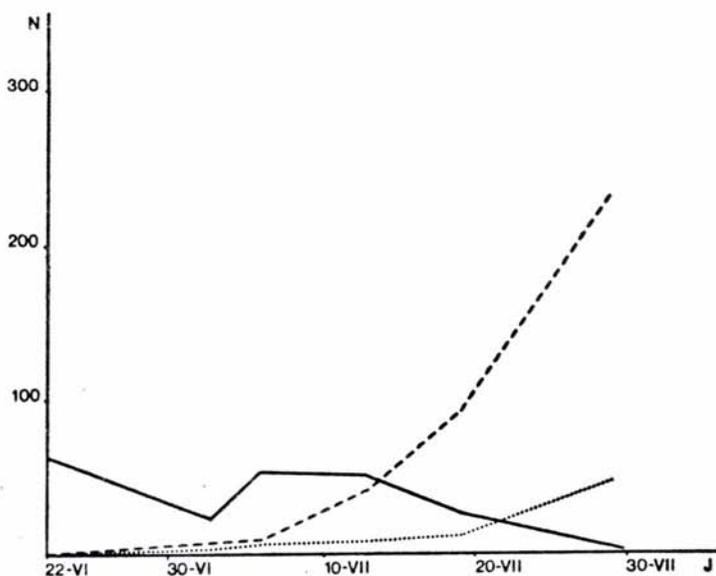


Figure 1 : Evolution du nombre d'individus des deux sexes du 22 juin au 30 juillet. — : fondatrices, --- : jeunes femelles, ... : mâles.  
J : jours, N : nombre d'individus

le nombre de mâles s'accroît peu à peu au cours du mois de juillet. Le nombre de jeunes femelles augmente, lui aussi, bien plus nettement que celui des mâles tandis que celui des fondatrices va diminuant. A la date du 29 juillet, notre échantillon comprenait 682 sujets : 221 fondatrices, 381 jeunes femelles et 80 mâles, ce qui nous donne, pour la période envisagée, 17 % de mâles et 83 % de jeunes femelles.

Huit caractères morphologiques ont servi à comparer la génération hivernante et la génération estivale : deux caractères de taille, mesurables et six caractères de structure ou de coloration que nous avons quantifiés.

### RÉSULTATS

#### A) Caractères mesurés

##### 1 - Largeur de la tête (fig. 2)

Elle varie, pour les fondatrices, de 39 à 46 unités (grossissement 25 du microscope stéréoscopique), soit de 1,56 à 1,84 millimètres et, pour les jeunes femelles, de 35 à 44 unités, soit de 1,40 à 1,76 millimètres.

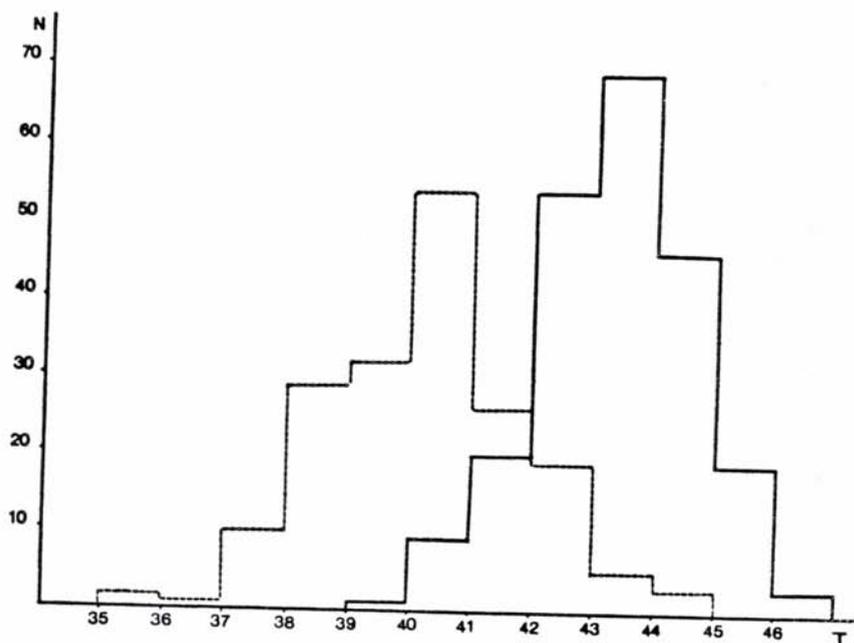


Figure 2 : Histogramme de distribution des individus selon la largeur de la tête. — : fondatrices, --- : jeunes femelles.  
N : nombre de femelles mesurées, T : largeur de la tête.

On voit que les histogrammes ne coïncident pas bien qu'ils manifestent un certain chevauchement. La moyenne est de  $42,85 = 1,71$  mm pour les fondatrices; elle est de  $39,76 = 1,59$  mm pour les jeunes femelles. Cette différence est très hautement significative avec  $p < 10^{-4}$ .

## 2 - Longueur de l'aile (fig. 3)

Elle varie, pour les fondatrices, de 55 à 63 unités (grossissement 12 du microscope stéréoscopique), soit de 4,58 à 5,25 millimètres et, pour les jeunes femelles, de 48 à 59 unités, soit de 4,00 à 4,90 millimètres. La moyenne est de  $58,82 = 4,90$  mm pour les fondatrices et de  $54,69 = 4,55$  mm pour les jeunes femelles. Cette différence est très hautement significative avec  $p < 10^{-4}$ .

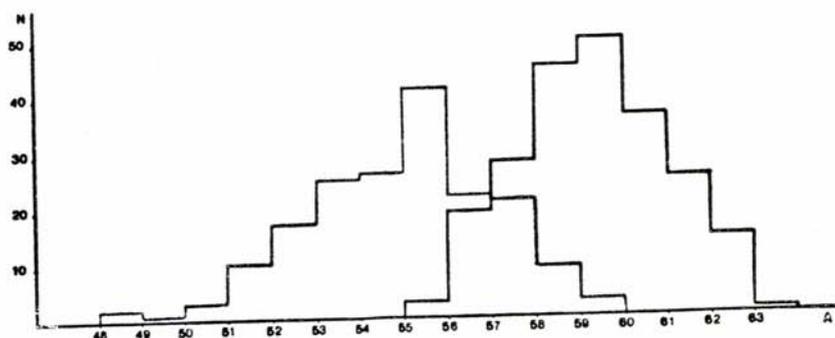


Figure 3 : Histogramme de distribution des individus selon la longueur de l'aile. — : fondatrices, --- : jeunes femelles. A : longueur de l'aile, N : nombre de femelles mesurées.

Les diagrammes obtenus en portant en abscisses la longueur de l'aile et en ordonnées la largeur de la tête des femelles des deux générations (fig. 4) montrent la différence de taille entre celles-ci mais avec un certain chevauchement.

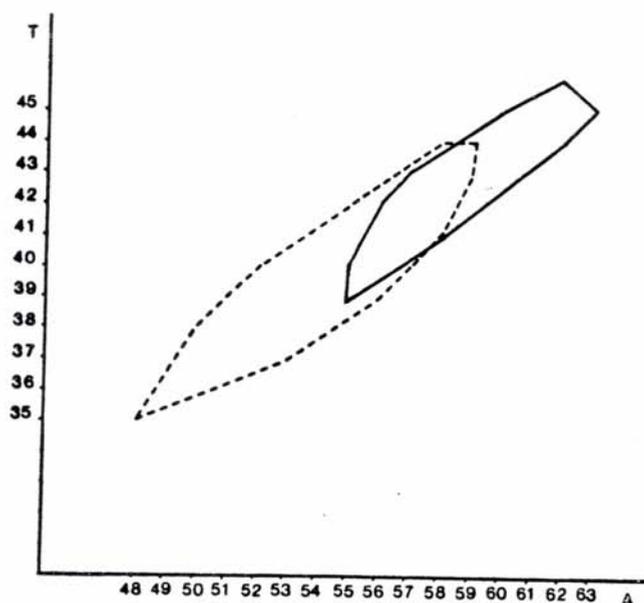


Figure 4 : Variation de taille des femelles de deux générations successives. — : fondatrices, --- : jeunes femelles.  
A : longueur de l'aile, T : largeur de la tête.

## B) Caractères quantifiés

### 1 - Couleur de la face ventrale du funicule (fig. 5)

La coloration est plus claire chez les filles que chez les mères. La probabilité de la différence est de  $10^{-3}$  par le test du  $\chi^2$ .

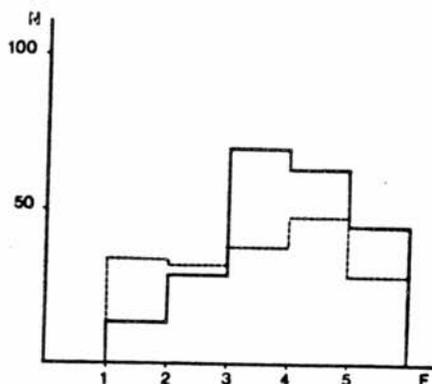


Figure 5 : Histogramme de distribution des individus selon la coloration de la face ventrale du funicule (F). — : fondatrices, --- : jeunes femelles. 1 : jaune, 2 : brun clair avec les articles terminaux jaunes, 3 : brun clair, 4 : brun avec les articles terminaux brun clair, 5 : brun.

2 - Couleur du stigma  
(fig. 6)

La figure fait apparaître la grande différence de coloration du stigma chez les mères et les filles, l'absence totale de stigmas brun foncé chez les jeunes et l'abondance, chez celles-ci, de stigmas jaunes et brun très clair. La probabilité de la différence est très inférieure à  $10^{-5}$  par le test du  $\chi^2$ .

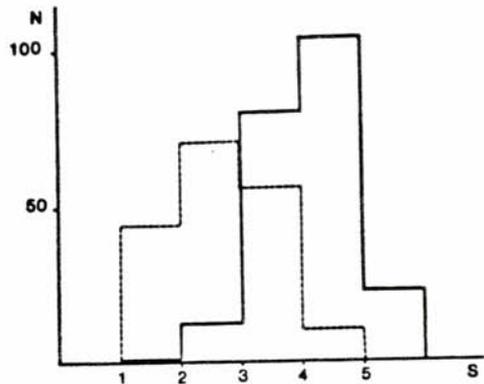


Figure 6 : Histogramme de distribution des individus selon la coloration du stigma (S). — : fondatrices, --- : jeunes femelles. 1 : jaune, 2 : brun très clair, 3 : brun clair, 4 : brun, 5 : brun foncé

3 - Ornementation du tégument scutal (fig. 7)

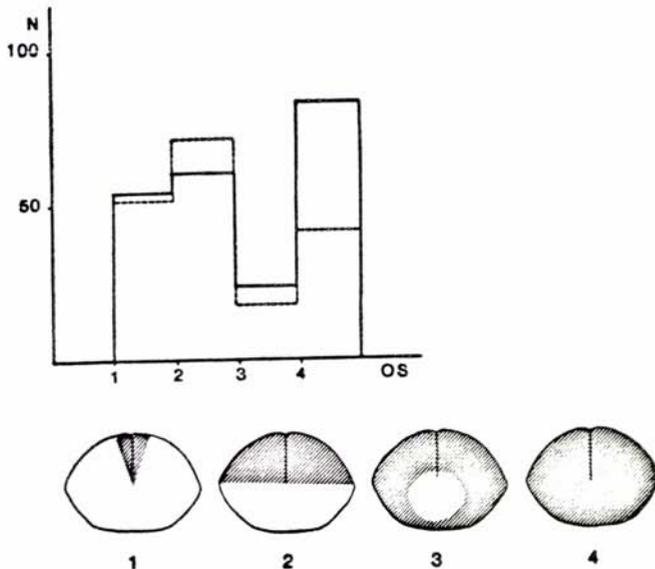


Figure 7 : Histogramme de distribution des individus selon l'ornementation du tégument scutal (OS). — : fondatrices, --- : jeunes femelles. 1 : lisse, 2 : en partie strié, 3 : strié sauf le centre, 4 : entièrement strié.

Le scutum est lisse (1), à l'exception d'une petite portion striée située le long du sillon longitudinal, s'évasant vers l'extrémité antérieure du scutum ; il est en partie strié (2) : la striation ne dépasse pas la moitié antérieure du scutum ; il est strié sauf vers le centre (3) ou entièrement strié (4).

Le scutum est plus striolé chez les mères, plus lisse chez les filles. La probabilité de la différence est comprise entre  $10^{-2}$  et  $10^{-3}$  par le test du  $\chi^2$ .

#### 4 - Ponctuation du scutum (fig. 8)

C'est l'espace séparant les points qui va croissant selon la classe. La ponctuation du scutum est moins dense chez les mères que chez les filles. La probabilité de la différence est inférieure à  $10^{-3}$  par le test du  $\chi^2$ .

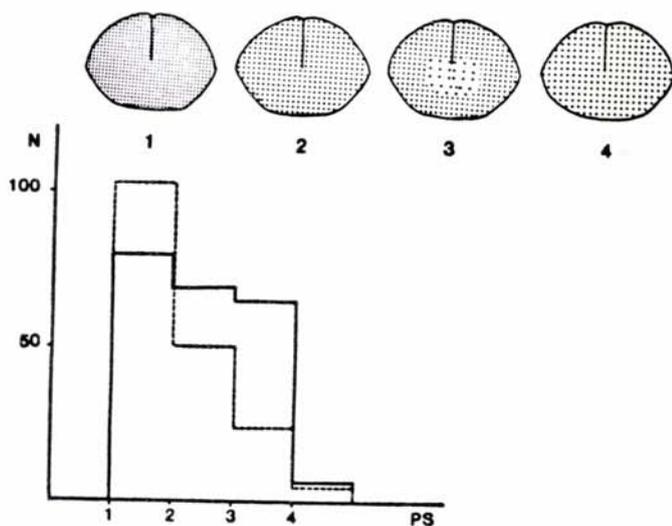


Figure 8 : Histogramme de distribution des individus selon la ponctuation du scutum (PS). — : fondatrices, --- : jeunes femelles. 1 : points serrés, 2 : points situés à moyenne distance les uns des autres, 3 : points espacés au centre, 4 : points espacés partout.

5 - Sillon longitudinal situé à la partie antérieure du scutum (fig. 9)

On note, chez les filles, un accroissement notable des sillons profonds. La probabilité de la différence est très inférieure à  $10^{-5}$  par le test du  $\chi^2$ .

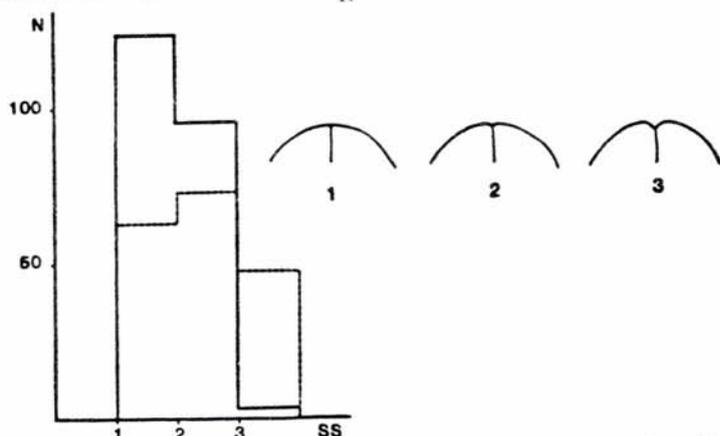


Figure 9 : Histogramme de distribution des individus selon l'aspect du sillon scutal (SS). — : fondatrices, --- : jeunes femelles.

1 : ligne médiane, 2 : légère dépression, 3 : profond sillon.

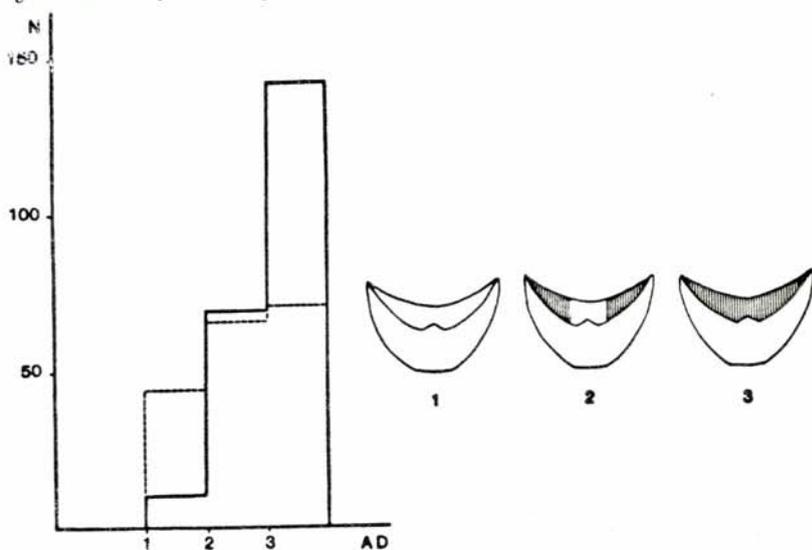


Figure 10 : Histogramme de distribution des individus selon la costulation de l'aire dorsale du segment médiaire (AD).

1 : absence de costules, 2 : costules latérales, 3 : costules sur toute la largeur.

#### 6 - Aire dorsale du segment médiaire (fig. 10)

Cette aire : ne comporte pas de costules longitudinales (1) ; sa surface est alors granuleuse, plus ou moins finement réticulée ou tout à fait lisse. Elle peut porter des costules latérales peu fortes (2), ou présenter des costules sur toute sa largeur (3).

On observe, chez les filles, une diminution du nombre de sujets présentant des costules. La probabilité de la différence est très inférieure à  $10^{-3}$  par le test du  $\chi^2$ .

#### DISCUSSION

Les femelles constituant la génération estivale se distinguent donc des fondatrices : elles sont plus petites qu'elles de façon très hautement significative et différentes d'elles par de nombreux caractères de coloration ou de structure : ces différences sont toutes au moins hautement significatives ( $p < 10^{-2}$ ).

Par ailleurs, nous l'avons vu (p.294), la première génération comprenait, à la fin de juillet, 17 % de mâles et 83 % de jeunes femelles. Une tentative d'élevage a donné 1 mâle pour 6 femelles.

Tout cela place l'espèce villosulus, réputée solitaire, dans une situation paradoxale. En effet, les processus qui accompagnent normalement l'apparition de la vie en société se trouvent réunis ici :

- diminution du nombre des mâles d'été ;
- apparition de femelles d'été plus petites que leurs mères et statistiquement différentes de celles-ci.

Nous dirons même que, sur ce dernier point, villosulus est allée plus loin que les espèces sociales actuellement connues : le polymorphisme des Halictinae sociales, quand il existe, affecte la taille et, chez quelques rares espèces (malachurus, cinctipes), la forme du corps ou quelques menus caractères de sculpture ou de ponctuation. C'est surtout la physiologie et le comportement qui permettent de distinguer les castes.

Dans le cas présent, il ne semble pas s'agir de castes puisque, selon toute vraisemblance, la deuxième génération, comprenant des mâles et des femelles qui hiverneront, est issue de ces petites femelles d'été. La dissection nous a montré, en effet, que les femelles d'été de Jussieu, pour la plupart fécondées malgré le petit nombre de mâles qui les accompagnaient, se comportaient en récolteuses et reproductrices. Il y aurait donc alternance de deux générations différentes, les petites issues des grandes, les grandes issues des petites et cela constituerait un fait exceptionnel dans l'histoire des Halictinae.

Cette mise en place de caractères habituellement sociaux chez une espèce non sociale s'oppose radicalement au cas d'Evylaeus marginatus (PLATEAUX-QUÉNU 1959) où l'apparition de la vie sociale a précédé toute différenciation morphologique.

L'étude résumée dans ce texte fera l'objet d'une publication ultérieure plus complète, incorporant les résultats de travaux en cours concernant la biologie des femelles de première génération et l'étude statistique des corrélations éventuelles entre les divers caractères morphologiques mesurés ou quantifiés.

#### RÉFÉRENCES

- PLATEAUX-QUÉNU B., 1959. - Un nouveau type de société d'Insectes : Halictus marginatus Brullé (Hym., Apoidea). Ann. Biol., 35, 325 - 445.
- PLATEAUX-QUÉNU C. et PLATEAUX L., 1981. - La variation individuelle d'Evylaeus villosulus (K), espèce solitaire (Hym., Halictinae). I. Fondatrices de printemps. Ann. Sc. Nat., Zool., Paris, 13ème série, 3, 249 - 258.
- POURSIN J.M. et PLATEAUX-QUÉNU C., 1982. - Niches écologiques de quelques Halictinae. I. Comparaison des cycles annuels. Apidologie, 13, 215 - 226.
- STOEPCKERT E., 1923. - Ueber Entwicklung und Lebensweise des Bienengattung Halictus Latr. und ihrer Schmarotzer. Die Biologie der Gattung Halictus Latr. Konowia Wiens, 2, 48 - 64, 145 - 165, 216 - 247.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 303-318 (1985)

**RYTHMES D'ACTIVITE DE QUELQUES ESPECES DE FOURMIS  
EN REGION MEDITERRANEENNE  
(Hym., Formicidae)**

par  
**Christian DELALANDE**

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

Résumé : Les rythmes d'activité des espèces de fourmis dominantes ont été étudiés dans 4 sites du Luberon (près d'Apt) en Juillet 1984. L'activité de récolte est strictement diurne pour Cataglyphis cursor alors qu'elle s'arrête aux heures les plus chaudes pour les autres espèces. Les stratégies de récolte de ces espèces sont différentes. Les Pheidole pallidula sont très concentrées sur les quadrats où se trouve de la nourriture qu'ils soient en zone ombragée ou ensoleillée. L'indice de chevauchement pour les espèces prises 2 à 2 est plus élevé sur les zones ombragées que sur les zones ensoleillées.

Mots-clés : Formicidae, Messor, Cataglyphis, Camponotus, rythmes d'activité, région méditerranéenne, stratégies de récolte.

Summary : **ACTIVITY RYTHMS OF SOME SPECIES OF ANTS IN THE MEDITERRANEAN REGION.**

Activity rythms have been studied in 4 places of Luberon (near Apt-Vaucluse) for the dominant species in July 1984. The searching activity is strictly diurnal for Cataglyphis cursor whereas it is interrupted during the hottest hours of the day for other species. Foraging strategies are different for the various dominant species. Pheidole pallidula can concentrate on some places indifferently shaded or sunny, where food can be found. An overlapping index was calculated for each couple of 2 species : it is more important in shaded zones.

Key-words : Formicidae, Messor, Cataglyphis, Pheidole, Camponotus, activity rythms, mediterranean region, food-collection, strategies.

**INTRODUCTION**  
=====

Ce travail, réalisé en Juillet 1984, a pour but d'étudier le rythme d'activité d'espèces de fourmis méditerranéennes, le chevauchement entre les aires de récolte de ces espèces, leur répartition sur l'aire de récolte compte-tenu des surfaces ombragées et ensoleillées.

Les 4 sites étudiés se situent à proximité d'APT, au pied du Luberon (Vaucluse, altitude 600 m).

## 1 - DESCRIPTION DES SITES

Les sites 1 et 2 ont été délimités sur d'anciens champs de lavande bordés de chênes verts et de genévriers. On y trouve principalement Messor structor, Cataglyphis cursor, Camponotus aethiops, Pheidole pallidula.

Les sites 3 et 4 sont choisis dans une zone plus aride, non cultivée, où l'on rencontre aussi des chênes verts et des genévriers ; ces sites sont bordés par un taillis irrégulier. On y trouve Messor capitatus, en plus des espèces signalées pour les sites 1 et 2.

Ces diverses espèces sont très connues dans cette région, qui a été étudiée par Bernard (1983). Dans le nord du Vaucluse, cet auteur a noté que Pheidole pallidula est l'espèce dominante (16 %). Bernard précise que l'aridité du Vaucluse se confirme par l'abondance de Cataglyphis cursor (moyenne des nids : 5,6 %).

## 2 - MATÉRIEL MÉTHODES

Des distributeurs de graines et de jaunes d'oeufs sont placés sur l'aire de récolte : sur les sorties les plus actives, on place un boîtier, percé d'un orifice, à travers lequel passent les fourmis.

Dans chaque distributeur et dans chaque boîtier, une cellule photoélectrique, reliée à un enregistreur graphique permet de comptabiliser en continu l'activité des fourmis (Delalande et Lenoir, 1984). On effectue 2 jours d'enregistrement en continu par site. Les distributeurs de jaunes d'oeufs et de graines sont approvisionnés régulièrement. Les premiers sont exploités par Pheidole pallidula, dont les orifices du nid sont diffus et pour lesquelles on ne peut mesurer directement l'activité, les graines sont récoltées par les Messor.

Des quadrats d'un mètre carré (100 en moyenne, par site) sont délimités et numérotés.

### Données recueillies

- fréquences des passages des fourmis dans les distributeurs et les boîtiers : sorties du nid et distributeurs de graines pour les Messor, sorties du nid pour les Cataglyphis, distributeurs de jaunes d'oeufs par les Pheidole, sorties du nid pour les Camponotus (dans ce dernier cas, l'étude a été limitée aux sites 1 et 2).

- nombre d'individus de chaque espèce présents par quadrat (relevés instantanés à divers moments de la journée).

- température du sol : sur l'aire ombragée  
sur l'aire ensoleillée.

### Calcul du chevauchement entre aires de récoltes de 2 espèces

Pour 2 espèces A et B, on calculera le chevauchement à partir de la formule :

$$C = \frac{nA + nB}{NA + NB}$$

nA : nombre d'individus de l'espèce A présents sur l'aire commune à A et B

nB : nombre d'individus de l'espèce B présents sur l'aire commune à A et B

NA : nombre total d'individus A présents sur l'aire de récolte

NB : nombre total d'individus B présents sur l'aire de récolte.

Cet indice varie de 0 (exclusion totale) à 1 (chevauchement complet).

On effectue 3 relevés par sites : à 16, 17, 18 heures sur 2 jours sur l'aire ombragée et 3 relevés à 9, 10, 11 heures sur 2 jours sur l'aire ensoleillée.

Nous obtenons ainsi 2 valeurs de chevauchement entre 2 espèces A et B pour un site :

$$\text{Chevauchement sur l'aire ensoleillée : } C_e = \frac{neA + neB}{NeA + NeB}$$

$$\text{Chevauchement sur l'aire ombragée : } C_o = \frac{noA + noB}{NoA + NoB}$$

### 3- RÉSULTATS

L'heure indiquée sur les graphiques est l'heure officielle (en avance de 2 H. sur l'heure solaire).

. Activité sur les sites 1 et 2 (voir fig.1)

On observe un pic d'activité très important pour Messor structor entre 19 H. et 2 H. du matin. Il existe un 2ème pic de 8 H. à 10 H. le matin. Les Pheidole sont actives de 17 H. à 7 H., tandis que les Cataglyphis sont diurnes. Les Camponotus

FIG 1 : MEDIANE DES PASSAGES AUX BOITIERS ET  
DISTRIBUTEURS DES 4 ESPECES POUR LES  
SITES 1 ET 2

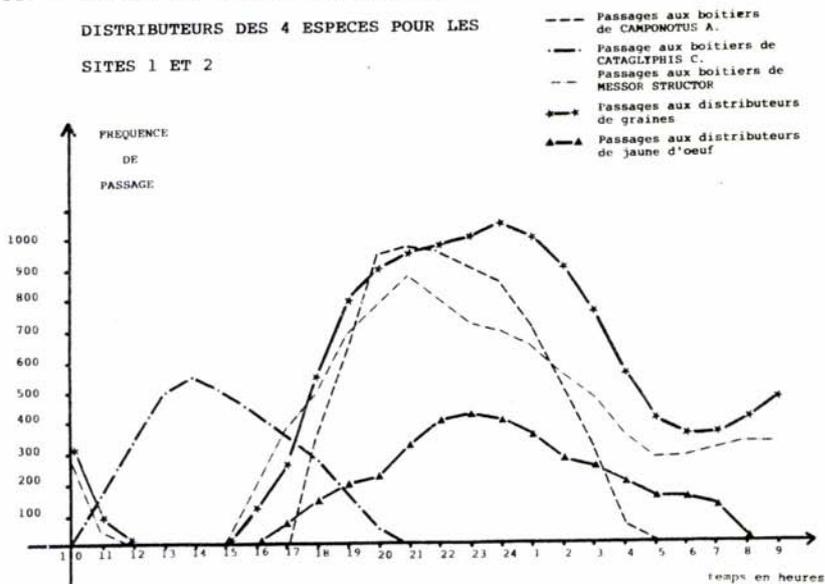
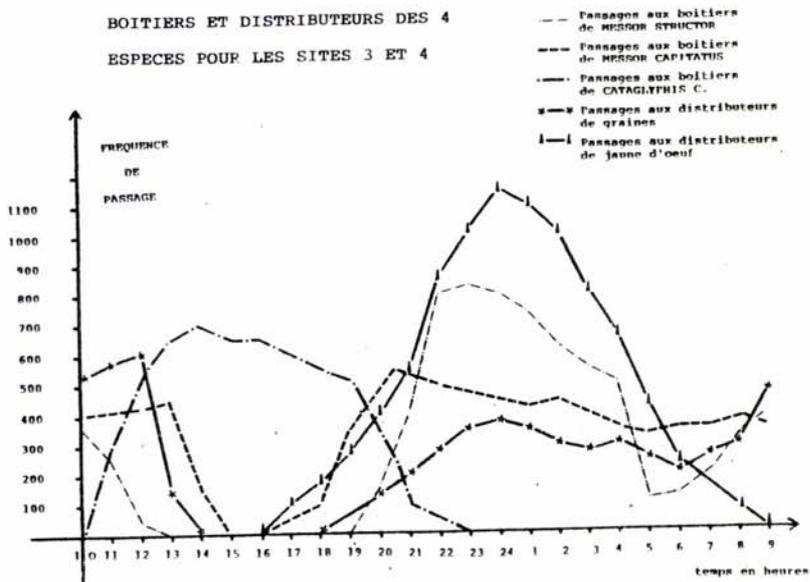


FIG 2 : MEDIANE DES PASSAGES AUX  
BOITIERS ET DISTRIBUTEURS DES 4  
ESPECES POUR LES SITES 3 ET 4



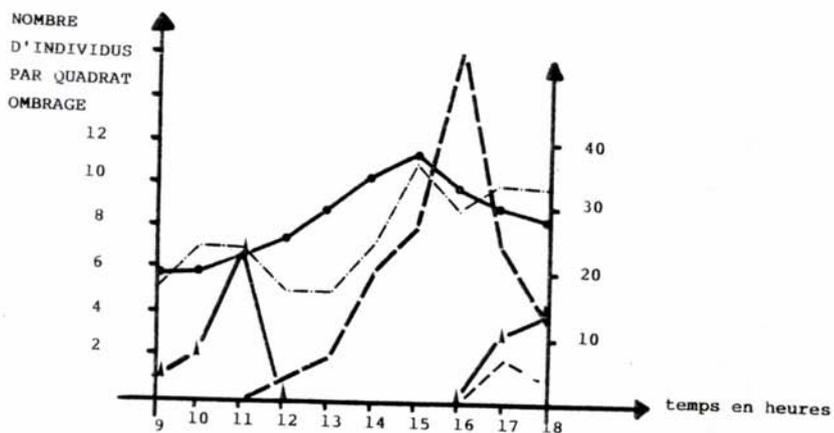


FIG 3: ACTIVITE SUR L'AIRE OMBRAGEE  
POUR LES SITES 1 ET 2

--- MESSOR STRUCTOR  
 — CATAGLYPHIS C.  
 ▲ PHEIDOLE P.  
 ···· CAMPONOTUS A.  
 ●●●● TEMPERATURE AU SOL  
 SUR L'AIRE ENSOLEILLEE

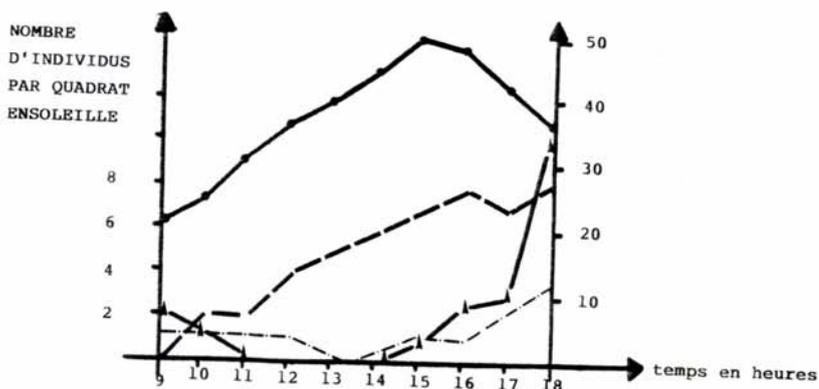


FIG 4: ACTIVITE SUR L'AIRE ENSOLEILLEE  
POUR LES SITES 1 ET 2

sont actives de 17 H. à 5 H.. Il y a donc une désynchronisation très nette entre les Cataglyphis strictement diurnes et les autres espèces étudiées actives en fin de journée et nocturnes.

. Activité sur les sites 3 et 4 (voir fig. 2)

On retrouve la même organisation générale. Les Pheidole semblent plus actives pour ces 2 sites (moyenne de 1100 passages pour les sites 3 et 4, 400 pour les sites 1 et 2 au pic d'activité) ; les Messor Capitatus ont une période d'arrêt d'activité plus courte (2 heures) que les Messor structor (6 heures) mais toujours situées aux heures les plus chaudes de la journée.

. Nombre d'individus par quadrat ombragé et ensoleillé sur les sites 1 et 2 (fig. 3 & 4) : on a compté le nombre de fourmis de chaque espèce sur la totalité de l'aire ombragée et de l'aire ensoleillée et divisé ce nombre par la surface totale de l'aire étudiée.

Il apparaît que les Messor et Camponotus ont une préférence pour l'aire ombragée. Les Cataglyphis sont plus nombreuses par quadrat ombragé que par quadrat ensoleillé à 16 heures, et absentes sur l'aire ombragée jusqu'à 11 heures. les Pheidole sont plus nombreuses sur l'aire ombragée que sur l'aire ensoleillée le matin et le phénomène est inversé l'après-midi.

. Nombre d'individus par quadrat ombragé et ensoleillé pour les sites 3 et 4 (Fig.5 et 6).

L'observation précédente, se confirme pour les sites 3 et 4. Les Messor structor et capitatus ont une préférence pour l'aire ombragée ; les Cataglyphis ont une préférence pour l'aire ensoleillée où elles seront les seules fourmis présentes entre 13 H. et 14 H.

. Chevauchement entre aires des différentes espèces et densité des espèces pour les sites 1 et 2 (tableaux 1 et 2)

Cataglyphis connaît un chevauchement élevé avec les 2 autres espèces M. structor et Camponotus dont le régime alimentaire est différent : Cataglyphis récolte des cadavres d'insectes, Messor des graines et Camponotus est omnivore.

Si l'on prend en compte les stratégies de récolte de ces 2 espèces, on s'aperçoit que les Cataglyphis ont une vitesse de déplacement rapide, comparée à celle des Pheidole, mais possèdent une densité beaucoup plus faible (1 à 2 Cataglyphis pour 120 à 240 Pheidole). Cataglyphis a une stratégie de récolte individuelle occupant la totalité de l'aire ; Pheidole a un recrutement de masse et se concentre dans certaines zones.

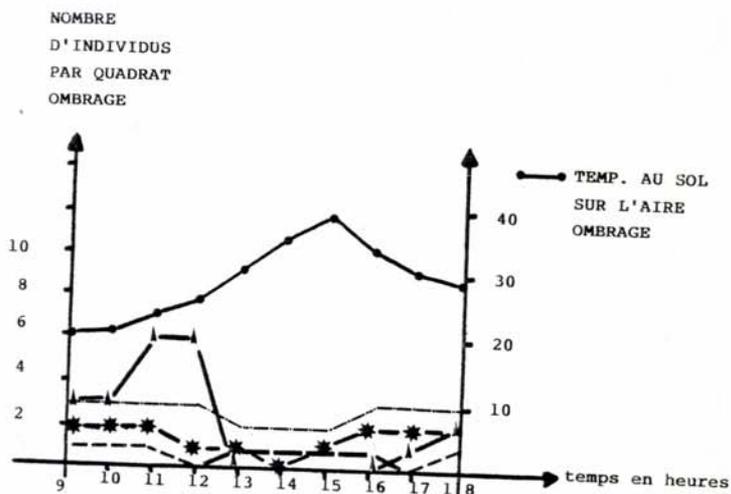


FIG 5: ACTIVITE SUR L'AIRES OMBREEE  
POUR LES SITES 3 ET 4

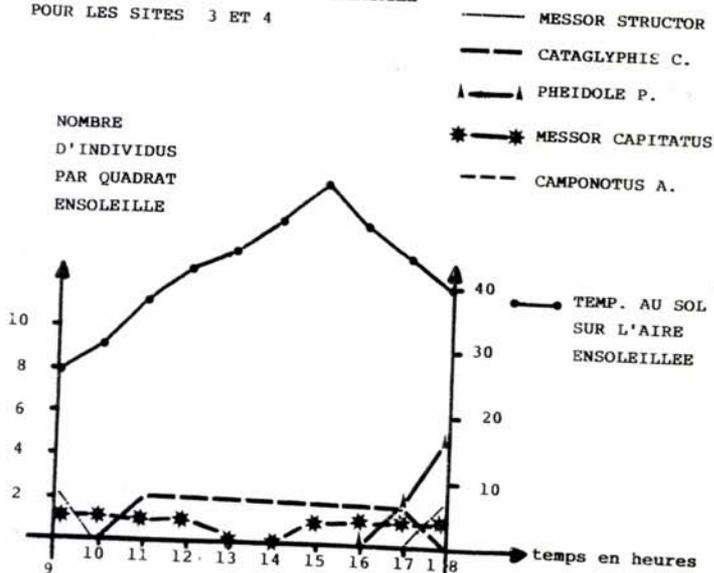


FIG 6: ACTIVITE SUR L'AIRES ENSOLEIL-  
LEE POUR LES SITES 3 ET 4

Co	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Camponotus aethiops	0,24 0,01		
Cataglyphis cursor	0,49 0,02	0,35 0,03	
Pheidole pallidula	0,23 0,01	0,28 0,23	0,23 0,02

Tableau 1

1 a : Moyenne et écart-type des chevauchements entre aires des différentes espèces sur les sites 1 et 2 sur l'aire ombragée (nombre des relevés = 12).

Ce	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Camponotus aethiops	0,15 0,03		
Cataglyphis cursor	0,27 0,05	0,15 0,03	
Pheidole pallidula	0,21 0,03	0,20 0,18	0,22 0,02

1 b : Moyenne et écart-type des chevauchements entre aires des différentes espèces sur les sites 1 et 2 sur l'aire ensoleillée (nombre de relevés = 12).

	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor	Pheidole pallidula
Aire ombragée	40 4	27 1,5	1,7 0,54	240 24,8
Aire ensoleillée	35 2,3	20 1,8	1,1 0,35	124 8,3

Tableau 2 : Moyenne et écart-type des densités (nombre de fourmis pour chaque m<sup>2</sup> occupé par l'espèce) pour les sites 1 et 2 (nombre de relevés = 12).

Co	Messor capitatus	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Messor structor	0,14 0,02			
Camponotus aethiops	0,08 0,01	0,20 0,02		
Cataglyphis cursor	0,32 0,03	0,45 0,3	0,26 0,02	
Pheidole pallidula	0,06 0,01	0,09 0,01	0,15 0,01	0,18 0,01

Tableau 3

3a : Moyenne et écart-type des chevauchements entre aires de récolte des espèces des sites 3 et 4 sur l'aire ombragée (nombre d'observations = 12)

Ce	Messor capitatus	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Messor structor	0,10 0,01			
Camponotus aethiops	0,02 0,01	0 0		
Cataglyphis cursor	0,26 0,02	0,20 0,02	0,17 0,01	
Pheidole pallidula	0 0,01	0,02 0,01	0 0	0,06 0,01

3b : Moyenne et écart-type des chevauchements entre aires de récolte des espèces des sites 3 et 4 sur l'aire ensoleillée

. Chevauchement entre aires de plusieurs espèces et densité de ces espèces pour les sites 3 et 4 (tableaux 3 et 4)

Ces indices de chevauchement entre espèces sont plus faibles pour les sites 3 et 4 que pour les sites 1 et 2 surtout pour la zone ensoleillée. Des espèces ont entre elles des probabilités de rencontre très faibles ou nulles ; ceci tient à la fois à la répartition des nids des différentes espèces sur l'aire de récolte et au nombre de nids en effectifs de chaque espèce présent sur l'aire de récolte. Nous totalisons respectivement 4, 5, 3, 2 nids de Pheidole pallidula pour les sites 1 à 4 ; 6, 9, 3, 3 nids de Cataglyphis pour ces mêmes sites.

Ces indices de chevauchement et densité sont plus faibles pour l'aire ensoleillée que pour l'aire ombragée.

Les nids de Messor structor, M. capitatus et Camponotus sont situés le plus souvent en bordure de champ à proximité des taillis ou zones boisées tandis que les nids de Cataglyphis semblent davantage exposés au soleil. Ce phénomène est à rapprocher des travaux de Du Merle et Coll. (1978) qui ont observé une migration d'un certain nombre de colonies de la clairière vers la lisière, de cette dernière vers la forêt, tantôt en sens inverse. Ces échanges sont principalement liés aux différentes sources de nourriture et sont au maximum au milieu de l'été.

	<u>Messor capitatus</u>	<u>Messor structor</u>	<u>Camponotus aethiops</u>	<u>Cataglyphis cursor</u>	<u>Pheidole pallidula</u>
Aire ombragée	42 3,5	40 3,1	20,3 2	2,5 0,8	322 29,1
Aire ensoleillée	32 3	30,5 2,4	17 1,8	1 0,3	130 8,6

Tableau 4 : Moyenne et écart-type des densités (nombre de fourmis pour chaque m<sup>2</sup> occupé par l'espèce) sur les sites 3 et 4 pour les aires ombragées et ensoleillées.  
(nombre de relevés = 12)

#### 4 - DISCUSSION

##### . Stratégies de récolte

Une différence dans le régime alimentaire peut expliquer l'absence de compétition entre M. structor (granivores) et Camponotus (omnivores). Pondicq (1983) note que Cataglyphis cursor et Camponotus sont en compétition dans la prédation des insectes, mais la succession dans les temps évite les comportements agressifs, car les rencontres sont rares. La répartition de l'activité des espèces dans le temps réduit la compétition (Briese, Macauley, 1977, 1980).

On observe sur les 4 sites une variabilité importante de l'activité de récolte pour les Pheidole d'un jour à l'autre. Les Pheidole entrent en activité lorsqu'elles découvrent une source de nourriture de taille importante.

Pondicq (1983) observe que si Tetramorium ou Pheidole découvre un appât, elles utilisent un recrutement de masse, et chassent les Cataglyphis cursor en les attaquant, en leur mordant les pattes et les antennes.

Si les Cataglyphis sont peut présentes sur les distributeurs de jaunes d'oeufs ; elles récoltent principalement des insectes morts. Les Messor ont un recrutement de groupe et s'orientent vers les distributeurs de graines lorsqu'ils viennent à être découverts.

La compétition intraspécifique s'observe chez M. structor pour l'exploitation des distributeurs de graines.

Oster et Wilson (1978) estiment que plus la taille de l'item augmente, plus augmente la probabilité de compétition entre espèces. En effet, ils tiennent compte de la durée de récolte durant laquelle les fourrageuses sont exposées à la compétition intra et interspécifique.

Pour Briese (1974), malgré l'avantage de la taille, la fourmi solitaire Camponotus est chassée des sources de nourriture par Iridomyrmex, plus agressive et qui récoltent en groupe : ces 2 espèces ont une période d'activité commune et récoltent sur les mêmes aires.

Pour Traniello (1983) l'organisation sociale de la récolte chez 2 espèces : Monomorium minimum et Lasius neoniger est différente : recrutement de petits groupes et transport collectif chez Lasius, recrutement de masse et découpage des proies en petits items chez Monomorium : Lasius ne peut découper rapidement la proie, Monomorium ne peut déplacer la proie.

Certains auteurs estiment que des différences dans les modalités de récoltes permettent à des espèces de cohabiter en un même biotope.

Cammaerts (1980) observe que Myrmica rubra et Myrmica scabrinodis cohabitent en même lieu. Elle pose la question du partage du terrain et des sources de nourriture en termes de stratégies comportementales pour ces espèces placées en situation de compétition : ces deux espèces ont un même rythme d'activité ; l'auteur observe une différence dans le système de recrutement des 2 espèces ; chez Myrmica scabrinodis, le recrutement de groupe est de courte durée et reste localisé au nid, avec émission de la glande à poison. Chez M. rubra les fourmis recrutées suivent en groupe sur l'aire de récolte, la recruteuse qui émet le contenu de la glande de Dufour.

#### . Répartition spatiale des nids

=====

La vitesse de déplacement des fourmis, le chevauchement entre aire de récolte des espèces, la densité des espèces sur l'aire de récolte, compte-tenu de l'heure de la journée permettent d'estimer les probabilités de rencontre entre les espèces. On peut supposer que l'augmentation de l'activité sur les zones d'ombre augmente la probabilité des rencontres entre espèces sur ces zones.

La répartition de l'espace entre espèces peut réduire les agressions entre individus d'espèces différentes. Hölldobler et Lumsden (1980) observent que Oecophylla longinoda, fourmi dominante dans les forêts africaines tolère quelques espèces différentes sur les arbres qu'elle occupe, mais chasse les fourmis de la même espèce. Pour ces auteurs, il existe des différences importantes entre espèces dans l'utilisation du territoire.

En effet, selon que les items, sont en tas ou dispersés, prévisibles ou imprévisibles, nous aurons affaire à des stratégies de récolte et à une occupation du territoire différentes.

On observe chez les Macrotermitinae (Lepage, 1981) un déplacement de l'aire de récolte selon les cycles journaliers et saisonniers et l'ajustement de la récolte selon les besoins de la colonie. Horn (1968) a montré que chez Euphagus cyanocephalus, lorsque les items alimentaires sont répartis uniformément et constamment renouvelés, il est plus dangereux d'avoir une défense efficace sur une portion de territoire fréquenté sur une période de temps assez brève que de récolter sur une aire plus vaste.

Brown et Coll (1979) ont observé une répartition plus complexe de l'espace chez Pogonomyrmex barbatus et rugosus. Ils observent en effet des colonies, dont la permanence est maintenue par la production de phéromones de recrutement, des repères chimiques et visuels. Les colonies voisines ne se croisent pas. Lorsque les colonies sont en contact, des attaques massives entre colonies ont lieu.

### . Association entre espèces

=====

Room (1971, 1975) a montré que certaines espèces sont associées positivement ou négativement, les interactions entre espèces peuvent certes modifier la répartition des colonies.

Briese (1974) a montré que chez 2 espèces de *Pheidole* qui sont morphologiquement similaires et chez lesquelles il existe des similitudes de comportement, on trouve une compétition importante entre elles.

### . Influence de la température sur l'activité

=====

De nombreux auteurs ont montré l'influence de la température sur l'activité ; Bernard (1983) observe une augmentation de la vitesse de déplacement avec une augmentation de la température. Delye (1968) note une corrélation entre le log du taux de respiration et la température ambiante entre 15° C et 31° C.

Pour Traniello (1983), la température est un des facteurs déterminant le choix des items alimentaires ; si on impose un item alimentaire de 6mg après avoir offert un item de 32 mg à des *Formica schaufussi*, celles-ci acceptent le 2ème item à des températures élevées et rejettent l'item à des températures basses. On peu interpréter ces faits à la lumière de la théorie de l'optimum ; le taux métabolique de la fourrageuse croit comme la température ambiante croit, donc la dépense de recherche croit avec la température. On peut supposer qu'avec une augmentation de la température ambiante, il existe des risques de dessiccation.

## 5 - CONCLUSIONS

=====

Pour les 4 espèces étudiées, les résultats nous indiquent que ce n'est pas tant l'opposition aire ensoleillée - aire ombragée qui conditionne l'activité des différentes espèces que la température au sol ; il existe des phénomènes de seuil liés à la température qui déterminent l'activité pour chaque espèce. *Cataglyphis cursor* est une espèce diurne occupant la totalité de l'aire de récolte (zones ensoleillée et ombragée). La stratégie de récolte de cette espèce, qui allie une vitesse de déplacement rapide et une densité de fourmis faible au m<sup>2</sup> contraste avec celle de *Pheidole pallidula*, principalement nocturne, dont l'apparition sur l'aire de récolte est bien localisée, avec une densité au m<sup>2</sup> élevée et présentant une chute d'activité sur les zones ensoleillée et ombragée aux heures les plus chaudes ; *Messor structor* occupe durant la journée la zone ombragée lorsque *Messor capitatus* est présente sur l'aire de récolte qui occupe les zones ombragée et ensoleillée (sites 3 & 4). *Messor structor* en l'absence de *Messor capitatus* occupe la totalité de l'aire avec une

préférence pour la zone ombragée (sites 1 & 2). Ces deux espèces présentent un arrêt d'activité sur la zone ensoleillée aux heures les plus chaudes. Pour les 5 espèces étudiées, la densité au m<sup>2</sup> est toujours plus élevée sur l'aire ombragée que l'aire ensoleillée.

Les relevés du nombre de fourmis de chaque espèce permettant de calculer le chevauchement entre ces espèces ont été effectués aux heures de la journée où toutes les espèces étaient actives. Toutefois il conviendrait de prendre en compte dans le calcul des indices Co et Ce le chevauchement global entre toutes les espèces en présence, la densité des nids de chacune des espèces, les variations de ces indices durant la journée.

Perspectives : Champagne et Coll. (1983) dans l'étude des stratégies en vue d'une exploration optimale du milieu insistent sur la prise en compte des différents comportements en relation avec l'écologie des espèces, la population du nid, la polycalie, l'agressivité, la vitesse des fourmis, la permanence des sources, le régime alimentaire.

Des études récentes ont montré que la répartition des tâches varie selon l'heure de la journée, la saison et la nature de l'item alimentaire.

Itzkowitz et Halley (1983) observent que chez Pheidole fallax, lorsque l'échantillon de nourriture est important, des soldats sont recrutés et sont capables de protéger la nourriture contre des espèces compétitrices.

Gordon (1983) a montré que le taux de recrutement chez Pogonomyrmex barbatus varie selon l'heure de la journée. Le recrutement est corrélé positivement avec le nombre de fourmis à défendre, les nids à explorer, mais n'est pas corrélé avec le nombre de fourmis qui récoltent.

Cet aspect pourrait faire l'objet d'une prochaine étude, selon trois orientations : la répartition des tâches dans la colonie, le niveau d'activité individuel et le rythme d'activité de la colonie.

## RÉFÉRENCES

- BERNARD F., 1983 - Les Fourmis et leur milieu en France méditerranéenne. Encyclopédie entomologique, 45, Lechevalier, Paris, 149 p.
- BRIESE D.T., 1974 - Ecological studies in on ant community in a semi-arid habitat. PhD Thesis, Aust. Nat. University Camberra.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1977 - Physical structure of an ant community in semi-arid Australia. Austr. J. Ecol., 2; 107-120.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1980 - Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. Austr. J. Ecol., 5, 121-134.
- BROWN J.H., REICHMAN O.J., DAVIDSON D.W., 1979 - An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. Amer. Aool, 19, 1129-1143.
- CAMMAERTS M.C., 1980 - Systèmes d'approvisionnement chez Myrmica scabrinodis (Formicidae). Insectes Sociaux., 27, 328-342.
- CHAMPAGNE J.C., DENEUBOURG J.L., VERHAEGHE J.C., PASTEELS J.M., 1983 - Techniques d'étude des séquences comportementales appliquées à l'analyse du recrutement alimentaire chez les fourmis. Actes Coll. Insect. Soc., 1, 31-37.
- DELALANDE C., LENOIR A., 1984 - Exploitation de sources de nourriture par Messor structor. Interaction avec d'autres espèces de fourmis. Actes Coll. Insectes Soc., 1, 49-57.
- DELYE G., 1968 - Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara. Thèse Doc. Etat, Univers. Aix-Marseille, 155 p.
- DU MERLE P., JOURDHEUIL P., MARRO J.P., MAZET R., 1978 - Evolution saisonnière de la myrmécofaune et de son activité prédatrice dans un milieu forestier : les interactions clairières-lisière-forêt. Ann. Soc. Ent. Fr. (NS), 14, 141-157.
- GORDON D.M., 1983 - Daily rythms in social activities of the harvester ant Pogonomyrmex badius. Psyche, 90, 413-423.
- HCLLDOBLER B., LUMSDEN C.J., 1980 - Territorial strategies in ants. Science, 210, 732-739.

- HORNS S., 1968 - The adaptive significance of colonial nesting in the Breiver's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, 49, 682-694.
- ITZKOWITZ M., HALEY M., 1983 - The food retrieval tactics of ant *Pheidole fallax* Mayr. *Insectes Soc.*, 30, 317-322.
- LEPAGE, 1981 - l'Impact des populations récoltantes de *Macrotermes* dans un écosystème semi-aride : l'activité de récolte et son déterminisme. *Insectes Soc.*, 28, 297-308.
- OSTER G.F., WILSON E.O., 1978 - Caste and ecology in the social insects. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- PONDICQ N., 1983 - Etude des territoires chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. D.E.A. d'Ecologie Tours, 39 p.
- ROOM P.M., 1971 - The relative distribution of ant species in Ghana's Cocoa farms. *J. Anim. Ecol.*, 40, 733-751.
- ROOM P.M., 1975 - Diversity and organization of the ground foraging ant faunas of forest grassland and the crops in Papua New Guinea. *Austr. J. Zool.* 23, 71-89.
- TRANIELLO J.F.A., 1983 - Social organization and foraging success in *Lasius neoniger* : behavioral and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia*, 59, 94-100.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 319-322 (1985)

EFFET SUR LES DEBRIS VEGETAUX, DU BRASSAGE  
INTESTINAL  
DE QUATRE ESPECES DE TERMITES  
(Isoptera)

par

E. GARNIER SILLAM\*, F. TOUTAIN\*\*, G. VILLEMIN\*\*, J. RENOUX\*

\* Laboratoire de Zoologie - Université Paris XII - 94000 CRETEIL

\*\* Centre de Pédologie biologique, C.N.R.S. - 54501 VANDOEUVRE les NANCY

**RESUME :** Au cours du transit intestinal, chez les termites, la matière organique végétale, subit une succession de décompositions et de synthèses, sous l'action mécanique et enzymatique du tractus digestif et de sa microflore associée. Ces transformations aboutissent à différentes fractions humifiées et à l'apparition de nouveaux microagrégats organo-minéraux, d'origine biologique.

**MOTS CLES :** *Termites. Digestion. Fèces. Matière organique. Humification.*

**SUMMARY :** Study of the humus making process of initial food in intestinal transit in four species of termites. In the digestive tract, the vegetable organic matter, undergoes a series of decompositions and syntheses, through the mechanical and enzymatic action of the termite and that of the microflora. These transformations lead to various humus fractions and with the apparition of new organo-mineral microaggregates.

**KEY WORDS :** *Termites. Digestion. Feces. Organic matter. Humus making process.*

## INTRODUCTION

L'importance des Termites, dans certaines forêts africaines est considérable. Dans bien des milieux, ils forment le groupe animal dominant.

Ainsi au Zaïre, MALDAGUE (1964;1970) a dénombré jusqu'à 650 termitières à l'hectare en savane et 875 en forêt, les termites consommant approximativement 6 à 7 tonnes de matières organiques par an et par hectare, soit environ 50% de la matière végétale tombée au sol.

Les aliments bruts, prélevés directement dans la nature par les ouvriers, sont variés : bois sain, bois altéré, fourrage, feuilles, humus, excréments d'herbivores...La cellulose est utilisée par les termites en tant qu'aliment énergétique fondamental. (GRASSE 1982)

Leur action s'exerce sur la morphologie, la physique et la chimie des sols et si l'on peut, dans quelques cas, avoir une idée de son intensité, ( GRIFFITH 1938 ; JOACHIM et KANDJAH 1940 ; HESSE 1955 ; BOYER 1956 a-1971 ; BACHELIER 1960-1963 ; NOIROT et NOIROT TIMOTHEE 1962 ; STOOPS 1964 ; LEE and WOOD 1968-1971 a-b ; LEPAGE 1972 ) les effets de cette action restent très mal connus.

Cependant l'action de certaines espèces de termites sur les caractéristiques chimiques des sols n'est pas immédiate, mais passe d'abord par l'enrichissement chimique des matériaux constituant les termitières. Cet enrichissement est la conséquence des remontées de matériaux anciens, de divers apports hydriques et de l'incorporation des *excreta* dans la construction. Ce n'est qu'ensuite, et secondairement, que les horizons de surface s'enrichiront, après érosion et étalement en nappe des nids.

Ainsi, ces insectes interviennent à tous les niveaux de décomposition de la matière végétale, depuis le stade de consommateurs primaires jusqu'au terme ultime de la dégradation.

Leur rôle apparaît donc fondamental dans le recyclage de la matière organique.

Ces travaux, sur " **le Rôle des Termites, dans l'humification des sols forestiers tropicaux** ", ont permis d'observer et d'analyser l'ultrastructure des bols alimentaires et des fécès de plusieurs espèces.

## MATERIEL ET METHODES

Quatre espèces, abondamment représentées dans l'écosystème étudié (Forêt du Mayombe, République Populaire du Congo) ont été choisies, en fonction de leur régime et de leur comportement alimentaires. (xylophage: *Nasutitermes lujai*; champignoniste: *Macrotermes mülleri*; humivore: *Thoracotermes macrothorax*; xylophage et champignoniste *Sphaerotermes sphaerotherax* ).

En vue de l'étude au microscope électronique à transmission, la fixation des échantillons est faite au tétr oxyde d'osmium avant inclusion dans l'épon. Les coupes sont contrastées à l'acétate d'uranyl, puis au citrate de plomb, et observées au Mx Zeiss EM 95-2 réglé à 60 Kv.

Les aliments initiaux, les bols alimentaires, puis les fécès ont été analysés successivement.

Dans cet exposé, seules, les observations ultrastructurales des déjections fraîches, présentées au colloque sous forme de clichés, sont décrites.

## RESULTATS

### A - Modèle xylophage: *Nasutitermes lujai*

Ce termite ronge des rameaux de bois mort déjà fortement dégradés, par la microflore. Ce matériel végétal altéré, subit une microdivision mécanique au niveau du gésier et une forte attaque bactérienne au niveau de la panse. Dans l'intestin postérieur, de nombreuses lyses enzymatiques d'origine bactérienne ou tissulaire sont observées sur les membranes pecto cellulosiques, les épaissements ligneux et les pigments bruns (polyphénols - protéines: TOUTAIN et al. 1982, 1983) opaques aux électrons

Les déjections sont formées d'une matrice de matière organique d'aspect granulo - fibrillaire ( granules dont la taille varie entre 50 et 100 angströms ) opaques aux électrons, dans laquelle baignent des débris végétaux figurés, lysés. Les filaments mycéliens, présents dans le jabot, ont disparu. De nombreuses bactéries sont encore observées. L'aspect des structures végétales y est varié. Les contours diffus de leurs bords externes, libèrent des substances sous formes de granules ou de fibrilles qui peuvent constituer la source de matière organique dégradée de la matrice. Les épaissements ligneux présentent des sillons de lyses qui leur donnent une structure fibrillaire. Certains pigments bruns montrent de grandes cavités lysées, et parfois, un festonnement de gros granules ( 1/10 de microns ) sur leur contour. On n'observe plus de cellules entières.

### B - Modèle humivore: *Thoracotermes macrothorax*

Ce termite se nourrit d'humus, avec semble-t-il un certain choix dans ses prélèvements. (E. GARNIER SILLAM et al. en préparation). Il ingère une grande quantité de minéral dans lequel baigne des fragments végétaux déjà très biodégradés.

L'observation de ses déjections, montre des lyses enzymatiques d'origine bactérienne sur la plupart des structures végétales: membrane pecto cellulosique, épaissements ligneux et pigments bruns. On observe, surtout, l'apparition d'agrégats nouveaux:

- les bactéries libres ou en colonies, entourées d'exsudats polysaccharidiques ( réaction de THIERY positive ) ont contracté des liaisons avec les éléments phylliteux, formant des agrégats bactériens.

- la plupart des débris végétaux sont entourés de minéraux, qui forment un liseré plus ou moins épais, pénétrant dans la structure. Ces liaisons entre la matière minérale et la matière organique relativement fraîche aboutissent à une séquestration précoce de cette matière organique, d'origine héritée.
- certaines associations de matière minérale et de matière organique, ne permettent plus de reconnaître la structure du matériel végétal; cette disposition conduit vers la formation d'une humine d'insolubilisation.

#### C - Modèle champignoniste : *Macrotermes mülleri*

Les Termites champignonistes fabriquent des meules à champignons qu'ils consomment.

Cette étude a mis en évidence l'apparition de plusieurs sortes d'excréments émis par les ouvriers. (E. GARNIER SILLAM et al. en préparation). Ne sont décrits ici, que les fécès contenant du minéral. Ces fécès ont été observés chez les petits comme chez les grands ouvriers. (BADERTSCHER et al. 1983).

Le matériel végétal est très fragmenté et fortement lysé. Les bords externes des structures végétales présentent un contour diffus. Certaines lyses ne font plus apparaître que des fantômes de parois se présentant sous forme de granules opaques aux électrons. Comme chez *Thoracotermes*, l'ingestion simultanée du minéral, a créé de nouveaux agrégats. Les particules minérales se sont adsorbées autour du mucilage polysaccharidique de nombreuses bactéries. De même, ces phyllites ont entouré les débris végétaux, formant un liseré continu autour de la structure. Il s'est ainsi formé des liaisons organo-minérales.

#### D - Modèle xylophage, champignoniste : *Sphaerotermes sphaerotherax*

Ce termite xylophage, construisant des meules sans champignons, est unique dans son genre. (GRASSE-NOIROT, 1948, E. GARNIER SILLAM et al 1984)

L'observation de son bol alimentaire montre qu'il ingère du bois biodégradé, des minéraux et aussi des feuilles (présence de parenchyme lacuneux et de chloroplastes).

Les fécès sont formés d'une matrice de matière organique dégradée opaques aux électrons, dans laquelle baignent des débris végétaux figurés, de très nombreuses bactéries et des éléments phylliteux. Des lyses enzymatiques d'origine bactérienne ou tissulaire, sont observées, sur les différentes structures végétales (membrane pecto-cellulosique, épaissements ligneux et polycondensats humiques). On n'observe pas, comme chez *Macrotermes*, des fantômes de parois réduits à l'état de granules. Cependant, une substance, d'aspect granulo-fibrillaire, entoure quelques parois et pigments bruns, formant un liseré opaque aux électrons.

L'ingestion simultanée de minéraux et de fragments végétaux a provoqué, ici aussi, la formation d'agrégats organo-minéraux.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude a permis de définir différentes transformations du matériel végétal, au cours des étapes du brassage intestinal, soit:

- au niveau du gésier : une microdivision des cellules végétales,
- au niveau de l'intestin postérieur : une décomposition enzymatique d'origine bactérienne et tissulaire portant sur les résidus des parois pecto-cellulosiques, les épaissements ligneux, les polycondensats humiques et les filaments mycéliens.

Ces lyses enzymatiques se traduisent différemment, selon les espèces de termites et de leur microflore associée, ont été bien observées chez l'espèce xylophage *Nasutitermes lujai* qui n'ingère pratiquement pas de minéral.

Cependant l'ingestion concomitante, d'éléments phylliteux et de débris végétaux, chez certaines espèces a créé des liaisons entre la matière organique et la matière minérale se traduisant par la formation de nouveaux agrégats :

- **agrégats bactériens** : les colonies bactériennes, entourées de leurs exsudats polysaccharidiques, contractent des liaisons avec les particules argileuses
- **agrégats de matière organique d'origine héritée** : les fragments végétaux sont séquestrés par les phyllosilicates

La mise en évidence de ces nouveaux microagrégats dans les fèces est une observation importante. En effet, **ces microagrégats d'origine biologique sont les premiers constituants organo-minéraux formés à la suite de l'activité des Termites**. Avec eux, apparaît un début de stabilité structurale, qui s'accroîtra sous l'influence des conditions pédoclimatiques d'humectation et de dessiccation, lorsqu'ils seront retournés au sol.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BACHELIER G., 1960 - *L'agronomie tropicale*, **3**, 320-324.  
 1963 - *Pedobiologia*, **2**, 2, 153-163.
- BADERTSCHER S., GERBER C., and LEUTHOLD R.H., 1983 - *Behav Ecol Sociobiol*, **12**, 115-119.
- BOYER Ph., 1956a - *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), **III**, 16, 95-103.  
 1971 - *La Vie dans les Sols*, Gauthier Villars (Paris), 279-334.
- GARNIER SILLAM E., TOUTAIN F., VILLEMEN G., RENOUX J., 1984 - *7è Coll. phys. de l'ins.*, Dijon.
- GRASSE P.P., 1982 - *Termitologie*, Tome 1, Masson.
- GRASSE P.P., NOIROU C., 1948 - *Zool. Biol. anim.*, 11ème série, **10**, 150-169.
- GRIFFITH G., 1938 - *E. Afr. Agr. J.*, **4**, 70-71.
- HESSE P.R., 1955 - *J. Ecology*, **43**, n°2.
- JOACHIM A.W.R. and KANDIAH S. 1940 - *Trop. Agriculturist*, **95**, 335-338.
- LEE K.E. and WOOD T.G. 1968 - *C.R. 9è Int. Congr. Soil Sci.* (Adelaide, Australie), **II**, 11-18.  
 1971 a - *Pedobiologia*, **11**, 5, 376-409.  
 1971 b - *Acad. Press*, (Lond., New York), 251p.
- LEPAGE M., 1972 - *La Terre et la Vie*, **26**, 3, 383-409.
- MALDAGUE M.E., 1964 - *C.R. 8è Congr. Int. Soil Sci.* (Bucarest, Roumanie), **III**, 24, 743-752.  
 1970 - *Publ. Inst. Nat. Et. Agro. Congo* (I.N.E.A.C.), Sér. Sci., **112**, (Rép. Dém. Congo), 245 p.
- NOIROU C. et NOIROU THIMOTEE C., 1962 - *Symp. Genet. Biol. Ital.*, **11**, 180-188.
- STOOPS G., 1964 - *Coll. Int. UNESCO*, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 379-398.
- TOUTAIN F., VILLEMEN G., ALBRECHT A., REISINGER O., 1982 - *Pedobiologia*, **23**, 145-156.
- TOUTAIN F., BRUN J., RAFIDISON Z., 1983 - *Int. Coll. C.N.R.S., Petrology of weathering and soils*, 4 juillet.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 323-326 (1985)

L'ATTAQUE DES ARBRES PAR LES TERMITES DANS  
LE PARC FORESTIER DE DAKAR HANN (SENEGAL)  
(Isoptera)

par  
Constance AGBOGBA

Département de Biologie Animale  
Laboratoire d'Ecologie Environnement  
Faculté des Sciences - Université de Dakar  
(Sénégal)

**Résumé** : L'étude de l'attaque de l'*Anacardium occidentale* L., de l'*Eucalyptus camaldulensis* Mehn. et de *Casuarina equisetifolia* L. par les termites a montré que cette attaque varie en fonction du type de sol et de l'essence. Les zones attaquées varient également selon l'essence et selon l'espèce de termites.

**Mots-clés** : Attaque, termites, arbres, variation, sol.

**Summary** : Termite damage to trees in the forestry park of Dakar Hann (Senegal).

Studies of termite damage to 3 ecologically and economically important species of trees (*Anacardium occidentale* L., *Eucalyptus camaldulensis* Mehn. and *Casuarina equisetifolia* L.) shows variation with tree species and soil composition. Moreover, the zone damaged (bark or wood above or below the ground) varies with the species of termite.

**Key-words** : Attack, termite, trees, variation, soil composition.

#### INTRODUCTION

L'attaque des arbres par les termites a donné lieu à un certain nombre d'études en Afrique intertropicale, mais la plupart d'entre elles concernent les plantations d'*Eucalyptus*.

Au Sénégal, des études ont été réalisées par J. ROY-NOËL (1977, 1984) sur l'attaque de *Casuarina equisetifolia*,

(le filaos), d' *Anacardium occidentale* , de l' *Eucalyptus*.

Le présent travail est relatif également à ces 3 essences. Il a été réalisé par l'observation de 100 pieds de chacune des 3 espèces, plantées sur des sols différents.

### MODELE BIOLOGIQUE ET METHODES

Les 3 essences étudiées sont utilisées au Sénégal pour le reboisement. L'*Anacardium occidentale* constitue un excellent brise-vent, et ses fruits (noix de cajou) entrent dans la consommation alimentaire humaine. Le *Casuarina equisetifolia* sert à fixer les dunes littorales.

Pour chacune de ces essences, plusieurs relevés des attaques ont été effectués à différents endroits du parc. On note le type de sol, l'état de l'arbre, la présence ou non éventuelle de termites, les signes extérieurs d'attaque et les zones attaquées.

### RESULTATS

Plusieurs faits sont apparus au cours de cette étude.

1. Il y a une variation du nombre des attaques en fonction du type de sol. Elles sont plus nombreuses sur les sols hydromorphes organiques que sur les sols hydromorphes minéraux, cela pour les *Eucalyptus* et les *Filaos*. Le nombre des attaques diminue encore quand on passe, pour les *Eucalyptus*, à des sols ferrugineux tropicaux. Cette diminution du nombre des attaques en fonction du type de sols comporte :

- d'une part une diminution des attaques d'une même espèce ; c'est le cas d'*Amitermes evuncifer* pour les *Eucalyptus*, d'un *Microcerotermes* encore non déterminé pour les *Eucalyptus* encore et pour les *Filaos*, et de *Termes hospes* pour les *Filaos*.

- d'autre part, la disparition de certaines espèces: c'est le cas de *Microcerotermes fuscotibialis* pour les *Eucalyptus*, d'*Angulitermes nilensis* pour les *Eucalyptus* et les *Filaos* et de *Termes hospes* pour les *Eucalyptus*.

2. Le nombre des attaques varie en fonction de l'essence attaquée.

a) Les *Microcerotermes sp.* attaquent 23 % des *Eucalyptus*, 20 % des *Anacardes* et seulement 8 % des *Casuarina*. Les *Amitermes evuncifer* s'attaquent surtout aux *Eucalyptus* (22 %). Les *Microcerotermes fuscotibialis* ont été trouvés principalement sur les *Anacardes* (11 %), exceptionnellement sur les *Eucalyptus* (1 %) et aucun sur les *Filaos*.

b) Les *Angulitermes* et *Termes hospes* n'attaquent pas les *Anacardes* et sont rares sur les *Eucalyptus*. Ils sont, par contre, abondants sur les *Filaos* et interviennent dans la moitié des attaques.

3. Il y a une variation de l'effet des attaques en fonction de l'essence. Lorsqu'on étudie l'état des arbres, on note une différence entre les peuplements.

a) *Anacardium occidentale* paraît être l'essence

la plus endommagée par l'attaque des termites : 33 Anacardes sur 100 examinés abritent des termites ; et parmi les arbres attaqués 14 sont en mauvais état, c'est-à-dire plus du tiers. 11 arbres portent des *Microceroterme fuscotibialis*, 20 des *Microceroterme sp.*, 1 des *Coptoterme intermedius* et 1 des *Amiterme evuncifer*. Sur ces Anacardes, on note la présence de nombreuses branches mortes. La plupart d'entre elles sont remplies de carton : cette façon d'agir est propre à certaines espèces de termites, qui remplacent le bois consommé par ce matériau.

L'importance des dégâts causés par les termites sur les Anacardes est surtout due à *Microceroterme fuscotibialis*. Il est présent sur 11 des 14 arbres en mauvais état.

b) Les Eucalyptus abritent plus de termites que les Anacardes (43 arbres attaqués sur 100), mais 2 arbres seulement sur les 43 sont vraiment endommagés, l'un par *Microceroterme fuscotibialis* et l'autre par *Amiterme* et *Microceroterme sp.*

c) Quant aux Casuarina, non seulement ils sont les moins attaqués (20 arbres sur 100 examinés) mais ici, comme pour les Eucalyptus, les termites causent peu de dégâts : 2 arbres seulement sur les 20 sont souffrants, tout deux par suite d'attaque de *Microceroterme sp.*

Les attaques sur Casuarina, de même que sur Eucalyptus, ne conduisent pas à des dégâts importants.

4. La zone attaquée varie à la fois en fonction de l'essence et en fonction de l'espèce de Terme.

a) Les racines des Anacardium sont attaquées uniquement par *Microceroterme sp.*, celles de Casuarina par la même espèce et par les *Anguliterme* et *Termes hospes*. Quant aux racines d'Eucalyptus, elles sont l'objet d'attaque des mêmes *Microceroterme*, d'*Amiterme*, de *Promiroterme holmgreni* et de *Termes hospes*.

b) La zone située juste sous le collet est attaquée, chez l'Anacarde, principalement par les 2 *Microceroterme* cités, - chez Eucalyptus également par les *Microceroterme* et *Amiterme*. Par contre pour les Filaos, on trouve sous le collet les *Anguliterme* et *Termes hospes*.

c) En ce qui concerne les branches, je peux seulement indiquer que celles des Anacardes qui sont accessibles sont presque 2 fois plus attaquées par *Microceroterme fuscotibialis* que par l'autre *Microceroterme*.

d) En ce qui concerne le tronc, pour les Anacardes on ne note pas de différence dans le nombre des attaques entre les 2 espèces de *Microceroterme* ; par contre dans l'écorce on trouve 3 fois plus de *M. fuscotibialis*.

Pour l'attaque du tronc des Eucalyptus, les *Microceroterme* et *Amiterme* viennent en tête. Le premier genre est plus abondant dans l'écorce que le second. Les *Anguliterme* sont présents ici.

Pour l'attaque du tronc des Casuarina, il s'agit surtout des *Anguliterme* et de *Termes*. Dans l'écorce, on trouve les *Anguliterme*, *Promiroterme*, *Termes hospes* et très rarement *Microceroterme sp.* et *Amiterme*.

## Références

- AGBOGBA C., ROY-NOËL J., 1984. L'attaque des arbres par les termites dans le parc forestier de Dakar Hann sur sable ogolien (Sénégal). Sous presse.
- GREAVES T., 1960. Termites as forest pest. *Australian Forestry*, XXIII, 2, 114-120.
- HARRIS W.V., 1961. Termites their recognition and control. *London Longmans, Green and Co.*
- HARRIS W.V., 1969. Termites as pests of crops and trees. *London Hindson Reid Jordison Newcastle upon Tyne.*
- ROY-NOËL J., 1972. Recherches sur l'Ethologie des Isoptères de la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). *Bull. Biol.*, CVI, n° 3.
- ROY-NOËL J., WANE C., 1977. L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). I Cas du reboisement sur dunes vives de Malika. *Bull. de l'I.F.A.N.* 39, série A, n° 3.
- ROY-NOËL J., 1984. L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). II Cas du reboisement sur dunes fixées de Mbaou. Sous presse.

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 327-331 (1985)

**TOXICITE DES SUBSTANCES SECONDAIRES DES PINS POUR**  
**LES RETICULITERMES FRANCAIS.**  
 (Isoptera)

par  
**Patricia NAGNAN**

Université Pierre et Marie CURIE  
 Laboratoire d'Evolution 105, boulevard Raspail  
 75006 PARIS

Résumé: Les arbres émettent des substances défensives à l'égard de leurs hôtes xylophages. La toxicité de certains composés terpéniques du pin (*Pinus maritima*) a été évaluée par applications topiques des produits sur la cuticule des ouvriers. Trois espèces de Termites du genre *Reticulitermes* ont été testées: Deux espèces sont sympatriques en Saintonge: *R. santonensis* et *R. (lucifugus) grassei*. L'autre espèce est présente en milieu méditerranéen: *R. (lucifugus) banyulensis*.

Mots-clés: *Reticulitermes*, terpènes, toxicité, allomones.

Summary: Toxicity of trees secondary products for the European Termites of the genus *Reticulitermes*.

Trees produce defensive compounds against their xylophageous hosts. Terpenoids toxicity from *Pinus* species was evaluated using topical application on the workers' cuticle. Three species of the genus *Reticulitermes* were tested. Two species are sympatric in Saintonge (*R. santonensis* and *R. (lucifugus) grassei*). The third species is common in the mediterranean area: *R. (lucifugus) banyulensis*. The range of the 50 KD is 2 to 20 µg/mg of Termite. A diterpene-alcohol is the most efficient. The products are less toxic against the mediterranean species than the oceanic ones. A biological adaptation probably determines this difference.

Key-words: *Reticulitermes*, terpenes, toxicity, allomones.

**INTRODUCTION**

Les pins secrètent des allomones jouant le rôle de substances défensives à l'égard des xylophages. Chez les Termites, des mécanismes olfactifs sont mis en jeu afin de déterminer le type d'arbre susceptible d'être attaqué par les ouvriers. Il importe de déterminer

la nature chimique des substances secondaires répulsives ou toxiques. A cette fin, des extraits pentaniques de la fraction volatile de l'arbre sont réalisés, leurs composants sont analysés, puis testés. Les extraits sont testés à différentes concentrations.

## MATERIEL ET METHODES

### 1. Extraction et identification

Du bois de pin récolté à La Coubre (Charente-maritime) est broyé dans du pentane puis traité aux ultrasons pendant 30 mn. L'extrait est filtré et concentré à froid sous hélium. Les extraits sont identifiés par couplage chromatographie phase gazeuse-spectrométrie de masse.

### 2. Calcul de la toxicité

Elle est donnée par la valeur de la dose létale 50 (DL 50) obtenue par application topique des produits sur la cuticule des ouvriers. Les animaux des trois espèces sont répartis en 5 lots de 10 dans des boîtes de Pétri ( $\phi$  5 cm) pour chaque dilution. On dépose 1  $\mu$ l de solution par Termine avec une microseringue. Les témoins reçoivent 1  $\mu$ l de pentane. Après 15 heures, les morts sont dénombrés. Le calcul de la DL 50 est effectué sur micro-ordinateur HP-85. Sept terpènes de synthèse correspondant aux quatre familles identifiées dans les extraits sont testés, ainsi que les extraits totaux concentrés.

## RESULTATS

### 1. Identification

Les composants de la fraction volatile sont des terpènes, répartis en quatre familles moléculaires de temps de rétention croissants:

- Monoterpènes ( $\alpha$ -pinène,  $\beta$ -pinène, limonène, myrcène,  $\alpha$ -terpinène)
- Terpènes-alcool (linalool,  $\alpha$ -terpinéol)
- Sesquiterpènes (cédrène, bergamotène,  $\alpha$ -cadinène, caryophyllène,  $\alpha$ -humulène)
- Diterpène-alcool (géranyl-linalool)

### 2. Toxicité

Tableau 1: Terpènes de synthèse.

Tableau 2: Extraits. On a dosé la teneur en  $\alpha$ -pinène des extraits totaux, pour comparer l'efficacité de l' $\alpha$ -pinène dans le bois et celle de l' $\alpha$ -pinène seul. Les extraits de bois sont 500 fois plus actifs que l' $\alpha$ -pinène appliqué seul.

Espèce Terpènes	DL 50		
	<u>R. santonensis</u>	<u>R. l. grassei</u>	<u>R. l. banyulensis</u>
$\alpha$ -Pinène	20,63 $\pm$ 0,18	14,57 $\pm$ 0,07	14,23 $\pm$ 0,28
Bornyl-acétate	20,79 $\pm$ 0,26	10,53 $\pm$ 0,04	11,47 $\pm$ 0,11
Limonène	16,01 $\pm$ 0,11	17,07 $\pm$ 0,15	12,57 $\pm$ 0,05
$\alpha$ -Terpinéol	11,45 $\pm$ 0,16	4,58 $\pm$ 0,03	15,84 $\pm$ 0,06
Linalool	17,38 $\pm$ 0,08	15,94 $\pm$ 0,08	15,66 $\pm$ 0,09
$\alpha$ -Humulène	8,82 $\pm$ 0,05	6,56 $\pm$ 0,49	10,86 $\pm$ 0,05
Géranyl-linalool	4,48 $\pm$ 0,76	2,74 $\pm$ 0,26	10,64 $\pm$ 0,06

Tableau 1:  
DL 50 des terpènes de synthèse.  
(en  $\mu\text{g}/\text{mg}$  de Termite)

	Extraits Concentrés	$\alpha$ -Pinène seul
BLC1	0,27	14,57
BLC8	0,24	

Tableau 2:

Reticulitermes (lucifugus) grassei.  
DL 50 des extraits totaux et de l' $\alpha$ -pinène.  
(en  $\mu\text{g}$  d' $\alpha$ -pinène/mg de Termite)

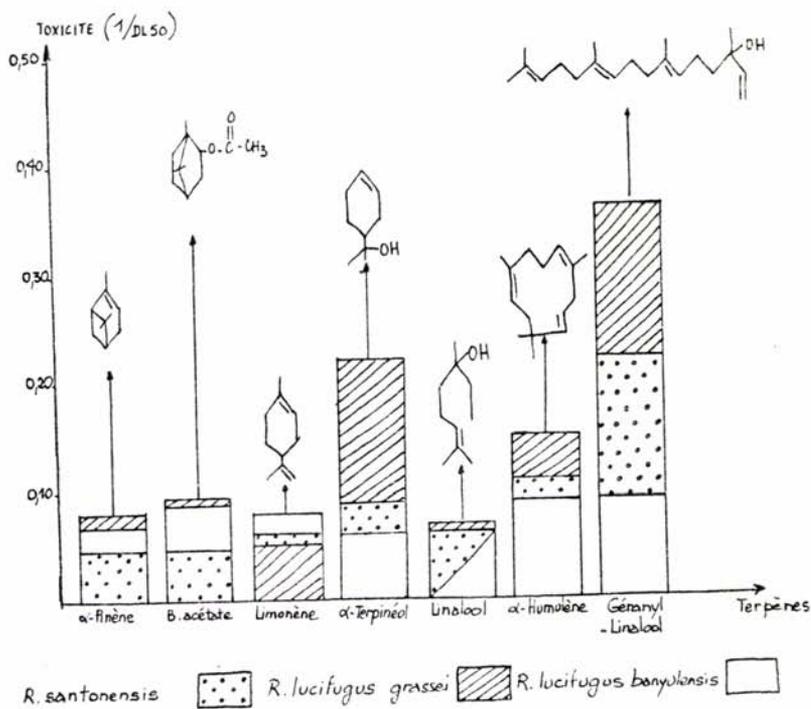


Schéma comparatif des toxicités relatives des terpènes sur les trois espèces de Reticulitermes

### CONCLUSIONS

Les valeurs de toxicité (1/DL 50) obtenues montrent que *R(lucifugus)grassei* est l'espèce la plus sensible aux terpènes. De plus, l' $\alpha$ -terpinéol est nettement plus efficace sur cette espèce. *R.santonensis* et *R(lucifugus)banyulensis* ont une sensibilité analogue pour tous les terpènes. Ce résultat est à relier avec la grande similitude, tant qualitative que quantitative entre les hydrocarbures épicuticulaires de ces deux espèces (Clément J.L., Comm. personnelle).

En outre, les Termites de l'espèce méditerranéenne ont la même sensibilité à tous les terpènes testés. Ces Termites se rencontrent fréquemment dans d'autres essences que le pin, telles l'olivier, le micocoulier. Des tests plus fins permettront de dire s'il s'agit d'une adaptation aux essences rencontrées.

La différence entre les espèces est très nette pour le géranyl-linalool, qui est la molécule la plus toxique. Sa toxicité est élevée pour une molécule naturelle. De plus, les DL 50 obtenues sur les Fourmis prédatrices et compétitrices des *Reticulitermes* (Lemaire M., Nagnan P., Clément J.L., Lange C., sous presse) sont plus faibles que sur les Termites. (Donc le géranyl-linalool est plus toxique sur les Fourmis). Ceci suggère une détoxification importante de la part des Termites, eu égard à la faible épaisseur de leur cuticule.

La toxicité différentielle des terpènes sur les deux espèces sympatriques montre une probable co-adaptation Insecte-Plante: Les pins secrètent des allomones pour se protéger des Insectes et les Insectes développent des systèmes de détoxification à l'encontre de ces toxines.

L'efficacité de l' $\alpha$ -pinène au sein du bois est plus forte que celle de ce produit lorsqu'il est appliqué seul. Il y a donc synergie entre les composants de la fraction volatile, conférant ainsi à l'arbre une défense naturelle très efficace. Il importe de rechercher le mode d'action de ces toxines et leur cible moléculaire.

## Index AUTEURS

- |                    |                                   |                   |                            |
|--------------------|-----------------------------------|-------------------|----------------------------|
| ABLEY              | 81                                | CHERRETT          | 25                         |
| ABRAHAM            | 186                               | CHINA             | 245                        |
| AGBOGBA            | 234-238, 323-326                  | CLEMENT           | 6, 123-131, 331            |
| ALFORD             | 120                               | CLEVELAND         | 32                         |
| ANDREWS            | 10                                | COLLINGWOOD       | 6                          |
| ARNOLDI            | 45, 46                            | CRAIG             | 274                        |
| ATTYGALE           | 79-86, 114, 156                   | CROZIER           | 178, 274                   |
|                    |                                   | CZECKOWSKI        | 251                        |
|                    |                                   |                   |                            |
| BACHELIER          | 319                               | DARCHEN           | 265                        |
| BAKER              | 123                               | DAZZANI VALCURONE | 88, 91                     |
| BARONI-URBANI      | 264, 265                          | DE JONGHE         | 119-122                    |
| BARTELS            | 272, 273                          | DE RYCKE          | 6, 141-146                 |
| BARTZ              | 265                               | DEJEAN            | 239-248, 234               |
| BASSELIER          | 6                                 | DELAGE-DARCHEN    | 80, 83                     |
| BAUSENWEIN         | 80                                | DELALANDE         | 303-318                    |
| BAZIRE             | 6                                 | DELEPORTE         | 27-34                      |
| BELL               | 178                               | DELIGNE           | 35-42                      |
| BERALDO            | 136                               | DELYE             | 315                        |
| BERNARD            | 45-56, 304, 315                   | DENEUBOURG        | 167-176                    |
| BERTIN             | 179                               | DIX               | 178                        |
| BILLEN             | 17-26, 79-86, 87-96, 223          | DOBZANSKA         | 227, 251, 260              |
| BLOMQUIST          | 124                               | DOBZANSKI         | 222                        |
| BLUM               | 18, 23, 123-132, 178,<br>265, 266 | DU MERLE          | 312                        |
|                    |                                   | DUPUY             | 186                        |
| BOHYN              | 141-146                           |                   |                            |
| BONDROIT           | 104                               | ELMES             | 1, 97-108                  |
| BOONEMA            | 6                                 | EMERSON           | 36, 37, 41                 |
| BOYER              | 319                               | EMERY             | 110                        |
| BRAND              | 178                               | EMMERT            | 80                         |
| BRIAN              | 134, 210, 211, 273, 274           | ENGEL             | 92                         |
| BRIDGES            | 25                                | ERRARD            | 177-184                    |
| BRIESE             | 313, 315                          | EVENIUS           | 144                        |
| BROSSUT            | 28                                | EVERSHAM          | 6, 266                     |
| BROWN              | 13, 235, 240, 245, 314            | EVERSHED          | 165                        |
| BUSCHINGER         | 6, 92, 222, 264, 265              |                   |                            |
|                    |                                   |                   |                            |
| CANNAERTS          | 109-118, 160, 165, 168            | FALES             | 157                        |
| CANNAERTS-TRICOT   | 160, 165, 168, 314                | FANFANI           | 88, 91                     |
| CAMPIONE           | 25                                | FEBWAY            | 80                         |
| CARLIN             | 178                               | FELLER            | 249-262                    |
| CASEVITZ-WEULERSSE | 275                               | FIELDE            | 178                        |
| CASSIER            | 6                                 | FINZI             | 47                         |
| CAVILL             | 91                                | FISHER            | 264                        |
| CEUSTERS           | 221-228, 251                      | FLETCHER          | 265, 266                   |
| CHAMPAGNE          | 316                               | FOERSTER          | 110, 111, 112              |
| CHAMPALBERT        | 196                               | FORBES            | 80                         |
| CHARARAS           | 6                                 | FOREL             | 178                        |
| CHARPIN            | 179                               | FRANKS            | 10                         |
| CHAUVIN            | 234                               | FRESNEAU          | 168, 179, 185-194, 195-203 |
| CHERIX             | 6, 249-262, 263-280               |                   |                            |

GABOURIAUT 281-290  
 GALLE 134  
 GARNIER SILLAM 319-322  
 GAUNT 80  
 GERVET 281-292  
 GHABBOUR 47  
 GORDON 316  
 GOSS 167-176  
 GOTWALD 7-16, 18, 25, 32  
 GRASSE 32, 37, 40, 41, 44, 186,  
 319, 321  
 GREENBERG 178  
 GRIFFITH 319

HALDANE 264  
 HALLEY 316  
 HAMILTON 31, 178, 274  
 HANSELL 57-62  
 HANSELL 57-64  
 HARKNESS 168  
 HEFETZ 25  
 HENNAULT 168  
 HENNIG 31  
 HERMANN 18, 23  
 HESSE 319  
 HIGASHI 251  
 HOLLDOBLER 92, 168, 178, 227, 265,  
 274, 314  
 HOLM-JENSEN 135, 170  
 HOLMGREN 36  
 HORN 314  
 HOUBAERT 6  
 HOWARD 123-132, 264  
 HOWSE 178, 236, 237

HUBER 245  
 HUNT 175

ITKOWITZ 316

JACOB 120  
 JACOB-REMACLE 120  
 JACOBS 6, 141-146  
 JACOBSON 245  
 JAFFE 178  
 JAISSE 178, 196, 218  
 JAYASURIYA 92  
 JEANNE 62  
 JENSEN 135, 170  
 JESSEN 92  
 JOACHIM 319  
 JOSENS 167-176  
 JUTSUM 178

KANDJAH 319  
 KANMAR 25  
 KELLER 263-280  
 KELLNER 6  
 KERMARREC 80  
 KERR 265  
 KNEITZ 136  
 KRUGER 120  
 KUKUK 178  
 KURSCHNER 80  
 KUTTER 98, 106, 110, 111, 222,  
 249-250

LACHAUD 185-194, 195-202  
 LANCASTER 159-168  
 LANGE C. 123-132, 331  
 LANGE R. 178  
 LATREILLE 110  
 LE MASNE 32  
 LEBRUN 43-44, 92  
 LEE 319  
 LEFEUVE 44  
 LEFEUVE 28  
 LEMAIRE 6, 229-233, 331  
 LENOIR 6, 178, 186, 193  
 LENSKY 265  
 LEPAGE 6, 234, 314, 319  
 LEQUET 44  
 LEROUX A.M. 178  
 LEROUX J.M. 9  
 LEVIEUX 234  
 LLYOD 123-132  
 LOFQVIST 223, 227  
 LOKEN 120  
 LONGHURST 111, 115, 234, 237, 245  
 LUMSDEN 314  
 LUSCHER 265

MACAULEY 313  
 MADRELL 148  
 MALDAGUE 319  
 MARKIN 265, 266  
 MARRO 275  
 MAYNARD SMITH 274  
 MAYR 110  
 MC FARLANE 80  
 MC KAY 136  
 MC KITTRICK 27, 30, 31  
 MENDES 136  
 MENKEN 6  
 MERCIER 266  
 MICHENER 178, 265, 266, 273  
 MIRADOLI ZATTI 92  
 MORGAN 79-86, 114, 115, 159-168

NAARMANN	80	SANDS	37
NAGYAN	327-331	SCHAL	28
NEWELL	266	SCHNEIRLA	10,11,18
NIELSEN	6,133-139	SCHOLL	121
NOIROT	32,37,41,44,82,92, 319-321	SEEGER	6
NOIROT-THIMOTHEE	44,319	SEELINGER	29,31
NOUBAHARI	6	SILLAM	44
NYLANDER	110	SILVA	265
		SKAIFE	266
OBRECHT	121	SKYBERG	6,133-140
OLLETT	115	SNELLING	8
ORION	25	SNODGRASS	67,70
OSTER	169,175,274,313	SOKAL	201
OWEN	25	SOULIE	265
		STOECKHERT	294
		STOOPS	319
		STURTEVANT	274
PAGDEN	62,63		
PAMILO	274	THOMAS	98
PARTON	123	THOMPSON	84
PASSERA	265	TOUTAIN	319-322
PASTEELS	109-118,161,163, 176-176	TRANIELLO	92,313,315
PAVAN	88,91,92	TSCHINKEL	264
PEAKIN	6,133-140		
PEARSON	274	ULRICH	143
PEKKARINEN	120		
PEREZ BAUTISTA	187,201,202	VAN BOVEN	4,18,25,165
PHILLIPS	148	VAN DER HAVE	6
PISARSKI	46,252,259	VAN KERKHOVE	147-150
PLATEAUX	203-220,293-302	VARVIO-AHO	274
PLATEAUX-QUENU	293-302	VECHT	62
POLDI	110,111,115,116,117	VERBEKE	141-146
PONDICQ	313	VERHAEGHE	161,163
POURSIN	294	VERHOEFF	241
POUVREAU	65-77	VILLEMAIN	319-322
PRATTE	281-292	VON DEHN	144
PROVOST	178		
		WADHAMS	160
QUENNEY	36,82,92	WARCKE	120
QUINTENS	141-146	WASMAN	4
		WATKINS	9
RAIGNIER	18	WEHNER	168
RASMONT	119-122	WELTENS	147-150
RAY	10	WEST-EBERHARD	265
REMBOLD	143	WHADHAMS	81
RENOUX	6,319-322	WHELDEN	18
RETTENMEYER	18	WILSON	7,9,12,29,32,91, 169,175,178,240, 245,265,274,313
RICHARDS	266		
ROBERTSON	91	WINTER	6,264
ROHLS	201	WOOD	319
ROISIN	109-118	WRIGHT	264
RONCHETTI	88,92		
ROOM	315	ZALKOW	123,124
ROSCH	186	ZYLBERBERG	82
ROSENGREN	168,274		
ROTH	28		
ROULAND	6		
ROY-NOEL	323		

## Index ESPECES

ACANTHOLEPIS frauenfeldi	53	BLATTOIDEA	27
ACANTHOTERMES	38	BOMBINAE	65-77
AEDES campestris	148	BOMBUS	68,71
AENICTUS	8,9,12,13	B.cryptarum	119-122
A.asantei	13	B.lucorum	72,119-122
ALADOPNE	8	B.magnus	119-122
ALLOGNATHOTERMES	38	B.terrestris	71,72,119-122
AMITERMES	38,236,237	BROMUS erectus	254
A.evuncifer	235,324,325	CAMPONOTUS abdominalis	177-184
ANACANTHOTERMES	36,37	C.aethiops	303-318
ANACARDIUM occidentale	323-326	C.herculeanus	135,136
ANAPLECTINAE	27	CASUARINA equisetifolia	323-326
ANCISTROTERMES	38	CATAGLYPHIS cursor	303-318
ANERGATES	217,218	CAVITERMES	38
ANEURETUS simoni	92	CEPHALOTERMES	38
ANGULITERMES nilensis	324,325	CHELIOMYRMEX	8
ANOMA	8,17-26	CONSTRICOTERMES	38
A.asantei	25	COPTOFORMICA	249,251,259
A.kohli	18	COPTOTERMES	37
A.molestum	20	C.intermedius	325
A.nigricans	18,20,25	COPTOTERMITINAE	37
A.wilverthi	18	CORNITERMES	38,43-44
ANOPLOTERMES	38	C.pugnax	44
APHAENOGASTER	47,234	CRATOMYRMEX	45-55
A.genella	47	C.arenarius	47,51
A.gibbosa	48,49	C.niloticus	47,51
A.senilis	47	CREMATOGASTER	91,245
APICOTERMITINAE	38	C.scutellaris	265
APIS	68	CRENETERMES	38
A.mellifera	70,141-145	CRYPTOCERCUS punctulatus	27-33
ARENIVAGA apacha	28	CRYPTOTERMES	37
A.investigata	28	CUBITERMES	38
ARMITERMES	38	DACETINAE	239
ATTA	137	DECAMORIUM uelense	245
A.cephalotes	165	DICHTHADIA	8
A.laevigata	135	DICROCOELIUM	261
A.rubropilosa	135	DISCRANDCENTRUS	240,243
A.sexdens	165	DOLICHODERUS	245
A.texana	165	D.doriae	88
BASIDENTITERMES	38	D.quadrifunctatus	87-94
BELLICOSITERMES	38	DOLICHOVESPULA sylvestris	61
BLABERIDAE	28	DORYLINAE	7-16,17-26
BLABEROIDEA	27	DORYLUS	8,12,17-26
BLATTARIA	32	D.affinis	18
BLATTELLA germanica	28	D.nigricans	9,14
BLATTELLIDAE	27		
BLATTELLINAE	28		
BLATTIDAE	27-33		

EBURNITERMES	38	IRIDOMYRMEX	88,313
ECITON	8,13,92	<i>I.humilis</i>	91,263-279
<i>E.burchelli</i>	10,14,17-26	ISOPTERA	27-33,35-42,43-44,123-132,
<i>E.hamatum</i>	18		229-233,319-322,323-326,
ECITONINAE	7-16,17-26		327-331
ECTATOMMA	201	JUGOSITERMES	38
<i>E.tuberculatum</i>	195-202		
ENTOMOBRYENS	244	KALOTERMES	37,43-44
EPILAMPRINAE	29	<i>K.flavicollis</i>	43-44
EUCALYPTUS <i>camaldulensis</i>	323-326	KALOTERMITIDAE	37,40
EUPHAGUS <i>cyanocephalus</i>	314		
EUSTENOGASTER	62	LABIDOTERMES	38
<i>E.calyptodoma</i>	59,61,62	LABIDUS	8
EUTERMELLUS	38	LABIOTERMES	38
EUYLAEUS <i>marginatus</i>	302	LASIOGLOSSUM	264
<i>E.villosus</i>	293-302	LASIUS <i>alienus</i>	110,135-136
		<i>L.flavus</i>	133-139
FOLSOMIA <i>candida</i>	240-244	<i>L.neoniger</i>	313
FORMICA	251	<i>L.niger</i>	110,186
<i>F.bruni</i>	249-262	<i>L.sitiens</i>	135,136
<i>F.cunicularia</i>	134,147-150	LEPTOGENYS	8,92
<i>F.exsecta</i>	251,259	<i>L.purpurea</i>	10
<i>F.lugubris</i>	265	LEPTOMYXOTERMES	38
<i>F.polycytena</i>	110,135,136	LEPTOTHORAX	203-219,229
<i>F.pressilabris</i>	249-251	<i>L.curvispinosus</i>	266
<i>F.rufa</i>	110	<i>L.exilis</i>	265
<i>F.rufibarbis</i>	221-228	<i>L.gredleri</i>	264
<i>F.sanguinea</i>	221-228	<i>L.lichtensteini</i>	232
<i>F.schaufussi</i>	315	<i>L.nylanderi</i>	203-219
FORMICIDAE	7-16,17-26,45-56,79-86,	<i>L.provancheri</i>	264
	97-108,109-118,133-140,	<i>L.unifasciatus</i>	169,230,232
	147-150,151-158,159-166	LIONETOPUM <i>microcephalum</i>	88
	167-176,177-184,185-194	LIOSTENOGASTER <i>flavolineata</i>	63
	195-202,203-220,234-328		
	239-248,249-262,263-280	MACROTERMES	38
	303-318	<i>M.nulleri</i>	319-322
FORMICOXENUS <i>hirticornis</i>	264	MACROTERTITINAE	38
<i>F.nitidulus</i>	264,265	MACULINEA	97,106
FURCULITERMES	38	<i>M.nausithous</i>	98
		<i>M.teleius</i>	98
GLYPTOTERMES	37	MANICA	152,160,163,165
		<i>M.rubida</i>	151-157,159-166,
HALICTINAE	293-302		168,169
HELIANTHEMUM <i>nummularium</i>	257	MARASHIUS	62
HETEROTERMES	37	MASTOTERMES	32,37,38,40
HETEROTERMITINAE	37	<i>M.darwiniensis</i>	31,39
HODOTERMES	36	MASTOTERMITIDAE	37,38,40
HODOTERMITIDAE	37,40	MEGABOMBUS <i>hortorum</i>	72
HOLISCHNOGASTER	62	<i>M.pascuorum</i>	72
<i>H.gracilipes</i>	61	MEGAPONERA <i>foetens</i>	10
HYPOPONERA <i>eduardi</i>	229-233	<i>M.caffraria</i>	234-237
		MESOPONERA <i>foetens</i>	237

MESSOR	45-55	NASUTITERMES	38,43-44
<i>M.*cephalotes*</i>	48,51	<i>N.lujae</i>	319-322
<i>M.aegyptiaca</i>	50	NASUTITERMITINAE	38,40
<i>M.antennatus</i>	51,52	NEIVAMYRMEX	8,9,92
<i>M.aphaenogasteroides</i>	46	NEOCAPRITERMES	38
<i>M.barbara</i>	48,52,53,54	NEOPONERA	201
<i>M.barbarosa</i>	51	<i>N.apicalis</i>	185-193
<i>M.berbericus</i>	52,54	<i>N.villosa</i>	195-202
<i>M.bernardi</i>	50,51,52	NEOTERMES	37
<i>M.capitatus</i>	51,52,54,304,315	NESHADIES <i>arion</i>	245
<i>M.caviceps</i>	51	NODITERMES	38
<i>M.denticulatus</i>	50	NONAMYRMEX	8
<i>M.foreli</i>	51,53,54	NOVOMESSOR	92
<i>M.galla</i>	50,51		
<i>M.grandinida</i>	51,52,54	ODONTOTERMES	38
<i>M.himalayanus</i>	49,51,52	OECOPHYLLA <i>longinoda</i>	314
<i>M.lamellicornis</i>	46,51		
<i>M.marocana</i>	52,54		
<i>M.mediorubra</i>	51,54		
<i>M.minor</i>	54		
<i>M.postpetiolatus</i>	50,51	OPHIOTERMES	38
<i>M.rufitarsis</i>	45,51,53	ORTHOTERMES	38
<i>M.rufotestaceus</i>	47,51		
<i>M.sanctus</i>	51,54		
<i>M.semirusus</i>	49,51	PACHYCONDYLA <i>cafraria</i>	235
<i>M.semoni</i>	50	PALTOTHYREUS <i>tarsatus</i>	168
<i>M.sevani</i>	51	PANCHLORINAE	29
<i>M.striativentris</i>	54	PANESTHIA	29,31,32
<i>M.structor</i>	50,51,54,303-318	<i>P.australis</i>	29
<i>M.sultanus</i>	47	PARISCHNOGASTER	62
METISCHNOGASTER	62,63	<i>P.alternata</i>	63
<i>M.cilipennis</i>	62	<i>P.mellyi</i>	61
MICROCEROTERMES	38,235,236,324,325	<i>P.striatula</i>	63
<i>M.fuscotibialis</i>	324,325	PARONELLA	240,243
MICROHODOTERMES	36,37	PERICAPRITERMES	38
MICROTERMES	38	PEUCEDANUM <i>oreoselinum</i>	257
MISCHOCYTTARUS <i>drewseni</i>	62	PHEIDOLE	315
MONOMORIUM	229,230,232	<i>P.fallax</i>	316
<i>M.minutum</i>	313	<i>P.pallidula</i>	230,232,303-318
MYRMECINA <i>graminicola</i>	264	PHEIDOLINI	47
MYRMICA	156,157,159,165,	PLAGIOLPIS <i>pygmaea</i>	265
	203-219,245	PLECTOPTERINAE	27
<i>M.hirsuta</i>	99-105	POGONOMYRMEX	136
<i>M.rubra</i>	97-108,134,186,	<i>P.barbatus</i>	314,316
	203-219,266,314	<i>P.montanus</i>	135,136
		<i>P.rugosus</i>	135,314
<i>M.ruginodis</i>	152-154	<i>P.subnitidus</i>	135
<i>M.sabuleti</i>	97-108	POLISTES	264
<i>M.scabrinodis</i>	97-108,314	<i>P.exclamans</i>	59,61,62
<i>M.vandeli</i>	97-108	<i>P.gallicus</i>	281-291
		POLISTINAE	61

POLYPHAGIDAE	27		
POLYPHAGINAE	28		
PONERINAE	234-237	SPHAEROMESSOR	48
POROTERMES	37	<i>S.cephalotes</i>	48
POROTERMITINAE	37	<i>S.plinii</i>	48
POSTELECTROTERMES	37	<i>S.sphaerotherax</i>	319-322
POSTSUBULITERMES	38	STENOGASTRINAE	57-63
PROBOSCITERMES	38	STOLOTERMES	37
PROCORNITERMES	38	STOLOTERMITINAE	37
PROMIROTERMES <i>holmgreni</i>	325	STRUMIGENITI	239-247
PROTERMES	38	STRUMIGENYS	240,243,245-246
PSAMMOTERMES	37	<i>S.rufobrunea</i>	240-247
PSAMMOTERMITINAE	37	SUBULITERMES	38
PSEUDACANTHOTERMES	38	SYNTERMES	38,43-44
PSEUDOCHEGUS <i>fuscatus</i>	62	<i>S.grandis</i>	43-44
PYROBOMBUS <i>hypnorum</i>	72		
<i>P.lapidarius</i>	72	TAPINOMA <i>erraticum</i>	169
<i>P.pratorum</i>	72	<i>T.nigerrimum</i>	88
		TERMES	38
QUERCUS	157	<i>T.hospes</i>	324,325
		TERMITES	Voir Isoptera
		TERMITINAE	38,40
		TERMOPSINAE	37
RETICULITERMES	37,43-44,123-131, 229-233,327-331	TETRAMORIUM	156,157,313
<i>R.banyulensis</i>	124-131,233,327-331	<i>T.caespitum</i>	109-118,160-165, 168,169,217
<i>R.flavipes</i>	124-131	<i>T.impurum</i>	109-118,169
<i>R.grassei</i>	124-131,233,327-331	<i>T.modestum</i>	109-118
<i>R.lucifugus</i>	43-44	<i>T.semilaeve</i>	111,117
<i>R.mallei</i>	124-131	THORACOTERMES	38,43-44
<i>R.santonensis</i>	43-44,123-131,233, 327-331	<i>T.macrothorax</i>	319-322
<i>R.virginicus</i>	124-131	TRIFOLIUM <i>pratense</i>	73,74
RHINOTERMITIDAE	37,40	<i>T.stellatum</i>	53
RHOGMUS	8	TUBICULITERMES	38
RHYNCHOTERMES	38	TYPHLOPONE	8
ROPALIDIA <i>opifex</i>	62		
ROSTROTERMES	38	VERRUCOSITERMES	38
		VESPIDAE	281-291
SCHEDORHINOTERMES	37	VESPINAE	61
SERRASTRUMA	246	VESPULA	63
SIMPLOCE <i>bimaculata</i>	28	WOMERSIA <i>standmani</i>	245
SMITHISTRUMA	240,245-246	ZOOTERMOPSIS	32,37
<i>S.truncatidens</i>	240-247		
SOLENOPSIS	218		
<i>S.fugax</i>	217		
<i>S.geminata</i>	79-86		
<i>S.invicta</i>	84,264-266		
SPECULITERMES	38		
SPHAEROCREMA <i>striatula</i>	265		

## Index MOTS-CLES

- |                           |                   |                            |                             |
|---------------------------|-------------------|----------------------------|-----------------------------|
| Accoutumance              | 203-219           | Epipharynx                 | 35-42                       |
| Activité                  | 249-262           | Epithélium glandulaire     | 90                          |
| Activité journalière      | 257-259           | Esclavagisme               | 221-228                     |
| Adoption de larves        | 203-219           | Espèce solitaire           | 293-302                     |
| Age des ouvrières         | 203-219           | Etat cyclique              | 203-219                     |
| Alcanes                   | 124-125           | Europe                     | 119-122                     |
| Allomones                 | 229-233, 327-331  | Evolution                  | 7-16, 45-55, 57-63, 239-248 |
| Analyse canonique         | 100-107           | -                          | 177                         |
| Antenne                   | 45-55, 99         | Expérience précoce         | 177                         |
| Approvisionnement         | 151-157           | Exploration                | 179                         |
| Arbres                    | 232-326, 327-331  |                            |                             |
| Atlas magrébin            | 45-55             | Famille territoriale       | 28                          |
| Attaque arbres            | 323-326           | Fauchage                   | 249                         |
| Attraction                | 239               | Fecès                      | 319-322                     |
|                           |                   | Fécondité                  | 263                         |
|                           |                   | Femelle                    | 281                         |
|                           |                   | Fiageillés symbiontes      | 32                          |
|                           |                   | Fourrageant                | 167-176                     |
|                           |                   |                            |                             |
| Belgique                  | 116               | Génération                 | 293-302                     |
| Bilan énergétique         | 167-176           | Genitalia                  | 112                         |
| Biométrie                 | 45-55             | Géranyl-linalool           | 229                         |
| Budget énergétique        | 133               | Gésier                     | 43-44                       |
| Butinage                  | 65-77             | Glande à poison            | 17-26, 114, 151, 159-166    |
|                           |                   | -                          | 17-26                       |
|                           |                   | Glande de Dufour           | 87-84                       |
|                           |                   | Glande de Pavan            | 123, 229                    |
|                           |                   | Glande frontale            | 79-86                       |
|                           |                   | Glande post-pharyngienne   | 28                          |
|                           |                   | Grégarisme                 | 281                         |
|                           |                   | Guepier                    |                             |
|                           |                   |                            |                             |
|                           |                   | Hémolymphe                 | 147-150                     |
|                           |                   | Heneicosane                | 85                          |
|                           |                   | Hierarchie                 | 263                         |
|                           |                   | Humification               | 319-322                     |
|                           |                   | Humivores                  | 320                         |
|                           |                   | Hybridation                | 119-122                     |
|                           |                   | Hydrocarbures              | 79-86                       |
|                           |                   | Hydrocarbures cuticulaires | 123-131                     |
|                           |                   |                            |                             |
|                           |                   | Identification             | 97-108                      |
|                           |                   | Insecticide                | 229                         |
|                           |                   | Interactions sociales      | 177-184, 192                |
|                           |                   | Intercastes                | 203-219                     |
|                           |                   | Intestin moyen             | 141-145                     |
|                           |                   | isolement reproducteur     | 109-116                     |
|                           |                   |                            |                             |
| Capture des proies        | 234-238, 239-248  |                            |                             |
| Castes                    | 281-292, 293-302  |                            |                             |
| Champignonnistes          | 321               |                            |                             |
| Chimiosystématique        | 123-131           |                            |                             |
| Colonies mixtes           | 177-184           |                            |                             |
| Coloration                | 293               |                            |                             |
| Compétition               | 263-280           |                            |                             |
| Comportement              | 7-16, 151-157,    |                            |                             |
| -                         | 177-184, 185-194, |                            |                             |
| -                         | 195-203, 221-228  |                            |                             |
| Comportement de chasse    | 234               |                            |                             |
| Cuticule                  | 229               |                            |                             |
|                           |                   |                            |                             |
| Digestion                 | 319-322           |                            |                             |
| Dispersion                | 28                |                            |                             |
| Distribution géographique | 109-116, 119-122  |                            |                             |
| Docosène                  | 85                |                            |                             |
| Dulose                    | 221-228           |                            |                             |
| Durée de vie              | 281-292           |                            |                             |
|                           |                   |                            |                             |
| Eclosion                  | 141               |                            |                             |
| Écosystèmes tropicaux     | 7-16              |                            |                             |
| Effet de groupe           | 134               |                            |                             |
| Émergence du cocon        | 177               |                            |                             |

Labre	35-42	Raid	229
Lignivores	234-238	Rapports interspécifiques	203-219
Limonène	229	Reconnaissance coloniale	123
		Reconnaissance spécifique	123
Males	97-108,281	Recrutement alimentaire	151
Mandibules	229,239	Régime alimentaire	43-44
Matériaux du nid	57-63	Région méditerranéenne	303-318
Matière organique	319-322	Régulation sociale	185-193
Membrane péritrophique	141-145	Reine	281,97-108,133-139, 195-201
Mémoire	167-176	-	195-201
Métamorphose	203-219	Réservoir	89
Microsc. électron. à balayage	35-42	Respiration	133-139
Minétisme	229	Rythme d'activité	303-318
Modèle mathématique	167-176		
Monogynie	263-280	Sahara	45-55
Monoterpènes	229	Secrétion	147-150
Morphologie	17-26,79-86,87-94, 109-117	Secrétion mandibulaire	109-117
-	109-117	Sélection de parentèle	263-280
Morphométrie	97-108	Sesquiterpènes	229
Mortalité	221-228	Sociobiologie	177-184
Moyen-Orient	45-55	Sociotomie	185
Mutualisme	263-280	Soins au couvain	177,188,192
Myrmécophiles	10	Sol	323-326
		Soldat	234-23,229
Niche écologique	27-33	Stérilité	119-122
Nomadisme	10,12	Stratégie d'attaque	230
		Stratégies de récolte	303-318
Ontogénèse sociale	195-202	Structure	293
Organisation territoriale		Structure du nid	57-63,249-262
-hiérarchique	28	Substances défensives	123-131,229-233,327
Organisation sociale	27-33,57-63,249-262	Suisse	249
Ouvrier	234-238	Systématique	35-42,45-55
Ouvrière adulte	141		
		Taille	293
Partage des ressources	65-77	Taxonomie	35-42
Paturage	249	Terpènes	123-131,327-331
Péromone de piste	91,109-116,159-166	Territoire	249-262
Phylogénèse	27-33,35-42	Territorialisme	221-228
Pinène	229	Tête	45-55
Pistes	156	Toilette	179,192
Pollinisation	65-77	Toxicité	229-233,327-331
Polycalisme	249	Transport de C1	147-150
Polyéthisme	185-193,195-202	Transport interindividuel	221-228
Polygynie	249,263-280	Tricosane	85
Polymorphisme	293-302	Tricosène	85
Postpétiole	113	Trophallaxie	155,179,203-219
Prédation	234-238,239-248	Tubes de Malpighi	147-150
Prédation de groupe	10,12		
Proboscis	65-77	Ultrastructure	17-26,87-94,141-145
Pyrazine	159-166	Valeur adaptative	281-292
		Variation individuelle	293-302
		Venin	229
		Vie sociale	293-302
		Xylophages	320,321,327