

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL.5 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LONDRES 20-22 Sept. 1988

British Section IUSSI
Section Française UIEIS

A N

A C C O U N T

O F

ENGLISH ANTS;

Which Contains

- | | |
|---|--|
| I. Their different Species
and Mechanism. | III. The Production of
their Eggs, and Process
of the Young. |
| II. Their manner of Go-
vernment, and a Def-
cription of their several
Queens. | IV. The incessant Labours
of the Workers or
common Ants. |

W I T H

Many other Curiosities observable in these
surprising Insects.

—*Jovis omnia plena.* —Virg. Ecl. iii. l. 60.

By the Rev. WILLIAM GOULD, A. M.
of Exeter College, Oxon.

L O N D O N

Printed for A. MILLAR, opposite to the Strand,
in the Strand. MDCCXII.



ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL.5 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LONDRES 20-22 Sept. 1988

British Section IUSSI
Section Française UIEIS

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-02-5

Dépôt légal: 2e trimestre 1989

Pour les commandes, s'adresser à :

Michel LEPAGE
Laboratoire d'Ecologie
Ecole Normale Supérieure
46 rue d'Ulm
75230 Paris Cedex 05

Prix : 100 Francs

COLLOQUE INSECTES SOCIAUX
LONDRES - 19 au 22 septembre 1988

LISTE DES PARTICIPANTS

AARAB A. (Villetaneuse)	JACKSON B.D. (Keele, UK)
ABADIE L. (Paris)	JAISSON P. (Villetaneuse)
ARON S. (Bruxelles)	HASCHEF A.H. (Le Caire)
BECKERS R. (Bruxelles)	KELLER L. (Lausanne)
BERTON F. (Tours)	KIM B.J. (Wareham, UK)
BIGNELL D. (Londres)	LACHAUD J.P. (Villetaneuse)
BILLEN J. (Leuven)	LAFFORT B. (Toulouse)
BLACK H. (Londres)	LEBRUN D. (Nantes)
VAN DER BLOM J. (Utrecht)	LENOIR A. (Villetaneuse)
BONAVITA-COUGOURDAN A. (Marseille)	LEPAGE M. (Paris)
BOOTSMA K. (Utrecht)	MORGAN D. (Keele, UK)
BOURKE A. (Bath, UK)	NOIROT C. (Dijon)
VAN BOVEN J.K.A. (Kortrijk)	NOWBAHARI E. (Tours)
BRIAN M. (Blandford, UK)	PASSERA L. (Toulouse)
DE BRUIJN L.L.M. (Utrecht)	PAXTON R.J. (Cardiff, UK)
CALENBUHR V. (Bruxelles)	PEAKIN G. (Londres)
CAMMAERTS M.C. (Bruxelles)	PLATEAUX L. (Paris)
CAMMAERTS R. (Bruxelles)	PLATEAUX-QUENU C. (Paris)
CEUSTERS R. (Leuven)	POLDI B. (Mantova)
CHAUTEMS D. (Lausanne)	PONTIN J. (Bakeham, UK)
CHERIX D. (Lausanne)	RIVAUULT C. (Rennes)
COLLINGWOOD C. (Leeds, UK)	ROULAND C. (Créteil)
CORBARA B. (Villetaneuse)	SANDERSON T. (Keele, UK)
DEFFERNEZ L. (Bruxelles)	SEPPE P. (Helsinki)
DENEUBOURG J.L. (Bruxelles)	SOMMEIJER M.J. (Utrecht)
ECHAZARRETA C.M. (Cardiff, UK)	STRAMBI A. (Marseille)
ELMES G. (Wareham, UK)	STRAMBI C. (Marseille)
ERRARD C. (Villetaneuse)	SUNDSTRÖM L. (Helsinki)
DEJEAN A. (Villetaneuse)	TAHIRI A. (Abidjan)
FENERON R. (Villetaneuse)	TANO Y. (Abidjan)
FERGUSON A.W. (Harpندن, UK)	THERAULAZ G. (Marseille)
FRANKS N. (Bath, UK)	TURILLAZZI S. (Florence)
FRESNEAU D. (Villetaneuse)	ULLOA-CHACON P. (Lausanne)
GODZINSKA E.J. (Villetaneuse)	VARGO E.L. (Toulouse)
GOSS S. (Bruxelles)	VELTHUIS H.H.W. (Utrecht)
GRIS G. (Lausanne)	VIENNE C. (Villetaneuse)
HAN S.H. (Abidjan)	WARDLAW J.C. (Wareham, UK)
HANSELL M. (Glasgow, UK)	WILLIAMS I.H. (Harpندن, UK)
HOY S.P. (Yelverton, UK)	WRIGHT P.J. (Keele, UK)

III

TABLE DES MATIERES

1.	William Gould par G. ELMES & G. PEAKIN.....	p. 1
2.	The comparative study of sociality in the higher bees par H.H.W. VELTHUIS.....	p. 2
3.	Etude d'une population de <u>Blatella germanica</u> dans une piscine (Insecte, Dictyoptères). par C. RIVAULT.....	p. 17
4.	Inhibition of pollen germination by ant secretions. par T. SANDERSON & P.J. WRIGHT.....	p. 25
5.	Behaviour of workers on waste dumps in the nests of <u>Melipona favosa</u> (Apidae, Meliponini). par L.M.M. DE BRUIJN, M.J. SOMMEIJER & E. DIJKSTRA...	p. 31
6.	Uptake and distribution of nectar and the storage of honey in <u>Melipona favosa</u> (Apidae, Meliponini). par L.L.M. DE BRUIJN, M.J. SOMMEIJER & R. LEYS.....	p. 39
7.	Le vol nuptial chez <u>Formica lugubris</u> Zett. (Hymenoptera, Formicidae). 1. Facteurs influençant l'apparition et l'envol des sexués. par D. CHERIX, D. CHAUTEMS, D.J.C. FLETCHER, W. FORTELIUS, G. GRIS, L. KELLER, L. PASSERA, R. ROSENGREN & E.L. VARGO.....	p. 45
8.	Accumulation des carbohydrates chez les sexués de plusieurs espèces de fourmis en relation avec l'existence ou l'absence d'un vol nuptial. par L. PASSERA, L. KELLER & A. GRIMAL.....	p. 55
9.	Physiologie des sexués femelles de fourmis (Hymenoptera, Formicidae) en relation avec le mode de fondation. par L. KELLER & L. PASSERA.....	p. 63
10.	Energy turnover in a population of the ant <u>Lasius flavus</u> F. par P.J. WRIGHT.....	p. 69
11.	La fondation du nid chez <u>Leptothorax angustulus</u> Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). par B. POLDI.....	p. 75
12.	Organisation sociale et structuration spatiale autour du couvain chez <u>Pachycondyla apicalis</u> (Formicidae, Ponerinae) par D. FRESNEAU, B. CORBARA & J.P. LACHAUD.....	p. 83

13. Genetic relatedness and population structure in Formica truncorum Fabr. (Hymenoptera, Formicidae).
par L. SUNDSTRÖM.....p. 93
14. Etudes de quelques facteurs impliqués dans la détermination de la caste royale chez la fourmi d'Argentine Iridomyrmex humilis Mayr.
par E.L. VARGO & L. PASSERA.....p.101
15. On differential reproduction among queens in polygyne colonies of the fire ant Solenopsis invicta.
par E.L. VARGO.....p.109
16. Le remplacement des reines dans les colonies orphelines de la fourmi d'Argentine Iridomyrmex humilis Mayr. Mécanismes et conséquences.
par L. KELLER, L. PASSERA & E.L. VARGO.....p.117
17. Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de Wasmannia auropunctata R. (Hymenoptera, Formicidae).
par P. ULLOA-CHACON & D. CHERIX.....p.121
18. Mutual benefit for reproducing and non-reproducing females in nests of the carpenter bee Xylocopa pubescens Spinola.
par J. VAN DER BLOM.....p.131
19. The effect of multiple queens in small groups of Myrmica rubra.
par G.W. ELMES.....p.137
20. Attractivité de la reine homocoloniale Cataglyphis cursor Fonscolombe (Hymenoptera, Formicidae).
par F. BERTON, A. LENOIR, A.M. LE ROUX & G. LE ROUX..p.145
21. Colony defence and male behaviour in honeybees Apis mellifera L.
par C.M. ECHAZARRETA, R.J. PAXTON, S.A. KOLMES & L.A. FERGUSSON-KOLMES.....p.153
22. Extra-colony altruism in the bumblebees: misbehaviour or adaptation ?
par E.J. GODZINSKA.....p.161
23. Effects of removal of alpha individuals from a Polistes dominulus Christ. wasp society: changes in behavioral patterns resulting from hierarchical changes.
par G. THERAULAZ, M. PRATTE & J. GERVET.....p.169
24. Observations on the behaviour of male stenogastrine wasps (Hymenoptera, Vespidae, Stenogastrinae).
par S. TURILLAZZI & E. FRANCESCATO.....p.181

25. Spatial organisation in the Argentine ant Iridomyrmex humilis Mayr.
par S. ARON & J.M. PASTEELS.....p.189
26. Response of the myrmecophilous beetles Edaphopausus favieri (Carabidae Paussinae) and Dichillus minutus (Tenebrionidae) to the trail of their host, Pheidole pallidula.
par R. CAMMAERTS, M.C. CAMMAERTS & C. DETRAIN.....p.199
27. Modélisation du comportement du suivi de la piste chez les fourmis.
par V. CALENBUHR & J.L. DENEUBOURG.....p.207
28. Mise en place du comportement de prédation au cours de la fondation de la société chez Ectatomma tuberculatum (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)
par A. DEJEAN, J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU.....p.215
29. Résultats préliminaires sur le comportement de Formicoxenus provancheri en relation avec son hôte Myrmica incompleta (Hymenoptera, Formicidae).
par A. LENOIR, A. FRANCOEUR, C. ERRARD & P. JAISSON..p.225
30. Organisation spatiale de Manica rubida (Myrmicinae) et Formica selysi (Formicinae) en colonies homo- et hétérospécifiques. Corrélations avec l'organisation sociale.
par B. CORBARA & C. ERRARD.....p.233
31. Etude de l'orientation de Camponotus athiops au laboratoire: relations avec le polymorphisme.
par B. LAFFORT, G. BEUGNON & V. FOURCASSIE.....p.243
32. Effets de la variabilité interindividuelle sur la taille des répertoires comportementaux des deux sous-castes ouvrières de Pheidole pallidula (Formicidae, Myrmicinae).
par A. AARAB, J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU.....p.251
33. Corrélatifs physiologiques de l'éthogénèse des soins au couvain chez une ponérine: Ectatomma tuberculatum.
par R. FENERON, J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU.....p.359
34. La structure sociale chez Ectatomma quadridens: comparaison au sein du genre Ectatomma.
par M. RUBIN, J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU.....p.265
35. Etude comportementale de la reconnaissance coloniale chez les fourmis en colonies mixtes.
par C. VIENNE & C. ERRARD.....p.275
36. Les signaux chimiques de la reconnaissance interspécifique chez les fourmis.
par C. ERRARD, A.G. BAGNERES & J.L. CLEMENT.....p.285

VI

37. Reconnaissance des larves par les ouvrières chez la fourmi Camponotus vagus Scop. Rôle des hydrocarbures cuticulaires et facteurs environnementaux.
par A. BONAVIDA-COUGOURDAN, J.L. CLEMENT & C. LANGE...p.293
38. Morphology of the cloacal gland in the ant Cataglyphis savignyi.
par J. BILLEN.....p.301
39. Chemical studies on the contents of the Dufour gland of Manica rubida (Myrmicinae).
par E.D. MORGAN, B.D. JACKSON & M.C. CAMMAERTS.....p.307
40. The chemical secretions of Myrmica specioides Bondroit and Myrmica gallieni Bondroit (Myrmicinae).
par B.D. JACKSON, E.D. MORGAN & C.A. COLLINGWOOD.....p.315
41. Etude éthologique et chimique de la glande de Dufour de Manica rubida (Myrmicinae).
par M.C. CAMMAERTS & E.D. MORGAN.....p.323
42. L'effet de groupe sur la ponte des ouvrières de fourmis Leptothorax nylanderii: groupes contenant des ouvrières de sociétés différentes.
par L. PLATEAUX.....p.329
43. Premières observations sur le caractère social d'Evylaeus albipes F. (Hymenoptera, Halictinae).
par C. PLATEAUX-QUENU.....p.335
44. Quelques aspects de la stratégie individuelle d'approvisionnement de Formica cunicularia (Hymenoptera, Formicidae).
par L. DEFFERNEZ.....p.345
- INDEX DES AUTEURS.....p.353
- INDEX DES MOTS CLES.....p.355

WILLIAM GOULD

(1715 - 1799)

William Gould wrote the first book on ants in the English language, "An Account of English Ants" which was published in 1747. Although it repeats many of the observations and legends about ants that were inherited from the Greek and Roman writers, there are many observations made by the author which show that he must have been a careful observer of nature with a very keen interest in ants. He was born in 1715, the son of Davidge Gould of Sharpham Park, Glastonbury, Somerset. He matriculated at Exeter College, Oxford on 27 March 1732, aged 17, took his BA in 1736 and obtained his MA on 30 June 1739 at the age of 24. Little is known of his life between 1740 and 1766, when he became Rector of Stapleford Abbots, Essex, except that he entered Caius College, Cambridge to study Divinity and, of course, published his book on ants! It was not until 1774 that he was awarded a Doctorate of Divinity, perhaps because he took Solomon's advice to literally. He remained at Stapleford Abbots until his death on 25 March 1799.

The book has a surprisingly modern structure once the archaic language is negotiated. Gould's meticulous observations are evident throughout. For example, on queen number he writes:

"You may sometimes expect to find two yellow Queens (Lasius flavus) in the same colony. I have once or twice met with three. They most usually reside in the same Lodgement, and live together in perfect Harmony and Union. The Hill and small Black Ants (Formica rufa and L. niger, respectively) seem to differ in this Circumstance: For I never could, by the nicest Researches, observe more than one in a Settlement. It has been already observed that the Red Queens (Myrmica sp.) exceed not their Vassals above two to one, or thereabouts. As such a Proportion might not so well answer a supply of Young, this Deficiency is made up in Number. If they inhabit under a broad Stone, you may in Summer by lifting it up often see them on the Surface intermixt with the rest. They never work, are respectfully treated, and seem to have no other Care on their Hands than to keep up their Names, and give Birth to a succeeding Posterity."

It is a delightful book and it places in perspective the knowledge available to our predecessors and the relevance of our own contributions.

Graham Elmes and Greg Peakin

Actes Coll. Insectes Sociaux, 5:2-15 (1989)

THE COMPARATIVE STUDY OF SOCIALITY IN THE HIGHER BEES

H.H.W. VELTHUIS

Department of Comparative Physiology, Univ. of Utrecht, P.O.B.80.086, 3508
TB Utrecht, The Netherlands

Summary

In this paper social systems of the taxonomically related higher bees (carpenter bees, bumblebees, stingless bees and honeybees) are discussed and compared, including a comparison with the kin selection hypothesis. It is concluded that sociality arose and developed as an evolution of competitive interactions within the species and the colony. The significance of kin selection is that it determines the range within which competition could fluctuate, to produce sociality as its evolutionary consequence; kin selection has probably not been a proximate mechanism.

Key-words: Higher Bees, sociality, kin selection, competition.

Résumé: Etude comparative de la socialité chez les Abeilles.

Cet article examine les systèmes sociaux des Abeilles supérieures, taxonomiquement proches (Abeilles charpen-
tières, Bourdons, Abeilles sans dard et Abeilles domestiques), afin de les comparer, dans la perspective de l'hypothèse de la sélection de parentèle. En conclusion, il apparaît que la socialité naît et se développe par le jeu d'une évolution des interactions compétitives entre les espèces et à l'intérieur de la colonie. Le rôle de la sélection de parentèle est de déterminer les limites à l'intérieur desquelles la compétition peut agir, en engendrant ainsi la socialité comme conséquence évolutive; la sélection de parentèle ne serait donc probablement pas un mécanisme premier.

Mots clés: Abeilles, socialité, sélection de parentèle, compétition.

Introduction

Bees and wasps offer unique opportunities to study the evolution of social behaviour, because in these groups all levels of sociality, ranging from solitary ways of life till highly eusocial, occur closely together. Our research group has devoted itself to the study of the higher bees, especially the carpenter bees, the bumblebees, the stingless bees and the honeybees. While the carpenter bees are in the Anthophoridae and the other groups are members of the Apidae, the four groups are closely related, because the carpenter bees can be considered as the Anthophorid sister group of the Apidae (Sakagami & Michener, 1987). Carpenter bee species are, with a few exceptions, solitary; the exceptional species demonstrate facultative and temporal sociality, which is always of a simple form. Bumblebees are primitively eusocial, while the stingless bees and the honeybees are highly eusocial. This group of closely related bees, therefore, offer excellent possibilities to study the various aspects of colony organization, the patterns of interaction between colony members, the resulting division of labour and the physiological differentiations that on the one hand stand at the origin of the diversification, on the other hand are the outcome of the interactions.

Such an approach lays emphasis on the causal mechanisms behind insect sociality. This should be kept separate from functional considerations, such as the kin selection hypothesis (Hamilton, 1964) and predictions on the character of colony organization derived from this hypothesis. Approaches like those by Lin & Michener (1972) on mutualistic interests or by Alexander & Sherman (1977) on parental manipulation, in my view, lead to an understanding of the machinery of social evolution, while Hamilton's hypothesis gives us the abstract laws to which all the machinery has to obey in order that the evolution will reach higher levels, especially the emergence of sterile, yet highly adaptive colony members. These different types of hypotheses belong to different levels of biological research; in the same way neurobiology and architecture are both highly interested in visual perception, but, nevertheless, the two specialisms will never be able to come to a

complete integration. It is the principal difference between a reductionist's approach and a synthetic one.

In the following I intend to discuss colony structure of the four groups of bees in terms of the wheels that keep the colony going, and also in terms of the footpaths or highways present for evolutionary processes. Since evolution is the topic of this paper, the kin selection process will be the guiding line in my discussion.

The carpenter bees

Carpenter bees are generally divided in the small carpenter bees or Ceratinini and the large carpenter bees or Xylocopini. Both groups consist of several hundred of species, and in both groups the step from solitary to social life has been made. Recent studies on the Ceratinini are, among others, those by Maeta et al. (1984, 1985), Sakagami & Maeta (1985), Michener (1985) and Schwarz (1986, 1987). The larger carpenter bee sociality is discussed by Velthuis (1987) and Gerling et al. (1988).

In our studies we concentrate on two Israeli species, *Xylocopa sulcatipes* and *X. pubescens*. The first one is a desert specialist while the second one inhabits characteristically the more vegetated habitats, but together they can be found in natural oases and in the more recent human desert settlements. Our study area is the Field Study School in Hatzeva, located in the Rift Valley, some 30 km south of the Dead Sea.

Xylocopa sulcatipes characteristically nests in canes, flower stalks or thin branches that are already hollow or contain a soft pith, or burrows itself a tunnel in soft wood. Nests are always of a linear arrangement. At the bottom of the nest the first cell is made; it contains the bee bread, a mixture of pollen and nectar, on top of which an egg is laid. The cell is closed by a cell partition made from shavings obtained from the tunnel wall, and glued together. New cells are always in front of the older, and this limits the time a mother can continue to construct new cells, for the first young will destroy younger cells when it emerges. We may suppose, therefore, the existence of a selective pressure leading to a rapid production of as many cells as possible in the short time span available.

In the desert environment two factors limit the populations of this bee: the shortage of suitable material to nest in, and the problems related to food collection from a vegetation that is scarce and often unpredictable in its productivity. Shortage of nesting material leads to an often strong competition for nests, and shortage of nearby flowering plants gives rise to bees that find it more economic to rob other's nests from their provisions. A breeding female, therefore, finds herself trapped between two selective pressures, one leading to high levels of foraging activity, and another leading to efficient nest defense. It is in this dilemma that the presence of two females in a single nest becomes attractive: one to stay home while the other forages.

Groups of bees in one nest are the result of incomplete dispersal, being the young from the parental nest or being the bees from a winter cluster, probably consisting of in part unrelated bees, or a group can be the result of a successful attempt to intrude in the nest of a solitary female. Almost always a social nest contains two well-developed females, or it contains a mother with her emerged, but still incompletely developed

offspring. In both species a frequent food exchange between the foraging mother and her young bees and the consumption of an astonishing large amount of pollen, collected by the mother and eaten by her offspring, indicate the existence of a form of brood care unprecedented among solitary bees. This care for the brood takes about two weeks, and can develop into a dominance hierarchy consisting of an active mother and the last remaining, inactive daughter.

In *X. pubescens* the nest is most frequently of a branched type, constructed by a female in dead branches or trunks of trees, or, as in our field station, in boards specially provided for them. The nest starts with a solitary female, but once offspring emerges, the mother may combine feeding these adults with the continued preparation of new brood cells in one of the tunnels of the branched nest. Daughters and sons position themselves in front of the nest while the mother is out, and the one that is the first to meet the returning mother will obtain the major part of the nectar collected (Velthuis & Gerling, 1983).

In the large carpenter bees division of labour is of this, most primitive nature; an active bee forages and reproduces, while an inactive bee stays behind in the nest. The advantages to the active bee of having a guard are understandable, but why should the other one remain inactive? We observed a frequent trophallactic contact between the two females, and also observed the inactive bee to take from the pollen carried to the nest. This indicates that she obtains her nourishment easily. Another aspect is, that she may inherit the nest in case the active bee falls victim to a predator or other casualty when out. In that case she may take over activity immediately, like any solitary female, or she could await the emergence of the immatures of her former partner and could attempt to dominate them. And finally, there is the option to contest the dominance relationship within the nest and to force the partner to continue as a guard or to leave. All these kinds of changes have been observed, and are not influenced by the degree of relatedness between the adults (van der Blom, 1989; van der Blom & Velthuis, 1989).

Since the environmental conditions that make it profitable to nest together may change during the season, from year to year and from place to place, there is no constant selection for either becoming social or for remaining solitary, and this explains the facultative nature of this kind of sociality. To my opinion it does not make much sense to distinguish various levels of sociality, for even if we can distinguish moments of eusociality and of semisociality, there is not a distinctive climax in the development of the nest. It might also be clear, that although these bees have a sex determination mechanism of the haplo-diploid type, they do not exploit it in terms of inclusive fitness. Daughters may successfully contest the dominance of their mothers at times when these mothers are still fully capable of making a nest elsewhere.

The bumblebees

Bumblebees are primitively eusocial. Primitive means that the queen starts a nest solitarily, and therefore she is equipped with all the capabilities also encountered in the workers. Eusocial means that the climax of the

colony is the society of an egg-laying mother queen assisted by her daughters, who perform the worker duties. These workers, however, have ovaries, and at the end of the colony cycle they use these ovaries to produce eggs, from which males can be reared. Like in the honeybees the bumblebee queen possesses pheromonal means for preventing the workers to start laying these eggs to soon. Van Honk et al. (1980) demonstrated the mandibular glands to be a source of such pheromones, and Röseler et al. (1981) showed these pheromones to be involved in the regulation of the activity of the corpora allata of the workers. Van Honk & Hogeweg (1981) analyzed the dominance relationships among the colony members and described how the most prominent workers, called "elite" workers, can be distinguished long before they will take part in the egg-laying in the colony. A mathematical model of the emergence of this dominance structure has been proposed by Hogeweg & Hesper (1983).

Van Doorn & Heringa (1986) greatly improved our understanding of the origin of the "elite" workers. They belong to the oldest group of house bees, joined by some of the younger house bees, but if it takes too long to reach the moment on which eggs by workers can be laid, these older workers may be replaced by younger sisters. There is a lot of dynamics in the hierarchical structures among the workers. Van Doorn (1987) also investigated the physiological background of dominance relationships. The workers' flexibility with respect to tasks performed decreases with their age and with the number of workers present. Foragers easily return to house duties, but house bees are very reluctant to fill vacancies in the forager force.

The division of labour is not affected by juvenile hormone applied to some of the workers. The influence of JH on worker dominance, evident in small, queenless groups, is easily overridden by factors acting inside the colony. Workers that were allowed to develop their ovaries outside the colony return to their original social position and reduce their ovary activity conform that position when placed back in their colony. If workers are deprived of their ovaries they may become "elite" workers and then will perform all the activities of laying workers, except for constructing the waxen egg cell and, of course, those behaviours that are closely related to oviposition. In distinction to the colonies of the carpenter bees, a bumble-bee colony is a stable, well-regulated structure, in which the colony needs and the dominance of the queen regulate the activities of its members.

In the life cycle of a bumble-bee colony different phases can be discerned: the solitary phase, during which the queen raises her first group of workers, the stable social phase, and the final phase characterized by much aggression, worker oviposition and oophagy. Duchateau & Velthuis (1988) investigated the timing of these phases and the factors leading to the next phase.

Most important is the intermediate phase, where workers assist their queen in raising offspring. The duration of this phase is about 31 days; in agreement with Pomeroy & Plowright (1982) we could find no demographic reason why this period should shift into the competitive last phase of the colony cycle. There are neither behavioural characteristics of any of the workers or of the colony as a whole that could predict this final shift (Duchateau, 1989). It is of interest, that the queen anticipates the beginning of egg laying by her workers by switching from the laying of fertilized eggs to the laying of unfertilized ones. Queens differ with regard to the moment of this

switch: part of them do it well before the onset of worker egg laying, with the consequence that there is still a long time to go and, therefore, that many males will be produced, while another part shifts relatively late. This has as a consequence the build-up of a larger worker force. These two moments for this shift, however, have in common a relatively low ratio of larvae/workers, a colony character that fluctuates in a very characteristic way. At the onset of the emergence of the first workers this ratio is rather high, decreases till a minimum and, due to a temporary standstill in the emergence of the workers, increases again. Once further workers emerge, the ratio goes down again and continues to do so. Those colonies that are characterized by an early switch to male production have their switch in the first minimum of the larvae/worker ratio. Since for rearing a queen from a diploid egg a large amount of larval food is necessary, these colonies hardly produce any queens. Late switching colonies, however, may start rearing queens before the queen limits this production by providing only haploid eggs. It is most intriguing that the average biomass investment in the sexual forms of the two types of colonies is the same.

Once the workers start preparing for their own reproduction, by eating eggs from the queen, making their own egg cell and laying their eggs in it, the efficiency of the colony drops to low levels. Many eggs and young larvae produced in that period are destroyed, and it is mainly the immature offspring of the queen, produced before the onset of this reproductive competition, that succeeds to complete development into the adult stage.

If we compare this pattern to the general predictions of the kin selection theory, taking into account that our bumble-bee queens mate with only a single drone, we may note that, with respect to the parent-offspring conflict concerning the production of males, the bumblebee situation is more advanced than the theory predicts. In the theory, first developed by Trivers & Hare (1976), it is demonstrated that, because workers are more related to their sons than to their brothers, the workers should compete with the queen when it comes to the production of the males. Since workers sharing the same father are more related to the sons of their sister than to the sons of their mother, theory predicts that those workers that are unable to reproduce themselves, such like the foragers, should support their egg-laying sisters. A general revolt of the workers can be expected.

Bumblebees deviate from this general prediction in two ways: the queen, by anticipating egg laying by the workers, is able to produce the great majority of the eggs that give rise to the males of the colony. The causal machinery is more refined than the theorists anticipated. The second remarkable observation is that workers do not join their efforts once the opportunity for worker egg laying arises. They compete strongly and destroy most of what could be gained in terms of direct and inclusive fitness. Here the causal machinery is apparently less developed than the theoretical approach could lead us to expect.

A further remarkable observation is that apparently a number of colonies, by having an early switch to male production, thereby largely bypassing the production of queens, depend for their reproductive success on the queens produced by other colonies. Males are about half the weight of a young queen; by investing the same amount of biomass in males only, these colonies produce three males where the other colonies produce a queen and one male per unit biomass. Three sexuals, compared to two in the

other colonies, could mean a better transfer of genes to the next generation of colonies, as long as this exclusive-male strategy is a rare one. The total number of queens in the local population determines the number of males that will mate, and this determines how many males are produced in vain. If producing males early in the season is an advantage in terms of the mating biology of the species (time to become sexually mature; the establishment of a best territory, etc) an early shift to male production is already selected for. In that case the two reproductive strategies, represented by the two moments for the shift in queen behaviour with regard to fertilizing/not fertilizing the eggs, become equally rewarding if the two strategies occur in the same frequency. It is of interest, that in our sample of colonies the two types of colonies did occur in the ratio 10:11, and that the populational sex ratio that should result from such a ratio, 4 males to 1 queen, has been observed for some Canadian bumblebees as well (Owen & Plowright, 1982).

A final remark on the bumblebees concerns the parasitic character of producing males only. This strategy reduces the fitness of queen-producing colonies, for their males are supposed to be produced in vain. And, the male that inseminated the early-switching queen, did so also in vain, at least in terms of maintaining being represented in the population. His daughters were all workers, and hardly any of them can be expected to raise a successful son.

The stingless bees

Stingless bees, like the honeybees, are highly eusocial. As a consequence there are no solitary stages in colony development; colony multiplication is by swarming. In distinction to the honeybees a large number of Meliponine species are known, and, more important for a comparative study, these species are rather diverse in many aspects of their biology. Pioneer studies on this diversity are the papers by Sakagami, Zucchi, and several others on Brazilian species, reviewed by Sakagami (1982) and Sakagami & Zucchi (1974).

Stingless bees are mass-provisioners of the brood cells; once the construction of a cell or a series of cells is completed, the queen initiates a state of arousal in the workers, who gather in the vicinity of such cells, running in an 'agitated' manner on the comb, occasionally diving into the U-shaped cell. Then the queen positions herself close to a cell, the 'cell fixation' phase, and probably releases a pheromone which induces the workers to discharge food into the cell and the other empty cells if present. Worker after worker dive in the same cell, until the liquid food reaches a certain level. The queen, inspecting the cell once in a while, upon discovering that the proper amount has been deposited, lays an egg on top of the food and moves away from the cell, to other provisioned cells if present, or to a remote place in the colony. A worker positions herself on the oviposited cell, the tip of the abdomen in the opening, and by pressing the cell rim inward this bee closes the cell.

An interesting feature of the stingless bees is the occurrence of worker egg laying. In some species, like *Scaptotrigona postica*, workers produce the majority of the males (Beig, 1972). In that case they deposit their egg into the cell after the queen did so; the male larva hatches before the

female larva and is able to destroy its competitor for the food. In other species the worker egg is deposited before the queen oviposits, and is usually devoured by the queen. Often such an egg is not deposited properly onto the food, but on the cell rim, a type of worker behaviour that guarantees the unsuccessful development. However, there are more indications that such eggs serve another function than reproduction, such as insufficient development of the egg envelope, leading to a different shape of the functional and the trophic egg. In *Scaptotrigona* both types of worker eggs occur, and this is an indication that variation in the behaviour received from nestmates superimposes on the physiological processes of oogenesis. In *Plebeia remota* worker eggs are deposited somewhere on the comb surface or are produced when a worker encounters the queen. Such worker-queen interaction involves antennation, darting movements by the queen and rapid retreat by the worker. While retreating, the worker may 'forget' her abdomen, stumbles over it and while the tip of the abdomen is pointing towards the queen the egg is produced and generally taken by the queen (van Benthem, 1987). In still other species worker ovaries are never activated in colonies having a queen, but only in orphaned colonies. And then there are species where even in that situation worker ovaries remain inactive.

This variety of situations indicates the various levels at which the queen may control worker reproduction: by reducing or prohibiting the physiology of oogenesis, by behavioural means in that the workers do not oviposit, by oophagy, by modifying the moment on which the egg will be deposited, so that unripe eggs appear. And, at the same time, it may happen that worker oogenesis leads to real reproduction. The worker-queen conflict of the theoretical approach apparently unifies a wealth of causal mechanisms.

In our department detailed studies have been made by Sommeijer and collaborators, using mainly *Melipona favosa*. This bee has colonies of only a few hundred individuals, which makes it possible to mark bees individually and to study the various aspects of the division of labour. It was found that several tasks related to reproduction are performed by the same individuals, such as cell building and the provisioning of these cells. This task is characteristically performed by bees of 8-12 days old. Although several individuals are involved in the construction of a single cell, there is always only one bee at a time working at that cell. Some of the constructors are more active than others. Those that are the most active at a given cell, are also the most active in provisioning that cell. Eggs are laid by workers of 9-27 days old. From these data (Sommeijer, 1984) we get the impression that the behaviour of the individual is like that of a solitary bee, the social aspect being that several workers work at and provision the same cell. The queen interferes by laying the egg before any of the workers is ready to do so.

How does the queen know about the progress of cell building, enabling her to arrive at the cell at the time it has been completed? Sommeijer & de Bruijn (1984) discovered that building workers frequently leave the building area and pay a visit to the queen, who is at a remote place in the colony, where they participate in court formation. The activities of the court bees contain information about the progress of the cell building, because the antennations of the queen's body by the workers increases in frequency; simultaneously the frequency by which the queen grasps the head of the worker increases. In the last phase of the extra-oviposition period

this leads to infrequent food transfers from the workers to the queen. From the studies reviewed by Sakagami & Zucchi (1974) and Sakagami (1982) it is clear that court behaviour of the workers contains many elements that suggest an aggressive origin of this behaviour, modified, so to say, into a ritualized form.

Aggressiveness is even more pronounced in colonies lacking their queen and in which worker egg laying serves the production of sons rather than providing nourishment to the queen. Once the cell is completed one or several of the workers apparently use an ability that under queenright condition was restricted to the queen, that is causing excitement. This is probably related to the accumulation in a number of workers of the food that will be discharged into the cell. The same worker produces the signal leading to the deposition of that food, and then the workers that carry a ripe egg compete strongly for that cell. One after the other mounts the cell, pushes the egg-layer away from the cell, eats the egg if there is one already, until the eggs inside these workers are depleted or until one worker proves to be strong enough to complete the whole process of egg laying and cell closure. Quite often the cell is opened again by another laying worker (Velthuis, 1976; Sommeijer & Velthuis, 1977).

In conclusion we may say that such observations reveal a very important competitive background of the high level of sociality attained in these bees.

As far as real reproduction by workers is concerned it appears as if the maturity of the worker egg (Sommeijer et al., 1984) is a function of colony size, of colony condition and of environmental factors. We do know very little about mating frequency in the various stingless bee species, but what is known points to a singly-inseminated queen. This makes the tremendous variation in the use of the worker ovary in this group of bees rather intriguing.

The honeybees

In comparison to the preceding groups of bees this one is only small, only 5 species have been distinguished and they probably do not vary very much with respect to what will be discussed here. I will restrict myself to the European honeybee, *Apis mellifera*.

Dominance mechanisms based on queen pheromones have been studied for over 35 years (cf. Velthuis, 1985). At least three glandular systems are involved, producing a whole array of components. It is also clear that these components do not serve a rather specific function each, but that the complex of substances enables the workers to recognize the queen as such. All their responses to being with a queen are to be considered as adaptations to the specific environmental conditions, and they register these conditions through their sensory apparatus. The distinction between primer pheromones and releaser pheromones is inappropriate. At the most we can distinguish between primer and releaser effects, but I consider this not very elucidating.

It is known that worker honeybees are able to lay eggs; they do so almost exclusively under queenless conditions, but when a colony is preparing to swarm a high percentage of workers may have activated ovaries (Verheijen-Voogd, 1959). Rarely will they lay in the presence of the queen

(Page and Erickson, 1988). Like in the bumblebees and the stingless bees, only a minority of the workers will lay when orphaned; there are dominance structures in a queenless colony deciding about reproductivity.

A very special aspect of honeybees is the fact that queens mate with many drones, ranging from 8-18. Sociobiological theory predicts that if workers are able to distinguish their patrilineal origin, subgroups of workers could exist that will compete for the possibilities to produce the male offspring. In the same way as indicated for the bumblebees, within each subgroup the workers should cooperate, should select their best reproductive workers and should support them, but should compete with the other subgroups and with the queen. Their relatedness with the various males that could be produced is: 0.5 with their own sons; 0.375 with the sons of their full sisters; 0.25 with the sons of their mother and 0.125 with the sons of their half sisters. The sequence also gives the priorities for every worker if she would have the ability to make the appropriate discriminations.

The question whether worker honeybees are able to recognize patrilineal relatedness got much attention. A number of authors indicated the existence of such abilities; however, I am intrigued why this does not lead to regular drone production by workers in queenright colonies. In the concept of competition being the driving force behind social evolution it is not in the interest of a queen that her workers take part of the reproductive output of the colony, and already at the level of the bumblebees we find the ways in which queens escape from this reduction of their fitness. It is therefore, that we (Breed et al., 1984; Hogendoorn & Velthuis, 1988) studied the problem under conditions where the normally present regulating factors can act. Most of the studies in which patrilineal recognition mechanisms were revealed are with queens that are inseminated with the semen from two drones only. In our last study we inseminated a queen with the semen of either two or of eight males, one of them being from *A.m. ligustica* origin, the others from *A.m. mellifera* origin. The daughters of these drones can be distinguished by the colour of their integument. In queenright colonies having two patrilineal workers show a slight tendency to discriminate between full and half sisters with respect to their food donations to nestmates, while this was not found when eight patrilineal workers were present. If the colonies were deprived of their queens in both colonies food was given preferentially to full sisters; in the two-male colony this tendency was lower than when queenright, in the eight-male colony this was higher than when queenright. In the orphaned colony fathered by two drones aggressiveness was significantly directed towards half sisters, but in the eight-male colony aggression was considered to be randomly directed.

Some concluding remarks

We found in the honeybee that if a queen is present she may annihilate the effects of patrilineal recognition cues in two ways. One is by distributing so much of her pheromones that worker kin recognition disappears in the background noise of the complex signalling, the other is the evolutionary step of mating with several drones. Drones from the same population cannot be expected to be completely different in the discriminators they transmit to their daughters, and many drones represented

in one spermatheca necessarily leads to significant overlap. In addition the queen herself transmits discriminators which, due to the reduction division, also has important consequences for the acuity of the discrimination mechanism. Once the patrilineal distinction is obscured the best a worker can do is supporting the queen in the production of males, for the average relatedness to a laying worker approaches 0.25. A laying worker, therefore, should find herself opposed by everybody else in the colony. And, indeed, in the honeybee drones originate from the queen.

In this picture, based on the continuing evolution of causal mechanisms that are instrumental in intra colonial competition, we have to fit the fact that worker honeybees do possess ovaries, although they can hardly be expected to make a proper use of them. I suppose the ontogeny of the worker, including all its physiological aspects, to be a continuing modification of a solitary bees' construction. The *raison d'être* of a solitary bee is its reproduction, and if during development conditions are sub-optimal, an adult will emerge that saved on all kinds of properties, but the last it will hand in is its potential to reproduce. The presence of ovaries in a worker, even if they are never functional, seems therefore less astonishing than the complete absence. It has to be said, however, that in a few representatives of the ants workers are without ovaries.

Evolution of sociality can be considered as an arms race. Workers are the losers in the classical sense of evolution, but due to their relatedness to the individuals they help to raise, their genes survive in the population. As long as their relatedness to the offspring of the colony is greater than that of the egg layer, the alleles that characterize worker properties increase in frequency relative to the alleles characterizing the queen. Caste dimorphism develops only in matrifilial societies and is probably linked to females being singly inseminated. Semisocial colonies consist of principally identical individuals, and it could be doubted whether such forms of sociality depend on haplo-diploidy to evolve.

If evolution of sociality is a kind of arms race between queen and worker, we can also understand why occasionally a worker may lay an egg. Mechanisms to suppress worker egg laying evolve as long as a further reduction can be achieved. But selective pressure to continue the further refinement of such mechanisms cease to occur, once worker egg-laying became a rare event. A rare occasion is what is left, as a proof of a long evolutionary fight won by the queen. In the honeybee the activation of the ovary of the worker is under control by the queen, and if she fails, workers take their chance. In several stingless bees the mechanism is in the eating of the eggs and in the usurpation of the cells prepared for egg laying. But if the queen reaches her limit of egg production, possibly in large colonies, workers may produce males.

Sociality, characterized by competition between individuals, is also characterized by cooperation and efficiency at the colony level. Cooperation, as the outcome of intra specific competition, seems possible only if the participants of the interaction differ in their capabilities and their needs, either temporarily or permanently. If it is only temporarily, the system could do without relatedness of the partners, and indeed, in the carpenter bees, relatedness does not seem to affect their interactions. Permanent differences occur only where we find morphological castes, and these are restricted to matrifilial societies.

In my view, evolution of sociality is based on the modification of the causal mechanisms involved in intra specific competition. Kin selection and its inclusive fitness components has not been a driving force behind social evolution, but it determines the range within which the competition could fluctuate to produce sociality; it unites all the mechanisms, and, historically, it brought about the aspects of convergency so prominent among social insects.

References

- Alexander, R.D., Sherman, P.W., 1977.- Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 196, 494-500.
- Beig, D., 1972.- The production of males in queenright colonies of Trigona (Scaptotrigona) postica. *J. Apicult. Res.* 11, 33-39.
- Bentham, F.D.J. van, 1987.-The oviposition process in Plebeia remota Holmberg. In: J.Eder and H. Rembold (eds), *Chemistry and biology of social insects*. Verlag J.Peperny, München, p. 717-718.
- Blom, J. van der, 1989.- Mutual benefit for reproducing and non-reproducing females in nests of the carpenter bee Xylocopa pubescens Spinola. *Actes Coll. Ins. Soc.* 5 (this volume).
- Blom, J. van der, Velthuis, H.H.W., 1988.-Social behaviour of the carpenter bee Xylocopa pubescens (Spinola). *Ethology*, in press.
- Breed, M.D., Velthuis, H.H.W., Robinson, G., 1984.- Do worker honey bees discriminate among unrelated and related larval phenotypes? *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77, 737-739.
- Doorn, A. van, 1987.- Investigations into the regulation of dominance behaviour and of the division of labour in bumblebee colonies (Bombus terrestris). *Neth. J. Zool.* 37, 255-276.
- Doorn, A. van, Heringa, J., 1986.- The ontogeny of a dominance hierarchy in colonies of the bumblebee Bombus terrestris (Hymenoptera, Apidae). *Insectes Soc.* 33, 3-25.
- Duchateau, M.J., 1989.- Agonistic behaviours in colonies of the bumblebee, Bombus terrestris. *J. Ethology*, in press.
- Duchateau, M.J., Velthuis, H.H.W., 1988.- Development and reproductive strategies in Bombus terrestris colonies. *Behaviour* 107, in press.
- Gerling, D., Velthuis, H.H.W., Hefetz, A., 1988.- Bionomics of the large carpenter bees of the genus Xylocopa. *Ann. Rev. Entomol.* 33, in press.
- Hogedoor, K., Velthuis, H.H.W., 1988.- Influence of multiple mating on kin recognition by worker honeybees. *Naturwissenschaften*, 75, 412-413.
- Hogeweg, P., Hesper, B., 1983.- The ontogeny of the interaction structure in bumble bee colonies: a mirror model. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 271-283.
- Honk, C.G.J. van, Velthuis, H.H.W., Röseler, P.-F., Malotau, M.E., 1980.- The mandibular glands of Bombus terrestris queens as a source of queen pheromones. *Entomol. exp. appl.* 28, 191-198.
- Honk, C.G.J. van, Hogeweg, P., 1981.- The ontogeny of the social structure in a captive Bombus terrestris colony. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9, 111-119.

- Lin, N., Michener, C.D., 1972.- Evolution and selection in social insects. Q. Rev. Biol. 47, 131-159.
- Maeta, Y., Shiokawa, M., Sakagami, S.F., Michener, C.D., 1984.- Field studies in Taiwan on nesting behavior of a social Xylocopine bee, Braunsapis sauteriella. Kontyû 52, 266-277.
- Maeta, Y., Sakagami, S.F., Michener, C.D., 1985.- Laboratory studies on the life cycle and nesting biology of Braunsapis sauteriella, a social Xylocopine bee (Hymenoptera: Apidae). Sociobiology 10, 17-41.
- Michener, C.D., 1985.- From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? in: B.Hölldobler, M. Lindauer, Eds., Experimental behavioral ecology and sociobiology (Fortschr. Zool. 31), 293-305.
- Owen, R.E., Plowright, R.C., 1982.- Worker-queen conflict and male parentage in bumblebees. Behav. Ecol. Sociobiol. 11, 91-99.
- Page, R.E., Erickson, E.H., 1988.- Reproduction by worker honey bees (Apis mellifera L.). Behav. Ecol. Sociobiol. 23, 117-127.
- Pomeroy, N., Plowright, R.C., 1982.- The relation between worker numbers and the production of males and queens in the bumblebee Bombus perplexus. Can. J. Zool. 60, 954-957.
- Röseler, P.-F., Röseler, I. Honk, C.G.J. van, 1981.- Evidence of a bumble bee queen's pheromone inhibiting the activity of corpora allata in Bombus terrestris workers. Experientia 37, 348-351.
- Sakagami, S.F., 1982.- Stingless bees. In: H.R.Hermann, Ed., Social Insects III. Academic Press, New York, p. 361-423.
- Sakagami, S.F., Maeta, Y. 1987.- Multifemale nests and rudimentary castes of an "almost" solitary bee, Ceratina flavipes, with additional observations on multifemale nests of Ceratina japonica (Hymenoptera, Apoidea). Kontyû 55, 391-409.
- Sakagami, S.F., Michener, C.D., 1987.- Tribes of Xylocopinae and origin of the Apidae (Hymenoptera: Apoidea). Ann. Entomol. Soc. Amer. 80, 439-450.
- Sakagami, S.F., Zucchi, R., 1974.- Oviposition behavior of two dwarf stingless bees, Hypotrigona (Leurotrigona) muelleri and H. (Trigonisca) duckei, with notes on the temporal articulation of oviposition process in stingless bees. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 19, 361-421.
- Schwarz, M.P., 1986.- Persistent multi-female nests in an Australian allodapine bee, Exoneura bicolor (Hymenoptera, Anthophoridae). Insectes Soc. 33, 258-277.
- Schwarz, M.P., 1987.- Intra-colony relatedness and sociality in the allodapine bee Exoneura bicolor. Behav. Ecol. Sociobiol. 21, 387-392.
- Sommeijer, M.J., 1984.- Distribution of labour among workers of Melipona favosa F.: Age-polyethism and worker oviposition. Insectes Soc. 31, 199-217.
- Sommeijer, M.J., Bruijn, L.L.M. de, 1984.- Social behaviour of stingless bees: "bee-dances" by workers of the royal court and the rhythmicity of brood cell provisioning and oviposition behaviour. Behaviour 89, 229-315.
- Sommeijer, M.J., Dohmen, M.R., Zeijl, M.J.A.H. van, 1984.- Morphological differences between worker-laid eggs from a queenright colony and a

- queenless colony of Melipona rufiventris paraensis (Hymenoptera: Apidae). Entomol. Berichten 44, 91-95.
- Sommeijer, M.J., Velthuis, H.H.W., 1977.- Worker oviposition in orphan colonies of Melipona favosa F. Proc. 8th Int. Congr. IUSI, Wageningen, p. 315-316.
- Trivers, R.L., Hare, H., 1976.- Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science 191, 249-253.
- Velthuis, H.H.W., 1976.- Egg laying, aggression and dominance in bees. Proc. XV Int. Congr. Entomol., Washington, p.436-449.
- Velthuis, H.H.W., 1985.- The honeybee queen and the social organization of her colony. In: B.Hölldobler, M.Lindauer, Eds., Experimental Behavioral Ecology (Fortschr. Zool. 31), p.343-357.
- Velthuis, H.H.W. 1987.- The evolution of sociality: ultimate and proximate factors leading to primitive social behavior in carpenter bees. In J.M.Pasteels, J.L.Deneubourg, Eds., From individual to collective behavior in social insects. Birkhäuser Verlag, Basel, p.405-430.
- Velthuis, H.H.W., Gerling, D., 1983.- At the brink of sociality: interactions between adults of the carpenter bee Xylocopa pubescens Spinola. Behav. Ecol. Sociobiol. 12, 209-214.
- Verheijen-Voogd, C., 1959.- How worker bees perceive the presence of their queen. Z. vergl. Physiol. 41, 527-582.

ETUDE D'UNE POPULATION DE *Blattella germanica* DANS UNE PISCINE
(INSECTE, DICTYOPTERE)

C. RIVAULT

Laboratoire d'Éthologie, CNRS UA 373, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes
Cedex

RESUME

La dynamique d'une population de Blattes de l'espèce *Blattella germanica* a été étudiée dans l'enceinte d'une piscine par des piégeages hebdomadaires pendant une période de 50 semaines.

La capture-recapture des adultes marqués a permis d'évaluer les mouvements d'animaux entre les différentes zones de l'établissement. Grâce à la méthode FISHER-FORD nous avons estimé la densité réelle de la population dans les différentes zones.

La population est répartie en agrégats relativement stables dans le temps et l'espace. Les animaux sont recapturés pour 85 % d'entre eux dans leur zone d'origine; les échanges entre groupes géographiquement éloignés ne sont donc assurés que par 15 % de la population adulte.

Le suivi d'une population naturelle pendant une durée assez longue a permis de mieux comprendre comment s'effectuent les mouvements de population dans des immeubles et comment se propagent les infestations de blattes.

Mots clés : Insecte ; Dictyoptère ; *Blattella germanica* ; dynamique de population; méthode de capture-recapture.

SUMMARY

Study of a cockroach population (*Blattella germanica*) in a swimming-bath.

A population of cockroaches of the species *Blattella germanica* was studied in a swimming-bath. The study lasted 50 weeks with one trapping every week. A set of 130 traps was placed on the surrounds of the two swimming-pools and in the toilets. The whole studied area covered 2375 m² (Fig. 1). The trap itself was a baby food jar closed with an inverted funnel of 4 mm diameter; traps were baited with bread wetted with beer.

Collected adults were marked and released in their capture area (Fig. 2). They were marked with a small round plastic dot of 2 mm in diameter glued on the pronotum.

The whole population captured during the study period had the following structure : 8 % males, 10 % females, 28 % small larvae and 55 % old larvae. An estimate of the real population density was made with the FISHER-FORD method in the different areas. The total adult population was estimated to be 551 ± 34 individuals (Tab. 1).

The correlation between the number of times a single trap caught animals and the total number of animals it caught indicated that the distribution of insects inside the building was rather stable, with three high density areas (Fig. 3).

The total recapture rate was 15 % but varied according to the capture area. This rate was higher in the toilets than in the three other areas around the pools. The distances of capture-recapture measured in a straight line between the release point and the recapture point 2.65 m to 86.62 m. They varied according to the capture area and were shorter in the toilets than in the three other areas around the pool (Tab. 2).

Recaptures were more frequent in the capture area than in other areas. Only 15 % of the animals left their initial area. Recaptures in the capture area which can be considered as some kind of site fidelity varied in the different areas. It was low around the large pool and high in the three other areas around the shallow pool and in the toilets. Furthermore exchanges between animals occurred mainly between neighbouring areas.

In summary we could distinguish three types of areas. In the first type of area (around the large pool) the recapture level and the site fidelity (characterized by the recapture level in the capture area) were low, and the distance of capture-recapture was high. In the second type of area (around the shallow pool) we observed an increase of site fidelity. And in the third kind of area (in the toilets) we observed a high recapture level and a high site fidelity level with a short distance of capture-recapture.

These observed differences can be explained by variations of the environmental features of the studied areas. Around the pools, shelter availability was limited to the heating pipes under the seats and the opening grids while it was much higher in the toilets. In the toilets cockroaches were feeding on human faeces (COCHRAN, GRAYSON et GURNEY, 1982). Food resources were more abundant in the toilets than around the pools where the available sources were deposited randomly by people on the pool surrounds. They may have been a little more abundant around the shallow pool used by children.

So in the swimming-baths which seemed like a stable and homogenous environment we were able to observe that all the areas were not equally used. Some areas favored cockroach development, in particular when the structure was complex, offering a high number of shelters; and when the distance to the food sources was short. But as we were able to observe, *Blattella germanica* is able to modify its behavior with the environmental features and to exploit well the resources of its environment.

Key words : Insects ; Dictyoptera ; *Blattella germanica* ; population dynamics ; capture-recapture method.

INTRODUCTION.

Blattella germanica est considérée comme une espèce d'importance économique depuis très longtemps et le contrôle des populations par insecticide donne des résultats très insatisfaisants, limités dans l'espace et dans le temps.

Les exigences écologiques de cette espèce sont la chaleur, l'humidité et la nourriture. Il est certain que ces trois facteurs existent dans un grand nombre d'habitats humains ce qui explique probablement en partie sa très large aire de répartition.

COHRAN (1983) a montré que la production d'oothèque est étroitement dépendante de la prise alimentaire et d'eau par les femelles. Ainsi les pénuries de ressources alimentaires peuvent avoir une incidence directe sur la production de jeunes. Dans les populations naturelles (ROSS, BRET et KEIL, 1984) la température peut jouer un rôle lors de l'installation de la population, mais sa croissance est liée à la trilogie eau, nourriture et abris. La taille et la disponibilité de ces derniers peut limiter la taille des groupes et induire la dispersion de certains individus en particulier des larves moyennes. Nous savons d'autre part, que la croissance des populations est favorisée par le degré de propreté des locaux infestés mais des exceptions peuvent parfois être constatées

(SHERRON, WRIGHT, ROSS et FARRIER, 1982). OWENS et BENNETT (1982) donnent des résultats très intéressants concernant les mouvements d'individus entre appartements qui peuvent aller jusqu'à 30 %. Ces résultats donnent pour la première fois la preuve qu'il existe des mouvements inter-appartements d'adultes de *Blattella germanica*; mais cette étude a porté sur une durée courte.

L'étude d'une population naturelle de *Blattella germanica* dans le but d'acquérir des données écologiques et comportementales concernant cette espèce nous a paru importante pour mieux comprendre comment elles utilisent le milieu et surtout comment elles s'y maintiennent. Notre objectif a donc été d'étudier les échanges et les déplacements d'individus à l'intérieur d'une population : 1) sur une durée longue, couvrant plusieurs générations, 2) dans un même lieu, 3) sur une surface suffisamment grande pour justifier d'échanges entre groupes sachant que ces échanges ne sont pas entravés par des barrières tels que murs, portes, etc., seule la distance étant limitante.

MATERIEL et METHODES.

La population de *Blattella germanica* suivie est installée dans l'enceinte d'une piscine. Notre objectif était de suivre la dynamique de la population et ses déplacements dans l'espace par une méthode de captures-recaptures multiples.

L'étude porte sur 50 semaines à raison d'un piégeage par semaine. La surface au sol du bâtiment est de 3675 m²; la surface des bassins est de 1300 m²; il en résulte une surface prospectée de 2375 m². La piscine peut être subdivisée en plusieurs zones: petit bassin, grand bassin, toilettes rez-de-chaussée et toilettes premier étage qui sont situées juste au-dessus. Le plan de piégeage (Fig. 1) indique l'emplacement des 130 pièges déposés chaque semaine. Les pièges sont posés : soit par terre dans les vestiaires et les toilettes, soit sur la plage en bordure des bassins ou sur les bancs qui entourent ces derniers. Le piège consiste en un pot d'alimentation pour bébé fermé par un entonnoir de 4 mm de diamètre. Le piège est appâté avec un morceau de pain arrosé de bière. Ils sont posés le soir à 22 h après la fermeture de l'établissement et relevés le lendemain matin à 6 h avant le nettoyage des locaux.

Le contenu des pièges est trié et déterminé par stades pour les larves qui sont sacrifiées alors que les adultes sont marqués et relâchés le lendemain matin dans leur zone de capture. Ils sont marqués avec une petite pastille en plastique ronde de 2 mm de diamètre collée sur le pronotum avec de la superglue. Les pastilles sont numérotées de 1 à 99 et sont de cinq couleurs différentes : bleu, rouge, vert, jaune et blanc. Ces 5 couleurs ont été associées à 5 zones que nous avons définies dans la piscine: petit bassin = rouge, grand bassin = vert, grand bassin = bleu, toilettes hommes = jaune, toilettes femmes = blanc. Chaque zone a un point de lâcher fixe situé soit dans une bouche d'aération du chauffage en bordure des bassins, soit dans un placard situé dans les toilettes (Fig. 2).

Ainsi lorsqu'un individu est recapturé, sa couleur va nous indiquer sa zone d'origine et nous permettre d'appréhender un certain nombre des déplacements à l'intérieur de la population.

RESULTATS

La population piégée dans l'ensemble de la piscine au cours de la période d'étude se répartit de la façon suivante: 8 % de mâles, 10 % de femelles, 28 % de jeunes larves et 53 % de larves âgées. Les jeunes larves sont assez mal représentées par rapport aux larves âgées. ROSS, BRET et KEIL (1984) capturent jusqu'à 53 % de jeunes larves et considèrent cependant que ce chiffre est sous-estimé. Selon ROSS (1981) les pièges seraient sélectifs vis à vis des jeunes stades qui auraient davantage de difficultés que les larves âgées à atteindre le haut du piège. Cependant, OWENS et BENNETT (1983) ont

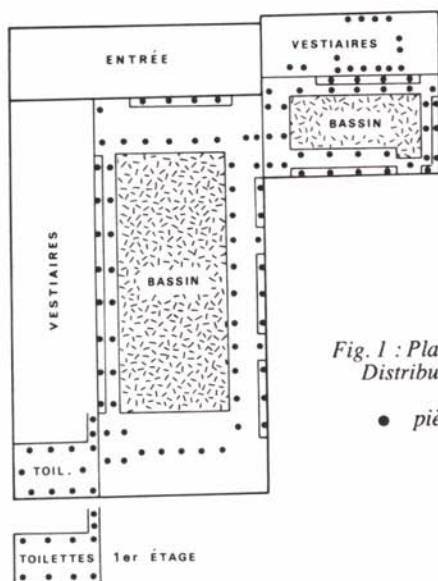


Fig. 1 : Plan de piégeage.
Distribution of the traps inside the building.

● piège - trap

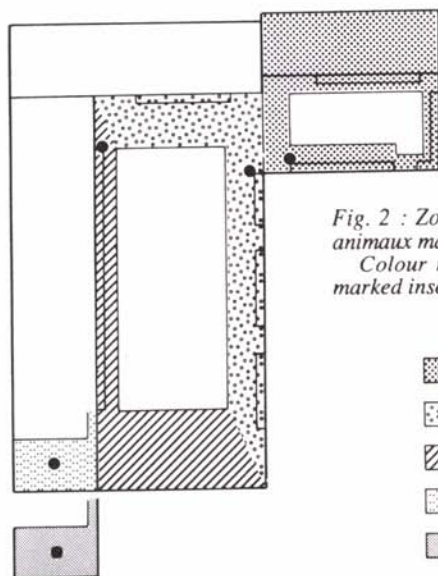


Fig. 2 : Zones de marquage et points de lâcher des animaux marqués (rond noir).

Colour marking areas and release points of the marked insects (black dot).

- rouge
- vert
- bleu
- jaune
- blanc

montré que ce type de piège était tout à fait adéquat pour échantillonner des populations vivant dans des immeubles.

Si nous considérons le rapport femelles adultes-larves, on obtient une valeur de 1-8. ROSS et WRIGHT (1977) considèrent qu'une telle valeur est révélatrice de populations bien établies; des valeurs de 1-1 à 1-3 au contraire indiquent des populations avec beaucoup d'adultes, donc moins bien installées. Les valeurs calculées en conditions expérimentales peuvent aller jusqu'à 1-28.

Grâce aux captures-recaptures des adultes nous avons tenté d'estimer la densité réelle de la population par la méthode de Fisher-Ford (SOUTHWOOD 1966). La moyenne des densités hebdomadaires calculées nous donne une population adulte totale de 551 + 34 individus. L'estimation par zones (Tab. 1) nous révèle que la densité de population dans la zone jaune est la plus importante; cette zone correspond aux toilettes rez-de-chaussée.

Zone	Fisher-Ford	surface (m ²)	densité/m ²
Bleu	51	670	0.07
Rouge	234	760	0.30
Vert	29	670	0.04
Jaune	102	151	0.67
Blanc	33	122	0.23

Tab. 1 : Densité de population dans les différentes zones.

Adult population density in the different areas.

L'analyse de la répartition spatiale par le contenu des piégeages nous a permis de mettre en évidence une corrélation entre le nombre de fois où un piège capture des animaux et le nombre total d'animaux qu'il capture. Ce sont toujours les mêmes pièges qui capturent beaucoup d'animaux, ce qui tend à montrer que la répartition spatiale de la population est relativement stable. Le classement des pièges en fonction de leur taux d'utilisation nous permet de visualiser la répartition des agrégats dans la piscine. Autour des zones de forte densité, on observe une diminution plus ou moins concentrique (Fig. 3).

Zone de capture	capt	Total recap	%	Distance de Capt-Recapt (moyenne m.)	Zone de Recapture				
					Bleu	Rouge	Vert	Jaune	Blanc
Bleu	184	17	9 %	32.92	10	1	5	1	0
Rouge	521	54	10 %	16.97	2	50	2	0	0
Vert	113	9	8 %	20.46	1	3	5	0	0
Jaune	246	68	28 %	8.99	1	1	3	60	3
Blanc	88	25	28 %	6.08	0	0	0	3	22
Total	1152	173	15 %		14	55	15	64	25

Table 2 : Nombre d'animaux recapturés dans les différentes zones.

Recapture levels in the different areas.

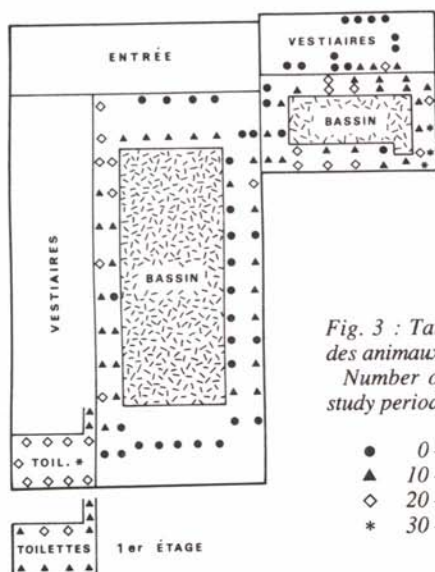


Fig. 3 : Taux d'utilisation des pièges et distribution des animaux.

Number of times a trap caught insects during the study period.

- 0 - 9
- ▲ 10 - 19
- ◇ 20 - 29
- * 30 - 39

L'analyse des résultats obtenus grâce aux animaux marqués porte sur la population adulte uniquement; le taux global de recapture est de 15 %; on n'observe aucune différence mâle-femelle. Il est variable en fonction des zones; il est significativement plus élevé dans les zones jaune et blanc qui correspondent aux toilettes, qu'il ne l'est dans les zones bleu, vert et rouge en bordure des bassins (Tab. 2).

La distance de recapture depuis le point de lâcher est mesurée en ligne droite. Cette distance est calculée en longeant les angles du bassin lorsque les animaux sont recapturés de l'autre côté d'un bassin; en effet les blattes ne vont pas dans l'eau. Les animaux sont recapturés à des distances allant de 2.65 à 86.62 m. Les distances moyennes de recapture varient en fonction de la zone d'origine; elles sont significativement plus courtes dans les toilettes (zones jaune et blanc) qu'en bordure des bassins (zones bleu, vert et rouge) (Tab. 2).

Les recaptures sont beaucoup plus fréquentes dans la zone d'origine; seulement 15 % des animaux changent de zone. Mais le taux de recapture dans des zones bleu et vert en bordure du grand bassin est plus faible que dans les trois autres zones. Les échanges d'animaux ont tendance à se faire davantage entre zones voisines. En particulier, nous avons observés des échanges réciproques entre les zones jaune et blanc; c'est-à-dire entre deux étages (Tab. 2). Ces observations confirment les résultats d'OWENS et BENNETT (1982) qui ont montré que les échanges d'animaux étaient possibles entre appartements d'un même immeuble.

DISCUSSION.

En résumé, on peut distinguer trois types de zones dans la piscine. Le premier type de zone va se situer en bordure du grand bassin (zones vert et bleu), où les recaptures sont peu nombreuses, la distance de recapture élevée et le taux de recapture dans la zone d'origine est faible. Le second type de zone, qui correspond au petit bassin (zone rouge), se distingue de la précédente par un taux de recapture dans la zone d'origine élevé. Enfin le troisième type de zone, qui comprend les toilettes (zones jaune et blanc) se caractérise par un taux de recapture élevé, une distance de recapture faible et un taux de recapture dans la zone d'origine élevé.

L'examen de la structure des différentes zones étudiées et leurs potentialités trophiques révèle un certain nombre de disparités. En effet, le nombre d'abris potentiels en bordure des bassins est limité aux bouches d'aération du chauffage situées en dessous des bancs qui bordent les bassins. Dans les toilettes, les abris potentiels sont beaucoup plus nombreux avec les portes, les cloisons, les recoins et les tuyaux. La nourriture disponible en bordure des bassins est celle déposée au hasard par les usagers sur les bancs et la plage. Dans les toilettes, les blattes se nourrissent de faeces humains (COCHRAN, GRAYSON et GURNEY, 1982).

Ainsi dans un environnement comme la piscine, qui présente des conditions climatiques favorables et constantes, on remarque de fortes différences d'utilisation des différentes zones. Les animaux se développent avec le plus de succès dans les zones ayant une structure complexe pouvant offrir un grand nombre d'abris et une nourriture abondante. Mais comme nous l'avons vu, *Blattella germanica* est capable d'adapter son comportement à la structure du milieu et d'exploiter au mieux les ressources qu'il propose.

REFERENCES.

- COCHRAN D.G., 1983.- Food and water consumption during the reproductive cycle of female german cockroaches. *Ent. Exp. et Appl.*, **34**, 51-57.
- COCHRAN D.G., GRAYSON J.M. & GURNEY A.B., 1982.- Cockroaches biology and control. Who, Vector Biology & Control Series, Genève., 1-53.
- OWENS J.M. & BENNETT G.W., 1982.- German cockroach movement within and between urban apartments. *J. Econ. Entomol.*, **75**, 570-573.
- OWENS J.H. & BENNETT G.W., 1983.- Comparative study of german cockroach population sampling techniques. *Environ. Entomol.*, **12**, 1040-1046.
- ROSS M.H., 1981.- Trapping experiments with the german cockroach *Blattella germanica* showing differential effects from the type of trap and environmental resources. *Pro. Entomol. Soc. Wash.*, **83**, 160-163.
- ROSS M.H. & WRIGHT C.G., 1977.- Characteristics of field-collected populations of the german cockroach (Dictyoptères : *Blattellidae*). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **79**, 411-416.
- ROSS M.H., BRET B.L. & KEIL C.B., 1984.- Population growth and behavior of *Blattella germanica* (Orthoptères, *Blattellidae*) in experimentally established shipboard infestations. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **77**, 740-752.
- SHERRON D.A., WRIGHT C.G., ROSS M.H. & FARRIER M.H., 1982.- Density, fecundity, homogeneity and embryonic development of german cockroach

populations in kitchens of varying degrees of sanitation. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **84**, 376-390.

SOUTHWOOD T.R.E., 1966.- Ecological methods. London : Chapman and Hall, 391 p.

INHIBITION OF POLLEN GERMINATION BY ANT SECRETIONS

T. SANDERSON & P.J. WRIGHT

Department of Biology, Univ. of Keele, Keele, Staffordshire, ST5 5BG,
England

RESUME

La pollinisation par les fourmis est un phénomène rare (Peakall et al. 1984), probablement à cause de leur sécrétion antibiotique, qui entraîne la disfonction de la membrane du pollen (Beattie et al. 1986). On considère que ceci représente une conséquence de la défense des fourmis envers les champignons. Nous présentons ici une série d'expériences faites sur des ouvrières appartenant à trois espèces de fourmis couramment trouvées en Europe, *Lasius flavus*, *Myrmica scabrinodis* et *Formica fusca*, et nous étudions la conséquence de la sécrétion des fourmis sur la germination du pollen d'une variété de plantes à fleurs britanniques.

Les fourmis ont été placées pendant 30 mn dans des petits tubes à essai avec du pollen provenant des plantes. Le pollen a alors été transféré dans un milieu de germination approprié dans lequel on l'a laissé incuber entre 3 et 5 heures.

Dans 11 cas sur 16, la mise en contact du pollen avec les fourmis a provoqué une réduction sensible du taux de germination du pollen. Le degré d'inhibition s'est révélé être très différent selon les espèces de fourmis, *L.flavus* provoquant le plus d'inhibition, et *M.scabrinodis* le moins.

Le pollen extrait de certaines espèces de plantes était plus sensible à la sécrétion des fourmis que d'autres. Ceci est probablement dû aux caractéristiques variables de l'enveloppe du pollen selon les plantes.

Mots clés: Pollen, fourmis, sécrétions antibiotiques.

SUMMARY

Inhibition of pollen germination by ant secretions

Pollen exposed to the integument of 3 common European ant species showed reduced germination and pollen tube growth rates compared to controls. This effect was most marked in *Lasius flavus* and least in *Myrmica scabrinodis*. These results are in accordance with those of other workers on Australian and American ant species. Secretions from the metapleural glands have been implicated in this effect. Variation in the susceptibility of pollen of different plant species to these ant secretions was noted.

Key words; Pollen, ants, antibiotic secretions.

INTRODUCTION

Although ants are widespread and often abundant, there are very few verified accounts of ant pollination systems (Bates, 1979; Peakall *et al.*, 1984), perhaps surprising in view of the importance of other Hymenopteran groups in this area. Possible reasons for this have been investigated and the disruption of membranes of pollen grains exposed to the integument of several North American and Australian ant species has been demonstrated. This causes reduced pollen germination and pollen tube growth rates (Beattie *et al.*, 1984, 1985; Hull and Beattie, 1987).

It is believed that this effect is due to antibiotic secretions from the ant's metapleural glands. The main function of these secretions appears to be the inhibition of fungal spore germination and reduction of fungal hyphal growth, thus reducing ant mortality due to fungal infections (Maschwitz, 1974; Maschwitz *et al.*, 1970).

Here we report on a series of experiments with workers of 3 common European ant species, *Lasius flavus* F., *Formica fusca* L. and *Myrmica scabrinodis* L., investigating their effects on germination of pollen of a variety of British flowering plants.

MATERIALS AND METHODS

All ants were collected from colonies in Staffordshire, England and were maintained in the laboratory. Pollen was collected daily, as required, from a variety of plant species as they came into flower. Pollen from freshly dehiscent anthers was used at all times. Germination trials were carried out in various concentrations of sucrose, in order to establish the optimal germination medium for each plant species.

For each replicate a small quantity of ripe pollen was dusted into the bottoms of a pair of small round-bottomed tubes (6 x 23mm). An individual ant was allowed to walk into one of the tubes which was then sealed with a plug of laboratory tissue paper. This was then pushed down the

tube so that the ant was confined in the lower part of the tube and was in close contact with the pollen. Care was taken to avoid unduly irritating the ant. A paper plug was pushed down into the control tube in a similar manner.

After 30 minutes, the paper plugs were removed and the ant allowed to crawl out of the tube. It was then grasped by a second leg with fine forceps, causing it to curl up and attempt to bite and/or sting the forceps. This left the pollen-coated dorsal surface of the ant clear to be dipped into a drop of the germination mixture on a glass microscope slide, and reduced contamination of the sample with oral or anal secretions (Beattie *et al.*, 1984). Pollen from the control tube was gently brushed off the sides of the tube into a separate drop of germination mixture.

The slides were placed in a chamber lined with moist filter paper to ensure high humidity, and incubated at room temperature for 3-4 hours depending on the plant species. The proportion of the pollen grains which had germinated in each sample was then assessed.

RESULTS

Pollen germination rates were sometimes low, indicating sub-optimal germination conditions, in which pollen germination could have been influenced by factors other than the ants. To obviate this, only results from trials in which more than 25% of the pollen grains from control samples germinated were included in the analysis, although the same trends were apparent even when the germination was very low.

All statistical analysis was carried out using arc-sine transformed data. G-tests (Sokal and Rohlf, 1981) were used to test for differences in mean germination rates between control and ant-treated pollen samples. The results are summarised in Table 1.

In 11 out of the 16 trials, exposure to ants caused a significant reduction in the pollen germination rate. In only one case was there a significant increase. The degree of inhibition was significantly affected by the ant species. *Lasius flavus* caused most inhibition, reducing germination in treated samples by approximately 37% compared to controls. Pollen exposed to *Formica fusca* was inhibited by an average of 19-20%, and that exposed to *Myrmica scabrinodis* by just over 10%.

Furthermore, pollen from some plant species was more vulnerable to ant secretions than pollen from other species. Overall, foxglove (*Digitalis purpurea*) pollen was most affected by ant treatment, with wood sage (*Teucrium scorodonia*) and valerian (*Valeriana officinalis*) least affected.

Ant & plant species	Control %	pollen n	Treated %	pollen n	G-test p
<i>Lasius flavus</i>					
<i>Endymion</i>	33.7	596	0.5	116	<0.001
<i>non-scriptus</i> ¹	53.5	1108	11.1	676	<0.001
	62.3	300	11.0	36	<0.001
<i>Valeriana officinalis</i> ²	27.5	418	20.3	285	NS
<i>Teucrium scorodonia</i> ³	47.7	689	8.2	294	<0.001
<i>Cheiranthus cheiri</i> ⁴	35.1	770	2.8	145	<0.001
	34.4	556	0.1	179	<0.001
<i>Digitalis purpurea</i> ⁴	69.2	894	4.8	378	<0.001
<i>Formica fusca</i>					
<i>E.non-scriptus</i>	26.8	677	8.8	351	NS
<i>V.officinalis</i>	26.9	434	4.9	265	<0.001
	27.3	445	24.9	448	NS
<i>T.scorodonia</i>	36.3	672	21.4	402	<0.001
<i>Myrmica scabrinodis</i>					
<i>V.officinalis</i>	30.7	499	13.1	262	<0.025
<i>T.scorodonia</i>	51.8	703	48.9	525	NS
	51.4	683	65.5	776	<0.001*
	27.7	357	13.7	219	<0.001

* Significant increase in germination in ant-treated pollen compared to controls.

NS - no significant difference

¹ 0.1M sucrose, ² 0.25M sucrose, ³ 0.125M sucrose, ⁴ 0.5M sucrose.

Table 1. Percentage germination of control and ant-treated pollen

Tableau 1. Pourcentage de germination du pollen dans des expériences témoins et après contact avec des fourmis.

DISCUSSION

The results clearly demonstrate that exposure of pollen to the integument of these ant species causes reduced germination in a range of plants. These findings are similar to those of Beattie *et al.*, 1984, 1985). Differences between the ant species are also apparent. Pollen exposed to the integument of *L.flavus* was 3 times

as inhibited as pollen exposed to *M. scabrinodis*.

L. flavus lives exclusively underground in warm and humid conditions, ideal for fungal growth. An effective system of preventing germination and growth of fungi would be necessary to stop the spread of infection in the colony. *M. scabrinodis* and *F. fusca* both forage above ground, they have small colonies, and are able to freely move nest site when necessary. *L. flavus*, however, has large, long-lived colonies and is usually confined to a small area around the permanent nest site. A fungal infection in such circumstances would possibly be more detrimental to this species than to *M. scabrinodis* or *F. fusca*, so selection pressure for some form of anti-fungal defence may have been stronger in *L. flavus*. Pollen inhibition appears to be a side-effect of the ants' fungal defence.

Several chemicals isolated from the metapleural glands of ants have been implicated in this effect (Schildknecht 1976). Among these, hydroxydecanoic acid (myrmicacin) is possibly the most important (Iwanami and Iwadare 1978, 1979). However, as yet, myrmicacin has not been isolated in any of the species tested here. Pollen inhibition has also been reported in ant species lacking metapleural glands (Beattie et al., 1985), suggesting that antibiotic chemicals may be present in the cuticle, or in other glands. Further chemical analyses are being carried out to determine the source of the antibiosis in the 3 species studied here.

It was noted that ant-treated pollen sometimes failed to hydrate, an important step before pollen grains are capable of germinating (Stanley and Linskens 1974). Ultrastructural studies of pollen exposed to myrmicacin by Nakamura et al. (1982), have shown that this is due to the plasma membranes becoming porous and ineffective. It is possible that differences in pollen coat characteristics and pore size may affect the penetration of ant secretions into the pollen grains, and may account for the observed differences in pollen vulnerability between the plant species.

Acknowledgements: We thank Mme. A. Mangeant for assistance with the French translation.

REFERENCES

- BATES R., 1979- *Leporella fimbriata* and its ant pollinators. *Bull. Native Orchid Soc. S. Aust.*, 11, 9-10.
- BEATTIE, A.J., TURNBULL, C., HOUGH T., JOBSON S., KNOX R.B., 1985.- The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications. *Am. J. Bot.*, 72, 606-614.
- BEATTIE A.J., TURNBULL C., KNOX R.B., WILLIAMS E.G., 1984.- Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. *Am. J. Bot.*, 71, 421-426.

- HULL D.A., BEATTIE A.J., 1987.- Adverse effects on pollen exposed to *Atta texana* and other North American ants: implications for ant pollination. *Oecologia*, 75, 153-155.
- IWANAMI Y., IWADARE T., 1978.-Inhibiting effect of myrmicacin on pollen growth and pollen tube mitosis. *Bot. Gaz.*, 139, 42-45.
- IWANAMI Y., IWADARE T., 1979.- Myrmic acids: a group of new inhibitors analogous to myrmicacin (β -hydroxy-decanoic acid). *Bot. Gaz.*, 140, 1-4.
- MASCHWITZ U., 1974.-Vergleichende Untersuchungen zur Funktion der Ameisenmetathorakaldruse. *Oecologia*, 16, 303-310.
- MASCHWITZ U., KOOB K., SCHILDKNECHT H., 1970.- Ein Beitrag zur Funktion der Metapleuraldruse der Ameisen. *J. Ins. Physiol.*, 16, 387-404.
- NAKAMURA S., MIKI-HIROSIGE H., IWANAMI Y., 1982.- Ultra-structural study of *Camellia japonica* pollen treated with myrmicacin - an ant-origin inhibitor. *Am. J. Bot.*, 69, 538-545.
- PEAKALL R., BEATTIE A.J., JAMES S.H., 1987.- Pseudo-copulation of an orchid by male ants: a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination. *Oecologia*, 73, 522-524.
- SCHILDKNECHT H., 1976.- Chemical ecology - a chapter of modern natural products chemistry. *Angew. Chemie Int. Ed. Engl.*, 15, 214-222.
- SOKAL R.R., ROHLF F.J., 1981.- Biometry. 2nd Edition. *W.H. Freeman and Co.*, San Francisco.
- STANLEY R.F., LINSKENS H.F., 1974.- Pollen: Biology, Biochemistry, Management. *Springer-Verlag*, Berlin.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 5:31-37 (1989)

BEHAVIOUR OF WORKERS ON WASTE DUMPS IN THE NESTS OF *Melipona favosa* (APIDAE, MELIPONINI)

L.M.M. DE BRUIJN & M.J. SOMMEIJER & E. DIJKSTRA

Department of Social Insects, Utrecht State Univ., P.O.Box 80.086, 3508 TB Utrecht, The Netherlands

RESUME

Le comportement des ouvrières envers le "waste dump" dans le nid de *Melipona favosa* (Meliponini, Apidae)

Une analyse du comportement des ouvrières de nettoyage révèle l'existence d'un polyéthisme ontogénétique, et d'une rythmique quotidienne de ces comportements.

SUMMARY

The behaviour of workers on specific waste dumps is described. A sequence analysis on the behaviour of individual workers has been carried out. There is a strong relation between certain behavioural elements. An age-dependent polyethism and a daily rhythm was found. The phenomenon of waste dumps in the nests of *Melipona* is discussed.

INTRODUCTION

A division of labour within colonies that consist of two generations of females is a major characteristic of eusocial insect colonies. This division of labour, therefore, has been a subject of many behavioural studies on social bees. Comparison of the behaviour of Stingless Bees (*Meliponinae*) with that of the Honeybee (*Apis mellifera*) reveals striking similarities in the behavioural organisation, which are interesting, since both groups presumably independently attained a highly social level.

There are, however, major differences. The specific system for broodcell-construction and rearing of new workers was studied in different species by Sakagami (1982) and in *Melipona favosa* by Sommeijer et

al. (1982,1984). Now, we would like to deal with the fact that the nests of Stingless Bees are characterised by the presence of an area where workers defecate. Such an area, which we will call "waste dump" from now on, is not found inside *Apis*-hives, since Honeybee-workers fly out in order to defecate.

The brood compartment of a *Melipona favosa* nest is separated from the storage compartment. The waste dump or dumps are generally found in between these two compartments. In this paper we will first describe the behaviour of workers on the waste dump in *M. favosa* and next, we will analyse some relations between these behaviours.

MATERIALS AND METHODS

For this study we used colonies of *M. favosa*, originating from Surinam and Trinidad, West Indies. The colonies were kept under controlled conditions in observationhives (cf. Sakagami,1966). From these hives bees are unable to fly out. They are being fed with syrup and pollen. All workers were age-marked individually.

Observations were done directly and with the aid of video-equipment, both under red light. Two distinct observation methods were used. First, all behaviour on one of the waste dumps was registered continuously for a period of 10 minutes and subsequently observations shifted to another dump. Second, a focal-animal-sampling method was used, with observations on individuals starting at the approach to the dump and ending with the withdrawal. Duration and sequence of behavioural elements were registered and analysed.

RESULTS

a/ Ethogram

On and near waste dumps of *M. favosa* a number of behavioural traits can be distinguished. Some of these are behaviours also found elsewhere in the hive, others are entirely restricted to the waste dump itself. We discriminated between 10 different behavioural elements which in our opinion are connected with the processing of waste materials.

"Legcleaning" (LCL). This behaviour can be seen everywhere inside the hive but it is especially frequent on waste dumps. The abdomen is raised, and the distal parts of the hind legs are rubbed together. At close

examination, small particles can be seen falling from the legs.

"Grooming" (GRO). This also is a behaviour not merely restricted to the waste dump. The worker rubs her body with front-, middle- or hindlegs.

"Carrying bee" (CAB). A worker walks with a dead bee, or part of it, in her mandibles.

"Carrying miscellaneous objects" (CAM). A worker is carrying parts of used broodcells, waste pollen or resin or other objects or materials.

"Defecating". Workers of *Melipona* almost always defecate on a waste dump. This is in contrast to the defecating behaviour of the queen. We distinguished three types of defecating, according to the constitution of the feces: feces can be very watery (DEW), can be firm and deposited as a clump (DEC) or can be viscous, leaving a thread not easily separated from the body (DET). All kinds of defecating, but especially the latter type, are frequently followed by shaking the abdomen vigorously.

"Gathering" (GAT) can be seen in various places but especially in the vicinity of the waste dumps. Moving slowly in this area around the dump, workers collect small particles, using their mandibles and holding the antennae in continuous contact with the surface, more or less resembling the act of vacuum cleaning.

"Depositing" (DEP) is exclusively seen on the waste dump. This behaviour is responsible for the formation of the dumps. All kinds of particles, held between the mandibles, are deposited on the waste dump. Sometimes several objects are deposited in one sequence. By moving her head up and down, the worker can then bring several particles from her mouthparts.

The term "Mandibular Dump Contact" (MDC) is somewhat misleading as several of the previous behaviours include a contact between dump and mouthparts. This behavioural element is characterised by a curved position of the abdomen and by the slow backward movements of the worker's body. The head moves up and down while the worker separates a small part from the dump. This part of dumpmaterial is moulded into a pellet.

b/ Age dependence of the behaviour

Waste dump behaviour was conducted by workers of 0 to 53 days old. One of us reported this for other colonies as

well (Sommeijer, 1984). At that time we suggested that this could possibly be due to our not distinguishing between different elements. This proved to be only partly true. Of the 10 aforementioned behavioural elements, only two (namely GRO and LCL) were regularly performed at all ages. Three also started at an age of 0 days but stopped between 19 and 38 days. The other five behaviours were not performed in bees younger than 3-5 days old. Out of 10 behavioural elements, 8 distinctly peaked in bees of 10-20 days old. As a result, the graph for all elements together also shows a peak at that age interval (figure 1).

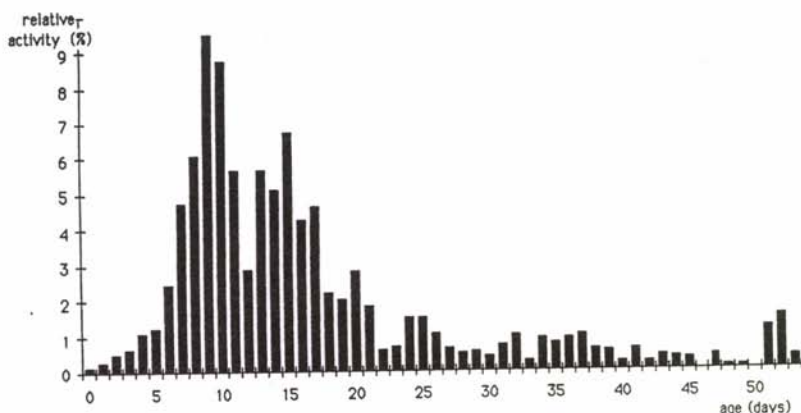


figure 1 Age dependence of waste dump behaviour.
Comportement au "waste dump", dépendant de l'âge.

It is striking that in all of these 8 elements, there was a distinct dip in activity at an age of about 12 days. This is approximately the age at which building and provisioning of broodcells is highest, as we reported earlier (Sommeijer, 1984). Of a number of 42 workers observed to discharge larval food during the present observations, only four exhibited one or two of these dump-behaviours. Moreover, these behaviours only were Defecating, GRO and LCL. In a free flying colony, we found that carrying waste outside the hive, started at an age of about 18 days, peaked at 32 days and was last performed by workers of 50 days old. This fits into

the pattern of this study of colonies in captivity. Thus we may conclude that carrying waste outside succeeds waste processing ontogenetically.

c/ Daily activity pattern

All 10 behaviours showed a clear diurnal rhythm with a relatively low activity between 6 pm and 6 am, and a higher activity in the remaining period (figure 2).

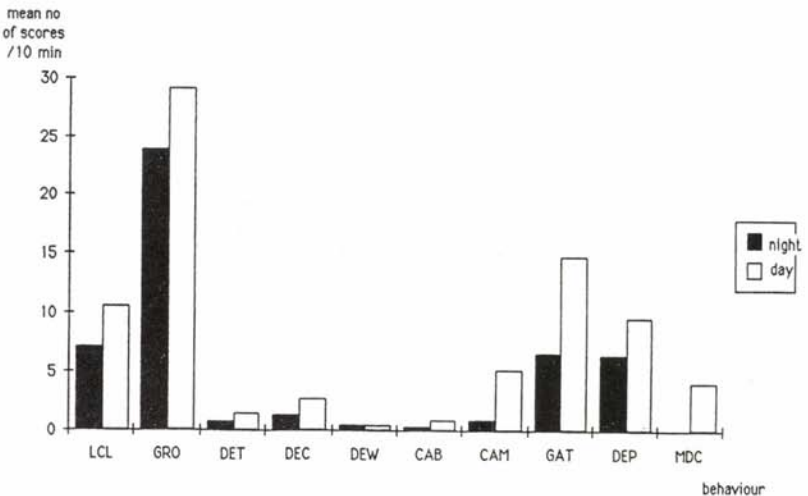


figure 2 Waste dump activity during day and night.
L'activité au "waste dump" pendant le jour et la nuit.

This is of interest, because for our captive bees, there were no visual clues to determine the time of the day; they could not forage outside the hive. Earlier we found that building and provisioning of brood-cells, egg-laying and also other behaviours did not exhibit a daily rhythm, neither in laboratory nor in natural conditions (Sommeijer, Beuvers & Verbeek, 1982; obs. in Trinidad). From this we conclude that the decrease in waste processing activity during night time is not caused by a lower temperature or a general decrease in activity. It suggests that these bees use an internal clock for this

behaviour and concentrate waste processing behaviour in periods in which it is normally possible to fly out with some of the waste. This is probably best illustrated by the behaviour MDC, which could be described as pellet making behaviour, and is always seen just before carrying waste outside. This behaviour was never seen at night time.

DISCUSSION

The sequence analysis of behavioural elements revealed a distinct separation of three groups of elements. The first group is composed of CAB and DEP. The second group contains GAT, DEP, MDC and CAM. Thirdly, a group is formed by the three kinds of defecating plus GRO and LCL. From these results we conclude that waste dumps are used for at least three purposes. First, dead bees are temporarily stored before being carried outside. Second, other waste material is carried to the dumps, stored and removed. And third, the waste dumps are the spots where workers defecate. The development of waste dumps is very dynamic and the extend and appearance of the dumps can change from day to day, due to massive dumping or removal of dumpmaterial.

The occurrence of waste dumps in colonies of *Melipona* spp. is very interesting, especially when we consider the risk of diseases finding a substratum on these dumps. To answer the questions concerning the function of this phenomenon we now concentrate on the constitution of the waste dumps. Possibly, they may compose a source of vital material for the proper functioning of a Stingless Bee colony.

REFERENCES

Sakagami S.F., 1966.- Techniques for the observation of behaviour and social organisation of stingless bees by using a special hive. *Pap. Avuls. Depto. Zool. Secret. Agric. S. Paulo*, 19, 151-162

Sakagami S.F., 1982.- Stingless Bees. In: *Social insects III* (H.R. Hermann, ed.), New York, Academic press, 361-423

Sommeijer M.J., Beuvers F.T., Verbeek H.J., 1982.- Distribution of labour among workers of *Melipona favosa*

F.. Construction and oviposition of brood cells. *Insectes Sociaux*, 29(2), 222-237.

Sommeijer M.J., 1984.-Distribution of labour among workers of *Melipona favosa* F.. Age-polyethism and worker oviposition. *Insectes Sociaux*, 31(2), 171-184.

Sommeijer M.J., Bruijn L.L.M. de, 1984.- Social behaviour of Stingless Bees: "bee-dances" by workers of the royal court and the rhythmicity of broodcell provisioning and oviposition behaviour. *Insectes Sociaux*, 29(2), 222-237.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 5:39-43 (1989)

UPTAKE AND DISTRIBUTION OF NECTAR AND THE STORAGE OF HONEY IN
Melipona favosa (APIDAE, MELIPONINI)

L.L.M. DE BRUIJN & M.J. SOMMEIJER & R. LEYS

Department of Social Insects, Utrecht State Univ., P.O.Box 80.086, 3508 TB
Utrecht, The Netherlands

RESUME

La récolte du nectar, la distribution et le remplissage
des cellules de stockage dans le nid de *Melipona favosa*
(Apidae, Meliponini)

On a étudié la récolte du nectar, la distribution et le remplissage des cellules de stockage. Les butineuses sont âgées de 2 à 85 jours. A peu près 25% du sirop était apporté directement par les butineuses dans les cellules de stockage. La quantité majeure était distribuée par trophallaxie. On peut distinguer certaines catégories de cellules de stockage selon leur utilisation par les abeilles.

SUMMARY

The uptake of syrup and the subsequent distribution and storage were studied. Uptake was observed in bees aged 20-85 days old. About 25% of the syrup was stored directly by the foragers. The remaining part was distributed trophallactically. Different categories of honey-pots can be distinguished according to their use.

INTRODUCTION

The storing of pollen and honey in perennial colonies of social bees is a well known phenomenon. Foraging on nectar and pollen, and the subsequent conversion of nectar into honey is well studied in the Honeybee (*Apis mellifera*). Earlier, we studied the foraging behaviour of several species of Stingless bees and also the

behaviour of foragers returning to the nest (Sommeijer et al., 1983). As nectar is brought in in the honeystomachs of the returning workers, it is usually rather difficult to obtain quantitative data on nectar-foraging and -storing. This study aimed to acquire such data.

MATERIALS AND METHODS

The three colonies of *Melipona favosa*, used for this study, originated from Surinam and were fed daily with a standardised amount of 5 ml of syrup (50%) and a pollenmixture. All workers were age-marked individually. Observations on uptake of syrup were done with video-equipment. The observations on distribution and storing of honey were done directly.

To study uptake properly we constructed an annexe of perspex in which the syrup was offered in a glass tube, to enhance the view on the marked thoraxes of the workers. During the feeding periods, all drinking workers were recorded. Trophallactic activity was recorded in bouts of 5 minutes, using a focal animal method, and a random sampling method. These bouts alternated with 5 minute periods in which all activity near storage pots was registered. As almost all of the regurgitations in storage pots for honey were conducted during these feeding-sessions, approximately half of the regurgitating workers were registered. The sugar contents in storage pots was measured every day or once a week, depending on the pots being open or closed, by means of a refractometer.

RESULTS

a/ Uptake and distribution

Uptake of sugar-water was carried out by workers of relatively high ages. From our observations on colonies in the natural habitat, we know that foraging is one of the last tasks performed in a workers' life (Sommeijer, 1984). Not all workers were equally active for this behaviour. Most workers were seen to drink only once. Some individuals were active for several days and visited the sugar-tube for over 20 times in one feeding session. From the viewpoint of sugar transport, the latter group was most important. They took up the largest amount of syrup.

After drinking, workers behaved in one of two ways: some went directly to a storage pot and regurgitated their food in the pot. Others were very actively offering food to nestmates. This frequently resulted in foodtransfers

to other workers. We estimated that about 25% of the syrup is directly stored by the uptakers, and the remainder is trophallactically distributed among nestmates. Of the latter part, approximately one third also reaches the storage pots during the feeding period, so on average about half of the total amount of sugar is stored and the other half remains in workers' stomachs. Our results are summarized in figure 1. The three major sugar containers are distinguished: the feeder, the storage pots in the nest, and the honeystomachs of the bees. The bars indicate the possible routes of transport between these three containers.

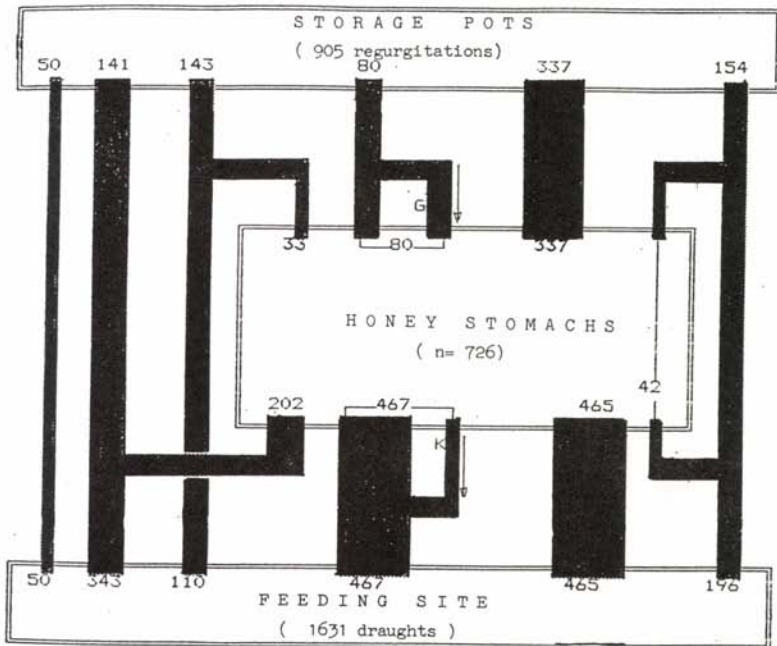


figure 1 Flow of syrup from feeding site to storage pots. Bars indicate no. of workers exhibiting a certain behaviour. G= give food to a nestmate. K= receive food from a nestmate. La route du sirop entre l'endroit de nutrition et les cellules de stockage. G= donner de la nourriture à une autre ouvrière. K= recevoir de la nourriture d'une autre ouvrière.

Each bar represents a group of transporting workers. The width of the bar indicates the relative importance of the route. From fig. 1 it is evident that only a minor part of the syrup is transported directly from feeder to pots by the foragers. The bulk of the sugar passes through honeystomachs of workers that do not visit the feeder.

b/ Trophallaxis

Observations on trophallactic transfers confirm this pattern. Uptakers had a higher rate of offering than of receiving food. Workers that only regurgitated in storage pots, received significantly more than they offered. Workers seen both uptaking and regurgitating, had similar rates for both behaviours. Finally, workers not seen near sugar tube or honeypot received more food than they gave. Since foragers are relatively old workers, the sugar-flow was directed from older towards younger bees. Thus, this is not an open system as it is often believed to be in social insect colonies.

c/ Storagepots

In hives of *M. favosa*, in general most honey pots are closed. Usually there is in these nests only a small number of open pots. In these open pots the nectar is regurgitated, or taken up to be processed or to be consumed. In closed pots, used for storage, sugar concentration was usually relatively high (70%-80%). In open pots sugar concentrations ranged from 50% to 70% and according to their use, we distinguished three types of open pots.

In type I syrup was regurgitated during feeding-sessions. Consequently, sugar concentrations of the contents of these pots were almost equal to the syrup offered. Usually type I pots were newly built pots.

Type II pots have varying amounts and concentrations of sugar solution. Workers regularly take out some syrup and after some time it is brought back again. In the meantime, workers are seen to sit still, holding a droplet in between their mandibles and sweeping their tongues through this droplet, evaporating water from the liquid. In this way sugar concentrations may be increased by 2-4% daily.

Type III pots contain honey, that is used for consumption. The amount of food we offered, was just sufficient to cover daily needs, so we did not observe the origin of closed pots. Presumably type III can pass

into closed pots and vice versa, depending on the amount of food needed and available.

DISCUSSION

As sugar concentrations are low compared to honey of the Honeybee, honey of Stingless Bees is liable to ferment. Possibly, the moderate sour taste that is found in most *Melipona* honey, is caused by such a process. However, this should than be a very well controlled process, since we have never found alcoholic fermentation in natural honeypots. Some authors mention the occurrence of fungistatic microorganisms in Stingless Bee honey, but the source of these microorganisms is still unknown. Possibly, the waste dump is one of the step stones used for this purpose.

REFERENCES

Sommeijer M.J., 1984.-Distribution of labour among workers of *Melipona favosa* F.. Age-polyethism and worker oviposition. *Insectes Sociaux*, 31(2), 171-184.

Sommeijer M.J., Rooy G. A. de, Punt W., Bruijn L.L.M. de, 1983.- A comparative study of foraging behaviour and pollen resources of various Stingless Bees (*Hym.*, *Meliponinae*) and honeybees (*Hym.*, *Apinae*) in Trinidad, West-Indies. *Apidologie*, 14(3), 205-22.

Actes Coll. Insectes Sociaux, 5:45-53 (1989)

LE VOL NUPTIAL CHEZ *Formica lugubris* ZETT. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE). 1. FACTEURS INFLUENCANT L'APPARITION ET L'ENVOL DES SEXUES

D. CHERIX¹ & D. CHAUTEMS¹ & D.J.C. FLETCHER² & W. FORTELIUS³ &
G. GRIS¹ & L. KELLER¹ & L. PASSERA⁴ & R. ROSENGREN³ & E.L.
VARGO⁴

- 1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse
- 2) Program in Animal Behavior, Bucknell Univ., Lewisburg PA 17837, U.S.A.
- 3) Institute of Zoology, Univ. of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, 00100 Helsinki 10, Finlande
- 4) Laboratoire d'Entomologie, UPS, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse, France

Résumé

Les auteurs ont étudié le vol nuptial chez *Formica lugubris* dans une super-colonie du Jura suisse. La saison de vol s'étend sur 2-3 semaines (juin). La durée des envols et le nombre de sexués quittant les fourmilières sont variables. Il n'y a pas de rythme circadien pour l'envol pas plus que de différences entre mâles et femelles sauf dans le cas des nids mixtes.

Mots-clés: *Formica lugubris*, vol nuptial, saison de vol, période de vol.

Nuptial flight in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae)

1. factors influencing presence at nest surface and take-off of sexuals

Summary

Nuptial flight in *Formica lugubris* was studied within a super-colony located in the Swiss Jura. Sexuals (imago) were present in the nests during one month (June). The flight season was ca. 2-3 weeks. The presence of sexuals at nest surface as well as take-off were temperature-dependant, occurring above 10°C and 18°C, respectively. Length of daily flights, number of sexuals leaving the nest as well as number of sexuals produced were estimated. There was no proof of any circadian rhythm and no marked differences between males and females except in mixed nests where females did not fly and copulated at nest surface.

Key-words: *Formica lugubris*, nuptial flight, flight season, flight period.

Introduction

Chez les insectes sociaux, la production de sexués et le vol nuptial sont deux étapes fondamentales pour assurer la reproduction et la dispersion des sociétés.

Chez les fourmis du genre Formica, différentes études ont été consacrées à l'influence des facteurs environnementaux comme la température et l'intensité lumineuse (KANNOWSKI, 1963; SCHERBA, 1961). En ce qui concerne l'envol et le vol proprement dit, on observe très souvent des vols assez courts, très localisés dans le temps et se répétant sur plusieurs jours consécutifs (BREEN, 1976; CLARK et COMANOR, 1986; KANNOWSKI, 1963; KANNOWSKI et JOHNSON, 1969). Dans le cadre de ce travail nous nous sommes penchés sur les différents aspects du vol nuptial chez Formica lugubris et plus particulièrement les facteurs influençant l'apparition des sexués à la surface des fourmilières et leur envol. Parmi les questions posées nous avons tenté de savoir si le comportement des mâles et des femelles étaient semblables ou non, si ces individus suivaient des rythmes particuliers et si l'on assistait à une certaine synchronisation de l'envol.

Notre étude a été entreprise dans une super-colonie de F. lugubris (voir GRIS et CHERIX, 1977; CHERIX, 1980, 1981), nous permettant d'avoir à disposition un abondant matériel comparatif et d'aborder par la suite (CHERIX *et al.* en prép) différents aspects liés au sex-ratio, au renouvellement des reines dans les fourmilières et aux stratégies développées par les sexués.

D'un point de vue pratique, nous utiliserons les termes saison de vol et période de vol au sens de KANNOWSKI (1959) à savoir: la saison de vol désigne l'intervalle de temps durant lequel des vols d'une espèce sont observés dans une région donnée; la période de vol indique le moment de la journée auquel des vols peuvent avoir lieu.

Matériel et méthodes

Toutes les observations ont été réalisées dans la super-colonie du Chalet à Roch dans le Jura vaudois (Suisse) dans une zone d'environ 1 hectare et désignée sous le nom de zone expérimentale (EXP) (voir figure 1). Cette zone comprend 25 fourmilières reliées plus ou moins directement entre elles (voir CHAUTEMS, 1988). Sept nids (D1, EX2, EX3, EX4, EX5, R8 et R17) produisant des sexués ont été suivis au cours des années 1987 et 1988. Les mesures et observations suivantes ont été effectuées:

- dates d'apparition et nombre de sexués à la surface des fourmilières
- températures à la surface des fourmilières (Téléthermomètre et sonde à thermocouple Yellow Spring Instruments ®)
- fréquence des envols
- comportement des sexués et des ouvrières.

De plus nous avons marqué respectivement 2075 et 710 sexués femelles dans les nids EX2 et EX4 avec une tache de peinture sur le thorax (Mark-Tek Corp.®).

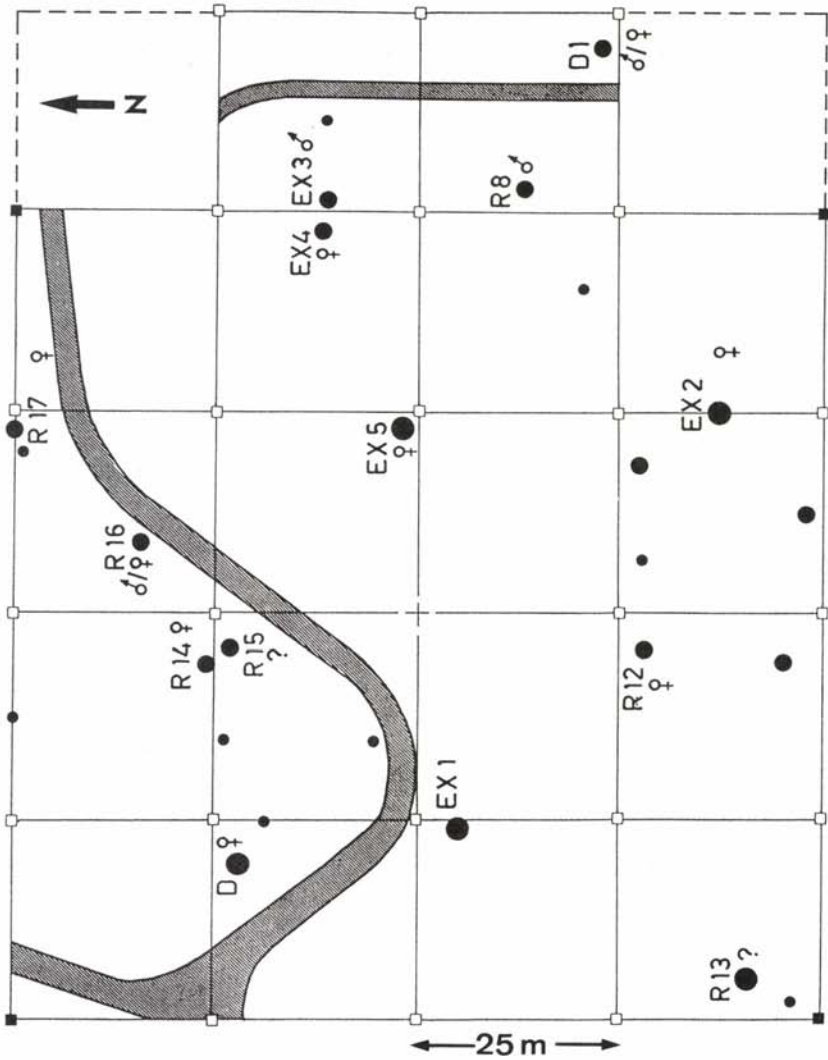


Figure 1. Zone expérimentale de la supercolonie avec l'emplacement des nids et les nids ayant produit des sexués avec indication du sexe. (Situation en 1987)

Résultats

Sur les 7 nids observés, 4 n'ont produit que des femelles (EX2, EX4, EX5 et R17), 2 n'ont produit que des mâles (EX3 et R8), le dernier nid (D1) étant un nid mixte, produisant des mâles et des femelles en même temps.

La présence de sexués adultes dans les fourmilières s'étale du début juin (3 juin en 1987, 4 juin en 1988) au début juillet (2 juillet en 1987 et 4 juillet en 1988). L'apparition en masse des sexués à la surface des fourmilières ne se situe qu'une dizaine de jours plus tard aussi bien pour les nids produisant des mâles ou des femelles ou les deux sexes. La saison de vol ne dure que deux à trois semaines (12 juin au 29 juin 1987, 10 juin au 3 juillet 1988). Les mâles apparaissent un à deux jours plus tôt que les femelles pour les deux nids observés, mais en règle générale les saisons de vol ne diffèrent pas entre les deux sexes.

Présence des sexués à la surface de la fourmilière

La température minimale permettant l'apparition de sexués à la surface des fourmilières est comprise entre 10 et 11°C et varie peu d'un nid à l'autre et d'un jour à l'autre (fig. 1). De plus nous n'avons pas constaté de différence entre les nids-mâles et les nids femelles. Entre 10 et 40°C on remarque une corrélation positive entre le nombre d'individus sexués présents à la surface de la fourmilière et la température (fig. 2 et 3). Au delà de 40°C les sexués tendent à retourner à l'intérieur de la fourmilière et à 55°C il n'y a plus aucune activité à la surface, au moins dans la zone ensoleillée. La présence des sexués, plus particulièrement des reines, à la surface du nid dépend également du comportement des ouvrières. En effet lorsque la température est soit trop élevée (> 40°C) ou trop basse (< 10°C) les ouvrières deviennent agressives et attaquent les reines qui s'aventurent en surface. En revanche ce comportement est beaucoup moins marqué vis-à-vis des mâles. A de nombreuses reprises nous avons pu observer des reines mutilées, voire exécutées par les ouvrières de la même fourmilière. Ce comportement agressif est encore plus marqué sur les pistes lorsque les sexués ailés (presque uniquement des femelles) quittent leur fourmilières par les pistes.

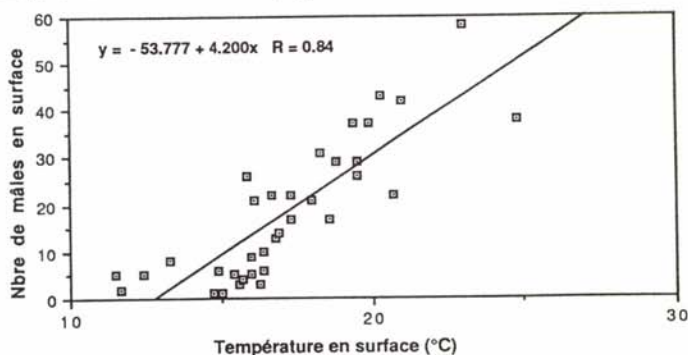


Figure 2. Relation entre le nombre de mâles à la surface du nid R8 en fonction de la température, le 23 juin 1987.

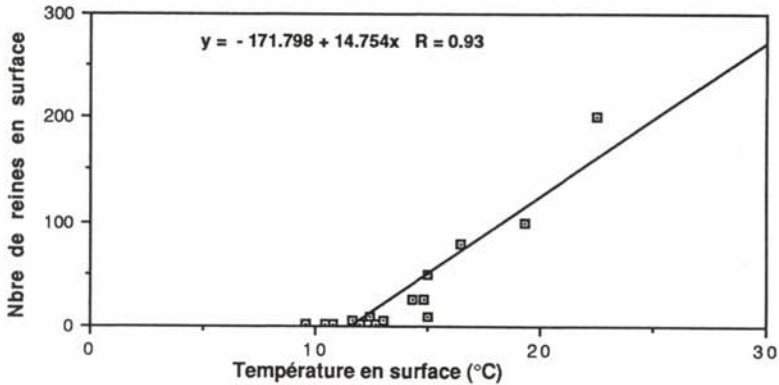


Figure 3. Relation entre le nombre de femelles à la surface du nid EX2 en fonction de la température

Envol des sexués

Comme nous l'avons vu précédemment, les envols commencent à mi-juin et se poursuivent jusqu'à la fin du mois. On remarque (fig. 4 et 5) à nouveau une forte dépendance entre l'envol des individus et la température à la surface des fourmilières. La température minimale permettant l'envol est comprise entre 18 et 25°C pour les nids femelles et environ 17°C pour les deux nids mâles. Il convient de remarquer que pour les nids peu ensoleillés une température de 18°C est suffisante, alors que l'envol ne débute sur les nids très ensoleillés que lorsque la température atteint 25°C. Le nombre restreint de données ne nous permet pas une analyse statistique.

L'envol peut se produire à n'importe quel moment de la journée et avoir une durée variable pour autant que les conditions de températures et par conséquent d'ensoleillement soient favorables. La durée de l'envol pour la fourmilière EX2 le 13 juin 1987 n'a duré que 2 heures (10h - 12 h) alors que le 25 juin à la même fourmilière l'envol s'est étalé de 12h à 18 h (heure locale). Il faut remarquer que le nombre d'individus quittant la fourmilière lors des envols est très variable (fig. 4 et 5), allant par exemple pour le nid EX4 le 25 juin 1987 de 1 individu à 106 individus par 5 minutes. Pour ce même nid 31 comptages répartis de 10h à 16h30 donnent un total de 633 individus pendant 155 minutes, ce qui permet d'estimer que 1600 sexués environ se sont envolés durant ce laps de temps (6h30).

Les mâles s'envolent principalement de la surface du dôme alors que les femelles ont tendance à grimper sur la végétation entourant le nid avant de s'envoler évitant ainsi le contact avec les ouvrières.

Cas du nid mixte (nid D1)

Nous avons pu remarquer dans ce nid mixte que si les mâles volent de manière comparable à ceux des nids ne produisant que des mâles, les femelles au contraire ne volent pas ou très peu.

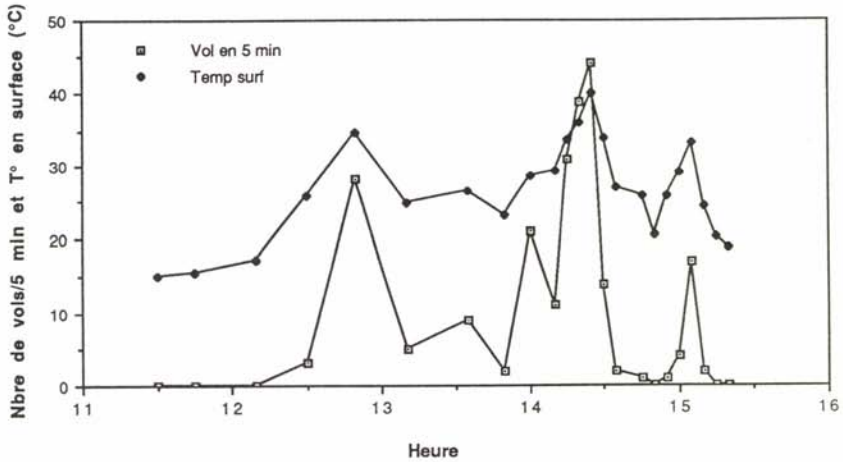


Figure 4. Variations du nombre d'envols de femelles par 5 minutes et de la température à la surface du nid EX5 en fonction de l'heure (heure locale) le 24 juin 1987.

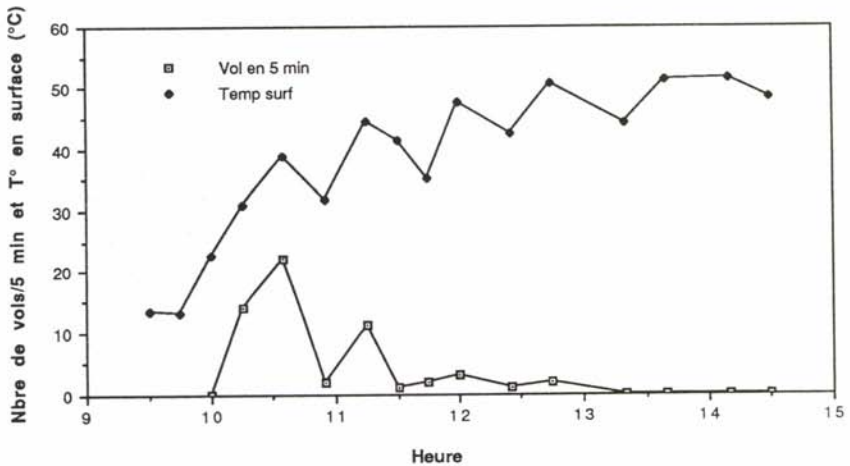


Figure 5. Variations du nombre d'envols de femelles par 5 minutes et de la température à la surface du nid R17 en fonction de l'heure (heure locale) le 25 juin 1987.

Par exemple le 23 juin 1987, lors de 6 comptages de 5 minutes (13h45 à 14h35) 9 mâles se sont envolés alors qu'aucune femelle n'a quitté la fourmilière. Nous avons pu constater de nombreux accouplements à la surface du nid, principalement entre mâles et femelles ailées, mais aussi avec quelques individus ne possédant plus qu'une aile ou même aucune. Sitôt l'accouplement réalisé, les femelles retournent à l'intérieur de la fourmilière.

Reines marquées

Le 12 juin 1987 nous avons marqué 2075 sexués femelles du nid EX2. Ces dernières ont été remises dans la fourmilière à 19h 30 juste avant une brève averse. Le lendemain de nombreux individus marqués ont été vus à la surface et se sont envolés (de 10h05 à 12h30, 342 femelles ont quitté la fourmilière), mais des individus marqués étaient toujours présents après cette période de vol. Dès le jour suivant nous n'avons plus jamais retrouvé d'individus marqués sur cette fourmilière. La situation est un peu différente pour la fourmilière EX4 où nous avons marqué 710 sexués femelles le 14 juin. Du 15 au 25 juin nous avons retrouvé des femelles marquées à la surface. La proportion la plus élevée découverte parmi les individus dénombrés à la surface était de 5 individus marqués pour 44 individus non-marqués, ce qui correspondrait (Lincoln index) à une population de 6250 sexués. Sur cette fourmilière, des sexués ont été observés jusqu'au 27 juin.

Discussion

La saison de vol chez *F. lugubris* s'étale sur plusieurs jours (14 à 21 jours) durant le mois de juin. Les périodes de vol sont dépendantes des conditions climatiques exprimées par les températures à la surface des fourmilières. Ces températures sont similaires pour les mâles et les femelles et comparables à celles indiquées par BREEN (1976) pour *F. lugubris* ou par TALBOT (1959), CLARK et COMANOR (1986) pour d'autres espèces du genre *Formica*. Il n'y a pas de différence significative entre sexués mâles et sexués femelles.

BREEN (1976), de même que MC CLUSKEY (1973) supposent l'existence d'un rythme circadien tant pour l'apparition des sexués en surface que pour l'envol. Il n'en est rien puisque nous avons pu mettre en évidence que les conditions de l'envol dépendent des conditions climatiques qui dans notre cas sont particulièrement instables et rudes. Il serait plus correcte de dire que chaque période favorable est utilisée par les sexués pour tenter de quitter la fourmilière.

Dans le cas du nid mixte étudié, il est intéressant de relever une nette différence de comportement entre mâles et femelles. Alors que les mâles s'envolent normalement, les femelles ne s'envolent pas et s'accouplent à la surface du dôme avant de regagner l'intérieur de la fourmilière. MARIKOVSKI (1961) admet qu'il n'y a pas d'accouplement entre sexués au sein d'un même nid chez *F. rufa* car les dates de maturité des deux sexes diffèrent, ce qui n'est pas le cas chez *F. lugubris*.

Lors de certaines périodes de vol, nous avons montré que le nombre de sexués quittant la fourmilière pouvait être très élevé (342 femelles

en 2h30 au nid EX2; 1600 femelles en 6h30 au nid EX4). Ce dernier chiffre est d'autant plus intéressant que le marquage de sexués au nid EX4 nous a permis d'estimer la population de sexués présent à un moment donné de la saison de vol. Le chiffre obtenu de 6250 sexués femelles n'est qu'une approximation car certaines règles de base du Lincoln index (captures-recaptures) ne sont pas entièrement respectées. Néanmoins, il apparaît que le nombre de sexués produit par cette fourmilière secondaire (voir CHAUTEMS, 1988) est élevé et nous pouvons penser que ce ne sont pas moins de 10'000 sexués qui pourraient être produits par cette fourmilière. Si l'on ramène cette estimation au nombre total d'individus d'une fourmilière secondaire (voir CHERIX, 1981) soit environ 160'000 on constate que l'investissement en sexués est très élevé. En effet une comparaison entre ouvrière et reine, du point de vue des poids uniquement, est de l'ordre de 1 à 10 (poids sec moyen d'une ouvrière: 1.6 mg / poids sec moyen d'un sexué femelle: 16.2 mg (CHERIX, non publié)). D'autre part un nombre élevé de nids de la super-colonie produit des sexués puisque sur un échantillonnage de 200 fourmilières plus de 50% produisent chaque année des sexués (ROSENGREN *et al.*, en prép.). Ces résultats sont surprenants puisqu'il est généralement admis, selon PAMILO et ROSENGREN (1983) et ITO et IMAMURA (1974), que la polygynie et la polydomie sont liées à une faible production de sexués.

Remerciements

Ce travail n'aurait jamais pu être entrepris sans l'aide financière de la Société Académique Vaudoise, de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, de la Société Vaudoise d'Entomologie et de la Conservation de la faune du Canton de Vaud. Qu'elles trouvent dans ces lignes l'expression de notre sincère reconnaissance. Nos remerciements s'adressent aussi à la Commune du Chenit pour les facilités qu'elle nous accorde sur son territoire.

Ce travail s'inscrit dans le projet "*Biologie de la reproduction chez les fourmis du groupe Formica rufa*" (D. CHERIX - Lausanne et R. ROSENGREN - Helsinki, responsables du projet).

Références

- BREEN, J. A. G. 1976. Studies on Formica lugubris Zett. in Ireland. Thèse (non publiée), Cork. 189 pp.
- CHAUTEMS, D. 1988. Etude des relations dans une super-colonie de Formica lugubris Zett.. Aspects génétiques et comportementaux. Travail de diplôme (non publié), Université de Lausanne. 85 pp.
- CHERIX, D. 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de Formica lugubris Zett.. *Insectes Soc.* 27 : 226-236.
- CHERIX, D. 1981. Contribution à la biologie et à l'écologie de Formica

- lugubris Zett. (Hymenoptera, Formicidae). Le problème des super-colonies. Thèse (non publiée), Université de Lausanne. 212 pp.
- CLARK, W. H. & COMANOR, P. L. 1986. Natural history and flight observations of the ant Formica haemorrhoidalis (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entomol.* 59 : 181-183.
- GRIS, G. & CHERIX, D. 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe Formica rufa). *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 50 : 249-250.
- ITO, M. & IMAMURA, S. 1974. Observations on the nuptial flight and internidal relationship in a polydomous ant: Formica (Formica) yessensis Forel. *Journal of the faculty of Science, Hokkaido University* 19 : 681-694.
- KANNOVSKI, P.B. 1959. The flight activities and colony behaviour of bog ants in southeastern Michigan. *Insectes Soc.* 6 : 115-162.
- KANNOVSKI, P. B. 1963. The flight activities of Formicine ants. *Symposia Genetica et Biologica Italia* 12 : 74-102.
- KANNOVSKI, P. B. & JOHNSON, R. L. 1969. Male patrolling behaviour and sex attraction in ants of the genus Formica. *Anim. Behav.* 17: 425-429.
- MAC CLUSKEY, E. S. 1973. Generic diversity in phase of rhythm in Formicine ants. *Psyche* 80 : 295-304.
- MARIKOVSKI, P.I. 1961. Material on sexual biology of the ant Formica rufa L.. *Insectes Soc.* 8 : 23-30.
- PAMILO, P. & ROSENGREN, R. 1983. Sex ratio strategies in Formica ants. *Oikos* 40 : 24-35.
- SCHERBA, G. 1961. Nest structure and reproduction in the mound-building ant Formica opaciventris Emery in Wyoming. *J. N. Y. Ent. Soc.* 69 : 71-87.
- TALBOT, M. 1959. Flight activities of two species of ants of the genus Formica. *Am. Middl. Nat.* 61 : 124-132.

ACCUMULATION DES CARBOHYDRATES CHEZ LES SEXUES DE PLUSIEURS ESPECES DE FOURMIS EN RELATION AVEC L'EXISTENCE OU L'ABSCENCE D'UN VOL NUPTIAL

L. PASSERA¹ & L. KELLER² & A. GRIMAL¹

- 1) Laboratoire d'Entomologie, Univ. Paul Sabatier, UA 0108, 2118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France
 2) Musée Zoologique, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse

Résumé: On a dosé les carbohydrates et en particulier le glycogène chez des sexués ailés matures de diverses espèces de fourmis au moment de l'accouplement. Il apparaît que la quantité de glucides accumulés, exprimée en pourcentage du poids sec, atteint une valeur très faible chez les gynés d'*Iridomyrmex humilis* et *Cataglyphis cursor* qui ne pratiquent pas le vol nuptial et s'accouplent dans le nid. Au contraire, les mâles de ces deux espèces ainsi que les mâles et les gynés d'autres espèces qui pratiquent un vol d'essaimage, possèdent 3 à 4 fois plus de carbohydrates principalement sous forme de glycogène. Il semble bien que la perte du comportement d'essaimage soit liée à de faibles teneurs en carbohydrates.

Mots clés: carbohydrates, glycogène, sucres libres, contenu énergétique, période de maturation, sexués, vol nuptial.

Summary: Accumulation of carbohydrates in the sexuals of several species of ants in relation to the presence or absence of the nuptial flight.

The dispersal strategy of ants generally makes use of a nuptial flight to bring together the sexes. The energy necessary to accomplish this flight comes from stored carbohydrates. However, in some species, one of the sexes does not fly and mating occurs in the nest. This is the case in *Iridomyrmex humilis* and *Cataglyphis cursor*, in which the virgin queens possess wings but not leave the natal nest. We show in this work that the winged females of these two species accumulate very little carbohydrate during the maturation period occurring between emergence and mating: expressed as a percentage of dry weight at the time of mating, the total carbohydrates reach only 3.2% in *I. humilis* and 2.1% in *C. cursor*. In contrast, the males of these species which fly, possess three to four times more carbohydrates (13.0% and 6.2%, respectively). These latter values are very similar to those found for both sexes of species employing nuptial flights, such several species of wood ants (*Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*), *Lasius* (*L. niger*, *L. flavus*) or *Myrmica scabrinodis* also studied here. It appears that the absence of the mating flight is associated with reduced levels of carbohydrates, specially glycogen.

Key words: Carbohydrates, glycogen, free sugars, energy content, period of maturation, sexuals, nuptial flight.

INTRODUCTION

On sait que le comportement reproducteur des Formicidae comprend de nombreux modèles (Hölldobler et Bartz, 1985). Habituellement, les deux sexes se rejoignent au cours d'un vol nuptial auquel fait suite l'accouplement. Toutefois, le vol nuptial peut disparaître totalement. C'est le cas de nombreuses espèces parasites chez lesquelles les ailes sont d'ailleurs réduites ou absentes comme *Teleutomyrmex schneideri* ou *Plagiolepis xene* (Kutter, 1969). C'est aussi le cas d'espèces libres, en particulier de plusieurs formant des sociétés polydomiques aux frontières floues comme *Monomorium pharaonis* (Peacock *et al.*, 1950) ou *Lasius sakagami* (Yamauchi *et al.*, 1981). Chez d'autres espèces encore le vol d'essaimage est limité à un seul sexe, généralement le sexe mâle qui pénètre dans des sociétés conspécifiques et y féconde les femelles; on peut citer *Cataglyphis cursor* (Lenoir *et al.*, 1988) ou encore des fourmis polydomiques comme la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Newell et Barber, 1913) ou la "crazy ant" *Paratrechina longinodis* (Trager, 1984). On sait d'autre part que pendant le vol les Insectes utilisent comme énergie des carbohydrates et/ou des lipides (Bailey, 1975). Les fourmis qui sont habituellement de mauvais voiliers utilisent pour leur part des carbohydrates essentiellement sous forme de glycogène (Passera *et al.*, 1989).

Le but de ce travail est d'essayer de trouver une relation chez les sexués de fourmis entre l'importance de la réserve en carbohydrates et l'existence ou l'absence du comportement de vol.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis : Nous avons sélectionné d'une part des espèces dont les deux sexes participent au vol nuptial, d'autre part des espèces dont un seul sexe vole.

La première catégorie comprend trois fourmis rousses des bois, *Formica rufa*, *Formica polyctena*, *Formica lugubris* récoltées dans le Jura suisse, *Lasius niger* récolté près de Lausanne et *Lasius flavus* et *Myrmica scabrinodis* récoltés à Toulouse. Mâles et reines ailées de ces espèces sont capturés lors de vols nuptiaux, alors même qu'ils s'appêtent à s'envoler. Nous sommes ainsi sûrs d'avoir affaire à des spécimens sexuellement matures. Cette précision est importante car elle est la garantie que les sexués ont achevé leur période de maturation dans le nid, donc qu'ils ont stocké le maximum de carbohydrates.

La deuxième catégorie comprend *Cataglyphis cursor* et la fourmi d'Argentine. Concernant *C. cursor*, des mâles ont été capturés le 2 juillet 1987 alors qu'ils volaient à l'entrée d'un nid de cette espèce à Saint-Hippolyte en bordure de l'étang de Leucate dans les Pyrénées-Orientales. La fouille du nid a permis de récolter 14 reines désaillées. Or l'on sait que cette espèce est monogyne (Cagniant, 1976; Retana, 1986) sauf justement au moment de l'accouplement. Selon Lenoir *et al.*

(1988), les jeunes reines ailées sont fécondées à l'entrée de leur nid d'origine, y retournent et perdent leurs ailes donnant par là une polygynie temporaire, puis quittent individuellement le nid accompagnées de quelques ouvrières recréant ainsi des unités monogynes. Il est donc tout à fait vraisemblable que nous avons capturé les reines dans les heures ou les premiers jours qui suivent la fécondation et précèdent le bouturage. Nous disposons d'un autre argument montrant qu'il s'agit effectivement de jeunes reines venant d'être fécondées: le poids frais de ces individus était de $26,4 \pm 1,3$ mg alors que Lenoir *et al.* indiquent $19,1 \pm 3,5$ mg pour la reine âgée des sociétés monogynes. On sait que les reines se préparant à la fondation sont habituellement plus lourdes.

Pour ce qui est de la fourmi d'Argentine, les mâles âgés de 7 à 8 jours ont été récoltés dans des nids élevés au laboratoire. Ces mâles sont alors sexuellement mûrs et peuvent voler. Quant aux femelles, nous les obtenons à partir d'élevages orphelinés (Passera *et al.*, 1988). Ces femelles qui en principe ne volent pas, s'accouplent très rapidement, en moyenne $5,1 \pm 1,9$ jours après leur émergence (Keller et Passera, 1988). Celles utilisées dans cette étude étaient fécondées depuis moins d'un jour.

Les dosages : Dès que possible après leur capture, c'est-à-dire après quelques minutes au laboratoire ou quelques heures sur le terrain, les sexués sont tués et séchés 45 minutes à 90° en vue d'inactiver les enzymes. Ils sont ensuite stockés à la température du laboratoire jusqu'au dosage des carbohydrates effectué selon la méthode proposée par Van Handel (1985). Cette technique qui utilise l'anthrone comme réactif coloré permet sur un même échantillon de déterminer à la fois les sucres libres et le glycogène. La sensibilité de la méthode est telle qu'elle nous a permis de travailler au niveau individuel sauf pour les mâles de la fourmi d'Argentine pour lesquels nous avons réalisé des pools de deux ou trois individus. Pour chaque espèce et chaque sexe étudié nous nous sommes efforcés d'analyser un minimum de 10 échantillons.

RESULTATS

Carbohydrates : On a séparé sur la figure 1 les sexués impliqués dans un vol d'essaimage de ceux qui ne le sont pas (reines de *C. cursor* et d'*I. humilis*). Dans le premier lot, le pourcentage de carbohydrates par rapport au poids sec varie de 5,4% chez les reines de *L. niger* à 14,9% chez les mâles de la même espèce. Dans le deuxième lot, le pourcentage des carbohydrates ne dépasse jamais 3,2%, donc n'atteint qu'un chiffre très inférieur au score le plus faible enregistré chez un sexué pratiquant le vol nuptial. On peut juger plus raisonnable de faire les comparaisons à l'intérieur du seul sexe femelle puisque les sexués qui ne pratiquent pas le vol nuptial sont des femelles. Le pourcentage moyen des carbohydrates des reines impliquées dans le vol d'essaimage s'établit à $7,7 \pm 2,0\%$ contre $2,8 \pm 0,9\%$ chez les reines des espèces non engagées dans un vol d'essaimage ($Z=6,27$; $P<0,001$). On peut aussi comparer les sexes à l'intérieur d'une même espèce: les mâles de *C. cursor* (ils volent) possèdent 6,2% de carbohydrates alors que leurs femelles (qui ne volent pas) n'en ont que 2,1%. Ceux de la fourmi d'Argentine (ils volent)

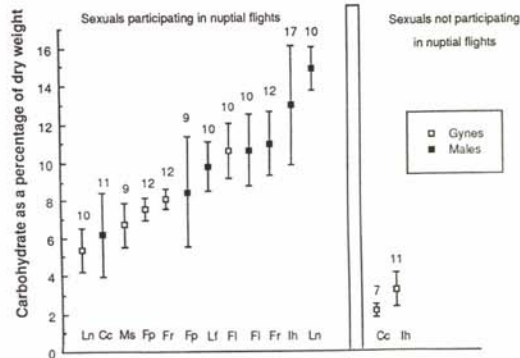


Fig.1: Quantités moyennes de carbohydrates exprimées en pourcentage du poids sec et au moment de l'accouplement, trouvées chez les sexués de *Lasius niger* (Ln), *L. flavus* (Lf), *Cataglyphis cursor* (Cc), *Myrmica scabrinodis* (Ms), *Formica polyctena* (Fp), *F. rufa* (Fr), *F. lugubris* (Fl), *Iridomyrmex humilis* (Ih). Les barres verticales indiquent les écarts types. Le nombre d'individus analysés est indiqué au-dessus de chaque barre.

Mean quantity of carbohydrates as a percentage of dry weight in sexuals at the time of mating in *Lasius niger* (Ln), *L. flavus* (Lf), *Cataglyphis cursor* (Cc), *Myrmica scabrinodis* (Ms), *Formica polyctena* (Fp), *F. rufa* (Fr), *F. lugubris* (Fl), *Iridomyrmex humilis* (Ih). Vertical bars indicate SD. Number of individuals analyzed is given above each bar.

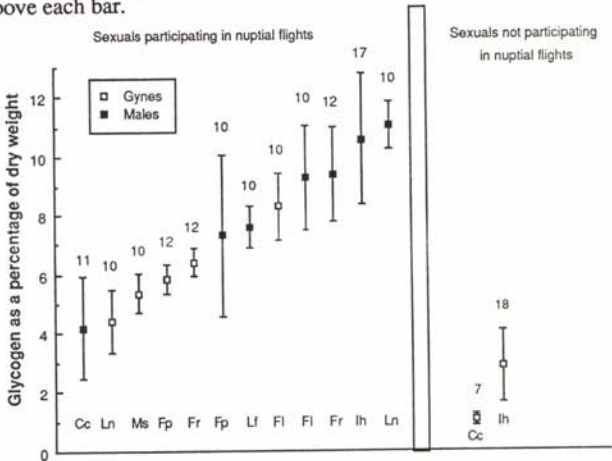


Fig.2: Quantités moyennes de glycogène (exprimées en pourcentage du poids sec) trouvées chez les sexués au moment du vol nuptial. Pour les symboles voir la Fig.1.

Mean quantity of glycogen as a percentage of dry weight in sexuals at the time of mating. For symbols see Fig.1.

possèdent 13,0% de carbohydrates alors que leurs reines ailées n'en ont que 3,2% soit 4 fois moins.

Glycogène : La figure 2 présente de grandes ressemblances avec la précédente. Globalement les reines des espèces engagées dans un vol nuptial possèdent presque 3 fois plus de glycogène que celles ne volant pas (6,1% contre 2,3%; $Z=6,9$; $P<0,001$). Ici encore, la valeur la plus forte obtenue chez les sexués ne volant pas (2,8% pour les reines d'*I. humilis*) est très en dessous de la valeur la plus faible enregistrée chez les reines engagées dans un vol nuptial (4,4% pour *L. niger*).

Sucres libres : Bien que moins nets, les résultats sont encore à l'avantage des femelles pratiquant le vol nuptial (Fig.3). Avec une moyenne de 1,6% elles dépassent les femelles privées de vol chez lesquelles on ne trouve que 1,1% de sucres libres ($Z=5,11$; $P<0,001$).

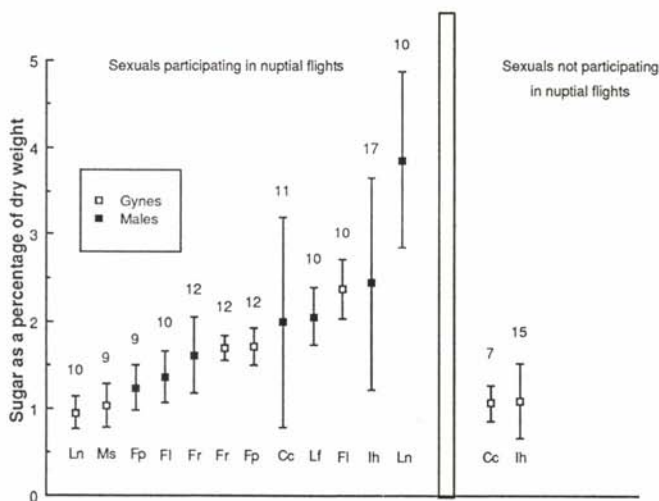


Fig.3: Quantités moyennes de sucres libres (exprimées en pourcentage du poids sec) trouvées chez les sexués au moment du vol nuptial. Pour les symboles voir la Fig.1.

Mean quantity of soluble sugars as a percentage of dry weight in sexuals at the time of mating. For symbols see Fig.1.

DISCUSSION

Il semble évident que les sexués engagés dans un vol d'essaimage ont un taux de carbohydrates considérablement supérieur à celui rencontré chez les sexués qui bien qu'ailés restent au sol. Ces fortes différences des carbohydrates représentent avant tout celles du glycogène. Or nous savons que le glycogène représente le principal carburant utilisé lors du vol nuptial. Il est donc tentant de voir dans les faibles concentrations en glycogène trouvées chez les femelles des deux espèces ne pratiquant pas le vol d'essaimage une relation de cause à effet. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les mâles de *C. cursor* et *I. humilis* qui pratiquent le vol d'essaimage possèdent des réserves considérables en glycogène.

Nous avons montré par ailleurs que le stockage des lipides chez les gynes entre l'émergence et l'accouplement est lié au mode de fondation (Passera et Keller, 1988). Les espèces pratiquant la fondation dépendante accumulent beaucoup moins de lipides que celles pratiquant la fondation indépendante. Nous avons ici un autre exemple de stratégie physiologique liée à la fondation: les gynes qui s'accouplent à l'intérieur même de leur société d'origine font l'économie d'une accumulation de carbohydrates. Il en résulte un investissement énergétique par femelle sexuée beaucoup moins élevé que dans le cas d'une fondation indépendante ou même moins élevé que dans le cas d'une fondation dépendante mais avec départ du nid mère.

Un autre point intéressant semble pouvoir être dégagé de ce travail: c'est la différence enregistrée dans les modalités de stockage des réserves entre reines et mâles. Dans un travail antérieur, nous avons montré qu'en ce qui concerne les lipides, les mâles n'en stockent que très peu alors que les femelles en accumulent de grandes quantités, ceci en relation avec l'effort qui leur sera demandé lors de la fondation (Passera et Keller, 1987). Les mâles mourant en général immédiatement après l'accouplement et ne participant pas à l'effort de fondation, il paraît normal qu'ils n'accumulent point de corps gras. Il en va tout autrement, nous venons de le voir, pour les carbohydrates. Les mâles aussi bien que les reines vierges sont impliqués habituellement dans le vol nuptial. Dans certains cas même, les mâles qui s'envolent les premiers attendent plusieurs heures dans des "mating sites" l'arrivée des femelles (male-aggregation syndrome d'Hölldobler et Bartz, 1985). Un phénomène très comparable existe chez *F. lugubris* dans le Jura suisse (Cherix et Keller, en prép.). On conçoit que dans ces conditions les mâles ont besoin d'emmagasiner de grandes quantités d'énergie avant l'envol.

Ces variations notées dans les modalités du stockage tant du corps gras que des carbohydrates mettent en valeur l'importance de la période de maturation des sexués qui se déroule dans le nid entre le moment de l'émergence et celui de l'accouplement. Chacun des deux sexes emmagasine par l'intermédiaire des ouvrières nourrices les substances énergétiques qui sont nécessaires à la réalisation des deux étapes de la multiplication des sociétés: rencontre des sexes précédée ou non d'un vol nuptial et fondation de la nouvelle société. Le niveau atteint par l'importance des réserves peut constituer une indication précieuse sur la nature des comportements qui suivent la période de maturation puisqu'ils peuvent déterminer l'existence ou l'absence d'un vol nuptial et la nature de la fondation de type dépendant ou indépendant.

REFERENCES

- BAILEY E., 1975. Biochemistry of insect flight. 2. Fuel supply. In Candy D.J. and Killy B.A. (eds.) *Insect Biochemistry and function*. Chapman and Hall London, 89-176.
- CAGNIANT H., 1976. Cycle biologique de la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hyménoptères, Formicidae). *Vie et Milieu*, 26, sér. C, 277-281.
- HÖLLDOBLER B. et BARTZ H., 1985. Sociobiology of reproduction in ants. In Hölldobler B. and Lindauer M. (eds.) *Experimental Behavioral Ecology*. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 237-258.
- KELLER L. et PASSERA L., 1988. Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Int. J. Invert. Repr. Develop.*, 13, 31-38.
- KUTTER H., 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. *Neujahrsblatt, hrsg. von der Naturf. Ges. Zürich*, 171, 1-62.
- LENOIR A., QUERARD L., PONDICQ N. et BERTON F., 1988. Reproduction and dissemination of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche* (sous presse).
- NEWELL W. et BARBER T.C., 1913. The Argentine ant. *USDA Bureau of Entomol. Bull.*, 122, 98 pp.
- PASSERA L. et KELLER L., 1987. Energy investment during the differentiation of sexuals and workers in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 60, 249-260.
- PASSERA L., KELLER L. et GRIMAL A., 1989. Flight energetics in sexual forms of the ant *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae) (in prep).
- PASSERA L., KELLER L. et SUZZONI J.P., 1988. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes soc.*, 35, 19-33.
- PEACOCK A.D., HALL D.W., SMITH I.C. et GOODFELLOW A., 1950. The biology and control of the ant pest *Monomorium pharaonis* (L.). *Department of Agriculture for Scotland, Misc. Publ. n° 17*, HMSO Edinburgh, 51 pp.

- RETANA J., 1986. Estudio de la division del trabajo y de la variabilidad en las colonias de *Cataglyphis cursor* (Hym. Formicidae). Ph D, Univ. Barcelona.
- TRAGER J.C., 1984. A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the continental United States. *Sociobiology*, **9**, 51-162.
- VAN HANDEL E., 1985. Rapid determination of glycogen and sugars in mosquitoes. *J. Am. Mosq. Control Assoc.*, **1**, 299-301.
- YAMAUCHI K., KINOMURA K. et MIYAKE S., 1981. Sociobiological studies of the polygynic ant *Lasius sakagamii* .I. General features of its polydomous system. *Insectes soc.*, **28**, 279-296.

PHYSIOLOGIE DES SEXUES FEMELLES DE FOURMIS (HYMENOPTERA; FORMICIDAE) EN RELATION AVEC LE MODE DE FONDATION

L. KELLER¹ & L. PASSERA²

- 1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse
2) Laboratoire d'Entomologie, UPS, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse, France

Résumé. Chez les fourmis, la fondation peut s'effectuer selon un mode indépendant (les jeunes reines fondent une nouvelle colonie sans l'aide d'ouvrières) ou dépendant (les jeunes reines ont besoin de l'aide d'ouvrières pour fonder une nouvelle colonie). L'étude de différents paramètres physiologiques des sexués femelles de 24 espèces de fourmis a permis de démontrer que les sexués utilisant une fondation indépendante avaient un contenu très élevé de lipides alors que les sexués pratiquant une fondation dépendante avaient un contenu beaucoup plus faible. Ces lipides servent de source d'énergie durant la période de fondation. Le dimorphisme reine/ouvrière est significativement plus élevé chez les espèces à fondation indépendante que chez les espèces à fondation dépendante.

Physiology of ant gynes (Hymenoptera; Formicidae) in relation with their mode of colony founding.

Summary. A study was undertaken to determine if there was a relation between the mode of colony founding in ants and the physiology of the new queens produced, in which mature gynes of 24 ant species were examined. Gynes of species utilizing independent colony founding had a far higher relative fat content ($X \pm SD$; $54 \pm 6\%$) (g fat/g dry weight) than gynes of species employing dependent colony founding ($19 \pm 8\%$). Dimorphism between queens and workers was significantly higher in species employing independent colony founding. Thus independent colony founding not only results in production of queens with a relatively higher fat content and therefore with a higher energy content per g, but also results in the production of larger queens (in comparison with worker size). Of species employing independent colony founding, 80% were monogynous, whereas only 11% of the species employing dependent colony founding were monogynous. These results are discussed with regard to the social structure and life-history of ant species.

Key words: life-history, ant, colony founding, gynes, reproductive strategy, energy content, queen/worker dimorphism, polygyny.

Introduction

L'existence d'un important dimorphisme entre reines et ouvrières est une des principales caractéristiques des insectes sociaux (Wilson, 1971). Chez les fourmis, les reines sont généralement d'une taille supérieure aux ouvrières et leur production nécessite un important investissement en énergie (Passera et Keller, 1987). A ce propos, il est intéressant de considérer le type de fondation qui est probablement un facteur important pouvant influencer la physiologie des sexués femelles. La fondation indépendante se fait généralement d'une manière cloîtrée, c'est à dire que, durant toute la période de fondation, la reine ne quitte jamais sa loge (Hölldobler et Wilson, 1977). Afin de nourrir le premier couvain et pour couvrir ses propres besoins énergétiques, la reine métabolise ses muscles alaires ainsi que d'importantes réserves de graisse qu'elle a accumulées avant le vol nuptial. La fondation s'accomplit d'une manière dépendante lorsque la reine parasite le nid d'une autre espèce ou qu'elle quitte le nid avec des ouvrières pour fonder une nouvelle colonie. Cette dernière situation se produit généralement lorsque l'accouplement a lieu dans le nid ou lorsque les reines réintègrent un nid de la même espèce après le vol nuptial.

Le but du présent travail est d'étudier les liens entre le mode de fondation, la physiologie des reines et le dimorphisme reines/ouvrières. Dans ce but, nous avons récolté des sexués de 24 espèces de fourmis afin d'analyser différents paramètres physiologiques, comme leur poids et leur contenu en lipides.

Matériel et Méthodes

Les sexués ont été récoltés en été et en automne 1987, en Suisse et en France. Afin d'obtenir des sexués matures, nous les avons recueillis à la surface du nid juste avant l'envol nuptial ou au sol immédiatement après. Les sexués de *I. humilis* provenaient d'élevages en laboratoire (voir Passera et al, 1988; Keller et Passera, sous presse; Keller et al. sous presse).

Structure sociale des espèces étudiées

Bien que la biologie de beaucoup d'espèces européennes ait été intensivement étudiée, il existe relativement peu d'informations sur leur mode de fondation. Nous donnons ici (Tableau 1) les données que nous avons trouvées dans la littérature ainsi que des données non publiées.

Dans ce travail, nous avons séparé les espèces en fonction du nombre de reines vivant dans le même nid; les espèces formant des nids monogynes et oligogynes ont été considérées comme monogynes; les espèces formant des nids monogynes et polygynes ont été classées comme polygynes.

Le dimorphisme reine/ouvrière a été estimé pour chaque espèce en mesurant la longueur totale des reines et celle des ouvrières. Les tailles des individus sont celles données par Kutter (1977) sauf pour *Camponotus ligniperda*, *C. herculeanus*, *Formica rufa*, *F. lugubris*, *F. polyctena*, *F. pratensis* et *Cataglyphis cursor* où nous avons utilisé nos propres mesures (Keller et Passera, non publié). Lorsque la taille des ouvrières ou des reines varie, nous avons effectué la moyenne entre les individus de taille minimale et maximale. Le poids du corps gras et le contenu énergétique a été déterminé selon les techniques utilisées dans les travaux de Peakin (1972) et Passera et Keller (1987).

Résultats

Tableau 1: Structure sociale des espèces

espèce	type de fondation	nombre de reines par colonie	
<i>Camponotus ligniperda</i>	I	M, O	Hölldobler 1962
<i>Camponotus herculeanus</i>	I	M, O	Hölldobler 1962
<i>Camponotus truncatus</i>	I	M	Keller non publié
<i>Lasius flavus</i>	I	M	Kutter 1977; Dumpert 1978
<i>Lasius niger</i>	I	M	Kutter 1977; Dumpert 1978
<i>Lasius emarginatus</i>	I	M	Kutter 1977; Dumpert 1978
<i>Lasius alienus</i>	I	M	Kutter 1977; Dumpert 1978
<i>Tetramorium caespitum</i>	I	M	Poldi 1963
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	I	M	Buschinger 1973; Poldi pers. com.
<i>Diplorhoptum fugax</i>	I	O	Buschinger 1974; Poldi pers. com.
<i>Formica gagates</i>	I	P	Hölldobler 1950
<i>Formica fusca</i>	I	O	Kutter 1977; Pamilo et al. 1978, 1979
<i>Formica lemni</i>	I	P	Kutter 1977; Keller non publié
<i>Formica lugubris</i>	D, D(p)	P	Kutter 1977
<i>Formica pratensis</i>	D, D(p)	M, P	Kutter 1977
<i>Formica rufa</i>	D, D(p)	M, P	Kutter 1977
<i>Formica polyctena</i>	D	P	Kutter 1977
<i>Cataglyphis cursor</i>	D	M	Lenoir et al. 1988
<i>Lasius fuliginosus</i>	D(p)	M, O, P	Kutter 1977; Collingwood 1979
<i>Myrmica scabrinodis</i>	I(nc), D	M, P	Elmes pers. com.
<i>Myrmica rugulosa</i>	I(nc), D	M, P	Elmes pers. com.
<i>Iridomyrmex humilis</i>	D	P	Newell et Barber 1913; Keller 1988 Keller et Passera 1988

I: fondation indépendante, I(nc): fondation indépendante mais non cloîtrée, D: fondation dépendante, D(p): fondation de type parasitique, M: espèces monogynes, O: espèces oligogynes et P: espèces polygynes.

Sexués femelles matures

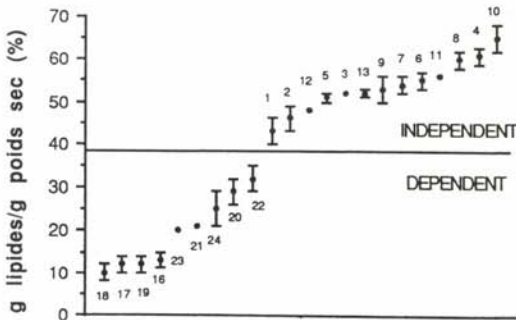


Fig.1: Contenu relatif en lipides des sexués en fonction de leur mode de fondation. Les numéros correspondent aux espèces mentionnées dans la tableau 2. L'écart-type est donné lorsqu'il y a plus de trois valeurs par échantillon.

La fig. 1 montre que les sexués femelles de toutes les espèces pratiquant une fondation indépendante ont un contenu en lipides supérieur à celui des sexués des espèces pratiquant une fondation dépendante. Cette différence se traduit par un contenu relatif en lipides qui est significativement plus grand (Mann-Whitney U; $P < 0.001$) chez les espèces à fondation indépendante ($54 \pm 6\%$; $X \pm SD$; $N=13$) que chez les espèces à fondation dépendante ($19 \pm 8\%$; $N=9$). L'espèce parasite (*Lasius fuliginosus*) a aussi un contenu en lipides très faible (21%), caractéristique d'espèces à fondation dépendante.

Structure sociale et mode de fondation des espèces

Un test de X^2 montre que la structure sociale des espèces (monogynie-polygynie) est significativement liée ($P < 0.001$) à leur mode de fondation (indépendant-dépendant). Parmi les espèces étudiées, 12 sont monogynes ou oligogynes, alors que 10 d'entre elles sont obligatoirement ou facultativement polygynes (voir Tableau 1). 85% des espèces employant une fondation indépendante de type cloîtrée sont monogynes ou oligogynes, alors que seulement 11% des espèces employant une fondation dépendante sont monogynes ou oligogynes.

Dimorphisme reine ouvrière en relation avec le mode de fondation

Afin de démontrer l'existence d'une éventuelle corrélation entre le mode de fondation et l'importance du dimorphisme reine/ouvrière, nous avons comparé les tailles des individus des deux castes. Le rapport, taille des reines/taille des ouvrières, est significativement supérieur chez les espèces à fondation indépendante (table 2).

Tableau 2. Taille des reines et des ouvrières. Les probabilités ont été calculées par un test de Mann-Whitney.

espèces avec		N	reine (mm)	ouvrière (mm)	reine/ouvrière
fondation indépendante					
1	<i>Camponotus ligniperda</i>	10	16.5	9.7	1.7
2	<i>Camponotus herculeaneus</i>	10	15.5	10.0	1.6
3	<i>Camponotus truncatus</i>	3	7.0	4.5	1.6
4	<i>Lasius flavus</i>	10	8.1	2.9	2.8
5	<i>Lasius niger</i>	10	8.5	3.5	2.4
6	<i>Lasius emarginatus</i>	10	8.0	3.2	2.5
7	<i>Lasius alienus</i>	10	7.5	3.0	2.5
8	<i>Tetramorium caespitum</i>	10	7.2	3.5	2.1
9	<i>Aphaenogaster subterranea</i>	10	7.5	4.0	1.9
10	<i>Diploporhoptrum lugax</i>	10	6.0	1.9	3.2
11	<i>Formica gagates</i>	3	10.5	5.7	1.8
12	<i>Formica fusca</i>	4	8.0	6.0	1.3
13	<i>Formica lemani</i>	10	8.0	5.5	1.5
moyenne					2.1 ± 0.6
fondation dépendante					
16	<i>Formica lugubris</i>	10	10.0	6.5	1.5
17	<i>Formica pratensis</i>	10	10.0	6.5	1.5
18	<i>Formica rufa</i>	10	10.0	7.0	1.4
19	<i>Formica polyctena</i>	10	10.0	6.5	1.5
20	<i>Cataglyphis cursor</i>	10	7.5	5.7	1.3
21	<i>Lasius fuliginosus</i>	3	5.9	4.5	1.3
22	<i>Myrmica scabrinodis</i>	10	5.3	4.2	1.3
23	<i>Myrmica rugulosa</i>	3	5.3	3.9	1.4
24	<i>Iridomyrmex humilis</i>	10	4.7	2.3	2.0
moyenne					1.5 ± 0.2

Discussion

Nos résultats montrent que le dimorphisme reine/ouvrière ainsi que la physiologie des reines sont fortement influencés par le mode de fondation. Les sexués fondant d'une manière indépendante ont un contenu relatif en lipides beaucoup plus élevé. Ces réserves de lipides constituent la source d'énergie nécessaire à l'élevage du couvain et aux besoins énergétiques de la reine durant la période de fondation cloîtrée.

Un autre résultat intéressant de ce travail est la mise en évidence du lien entre le polymorphisme reine/ouvrière et le mode de fondation. Il est vraisemblable que la taille supérieure (en comparaison de celle des ouvrières) des reines utilisant une fondation indépendante leur permet d'accumuler plus d'énergie proportionnellement aux besoins énergétiques du couvain. Il apparaît, ainsi, que la fondation indépendante n'induit pas uniquement dans la production de reines avec un contenu énergétique spécifique supérieur, mais qu'elle entraîne aussi la production de reines de taille supérieure. L'investissement en énergie par reine est ainsi plus coûteux pour les colonies d'espèces à fondation indépendante.

Remerciements

Nous aimerions remercier les Drs J. J. Boomsma, A. Buschinger, L. Plateaux et E. Vargo pour leurs commentaires sur ce manuscrit. Nous sommes aussi reconnaissant envers les Drs. D. Agosti et H. Cagniant pour leur aide dans la détermination de plusieurs espèces. Cette étude a été rendue possible grâce à l'aide de deux bourses, l'une de l'Université de Lausanne et l'autre de la Société Vaudoise d'Entomologie.

Références

- Buschinger, A., 1973.- Transport und Ansetzen von Larven an Beutestücke bei der Ameise Aphaenogaster subterranea (Latr.), (Hymenoptera: Formicidae). Zool. Anz., 190, 63-66.
- Buschinger, A., 1974.- Monogynie und Polygynie im Insektensozialitäten. In: Sozialpolymorphismus bei Insekten. Schmidt G. H., (Hrsg) Wissenschaftliche Verlags. Stuttgart, 862-867.
- Collingwood, C. A., 1979.- The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavia, vol. 8, Scandinavian Science Press, Klampenborg, Denmark, 174 pp.
- Dumpert, K., 1978.- Das Sozialleben der Ameisen. Verlag Paul Parey- Berlin-Hamburg, 1-253.
- Hölldobler, B., 1962.- Zur Frage der Oligogynie bei Camponotus ligniperda Latr. und Camponotus herculeanus L. (Hymenoptera: Formicidae). Z. Angew. Entomol., 49, 337-352.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O., 1977.- The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften, 64, 8-15.
- Hölldobler, K., 1950. Neue Beobachtung über die Koloniengründung des Ameisen und Stellungnahme zum Eidmanschen Schema. Zeitr. f. angew. Entomologie, 32, 279-284
- Keller, L., 1988.- Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr)(Hymenoptera: Formicidae): an experimental

- study. Anim. Behav., 36, 59-165.
- Keller, L. and Passera, L., 1988.- Energy investment in gynes of the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). Int. J. Inv. Repr. Dev., 13, 31-38.
- Keller L. and Passera L., in press. - Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr). Anim. Behav.
- Keller, L., Passera, L. and Suzzoni, J. P., in press.- Queen execution in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr). Physiol. Entomol.
- Kutter, H., 1977.- Formicidae-Hymenoptera. Insecta Helvetica. S. E. G., Zürich., 6, 1-298.
- Lenoir, A., Querard, L., Pondicq, N. and Berton, F. 1988.- Reproduction and dissemination of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Psyche, in press.
- Newell, W. and Barber, T. C., 1913.- The Argentine ant. U. S. Dep. of Agriculture. Bureau of Entomology, Bull., 122, 1-98.
- Oster, G. and Wilson, E. O., 1978.- Caste ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton, N. J., 352 pp.
- Pamilo, P., Rosengren, R., Vepsäläinen, K., Varvia-Aho, S. and Pisarski, B., 1978.- Population genetics of Formica ants. I Patterns of enzyme gene variation., Hereditas., 89, 233-248.
- Pamilo, P., Vepsäläinen, K., Rosengren, R., Varvio-Aho, S. and Pisarski, B., 1979.- Population genetics of Formica ants II - Genetic differentiation between species. Ann. Ent. Fenn., 45, 65-76.
- Passera, L. and Keller, L., 1987. Energy investment during the differentiation of sexuals in the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr). Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 60, 249-260.
- Passera, L., Keller, L. and Suzzoni, J. P., 1988.- Control of brood male differentiation in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr). Insectes Soc., 35, 19-33.
- Peakin, G. J., 1972.- Aspects of productivity in Tetramorium caespitum L. Ekol. Polska, 20, 55-63.
- Poldi, B., 1963.- Studi sulla fondazione dei nidi nei Formicidi. I - Tetramorium caespitum L. Atti IV Congresso U.I.E.I.S., Pavia.
- Wilson, E. O., 1971.- The Insect Societies. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press. 548 pp.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:69-73 (1989)

ENERGY TURNOVER IN A POPULATION OF THE ANT *Lasius flavus* F.

P.J. WRIGHT

Department of Biology, Univ. of Keele, Keele, Staffordshire, ST5 5BG,
England

RESUME : Circulation de l'énergie dans une population de la fourmi *Lasius flavus* F.

Afin d'illustrer l'importance de *Lasius flavus*, on a fait des estimations sur la circulation de l'énergie dans une population moyenne, dans un écosystème représentatif d'un terrain calcaire.

La densité des colonies a été enregistrée sur des territoires variés. Dans les échantillons de colonies, les populations d'ouvrières ont été estimées par le procédé de marquage et recapture. On a calculé la production de sexués de ces colonies en se basant sur des captures répétées des adultes. Le poids des fourmis sèches et la quantité d'énergie contenue dans les castes ont été calculés.

Si l'on suppose que le renouvellement annuel des ouvrières est de 1, la production annuelle d'une colonie moyenne est estimée à $138 \text{ KJ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ou $27 \text{ KJ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

Des estimations de l'assimilation de l'énergie ont été faites en appliquant des équations qui tiennent compte de la production et de la respiration annuelles. La respiration et la production annuelles (assimilation) ont été estimées à $91 \text{ KJ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, après calcul à partir d'une nouvelle équation.

Si le rendement de l'assimilation se situe entre 0,5 et 0,7, la circulation de l'énergie d'une population de *L. flavus* se situe alors entre 1 et 1,4% de la production primaire d'un terrain calcaire à la surface du sol.

Ceci représente un chiffre considérable pour une espèce particulière et indique l'importance de *L. flavus* dans l'écosystème du terrain calcaire. Les calculs et les hypothèses, que l'on a également faits, indiquent la nécessité de connaissances fondamentales plus complètes sur l'énergétique des fourmis.

Mots-clés : *Lasius flavus*, terrain calcaire, circulation de l'énergie.

SUMMARY

Energy turnover in a population of the ant *Lasius flavus* F.

The worker population and sexual production of a sample of colonies of the ant *Lasius flavus* have been measured. By making a variety of assumptions about the energetics of this species and using predictive equations, an estimate has been made of the annual energy turnover of *L. flavus* on chalk grassland. This estimate is equivalent to 1 to 1.4% of above ground primary production of chalk grassland.

Keywords: *Lasius flavus*, chalk grassland, energy turnover.

INTRODUCTION

Lasius flavus F., a common European ant, is often found in dense populations on chalk grassland. It appears to have a great influence on the ecosystem in which it lives (King 1977), a characteristic it shares with many other social insects. There are, though, few figures on the relative importance of social insects, in energetics terms, which can be used to support this idea.

This paper aims to make such an estimate for a typical population of *L. flavus* on chalk grassland in the south of England, thereby illustrating its importance in its ecosystem. Some of the difficulties in reaching such an estimate will also be pointed out.

MATERIALS AND METHODS

In 20 sample quadrats, each 20 x 20 metres square, the number of occupied soil mounds, each corresponding to one ant colony, were counted. The quadrats came from areas of varying environment and management, at four locations, Old Winchester Hill, Martin Down and Saint Catherines' Hill in Hampshire and Aston Rowant in Oxfordshire.

For a sample of colonies (35), the size of the worker populations were estimated using mark-release-recapture, with phosphorus 32 as the marker (Wright 1987). From the same colonies the numbers of sexuals (males and gynes) produced over 2 years was found by repeated capture. The energy contents of dried samples of workers, males and gynes (7 days at 105°C) were measured by bomb calorimetry.

RESULTS

The mean number of colonies in a 20 x 20 metre quadrat was 78. The estimated mean colony size was 14,000 worker ants. The mean number of sexuals produced per colony per year was 899 +/- 652 males and 141 +/- 114 gynes.

The mean dry weights of an individual of each of the castes were measured to be:-

Gynes	9.29 mg
Males	0.33 mg
Workers	0.32 mg

In Table 1, below, the dry weight of the total population of each caste for the mean colony, the energy contents, as estimated by the bomb calorimetry, of 1 gram of each caste, and then the calculated mean energy content of each caste in the mean colony are given.

Caste	Dry wt (g)	Energy content KJg ⁻¹	Total energy content KJ
Gynes (141)	1.305	32.1	41.9
Males (899)	0.297	23.1	6.8
Workers (14,000)	4.480	20.2	90.1
			total 138.8

Table 1. Summary of the energy content of a colony.

Tableau 1. Résumé de la masse d'énergie contenue dans un colonie.

DISCUSSION

In order to estimate the annual energy turnover in the average colony a number of calculations and assumptions have to be made.

Firstly, if an annual worker turnover rate of 1 is assumed, (this being well within the range noted for other species, although data is scarce, Petal 1978), then the average colony produces 14,000 workers, 141 gynes and 899 males, a total annual estimated production (P) of 138.8 KJ. This estimate only takes account of the large factors contributing to production and ignores several minor ones such as the pupal cocoons. It was felt however that these were insignificant compared to those for which estimates have been made.

As there was a mean of 78 colonies per quadrat of 400 m² then this level of colony production was equivalent to 27.1 KJ m⁻² yr⁻¹.

No measurements were made on the respiration of the ants and therefore this was estimated using predictive equations. McNiell and Lawton (1970) were the first to relate the annual production of an animal to its respiration. They collated data from a wide range of species and used it to produce several equations relating annual production and respiration. Their equation for long lived poikilotherms is given (1). Subsequently Jensen (1978) analysed the known data on production and respiration for species of ant and concluded that this equation fitted well.

Humphries (1979) extended this work with a far ranging review of the animal kingdom. He produced an equation, (2), which related production and respiration for social insects, although they were included in with fish. His data on ants was limited to 4 estimates for *Pogonomyrmex occidentalis* Cresson and 1 for *Lasius alienus* Foerst.

Finally I have taken the figures used by Jensen (1978), included some more recent ones and recalculated an equation for this data (3).

The three equations run as follows;

- 1) $\log R = 1.073 \log P + 0.376$
 R and P measured in Kcal m⁻² yr⁻¹
 As P = 27.1 KJ m⁻² yr⁻¹ = 6.5 Kcal m⁻² yr⁻¹
 R = 75.6 KJ m⁻² yr⁻¹
- 2) $\log R = 0.839 \log P + 1.504$
 R and P measured in cal m⁻² yr⁻¹
 As P = 27.1 KJ m⁻² yr⁻¹ = 6,470 cal m⁻² yr⁻¹
 R = 210.5 KJ m⁻² yr⁻¹
- 3) $\log R = 0.827 \log P + 1.140$
 R and P measured in Joules m⁻² yr⁻¹
 As P = 27.1 KJ m⁻² yr⁻¹ = 27,100 J m⁻² yr⁻¹
 R = 64.2 KJ m⁻² yr⁻¹

Thus three different figures are generated for R. The results of equations 1 and 3 are quite close but that of equation 2 gives a much larger figure. Bearing in mind that equation three is based on data from ant species only it is perhaps the most reliable one in this case. The use of Humphreys predictive equation for social insects and fish could be inaccurate for ant species alone.

Using the results of equation 3, annual assimilation (A) being the sum of R and P = 91.3 KJ m⁻² yr⁻¹. This gives a production efficiency of 29.7%.

Assimilation efficiency for this species is also unknown, but if it assumed to be about 0.5, then consumption = 182.6 KJ m⁻² yr⁻¹. If it is assumed to be 0.7 then it is 130.4 KJ m⁻² yr⁻¹.

Williamson (1976) estimated the above ground primary production of a typical chalk grassland at 13,317 KJ m⁻² yr⁻¹. Thus the ant energy flow could very easily be between 1 and 1.4% of the energy coming into the ecosystem.

This can be considered a high figure for an individual species, particularly if it is considered how little of the primary production of an ecosystem is usually passed on to each successive trophic level (10 to 20%, Odum 1971). In other ant species for which such calculations have been done figures of a similar order have been obtained. The energy consumption of a population of *Lasius alienus* was estimated at 272 KJ m⁻² yr⁻¹ (Nielsen 1972), and of *Formica polyctena* Foerst 339 KJ (Horstman 1974). It indicates the important part that *L. flavus* must play in this ecosystem and is more evidence of the important energetic as well as ecological role that ants have in ecosystems.

The calculations and assumptions made above could all be improved by more and better data for a wide variety of ant species. More basic work needs to be done before such assumptions can be considered reliable enough.

Acknowledgements: I would like to thank Mme. A. Mangeant for assistance with the French translation and The Natural Environment Research Council who partly funded some of this work with a research studentship.

REFERENCES

- HORSTMANN K., 1974- Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerst). In Eichenwald. III. Jahresbilanz. *Oecologia* 15, 187-204.
- HUMPHREYS W.F., 1979- Production and respiration in animal populations. *Journal of Animal Ecology* 48, 427-453.
- JENSEN T.F., 1978- Annual production and respiration in ant populations. *Oikos* 31, 207-213.
- MCNIELL S. and LAWTON J.H., 1970- Annual production and respiration in animal populations. *Nature* 225, 472-474.
- ODUM E.P., 1971- Fundamentals of ecology. *Saunders College Publishing*, Philadelphia.
- PETAL J., 1978- The role of ants in ecosystems. In, Production ecology of social insects. 293-325 Ed. BRIAN M.V., *Cambridge University Press*.
- NIELSEN M.G., 1972- An attempt to measure energy flow through a population of workers of *Lasius alienus* (Foerst) (Hymenoptera: Formicidae). *Natura Jutlandica* 16, 99-107.
- WILLIAMSON P., 1976- Above ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *Journal of Ecology* 64, 1059-1075.
- WRIGHT P.J., 1987- Radioactive isotope mark-recapture of *Lasius flavus* F. populations. Chemistry and Biology of Social Insects. Ed. Eder J. and Rumbold H., V.J. *Perpenny*, Munich.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:75-82 (1989)

LA FONDATION DU NID CHEZ *Leptothorax angustulus* Nyl.
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

B. POLDI

Viale Leopardi 2, 4600 Mantova, Italia

RESUME

Dans le Parc Naturel de la Maremma (Toscane - Italie) *Leptothorax angustulus* (Nyl.) fait son vol nuptial dans la seconde moitié de juillet. Les femelles -attrappées à la lampe- ont été placées dans des cellules soit en bois contreplaqué, soit en plâtre, soit en verre. La majeure partie a abouti à la fondation du nid sans autre ressource que de l'eau fournie par imbibition. Le nombre des premières ouvrières écloses dans les 70 jours suivant le vol a été variable: de 4 à 0 (variabilité dans le nombre de nymphes pas encore écloses: de 0 à 5). Une taille presque normale a été atteinte par les ouvrières de la 2^e génération. MOTS CLES: Hymenoptera, Formicidae, *Leptothorax*, fondat. du nid

SUMMARY : NEST FOUNDATION IN LEPTOTH.

ANGUSTULUS (Nyl.) Hym. Formicidae

In the Natural Park of the Maremma (Tuscany -Italy) *Lept. angustulus* ants start their nuptial flights in the second half of July (late afternoon). 45 females were captured by means of a trap-light and were placed in little cells made of plywood, or chalk, or glass: the best issue was obtained by mahogany. The greater part was able to found the nest with no food resource: only water is given to them. The number of the little workers - which disclosed within seventy days after nuptial flight - was variable, according to the nests: from 4 to 0 (with varying number of pupae not yet disclosed, from 0 to 5). Also three males in the first generations appeared in three nests.

About normal size was reached by the second generation workers. One year after the appearance of the first larva the maximum population obtained in a nest (LV.n.1), was of 82 workers, 4 pupae, 78 larvae, 8 eggs.

KEY W.: Hymenoptera, Formicidae, *Leptothorax*, nest foundation

AVANT-PROPOS

Différemment de ce qui se passe chez d'autres genres (voir *Lasius*, *Pheidole*, *Tetramorium* etc.), on peut bien rarement dans la nature recueillir plusieurs femelles de *Leptothorax* à l'occasion des vols nuptiaux (voir PLATEAUX 1970, et

aussi ESPADALER. PLATEAUX, CASEWITZ-WEULHERSSE 1984).

Ayant eu cette chance pendant les séjours dans le Parc Naturel de l'Uccellina (Toscane, province de Grosseto), on donne ici les premiers résultats des observations sur la fondation du nid en clôture totale, par des femelles de *Leptothorax angustulus* Nyl. (déterminé selon EMERY 1916).

METHODES

a) La récolte des femelles

La saison des vols nuptiaux - au moins pour l'Italie centrale - semble bornée à la deuxième moitié de juillet (du 18 au 24). C'est en cette époque là qu'on peut observer, au même endroit (mais seulement pendant deux ou trois soirées) l'apparition des femelles.

Pour ce qui concerne cette espèce, le vol doit se passer tard dans l'après-midi: on a observé des femelles ailées se posant vers 18 heures (solaires).

La presque totalité des femelles a été capturée entre 20-22 heures solaires, sur des pièges (et aux alentours) représentés par des lampes électriques.

b) Les nids d'élevage

Pour EMERY (1916), BERNARD (1968), DU MERLE (1978), l'espèce demeure dans les branches, sous les écorces (SCHEMBRI et COLLINGWOOD 1981). BARONI URBANI (1971) lui attribue des mœurs terricoles. BERNARD cite des nids dans les fentes des pierres. ESPADALER et NIEVES ont observé des nids dans les galles abandonnées des *Cynipides*. C'est pourquoi on a essayé les différentes possibilités en employant:

- 1) différents nids en bois contreplaqué: épaisseur 4 ou 3 mm., diamètre de chaque cellule d'élevage: 1 cm.
 - 2) nids en plâtre selon JANET (voir POLDI 1973)
 - 3) nids en verre proposés par CHAUVIN (1947), et largement employés par PLATEAUX (1970, etc) avec tant de succès.
- Il faut dire que les résultats n'ont pas été les mêmes. Ce sont les nids en bois d'acajous (épaisseur 4 mm.) qui ont donné les résultats les meilleurs; au contraire, il y a risque d'échec par l'emploi du bois de peuplier (aussi mise en pièces de la première ♀). L'élevage dans le plâtre a eu la plus grande mortalité: sur 6 ♀♀, 3 seulement ont abouti à la fondation du nid: les autres sont décédées. Dans les tubes de verre les femelles ont démontré leur hygrophilie négative en se plaçant, tout de suite après leur introduction, à l'opposé de l'abreuvoir. Seulement quelques jours après elles ont remonté jusqu'à 3 cm. du réservoir de l'eau (dans la partie du tube à l'abri de la lumière).

c) Les modalités de contrôle

Dans la première série d'observations (1987) - afin d'éviter, autant que possible, trop de troubles aux femelles, l'examen des couvains (à l'aide d'un microscope binoculaire dont l'échelle micrométrique donnait: 1 cm = 160 divisions) a été fait tous les deux (ou trois) jours, le soir (entre 20 et 22 heures solaires).

Dans la seconde série (1988) les contrôles ont été faits chaque soir, à la même heure.

A cause de la fragilité des oeufs, de la petitesse des composants du couvain, du réflexe de fuite des QQ (dont le comportement est différent de celui des *Tetramorium*, *Lasius* etc.) on a dû renoncer à l'enlèvement du couvain selon la méthode employée par POLDI (1963). Cette situation a entraîné le comptage direct dans chaque cellule, avec le risque de ne pas noter la présence de quelque unité, cachée au-dessous de la femelle, ou d'autres composants du couvain. Deux des remèdes essayés: essai d'identification des composants du couvain par l'évaluation du degré de développement (voir après) et (1988) déplacement de la femelle sollicitée par la fourniture d'eau.

d) Les relevés

Depuis longtemps (voir POLDI 1963 p.142) la simple partition du couvain en: "oeufs, larves, nymphes, ouvrières" ne s'est pas montrée satisfaisante. On a essayé d'obtenir une meilleure précision, en adoptant une partition basée sur les mesures au binoculaire des larves - et aussi des oeufs jugés intéressants - et sur l'évaluation morphologique et chromatique pour les autres stades (Tableau A).

symbole	stade	mesures en mm.	instar
o	oeuf normal	0.45 - 0.58	normal egg
o	.. petit	0.26 - 0.32	little ..
a	larve nouveau-née	0.45 - 0.60	new born larva
b	.. petite	0.61 - 0.70	small ..
c	.. moyenne-petite	0.71 - 0.85	.. to middle s.
d	.. moyenne	0.86 - 1.10	middle size
e	.. moyenne-grande	1.11 - 1.40	.. to large s.
f	.. grande	1.41 - 1.60	full grown l.
g	pré-éopupa		pre-prepupa
h	éopupa (prénympe)		pre-pupa
i	nympe blanche		white pupa
l	.. colorée		coloured pupa
U	ouvrière		worker

TABLEAU A = catégories adoptées (pour les larves: "hauteur")
TABLE A = adopted categories (for larvae: "highness")

Quoique la mesure la plus exacte soit la "base line" (WHEELER et WHEELER 1960), on a été obligé en ce cas là d'évaluer la "hauteur" de la larve (POLDI 1965).

Il faut souligner tout de suite qu'à cette partition on doit donner la signification d'un essai de recherche de précision, bien sûr à perfectionner. Il n'est pas possible donc - à présent - d'y chercher une liaison entre les catégories "a - f" et les stades larvaires (matière qui

exigera un travail différent (DARTIGUES et PASSERA 1979).

RESULTATS

e) Comportement des femelles après le vol nuptial

Différemment de ce qu'on peut aisément constater chez plusieurs espèces de Fourmis, les femelles d'angustulus ne semblent pas se préoccuper de s'arracher les ailes.

Même plus d'une année après la fondation du nid on peut voir des femelles présentant des ailes, ou bien des morceaux d'ailes, attachés au mésonotum et au métanotum.

Au moment de la récolte, après le vol nuptial, les femelles ne montrent pas d'agressivité : on peut en placer plusieurs dans une même boîte, sans qu'il y ait de combat. Dans ces conditions, une vingtaine de femelles sont restées tranquilles pendant plus d'une semaine (mais sans ponte: effet de groupe négatif? ambiance défavorable?)

f) La période de latence

Chez angustulus l'écart entre récolte et ponte est de quelques jours: normalement 5 -7, mais variable entre 4 et 10 jours. Les femelles restent calmes: on n'a jamais vu le placement de débris sous le verre de couverture (ce qui se passe chez les espèces terricoles).

g) La période des oeufs

Dans toute la période des observations, on n'a jamais vu une femelle pondre: deux fois seulement on a vu des femelles en position "obstétrique", mais, troublées par la lumière, elles ont repris leur position normale, et rien ne s'est passé. Le premier oeuf est de règle grand: jusqu'à mm. 0.58. Le second peut suivre une journée après.

Parmi les premiers oeufs (mais pas seulement à ce moment-là) on peut parfois reconnaître des éléments bien petits (environ 0.30 mm.), qui ne restent pas longtemps dans le couvain. Il semble naturel de les supposer oeufs d'alimentation: leur chorion étant très mince, leur manipulation est fort difficile.

La ponte est apparemment très restreinte: à la parution de la première larve, on voit de 3 à 7 oeufs dans le nid.

h) La période des larves

A cause du petit nombre des oeufs, on a très peu de larves: de 3 à 5 unités (rarement davantage). La femelle se montre très active envers le couvain: beaucoup de léchages, de déplacement à l'abri de la lumière, d'éloignement lorsqu'on donne de l'eau, de protection au dessous de son corps (ce qui ne favorise pas l'observateur). A cette période là (si on a de la chance), on peut voir -au mieux dans les nids de verre - quelque larve dévorant un oeuf. Il a été intéressant d'observer une petite larve nouvelle née qui avait déjà à demi mangé un des petits oeufs dont on a fait mention précédemment.

On peut penser que les femelles jouent un rôle régulateur dans l'utilisation des oeufs - du moins à un certain

niveau- grace soit à l'action directe, par l'éloignement des oeufs, soit indirecte, par manque temporaire de la ponte. On expliquerait ainsi l'allongement de la période d'accroissement de certaines larves, en particulier avant l'éclosion des premières ouvrières.

Lept. angustulus - nid PL.88.D - 22/7/1988					
26/7	o				
30	o o				
31	o o o				
3/8	a o o				
7	b o o o o o				
8	b o o o o				
9	c o o				
11	d o o o o o				
13	e a o o				
14	e b o o				
15	f c o o o				
17	g d o o o				
18	h d o o o o				
19	h e o o o				
22	i f a a o o o				
24	i f b b o o				
27	i f e e o o				
29	i h e e o				
31	i i e e o o				
3/9	i i e e a o				
4	i i f e b o				
7	i i h f b o				
11	i i h f c o				

Légende: comme dans le Tableau A: as in Table A
 TABLEAU B: reconstitution de l'évolution du couvain d'un nid en tube de verre, jusqu'à la première Q.
 TABLE B: reconstitution of a breed growth in a glass tube nest until the first worker's appearance

1) la période des nymphes

Une fois accomplie sa croissance, la larve grande va se transformer en prénymphe: dans ce passage elle semble plus exposée à l'appétit de la femelle. On pourrait se demander si le manque de réponse aux éventuelles sollicitations de la femelle -voir LE MASNE 1953- peut avoir un effet de déclanchement, ou s'il y a des possibles exigences d'ordre hormonale (POLDI 1963), ou bien si on peut y voir un reste de "LHF" (voir MASUKO 1986). Ces épisodes d'éopupiphagie -qui ne constituent pas une règle absolue- semblent favorisés soit par l'abondance du couvain, soit par un excès de délai dans les fournitures d'eau: dans les nids soignés aussi deux fois par jour, et dont les éléments en évo-

lution n'étaient que 3 ou 4, on n'a presque pas observé ce comportement (Tab. B) de même que dans les nids en plâtre.

Les nymphes vont montrer une pigmentation qui augmente avec le temps: les yeux les premiers deviennent noisette et ensuite noirs, la couleur de la tête et du gastre va changer vers le jaune, puis le jaune brun, les pattes s'obscurcissent, le corps vire vers le brun (mais le thorax reste bien plus clair).

l) la période des premières ouvrières

A la mue, la couleur des ouvrières est caractérisée par le thorax jaune sombre, qui ira s'obscurcissant dans les jours suivants. Le premier jour, l'ouvrière reste à l'abri de la femelle, montrant une activité très ralentie.

Dans les jours suivants, l'ouvrière acquiert sûreté dans le ménage du nid, et cherche à sortir, en quête de nourriture: sont bien agréés miel, jaune d'oeuf, drosophiles et tout petit insecte. A ce point, l'ouvrière peut se substituer à la femelle dans tous les soins parentaux.

Elle peut donc s'approvisionner à l'extérieur avant l'hiver, comme *unifasciatus*, *tuberum*, *rabaudi* (PLATEAUX in litteris). La vie de ces premières ouvrières se prolonge bien au delà de l'hivernage: aussi jusqu'à un an.

C'est très intéressant de voir la dominance exercée par ces petites fourmis à l'égard des plus grandes soeurs de deuxième et troisième génération, et leur plus grande décision dans les relations hostiles contre les nids voisins.

m) Nid à deux femelles

On a déjà vu chez les femelles le manque d'agressivité - au moins après le vol. A titre indicatif on a placé pour la fondation deux femelles dans la même cellule (LVn.4). Une d'elles est décédée trois mois après (le 19/10), quarante jours après l'éclosion de la première ouvrière: son corps ne montrait aucune trace de violence.

Par l'examen des données, on est conduit à conclure qu'il n'y a pas eu dans cet essai sensible augmentation de nombre dans le couvain.

A présent, on juge prématurée toute conclusion dans le sens d'une monogynie fonctionnelle, sensu BARONI URBANI 1968 pourvu que, dans les mêmes récoltes, il y ait eu des femelles qui selon les protocoles semblaient avoir pondu quelques oeufs seulement (mais ne sont pas mortes si vite).

n) Apparition des mâles

A signaler encore que le troisième oeuf paru dans le nid aux deux femelles a donné naissance à un mâle, tandis qu'un autre est né bien après la mort de la deuxième femelle. Mais aussi chez deux autres nids il y a eu l'éclosion de mâles dans les premières générations.

nid 1988	délay	oeuf	larve	prénym.	nympe	total
D.X n.1	4	10	12	3	18	47
n.3	5	8	14	5	18	50
n.4	6	11	8	6	18	49
LD.XI n.1	5	10	7	7	16	45
n.2	5	10	7	6	15	43
LD.XII n.1	6	8	12	5	17	48
PLAT. P	6	8	7	4	(21)	46
D	6	8	12	5	18	49

TABLEAU C - Durée (jours) des stades pour la 1^{re} ouvrière
TABLE C - Instars time (days) for the first worker

CONCLUSIONS

- 1). Sept femelles -qui n'avaient pas été fécondées- n'ont pondu que des oeufs qui n'ont pas donné de larves.
- 2). Nids en plâtre: 3 femelles sont mortes par l'excès d'eau dans les cellules: 3 autres ont abouti à la fondation
- 3). Nids en bois de peuplier: 8 femelles ont fondé leur nid, tandis que pour 6 autres (autre nid multiple, bois de 3 mm.), après la mise en pieces des 2 premières ouvrières par ses propres femelles, on a jugé nécessaire de donner un petit peu de miel (le bout d'une aiguille): huit jours après, tous ces 6 nids avaient une ouvrière active.
- 4). Nids en bois d'acajou: les 14 femelles ont toutes abouti à la fondation du nid facilement.
- 5). Nids en verre: les 3 femelles ont fondé leur nids.

En conditions adéquates, les femelles de Lept. angustulus (Nyl.) peuvent donc fonder leur nid en parfaite clôture, sans autre ressource que de l'eau.

REFERENCES

- BARONI URBANI C., 1968. - Domination et monogynie fonctionnelle dans une société digynique de Myrmecina graminicola (Latr.). Ins.Soc., 15, 407-411
- BARONI URBANI C., 1971. - Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. Mem.soc.ent ital., 50, 1-289
- BERNARD F., 1968. - Les Fourmis de l'Europe occidentale et septentrionale. Masson ed. Paris 1-411
- CHAUVIN R., 1947. - Sur l'élevage de Leptothorax nylanderii (Hymenoptera Formicidae) et sur l'essaimage in vitro Bull.soc.zool.fr. 72, 151-157
- DARTIGUES D. PASSERA L., 1979. - Polymorphisme larvaire et chronologie de l'apparition des castes femelles chez Camponotus aethiops Latr. (Hym. Formicidae) Bull.soc.zool.fr. 104, 197-207
- DU MERLE P. 1978. - Les peuplements de Fourmis et les peuplements d'Acridiens du Mont Ventoux. II: Les peuplements de Fourmis. La terre et la vie, S.1 161-218
- EMERY C. 1916. - Fauna entomologica italiana. I^{er} Hymeno-

- ptera Formicidae. Bol.soc.ent.it. 47, 78-275.
- ESPADALER X. NIEVES J.L. 1983. - Hormigas (Hym.Formicidae) pobladores de agallas abandonadas de Cinipidos (Hym.Cynipidae) sobre "Quercus" sp. en la península ibérica. Bol.de la Estacion central de Ecologia v.12 n.23, 89-93.
- ESPADALER X. PLATEAUX L. CASEWITZ-WEULHERSSE J. 1984. - Leptothorax melas n. sp. de Corse: notes écologiques et biologiques (Hym.Formicidae) Rev.fr.entom. (N.S.) 6, 123-132.
- LE MASNE G. 1953. - Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. Ann.sc.nat. zool.et biol.anim. 11 s. 15, 1-56.
- MASUKO K. 1986. - Larval hemolymph feeding: a nondestructive parental cannibalism in the primitive ant Amblyopone silvestrii Wheeler. (Hymen.Formicidae). Behav.ecol.sociobiol. 19, 249-255.
- PASSERA L. 1980. - La ponte des oeufs préorientés chez la fourmie Pheidole pallidula Nyl. (Hym.Formicidae) Ins.Soc. 27, 79-95.
- PLATEAUX L. 1970. - Sur le polymorphisme social de la Fourmi Leptothorax nylanderi (Foerster). I: Morphologie et biologie comparées des castes. Ann.sc.nat. zool.et biol.anim. 12, 373-478.
- PLATEAUX L. 1978. - Essaimage de quelques fourmis Leptothorax. Ann.sc.nat. (zool.) 20, 129-164.
- PLATEAUX L. 1984. - L'isolement reproductif chez les fourmis Leptothorax (Hymenoptera Myrmicidae) Rev.Fac.sc.Tunis 3, 215-234.
- PLATEAUX L. 1987. - Reproductive isolation in Ants of the genus Leptothorax subgenus Myrafant. Eder/ Rembold Chemistry and Biology of Social Insects. Verlag J.Peperny, Munchen. 33-34.
- POLDI B. 1963. - Studi sulla fondazione dei nidi nei Formicidi. I: Tetramorium caespitum (L.) Atti IV Congresso UIEIS. Symp.Gen.et Biol.it. 12, 131-199.
- POLDI B. 1965. - Etudes sur la fondation des nids chez les Fourmis. III: Elevage artificiel d'une larve de Tetramorium caespitum (L.). Compt.rendus du V Congrès de l'UIEIS, Toulouse Imprim.Privat 323-329.
- POLDI B. 1973. - Colony-founding among Tetramorium (Hym. Formicidae). IV: Remarks on allometrosic behaviour in haplometrosic females. Proc.VII Congr. IUSSI London 318-322.
- SCHEMBRI S.P. COLLINGWOOD C.A. 1981. - A revision of Myrmecofauna of the maltese islands. (Hym.Formicidae) Ann. mus.civ.st.nat. Genova 83, 417-442.
- WHEELER G.C. WHEELER J. 1960. - The ant larvae of the Subfamily Myrmicinae. Ann.ent.soc. of America 63, 98-110.
- WILSON E.O. 1971. - The Insect Societies. Belknap Press Harvard. Univ. Press Cambridge (Mass.) X + 548.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:83-92 (1989)

ORGANISATION SOCIALE ET STRUCTURATION SPATIALE AUTOUR DU
COUVAIN CHEZ *Pachycondyla apicalis* (FORMICIDAE, PONERINAE)

D. FRESNEAU & B. CORBARA & J.P. LACHAUD

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, U.R.A. 667, Univ. Paris XIII,
93430 Villetaneuse, France

Résumé : L'organisation sociale et spatiale d'une colonie de *Pachycondyla apicalis* élevée dans un nid artificiel comprenant des loges disposées linéairement, a été étudiée intensivement par photographie sur plus de huit jours. Tous les individus étant marqués, nous avons relevé, sur chaque cliché, leur comportement et leur localisation. Nous avons pu alors regrouper les fourmis en sous-castes comportementales qui définissent l'organisation sociale typique de l'espèce. L'examen des localisations de chacun de ces groupes spécialisés révèle une corrélation nette entre les fonctions réalisées et les déplacements dans le nid. Les probabilités de rencontres interindividuelles ne sont donc pas équivalentes entre les membres des différents groupes spécialisés. L'analyse en termes de localisations relatives (distances) par rapport à des sources stimulantes comme les oeufs, les larves et les cocons confirme le rôle structurant du couvain sur l'organisation spatiale de la société. Il ressort de cette analyse qu'il sera possible dans l'avenir d'utiliser des données spatiales comme méthode rapide permettant de déterminer le statut social de chaque individu. En analyse d'image, la détermination des localisations de chaque fourmi pourrait être établie beaucoup plus facilement que l'identification de leurs items comportementaux.

Mots-clés : organisation sociale, utilisation de l'espace spatiale, distribution du couvain, *Pachycondyla*, Formicidae.

Summary : Social organization and spatial structure relative to the brood localization in *Pachycondyla apicalis* (Formicidae, Ponerinae).

The social and spatial organization of a *Pachycondyla apicalis* colony reared in an artificial nest with linearly arranged chambers was investigated during a period of eight days. An automatic photographic technique was used for instantaneous sampling of behaviour at regular intervals. All of the ants were labelled and we noted their behaviour and localization within the nest. This allowed us to establish each individual's behavioural profile. We then pooled the ants into behavioural subcastes which define the species specific social organization. Analysis of the spatial distribution of each of these specialized groups shows a strong correlation between the tasks performed and the localization in the nest. Thus, the probabilities of meeting between the individuals of different specialized groups are

not equivalent. The relative localization of individuals in relation to sources of cues such as eggs, larvae and cocoons, confirms the structuring influence of the brood on the spatial organization of the colony. In the future, the spacial data might thus be used as an indirect fast method for determining the individual's social status. The determination of localization can be established much more easily by means of automatized image analysis than the behavioural patterns.

Key-words : social organization, use of space, brood distribution, *Pachycondyla*, Formicidae.

INTRODUCTION

De nombreuses espèces de fourmis, notamment dans les sous-familles considérées comme supérieures, sont connues pour édifier des nids très fortement structurés. La stratification des individus dans leur nid a été étudiée avec précision à plusieurs reprises, le plus souvent chez les fourmis rousses (Bier, 1958; Dobrzanska, 1959; Ceusters et coll., 1981; Billen, 1981). Il ressort de ces travaux qu'il existe une corrélation très nette entre l'état physiologique, la fonction sociale et la stratification des ouvrières dans le nid selon un gradient de températures. Nous nous sommes demandés s'il en allait de même dans les sociétés de Ponerinae où le faible effectif des colonies est souvent associé à des nids apparemment peu structurés.

Une première approche de l'organisation spatiale dans deux sociétés d'*Ectatomma ruidum* (Corbara & Fresneau, 1987; Corbara et coll., 1988) avait déjà révélé le rôle structurant du couvain sur la localisation des ouvrières dans le nid. *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *apicalis*, dont nous connaissons bien l'organisation sociale (Fresneau & Lachaud, 1985; Fresneau & Dupuy, 1988) illustre bien, elle aussi, ce caractère primitif de la nidification. Un double souci a guidé notre approche de l'organisation spatiale chez cette seconde espèce :

1°- vérifier la corrélation entre les fonctions sociales et la stratification des ouvrières dans le nid, afin d'intégrer ce critère dans de futures procédures simplifiées d'expérimentation.

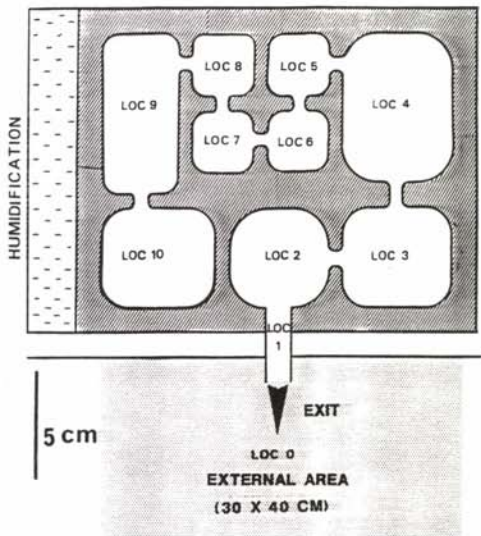
2°- préciser le rôle des agrégats de différentes catégories de couvain dans la division des rôles.

MATERIEL ET METHODES

Une colonie entière de *P. apicalis* a été récoltée au Mexique près de Tapachula (Chiapas). Lors de son installation au laboratoire, chaque fourmi a été marquée selon la méthode de Fresneau et Charpin (1977). Le nid artificiel utilisé est en plâtre et comprend 9 logettes successives numérotées de 2 à 10, une aire de chasse, numérotée 0 et un tunnel d'entrée, numéroté 1 (cf Fig. 1).

Le choix de la taille et du nombre des chambres a été fait en référence à la structure des nids en nature. Cette disposition permet d'opposer les zones les plus "internes" du nid aux zones périphériques incluant l'aire de chasse. Leur arrangement linéaire et dans un même plan, comme il est montré sur la figure 1, permet de cadrer aisément le nid dans le champ d'un appareil photo de format 24 X 36. Cette disposition permet d'assurer l'existence d'un pôle humide dans les

chambres 9 et 10 contigües à la réserve d'eau, et d'un pôle plus sec dans les chambres 3 et 4 situées à l'opposé.



*Figure 1 : Nid artificiel montrant les 10 localisations.
Artificial nest showing the 10 localizations.*

Après le marquage, la colonie est laissée au repos 15 jours avant le début des observations. Durant cette période, la colonie a accommodé son couvain. L'inventaire complet de la société, réalisé le 15^{ème} jour a révélé la composition suivante : 1 reine, 1 mâle, 33 ouvrières, 30 oeufs, 36 larves et 35 cocons. Les observations ont été réalisées par enregistrements photographiques automatisés (Corbara et coll., 1986) ayant fonctionné en continu durant 8 jours à raison d'une photo par demi-heure. Nous avons ainsi obtenu un total de 349 photos.

L'analyse de ces documents a consisté à noter, sur chaque photo, le comportement et la localisation de toutes les fourmis. La distribution des différentes catégories de couvain a été relevée toutes les trois heures. Pour le traitement des résultats, nous avons d'abord analysé séparément les deux ensembles de données (comportementales et spatiales) avec les mêmes techniques d'analyse des données. Les résultats comportementaux reportés sur un tableau de fréquences fourmis X comportements ont été traités à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances, couplée à une classification hiérarchique ascendante. Les items comportementaux retenus font référence à un inventaire comportemental spécifique établi préalablement (pour plus de détail voir: Fresneau & Dupuy, 1988). Un traitement complémentaire basé sur les localisations moyennes de quelques fourmis par rapport aux différents agrégats de couvain a été mis en oeuvre pour lier l'utilisation de l'espace du nid avec le classement et l'emplacement du couvain.

RESULTATS

Pour les résultats comportementaux dont nous ne présentons ici qu'un résumé, nous avons pu mettre en évidence les 5 groupes de fourmis suivants, spécialisés dans différentes fonctions sociales:

- Le "groupe" 1, comprenant un seul individu (la reine), présente une forte inactivité sur les oeufs et les larves.
- Le groupe 2, comprenant 9 ouvrières soigneuses, est surtout spécialisé dans les soins aux petites larves et aux oeufs.
- Le groupe 3, formé de 8 ouvrières soigneuses, est plus spécialisé sur les soins aux cocons.
- Le groupe 4 comprend 9 ouvrières caractérisées par l'inactivité, l'exploration du nid, les toilettes individuelles et les activités alimentaires. Elles se distinguent des autres par leurs incursions à l'entrée du nid et dans l'aire de chasse.
- Le groupe 5 comprend 6 ouvrières fourrageuses et le mâle qui est fréquemment sorti avant de mourir hors du nid. Les ouvrières de ce groupe ont le monopole de l'approvisionnement.

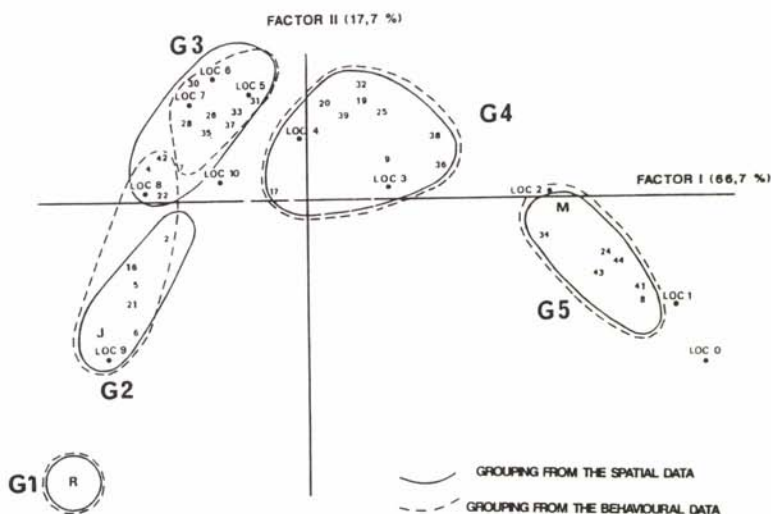


Figure 2 : Analyse factorielle des correspondances à partir des données spatiales sur les deux premiers axes. Les groupes formés utilisent les résultats des classifications effectuées sur les localisations (traits pleins) et sur les comportements (traits en pointillés).

Factorial analysis of correspondences applied on spatial data (2 first axis). The groups are determined by the clustering analysis from the spacial data (continuous line) and from the behavioural data (dotted line).

Le même traitement a été réalisé sur le tableau de fréquences fourmi X localisation. Les résultats portant sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle sont visibles sur la figure 2.

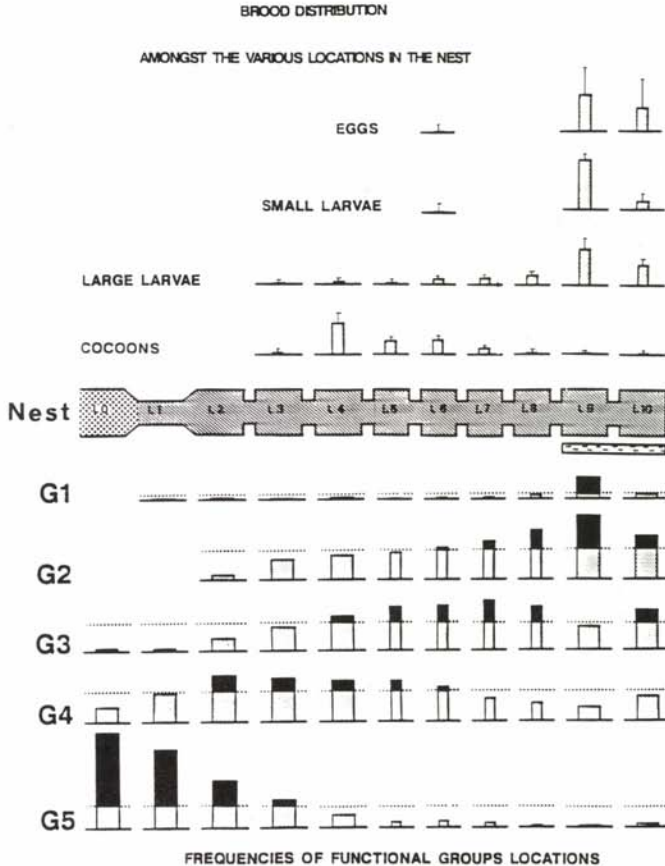


Figure 3 : Diagramme de l'utilisation de l'espace par les 5 groupes fonctionnels (G1 - G5) et distribution du couvain dans les différentes localisations du nid artificiel (L0 - L10).

Diagram of space use by the 5 functional groups of ants (G1 - G5) and the brood distribution in the different localizations of artificial nest (L0 - L10).

On remarque que les localisations de 0 à 9 se répartissent sur le graphe selon une succession qui respecte globalement leur disposition réelle dans le nid, seule la localisation 10 occupe une

position centrale alors qu'il s'agit de la chambre terminale du nid. Cette chambre est visitée par un très grand nombre de fourmis sans doute en raison de l'effet de bord lié à sa position en "cul de sac". L'ensemble des fourmis est distribué selon un continuum le long des différentes localisations en fonction de leur fréquence de séjour dans chaque loge. Les groupes produits par la classification hiérarchique sont délimités en trait plein. Pour faciliter l'interprétation, nous avons superposé, en trait en pointillés, le classement révélé antérieurement par l'analyse comportementale. Ces deux classements coïncident rigoureusement pour trois groupes : les fourrageuses (G 5) affectionnent les localisations 0, 1 et 2; les inactives (G 4) préfèrent les chambres 3 et 4; la reine (G 1) stationne dans la chambre 9. En ce qui concerne les groupes G 2 et G 3, les classements sont redondants pour la majorité des fourmis, seuls trois individus, (les n° 4, 22 et 42), changent d'affectation. Encore faut-il remarquer que leur position sur le graphe confirme le statut intermédiaire de ces individus, même au niveau de leurs localisations. Globalement, sur les 34 membres de la colonie, le taux de concordance entre les deux analyses est de 92,4 %. Par conséquent, la corrélation entre le statut social et la stratification des fourmis est très nette.

Nous avons récapitulé sur la figure 3 la distribution spatiale du couvain et les profils de fréquentation moyenne des cinq groupes fonctionnels définis plus haut. Les oeufs et les larves sont déposés dans les chambres 9 et 10, dans la partie la plus humide du nid. En revanche les cocons sont très séparés et placés dans les chambres 4 et 5, c'est à dire dans la zone la plus sèche. Lors de nos récoltes en nature, nous avons effectivement souvent observé une telle séparation du couvain.

La reine (G1) développe un "pattern" typique d'utilisation de l'espace, elle stationne la plupart du temps dans la chambre 9, où sont entreposés les oeufs et les petites larves. Ses déplacements ne dépassent guère les chambres voisines 8 et 10. Les ouvrières soigneuses (G2) se répartissent entre les chambres 7, 8, 9 et 10, ce qui est conforme à leur activité dominante. Les ouvrières (G3) plus spécialisées dans les soins aux cocons ont un spectre de distribution encore plus large puisqu'il s'étend de la chambre 4 (où se trouvent stockée la majorité des cocons) à la chambre 10.

Ces fourmis se chargent des soins particuliers aux grandes larves qui tissent leur cocons dans les chambres 5, 6 et 7, elles stationnent cependant moins dans la chambre 9. Les ouvrières (G4) sont incontestablement les plus "mobiles": toutes les chambres ainsi que l'aire de chasse reçoivent leur visite. Leurs localisations dominantes vont des loges 2 à 6. Les fourrageuses (G5) sont le plus souvent à l'extérieur du nid et ne s'aventurent que rarement au delà de la chambre 4.

S'il est trivial de constater que les groupes 1, 2 et 5 développent des patterns conformes à leur statut social, le lien entre la disposition du couvain et l'utilisation de l'espace dans les groupes intermédiaires 3 et 4 est plus difficile à cerner. D'abord en raison de la grande plasticité que ces fourmis manifestent à l'égard des chambres visitées, ensuite parce que les différentes classes de couvain peuvent être réparties sur plusieurs chambres contigües.

Les résultats précédents portent sur des localisations absolues, soit des fourmis soit du couvain. Ils montrent qu'un lien très fort existe entre l'organisation sociale et l'organisation spatiale. Notre

objectif, à moyen terme, est de nous appuyer sur cette constatation pour faire l'économie dans certaines expérimentations de l'identification des comportements.

Pour affiner les résultats précédents, nous nous sommes intéressés aux localisations relatives de chaque individu par rapport à un certain nombre de points de référence que nous limiterons ici aux différentes classes de couvain. Ces localisations relatives seront comparées avec le statut social. Ce travail est en cours et nous ne présentons ici qu'une ébauche de cette approche réalisée sur un échantillonnage partiel des enregistrements.

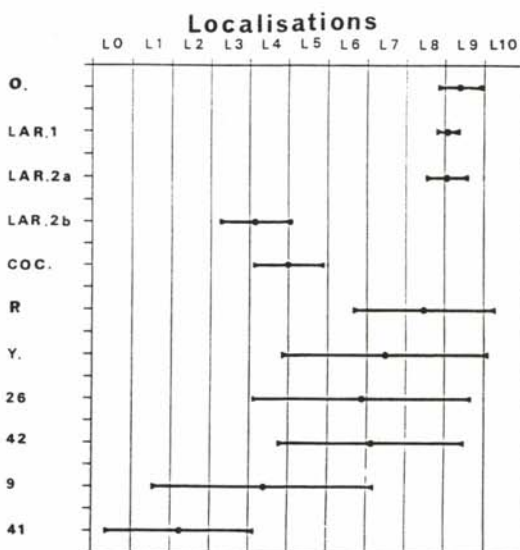


Figure 4 : *Position moyenne et dispersion du couvain et de fourmis représentant chaque groupe fonctionnel.*
Mean localization and standard error of brood and typical ants of each functional group.

La figure 4 montre les positions moyennes des différentes classes de couvain et de quelques individus représentant les groupes fonctionnels. On assimile en première approximation les localisations à des unités standard. On ignore ainsi la surface de chaque loge et l'inévitable effet de bord de la chambre terminale qui limite la dispersion des valeurs. Les grandes larves ont été divisées en deux classes nommées Lar.2 a et Lar.2 b, car l'examen détaillé de leur distribution a révélé deux modes totalement distincts. Nous avons remarqué sur les photographies que les grandes larves prêtes à se nymphoser (Lar.2 b) sont séparées des autres par certaines soigneuses et transportées vers la chambre à cocons (Loc 4), d'où elles sont ensuite transférées dans les chambres à tissage (Loc 5, 6 et 7). Cette distinction, déduite du comportement des ouvrières, apporte une information importante sur la ségrégation du couvain visible sur la

figure 4. Les oeufs, les petites larves (Lar.1) et les larves plus grandes (Lar.2 a) représentent des classes de couvain spatialement bien délimitées (faible dispersion des valeurs) dans les chambres 9 et 10. Par contre, les larves sur le point de se nymphoser et les cocons voient leur "centre de gravité" déplacé vers les chambres 4 et 5. En outre chez ces deux catégories de couvain âgé, la variation des valeurs dénote soit une grande "mobilité" (Lar.2 b) soit une nécessaire dispersion due à l'"encombrement" (Coc.). Comme nous nous y attendions les fourmis sélectionnées sont plus "mobiles" que le couvain. Leur position moyenne s'éloigne d'autant plus du couvain le plus stable (O., Lar.1 et Lar.2 a) que leur statut social passe de celui de soigneuses (G2 Y et n° 26, G3 n° 42) à celui d'inactive (G4 n° 9) et de fourrageuse (G5 n° 41). De toutes ces fourmis, la reine (R) est celle qui demeure la plus proche du couvain, ce qui correspond à son profil comportemental. L'ouvrière n° 42 choisie dans notre échantillon en raison de son statut intermédiaire (cf Fig. 2) est plus proche des soigneuses que des inactives. Ces résultats encourageants nous ont incité à développer cette approche basée sur les distances afin de les utiliser comme indice du statut social.

CONCLUSIONS

L'utilisation individuelle de l'espace dans la société dépend clairement du statut social de chaque fourmi. Cependant, ce résultat banal ne se limite pas à démontrer une évidence.

1° On peut mettre à profit cette particularité pour simplifier les procédures d'analyse du polyéthisme (souvent lourdes) en particulier quand on s'intéresse à l'évolution au cours du temps du statut social de certaines fourmis. Nous avons utilisé, par ailleurs cette particularité en l'appliquant à l'étude des sociétés mixtes hétéro-spécifiques (Corbara & Errard, 1989, ce volume). Une approche, basée sur des distances relatives à certains points de référence sélectionnés, pourrait être plus facilement traitée en "analyse informatisée d'image" qu'une procédure basée sur la reconnaissance d'items comportementaux. Il reste à étendre nos échantillons, mais c'est dans cette direction que nous travaillons maintenant.

2° Un regain d'intérêt se fait jour, actuellement, concernant une approche individuelle des comportements sociaux en relation avec des mécanismes simples générant la complexité au niveau collectif. Nous avons vu que les oeufs et les larves jouaient un rôle structurant dans l'organisation spatiale de la société (Corbara & Fresneau, 1987). Ce facteur semble intervenir indépendamment de la forme du nid et pourrait aussi résulter des interactions particulières entre certains individus jouant un rôle central dans la société. Cole (1988) a montré récemment chez *Leptothorax allardycei* que les ouvrières, de rangs hiérarchiques élevés et dont les ovaires sont développés, stationnent toujours près des oeufs où ont lieu les rituels de dominance. Ces ouvrières dominantes développent un pattern d'utilisation de l'espace très similaire à celui de la reine de *P. apicalis*. Les autres ouvrières dominées se déplacent à la périphérie du couvain dont elles sont écartées, leur distance au couvain est donc significativement plus grande. Nous avons observé un processus assez semblable chez *Dinoponera quadriceps*, une ponerine sans reine (Dantas de Araujo et coll., 1988), où des ouvrières reproductrices défendent la loge aux

oeufs par des rituels de dominance. On peut donc considérer que dans les espèces réputées primitives, où la séparation des castes entre reproducteurs et non reproducteurs est moins nette, la compétition qui s'instaure entre les membres de la société pour "l'aptitude à la reproduction" aboutit à générer une structure spatiale typique qui mérite une étude approfondie.

3° Il ressort enfin de nos résultats, qu'en raison de l'utilisation de l'espace réalisée par chaque groupe fonctionnel, toutes les fourmis n'ont pas la même probabilité de cohabiter dans les mêmes portions du nid et donc de se rencontrer. Cette simple constatation n'a que rarement été soulignée et devrait avoir des conséquences importantes en ce qui concerne le flux d'information à l'intérieur de la colonie. Seules les ouvrières des groupes intermédiaires (G3 et G4) se déplacent normalement dans l'ensemble des chambres du nid, elles peuvent potentiellement y rencontrer des individus qui en revanche n'ont que très peu de chance de se rencontrer. Ce point est important pour comprendre le rôle de "réserve" joué par ces individus intermédiaires lors des régulations sociales intervenant lorsqu'un groupe fonctionnel vient à manquer (voir Lachaud & Fresneau, 1987). Leur utilisation moins spécialisée de l'espace, les rend plus à même de participer au remplacement des fourmis manquantes.

REFERENCES

- Bier K., 1958. - Die Bedeutung der Jungarbeiterinnen für die Geschlechtstieraufzucht im Ameisenstaat. *Devel. Biol. Zbl.* 77, 257-265.
- Billen J., 1981. - Stratification des ouvrières dans le nid chez *Formica sanguinea* Latr. *Bull. Int. sect. Fr. U.I.E.I.S.*, pp. 25-28. Toulouse.
- Ceusters R., Bertrands H., Petit M., Van de Peer H., 1981. - Polyéthisme chez *Formica polyctena* Foerst. et *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). - Stratification des ouvrières dans le nid selon leur état physiologique par rapport à un gradient de températures. *Bull. Int. sect. Fr. U.I.E.I.S.*, pp. 38-40. Toulouse.
- Cole B., 1988.- Individual differences in social insect behavior: movement and space use in *Leptothorax allardycei*. In: *Interindividual variability in Social Insects*. R. L. Jeanne (ed.), pp. 113-145, Westview Press, Boulder & London.
- Corbara B., Errard C., 1989. (ce volume) - Organisation spatiale de *Manica rubida* (Myrmicinae) et *Formica selysi* (Formicinae) en colonies homo et hétéro-spécifiques. Corrélations avec L'organisation sociale. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, (sous presse)
- Corbara B., Fresneau D., 1987. - Spacial organization in artificial nests of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae) colonies and its correlation with social organization. *Proc. XXth. Intern. Ethol. Conf.*, 34-35. Madison.

- Corbara B., Fresneau D., Lachaud J.P., Leclerc Y., Goodall G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes*, 13, 237-249.
- Corbara B., Leclerc Y., Lachaud J.P., Fresneau D., 1988. - The brood as the focal point of the society organization : the case of the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Proc. XVIIIth Int. Cong. Entomol.*, p 246, Vancouver.
- Dantas de Araujo C., Fresneau D., Lachaud J.P., 1988. - Premiers résultats sur l'éthologie d'une fourmi sans reine: *Dinoponera quadriceps*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 149-155.
- Dobrzanska J., 1959. - Studies on the division of labor in ants, genus *Formica*. *Acta Biol. Exper.*, 19, 57-81.
- Fresneau D., Charpin A., 1977. - Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Annls. Soc. ent. Fr.*, 13, 423-426.
- Fresneau D., Dupuy P., 1988. - A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, 36, 1389-1399.
- Fresneau D., Lachaud J.P., 1985. - La régulation sociale: données préliminaires sur les facteurs individuels contrôlant l'organisation des tâches chez *Neoponera apicalis* (Hym., Form., Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 185-193.
- Lachaud J.P., Fresneau D., 1987. - Social regulation in ponerine ants. In: *From individual to collective behavior in social insects*. J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg (eds). *Experientia, Suppl.*, 54, 197-217.

GENETIC RELATEDNESS AND POPULATION STRUCTURE IN *Formica truncorum* Fabr. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

L. SUNDSTRÖM

Department of Zoology, Univ. of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, SF 00100 Helsinki, Finlande

RESUME

Formica truncorum Fabr., qui fait partie des fourmis de bois crée des colonies monodomes et polydomes contenant une ou plusieurs reines. On a étudié avec des méthodes génétiques l'influence de la structure des colonies sur la dynamique des populations de l'espece et sur la structure des nids dans les populations de cinq files différentes. Les colonies monodomes se montrent essentiellement monogynes et les colonies polydomes plutôt polygynes. De plus, les populations étudiées se sont avérées appartenir principalement à l'un ou l'autre type de colonies. En laboratoire on a remarqué que les reines s'accouplent en moyenne 1.3 fois. Le degré de parenté est alors en moyenne de 0.63 dans les colonies monodomes et de 0.27 dans les colonies polydomes. La différenciation des sous-populations, estimée grâce à l'examen des fréquences d'allèles, est plus importante dans les populations polydomes que dans les populations monodomes, ce qui indique une similarité génétique plus grande à l'intérieur des sous-populations dans les colonies polydomes que dans les colonies monodomes. Il s'agit d'une petite différence $AF_{st} = 0.08$ (monodomes) et $F_{st} = 0.13$ (polydomes) en moyenne, mais si l'on prend en considération la proportion de la population qui se reproduit, il résulte comme produit de la grandeur de la population et du degré de la migration ($N \cdot m$): 25 pour les monodomes et 2 pour les polydomes, ce qui veut dire qu'on peut voir une différenciation entre les sous-populations polydomes mais pas entre les sous-populations monodomes.

Mots clés: *Formica*, monodomie et polydomie, génétique des populations, degré de parenté, allozymes.

SUMMARY

5 island populations of mono- and polydomous colonies of *Formica truncorum* Fabr. were studied. The colonies within each population were predominantly of a single type, mono- or polydomous, colony type correlating with the number of

queens, so that monodomous colonies were monogynous and polydomous were polygynous. At least 20% of the queens had mated twice. The colony types differed also in the population structure, the polydomous colonies showing greater population viscosity within the subpopulations than the monodomous ones.

Key words: *Formica*, monodomy and polydomy, population genetics, genetic relatedness, allozymes.

INTRODUCTION

Polydomy and polygyny are common features in red wood ants of the genus *Formica* (Buschinger 1974). The present study concerns *Formica truncorum* Fabr., which occurs on rocky islets in the Finnish archipelago, and whose ecology has been described in more detail by Rosengren et al (1985, 1986). *Formica truncorum*, forms both mono- and polydomous colonies, having one or multiple queens. These differences in colony patterns are not necessarily due to different stages in colony growth, as the production of reproductives is not correlated to type of colony.

The central issue in the present work is to study the intra-colony structure, such as the degree of relatedness among workers, queen numbers and numbers of matings, and the association of colony structure with population-level differentiation in physically subdivided populations.

These problems can be studied genetically on two levels: 1) The population structure and gene flow can be studied by analyzing allele frequency variations at different allozyme marker loci. 2) The intracolony structure can be studied by analyzing the genotype distributions in these same allozyme marker loci.

MATERIAL AND METHODS

5 separate island populations were studied (table 1), defining each island as one subpopulation. The existence of internest communication was used when defining a nest as mono- or polydomous. All nests were sampled in the monodomous populations. In the polydomous populations 5-6 nests as far away from each other as possible were sampled. Horizontal starch gel electrophoresis was performed and 4 separate enzymes were stained using 10 workers per nest for each run. One of the enzyme loci segregated for three alleles the others for two. The progeny of old queens in 20 laboratory cultures were also analysed to check for multiple matings (see Pamilo 1982).

The statistical procedures are based on Wrights F-statistics and the relatedness estimates described in Pamilo (1984).

Genealogical relationships reflecting the probability to share identical genes in common can be estimated as correlation coefficients. This coefficient of relatedness (Wright 1922) can be defined as follows:

Gametic correlation: estimates genetic differentiation and population structure separately, and is based on differences in allele frequencies between separate subpopulations.

Genotypic correlation: estimates genetic identity within groups including the effects of the population breeding structure, such as inbreeding.

The "effective" sample size in terms of the number of non-related haploid genomes per nest can be calculated from the estimated relatednesses. For example a nest with one, singly mated queen has 3 such genomes.

RESULTS

Each population studied tended to be either mono- or polydomous. The Sibbo population was an exception, not forming a clearly defined entity, but consisting of islands from a large area. Each island, however, tended to harbour either mono- or polydomous colonies. Monogynous nests can be, tentatively at least, identified by the genotype distribution in the nest. The distribution of mono- and polygyny according to colony type is presented in table 1.

The observed genotype distributions in the offspring of the laboratory cultures, show that at least 20% of the queens had mated twice. The coefficient of relatedness in these laboratory progenies was 0.63, indicating that the average number of matings per female is 1.32 (table 2).

	monodomous		polydomous		nr of islands	total nr of nests
	mono-gynous	poly-gynous	mono-gynous	poly-gynous		
Hitis I	4	2	-	-	6	6
Hitis II	-	-	1	10	2	11
Tv.minne	16	4	-	-	4	20
Inkoo	-	-	-	20	6	20
Sibbo	6	2	-	14	5	22

Table 1. Mono- and polygyny in mono- and polydomous nests. The monodomous nests tend to monogynous and the polydomous ones to be polygynous $X^2 = 51.3$, $p < 0.001$.

Tableau 1. Mono- et polygynie dans les nids mono- et polydomes. Les nids monodomes sont essentiellement monogynes tandis que les nids polydomes sont essentiellement polygynes. $X^2 = 51.3$, $p < 0.001$

A more accurate description of colony structures can be based on the coefficient of relatedness estimated in relation to a reference population (Pamilo 1984); this also allows a hierarchical analysis (table 2). Correcting the estimate of relatedness for multiple matings, allows a comparison of the number of nonrelated queens per nest (table 2 calculations according to Pamilo (1983)).

The relatedness estimates in monodomous nests corresponds well with that observed in the laboratory cultures. Thus monogyny with multiple matings could well account for the lower relatedness estimates in the monodomous populations, but not for the genotype distribution in the polydomous nests, their observed value of relatedness being much lower than expected from polyandry alone (table 2).

	Rcs	Rct	Rst	nr of queens
Monodomous				
Tvminne	0.57	0.67±0.06	0.23±0.07	1
Sibbo	0.51	0.61±0.23	0.20±0.01	1
Hitis I	-	0.61±0.15	-	1
Polydomous				
Inkoo	0.06	0.21±0.07	0.16±0.04	>10
Sibbo	0.14	0.21±0.14	0.08±0.03	>4.5
Hitis II	0.03	0.40±0.09	0.38±0.01	>21
Culture		0.63±0.23	-	1

Table 2. Coefficients of relatedness for mono- and polydomous nests separately. Mean relatedness: within nests with reference to the same subpopulation (Rcs), within nests with reference to the total population (Rct), within subpopulations (Rst), and for the cultures. (R=relatedness, c=nest, s=subpopulation, t=population).

Tableau 2. Degrés de parenté estimés séparément pour les nids mono- et polydômes. Parenté moyenne à l'intérieur des sous-populations (Rst), à l'intérieur des nid par rapport à la population totale (Rct), à l'intérieur des nids par rapport aux sous-populations (Rcs), et pour les cultures. (R=degré de parenté, c=nid, s=sous-population, t=population). $Rcs = (Rct - Rst) / (1 - Rst)$

Three of the monodomous nests in the Sibbo population were located on islands also inhabited by polydomous nests and 2 of these monodomous nests were also clearly polygynous. Thus the status of these nests is not quite clear. These nests are included in the polydomous groups in tables 2 and 3.

The value of Rct represents the total genotypic correlation which consists of the components Rcs and Rst. The distribu-

tion of this total genotypic correlation over Rcs and Rst differs in populations having different colony types, indicating a proportionally greater genetic similarity within subpopulations in the polydomous colonies than in the monodamous ones. The relatedness values within entire islands (Rst), however, are roughly equal in both colony types. The variations in the relatedness values (Rct and Rst) in the polydomous colonies probably reflect a different spatial distribution of the islands in these populations.

The genetic differentiation between the populations expressed as fixation indices also indicate a larger population viscosity in polydomous colonies than in monodamous ones (table 3). Most of the total amount of differentiation (Fct) is explained by internest differentiation in monodamous populations, but by inter-island differentiation in polydomous ones. There is also a significant amount of inbreeding in polydomous populations, whereas no such inbreeding could be detected in monodamous ones.

	Fst	Fct	Fcs	Fit	Nests
<u>Monodamous</u>					
Tvminne	0.08	0.32	0.24	0.07±0.2	20
Sibbo	0.08	0.26	0.19	-0.32±0.21	5
Hitis I	-	0.33	-	0.08±0.18	6
<u>Polydomous</u>					
Inkoo	0.14	0.19	0.05	0.34±0.05	20
Sibbo	0.1	0.16	0.06	0.26±0.07	17
Hitis II	0.14	0.19	0.05	0.18±0.07	11

Table 3. Genetic differentiation in subdivided populations. Fst = between subpopulations (islands), Fct = between nests in each population, Fcs = between nests in each subpopulation, Fit = coefficient of inbreeding for each nest in the entire population, nests = number of nests studied. Tableau 3. Différenciation génétique dans les populations suivant différentes subdivisions. Fst = entre les sous-populations insulaires, Fct = entre les nids dans chaque population, Fcs = entre les nids dans chaque île, Fit = coefficient de consanguinité. Nests = nombre des nids étudiés.

DISCUSSION

The results show a difference between the mono- and polydomous colonies both in intracolony structure and population structure, as reflected by the relatedness estimates and the allele frequency variances. The differences in population structure indicated by the relatedness estimates are, how-

ever, probably boosted by the intracolony structure, as monogynous nests necessarily get a high intranest relatedness, and consequently a low degree of intercolony relatedness. This is not the case with the allele frequency data, as the genotype distributions within the nests do not affect this estimate. The significant amount of inbreeding in the polydomous colonies, also indicate that population viscosity may depend on colony type.

Genetic differentiation of populations is affected both by genetic drift/ migration and effective population size (Wright 1943, Nei et al 1977). Using the finite island model (Nei et al 1977), with the sample size corrections suggested by Pamilo (1983), the product Nm is 25 in monodamous populations, and 2 in polydomous populations (where N =effective population size, m =migration rate). According to Wright (1943) and Endler (1977) these values indicate no inter-island differentiation for the monodamous populations and important interisland differentiation for the polydomous populations.

A correlation between social type and genetic parameters has also been observed in Formica exsecta (Pamilo and Rosengren 1984) and Formica sanguinea (Pamilo 1981, Marikovsky 1963), although their patterns differ from that of Formica truncorum.

The existence of such intraspecific differences in population structure has been discussed in relation to extrinsic factors (Hölldobler and Wilson 1977, Pamilo 1984, Rosengren et al 1985, 1986). The question is, whether this structure is 1) a result of an inherent difference in behaviour, possibly dictated by genetical differences, 2) a result of environmental factors, such as availability of suitable nest sites, or competition, 3) a colony age dependent pattern.

Pamilo (1984) suggested a shifting balance between genetic and environmental determinants to explain the observed differences in a Formica sanguinea population. The differences in Formica sanguinea, however, were mainly quantitative whereas they are to be considered qualitative in Formica truncorum. Hölldobler and Wilson (1977) suggested that polygyny is favoured in patchily distributed habitats, but this does not explain the observed variations between the populations, unless important environmental differences between the studied islands have remained unidentified. A difference in the microhabitat structure nesting sites could affect colony structure (Rosengren et al 1985, 1986), but this does not explain the similarity within the single populations.

Dispersal patterns and inbreeding, as well as colony structure are also likely to affect sex ratio strategies (Hamilton 1971, Pamilo and Rosengren 1983, Alexander and Sherman 1977), as indeed has been observed by Rosengren et al (1986) for Formica truncorum.

The conclusion is that Formica truncorum shows alternative colony tactics reflected in the genetic parameters of the populations, the next step would be to identify the ultimate and proximate reasons for this.

Acknowledgements

I wish to thank drs P.Pamilo, R.Rosengren and W.Fortelius for their constructive remarks on the manuscript and their support during the field work. The project was funded by the Academy of Finland and Svenska Vetenskapliga Centralrådet.

References

- ALEXANDER, R.D., SHERMAN, P.W. 1977. - Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 196:494-500
- BUSCHINGER, A. 1974. - Monogynie und polygynie in Insektensozietäten. In G.H.Schmidt (Ed.), *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. Stuttgart: Wiss. Verlagsgesellschaft.
- ENDLER, J.A. 1977. - Geographic variation, speciation, and clines. Princeton Univ. Press, Princeton
- HAMILTON, W.D. 1971. - Selection of selfish and altruistic behavior in some extreme models. p 59-91. In J.F.Eisenberg and W.S.Dillon (eds.), *Man and beast: Comparative social behavior*. Smithsonian Inst. Press, Washington
- HOLLOBLER, B., WILSON, E.O. 1977. - The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwiss.* 64:8-15
- MARIKOVSKY, P.I. 1963. - The ants Formica sanguinea as pillagers of Formica rufa L. in nests. *Ins.Soc.* 10:119-128
- NEI, M., CHAKRAVARTI, A., TATENO, Y. 1977. - Mean and variance of F_{st} in a finite number of incompletely isolated populations. *Theor.Pop.Biol.* 11:291-306
- PAMILO, P. 1981. - Genetic organization of Formica sanguinea populations. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 9:45-50
- PAMILO, P. 1982. - Multiple mating in Formica ants. *Hereditas* 97:37-45
- PAMILO, P. 1983. - Genetic differentiation within subdivided populations of Formica ants. *Evolution* 37:1010-1022
- PAMILO, P. 1984. - Genotypic correlation and regression in social groups: multiple alleles, multiple loci and subdivided populations. *Genetics* 107:307-320
- PAMILO, P., ROSENGREN, R. 1983. - Sex ratio strategies in Formica ants. *Oikos* 40:24-35
- PAMILO, P., ROSENGREN, R. 1984. - Evolution of nesting strategies of ants: genetic evidence from different population types of Formica ants. *Biol.Linn.Soc.* 21:331-348
- ROSENGREN, R., CHERIX, D., PAMILO, P. 1985. - Insular ecology of the red wood ant Formica truncorum Fabr. I. Polydomous nesting, population size and foraging. *Mitt.Schweiz. Ges.* 58:147-175

- ROSENGREN, R., CHERIX, D., PAMILO, P. 1986. - Insular ecology of the red wood ant Formica truncorum Fabr. II. Distribution, reproductive strategy and competition. Mitt. Schweiz. Ges. 59:63-94
- WRIGHT, S. 1922. - Coefficients of inbreeding and relationship. Am. Nat. 56:330-338
- WRIGHT, S. 1943. - Isolation by distance. Genetics 28:114-138

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:101-108 (1989)

ETUDE DE QUELQUES FACTEURS IMPLIQUES DANS LA DETERMINATION DE LA CASTE ROYALE CHEZ LA FOURMI D'ARGENTINE *Iridomyrmex humilis* Mayr.

E.L. VARGO & L. PASSERA

Laboratoire d'Entomologie, Univ. Paul Sabatier, CNRS URA 333, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

Résumé: Le rôle possible de plusieurs facteurs, les uns sociaux, les autres liés à l'environnement et réglant la détermination des castes chez la fourmi d'Argentine, a été étudié à l'aide d'unités standardisées formées d'ouvrières et de couvain. On a montré que des unités formées d'individus hibernés produisent plus de sexués femelles et qu'elles le font plus rapidement que des unités formées d'individus non hibernés; l'hibernation joue donc un rôle dans la production des sexués femelles, probablement en rendant les larves plus aptes à se sexualiser. Dans des unités standardisées, les reines ailées ne sont jamais produites en présence d'une reine fonctionnelle (inséminée) alors qu'elles sont élevées dans presque tous les élevages orphelins. Les cadavres frais des reines fonctionnelles ont un pouvoir inhibiteur aussi efficace que celui des reines vivantes suggérant ainsi que ce pouvoir est dû à l'émission de phéromones. L'effet inhibiteur est en grande partie supprimé si les cadavres royaux sont lavés dans du pentane ce qui renforce l'hypothèse de l'existence de phéromones. Ces résultats s'accordent parfaitement avec des observations faites dans la nature et relatives à la période d'apparition des reines ailées: elles se développent au printemps à partir des larves hibernées, après une importante réduction du nombre des reines fonctionnelles due à leur exécution massive par les ouvrières.

Mots clés: Fourmi d'Argentine, déterminisme des castes, contrôle royal, hibernation, phéromones primaires

Summary: SOME FACTORS INVOLVED IN QUEEN DETERMINATION IN THE ARGENTINE ANT, *IRIDOMYRMEX HUMILIS* (MAYR)

The possible role of several social and environmental factors in caste determination in *Iridomyrmex humilis*, was studied using small standardized

rearing units of workers and brood. Units comprised of overwintered individuals produce more female sexuals and they appear more rapidly than in units comprised of individuals collected at other times of the year, suggesting that overwintering has a positive influence on the production of female sexuals, probably by affecting the developmental potential of larvae. In laboratory rearing units, female sexuals are never produced in the presence of a functional (inseminated) queen, whereas they develop in nearly all such units when queenless. Corpses of functional queens are as effective as living queens in inhibiting the development of female sexuals, suggesting that this queen inhibitory effect is pheromonally mediated. Much of this inhibitory influence is removed when queen corpses are rinsed in pentane, lending support to the involvement of pheromones. The results accord well with the timing of the production of winged queens in nature, which develop from overwintered larvae in the spring following a drastic reduction in queen number through the execution of nearly all the functional queens by the workers.

Key words: Argentine ant, caste determination, queen control, overwintering, primer pheromones

INTRODUCTION

Les insectes sociaux se caractérisent par l'existence d'une caste spécialisée dans la reproduction (les reines) et d'une caste souvent stérile (les ouvrières). Les facteurs réglant le déterminisme de ces castes sont inconnus dans la grande majorité des espèces. Cela est surtout vrai pour la sous-famille des Dolichoderinae, à laquelle peu d'études ont été consacrées.

La fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis*, appartenant aux Dolichoderinae, est originaire d'Amérique du Sud. Ses sociétés très polygynes et polycaliques lui permettent de coloniser tous les biotopes favorables. Actuellement elle est établie dans plusieurs régions du monde, y compris le sud de la France, où elle a été introduite accidentellement par l'homme au cours de transports commerciaux.

Les conditions dans lesquelles les sexués femelles ailés d'*I. humilis* sont produits dans la nature donnent quelques indications sur les facteurs réglant le déterminisme de la caste reine. Premièrement ils se produisent saisonnièrement pendant une courte période au printemps (MARKIN, 1970; BENOIS, 1973; BARTELS, 1983; KELLER *et al.*, 1988). Dans le sud de la France et probablement ailleurs, ils se développent à partir des larves hibernées (BENOIS, 1973; KELLER *et al.*, 1988). Ces deux faits suggèrent que la saison influence la production des reines ailées. Deuxièmement, les

sexués femelles ailés se produisent immédiatement après une importante réduction du nombre des reines due à leur exécution massive par les ouvrières (MARKIN, 1970; KELLER *et al.*, 1988). Ce dernier fait suggère que les reines fonctionnelles ont une influence inhibitrice sur l'élevage des reines. La possibilité d'un effet inhibiteur des reines est renforcée par des résultats obtenus au laboratoire par PASSERA *et al.* (1988a): les sexués femelles ailés se produisent dans presque 80% de fragments de colonies orphelinées, mais jamais dans ceux possédant une reine.

A l'aide d'unités standardisées, on a étudié ici le rôle possible de la saison et de l'inhibition royale sur le déterminisme de la caste royale.

MATERIEL ET METHODE

Toutes les fourmis étudiées ont été récoltées en 1988 à Port-Leucate sur la côte méditerranéenne dans le sud de la France. Pour effectuer nos expériences nous avons utilisé des petits élevages standardisés comprenant environ 1200 ouvrières orphelinées, 200-300 larves de tous stades et des douzaines d'oeufs. Une fois par semaine, les fourmis ont été endormies au gaz carbonique et les élevages ont été examinés à l'aide d'une loupe binoculaire pour noter la présence des grosses larves de reines (> 1,9 mm de long) qui se distinguent facilement des larves ouvrières par leur taille et des larves mâles par leur apparence (voir PASSERA *et al.*, 1988b). Les larves ont été laissées en place dans les élevages. Les fourmis ont été maintenues en élevage au laboratoire dans des conditions estivales semblables à celles décrites par PASSERA *et al.* (1988b).

Sauf mention spéciale, toutes les comparaisons qui suivent ont été faites avec des individus hibernés, récoltés au même moment et maintenus au laboratoire pendant le même laps de temps.

EXPERIENCES ET RESULTATS

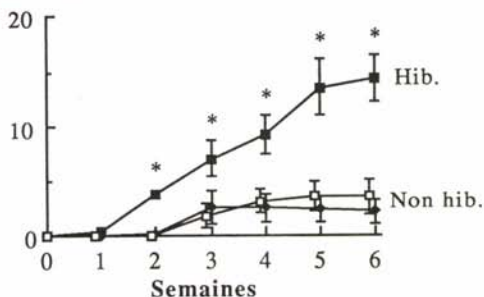
Effet de la saison

Pour déterminer s'il existe un effet dû à l'hibernation, on a comparé la production des larves de reines dans des unités formées d'individus sortant d'hibernation (individus hibernés) à celle d'unités formées d'individus sortis d'hibernation depuis plusieurs semaines (individus non hibernés). Cinq unités ont été réalisées avec des fourmis récoltées à la fin de l'hiver (le 11 mars) et maintenues pendant 12 jours en élevage au laboratoire avant le début de l'expérience. Un autre groupe de cinq unités a été constitué avec des fourmis récoltées juste après la différenciation des larves hibernées dans la nature (le 27 mai). Ce deuxième groupe de fourmis a été maintenu au laboratoire pendant 11 jours avant le début de l'expérience.

Les unités faites avec des individus hibernés ont produit plus de larves et de nymphes de reines que les unités faites avec des individus non hibernés (fig. 1). La différence entre les deux groupes a été significative chaque

Fig. 1. - Effet de la saison sur le déterminisme des castes dans des petites unités standardisées. Les astérisques indiquent des différences significatives ($P \leq 0,5$; test t sur les racines carrées) entre le groupe formé d'individus hibernés (Hib.) récoltés le 11/3 et les deux groupes formés d'individus non hibernés (Non hib.) récoltés le 27/5 (losanges) ou le 11/3 et maintenus au laboratoire pendant 41 jours (carrés blancs). $n = 5$ dans chaque cas.

Larves et nymphes de reines



- Effect of season on queen determination in small standardized units. Asterisks indicate significant differences ($P \leq 0,5$, t -test on square-root transformed data) at a particular week between the units comprised of overwintered individuals (Hib.) collected 11 March and the two groups comprised of non overwintered individuals (Non hib.) collected 27 May (diamonds) or 11 March and maintained in the laboratory for 41 days (open squares). $n = 5$ in each case.

semaine à partir de la deuxième. De plus, les larves de reines sont apparues dès la deuxième semaine dans les unités faites avec des individus hibernés; alors qu'il a fallu attendre la troisième semaine dans les élevages formés d'individus non hibernés.

On a également mis en expérience un autre groupe de cinq unités issu de la même société récoltée le 11 mars, mais après avoir élevé les fourmis pendant 41 jours au laboratoire (fig. 1). Cette durée de presque six semaines dans des conditions estivales est assez longue pour que presque toutes les larves parviennent au stade adulte. Ainsi, les larves présentes au début de l'expérience n'ont pas subi l'hibernation. Les résultats sont très comparables à ceux obtenus dans les unités récoltées au mois de mai (fig. 1). D'autres élevages réalisés avec des fourmis récoltées aux autres saisons conduisent à des observations semblables (non publié).

Il semble donc que l'existence d'une période d'hibernation favorise l'élevage des larves royales sans que l'on sache si le froid agit sur le développement larvaire et/ou sur le comportement nourricier des ouvrières.

Effet inhibiteur des reines

Après plusieurs années d'élevage d'*I. humilis*, PASSERA *et al.* (1988b, non publié) ont remarqué qu'une seule reine présente dans une petite unité, ou même une grosse colonie, inhibe la production des sexués femelles ailés, tandis qu'ils se produisent dans presque toutes les unités sans reine. Deux

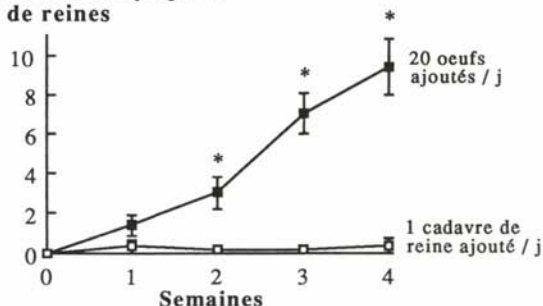
explications qui ne sont d'ailleurs pas exclusives peuvent être proposées pour rendre compte de l'inhibition de la production de nouvelles reines en présence des reines pondueuses: 1) une influence inhibitrice de la reine; 2) un rapport ouvrière/larve bas dû à l'addition continue d'oeufs.

Pour tester ces deux hypothèses, on a mis au point l'expérience suivante. Dans un groupe d'unités sans reine, on a introduit 20 oeufs chaque jour (c'est à peu près la production quotidienne d'une reine). Ainsi ces unités ont eu le même rapport ouvrière/larve que des unités possédant une reine, mais elles sont orphelines. Dans un autre groupe d'unités, on a introduit chaque jour le cadavre frais d'une reine tuée par congélation. Ainsi, ce dernier groupe a été en présence d'une reine, mais le rapport ouvrière/larve a été libre d'augmenter comme dans des unités orphelines.

Les résultats (fig. 2) indiquent que plusieurs larves de reines apparaissent dans les unités sans reines auxquelles des oeufs ont été ajoutés, tandis que la présence de cadavres de reines provoque une inhibition presque complète. Ces résultats nous permettent d'exclure à la fois l'influence du rapport ouvrière/larve sur l'élevage des larves royales et la possibilité d'une influence inhibitrice liée aux oeufs eux-même comme cela a été rapporté par EDWARDS (1987) chez *Monomorium pharaonis*.

Fig. 2. - Effet du rapport ouvrière/larve et des cadavres de reines sur le déterminisme des castes dans des petites unités standardisées. Les astérisques indiquent des différences significatives ($P \leq 0,5$) selon le test t (données transformées en racines carrées). $n = 5$ dans chaque cas.

Larves et nymphes de reines

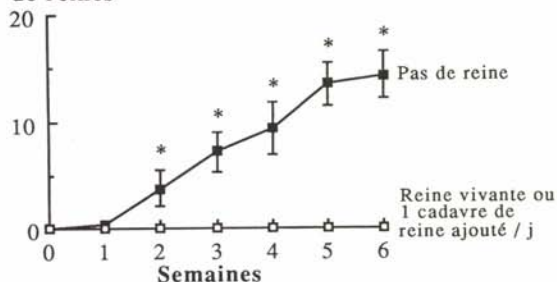


- Effect of the worker/larva ratio and of queen corpses on queen determination in small standardized units. Asterisks indicate significant differences ($P \leq 0.05$) at a particular week according to the t -test (square-root transformation of data). $n = 5$ in each case.

Dans une autre série d'expériences on a comparé le nombre de larves royales obtenu dans trois situations différentes: en présence d'un cadavre frais d'une reine, en présence d'une reine vivante, en l'absence de toute reine (témoin). Dans ce cas, les cadavres de reines ont été totalement inhibiteurs, exactement comme des reines vivantes (fig. 3). Ces résultats excluent un rôle du comportement des reines dans l'inhibition de la production des

Fig. 3. - Effet inhibiteur des cadavres de reines sur l'élevage de nouvelles reines comparé à celui de reines vivantes et à des témoins sans reine. Les astérisques indiquent que les résultats chez les témoins diffèrent significativement de 0 ($P \leq 0,05$; test t sur les racines carrées). $n = 5$ dans chaque cas.

Larves et nymphes de reines



- Inhibitory effect of queen corpses on queen determination in comparison to living queens and queenless controls. Asterisks indicate that the controls differed significantly from 0 at a particular week ($P \leq 0.05$, one-sample t -test, square-root transformation). $n = 5$ in each case.

sexués et suggèrent bien qu'il y a une phéromone inhibitrice produite par les reines. Cette hypothèse est fortement renforcée par les résultats des deux expériences suivantes.

Dans la première, l'effet inhibiteur de reines vierges non pondeuses a été testé en mettant une reine ailée dans chacune des unités. Les reines vierges sont les témoins idéaux pour des expériences concernant les phéromones royales, parce qu'elles ont la même forme que les reines pondeuses, mais elles sont immatures et n'ont pas développé tous les systèmes phéromonaux des reines matures (voir VARGO et FLETCHER, 1986).

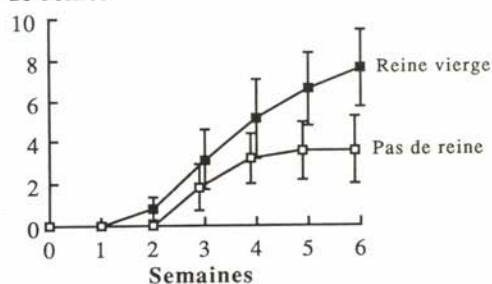
Comparées aux témoins orphelins, ces reines vierges se sont révélées non inhibitrices (fig. 4). Les facteurs visuels et tactiles liés à la forme de la reine ne sont donc pas en cause dans l'inhibition de la production des larves royales.

Fig. 4. - Effet des reines vierges sur l'élevage de nouvelles reines.

Les résultats dans des unités possédant des reines vierges ($n = 7$) ne sont pas significativement différents de ceux obtenus chez des témoins sans reine ($n = 5$; test t sur les racines carrées).

- Effect of virgin queens on queen determination. Units given virgin queens ($n = 7$) did not differ significantly from queenless controls ($n = 5$) at any week (t -test, square-root transformation).

Larves et nymphes de reines



Dans la dernière expérience, des cadavres frais de reines désailées ont été lavés dans du pentane pendant 20 minutes avant de les mettre chaque jour dans des unités. Comparés à ceux obtenus dans des sociétés orphelines, les résultats ne montrent pas de différence significative. Les cadavres frais lavés sont donc moins inhibiteurs que les cadavres frais non lavés. Ainsi, le pentane prive les cadavres d'une partie ou même de la totalité de leur influence inhibitrice.

DISCUSSION

Nos résultats préliminaires fournissent des informations détaillées concernant le déterminisme de la caste royale chez une espèce de Dolichoderinae. Ils suggèrent fortement qu'il y a à la fois un effet de la saison et une influence royale inhibitrice sur la production des reines ailées. Cette conclusion s'accorde parfaitement avec des observations faites dans la nature et relatives à la période d'apparition des nouvelles reines: elles se développent au printemps à partir des larves hibernées et après une importante réduction du nombre des reines fonctionnelles due à leur exécution massive par les ouvrières.

Un effet de la saison et du contrôle royal sur le développement des reines ailées est connu depuis longtemps dans d'autres espèces de fourmis appartenant à d'autres sous-familles: Myrmicinae: *Myrmica rubra* (BRIAN, 1980); Formicinae: *Formica polycetena* (travaux de GÖSSWALD et BIER in SCHMIDT, 1974) et *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1984).

Chez *I. humilis* l'effet des reines sur la production des sexués a été étudié par BARTELS (1988). Il a constaté que les reines accaparent tous les oeufs alimentaires pondus par les ouvrières. Dans les sociétés orphelines, ces oeufs trophiques sont dévorés par les larves. Il en tire la conclusion que le développement des larves royales est rendu possible dans les sociétés orphelines grâce à cet apport alimentaire particulier que constituent les oeufs alimentaires; la reine contrôle donc l'élevage des larves sexuées en détournant à son profit ce surplus alimentaire. Or, nous avons démontré dans la présente étude que les cadavres de reines sont aussi inhibiteurs que les reines vivantes. En conséquence, il nous semble que l'intervention comportementale des reines à travers la consommation des oeufs alimentaires n'est pas un phénomène majeur dans l'inhibition de l'élevage de la caste reine, au moins dans nos conditions expérimentales. Il est possible que cette forme de comportement joue un rôle mineur en augmentant l'effet phéromonal.

En conclusion, l'élevage des reines chez la fourmi d'Argentine semble

soumis à un contrôle royal par le biais de l'émission par la reine d'une phéromone inhibitrice. Ce phénomène soupçonné depuis longtemps chez les Insectes sociaux, n'a été démontré réellement que rarement chez les fourmis comme par exemple chez la fourmi de feu (VARGO et FLETCHER, 1986; VARGO, 1988). La facilité avec laquelle on obtient des sexués ailés chez la fourmi d'Argentine en fait un modèle précieux pour l'étude de ces phéromones inhibitrices. Il faudra toutefois trouver un essai biologique rapide évitant d'attendre plusieurs semaines l'apparition des larves royales.

REMERCIEMENTS. - La réalisation de ce travail a été rendue possible par l'obtention d'une bourse du "National Science Foundation" (INT-8702250) à E. L. VARGO.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTELS P.J., 1983. - Polygyny and the reproductive biology of the Argentine ant. *Ph.D. Thesis*, University of California, Santa Cruz, pp. 205.
- BARTELS P.J., 1988. - Reproductive caste inhibition by Argentine ant queens: new mechanisms of queen control. *Insectes Soc.*, 35, 70-81.
- BENOIS A., 1973. - Incidence 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. *Insectes Soc.*, 20, 267-296.
- BRIAN M.V., 1980. - Social control over sex and caste in bees, wasps and ants. *Biol. Rev.*, 55, 379-415.
- EDWARDS J.P., 1987. - Caste regulation in the Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis*: the influence of queens on the production of new sexual forms. *Physiol. Entomol.*, 12, 31-39.
- KELLER L., PASSERA L., SUZZONI J.-P., 1988. - Queen execution in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *Physiol. Entomol.*, sous presse.
- 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.
- PASSERA L., 1984. - *L'organisation sociale des Fourmis*. Privat édit., Toulouse, 360 p.
- PASSERA L., KELLER L., SUZZONI J.-P., 1988a. - Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche*, sous presse.
- PASSERA L., KELLER L., SUZZONI J.-P., 1988b. - Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.*, 35, 19-33.
- SCHMIDT G.H., 1974. - Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation im Waldameisenstaat. In: *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, G.H. SCHMIDT, Ed. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH, Stuttgart, 404-512.
- VARGO E.L., 1988. - A bioassay for a primer pheromone of queen fire ants (*Solenopsis invicta*) which inhibits the production of sexuals. *Insectes Soc.*, sous presse.
- VARGO E.L., FLETCHER D.J.C., 1986. - Evidence of pheromonal queen control over the production of male and female sexuals in the fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Comp. Physiol. A*, 159, 741-749.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:109-116 (1989)

ON DIFFERENTIAL REPRODUCTION AMONG QUEENS IN POLYGYNE COLONIES
OF THE FIRE ANT *Solenopsis invicta*

E.L. VARGO

Laboratoire d'Entomologie, Univ. Paul Sabatier, CNRS URA 333, 118 rte de
Narbonne, 31062 toulouse Cedex, France

Summary: Studies were conducted to elucidate the reproductive roles of individual queens in polygyne colonies of *Solenopsis invicta*. Fecundity (oviposition rate) is related negatively to the number of resident queens and can vary considerably among nestmate queens. Uninseminated queens, which comprise up to 50% of the egg-laying queens in polygyne colonies of this ant, tend to be 5-25% less fecund than their inseminated nestmates. The proportion of viable eggs produced by queens, determined by incubating and staining for chromatin, varies markedly among individuals. In general, inseminated queens produce a far greater proportion of viable eggs than do uninseminated queens. For field-collected queens, there is no correlation between the proportion of viable eggs laid and fecundity. Thus realized reproductive success of individual queens in polygyne colonies of this, and possibly other species of social insects, appears to be a complex phenomenon rather than related simply to relative fecundity as has been commonly assumed.

Key words: *Ants, polygyny, fecundity, egg viability, differential reproduction*

Résumé: LA VARIABILITE REPRODUCTRICE DES REINES DANS
LES COLONIES POLYGYNES DE LA FOURMI DE FEU,
SOLENOPSIS INVICTA

Nous avons étudié dans ce travail l'activité reproductrice individuelle des reines prélevées dans des colonies polygyne de *Solenopsis invicta*. La fécondité (taux d'oviposition) est inversement proportionnelle au nombre de reines résidentes et peut varier considérablement d'un individu à l'autre parmi les femelles d'une même société. Les reines non inséminées – qui

constituent jusqu' à 50% de l'effectif des reines pondeuses des sociétés polygynes de cette espèce - émettent en général de 5 à 25% d'oeufs de moins que leurs compagnes inséminées. La proportion des oeufs fertiles émis par les reines, déterminée après incubation et coloration de la chromatine, varie considérablement d'un individu à l'autre. En général, les reines inséminées produisent une proportion d'oeufs fertiles beaucoup plus grande que ne le font les reines non inséminées. Il n'y a pas de corrélation entre la proportion des oeufs fertiles émis et la fécondité chez les reines récoltées dans la nature. Ainsi, le succès reproductif réel d'une reine issue d'une société polygyne de cette espèce et peut-être d'autres espèces d'insectes sociaux, apparaît être un phénomène plus complexe que ne le laisse supposer l'étude de sa simple fécondité comme on le pense habituellement.

Mots clés: Fourmis, polygynie, fécondité, fertilité des oeufs, variabilité reproductrice

INTRODUCTION

Although the occurrence of multiple-queen colonies (polygyny) is common in ants, there have been few detailed investigations of the reproductive structure of polygyne colonies. Information of how reproductive effort is distributed among nestmate queens is important to our understanding of social organization in these colonies and can be expected to play an important role in testing hypotheses concerning the evolution and maintenance of polygyny in social insects (see ROSS, 1988).

Recent studies have begun to examine closely the reproductive roles of individual queens in polygyne *Solenopsis invicta*. Based on the types of eggs laid, polygyne colonies of this ant contain 3 distinct reproductive classes of functional (egg-laying) queens. Uninseminated queens comprise about 30% of all functional queens in a colony (FLETCHER *et al.*, 1980; VARGO and FLETCHER, 1987, 1988). Among inseminated queens, some 15-20% are diploid-male-producing queens in which about half of the diploid offspring develops into sterile males, whereas non-diploid-male-producing queens produce normal diploid females (for details, see ROSS and FLETCHER, 1985).

As part of a series of studies on the reproductive structure of polygyne colonies of *S. invicta*, the present study was conducted to determine whether and to what extent polygyne queens differ in fecundity and the proportion of viable eggs produced, with particular attention paid to variability among individuals and between inseminated and uninseminated queens.

METHODS

Relationship between queen number and fecundity

Laboratory colonies

Experimental colonies consisted of 75 g of workers and 25 g of brood drawn from a mixture of 20 different polygyne colonies collected near Athens, Georgia, U.S.A. in July 1986. Each colony was given 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, or 256 dealate queens taken at random from a single pool of queens coming from the 20 original colonies. There were 3 replicates of each treatment, for a total of 24 experimental colonies. Colonies were maintained in the laboratory as described by VARGO and FLETCHER (1988).

Nine weeks after set-up, the experimental colonies were weighed and all sexual forms were removed and counted; these included dealate queens, female and male alates, sexual pupae, and sexual larvae. All dealate queens were weighed individually and their spermathecae checked for sperm to determine whether or not they were inseminated.

Field colonies

Twelve polygyne colonies were collected at the Brackenridge Field Laboratory of the University of Texas at Austin in Austin, Texas in spring of 1987. Immediately after collection, dealate queens were removed from the soil and then weighed individually. The weight of each colony was determined by weighing all ants after separating them from the soil by flooding (JOUVENAZ *et al.*, 1977). These colonies had a mean ($\pm$ SD) queen number of 70.9 ± 54.0 (range = 5-186) and weighed 81.7 ± 75.1 g (range = 11.8-266.5 g).

To determine whether the weight of a queen was indicative of her relative fecundity as suggested but not demonstrated by previous studies (FLETCHER and BLUM, 1983; WILLER and FLETCHER, 1986), queens coming directly from the field were weighed and then subjected to a 5-h oviposition test (FLETCHER *et al.*, 1980). All of the tested queens were dissected and their spermathecae examined for sperm to determine whether they were inseminated.

Viability of eggs laid by individual queens

Polygyne colonies were collected during the summer of 1987 at the Brackenridge field laboratory at the University of Texas at Austin. Queens were removed immediately from the soil, weighed and then placed in a small cup for 24 h with 5-10 nestmate workers. Upon removal from the cup, all queens were dissected to determine their insemination status and the eggs were incubated for 72 h at 30° C with workers and then stained for chromatin using the method of VOSS (1985). In all, the eggs of 119 queens (8.5 ± 6.5 queens/colony) were investigated, of which 84 queens (70.6%) were inseminated and 35 were uninseminated. A mean of 118.9 ± 55.5 eggs per queen was examined.

RESULTS

Relationship between queen number and fecundity

The weight of a queen appears to be a relatively good indicator of fecundity for *S. invicta* (fig. 1). This relationship seems to apply equally well to both inseminated and uninseminated queens; when plotted separately and

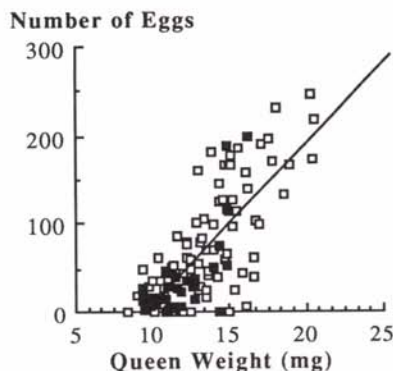


Fig. 1. - Relationship between the weight of dealate queens and their fecundity as measured by a 5 h oviposition test. Open squares represent inseminated queens ($n = 80$) and solid squares represent uninseminated queens ($n = 35$). The line shown is fitted to both inseminated and uninseminated queens pooled and is described by $y = -169.77 + 18.07x$ ($R^2 = 0.57$; $F_{1,113} = 149.53$, $P < 0.0001$).

Fig. 1. - Relation entre le poids des reines désailées et leur fécondité au cours d'un test d'oviposition de 5 heures. Les carrés blancs représentent les reines inséminées ($n = 80$) et les carrés noirs représentent les reines non inséminées ($n = 35$). La droite de régression est calculée pour l'ensemble des reines inséminées et non inséminées. Son équation est: $y = -169.77 + 18.07x$ ($R^2 = 0.57$; $F_{1,113} = 149.53$, $P < 0.0001$).

compared, neither the slopes nor the elevations of the two lines differed significantly (both $t_{112} \leq 1.63$, $P > 0.1$).

In both the laboratory and field colonies, the number of colony queens and mean queen weight were inversely related (fig. 2), indicating that increasing queen number has a negative effect on the fecundity of individual queens. The reciprocal of colony queen number accounted for 88% and 78% of the variation in mean

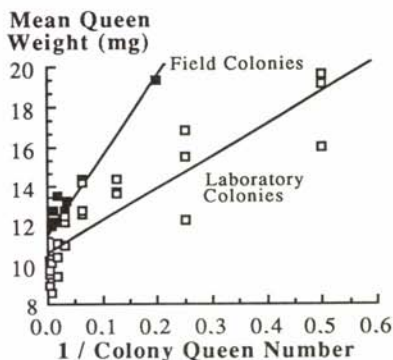


Fig. 2. - Relationship between number of dealate queens in a colony and mean queen weight. Solid squares represent field colonies ($n = 12$) and open squares represent laboratory colonies [$n = 8$ treatments (2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, and 256 queens) $\times$ 3 replicates = 24]. The lines are described by the equations $y = 11.41 + 40.66/x$ ($R^2 = 0.88$; $F_{1,11} = 76.34$, $P < 0.0001$) for field colonies and $y = 10.62 + 16.32/x$ ($R^2 = 0.78$; $F_{1,23} = 76.90$, $P < 0.0001$) for laboratory colonies.

Fig. 2. - Relation entre le nombre des reines désailées présentes dans une colonie et leur poids moyen. Les carrés noirs représentent les colonies provenant de la nature ($n = 12$) et les carrés blancs représentent les colonies maintenues en élevage au laboratoire [$n = 8$ traitements (2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 et 256 reines) $\times$ 3 répétitions = 24]. Les droites de régression sont données par les équations: $y = 11.41 + 40.66/x$ ($R^2 = 0.88$; $F_{1,11} = 76.34$, $P < 0.0001$) pour les colonies provenant de la nature et $y = 10.62 + 16.32/x$ ($R^2 = 0.78$; $F_{1,23} = 76.90$, $P < 0.0001$) pour les colonies maintenues en élevage au laboratoire.

queen weight in field and laboratory colonies, respectively. The reciprocal nature of this relationship suggests that the effect of increasing queen number is strongest when queen number is low (< 50). The slopes of the lines fitted to the field and laboratory colonies differed significantly ($t_{32} = 118.37$, $P < 0.0001$), possibly reflecting differences between field and laboratory conditions and/or between colonies in the Texas and Georgia populations. Nonetheless, that this negative relationship holds equally well for the laboratory colonies where the queens were taken from a single pool demonstrates that the fecundity of queens changes in response to queen number.

There was no significant effect of colony size (total weight) on mean queen weight in the field colonies ($R^2 = 0.15$; $F_{1,10} = 0.20$, $P > 0.66$), despite the large range in colony size, suggesting that colony size by itself bears little if any relationship to the weights of queens. Similarly, there was no significant effect of final colony size on mean queen weight in the laboratory colonies ($R^2 = 0.15$; $F_{1,23} = 0.51$, $P > 0.48$).

Uninseminated queens constituted a substantial proportion of the functional queens in both the laboratory and field colonies. Excluding the treatment receiving 2 queens, in which both queens were inseminated in all 3 replicates, the mean proportion of uninseminated queens in the laboratory colonies from Georgia was 0.21 ± 0.11 , whereas the field colonies from Texas contained a mean proportion of 0.30 ± 0.19 uninseminated queens.

Within the same colony, inseminated queens were generally more fecund than their uninseminated nestmates, weighing 5-25% more. This difference was most striking in the field colonies; excluding the one colony in which only 5 inseminated queens were found, the mean weight of inseminated queens was higher than that of their uninseminated nestmates in all 11 colonies, and these differences were significant ($P < 0.05$, two-tailed t -test) in 8 (73%) cases. Moreover, the heaviest queen was inseminated in 10 (91%) of the 11 colonies and the lightest queen was uninseminated in 10 cases. This same trend held for the laboratory colonies, but here it was not as pronounced.

Viability of eggs laid by individual queens

Both inseminated and uninseminated queens produced a surprisingly variable proportion of nonviable eggs, but this proportion was considerably higher in uninseminated queens (fig. 3; $t_{117} = 16.26$, $P < 0.0001$; angular transformation). Of the 84 inseminated queens examined, 80 (95%) had over 50% embryonated eggs, whereas only 7 (20%) of the 35 uninseminated queens were in the same category. Moreover, 20 (57%) of the uninseminated

queens had no embryonated eggs at all.

There was no significant correlation between queen weight and the proportion of embryonated eggs for either inseminated or uninseminated queens ($r_{83} = -0.11$ for inseminated and $r_{34} = 0.16$ for uninseminated queens, both $P > 0.5$; angular transformation of proportions; see *fig. 3*), suggesting that oviposition rate and egg viability are independently regulated phenomena.

DISCUSSION

Under field conditions, functional queens in polygyne colonies of *S. invicta* may exhibit high variability in fecundity and the proportion of their eggs forming embryos. Much of this variability is related to insemination status, with uninseminated

queens being less fecund and laying a far lower proportion of viable eggs than their inseminated counterparts. Even among inseminated nest-mate queens, there is high variability in fecundity and the proportion of viable eggs laid. Thus it seems reasonable to expect that these differences in reproductivity will translate into short and long term differences in realized reproductive success. Recent genetic evidence of differences in short term reproductive success among cohabiting queens in polygyne *S. invicta* has been obtained by ROSS (1988) who found considerable variability in relative production of female offspring, especially sexuals.

The strong negative correlation between queen number and fecundity of individual queens of *S. invicta* illustrates the 'reproductivity effect' first recorded in the social bees and wasps (MICHENER, 1964). In addition, the finding that the oviposition rate of queens changes in response to queen number demonstrates that queen fecundity in polygyne colonies of *S. invicta* is under social control. The lack of a significant effect of colony size on the fecundity of queens rules out an exclusive effect of decreased nutrition through low worker/queen ratios or the presence of proportionately fewer

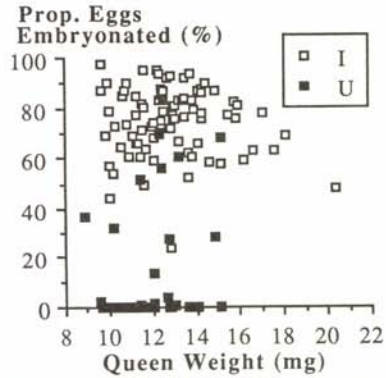


Fig. 3. - Relationship between queen weight, proportion of eggs forming embryos, and insemination status in field collected queens. Inseminated (I): $n = 84$; uninseminated (U): $n = 35$.

Fig. 3. - Relation entre le poids des reines et la proportion de leurs oeufs qui se révèlent embryonnés chez les reines inséminées (I; $n = 84$) et non inséminées (U; $n = 35$), provenant directement de la nature.

fourth instar larvae which are known to affect the fecundity of monogyne *S. invicta* queens (TSCHINKEL, 1988). Rather, that well-developed pheromonal queen control over both adults (FLETCHER and BLUM, 1981, 1983) and larvae (VARGO and FLETCHER, 1986) are known to occur in this species would seem to implicate mutual inhibition via pheromones as the most likely mechanism involved. Recent evidence (VARGO and ROSS, unpublished) suggests that the viability of eggs laid by queens is also under social control.

A surprising result is that oviposition rate and proportion of viable eggs laid are independent in field-collected queens. This indicates that fecundity alone is not an accurate measure of reproductive success in polygyne *S. invicta*. Rather, realized reproductive success of individual queens appears to involve an unsuspected degree of complexity, and it is possible that a similar degree of complexity in reproductive activity exists in other species of social insects. Thus caution should be exercised in equating fecundity with reproductive success, as is commonly assumed in studies of reproductive roles in social insect colonies.

The results of this study give us important insights into the reproductive structure of polygyne *S. invicta*. Nevertheless, we are far from a complete understanding of the reproductive role played by individual queens. Further studies along these lines, especially those concerning the physiological basis of differential reproduction and the social factors influencing it, will no doubt prove rewarding.

REFERENCES

- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., 1981. - Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science*, 212, 73-75.
- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., 1983. - The inhibitory pheromone of queen fire ants: effects of disinhibition on dealation and oviposition by virgin queens. *J. Comp. Physiol. A*, 153, 467-475.
- FLETCHER D.J.C., BLUM M.S., WHITT T.V., TEMPLE N., 1980. - Monogyny and polygyny in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ann. Ent. Soc. Am.* 73, 658-661.
- JOUVENAZ D.P., ALLEN G.E., BANKS W.A., WOJCIK D.P., 1977. - A survey for pathogens of fire ants, *Solenopsis* spp. in the southeastern United States. *Fla. Ent.*, 60, 275-279.
- MICHENER C.D., 1964. - Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. *Insectes Soc.*, 11, 317-341.
- ROSS K.G., 1988. - Differential reproduction in multiple-queen colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, in press.
- ROSS K.G., FLETCHER D.J.C., 1985. - Genetic origin of male diploidy in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), and its evolutionary significance. *Evolution*, 39, 888-903.

- TSCHINKEL W.R., 1988. - Social control of egg-laying rate in queens of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, 13, 327-350.
- VARGO E.L., FLETCHER D.J.C., 1986. - Evidence of pheromonal queen control over the production of male and female sexuals in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Comp. Physiol. A*, 159, 741-749.
- VARGO E.L., FLETCHER D.J.C., 1987. - Effect of queen number on the production of sexuals in natural populations of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, 12, 109-116.
- VARGO E.L., FLETCHER D.J.C., 1988. - On the relationship between queen number and fecundity in polygyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, in press.
- VOSS S.H., 1985. - Rapid, simple DNA staining for fire ant eggs. *J. Entomol. Sci.*, 20, 47-49.
- WILLER D.E., FLETCHER D.J.C., 1986. - Differences in inhibitory capability among queens of the ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, 11, 475-482.

LE REMPLACEMENT DES REINES DANS LES COLONIES ORPHELINES DE LA
FOURMI D'ARGENTINE *Iridomyrmex humilis* Mayr. MECANISMES ET
CONSEQUENCES

L. KELLER¹ & L. PASSERA² & E. VARGO²

1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse

2) Laboratoire d'Entomologie, UPS, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse,
France

Résumé. Chez de nombreuses espèces, comme la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr), les ouvrières sont totalement stériles. Quel est le devenir d'une colonie en cas de mort de la reine? Afin de répondre à cette question, nous avons orpheliné des colonies de fourmis d'Argentine. Environ 70 jours après l'orphelinage, ces colonies ont produit des mâles et des sexués femelles qui se sont accouplés dans le nid, ce qui a permis le remplacement des reines. Cette production de sexués est probablement possible grâce à la présence constante de couvain mâle dans les colonies et à la levée de l'inhibition des reines sur la production de sexués femelles après l'orphelinage. La possibilité de produire de nouvelles reines fécondées joue vraisemblablement un rôle primordial dans l'introduction de cette espèce dans de nouveaux habitats.

Mots clés : fourmis, *Iridomyrmex humilis*, polygynie, régulation sociale, accouplement, colonisation de nouveaux habitats

Implications and mechanisms of queen replacement in queenless colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr).

Summary. The main feature of social insects is the presence of individuals specialised in particular tasks. In many species as for example in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr), workers are totally sterile. This raises the question of whether the colony may survive after the death of the queens. To investigate this question, we orphaned colonies of *I. humilis*. Seventy days after queen removal, these colonies produced males and virgin queens who copulated within the nest c.a. five days after their emergence. The production of females probably occurred after queen removal because in this species queens inhibit their production. The ability of queenless colonies to produce queens is probably an important factor resulting in the accidental introduction by man of *I. humilis* in new habitats.

Key words : ant, *Iridomyrmex humilis*, polygyny, mating, social regulation, establishment in new habitats

Introduction

Les insectes sociaux sont caractérisés par la présence d'individus spécialisés dans la reproduction: les reines. Chez de nombreuses espèces, les ouvrières sont totalement stériles. Quel sera le devenir d'une colonie en cas de mort de la reine? Afin d'étudier cette question, nous avons orpheliné 47 colonies de Iridomyrmex humilis (Mayr) une espèce fortement polygyne (Newell, 1908; Keller, 1988) dont les ouvrières sont totalement stériles (Markin, 1970). Cette espèce est originaire du Brésil ou d'Argentine; elle a été importée par l'homme aux Etats-Unis (Titus, 1906), en Afrique du Sud (Skaife, 1955), en Australie (Passfield, 1968) et en Europe (Marchal, 1917).

Matériel et Méthodes

Plusieurs grandes colonies de I. humilis ont été récoltées en décembre 1985 à Port Leucate près de Perpignan (voir Keller et al. sous presse) dans le Sud de la France. A partir de ces colonies, nous avons constitué 47 colonies orphelines d'environ 650 ouvrières avec du couvain de tout âge dont nous avons régulièrement observé le développement.

Résultats

Mâles

Nonante-quatre pour cent de ces colonies ont produit des larves mâles qui se sont développées à partir du couvain mâle déjà présent dans la colonie. L'élevage du couvain mâle dépend du statut trophique de la colonie comme par exemple le ratio ouvrières/larve, et/ou le nombre de reines par colonies (Passera et al., 1988). Ces larves mâles ont donné naissance à des adultes dès le 14ème jour de l'expérience

Reines

Septante-neuf pour cent des colonies orphelines ont élevé des larves royales alors que dans des colonies possédant des reines fécondées, il n'y a jamais de différenciation de telles larves. Ces larves de reines sont différenciées entre les 24ème et les 53ème jours qui suivent la date de l'orphelinage. Leur apparition plutôt tardive traduit le fait qu'après l'orphelinage seules les très jeunes larves présentent la compétence à la sexualisation. Les larves plus âgées, même en situation d'orphelinage, ont perdu cette possibilité (Passera et Keller, non publié; Passera et Vargo, non publié).

Accouplement dans le nid

Nous avons suivi 38 sexués femelles après leur émergence. Trente-six (95%) de ces femelles se sont accouplées avec succès dans leur nid. Chez I. humilis l'accouplement a lieu 5 ± 2 jours après l'émergence (Passera et Keller, 1987; Keller et Passera, 1988). Les reines ont commencé à pondre immédiatement après l'accouplement. Malgré la forte mortalité des ouvrières dans les colonies, leur nombre était suffisant pour élever ce couvain et les premières ouvrières ont été produites environ 50 jours après le début de la ponte.

Discussion

Le remplacement des reines et un processus commun chez les abeilles et les termites. Chez les fourmis, par contre, ce processus est très rare et il est connu seulement chez Solenopsis invicta (Tschinkel and Howard, 1978), Cataglyphis cursor (Lenoir et al., 1988) et Monomorium pharaonis (Peterson-Braun, 1975). Chez S. invicta ce sont probablement des fondatrices associées à la reine durant la période de fondation qui la remplacent. Chez C. cursor, les reines sont produites à partir d'oeufs pondus par les ouvrières, alors que chez M. pharaonis, le processus de remplacement des reines est similaire à celui de I. humilis.

Il est intéressant de noter que l'unique cas de remplacement des reines semblable à celui de I. humilis existe chez M. pharaonis, une espèce elle aussi fortement polygyne. La polygynie est vraisemblablement un facteur primordial puisque l'accouplement entre individus du même nid n'est possible que chez les espèces polygynes. Il existe plusieurs espèces très apparentées dont l'une est monogyne et l'autre polygyne comme par exemple Myrmica ruginodis, macrogyna et microgyna (Brian et Brian, 1955), Pseudomyrmex ferruginea et P. venefica (Janzen, 1973), Lasius niger et L. sakagamii (Yamauchi et al., 1981). Chez ces trois paires, la première espèce est monogyne et les reines s'accouplent hors du nid alors que la seconde est polygyne et les reines s'accouplent à l'intérieur du nid. Chez les espèces monogynes, il existe probablement une forte sélection contre l'accouplement à l'intérieur du nid afin d'éviter l'inbreeding. Chez les espèces polygynes, comme chez I. humilis (Keller, non publié), les reines et mâles sont probablement produits par plusieurs reines (Keller, non publié) ce qui permet l'accouplement à l'intérieur du nid entre individus peu apparentés.

Finalement il est important de noter que le remplacement des reines permet aux colonies orphelines de survivre. Ceci pourrait jouer un rôle primordial dans les processus de colonisation de nouveaux habitats par la fourmi d'Argentine. En effet, c'est par l'homme que cette espèce a été introduite dans plusieurs continents où elle cause d'importants problèmes économiques et élimine pratiquement toutes les autres espèces de fourmis (Newell and Barber, 1913; Crowell, 1968; Erickson, 1971). Nos résultats montrent qu'il suffit du transport d'un petit groupe d'ouvrières avec du couvain pour entraîner l'introduction de cette espèce dans un nouvel habitat.

Remerciements

Cette étude a été rendue possible grâce à une bourse de l'Université de Lausanne allouée à L.K. pour un stage d'une année à l'étranger.

Références

- Brian, M. V. and Brian, A. D., 1955.- On the two forms macrogyna and microgyna of the ant Myrmica rubra. Evol., 9, 280-290.
- Crowell, K. L., 1968.- Rates of competitive exclusion by the Argentine ant. Ecology, 49, 551-555.
- Erickson, J. M. 1971.- Displacement of native ant species by the introduced Argentine ant. Psyche, 78, 556-267.
- Janzen, D. H. 1973.- Evolution of polygynous obligate acacia ants in Western Mexico. J. Anim. Ecol., 42, 727-750.

- Keller, L. 1988.- Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): an experimental study. Anim. Behav., 36, 159-165.
- Keller, L. and Passera, L. 1988.- Energy investment in gynes of the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). Int. J. Inv. Repr. Dev., 13, 31-38.
- Keller, L., Passera, L. and Suzzoni, J. P.- Queen execution in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr). Physiol. Entomol. (In press).
- Lenoir, A., Querard, L., Pondicq, N. and Berton, F. 1988. Reproduction and dissemination of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Psyche. (In press).
- Marchal, P. 1917.- La fourmi d'Argentine (Iridomyrmex humilis Mayr). Bull. Soc. Et. Vulg. Zool. Agric. Bordeaux, 16, 1-6, 23-26.
- 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.
- Newell, W. 1908.- Notes on the habits of the Argentine or New Orleans ant, Iridomyrmex humilis Mayr. J. Econ. Entomol., 1, 21-34.
- Newell, W. and Barber, T. C. 1908.- The Argentine ant. U. S. D. A. Bureau Bull. 122: 99pp.
- Passera, L. and Keller, L. 1987.- Energy investment during the differentiation of sexuals in the Argentine ant, Iridomyrmex humilis (Mayr). Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 60, 249-260.
- Passera, L., Keller, L. and Suzzoni, J. P. 1988.- Control of brood male differentiation in the Argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr). Insectes Soc., 35, 19-33.
- Passfield, G. 1968.- Argentine ant. Austr. Natur. Hist., 16, 12-15.
- Petersen-Braun, M. 1975.- Untersuchung zur sozialen Organisation der Pharaameise Monomorium pharaonis (L.) (Hymenoptera, Formicidae). 1. Der Brutzyklus und seine Steuerung durch populationseigene Faktoren. Insectes Soc., 22, 269-292.
- Skaife, S. H. 1955.- The Argentine ant, Iridomyrmex humilis Mayr. Trans. Roy. Soc. South-Africa, 34, 355-377.
- Titus, E. S. G. 1905. Report on the "New Orleans" ant (Iridomyrmex humilis Mayr). U. S. Bur. Entomol. Bull., 52, 79-84.
- 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.
- Yamauchi, K., Kinomura, K. and Miyake, S. 1981. Sociobiological studies of the polygynic ant Lasius sakagami. 1. General features of its polydomous system. Insectes Soc., 28, 279-296.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:121-129 (1989)

ETUDES DE QUELQUES FACTEURS INFLUENCANT LA FECONDITE DES
REINES DE *Wasmannia auropunctata* R. (HYMENOPTERA,
FORMICIDAE)

P. ULLOA-CHACON^{1,2} & D. CHERIX²

1) Departamento de Biología, Univ. del Valle, AA 25360, Cali, Colombia

2) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse

Résumé

Il existe dans les sociétés polygynes de la petite fourmi de feu, *Wasmannia auropunctata*, une très grande variation de la fécondité des reines. Ceci est dû en partie, à des facteurs individuels comme l'âge des reines et à des facteurs sociaux comme la composition de la société (quantité et qualité du couvain).

mots-clés: Formicidae, *Wasmannia auropunctata*, fécondité des reines, âge des reines, couvain.

Study of some factors affecting queen fecundity in *Wasmannia auropunctata* (R) (Hymenoptera, Formicidae)

Summary

Within polygynous societies of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, there are large differences in fecundity among queens. This difference partly results from individual characteristics as well as some social factors. In fact we point out that queen age is rather important; the young queens lay more eggs than the old ones. Moreover, queens fecundity is also influenced by worker brood composition; in monogynous colonies without worker brood the oviposition rate of queens is higher and constant compared with colonies containing larvae of different stages (IInd and IIIrd instar).

key-words: Formicidae, *Wasmannia auropunctata*, queen fecundity, queen age, brood effect.

Introduction

Dans le cadre de nos études sur la biologie de la reproduction de la petite fourmi de feu, Wasmannia auropunctata, nous avons constaté que le taux de ponte des reines appartenant à des sociétés polygynes est assez élevé et varie significativement d'une reine à l'autre (ULLOA-CHACON et CHERIX, 1988). Cette variabilité individuelle qui a été mise en évidence chez plusieurs espèces de fourmis (voir ULLOA-CHACON et CHERIX, 1988), nous a amené à aborder plus en détail les facteurs agissant sur la fécondité des reines de W. auropunctata comme un aspect important dans la régulation et croissance des colonies.

De nombreuses recherches chez les insectes sociaux nous permettent de distinguer trois types de facteurs principaux influençant la ponte des femelles reines et ouvrières:

- les facteurs physiques tels que, température, humidité, photopériode, quantité et qualité de nourriture.
- les facteurs internes à l'individu qui se rapportent principalement à ses caractères génétiques et à son état physiologique. Ce dernier peut être déterminé en partie, par l'âge de l'individu.
- les facteurs sociaux qui sont liés à la composition des sociétés: nombre d'ouvrières, présence d'une seule ou plusieurs reines, qualité et quantité du couvain.

Dans ce travail nous nous proposons de tester l'influence de deux de ces facteurs: l'âge des reines en tant que facteur interne, et la quantité et qualité du couvain d'ouvrières présent dans les colonies, en tant que facteur social.

L'influence de l'âge des femelles sur la fécondité, a été considérée chez très peu d'espèces de fourmis. Nous pouvons citer les études de COLOMBEL (1970); PLATEAUX (1970); PETERSEN-BRAUN (1975); MERCIER (1984) et EDWARDS (1987). Le reste des travaux se rapportant à l'âge des reines ont été plutôt dirigés vers son effet sur le déterminisme des castes, et l'évolution du couvain (BRIAN, 1964; voir pour revue PASSERA, 1984)

Le deuxième facteur relatif à l'influence du couvain sur la fécondité, a été partiellement étudié chez Formica fusca (BIER, 1954) et M. ruginodis (MAMSCH, 1967). Chez ces espèces, il s'agirait d'une

inhibition des larves sur la ponte des femelles, ceci dépendant étroitement du rapport larves/ouvrières. En revanche, PASSERA (1972), ne constate aucune inhibition de la fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* en présence du couvain. Des expériences plus récentes ont été réalisées chez la fourmi de feu, *Solenopsis invicta* par TSCHINKEL (1984, 1988). L'auteur démontre que la population larvaire joue un rôle fondamental sur la fécondité des reines.

Matériel et méthodes

a) Influence de l'âge sur la fécondité des reines

Des individus sexués ont été obtenus en laboratoire à partir d'une grande colonie stock provenant des îles Galapagos (Ecuador). Chez cette espèce l'accouplement se déroule à l'intérieur des nids (obs.pers.). Après la fécondation, les femelles désaillées (N=12) ont été marquées individuellement (peinture marktex®) et sont placées avec un millier d'ouvrières dans un nid artificiel. Cette société polygyne a été suivie pendant 16 mois. Après deux, cinq et dix mois, nous réalisons un test d'oviposition. Chaque reine est isolée avec 100 ouvrières pendant 14 jours. Après 7 et 14 jours nous comptons le nombre d'oeufs pondus par chaque reine (voir aussi ULLOA-CHACON et CHERIX, 1988).

b) Influence du couvain sur la ponte des reines

A partir de colonies stock provenant de Cali (Colombie), nous avons formé 30 colonies monogynes avec 6 colonies par traitement (voir tableau ci-dessous).

couvain-ouvrière par colonie		
1 reine fertile + 300 ouvrières	+	50 larves des stades II et III (n=6)
		50 larves du stade II (n=6)
		50 larves du stade III (âgées) (n=6)
		50 prénymphe et nymphe (n=6)
		sans couvain (contrôle) (n=6)

La ponte de chaque reine est suivie sur une période de 21 jours en faisant des contrôles tous les 3 jours. Pour chaque contrôle on dénombre et enlève les oeufs pondus par la reine. On contrôle l'état de développement des larves en remplaçant celles qui ont changé de stade; ainsi, la quantité et la qualité du couvain présent restent constantes pendant toute la période d'expérimentation.

Toutes les observations ont été faites à la loupe binoculaire au moyen d'une lumière rouge afin de ne pas trop perturber les fourmis. Les colonies sont nourries en abondance et sont maintenues dans une chambre climatisée aux conditions suivantes: 24°-26° C, 60-70% HR avec 12 heures par jour de lumière.

Résultats

Ponte et âge des reines

Les femelles récemment désailées ont en moyenne un poids de 1.7 ± 0.2 mg (N=12). Le délai de ponte après la fécondation est de 24 à 48 heures en moyenne.

La durée moyenne de vie pour les femelles dans cette société polygyne est de 13.0 ± 1.8 mois (N=12). Pendant ce temps, nous constatons que la ponte des reines varie au cours du temps (tableau 1). Les 36 test d'oviposition réalisés à trois étapes de la vie de ces femelles, indiquent que la ponte est beaucoup plus importante lorsque les reines sont âgées de cinq mois et diffère significativement de celle obtenue après deux ou dix mois.

Tableau 1. *Nombre d'œufs pondus par jour par les reines (n=12) lors des tests d'oviposition réalisés au cours de leur vie dans une colonie polygyne.*

Table 1. *Egg-production by queens (n=12) during their life-time in one polygynous colony.*

âge des reines (mois)	œufs/reine/jour moyenne $\pm$ S.D.	t-test DF:11
2	6.0 $\pm$ 1.1	p<0.001
5	12.0 $\pm$ 2.5	
10	4.7 $\pm$ 1.4	p<0.001

Influence du couvain sur la ponte des reines

En l'absence complète du couvain (larve ou nymphe) nous remarquons (fig.1), que la ponte des reines de la petite fourmi de feu est constante pendant les 21 jours de l'expérience. La production moyenne d'œufs par reine par jour est égale à 10.2 ± 2.8 (N=6), et la ponte cumulée s'élève à 213.2 ± 31.5 œufs par reine à la fin de l'expérience.

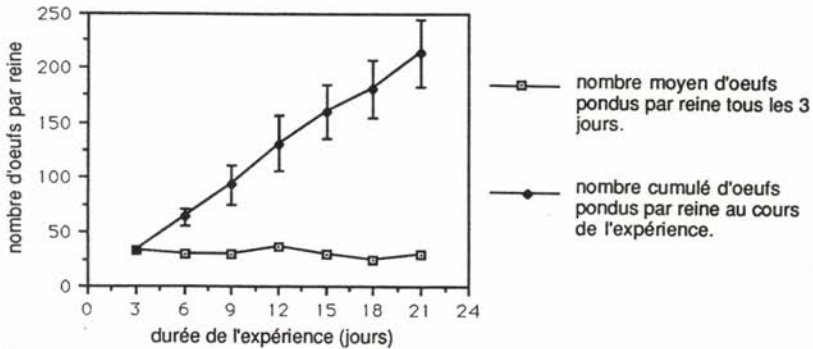


Figure 1. Ponte des reines dans des colonies sans couvain. Chaque colonie ($n=6$) est composée par une reine et 300 ouvrières.
 Figure 1. Queen oviposition in colonies without brood. Each colony ($n=6$) containing one queen and 300 workers.

Dans le cas des colonies contenant des larves, la situation est très différente si on la compare aux colonies établies sans couvain (contrôle) ou avec des prénymphe et des nymphes (tableau 2). On remarque qu'il n'y a pas de différence entre la ponte totale des sociétés sans couvain (213.2 ± 31.5 oeufs par reine) et celle des sociétés avec prénymphe et nymphes (210.1 ± 19.1 oeufs par reine). En revanche, on constate d'importantes différences avec les colonies contenant un mélange de larves de deuxième et troisième stade dans lesquelles la ponte totale s'abaisse à 84.3 ± 31.5 oeufs par reine.

Lorsque nous séparons les stades larvaires II et III (figure 2), nous constatons qu'il existe une différence significative ($t=4.58$; $dl=6$; $p<0.01$) entre la ponte des reines placées avec des larves de stade II (3.5 ± 1.3 oeufs par reine par jour) et celle obtenue lorsque les reines sont en présence de larves de stade III (7.1 ± 1.8 oeufs par reine par jour). On remarque aussi une différence significative ($t=3.78$; $dl=6$; $p<0.01$) entre les colonies avec des larves de stade III et celles contenant des prénymphe et des nymphes (10.0 ± 2.1 oeufs par reine par jour). Cette dernière valeur est similaire à celle obtenue dans les colonies contrôle.

Tableau 2. Ponte moyenne des reines pendant 21 jours dans des colonies de laboratoire composées par: 1 reine + 300 ouvrières et différentes compositions du couvain.

Table 2. Estimate of the average oviposition rate of queens during 21 days in laboratory colonies containing: 1 queen + 300 workers and different brood compositions.

jours	moyenne cumulée d'oeufs/reine		
	avec larves N=6	sans couvain N=6	avec pre.+ny. N=6
3	14.3	33.3	27.1
6	31.6	63.5	56.2
9	46.3	93.5	89.1
12	58.3	130.3	130.2
15	68.2	160.2	162.1
18	77.7	180.5	183.0
21(total)	84.3	213.2	210.1
S.D.	±31.5	±39.4	±19.1
DF:5	Test-t p<0.001		N.S.

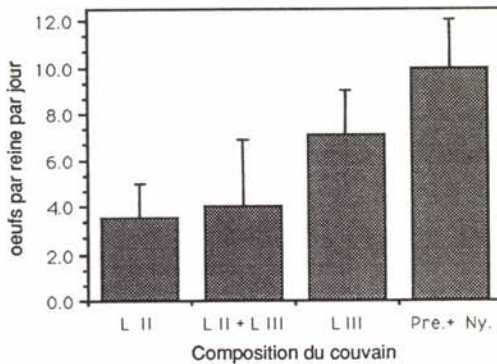


Figure 2. Influence de la composition du couvain sur la fécondité des reines. (LII= 2ème stade larvaire, LIII= 3ème stade larvaire, Pre.= prénymphe, Ny.= nymphes).

Figure 2. Influence of brood composition on production of eggs by queens. (LII= 2nd larval instar, LIII= 3rd larval instar, Pre.= prepupae, Ny.= pupae).

Discussion

Nous résultats montrent que la ponte des reines de W. auropunctata

est fortement influencée par l'âge des reines et par la composition du couvain, plus particulièrement par les larves.

En ce qui concerne la relation entre la fécondité et l'âge des reines, notre espèce se rapproche de la fourmi du pharaon, une autre espèce qui elle aussi est polygyne. Suivant PETERSEN-BRAUN (1975), les reines de Monomorium pharaonis passent par trois phases au cours de leur courte vie (environ 200 jours): une phase juvénile et une phase sénile pendant lesquelles la ponte est réduite et une phase fertile avec une fécondité maximale. D'après EDWARDS (1987), les reines de cette espèce maintenues en condition dygyne, pondent un moyenne de 5 oeufs par jour par reine à l'âge de 1 mois (phase juvénile), 24 oeufs par jour à 4 mois (phase fertile) et 10 oeufs par jour pendant leur dernier mois de vie (phase sénile).

Chez Plagiolepis pygmaea une autre espèce polygyne, MERCIER (1985) observe que dans des sociétés monogynes, les jeunes reines (9 mois) pondent 19 oeufs par jour tandis que les reines âgées (plus de 21 mois), pondent seulement 10 oeufs par jour.

Dans nos expériences chez W. auropunctata, nous avons mis en évidence que la fécondité des reines est dépendante de leur âge. La ponte est faible quand les reines sont jeunes ou vieilles, et atteint un maximum (12.0 ± 2.5 oeufs par reine par jour) à 5 mois, ce qui correspond presque à la demi-vie adulte.

En revanche, il faut souligner que chez des espèces monogynes, caractérisées par une grande longévité, on remarque une augmentation de la fécondité des reines au cours du temps. C'est le cas de Leptothorax nylanderi (PLATEAUX, 1970) et de Odontomachus haematodes (COLOMBEL, 1970). Chez Camponotus lateralis, les reines de 1 à 3 ans pondent peu, tandis que les femelles âgées de 5 à 6 ans, pondent abondamment (PALMA-VELLI et DELYE, 1981).

Nos expériences concernant l'influence du couvain sur la fécondité, montrent que la production d'oeufs dans les colonies sans couvain (contrôle) et dans les colonies avec prénymphes et nymphes est trois fois plus élevée que celle des reines dans des sociétés dont le couvain est constitué de larves. De plus, il y a une différence significative entre les sociétés contenant de larves de stade II et de stade III uniquement.

Chez S. invicta, TSCHINKEL (1988), observe que les larves jeunes

inhibent la ponte des reines tandis que les larves de stade IV, juste avant la nymphose, exercent un effet stimulant sur la ponte. Mais il faut remarquer que dans les sociétés sans couvain, la fécondité des reines est très basse, ce qui n'est absolument pas le cas avec W. auropunctata.

Les différences observées dans nos expériences permettent d'émettre trois hypothèses: 1) une inhibition des larves (principalement du stade II) sur la ponte des femelles (voir aussi BIER, 1954); cette inhibition serait transmise à la reine par trophallaxie via les ouvrières selon le schéma proposé par TSCHINKEL (1986). 2) une concurrence pour la nourriture entre larves et reines; les larves s'appropriant une quantité importante de nourriture au détriment des reines, entraînant ainsi une diminution de la fécondité. 3) une oophagie des larves; toutefois, ceci n'a jamais été observé dans nos colonies expérimentales. Il est donc vraisemblable que seules les deux premières hypothèses interviennent et méritent notre attention.

Resumen

En las sociedades poliginas de la pequeña hormiga de fuego, Wasmannia auropunctata, la rata de fecundidad de las reinas es muy variable de un individuo a otro. Lo anterior se debe en parte, a la influencia de factores propios al individuo como su edad (la fecundidad de las reinas varía durante el transcurso de la vida); y a la influencia de factores de tipo social, como la composición de las colonias en relación a la cantidad y calidad de cría presente. En efecto, el número de huevos puestos por la reina es mucho mayor en colonias sin cría de obreras que en colonias que contienen larvas de obreras en segundo y tercer estado de desarrollo.

Remerciements

Nous remercions vivement Laurent Keller (Lausanne) pour ses commentaires et suggestions. P. Ulloa-Chacon tient à remercier L'Université del Valle (Colombie) pour son soutien et son aide financière.

Références

- BIER K., 1954. - Ueber den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnen Fertilität im Ameisenstaat. Insectes Soc., 1, 7-19.
 BRIAN M. V., 1964. - Studies of caste differentiation in Myrmica

- rubra 7. Caste bias, queen age and influence. Insectes Soc., 11, 223-238.
- COLOMBEL P., 1970. - Recherches sur la biologie et l'éthologie d'Odontomachus haematodes L., biologies des reines. Insectes Soc., 17, 199-294.
- EDWARDS J.P., 1987. - Caste regulation in the pharaoh's ant Monomorium pharaonis : the influence of queens on the production of new sexual forms. Physiol. Ent., 12, 31-39.
- MAMSCH E., 1967. - Quantitative Untersuchungen zur Regulation der Fertilität im Ameisenstaat durch Arbeiterinnen, Larven und Königin. Zeit. Vergl. Physiol., 55, 1-25.
- MERCIER B., 1984. - Rôle de la polygynie dans la productivité des reines de la fourmi Plagiolepis pygmaea Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Thèse 3ème cycle. Toulouse. 130 pp.
- PALMA-VELLI G., DELYE G., 1981. - Contrôle neuro-endocrine de la ponte chez les reines de Camponotus lateralis Olivier (Hym. Formicidae). Insectes Soc., 28, 167-181.
- PASSERA L., 1972. - Etude de quelques facteurs réglant la fécondité des reines de Plagiolepis pygmaea Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Soc., 19, 369-388.
- PASSERA L., 1984. - L'organisation sociale chez les fourmis. ed. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 360 pp.
- PETERSEN-BRAUN M., 1975. - Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise Monomorium pharaonis (L.) (Hymenoptera, Formicidae). I. Der Brutzyklus und seine Steuerung durch Populationseigene Faktoren. Insectes Soc., 22, 269-291.
- PLATEAUX L., 1970. - Sur le polymorphisme social de la fourmi Leptothorax nylanderi (Förster). I. Morphologie et biologie comparées des castes. Ann. Sci. Nat. Zool., 12, 373-478.
- ULLOA-CHACON P., CHERIX D., 1988. - Quelques aspects de la biologie de Wasmannia auropunctata (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). Actes Coll. Insectes Sociaux., 4, 177-184.
- TSCHINKEL W. R., 1984. - Social regulation of queen fertility in the fire ant, Solenopsis invicta. Abst. 16 th International Congress of Entomology. Hamburg., p. 502.
- TSCHINKEL W. R., 1986. - The ecological nature of the fire ant: Some aspects of colony function and some unanswered questions. In Fire Ants and Leaf-cutting ants. Biology and Ecology: 72-87. C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer (eds.), Westview Press, Boulder and London 435 p.
- TSCHINKEL W. R., 1988. - Social control of egg-laying rate in queens of the fire ant, Solenopsis invicta. Physiological Entomology, 13, 327-350.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:131-136 (1989)

MUTUAL BENEFIT FOR REPRODUCING AND NON-REPRODUCING FEMALES IN
NESTS OF THE CARPENTER BEE *Xylocopa pubescens* Spinola

J. VAN DER BLOM

Department of Comparative Physiology, Univ. of Utrecht, Postbus 80.086,
3508 TB Utrecht, The Netherlands

SUMMARY

Since recently emerged adults of *X. pubescens* seem to depend on food and protection given by their mother, the species can be considered as being obligately social. After this initial phase, young females can choose between starting a solitary nest themselves, or staying in the maternal nest. Inside social nests, however, there is a distinct separation between reproducing and non-reproducing females. The advantages of this form of sociality for both egg layers and non-egg layers will be discussed. The severe competition for nesting sites is considered to be the most important factor inducing sociality.

Bénéfice mutuel pour des femelles reproductrices et non-reproductrices dans
les nids de l'abeille de bois *Xylocopa pubescens* Spinola

RÉSUMÉ

Puisque les jeunes adultes de *X. pubescens* dépendent de la nourriture et de la protection offertes par la mère, l'espèce peut être classée comme obligatoirement sociale. Après cette première phase, les femelles peuvent choisir entre commencer un nouveau nid solitaire elles-mêmes, ou rester dans le nid maternel. Dans les nids sociaux, il y a pourtant une séparation évidente entre les femelles pondeuses et les femelles non-pondeuses. Les avantages de ce système (eu-)sociale pour ces deux groupes de femelles, notamment en fonction de la compétition pour les nids disponibles dans l'habitat, seront discutés.

INTRODUCTION

Carpenter bees make their nests in all kinds of wood in which they are able to dig a tunnel-system. This system may be linear and small, or it may have been extended to a complicated branched nest.

Since *Xylocopa pubescens* may live solitarily or share a nest with conspecifics, this species is very suitable for studying the factors leading to sociality. Earlier studies have revealed that about three overlapping

generations may be raised during the active season in spring and summer. The nests may then become inhabited by matrilineal colonies, in which the original foundress and/or one or more of her daughters will continue to reproduce (Ben Mordechai et al. 1978; Gerling et al. 1981).

Among others, Van der Blom & Velthuis (1988) have provided data concerning several factors that influence sociality. These data will be discussed and extended in this paper. The significance of the social system for reproducing and the non-reproducing individuals will be investigated.

MATERIAL AND METHODS

The study was performed in Israel, at the Hatzeva Field Centre in the Rift Valley, about 30 km South of the Dead Sea. It covered the period between half April and the end of August, the major part of the reproductive season of the bees. The population under study had become established in a shady place where suitable nest material (boards of soft timber and hollow *Arundo donax* canes) was provided by several investigators during subsequent years of research. Individually tagged females from 21 nests were observed daily during the activity periods; developments and behaviour inside the nests were observed by means of X-radiography. While using this method of observation, individuals could be recognized since they were, together with the paint mark, labeled with a tiny piece of lead. Further details can be found in Van der Blom & Velthuis (1988) (= B & V, '88).

RESULTS AND DISCUSSION

Figure 1 shows a model in which an attempt is made to outline factors relating to sociality. The first and very important character of the desert habitat is the scarcity of suitable wood for making nests. This causes strong competition for nesting sites (Ben Mordechai et al. 1978; Velthuis, 1987; data on usurpation of unguarded nests in our situation are given below). It is not only *X. pubescens* which depends on this resource; other carpenter bees (*X. sulcatipes*) and several species of wasps use the same substrate for nesting. Females of these species, which do not have a nest themselves, search for opportunities to start nesting. If they find an empty or unguarded tunnel, they enter, break down any cells present, clean it, and start to make new cells themselves (B & V, '88).

This competition is based not only on the scarcity of suitable substrate, but also on the value of an already constructed burrow, because we observed that bees fight for existing nests even when plenty of timber of the right quality (provided by the investigators) was available (B & V, '88).

Guarding the nest against intruders is important for females if they are not to lose their nest (B & V, '88)(3). As a consequence, they have to limit their absence from the nest, and thus reduce to a minimum the time spent foraging (4).

Velthuis & Gerling (1983) and Van der Blom & Velthuis (1988) showed that teneral (during the first days of their adult life) eat at least as much pollen as they did throughout the larval stage. Also, they receive considerable quantities of nectar from the forager through trophallaxis (Gerling et al.

1981, 1983; B & V, '88). This food appears to be very important for the teneral; they need it to become active and sexually mature (B & V, '88). Different from the truly solitary bees, *X. pubescens* thus postpones part of the provisioning from the larval stage until the young adult stage. In fact, because nest defence takes precedence at the time cells are being provisioned, the young adults are not fully developed upon emergence (5), and need additional feeding (6).

The young bees are thus absolutely dependent on their mother for protection and food (7), so the social phase has become an obligatory phenomenon (8).

Inside the nest, the bees engage in many social interactions (9), such as trophallaxis (both 'forced' and as a form of 'voluntary' feeding of nest mates) and allogrooming, the significance of which is only poorly understood (B & V, '88).

Cohabitation in one nest provides advantages but also creates problems for all individuals involved. For egg layers, which are also the exclusive foragers, nest mates can be seen as helpers against intruders that might take over the nest: Solitary nests were taken over frequently (16 times, which reflects about 64% of the cases of solitary breeding), whereas no nests were taken over once there were other adult and mature females present in addition to the forager (on average, this multi-female situation occurred about 45% of the time in the 21 nests under study).

Instead of taking over the nest for reproduction, intruders may steal food from nests of their own species, or of a different species of carpenter bees (12). Some individuals specialize in this foraging strategy (Velthuis, 1987). Such pollen robbery never occurred when a nest was guarded, but it happened frequently in solitary nests (B & V, '88).

However, in small nests there is only room for one individual to make cells and to lay eggs (B & V, '88). Since these nests are so valuable, it is only to be expected that within a nest there is competition for this dominant position (10). In 17 cases (12 different nests) we investigated which individuals proceeded to reproduce after a new generation had matured inside the same nest:

- 11 times this was the mother in presence of her daughter(s);
- 2 times a daughter immediately took over the reproduction after the mother died;
- 4 times a daughter took over in the presence of her mother. In total 33 females were born in these nests of which 6 (=18.2%) reproduced in the parental nest during the same season (if the observations would have been continued during the next season, this percentage might very well have become larger, since probably many females hibernate in their parental nest and start to lay eggs in spring).

In two of the four cases in which the mother was still present when a daughter took over, we noted that the mothers were not yet at the end of their reproductive capacities. After some time these mothers left (or were forced to leave) and started to excavate a new nest at a different place, in which they also made cells. In both cases, the mother landed on the original nest several times after the separation, but received the same agonistic treatment from the daughter as a strange intruder. In the other two cases, the mother stayed in the nest beside her daughter (and acted as a guard) for quite a long period.

Nest sharing by unrelated individuals was not observed during this research, except in one case, where an intruder left one pupa undamaged after

usurping the nest. The pupa emerged and remained inside the nest, as regular offspring in a normal situation, and acted as a guard later on. This has also been observed by Velthuis & Gerling (1983), but the thusfar, frequency of such observations appears to be too low to consider this a regular phenomenon in this species.

Considering the observed phenomena, *Xylocopa pubescens* can be classified as eusocial (c.f. Michener, 1985):

- there is a necessary overlap of generations;
- inside the nests there is a strict reproductive dominance and, consequently, a division of labour;
- non-reproductives actively engage in nest defence, which can be seen as a form of indirect brood-care.

I conclude that for non-reproducing females it appears to be a very attractive alternative to remain safely in the parental nest, and to wait for an opportunity to become an egg layer. Since the maintenance of the nest is very much in their own individual interest, it is only logical that they help to defend it. However, the option of staying in the maternal nest is only available to a small portion of the females. The majority will be forced out by their mother or their sisters. It is also obvious that egg layers do not only profit from the services of their nest mates (guards), but at the same time they have to compete with them for the dominant status.

Thus, eusociality in this species mainly seems to be rooted in mutualistic nest sharing. Observations on competition between a mother and her daughters (the daughters taking over from their mother) are hard to understand in terms of kin-selection theories. However, more observations are needed in order to be able to tackle this problem. The fact that nest sharing by unrelated individuals only seems to occur so seldom (as explained above) may indicate the importance of kin selection to the behaviour of this carpenter bee.

ACKNOWLEDGEMENTS. - The author wishes to thank Dr. H.H.W. Velthuis, Prof. Dr. D. Gerling, Prof. Dr. A. Zahavi, R. Stark Msc. and M. Cohen for their cooperation and help during the research. Dr. H.H.W. Velthuis, Dr. M. Hansell, Drs. K. Hogendoorn and Dr. M.J. Sommeijer are thanked for their comments on the manuscript. Miss S.M. MacNab is thanked for giving linguistic advices and Mrs I. Rottier for translating the summary into French.

Financial support was provided by the Uyttenboogaart-Eliassen Foundation and by the Netherlands Organization for Scientific Research (NWO).

REFERENCES

- BEN MORDECHAI, Y., COHEN, V., GERLING D. & MOSCOVITZ E., 1978 - The biology of *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera, Anthophoridae) in Israel. *Isr. J. Entomol.* **12**, 107-121.
- BLOM, J. van der & VELTHUIS, H.H.W., 1988 - Social behaviour of the Carpenter Bee *Xylocopa pubescens* (Spinola). *Ethology* **79**, 281-294.
- GERLING, D., HURD, P.D. Jr & HEFETZ, A., 1981 - In-nest behaviour of the carpenter bee *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera, Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **54**, 209-218.

- , -- & --, 1983 - Comparative behavioural biology of two Middle East species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille)(Hymenoptera, Apoidea). *Smithson. Contr. Zool.* **369**, 33 p.
- MICHENER, C.D., 1985: - From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? *Fortschritte der Zoologie.* **31**, 293-305.
- VELTHUIS, H.H.W., 1987 - The evolution of sociality: Ultimate and proximate factors leading to primitive social behaviour in carpenter bees. In: PASTEELS, J.M. & DENEUBOURG, J.L. (ed.) - *From individual to collective behaviour in social insects*. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. p. 405-434.
- & GERLING, D., 1983 - At the brink of sociality: interactions between adults of the carpenter bee *Xylocopa pubescens* Spinola. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **12**, 209-214.

THE EFFECT OF MULTIPLE QUEENS IN SMALL GROUPS OF *Myrmica rubra* L.

G.W. ELMES

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

SUMMARY

The results from three experiments, designed to test the effect of multiple queens upon the productivity of small cultures of *Myrmica* ants, show that under laboratory conditions there is no advantage for a large queen pool. In fact there is a clear indication that surplus queens reduce the productivity of their worker group, this is true both under conditions of abundant food and starvation.

Surplus queens therefore act as parasites on the workers. This contention is discussed briefly in terms of kin selection. The conclusion is that high levels of polygyny persists because *Myrmica*, both queens and workers, are relatively short lived and have low average relatedness so that both attempt to maximise their individual fitness through worker produced males. Polygyny therefore has ecological advantages that are balanced by the tendency of the whole system to produce true social parasites.

RESUME

Les résultats obtenus dans trois expériences entreprises pour mesurer les effets de la polygynie sur la productivité de petits élevages de fourmis du genre *Myrmica*, montrent que dans des conditions de laboratoire, un grand groupement de reines ne présente pas d'avantages. De fait, il apparaît clairement qu'un nombre excessif de reines réduit la productivité de leur groupe d'ouvrières que ce soit dans conditions d'alimentation abondante ou de disette.

Les reines surnuméraires se comportent donc en parasites de leurs ouvrières. Cette affirmation est discutée brièvement dans le cadre de la théorie de la sélection de parentèle. On aboutit à la conclusion que de hauts degrés de polygynie ont été retenus par l' Evolution parce que chez *Myrmica* à la fois les reines et les ouvrières ont une durée de vie plutôt brève et un faible degré de parenté si bien que toutes deux s'efforcent de maximaliser leur aptitude individuelle à travers la production de mâles issus d' ouvrières. La polygynie présente donc des avantages écologiques qui sont compensés par la tendance du système entier à produire de vrais parasites sociaux.

INTRODUCTION

Myrmica rubra is the most polygynous of all the western palaearctic *Myrmica* species; densities greater than 1 queen per 20 workers are often found in natural colonies (Elmes 1973). Yet, laboratory studies show that one queen is capable of maintaining a colony of at least 250 workers. Why then do many wild colonies have so many surplus queens?

I offer three explanations: 1. Surplus queens enable the colony to respond very quickly to bonanza years, allowing it to produce many new workers. 2. They offer no advantage in good or average years but during periods of hardship the workers may select a few of the best queens and eliminate older or inferior ones, ensuring a quick recovery of the worker population. 3. In this species the surplus queens act as social parasites on the worker population.

All of these ideas imply selection for polygyny by improved worker fitness, through their production of sons. It is hard to see any advantage for individual queens in being part of a large group, other than during the colony founding stage. This will be taken up in the discussion.

In order to test some of these ideas I have started a series of rearing experiments, using small cultures of workers with differing densities of queens and different levels of feeding. The results of the first of these are reported in this paper.

METHODS

All experiments were started immediately after hibernation. Artificial colonies, being fragments of larger natural ones, were maintained at 20° C in plastic Janet type nests. Results are thus comparable with similar earlier studies made by M.V.Brian and G.W.Elmes. A difficulty was that earlier experiments have shown huge variation in productivity between different wild colonies which often masks the effects of the experimental treatments. Normally this is countered by taking each set of treatments from the same wild colony. However, it was not always possible to obtain the large numbers of queens required from a single colony. In every case the total brood produced was recorded at the end of the summer period, when some of the larvae naturally enter a diapause in anticipation of the winter. Queens were also weighed individually at this time.

Experiment 1: The first replicate comprised 3, 6 or 12 queens with 60 workers given three levels of food (ample, adequate & low) making a total of 9 cultures all taken from the same wild colony. Ample food ensured that each week, each worker had at least 1 *Drosophila melanogaster* larva and 1mg of sucrose, adequate food was 0.25 *Drosophila* larva and 0.25 mg. sucrose, low food was 0.07 *Drosophila* and 0.07mg. sucrose. These amounts were calculated from the data given by Brian & Abbott (1977). A second replicate comprised 6 queens + 30 workers, 3 queens + 30 workers and 3 queens + 60

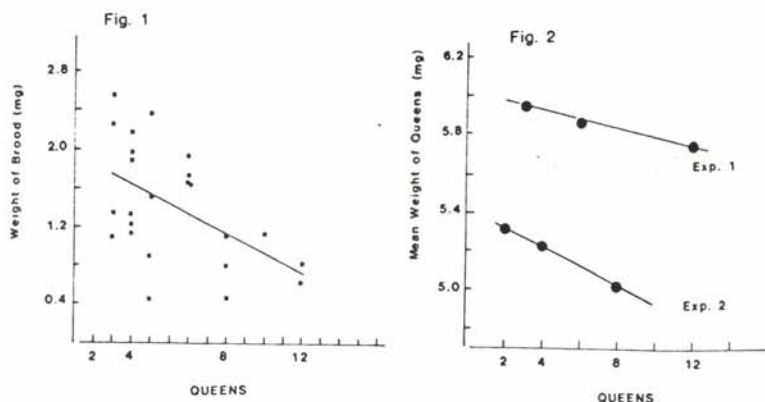


Fig. 1. Weight of over-wintering brood per worker plotted against the number of queens, combining Exps. 1 & 2.

Fig. 2. The mean weight of queens plotted against number of queens. The regression lines are significant but different for Exps. 1 & 2.

workers, giving the same worker queen ratio as replicate 1. however, several different wild colonies were needed to cross replicate the treatments so that the results were confounded both by worker numbers and source colony.

Experiment 2: Only the effect of multiple queens was tested by giving cultures of 32 workers and 32 small over-wintered larvae either 2, 4 or 8 queens, with ample food. Four different wild colonies were used as replicates.

Experiment 3: Here the effect of groups of young freshly mated queens was tested. *Myrmica scabrinodis* Nyl. queens were used because newly mated *M. rubra* were not available. Four replicates of 12, 6 and 3 queens, taken from a mating swarm, were set in Janet type nests to over-winter. In the following spring these were given with ample food because colony foundation in *Myrmica* is not claustral.

RESULTS

Experiment 1 (Table 1): Consider the fresh weights of queens at the end of the experiment; replicate 2 can be ignored because it is confounded by colony variation (ie. different colonies provided stock for different treatments). Although the queens in the low food treatment were lighter on average than the other two food treatments this was not significant, however, the differences between the queen number treatments are significant ($P = 0.02$), showing that queens are not as well nourished in large groups as in small ones.

TABLE 1. Experiment 1: Summary of the state of the experimental cultures at the end of the first year.

FOOD		Initial number of workers per queen											
		5			10			20			Mean		
		W	B	Q	W	B	Q	W	B	Q	W	B	Q
Ample	R1	0.67	0.80	5.90	0.43	1.65	5.83	0.93	2.17	6.06	0.68	1.54	5.89
	R2	0.96	1.73	6.08	1.16	1.23	5.88	1.38	1.90	5.74	1.17	1.62	5.94
Adequate	R1	0.60	0.62	5.79	0.58	1.65	6.03	0.58	1.33	5.98	0.59	1.20	5.88
	R2	0.87	1.93	6.34	0.73	1.97	6.03	0.73	1.13	5.88	0.77	1.68	6.15
Low	R1	0.07	0	5.43	0.17	0.10	5.84	0.10	0.33	6.54	0.11	0.14	5.70
	R2	0.03	0	5.06	0.07	0	5.42	0.25	0	6.23	0.12	0	5.44
Mean	R1	0.45	0.47	5.73	0.39	1.13	5.89	0.53	1.28	6.15			
	R2	0.62	1.83	5.83	0.65	1.07	5.78	0.78	1.01	5.95			

The three levels of queen density used are shown against the three feeding treatments, the column and row means are also given. R1 and R2 are the results for replicates 1 & 2, W = the number of workers surviving as a proportion of the original number, this includes any new workers produced. B = the weight of over-wintering brood (mg) per worker originally given. Q = the average fresh weight of queens (mg), the means for this have been adjusted for the numbers of queens given.

TABLE 2. Experiment 2: Summary of the state of the experimental cultures at the end of the year.

Initial number of workers per queen												
REPLICATE	4			8			16			Mean		
	W	B	Q	W	B	Q	W	B	Q	W	B	Q
R1	1.03	1.09	4.86	0.63	0.43	5.32	0.88	2.22	5.68	0.85	1.25	5.11
R2	0.53	0.78	4.83	1.06	1.50	4.74	1.06	2.53	5.39	0.88	1.60	4.88
R3	1.53	1.13	4.61	0.69	2.25	4.80	1.00	1.34	4.90	1.07	1.57	4.71
R4	1.69	0.44	5.78	1.47	0.88	6.04	1.72	1.09	5.32	1.63	0.80	5.79
Mean	1.19	0.86	5.02	0.96	1.26	5.22	1.16	1.80	5.32			

The three levels of queen density used are shown against the four replicates R1-R4. The column and row means are also given. W = the number of workers surviving as a proportion of the original number, this includes any new workers produced. B = the weight of over-wintering brood (mg) per worker originally given. Q = the average fresh weight of queens (mg), the means for this have been adjusted for the numbers of queens given.

Fig. 3

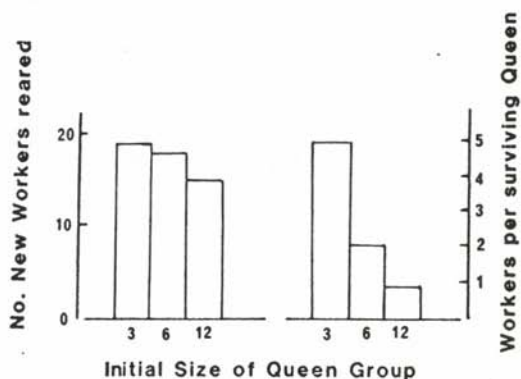


Fig. 3. The total number of workers and number per surviving queen, produced by three different sized groups of young newly mated *Myrmica scabrinodis* queens, in Exp. 3.

The number of workers at the end of the summer (= old workers + new production) varies significantly between the food treatments, most being due to the very low survival the low food treatments. Although there is an indication that there were fewer workers surviving or reared with the higher queen numbers, this relationship is not statistically significant. Both effects are more marked when the weight of over-wintering larvae is considered, there being a strong indication of an effect of queen number in replicate 1 ($p = 0.05$).

Experiment 2 (Table 2): Note here the considerable variation between the different colonies (replicates). The differences between the queen number treatments are not statistically significant, nevertheless, like experiment 1, there is a strong indication that queens are less well nourished and that fewer over-wintering larvae are reared with high queen numbers.

When the results of Exp.1 & 2 are taken together there is a clear correlation between the numbers of surviving workers and the weight of brood left to over-winter ($P < 0.01$). Regardless of subsequent treatment, the cultures can be divided into two classes, those that were originally given about 60 workers and those given about 30 workers. The former reared an average of 42mg and the latter 84mg. of over-wintering brood. When the weight of brood/worker reared is plotted against the actual number of queens in the culture, a significant negative regression is obtained ($r = -0.53$ $P = 0.02$ Fig.1).

Likewise, if the weights of queens are plotted against the actual number of queens (Fig.2) significant but different relationships are obtained from the two experiments ($P < 0.05$).

Experiment 3: By the end of the summer period about 65% of all the queens had died, mortality appeared to be random; no differences could be detected for size of founding group. In every culture, young workers were reared but there was no over-wintering brood. No significant difference was noted between the treatments for the number of workers produced but if these are expressed as number per surviving queen then clearly the queens in small groups have more workers available to them than those in large groups (Fig.3).

DISCUSSION

These experiments show that there is huge colony variability to be contended with when trying to isolate the effects of caste numbers on productivity. The variation between queens is related to size, ovaries and age, even so we have little idea how much of this is genotypic and how much is phenotypic. We have even less idea why workers from different colonies and from different areas work at different rates, this might be a phenotypic conditioning to an environmental factor such as temperature, so that when they are all reared at a constant 20 °C in the laboratory, some do better than others. This needs more study.

Nevertheless, there is a strong consistency between the three experiments. First, production depends on worker number, eg 60 workers averaged 84mg over-wintering larvae whereas 30 workers averaged only 42mg regardless of the number of queens they were given. In future experiments the number of workers should be constant and variation in queen density induced by varying queen numbers.

Secondly, the food levels in experiment 1 gave rather surprising results, ample food treatments did little better, in terms of survival and brood production, than adequate food. There was no evidence that a culture with a large pool of queens could use the surplus to produce more ants than a similar sized one with few queens, showing that production is limited by the worker pool's capacity to work and not the fecundity of the queens. This is contrary to the prediction of hypothesis 1 (see introduction). Under starvation or low food the workers died rather than allow the queens to die, and there was virtually no production of brood, contrary to hypothesis 2.

This leaves the third possibility that queens merely parasitize the worker pool. These experiments tend to support this. There is a clear and consistent indication that surplus queens actually reduce the capacity of their worker pool to produce brood. The simplest interpretation is that each queen takes the full attention of say 2-3 workers. Under ideal conditions roughly 1.5 new ants are produced per worker so that each queen actually prevents the production of 3-5 new workers.

Myrmica rubra colony. Here, the assumption holds in the experimental situation and agrees with field observations, where queen number has a negative and worker numbers a positive effect on both the size and numbers of workers and larvae in the nest (Elmes 1974).

High levels of primary polygyny have been assumed to be an advantage in a colony founding situation and persistent secondary polygyny is explained by colonies being in a permanent founding condition. However, experiment 3 suggests that in *Myrmica*, a large group of queens does no better in absolute terms and far worse in terms of production per queen than a small group. This can be explained if there are two types of queen, analogous to the microgyne and macrogyne of *Myrmica ruginodis* Nyl. There may be "foundresses" that can cope with no workers and "joiners" that need worker help to rear brood. Experiment 3 may then be artificial in that any foundress effect might have been inhibited by the inclusion of "joiners" due to queen groups being a random selection rather than self chosen.

If "joiner" queens act as parasites on the workers then clearly there are the normal competitive interactions between them and the density effects associated with overburdening the host population. However, the system can not evolve simply as a parasitic one because of the paradox that the parasites are also progenitrix of the host population. Ruling out a group selection type hypothesis such a system could only arise if it gave increased fitness to individual workers. Given that in highly polygynous colonies there is low relatedness (Pearson 1983), the benefit an individual worker can only be by her producing sons.

All *Myrmica* workers can lay male eggs and in *M. rubra* these can be numerous (Brian 1969, Smeeton 1982). A worker lives about a year and her eggs take about a year to develop into mature males. Therefore an average worker depends upon the next generation of workers to complete the development of her sons. Thus she must offset a possible advantage in "cheating" her fellow workers and co-operate in rearing some of the queens eggs to produce new workers and it does not really matter if the queen is related or not. If queens are short-lived, as seems likely in the genus *Myrmica*, then the queen also benefits because she obtains grandsons from the following generation of workers.

Under this hypothesis gynes should only be produced when there are few queens and the workers are more likely to be related to the gynes. My opinion is that in the habitats where *Myrmica* specialise, gyne production is regulated by so many chance environmental factors that any selective manipulation of sexual investment is mostly on the male numbers. Gyne production being merely opportunistic. This both accommodates the queen effect shown in the laboratory and the very highly male biased sex-ratios shown in field populations.

To summarize, I think that the whole social system of the genus *Myrmica* is worker driven. High polygyny is a product of short lived queens (Elmes 1980) specialising on unstable, transient and harsh habitats which cause frequent colony fragmentation. This strategy has the high risk of "joiner-cheating" where some of the surplus queens

lay eggs that have much higher "queen potential" and reduced "plasticity" or worker potential (see Brian's Caste Determination series 1-9: Brian & Kelly 1967).

Such "cheats" are in effect social parasites on the other queens who themselves are exploiting the workers. In general cheating should be an unsuccessful strategy but occasionally, if there is inbreeding between the "cheats" progeny combined with reduced size and fecundity of queens, then a new sibling social parasite might be evolved very quickly. This might explain the high incidence in the genus *Myrmica* of social parasites, such as *M. rubra microgyna* and *Myrmica hirsuta* Elmes, which are closely related to their host (Elmes 1978).

REFERENCES

- Brian, M.V. 1969., - Male production in the ant *Myrmica rubra* L. *Insectes sociaux* 16, 249-268
- Brian, M.V., Abbott, A.M., 1977. - The control of food flow in a society of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, 25, 1047-1055.
- Brian, M.V., Kelly, A.F., 1967. - Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 9. Maternal environment and the caste bias of larvae. *Insectes sociaux* 14, 13-24.
- Elmes, G.W., 1973. - Observations on the density of queens in natural colonies of *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.). *J. Anim. Ecol.*, 42, 761-771.
- Elmes, G.W., 1974. - The effect of colony population on caste size in three species of *Myrmica* (Hym. Form.). *Insectes sociaux* 21, 213-230.
- Elmes, G.W., 1978. - A morphometric comparison of three closely related species of *Myrmica* (Formicidae), including a new species from England). *Syst. entomol.* 3, 131-145.
- Elmes, G.W., 1980. - Queen numbers in colonies of ants of the genus *Myrmica*. *Insectes sociaux* 27, 43-60.
- Pearson, B., 1983. - Intra-colonial relatedness amongst workers in a population of nests of the polygynous ant *Myrmica rubra* L. *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 12, 1-4.
- Smeeton, L., 1982. - The effects of the sizes of colony worker and food store on the production of reproductive eggs by workers of *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae). *Insectes sociaux* 29, 475-484.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:145-152 (1989)

ATTRACTIVITE DE LA REINE HOMOCOLONIALE *Cataglyphis cursor*
Fonscolombe (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

F. BERTON¹ & A. LENOIR² & A.M. LE ROUX¹ & G. LE ROUX¹

- 1) Laboratoire d'Ethologie et Psychophysiologie, Fac. des Sciences, 37200 Tours, France
- 2) Laboratoire d'Ethologie et de Sciobiologie, UA CNRS 667, Univ. Paris XIII, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse

RESUME

Malgré la faculté assez exceptionnelle des ouvrières orphelines de *Cataglyphis cursor* à reproduire une société complète par parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque et leur capacité à accomplir les tâches essentielles à la vie de la société, la reine semble jouer un rôle fondamental.

Nos expériences portent sur l'étude du répertoire comportemental exprimé dans des conditions standards. Dix ouvrières issues d'une même société sont mises dans une situation de choix et l'attractivité différentielle entre leur propre reine et une ouvrière est mesurée dans un olfactomètre.

Deux cas sont envisagés : 1) La reine et les onze ouvrières sont prélevées au moment du test sans avoir subi aucune séparation. 2) les ouvrières sont séparées de la reine depuis plusieurs mois et sont donc orphelines.

L'analyse des résultats montre que le comportement des orphelines est grandement modifié. La chute importante de l'attractivité de la reine est parallèle à une baisse de l'activité générale et se manifeste par un appauvrissement du répertoire comportemental.

MOTS CLES : Reine, Attractivité, Répertoire Comportemental, Sociétés Orphelines, *Cataglyphis cursor*, Hymenoptera.

SUMMARY

ATTRACTIVITY OF NESMATE QUEEN OF *CATAGLYPHIS CURSOR* FONSCOLOMBE - (HYMENOPTERA : FORMICIDAE). EFFECT OF QUEENLESSNESS ON WORKER-BEHAVIOURAL REPERTOIRE.

Orphaned workers are able to produce queenright societies thanks to thelytoky and arrhenotoky. The queen seems to play a prominent role in the society although queenless workers can carry out most of the tasks.

We measured the attractive power of the queen compared with a worker in a standard olfactometer. Ten nestmate workers developed a behavioural repertoire that was described and analysed under two different conditions. 1) The queen and the eleven workers were sampled from the same society. 2) The eleven workers were sampled from a sister colony created by partition of the original queenright society at least four months ago.

Results show that the behaviour of the queenless workers is greatly affected. The reduction of queen's attractivity seems to parallel a general activity impairment and an impoverishment of the repertoire.

KEY WORDS : Queen, Attractivity, Behavioural repertoire, Orphan Societies, Cataglyphis cursor, Hymenoptera.

INTRODUCTION

L'efficacité de la parthénogénèse chez Cataglyphis cursor a été démontrée par CAGNIANT (1973 et suivantes). Ce phénomène pourrait néanmoins n'être qu'un artefact de laboratoire. Les nombreuses observations faites sur le terrain n'ont jamais pu le mettre en évidence (LENOIR et al., 1988), aucune société orpheline n'a été découverte. La disparition de la reine devant nécessairement se produire, l'existence de sociétés privées de reine serait très fugitive et ne pourrait résister à un orphelinage prolongé.

L'orphelinage doit donc provoquer de rapides et peut-être profonds remaniements dans la société. Afin d'expliquer de quelle façon l'organisation de la société orpheline est affectée, nous étudions diverses fonctions sociales, en particulier la fermeture des sociétés orphelines, les modifications de la reconnaissance des divers individus consécutives à l'orphelinage (BERTON et LENOIR, 1986).

D'après BEECHER (1982) les mécanismes de la reconnaissance interindividuelle reposent sur deux points distincts : 1) les signaux envoyés par l'animal "émetteur" 2) le décodage de ces signaux par l'animal "récepteur" et "effecteur".

Dans la majorité des cas les signaux sont des substances chimiques dont l'origine est variable: en partie génétiquement contrôlés, en partie dérivés de l'environnement social, ils peuvent être adsorbés par la cuticule des Insectes. Tous les individus (reine et ouvrières) semblent pouvoir les produire à des degrés divers (HÖLDOBLER et MICHENER 1980) et s'imprégner de ces "odeurs". Des successions d'interactions se produisent ainsi selon l'âge, la caste, les expériences diverses.

Pour tenter de comprendre le rôle privilégié de la reine dans la société de Cataglyphis cursor, nous avons mesuré l'attractivité différentielle de la reine par rapport aux ouvrières (BERTON et al., 1988) et démontré que l'intégration des divers stimuli émis par les animaux prisonniers est dépendante du facteur expérience sociale, de l'orphelinage en particulier.

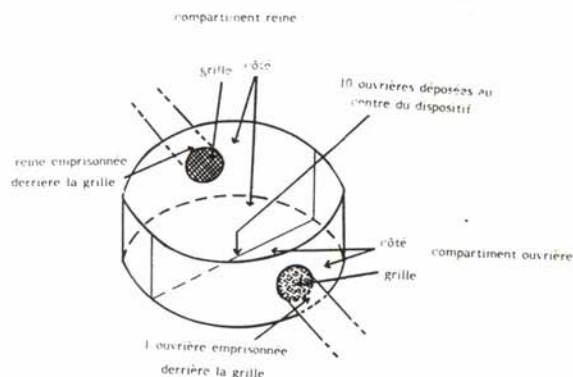
Dans cette étude l'analyse est faite au niveau du répertoire comportemental exprimé par des ouvrières issues de sociétés avec reine ou sans reine (après scission) mises face à leur reine homocoloniale et à une ouvrière de leur société.

MATERIEL ET METHODE

1) Le dispositif

L'olfactomètre est un dispositif voisin de celui décrit précédemment (BERTON et al., 1988) mais simplifié. C'est une boîte ronde de 8 cm de diamètre dont la partie supérieure est enduite de fluon, divisée en 2 compartiments de surfaces égales. Un tube fixé sur la paroi verticale de chaque compartiment est obturé par une grille permettant une communication antennaire au moins partielle et la diffusion de substances volatiles. Chaque compartiment est formé de 2 régions la grille et les côtés dont le rapport des surfaces très inégales est d'environ 1/35.

Schéma 1 : L'olfactomètre
Schema 1 : The olfactometer



Onze ouvrières issues d'une même société sont déposées dans le dispositif, dix au centre, la onzième étant prisonnière du tube qui débouche dans le compartiment ouvrière. L'autre tube communiquant avec le compartiment reine renferme la reine homocoloniale.

2) Les tests

Ils sont effectués à la température de 25°C $\pm$ 1,5°C, entre 11h et 15h (heure solaire). Toutes les 5 minutes, pendant 1 heure a) les positions des 10 ouvrières déposées au temps zéro sont notées en précisant le compartiment, la région exacte, grille ou côté, reine ou ouvrière. b) Associé à chaque position le comportement présenté par chaque ouvrière est relevé. 120 relevés sont obtenus par test.

3) Les animaux

6 colonies-mères sont scindées en deux, au moins 4 mois avant les tests. La colonie A normale garde la reine, le couvain, la moitié des ouvrières. La colonie B n'est formée que de la moitié des ouvrières, elle ne possède aucun couvain de reine et reste orpheline au moment des tests.

6 tests effectués le 7/10/1987 permettent de comparer 3 échantillons d'ouvrières issues de sociétés normales en même temps que 3 échantillons d'ouvrières issues de sociétés orphelines. L'expérience est renouvelée dans les mêmes conditions le 8/10/87.

4) Le traitement statistique

Nous utilisons chaque fois que c'est possible l'analyse de variance (test ANOVA à 1 facteur pour 2 groupes indépendants), le test de χ^2 pour la comparaison des proportions et des tests non paramétriques pour la comparaison de 2 groupes indépendants (U de Mann Whitney) ou de 2 groupes appariés (test de randomization).

RESULTATS

1) Répartition des ouvrières dans l'olfactomètre (Fig.1)

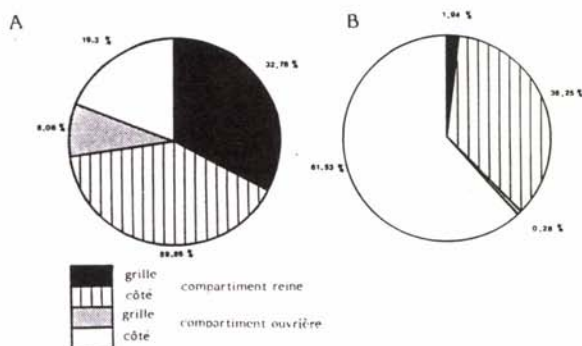


Fig. 1: La répartition des ouvrières normales (A) et orphelines (B) dans l'olfactomètre.

Fig. 1: Repartition of queenright (A) and queenless (B) workers in the olfactometer.

Les ouvrières normales sont concentrées dans le compartiment reine (72,64% des relevés, χ^2 global = 166,27, $P < 0,001$). Les grilles sont attractives mais l'effet de polarisation sur la grille reine est plus important ($U = 1$, $P = 0,002$).

Les ouvrières orphelines ne privilégient plus le compartiment reine, 61% des relevés concernent au contraire le compartiment ouvrière (χ^2 global = 40,14, $P < 0,001$). Elles délaissent la grille reine et ne semblent plus la différencier de la grille ouvrière (NS).

L'attractivité de la reine homocoloniale séparée depuis plus de 4 mois est fortement diminuée à la suite de l'orphelinage, celle d'une ouvrière également.

2) Critères indiquant les niveaux d'activité et de coopération des ouvrières (Fig. 2)

La fig.2 permet la comparaison de critères comportementaux indiquant le niveau de l'activité générale. Les immobilisations observées sur le côté et la grille de chaque compartiment reine ou ouvrière sont opposées aux actes comportementaux témoins d'une activité motrice: les déplacements repérés dans les mêmes régions de l'olfactomètre sont regroupés avec les morsures des grilles qui indiquent une activité fortement orientée. Les trophallaxies, léchages et contacts antennaires sont regroupés en "relations de type amical"; peu fréquentes dans nos conditions expérimentales, elles pourraient refléter l'état de la structure sociale. Les autotoilettages leur sont associés.

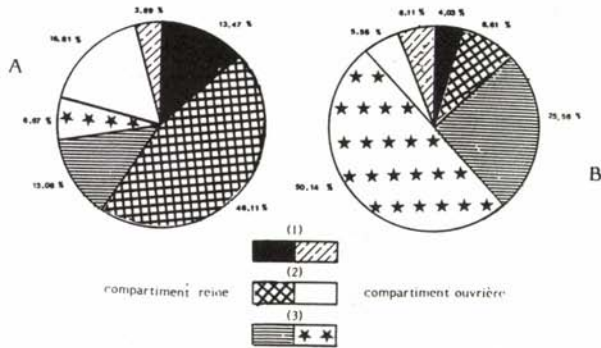


Fig. 2: Comparaison de quelques critères comportementaux relevés chez les ouvrières normales (A) et orphelines (B) dans les compartiments reine et ouvrière. (1) relations amicales et autotoilettages, (2) déplacements et morsures de la grille, (3) Immobilisations.

Fig.2: Comparison of some behavioural criteria observed with queen-right (A) and queenless (B) workers in queen and worker compartments. (1) Friendly relations and selfgrooming. (2) Moving and Netting-bite. (3) Immobilization.

Les ouvrières normales ont une activité motrice significativement plus élevée dans le compartiment reine ($P = 0,008$) et dans le compartiment ouvrière ($P = 0,002$) que les ouvrières orphelines qui s'immobilisent plus souvent dans le compartiment ouvrière ($P = 0,002$). Les taux des indices comportementaux de type amical et des autotoilettages repérés dans le compartiment ouvrière ne diffèrent pas. La différence est sensible dans le compartiment reine où les ouvrières normales expriment ces comportements plus fréquemment que les ouvrières privées de reine ($P = 0,032$).

La modification du niveau de l'activité générale est évidente. Chez les ouvrières normales les comportements les plus fréquents (Fig.3) sont les déplacements (22,64% sur le côté reine, 13,47% sur le côté ouvrière) et les morsures de la grille reine (17,36%). Chez les ouvrières orphelines, les immobilisations dans le compartiment ouvrière atteignent 50,14% et 25,56% dans le compartiment reine.

Cette déviation comportementale qui affecte la motricité en particulier n'est peut-être pas la seule manifestation de la perturbation provoquée par l'orphelinage. Le seuil de perception du stimulus et la cohésion du groupe pourraient être également affectés.

3) Le répertoire comportemental (Fig. 3)

Le nombre de comportements relevés dans chacun des compartiments reine et ouvrière n'est pas différent (NS). Les deux compartiments sont équivalents. Ouvrières normales et orphelines ont le même comportement en ce qui concerne ce critère.

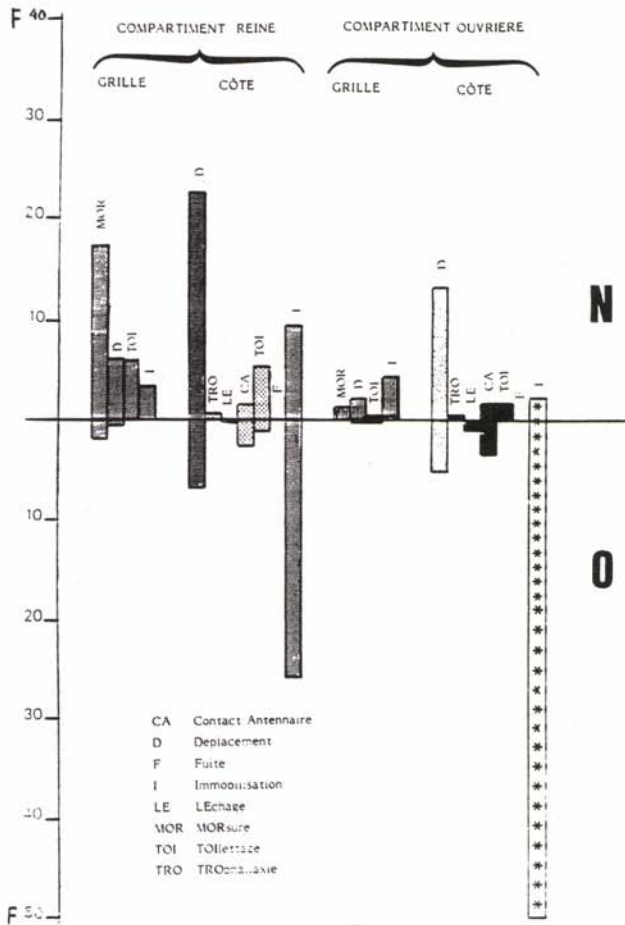


Fig. 3 : Le répertoire comportemental des ouvrières normales (N) et orphelines (O) face à leur reine homocoloniale et à 1 ouvrière issue de la même société. F: fréquences relatives des comportements en % . Significatif: ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$ (U de Mann Whitney).

Fig. 3 : Queenright (N) and queenless (O) workers behavioural repertoire when tested with their own nestmate queen and one nestmate worker. F: relative frequencies in %. Significant: ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$ (Mann Whitney U).

Par contre le nombre total d'indices comportementaux diminue fortement chez les orphelines dans l'olfactomètre considéré dans son ensemble ($P < 0,002$), dans les compartiments reine ($P < 0,002$) et ouvrière ($P < 0,032$).

Les modifications du répertoire dues à l'orphelinage concernent la grille reine où les toilettes ($P < 0,001$) et les immobilisations ($P < 0,032$) ne se manifestent pas. Ces absences associées à la chute de la fréquence des morsures de la grille ($P < 0,002$) et des déplacements ($P < 0,001$) confirment la diminution de l'attractivité de la reine et l'élévation du seuil d'activité. La fréquentation de la grille ouvrière semble due au hasard; les morsures n'apparaissent pas ($P < 0,032$), aucune immobilisation n'est même observée ($P < 0,032$), ce qui démontre également la diminution de l'attractivité de l'ouvrière.

Aucune trophallaxie n'est observée chez les orphelines. Chez les ouvrières normales les léchages n'apparaissent pas mais la forte variabilité individuelle ne permet aucune conclusion.

Les toilettes relevés sur le côté reine (respectivement chez les ouvrières normales et orphelines, 5,42% et 1,11%) suggèrent l'absence d'excitation des récepteurs sensoriels consécutive à l'orphelinage ($P < 0,002$).

DISCUSSION

Le répertoire comportemental se modifie à la suite de l'orphelinage. Les individus (reine et ouvrière) prisonniers deviennent aussi peu attractifs l'un que l'autre, ce qui semble impliquer que la reine et une ouvrière pourraient être confondues. Ainsi la reine perdrait son statut de reine et serait considérée comme un individu banal. CAMMAERTS (Communication personnelle) suggérerait que les ouvrières "refuseraient" la reine en tant que reproductrice. En effet, dans les 4 à 5 jours suivant l'orphelinage, les ouvrières libérées de l'inhibition de la reine se mettent à pondre activement et deviennent "concurrentes".

Cependant ces expériences sont effectuées juste avant l'entrée de l'hivernation. L'appareil reproducteur des reines et des ouvrières entre en phase de repos à la suite des modifications des facteurs abiotiques et la disparition du couvain est effective. Des tests d'agressivité complémentaires à la sortie de l'olfactomètre (en préparation) montrent que les orphelines sont beaucoup moins agressives envers leur ancienne reine que des ouvrières séparées également par scission mais ayant produit par parthénogénèse thélytoque une jeune reine. L'attractivité de la reine diminue mais aussi celle d'une ouvrière issue de la même société que les ouvrières testées. La fréquentation de la grille reine ou ouvrière devient même aléatoire. Les stimuli émis par les individus prisonniers sont mal perçus, ce qui semble confirmé par les toilettes moins nombreuses.

La variation des niveaux de perception des stimuli ne semble pas seule responsable de la dérive comportementale, elle ne peut à elle seule expliquer la perturbation de la reconnaissance de la reine en tant que reine.

La présence permanente de la reine au sein de la société semble indispensable pour stimuler les fonctions sociales, non seulement en maintenant l'activité à un niveau suffisamment élevé mais également en la coordonnant. La présence épisodique ou à distance de la reine ne semble pas suffisante pour redonner une impulsion aux ouvrières orphelines. La reine en situation de contention émet comme les ouvrières des phéromones d'alarme, substances chimiques volatiles qui ne sont plus un stimulus significatif pour les orphelines. Pour devenir significatifs ces stimuli doivent être décodés. Une réponse adaptée au problème posé peut alors être élaborée dont la réalisation dépend également du niveau de l'activité des ouvrières. La réussite semble liée à la proximité de la reine, aux léchages permanents dont elle fait l'objet (BERTON, en préparation), à une substance peu

volatile, distribuée de proche en proche aux différents individus de la société, différente des phéromones d'alarme et que l'on pourrait comparer à la "substance royale" des Abeilles. Cette substance aurait pour première qualité d'assurer la cohésion du groupe, de maintenir l'activité à un niveau suffisant pour que la régulation sociale, permanente soit énergétiquement moins coûteuse et plus efficace.

BIBLIOGRAPHIE

- BEECHER M.D., 1982 - Signature systems and kin recognition. *Am. Zool.*, 22: 477-490.
- BERTON F., LENOIR A., 1986 - La fermeture des sociétés parthénogénétiques de la fourmi Cataglyphis cursor. *Actes Coll. Insectes Soc.*, 3: 197-209.
- BERTON F., LENOIR A., LE ROUX A.M., LE ROUX G., 1988 - Reconnaissance et attractivité de la reine de Cataglyphis cursor (Hymenoptera Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, 4: 273-283.
- BERTON F. - Thèse en préparation.
- CAGNIANT H., 1973 - Apparition d'ouvrières à partir d'oeufs pondus par des ouvrières chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonscolombe) (Hyménoptères, Formicidae). *C.R.Acad. Sc. Paris, D*, 227: 2197-2198.
- CAMMAERTS M.C. - Communication personnelle.
- HÖLDOBLER B., MICHENER C.D., 1980 - Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In/ Markl H. (ed.) *Evolution of social behavior: Hypotheses and empirical tests*. Dahlem Konferenzen 1980. Verlag Chemie. Weinheim, 35-58.
- LENOIR A., QUERARD L., PONDICQ N., BERTON F., 1988 - Reproduction and dispersal in the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, 94 (sous presse).

Nous tenons à remercier Serge BARREAU pour son aide technique précieuse et efficace.

COLONY DEFENCE AND MALE BEHAVIOUR IN HONEYBEES *Apis mellifera* L.

C.M. ECHAZARRETA¹ & R.J. PAXTON² & S.A. KOLMES³ & L.A. FERGUSON-KOLMES⁴

- 1) Faculty of Veterinary Science, Univ. Autonoma de Yucatan, Mérida 97100, Mexico
- 2) School of Pure and Applied Biology, Univ. of Wales College of Cardiff, Cardiff CF 1 3TL, U.K.
- 3) Department of Biology, Hobart & William Smith colleges, Geneva, New York 14456, USA
- 4) Department of Entomology, New York State Agricultural Experimental Station, Geneva, New York 14456, USA

SUMMARY

Field tests on whole colonies and laboratory tests on individual worker honeybees were made to determine their defence behaviour. Individually marked 1-day old yellow (gentle genotype) and black (defensive genotype) drones were introduced into 3 gentle and 3 defensive colonies. The subsequent movement of drones away from home colonies and into host colonies (termed 'drifting') was recorded. Drones drifted away from defensive home colonies earlier than from gentle home colonies. Black drones drifted earlier than yellow drones. But both drone genotypes preferentially drifted into gentle colonies. This reproductive parasitism would theoretically lead to a spread of defensive behaviour in the population of honeybee colonies under investigation.

KEY WORDS

honeybee, defensive behaviour, laboratory tests, drone drifting

RESUME

La défense de la colonie et la conduite des drônes en l'abeille (*Apis mellifera* L.)

La conduite défensive était testée avec des colonies-complètes et, dans le laboratoire, avec des abeilles-individuelles. Drônes jaunes (génotype gentille) et drônes noirs (génotype défensive) étant marqué et introduit dans 3 colonies gentilles et 3 colonies défensives et leurs mouvements des «colonies-de-maison» et aux «colonies-reçues» (donné le nom «départ») étant mesurés. Drônes dans une colonie-de-maison défensive et drônes noirs départent quand ils sont plus jeunes que drônes dans une colonie-de-maison gentille. Drônes jaunes et noirs entrent dans les colonies gentilles plus souvent que dans les colonies défensives. La population des colonies d'abeilles deviendra plus défensive à cause de la parasitisme des colonies gentilles par drônes.

MOTS CLES

l'abeille, conduite défensive, tests du laboratoire, mouvement des drônes

INTRODUCTION

Large variation exists between honeybee colonies in their defence behaviour within one locality, not only in South and Central America where highly defensive Africanized honeybees (AHBs) can represent a public nuisance (MICHENER, 1975), but also in Europe. From an economic point of view, beekeepers waste much time when manipulating highly defensive colonies. The defence behaviour of a colony of honeybees is dependent upon a number of environmental and biotic variables such as ambient temperature and colony size. But there is also a large genetic component to honeybee colony defence (COLLINS, 1988).

Honeybees reproduce via swarms (and therefore new queens) and drones (males). Hence the drones with which a queen mates are just as important as the queen in determining a colony's defence behaviour. Given the mating system of honeybees at congregation areas (CURRIE, 1987), drones can act as highly dispersive spreaders of defensive genes.

RINDERER *et al.* (1985) have recently shown that drones from highly defensive AHB colonies in Venezuela preferentially move (drift) from their home colony to neighbouring gentle European honeybee (EHB) colonies, thereby reducing the host colony's drone production and theoretically leading to an over-representation of AHB drones (carrying defensive genes) at mating congregations. This effect is thought to have contributed to the establishment of AHBs in South and Central America (RINDERER *et al.*, 1988).

AHBs and EHBs differ in a number of important traits other than their defence behaviour. Hence a study was undertaken of drone drifting between defensive EHB colonies and gentle EHB colonies to determine whether defence *per se* was of importance in the differential drifting of drones.

MATERIALS AND METHODS

All experiments were performed at the UWCC Cleppa Park apiary, Cardiff. In 1987, a breeding regime following LAIDLAW and PAGE (1986) incorporating single-drone instrumental insemination of mother queens followed by open-mating of daughter queens was used to produce 2 genetic types of colonies, one gentle and one defensive. Three colonies of each type, headed by full-sister queens within each type, were arranged in a circle with alternating gentle and defensive colonies. Hive entrances faced inwards and colonies were separated by 1 meter from neighbouring colonies in the circle.

The defence behaviour of each colony was measured on 3 occasions at 1 month intervals, commencing May 1988, using methods of STORT (1974). The front of a hive was given a standard knock whilst a 4 cm diameter black suede ball suspended on a 10 cm length of string was jerked up and down 5 cm in front of the hive entrance. Sequential measurements were taken of: (i) the time from hive knocking to first stinging of the suede ball; (ii) the number of stings embedded in the suede ball in 1 minute following the first sting; and (iii) the distance the bees followed the suede ball when it was removed from the hive entrance after 1 minute of stinging. A laboratory test of one component of the defence behaviour of individual bees was also performed on 1-day old worker bees from 5 of the 6 colonies (see KOLNIES and FERGUSON-KOLNIES, 1989a, 1989b for experimental details). Twenty bees (emerging from a comb of pupae placed overnight in a 34°C incubator) were individually housed over a grid of metal wires. An increasing voltage was applied to the wires until the first stinging response was seen.

Combs containing drone pupae were collected from each of the 6 experimental colonies on the 14 May 1988 and placed overnight in a 34°C incubator. On the following day, emerging adult drones were individually marked with numbered and coloured opalith disks. Drones from gentle colonies were pale in colour and are henceforth termed 'yellow drones'. Drones from defensive colonies were dark in colour and are henceforth termed 'black drones'. Forty yellow drones and 40 black drones were introduced

into each of the 6 experimental colonies immediately after being marked. These colonies represented the 'home' colonies.

The movement of drones between colonies (drifting) was measured by examining each hive in the morning, before drones commenced flight activity, and recording the identity of all marked drones found within each hive. These in-hive inventories were taken at weekly intervals following drone introduction. In addition, hive entrance observations were made on all days suitable for drone flight, 5, 7, 11, 16, 18, 20, 22, 28, 29 and 32 days following drone introduction. On such days, the observer moved in a clockwise direction around the experimental hives and recorded the identity of all marked drones entering and leaving one hive in a 3 minute period.

RESULTS

Defence behaviour

The defensive colony types were markedly and consistently more defensive than the gentle colony types for all whole-colony measures of defence behaviour (*table 1*). In addition, individual worker bees from defensive colonies had a significantly lower threshold voltage to elicit stinging than individual worker bees from gentle colonies (*table 1*), suggesting that individual worker bees from defensive colonies are more willing to sting relative to bees from gentle colonies. There is a close agreement between whole-colony behaviour and individual-bee responses.

	GENTLE COLONIES		DEFENSIVE COLONIES	
	MEAN	s.e.m.	MEAN	s.e.m.
TIME TO FIRST STING (seconds)	98.11	6.83	3.11	0.29
NUMBER OF STINGS IN 1 MINUTE	1.55	0.40	50.44	2.73
DISTANCE FOLLOWED (meters)	0	0	20.33	0.67
THRESHOLD VOLTAGE TO ELICIT STINGING (volts)	6.66	0.44	5.01	0.12

TABLE 1. The responses of the 3 gentle colonies and 3 defensive colonies to measures of their defence behaviour, recorded on 3 separate occasions. Threshold voltages to elicit stinging were obtained from the laboratory testing of individual bees. In all cases, defensive colonies are significantly more defensive than gentle colonies (all comparisons of means by Mann-Whitney U tests, $p < 0.05$).

Drone drifting in relation to colony type

In total, 58% of all marked drones drifted away from the home colony to which they were originally introduced. At 2 weeks post-introduction, more drones originally hived in defensive colonies drifted away from their home colony, relative to those drones hived in gentle colonies (*table 11*). The reverse occurred at 3 weeks post-introduction (*table 11*). The differential drifting of drones away from defensive home colonies at a young drone age may be a result of faster rates of drone maturation in defensive relative to gentle colonies.

But at both 2 and 3 weeks of age, drifting drones preferentially entered gentle colonies over defensive colonies (*table 111*). At other drone ages, there was no differential movement into either colony type.

	COLONY IN WHICH DRONES WERE FIRST HIVED		χ^2
	GENTLE COLONY	DEFENSIVE COLONY	
	WEEK 1		
NON-DRIFTING DRONES	151	101	0.25 <i>n.s.</i>
DRIFTING DRONES	8	7	
	WEEK 2		
NON-DRIFTING DRONES	71	37	13.09 ***
DRIFTING DRONES	44	63	
	WEEK 3		
NON-DRIFTING DRONES	41	48	6.79 **
DRIFTING DRONES	51	26	
	WEEK 4		
NON-DRIFTING DRONES	25	24	0.26 <i>n.s.</i>
DRIFTING DRONES	31	36	
	WEEK 5		
NON-DRIFTING DRONES	10	8	1.35 <i>n.s.</i>
DRIFTING DRONES	9	15	

TABLE II. The number of marked drones either remaining in their home colony or drifting away from their home colony are presented with respect to the defence behaviour of their home colony. Contingency table analyses compare the relative numbers of drifting drones from gentle and defensive colonies. Analyses are performed separately for each week as there is non-independence of data between weeks. ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Degrees of freedom = 1 for all analyses.

COLONY WHICH RECEIVES DRIFTING DRONES			χ^2
GENTLE COLONY	DEFENSIVE COLONY		
WEEK 1			
DRIFTING DRONES (EXPECTED NUMBER)	8 (7.4)	7 (7.6)	0.10 <i>n.s.</i>
WEEK 2			
DRIFTING DRONES (EXPECTED NUMBER)	71 (55.4)	36 (51.6)	9.11 **
WEEK 3			
DRIFTING DRONES (EXPECTED NUMBER)	50 (36.0)	27 (41.0)	10.22 **
WEEK 4			
DRIFTING DRONES (EXPECTED NUMBER)	36 (34.0)	31 (33.0)	0.24 <i>n.s.</i>
WEEK 5			
DRIFTING DRONES (EXPECTED NUMBER)	16 (12.6)	8 (11.4)	1.93 <i>n.s.</i>

TABLE III. The number of marked drones that drift away from their home colony are presented with respect to the defence behaviour of the colony to which they drift. Observed numbers of drifting drones are compared with expected values that are derived from the numbers of drones departing from gentle and defensive colonies. Analyses are performed separately for each week as there is non-independence of data between weeks. ** $p < 0.01$. Degrees of freedom = 1 for all analyses.

Drone drifting in relation to drone genotype

After both 1 and 2 weeks of life, black drones (the sons of queens heading defensive colonies) drift away from the colony in which they were originally introduced to a far greater extent than yellow drones (table IV). Subsequently, both black and yellow drones drift to an equal extent away from their home colonies (table IV), though there are no differences between drone types with respect to the colony to which drones drift (table V); both black and yellow drones tend to drift towards gentle colonies (table III).

Hive entrance observations provided information on only 1/6 th of the flight activity of marked drones. However, individual drones were seen to visit up to 4 different colonies on any one day and to do so over several days; drones are clearly very labile with respect to their movement. The mean age at first flight, as determined by hive-entrance observations, was similar for black and yellow drones (mean age $\pm$ s.e.m: black drones 14.72 ± 2.54 days; yellow drones 14.50 ± 2.28 days; difference between means $t_{211} = 0.29$, *n.s.*), suggesting that black and yellow drones mature at a similar rate.

	DRONE TYPE		χ^2
	YELLOW DRONES	BLACK DRONES	
	WEEK 1		
NON-DRIFTING DRONES	135	117	9.17 **
DRIFTING DRONES	2	13	
	WEEK 2		
NON-DRIFTING DRONES	62	46	4.47 *
DRIFTING DRONES	46	61	
	WEEK 3		
NON-DRIFTING DRONES	50	39	1.90 <i>n.s.</i>
DRIFTING DRONES	35	42	
	WEEK 4		
NON-DRIFTING DRONES	27	22	0.39 <i>n.s.</i>
DRIFTING DRONES	33	34	
	WEEK 5		
NON-DRIFTING DRONES	9	9	1.19 <i>n.s.</i>
DRIFTING DRONES	16	8	

TABLE IV. The number of marked drones either remaining in their home colony or drifting away from their home colony are presented with respect to drone genotype. Contingency table analyses compare the relative numbers of drifting drones of each genotype. Analyses are performed separately for each week as there is non-independence of data between weeks. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$. Degrees of freedom = 1 for all analyses.

DISCUSSION

The defence behaviour of a colony of honeybees is difficult to quantify objectively, partly because it is the outcome of several variable responses by many individuals and partly because it is conditional upon many uncontrolled environmental variables. The threshold voltage laboratory test of individual worker bees (KOLMES and FERGUSSON-KOLMES, 1989a, 1989b), as used here, provides a more objective experimental paradigm for determining an aspect of the defence response of bees, the results of which are in general agreement with field tests of defence behaviour. This laboratory test is being used to evaluate the genetic basis of defence behaviour.

RECEIVING COLONY TYPE	DRIFTING DRONE TYPE		χ^2
	YELLOW DRONES	BLACK DRONES	
	WEEK 1		
GENTLE COLONY	1	7	0.74 <i>n.s.</i>
DEFENSIVE COLONY	1	6	
	WEEK 2		
GENTLE COLONY	32	39	0.37 <i>n.s.</i>
DEFENSIVE COLONY	14	22	
	WEEK 3		
GENTLE COLONY	23	27	0.02 <i>n.s.</i>
DEFENSIVE COLONY	12	15	
	WEEK 4		
GENTLE COLONY	17	19	0.13 <i>n.s.</i>
DEFENSIVE COLONY	16	15	
	WEEK 5		
GENTLE COLONY	12	4	1.50 <i>n.s.</i>
DEFENSIVE COLONY	4	4	

TABLE V. The number of marked drones drifting away from their home colony are presented with respect to drone genotype and with respect to the defence behaviour of the colony to which they drifted. Contingency table analyses compare the relative numbers of drifting drones of each genotype to each type of colony. Analyses are performed separately for each week as there is non-independence of data between weeks. Degrees of freedom = 1 for all analyses.

The extensive movement of drones between colonies of honeybees has been frequently documented (*eg* CURRIE, 1987), though the relationship between drone movement and a colony's traits has rarely been investigated. Drones drifted away from defensive (European) home colonies earlier in their lives than from gentle (European) home colonies. In addition, black drones (carriers of defensive genes) moved away from their home colonies earlier in their lives than yellow drones. But both black and yellow drones preferentially moved into gentle colonies. The data therefore suggest that both colony response (eviction or acceptance of drones) and drone behaviour (drifting or non-drifting) influence the movement of drones, though the precise behavioural mechanisms that are involved are not clear. A more rapid maturation of black drones and of drones in defensive colonies would result in their earlier drifting relative to yellow drones or to drones in gentle colonies.

The number of drones that a colony produces is regulated by a negative feedback mechanism; drones inhibit further drone production (RINDERER *et al.*, 1985; FREE, 1987). Hence the differential drifting of drones from defensive colonies to gentle colonies and the differential drifting at a younger age of black drones relative to yellow drones will lead to a suppression of the production of yellow drones (carriers of gentle genes). In a mixed population of gentle and defensive colonies and where there is random mating of queen honeybees, drifting drones will result in the spread of defensive genes. The differential movement of drones from highly defensive AHB colonies to gentle EHB colonies has been documented in Venezuela (RINDERER *et al.*, 1985) and this process of social reproductive parasitism is thought to have contributed to the rapid spread of AHBs in South America. The same effect is seen at Cardiff, though the degree

of parasitism of gentle colonies is lower than in South America. It suggests that defence *per se* influences the differential movement of drones.

References

- COLLINS A.M., 1988. - Genetics of honey-bee colony defense. In: G.R. NEEDHAM, R.E. PAGE, M. DELFINADO-BAKER, and C.E. BOWMAN, eds., *Africanized honey bees and bee miles*, pp. 110-117. Ellis Horwood, Chichester, U.K..
- CUPRIE R.W., 1987. - The biology and behaviour of drones. *Bee World*, 68, 129-143.
- FREE J.B., 1987. - *Pheromones of social bees*. Chapman and Hall, London.
- KOLMES S.A., FERGUSON-KOLMES L.A., 1989a. - Measurements of stinging behaviour in individual worker honeybees (*Apis mellifera*). *Jou. Apic. Research*, in press.
- KOLMES S.A., FERGUSON-KOLMES L.A., 1989b. - Stinging behavior and residual value of worker honey bees (*Apis mellifera*). *Jou. New York Ent. Soc.*, in press.
- LAIDLAW H.H., PAGE R.E., 1986. - Mating designs. In: T.E. Rinderer, ed., *Bee genetics and breeding*, pp. 323-344. Academic Press, London.
- MICHENER C.D., 1974. - The Brazilian bee problem. *Ann. Rev. Entomol.*, 20, 399-416.
- RINDERER T.E., HELLMICH R.L., DANKA R.G., COLLINS A.M., 1985. - Male reproductive parasitism: a factor in the Africanisation of European honey-bee populations. *Science*, 228, 1119-1121.
- STORT A.C., 1974. - Genetic study of aggressiveness in two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. 1. Some tests to measure aggressiveness. *Jou. Apic. Research*, 13, 33-38.

EXTRA-COLONY ALTRUISM IN THE BUMBLEBEES: MISBEHAVIOUR OR ADAPTATION ?

E.J. GODZINSKA

Laboratory of Ethology, department of Neurophysiology, Nencki Institute of Experimental Biology of the Polish Academy of Sciences, Pasteur St. 3, PL-02093 Warsaw, Poland
 Laboratoire d'Ethologie et de Sociobiologie, Univ. Paris XIII, U.R.A. 667, 93430 Villetaneuse, France

L'altruisme extra-colonial chez les bourdons: erreur comportementale ou adaptation ?

Résumé: Cinq cas particulièrement intéressants d'altruisme extra-colonial ont été mis en évidence chez les bourdons *Bombus pascuorum* Scopoli pendant des expériences en milieu naturel sur l'orientation des pourvoyeuses durant le retour au nid et le fourragement. Dans l'un des cas, la pourvoyeuse a commencé à approvisionner une autre colonie de la même espèce. Dans quatre autres cas, les pourvoyeuses ont approvisionné alternativement leur colonie maternelle et une petite colonie orpheline de *B. terrestris*. L'une de ces fourrageuses est devenue, par la suite, une soigneuse du couvain dans le nid de *B. terrestris*. Les implications de ces observations pour la compréhension des causes à court et à long terme de ces comportements d'aide extra-coloniaux chez les bourdons sont discutées dans le cadre:

- (1) de l'hypothèse d'un artéfact
- (2) de l'hypothèse d'une erreur comportementale
- (3) de l'hypothèse d'un abri temporaire
- (4) de la théorie de sélection de parentèle
- (5) de l'hypothèse du cleptoparasitisme
- (6) de l'hypothèse de l'intégration au niveau super-société

Mots-clés: *Bombus*, *Bombus pascuorum*, *Bombus terrestris*, aide extracoloniales, cleptoparasitisme, altruisme réciproque

Summary: Five particularly interesting cases of extra-colony altruism were recorded in the bumblebees (*Bombus pascuorum* Scopoli). In one case, a forager of *B. pascuorum* drifted to another colony of the same species. In the remaining four cases, workers of *B. pascuorum* foraged alternatively for their maternal colony and a small queenless colony of *B. terrestris*. One of these bees was also observed to take care of the brood of *B. terrestris*. The implications of these data for the understanding of proximate and ultimate causal factors of extra-colony helping behaviour in the bumblebees are discussed.

Key words: *Bombus*, *Bombus pascuorum*, *Bombus terrestris*, extra-colony helping behaviour, cleptoparasitism, reciprocal altruism.

INTRODUCTION

Bumblebees are able to distinguish between members of their own colony and strangers from other colonies by means of chemoreception (FREE, 1958a). However, strangers of the same or even of a different species are sometimes accepted by a colony and join its activities (SLADEN, 1912; FREE, 1958a; FREE and BUTLER, 1959; HASSELROT, 1960; ALFORD, 1975). The behaviour of bees which leave one colony and join another is called traditionally the drifting (cf. FREE, 1958). Using the terminology of more recent theories of social behaviour, working for a strange colony may also be labelled the extra-colony altruism, or the extra-colony helping behaviour.

Presently, I would like to report five particularly interesting cases of extra-colony altruism, observed in the bumblebees *Bombus pascuorum* Scopoli during a series of field experiments on their nest site and food source orientation, and to put forward several hypotheses concerning the proximate and ultimate causal factors of drifting in the bumblebees.

MATERIAL AND METHODS

The experiment was carried out in an orchard in Mrozy (central-eastern Poland) during August 1979. A large colony of *B. pascuorum* was found in a pine forest about 35 km to the east from Mrozy on 9th August. It was confined to a double-chamber observation hive and transferred to Mrozy. All the collected bees (a foundress queen, 105 workers, 12 males and 2 young queens) were marked individually with paint. On 13th August, the hive was installed in the orchard, and opened. To test the nest site orientation of the bees, a 1m x 1m vertical board with 4 circular entrance holes, arrayed as a matrix of 2 rows and 2 columns, was placed in front of the hive. Only one at a time of these holes led to the hive via a 60 cm long rubber pipe, the others led to similar pipes opening into empty air. To test the orientation at the food source, another 1m x 1m vertical board was installed about 7 m from the hive. Four pieces of honeycomb, one of them filled always with sucrose solution, the others empty, were offered to the bees on small shelves fixed to that board.

During the experiment, three other bumblebee colonies were also present in the orchard: another colony of *B. pascuorum* (at the start of the experiment on 13th August, it consisted of a foundress queen and of 37 workers), a colony of *B. lapidarius* Müll. (a queen and 33 workers on 13th August), and a small queenless colony of *B. terrestris* (on 13th August, only 3 workers were present, but they continued to forage and to take care of the brood). These colonies were reared in the Department of Apiculture of the Institute of Horticulture and Agriculture in Pulawy. Wild living queens were captured in the spring and confined to large outdoor cages equipped with hives. At the beginning of June, the starting colonies were transferred to Mrozy (about 150 km to the north-east) in their original nest boxes, and allowed to forage freely in the orchard. The hive containing the observed colony of *B. pascuorum* was installed about 4 - 5 m from the hives housing the other colonies. The entrance holes of all the hives faced the same direction (south).

EXTRA-COLONY ALTRUISM IN THE BUMBLEBEES: MISBEHAVIOUR OR ADAPTATION ?

E.J. GODZINSKA

Laboratory of Ethology, department of Neurophysiology, Nencki Institute of Experimental Biology of the Polish Academy of Sciences, Pasteur St. 3, PL-02093 Warsaw, Poland
 Laboratoire d'Ethologie et de Sociobiologie, Univ. Paris XIII, U.R.A. 667, 93430 Villetaneuse, France

L'altruisme extra-colonial chez les bourdons: erreur comportementale ou adaptation ?

Résumé: Cinq cas particulièrement intéressants d'altruisme extra-colonial ont été mis en évidence chez les bourdons *Bombus pascuorum* Scopoli pendant des expériences en milieu naturel sur l'orientation des pourvoyeuses durant le retour au nid et le fourragement. Dans l'un des cas, la pourvoyeuse a commencé à approvisionner une autre colonie de la même espèce. Dans quatre autres cas, les pourvoyeuses ont approvisionné alternativement leur colonie maternelle et une petite colonie orpheline de *B. terrestris*. L'une de ces fourrageuses est devenue, par la suite, une soigneuse du couvain dans le nid de *B. terrestris*. Les implications de ces observations pour la compréhension des causes à court et à long terme de ces comportements d'aide extra-coloniaux chez les bourdons sont discutées dans le cadre:

- (1) de l'hypothèse d'un artéfact
- (2) de l'hypothèse d'une erreur comportementale
- (3) de l'hypothèse d'un abri temporaire
- (4) de la théorie de sélection de parentèle
- (5) de l'hypothèse du cleptoparasitisme
- (6) de l'hypothèse de l'intégration au niveau super-société

Mots-clés: *Bombus*, *Bombus pascuorum*, *Bombus terrestris*, aide extracoloniaire, cleptoparasitisme, altruisme réciproque

Summary: Five particularly interesting cases of extra-colony altruism were recorded in the bumblebees (*Bombus pascuorum* Scopoli). In one case, a forager of *B. pascuorum* drifted to another colony of the same species. In the remaining four cases, workers of *B. pascuorum* foraged alternatively for their maternal colony and a small queenless colony of *B. terrestris*. One of these bees was also observed to take care of the brood of *B. terrestris*. The implications of these data for the understanding of proximate and ultimate causal factors of extra-colony helping behaviour in the bumblebees are discussed.

Key words: *Bombus*, *Bombus pascuorum*, *Bombus terrestris*, extra-colony helping behaviour, cleptoparasitism, reciprocal altruism.

INTRODUCTION

Bumblebees are able to distinguish between members of their own colony and strangers from other colonies by means of chemoreception (FREE, 1958a). However, strangers of the same or even of a different species are sometimes accepted by a colony and join its activities (SLADEN, 1912; FREE, 1958a; FREE and BUTLER, 1959; HASSELROT, 1960; ALFORD, 1975). The behaviour of bees which leave one colony and join another is called traditionally the drifting (cf. FREE, 1958). Using the terminology of more recent theories of social behaviour, working for a strange colony may also be labelled the extra-colony altruism, or the extra-colony helping behaviour.

Presently, I would like to report five particularly interesting cases of extra-colony altruism, observed in the bumblebees *Bombus pascuorum* Scopoli during a series of field experiments on their nest site and food source orientation, and to put forward several hypotheses concerning the proximate and ultimate causal factors of drifting in the bumblebees.

MATERIAL AND METHODS

The experiment was carried out in an orchard in Mrozy (central-eastern Poland) during August 1979. A large colony of *B. pascuorum* was found in a pine forest about 35 km to the east from Mrozy on 9th August. It was confined to a double-chamber observation hive and transferred to Mrozy. All the collected bees (a foundress queen, 105 workers, 12 males and 2 young queens) were marked individually with paint. On 13th August, the hive was installed in the orchard, and opened. To test the nest site orientation of the bees, a 1m x 1m vertical board with 4 circular entrance holes, arrayed as a matrix of 2 rows and 2 columns, was placed in front of the hive. Only one at a time of these holes led to the hive via a 60 cm long rubber pipe, the others led to similar pipes opening into empty air. To test the orientation at the food source, another 1m x 1m vertical board was installed about 7 m from the hive. Four pieces of honeycomb, one of them filled always with sucrose solution, the others empty, were offered to the bees on small shelves fixed to that board.

During the experiment, three other bumblebee colonies were also present in the orchard: another colony of *B. pascuorum* (at the start of the experiment on 13th August, it consisted of a foundress queen and of 37 workers), a colony of *B. lapidarius* Müll. (a queen and 33 workers on 13th August), and a small queenless colony of *B. terrestris* (on 13th August, only 3 workers were present, but they continued to forage and to take care of the brood). These colonies were reared in the Department of Apiculture of the Institute of Horticulture and Agriculture in Pulawy. Wild living queens were captured in the spring and confined to large outdoor cages equipped with hives. At the beginning of June, the starting colonies were transferred to Mrozy (about 150 km to the north-east) in their original nest boxes, and allowed to forage freely in the orchard. The hive containing the observed colony of *B. pascuorum* was installed about 4 - 5 m from the hives housing the other colonies. The entrance holes of all the hives faced the same direction (south).

The experiments were carried out during 16 consecutive days. The bees were observed almost uninterruptedly from about 10 a.m. to the dusk. However, on some days the attention of the observer was focused mostly on homing behaviour of the bees, and on the others, on their foraging behaviour. Thus, only a part of the returns to the nest and of the foraging trips was recorded.

RESULTS

During the experiments, five cases of drifting were observed:

Case 1: "Yellow-Blue". That bee was profoundly disoriented at its first return to the nest after its opening at its new site in Mrozy. After about 2 hours of repeated unsuccessful attempts to reach its own nest, both via the holes in the board and via the ventilation windows of the hive, it entered the hive of the other colony of *B. pascuorum*. Before the dusk, it made 3 foraging trips for pollen for its adoptive colony, and spent the night in its hive. On the next day, after one observed foraging trip for its new colony, it was caught and introduced directly into its own hive. It made one foraging trip for it, but then it returned to its new colony. However, on the next day it attempted again to enter the hive of its maternal colony, but did not succeed, and was never seen again.

Case 2: "White". That bee was marked on 18 August. On 21 August, it was observed to make one foraging trip for its own colony, and then one for the colony of *B. terrestris*. At dusk, it was found in the hive of *B. terrestris*, caught, and placed in its own nest. During the next 8 days, it foraged exclusively for its own colony (297 foraging trips recorded). However, on the last day of the experiment, the change of the position of the hole leading to the nest provoked profound disorientation of that bee. After repeated unsuccessful attempts to reach its own nest, it entered again the hive of *B. terrestris*. On the return from its next foraging trip, it attempted again to reach its own colony, but without success, and finally it entered again the hive of *B. terrestris*. Then, it foraged twice for *B. terrestris*; then, it attempted again to reach its maternal colony; succeeded; and made 3 further foraging trips for it before the end of the experiment.

Case 3: "Pink-Blue-Green". On 14 - 16 August, it made at least 8 foraging trips for its maternal colony. On 21 August at dusk it was found in the hive of *B. terrestris*. On the next day it made 22 foraging trips for *B. terrestris*, and then it returned spontaneously to its own colony, and made 4 foraging trips for it before the dusk. During the next 7 days, it made at least 352 further trips for its maternal colony.

Case 4: "Red". On 14 August, that bee made 2 foraging trips for its own colony. On 16 August, it made 1 foraging trip for *B. terrestris*. On 17-21 August, it kept working alternatively for these two colonies (17 August: 2 trips for *B. terrestris*, one for its own colony, then 3 for *B. terrestris*; 18 August: 16 trips for *B. terrestris*, one for its own colony, 2 for *B. terrestris*, 4 for own colony; 19 August: 3 trips for own colony. 20 August: no foraging observed; 21 Au-

gust: one trip for own colony, one for *B. terrestris*, one for own colony, and then 11 trips for *B. terrestris*). During the next four days, "Red" worked exclusively for the colony of *B. terrestris* (328 foraging trips recorded). It disappeared three days before the end of the experiment.

Case 5: "Red-Brown". It was marked on 18 August. On 19 August it made two foraging trips for its own colony, then one for *B. terrestris*, then one for its own colony again, and then it drifted finally to the colony of *B. terrestris*, and before the dusk performed for it 13 foraging trips. During the next 8 days it made for that colony at least 198 further foraging trips. Moreover, on 26 August at the dusk it was also observed to act as a house-bee for *B. terrestris* (warming the brood).

DISCUSSION

As it seems, the present data throw some light on proximate and ultimate causal factors of drifting in the bumblebees. Several hypotheses may be put forward to account for that behaviour:

(1) The "artifact" hypothesis. No data concerning the occurrence of drifting of workers between wild bumblebee colonies are known to me. The conditions of the present study were unquestioningly to a large degree artificial: the observed colonies were all transferred from other sites and housed in artificial domiciles placed only few metres apart. As known, in the honeybees such conditions favor drifting, absent or infrequent between wild colonies (cf. FREE, 1958b). Thus, it may be argued that the present data should be treated simply as artifacts, and as such dismissed from further considerations.

However, in many respects the conditions of the present study were much less distant from the conditions of life of wild living colonies than it may seem. As for the high density of colonies, I observed similar concentrations of nests in wild habitats, too. From the point of view of homing behaviour, transferring a colony to a new site and/or placing it in a domicile amounts to a radical change in the surroundings of the nest entrance. Such changes occur frequently under natural conditions, too, for instance, as a result of heavy rainfall, wind, grazing, haymaking, etc., and bumblebees are well adapted to them, responding to them by orientation flights (cf. FREE and BUTLER, 1959; ALFORD, 1975). In the present case, homing was made purposefully difficult by providing four entrance holes; hence, the disorientation of some bees. However, profound disorientation following the changes in the surroundings of the nest entrance is not infrequent in the case of wild colonies, too (ALFORD, 1975).

Moreover, numerous examples show that sometimes important insights into the mechanisms of animal behaviour may be gained in spite of, or even thanks to artificial study conditions, as in such situations some potentialities, otherwise hidden, may reveal themselves. Thus, for instance, the present data imply, at least, that workers of *B. pascuorum* certainly do not follow the rule: "Never work for a strange colony".

(2) The "misbehaviour" hypothesis. According to this hypothesis, drifting has no adaptive significance: bumblebees drift simply by mistake. A number of indirect arguments in favour of this hypothesis can be found in the literature on drifting in the honeybees. Thus, when hives are arranged in repetitive patterns, honeybees tend to drift to hives occupying similar positions in the pattern to their own. Facing hives in different directions and painting them different colours reduces drifting (FREE, 1958b).

On the other hand, entering a strange nest, by mistake or not, is not equivalent to joining a colony: at the best, it may constitute the first step in the process of the adoption of the bee. Once in, the bee can easily recognize the nest as not its own by its odour. As known, bumblebees may visit regularly strange nests to rob them for their own colony (FREE and BUTLER, 1959).

The cases of "Yellow-Blue" and "White" reported presently demonstrate also unequivocally that drifting cannot be reduced simply to erroneous homing. Both these bees entered a strange nest only after prolonged unsuccessful attempts to reach their own nest. They were all the time perfectly aware of its location; they were just unable to enter it.

These data suggest thus also that the inability, permanent or temporary, to enter the parental nest may be one of the causal factors of drifting.

In terms of its proximate mechanisms, drifting would thus represent the decrease of the selectiveness of the responses contributing to the homing behaviour of the bumblebees, following the prolonged impossibility to respond to the "proper" set of releasers, a phenomenon well known in ethology.

The question of ultimate causal factors of bumblebee drifting is much less clear. What can the bee gain by working for a strange colony, even if it cannot reach its own nest? In contrast to that, the costs of drifting are obvious. They are related to at least two factors: 1°, deserting the maternal colony; 2°, helping its present or future competitors.

The importance of these costs is difficult to estimate. However, if drifting occurs in response to the inability of a worker to reach its own colony, either, as it often happens, the nest has been destroyed, or the bee is profoundly disoriented. In both cases the bee is, thus, at least temporarily, incapable of helping any more to its own colony. As for the costs related to helping competitors of the maternal colony, their role is probably limited by the fact that the bumblebees are, as a rule, fairly efficient at resource partitioning (cf. MORSE, 1982).

As for the possible benefits of extra-colony altruism, the following hypotheses may be put forward:

(1) The "temporary shelter" hypothesis. As demonstrated by the behaviour of all five bees observed drifting in the present experiment, and, particularly, "Pink-Blue-Green" and "Red", drifting is not irreversible: the bee may eventually return to its own colony. In the meantime, by working for a strange colony the bee "pays" for shelter and protection.

(2) The "kin selection" hypothesis. By working for a strange colony of the same species, the bee may actually help to propagate some of the genes identical to its maternal colony.

(3) The "cleptoparasitism" hypothesis. As demonstrated by the case of "Red-Brown", foraging for a small queenless colony may be followed by a rise in its dominance hierarchy to the position of a house bee. As known, in queenless colonies dominant workers begin to lay (FREE, 1955; HONK, van et al., 1982), and such colonies are able to rear males (ALFORD, 1975). By drifting to a small queenless colony, even of a different species, the worker gains thus the chance to produce sons, profiting, moreover, from the help of subordinate workers. Bumblebee queens are well known usurpers of nests of other females, including those of a different species. They accept the workers already present, and take care of the brood left by the former queen, to profit subsequently from their help (SLADEN, 1912; VOVEIKOV, 1953).

3. The "super-society" hypothesis. Recently, the fundamental role of reciprocity in insect social behaviour was stressed, among others, by JAISSON (1985) and HAMILTON (1987). Jaisson (1985) put forward the hypothesis postulating the existence in social insects of super-society level of organization, the "society of societies", giving as the possible examples the enormous federal coalitions of colonies amongst certain highly evolved ant species.

If, as it seems, bumblebees really follow generally the rule: "Under certain conditions you may work for a strange colony", as a consequence a loose and rudimentary super-social structure, based on the ties of the potential reciprocal extra-colony helping behaviour, is created in bumblebee communities. Helping a strange colony would thus contribute not so much to helping the competitors of the maternal colony, as to helping its potential reciprocators. The fact that all five bees observed drifting in the present study kept working alternatively for two colonies supports this hypothesis, too.

To conclude, I would like to stress two points:

1') the hypotheses discussed above are not mutually exclusive: all of the discussed factors may play some role in bumblebee drifting;

2') the aim of this discussion was to open some questions, and not to answer them. All the discussed hypotheses remain to be confirmed (or falsified) by more detailed observations, preferably using wild colonies not transferred from their original nests.

References

- ALFORD (D.V.), 1975. - *Bumblebees*, Davis-Poynter, London, 352 p.
 FREE (J.B.), 1955. - The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies. *Brit. J. Anim. Behav.*, 3, 147-153.
 FREE (J.B.), 1958a. - The defence of bumblebee colonies. *Behaviour*, 12, 233-242.

- FREE (J.B.), 1958b. - The drifting of honeybees. *J. Agric. Sci.*, 51, 294-306.
- FREE (J.B.) and BUTLER (C.G.), 1959. - *Bumblebees*. Collins, London, 208 p.
- HAMILTON (W.D.), 1987. - Kinship, recognition, disease and intelligence: constraints of social evolution. pp. 81-102. In: *Animal societies: theories and facts*. Y. Itô, J.L. Brown, J. Kikkawa, eds., Japan Sci. Soc. Press, Tokyo.
- HASSELROT, (T.B.), 1960. - Studies on Swedish bumblebees (genus *Bombus* Latr.): their domestication and biology. *Opusc. Ent. Suppl.*, 17, 1-192.
- HONK, van (C.G.J.), RÖSELER, (P.-F.), VELTHUIS, (H.H.W.), HOOGVEEN, (J. C.), 1981. - Factors influencing egg laying of workers in a captive *Bombus terrestris* colony. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9, 9-14.
- JAISSON (P.), 1985. - Social behavior. vol. 9, pp. 673-694. In: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. G.A. Kerkut, L.I. Gilbert eds., Pergamon Press, Oxford.
- MORSE, (D.H.), 1982. - Behaviour and ecology of bumble bees. pp. 245-321. In: *Social insects. Vol.3*. H.R. Hermann, ed. Academic Press, New York.
- SLADEN, (F.W.L.), 1912. - *The humble-bee, its life history and how to domesticate it*. Macmillan, London.
- VOVEIKOV, (G.S.), 1953. - (Natural requeening in bumblebee colonies). In Russian. *Rev. Ent. U.R.S.S.*, 33, 174-181.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:169-179 (1989)

EFFECTS OF REMOVAL OF ALPHA INDIVIDUALS FROM A *Polistes dominulus* Christ. WASP SOCIETY : CHANGES IN BEHAVIORAL PATTERNS RESULTING FROM HIERARCHICAL CHANGES

G. THERAULAZ & M. PRATTE & J. GERVET

CNRS Equipe d'Ethologie UPR 51, Ontogenèse du Comportement et Vie Sociale,
31 Chemin Joseph Aiguier, 13402 Marseille Cedex 09

Summary :

Time-activity budgets and interaction rates of several individually identified members of *Polistes dominulus* (Christ.) wasp societies were constructed with the aim of studying changes in behavioral patterns resulting from hierarchical changes following removal of the alpha-individual. Analysis of these data by multivariate statistical techniques demonstrated the existence of an opposition between a high degree of involvement in social interactions, and a weak involvement in the work of the colony. Occupancy of the alpha rank was accompanied by a significant investment in social interaction behavior and an increase in the general level of activity on the nest. We show that the stability of the social set-up ensures permanence of the hierarchical relationships, but the updating of social relationships is established on the basis of the immediate behavioral state of the wasp, when the normal conditions are upset.

Key words : *Polistes dominulus*, hierarchical structure, behavioral pattern, social regulation, social organisation.

Résumé : Effet de l'enlèvement répété de l'individu alpha dans la société de *Polistes dominulus* (Christ.) : conséquences sur le profil comportemental des changements hiérarchiques.

L'action répétée de l'enlèvement de l'individu en position alpha dans des colonies de *Polistes dominulus* (Christ.) dont l'effectif est maintenu constant permet d'étudier les effets de l'accession au rang alpha sur le profil comportemental des individus. L'acquisition du rang alpha se traduit essentiellement par une brusque poussée d'items manifestant la dominance; on note une augmentation importante des taux de dominance, d'ouverture et d'attaque envers les autres membres de la colonie, et de wagging. Alors que dans le même temps, l'individu s'il était impliqué dans des activités de fourragement, a tendance à se maintenir au nid et ne participe qu'accessoirement aux tâches d'alimentation et de construction au sein de la colonie. Si la structure hiérarchique qui s'établit initialement entre paires d'individus a tendance à se maintenir si la situation sociale reste stable, un bouleversement de cette situation, que peut représenter par exemple l'enlèvement de l'individu alpha peut servir de prétexte à une réactualisation des rapports sociaux; l'examen des cas d'inversion du rang, montre que la nouvelle hiérarchie s'établit alors sur la base de l'état réactionnel immédiat des diverses guêpes considérées. Ce dernier s'actualise en particulier à travers une participation importante aux interactions entre individus.

Mots-clés : *Polistes dominulus*, structure hiérarchique, profil comportemental, régulation sociale, organisation sociale.

Introduction

It has been clearly established for 40 years that *Polistes* wasp societies are organized in a social hierarchy, which PARDI (PARDI 1946, 1948) called a scale of dominance. The structuring role of this kind of hierarchy has often been mentioned and its consequences upon egg laying, division of labour and more generally upon the mode of integration of individuals in a society have been described. (DELEURANCE 1946, GERVET 1962).

Our general aim was to investigate how these various aspects link up together and particularly how the type of relationship each individual establishes with the others affects the general mode of functioning, the organization and the development of the society.

The present paper describes experiments which consisted of repeatedly removing the alpha-individual from a colony. Special emphasis was placed on observing the effects upon social interactions in general and upon other forms of activity such as foraging.

Material and Methods

In this study, parallel experiments were carried out upon 4 monogynous colonies of *Polistes dominulus* (Christ.), all at a comparable developmental stage, which had been reared in glass cages with a capacity of 7 liters. To prevent any variations in the total number of imagos in a society from acting as a supplementary factor in the establishment and maintenance of social interactions, the number of adults present in each society was standardized and maintained at 13.

At the beginning of the experiments, each colony comprised a foundress queen and the first 12 females to emerge; the subsequent females were removed as they emerged. Moreover, each wasp removed during the experiment (as well as any which died) was replaced by a newly emerged wasp.

Two nests were used as controls, and were observed without any manipulation apart from the replacement of dead wasps.

Two other nests were used for experiments in which the population was systematically modified according to the following procedure:

after 5 days of observation, the queen was removed. Every 8 days, we then removed the individual which occupied the alpha position. We assumed this time-interval to be sufficient to allow the new hierarchical pattern to become stabilized.

To collect the data, we employed computer observation posts including:

- a micro-computer on which individuals and items were coded. We characterized 31 items. Table 1 gives a comprehensive list of counted items.
- a monitor which was used to correct any errors in the data.
- a tape-recorder where the data were stored for future use.

Two types of observation were carried out with a view to drawing a parallel between a social interaction structure and a set of behavioral patterns.

a. - In the first type, which was frequency-based, we paid particular attention to behavioral interactions which occurred between pairs of individuals, as well as to short items where the number of occurrences seemed to be the most relevant feature. We focused on the dominance-subordination relationships, trophallaxy, transfers and exchanges of prey and solid material, departures and arrivals, and wagging behavior.

DURATION-BASED TYPE ITEMS

ON THE NEST

ALN : Feeding larvae inside the nest
 BAN : Building on the nest
 NEN : Grooming
 IPL : In cells, inspecting the contents or transferring liquid to larvae
 MCN : Walking on the nest
 AG : Alert position in response to external disturbance with raised antennae
 OG : Sitting quietly without doing anything on the face of the nest
 OD : Inactivity on the back of the nest

OUTSIDE THE NEST

ALE : Foraging for food
 BAE : Foraging for pulp and building material
 SUC : Foraging for sugar and sweet solution

 MCE : Walking and flying outside
 EXT : Inactivity and grooming outside

FREQUENCY-BASED TYPE ITEMS

RELATIONS BETWEEN PAIRS OF INDIVIDUALS

DOM : Dominant interaction
 SUB : Submissive interaction
 DEC : Giving food to another wasp
 REC : Receiving food from another wasp
 DTR : Donor in trophallaxis
 RTR : Receiver in trophallaxis
 DAK : Attacking another wasp
 RAK : Receiving attack from another wasp
 DOF : Offering food to another wasp
 ROF : Receiving food

INDIVIDUAL BEHAVIORS

WAG : Wagging, lateral body vibration
 CHA : Foraging for food
 SOL : Feeding larvae
 PC : Foraging for pulp and building material
 CCP : Building on the nest
 H2O : Foraging for water
 AQ : Arrival and Departure from the nest

Table 1 : Behavioral repertoire

Tableau 1 : Definition du répertoire comportemental

b. - Alternately , we carried out observations of the second, duration-based type, where we recorded the total time a wasp spent on the various items chosen for observation.

These items served to characterize :

- The animal's location (within the nest versus outside) ;
- The type of activity performed (prey searching or pulp foraging outside the nest, feeding and building inside the nest, or egg-laying) ;
- The general activity level of the wasp , when it was not engaged in any particular type of work, such as walking, flying, alert behavior, or idleness.

On the basis of this kind of observation, we established the activity range of all the individuals in the society during two-minute periods. We thus gathered for each wasp, 30 accounts per hour of observation, from which it was possible to establish its behavioral pattern.

Daily 4 hour sessions were carried out, with each experimental colony, alternating duration-based and frequency-based observation. Control colonies were observed for 2 hours a day. The total observation time was 37 days with each of the 2 experimental colonies, starting from the 16th day after emergence , whereas each of the 2 control colonies was observed for 63 days.

Results

The first series of results gives a picture of the relationships within the society. We subdivided the development of the colonies into 5 main periods , punctuated by the removal of the alpha-individual. Figure 1 shows the 4 colonies studied : experimental nests (colonies 5 and 8) and control nests (colonies 1 and 12).

For each colony the mean number of dominant-subordinate interactions is given per individual per hour during each of these periods. The queen's or the alpha individual's removal times are marked by arrows.

An increase in the number of these interactions can be seen to have occurred under the experimental conditions, during the periods which began with the removal of the alpha individual in comparison with what occurred in control nests during equivalent periods.

This finding was confirmed in the course of the last period of the control situation with nest 12, where the death of the queen led to a change of alpha and a correlated increase in the number of interactions.

Analysis of the degree of involvement in dominance-subordination interactions in terms of the social rank (see figure 2) , showed that alpha individuals, i.e. those belonging to rank 1, exhibited the highest rate of involvement in social interactions. This rate was significantly higher than that of the nearest subordinate, in this case the individuals belonging to ranks 2, 3 and 4. This result is similar to those obtained on *Polistes fuscatus* (REEVES and GAMBOA, 1983).

Few differences were observed among the latter individuals. On the other hand, among individuals occupying a low position in the hierarchy, i.e. those with ranks 12 and 13, a weaker interaction rate was observed.

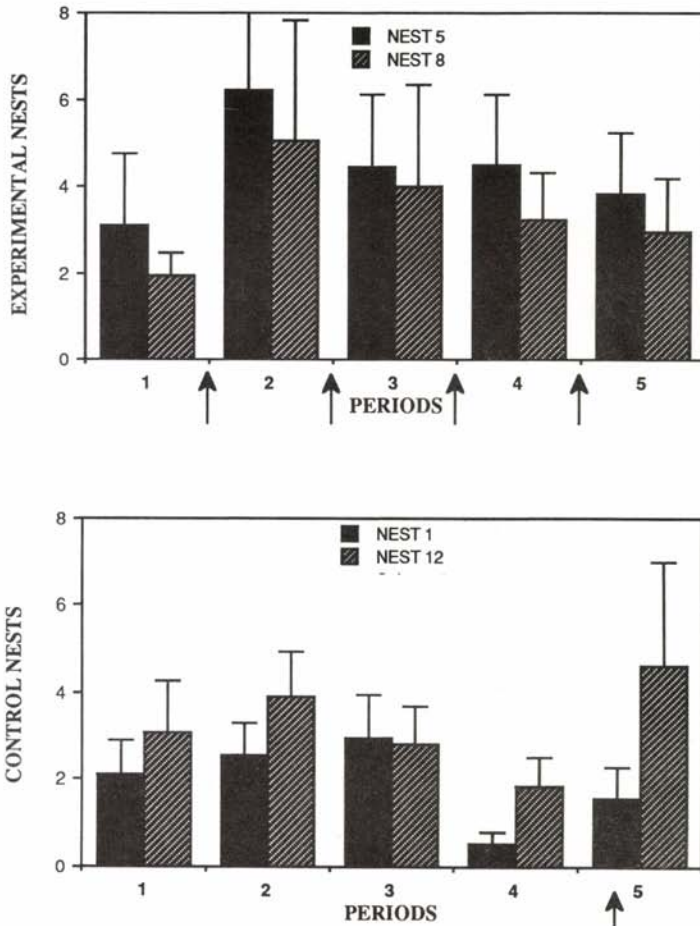


Figure 1 : Mean number of interactions per individual per hour

Figure 1 : Nombre moyen d'interactions par individu et par heure

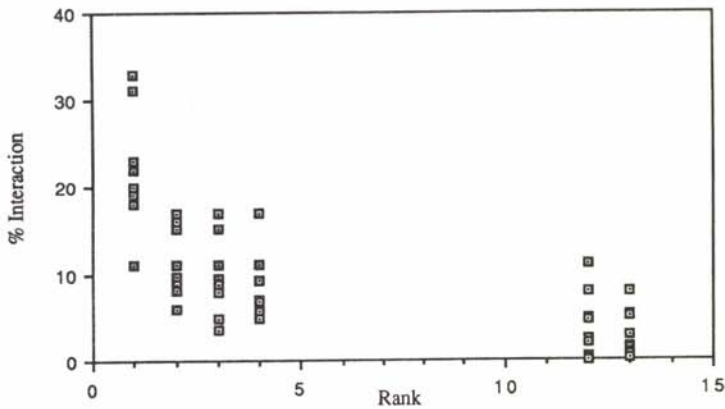


Figure 2 : Frequency of involvement in dominance-subordination interactions versus the wasps' social rank

Figure 2 : Degré de participation aux interactions de dominance-subordination selon le rang de naissance

NEST	PERIOD	1	2	3	4	TOTAL
5	1	41,79	8,96	13,93	12,93	76,61
	2	47,43	16,63	11,9	3,9	79,86
	3	37,17	21,61	14,98	6,34	80,1
	4	22,22	16,29	24,81	17,03	80,35
	5	33,77	24,41	9,7	14,71	82,59
8	1	40,94	11,02	16,53	8,66	77,15
	2	67,84	15,94	3,54	3,54	90,86
	3	69,94	6,94	5,49	3,47	85,84
	4	47,39	6,64	10,42	6,64	71,09
	5	43,33	8,14	9,62	16,66	77,75
MEAN		45,18	13,76	11,99	9,39	80,22

Table 2 : Dominance behavioral items by individuals of rank 1 to 4

Tableau 2 : Dominances réalisées par les individus de rang 1 à 4

In spite of the considerable dispersion, a tendency was observed for the lowest individuals, to have a weak social interaction rate, whereas individuals at the top of the hierarchy had the monopoly of social interactions. In fact, if we combine all the observation periods, the individuals with ranks 1 to 4 accounted on average for 80 % of the total dominance behavioural items recorded (table 2).

These experiments show that an individual which was previously subordinate could achieve alpha rank. It was therefore possible by studying an animal's behaviour to distinguish between what features were acquired with the rank, and what features were its own.

Let us take nest 8 to illustrate this point. For each period, Figure 4 gives the value of the mean number of dominance-subordination interactions in which each individual was engaged per hour.

The number marked on the abscissa gives the rank of birth, and the arrow the wasp which occupied the alpha rank during each period. We would mention that this example was chosen because it includes a singular case, that of a rank 2 wasp, hence one in the beta-position, which did not reach alpha-rank when the alpha was removed. In this case, a reversal of dominance occurred between this wasp and the one ranking immediately below it. This kind of reversal was again observed during period 4.

This example shows the existence of two phenomena :

- In a given individual, the acquisition of alpha rank is accompanied by an increase in the number of interactions, that is to say dominance overtures which are made towards the other members of the group.
- Examination of the cases of reversal shows the existence of a difference between the wasp with rank 2 and that with rank 3: the number of interactions was higher in the rank 3 wasp which was about to attain alpha rank.

These differences presumably reflect differences in the individuals' behavioral state which may contribute to the reversal of these individuals' ranks.

The acquisition of alpha rank also affected individuals' participation level in the social work of the colony (see figure 5). The types of work which were examined here were building (pulp foraging, cell initiation and cell raising) and feeding (chasing, foraging and prey sharing inside the nest). Figure 5 shows the distribution of the social work in the same nest as previously, in minutes per hour: the various wasps are arranged according to their rank of birth, and for each of the periods considered the mean time devoted to feeding and building by the whole colony is indicated. The arrow designates the alpha-individual during a given period.

Acquiring alpha rank was accompanied by a sharp fall in social activity, evaluated in terms of larva feeding and building activity.

On the other hand, although the participation of these wasps in larva feeding seems to have been generally higher than participation in building activity, no real individual specialization can be seen to be maintained from one period to another.

If we now attempt to define as accurately as possible the main behavioral tendencies revealed by the multifactorial analysis of the diverse items collected with our 2 types of observation, we are brought back to the opposition which we found to exist in these wasps' interactions and social work, between a high degree of participation in social interactions and a weak involvement in the work of the colony.

Figure 6 is a diagram of spatial axes 1 and 2 of the items collected, in a principal

Mean Number of Interaction per Hour
NEST 8

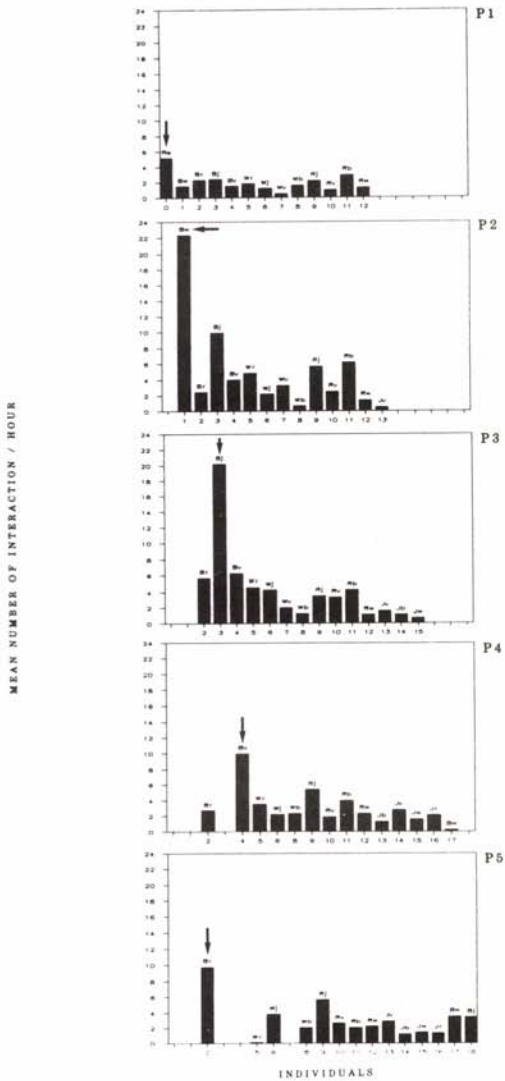


Figure 4 : Mean number of dominance-subordination interactions
per individual per hour

Figure 4 : Nombre moyen d'interaction de dominance-subordination
par heure pour chacun des individus

Foraging Activity Level of the Wasps
NEST 8

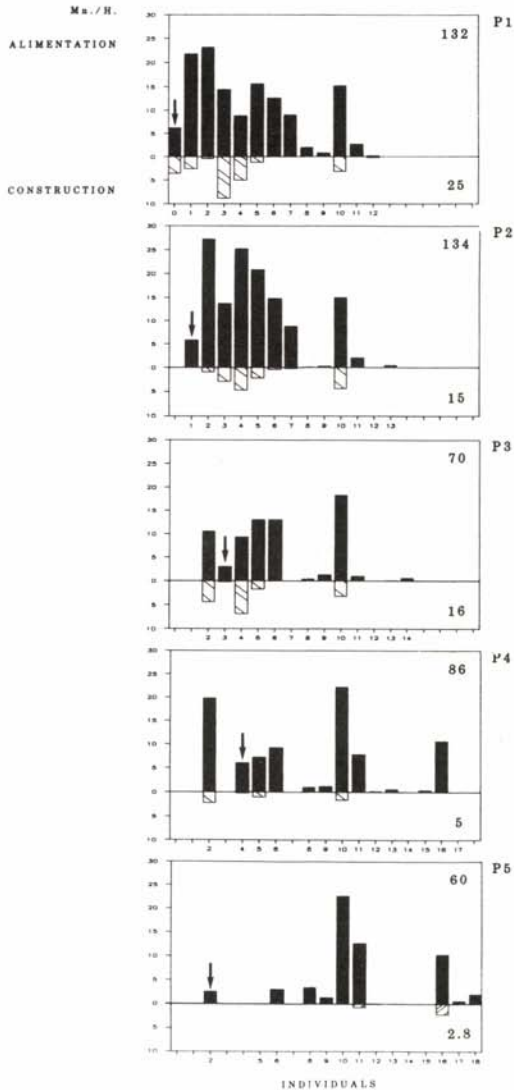


Figure 5 : Foraging activity level of the wasps during each period
Figure 5 : Participation au travail social alimentation et construction
des individus du nid 8 au cours des diverses périodes

component analysis conducted with experimental nests .

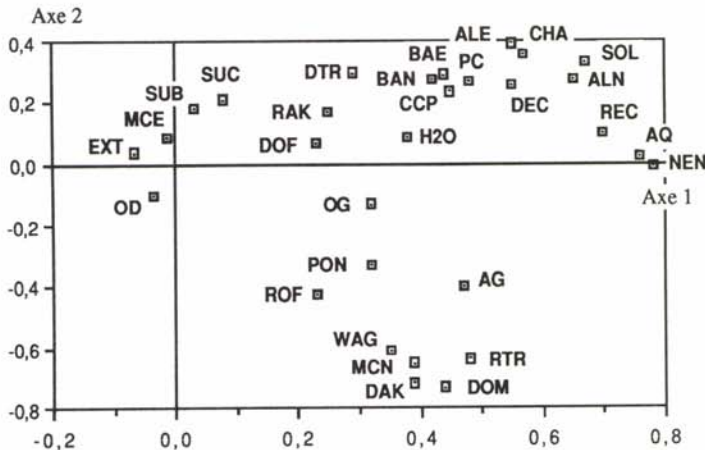


Figure 6 : Item space of the first two principal components

Figure 6 : Espace des items sur le plan des axes 1 et 2 de l'analyse en composantes principales

- axis 1 shows the greatest variance (22%), and basically reflects the degree of social integration, setting inactivity on the outside (EXT) against all forms of activity linked to integration and social work (ALN, ALE, IPL, NEN, DEC, SOL, CHA, AQ).

- axis 2, which is of particular interest to us here, and accounts for 13% of the total variance, basically sets those forms of activity which are linked to dominance (DOM), such as opening (DAK), wagging (WAG), walking on the nest (MCN), alarm behavior (AG), and egg laying (PON), against a set of actions linked to a strong involvement in prey and pulp foraging (CHA, PC, ALE, BAE), and in their distribution and exploitation at the nest (SOL, CCP, ALN, BAN, DEC).

Discussion

A balance seems to exist between the two forms of activity investigated here, indicating that a given subject can show opposite reactional state tendencies .

The wasp engages in various ways in these two forms of activity :

- Occupancy of the alpha rank is accompanied by a significant investment in social interaction behaviours, which are primarily characterized by the emergence of a high degree of dominance and overture toward the other members of the colony, by the emergence of wagging and by an increase in the general level of activity on the nest;

- whereas in subordinates, investment in social tasks is more pronounced when it is accompanied by integration into the nest.

The functioning of the social hierarchy in *Polistes* suggests the existence of a two-fold process :

- The hierarchical relationships which are initiated between pairs of individuals, on the joint basis of prior residence (GERVET, 1964) and differences in endocrinal state (ROSELER and coll., 1984), tend to remain unchanged when the social conditions are stable.

- But the dominance then established has repercussions on the behavioral state of each member of the colony :

- the alpha-individual engages strongly in a few behaviors linked to egg-laying and the expression of its dominance;

- the subordinate individuals, which are less strongly oriented toward these activities, may either abandon all forms of social activity (leaving the nest or settling at the back of the nest) or turn towards foraging tasks. Individuals' orientation towards one or the other of these patterns may be modulated by several social factors such as its relationships with the alpha, or the amount of larval stimulations received.

It can be said that inside a hierarchically organized group, the behavioral state of an individual can change depending on several factors, such as ageing or humoral state, whereas the permanence of the hierarchical relationships depends on the stability of the social set-up.

On the other hand, when the normal conditions are upset (for instance, by the removal of the alpha individual or an unusually high emergence of females), the updating of social relationships can ensue and a new hierarchy can be established on the basis of the immediate behavioral state of the wasps present at that particular moment.

References

- DELEURANCE, E.-P. (1946). Une régulation sociale à base sensorielle périphérique : l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les polistes (Hym. Vesp.) C.R. Acad. Sc., 223, p. 871-872.
- GERVET J. (1962). Etude de l'effet de groupe sur la ponte dans la société polygyne de *Polistes gallicus* (Hymen. Vesp.). Insectes Soc., p. 343-382.
- GERVET J. (1964). La ponte et sa régulation dans la Société Polygyne de *Polistes gallicus*. - Ann. Sci. Naturelles, Zool. 12^e S., T.VI, p. 601-778.
- PARDI L. (1946). Ricerche sui Polistini. VII. La "Dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.). - Boll. Ist. Ent.Univ. Bologna, 15, p. 25-84.
- PARDI L. (1948). Dominance order in *Polistes* wasps. - Physiol. Zool. 21, p. 1-13.
- REEVE H.K. and GAMBOA G.J. (1983). Colony activity, integration in primitively eusocial wasps. The role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). - Behav. Ecol. Sociobiol. 13, p. 63-74.
- RÖSELER et Coll. (1964). Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp. *Polistes gallicus*. - Behav. Ecol. Sociobiol. (1984) 15 : 133-142.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:181-187 (1989)

OBSERVATIONS ON THE BEHAVIOUR OF MALE STENOGASTRINE WASPS
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, STENOGASTRINAE)

S. TURILLAZZI & E. FRANCESCATO

Dip. Biologia Animale e Genetica, Univ. di Firenze, Centro per lo Studio
delle Faunistica ed Ecologia Tropicali del CNR, Firenze, Via Romana 17,
50125 Firenze, Italia

SUMMARY

Males of two species of stenogastrine wasps *Parischnogaster mellyi* and *P. alternata* observed in captivity perform patrolling behaviour. They also present anatomic and morphological structures which are probably related to this behaviour.

The patrolling behaviour of *P. alternata* is described for the first time and is quite similar to that of *P. mellyi* (Turillazzi, 1983a and b) with hovering flights near landmarks and displays of white stripes on the abdominal tergites. The patrolling flights occur at different times of the day with respect to *P. mellyi*.

Males of *P. mellyi* form unisexual clusters on thread-like substrata in nidification sites. Our data show that foundress females of same species probably use these clusters as indicators that the substratum is a potentially good one for nidification.

KEY WORDS : Stenogastrinae, reproductive behaviour, tegumental glands, male clusters.

RÉSUMÉ

Les mâles des guêpes sténogastrines *Parischnogaster mellyi* et *P. alternata* observés en captivité montrent un comportement de patrouille (= vol de reconnaissance). Ils présentent des structures anatomiques et morphologiques probablement liées à ce comportement.

Pour la première fois le comportement de patrouille de *P. alternata* est décrit et il est presque identique à celui de *P. mellyi* (Turillazzi, 1983a et b). Les mâles volent sur place près de points bien déterminés et visibles du paysage. Ils découvrent des bandes blanches situées sur leurs tergites abdominaux. Le comportement de patrouille est effectué à différentes heures de la journée par rapport au comportement de *P. mellyi*.

Les mâles de *P. mellyi* forment des groupements unisexuels sur substrats filiformes dans les lieux de nidification. Nos données montrent que les femelles fondatrices de la même espèce emploient probablement ces groupements comme indicateurs de substrats convenables pour la nidification.

MOTS-CLÉS : Stenogastrinae, comportement reproductif, glandes tégumentaire, groupements de mâles.

INTRODUCTION

The behaviour of male social wasps has begun to attract the attention of researchers. As regards the stenogastrine wasps, the behaviour of two species of *Metischnogaster* (Pagden, 1962) and two of *Parischnogaster* (Turillazzi, 1983a and b) have been described so far.

In this paper we report some observations on the behaviour of males of two species of *Parischnogaster*: *P. alternata* and *P. mellyi* in captivity.

MATERIALS AND METHODS

Wasps collected in Malaysia (Gombak Field Station, University of Malaya, 25 km NE of Kuala Lumpur) were reared in a "tropical room" (4x3x3 m) in the Department of Animal Biology of the University of Firenze. The temperature in the room (which had a wall with three windows) was kept constant at about 25°C and the relative humidity at about 80%. Honey was supplied ad libitum in small dispensers and fruit flies were stuck to the window panes every day where the foraging wasps could collect them. The volume of the room was divided in 64 equal zones on paper to check the position of the individuals during patrolling.

The abdomens of male *P. alternata* were embedded in Methil-Buthil Metachrilate, sectioned 6-7 μ m thick and stained with Tolouidine blue or Ferrochloridiche Ematossiline + Gabe Martoja or Mallory techniques for observation under the light microscope. A Philips 515 scanning electron microscope was used for the observation of morphological structures.

RESULTS AND DISCUSSION

Patrolling behaviour of *P. alternata*

The patrolling behaviour of *P. alternata*, never described before, is quite similar to that of *P. mellyi*. It consists of a hovering flight in front of a leaf or some other prominent point of the environment followed by an almost circular detour flight beginning and ending at the hovering point (Fig. 1). When an intruder arrives on the scene, the patrolling male extends his abdomen to display the whitish stripes on the anterior part of the gastral tergites. We seldom observed flying attacks of the kind reported in *P. mellyi* and *P. nigricans*, probably because the density of the individuals in the room was very low (behavioural observations were based on 4 individuals only).

P. alternata performs aerial patrolling from about 3.30 pm to 4.30 pm, which in the field corresponds to the period these are away from the nest (Turillazzi, 1986).

Anatomical structures related to patrolling

Males of *P. mellyi* and *P. nigricans* exhibit a band of gland cells (of the third type of Noirot and Quennedy, 1974) provided with peculiar cuticle-lined reservoirs, and accessory ducts cells resting under the anterior part of the 3rd gastral tergite (Turillazzi and Calloni, 1983). *P. alternata* has a conspicuous depression filled with hairs on the median part of the 2nd gastral tergite (Fig. 2) (Yoshikawa et. al. 1969). A para-sagittal

Fig. 1. A male of *P. alternata* during the patrolling flight. The abdominal white stripes (abdomen not fully extended) and the tuft of hairs on the depression of the 2nd gastral tergite can be seen.

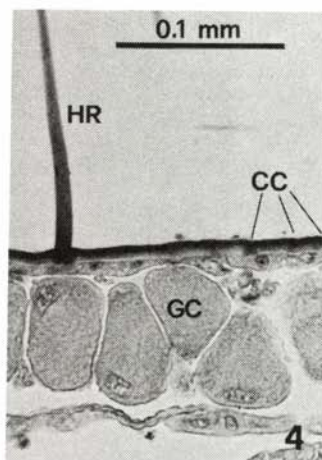
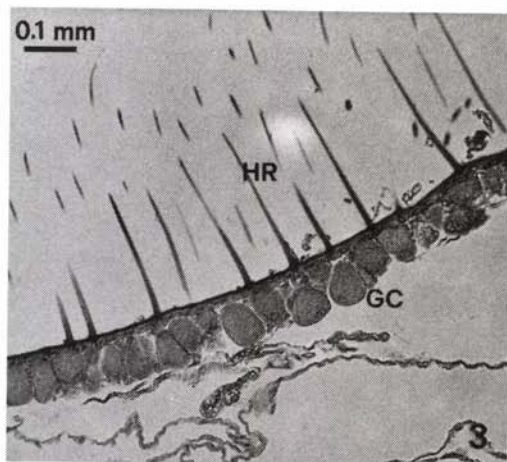
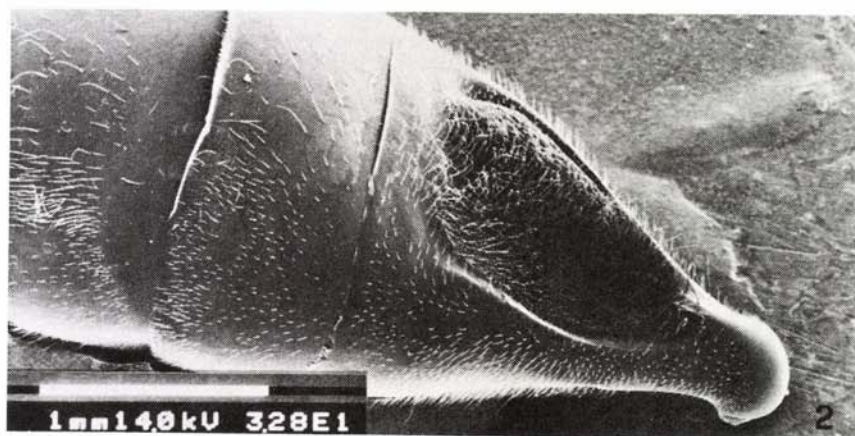
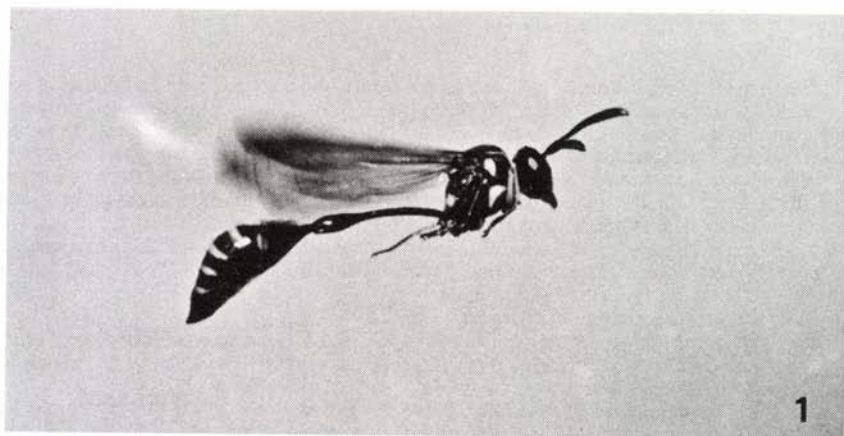
Un mâle de *P. alternata* pendant le vol de patrouille. On peut observer les bandes blanches abdominales (l'abdomen n'est pas complètement allongé) et la touffe de poils sur la dépression du deuxième tergite gastral.

Fig. 2. The depression with hairs of the second gastral tergite of male *P. alternata*.

La dépression avec les poils sur le deuxième tergite gastral du mâle de *P. alternata*.

Fig. 3-4. Para-sagittal section of the abdomen of male *P. alternata*. Glandular cells (GC) under the depression of the 2nd gastral tergite (HR= hairs; CC= channels opening onto the external surface).

Section parasagittale de l'abdomen du mâle de *P. alternata*. Cellules glandulaires (GC) sous la dépression du deuxième tergite gastral (HR= poils; CC= canaux s'ouvrant sur la superficie externe).



section of the abdomen (Fig. 3 and 4) shows that clusters of single or double layered large glandular cells exist under the depression. The cuticle layer in this area is drilled by thin, oblique channels which open onto the external surface through outlets. The gland cells are polyhedral or rounded in shape and the nucleus generally lies in the basal cytoplasm. As a rule the cytoplasm appears dense and homogeneous and in some sections the inner canalicular end-apparatus is evident, which confirms the secretory function of these cells (class three glands according to Noirot and Quennedy, 1984).

We can suppose, as in *P. mellyi* and *P. nigricans*, that this species also uses chemical signals associated with the visual one, during aerial patrolling.

More about the patrolling of *P. mellyi*

We also had the opportunity of observing some more characteristics of the patrolling flight and other extranidal behaviours of the male *P. mellyi* over a period of approximately one year.

After emergence, males remain on the maternal nests for a period varying from 4.5 to 7 days before patrolling. This period corresponds to the pre-reproductive phase (Thornill and Alcock, 1983) of other insects where the individual tries to accumulate energy reserves before starting out on a very tiring activity.

Males of the same species observed in Indonesia began patrolling at about 11.00 am. and ended at about 12.45 pm. (Turillazzi, 1983a and b). We observed that patrolling took place at almost the same time in captivity.

The length of patrolling varies from individual to individual, from 45 to 135 min. with an average of 75 min. ($n=18$ wasps controlled over ten days). Younger males present a longer patrolling period than older ones and there is an inverse significant correlation between age and the daily duration of the behaviour ($n=18$, $r=-0.598$, $p<0.01$).

Patrolling flights turned out to be most frequent in zones of the room nearest the top of one of the windows. It is not clear why the males preferentially patrol here but this may be linked to the light conditions. *P. alternata* preferred different zones of the room.

In any single zone the probability of winning an encounter was positively correlated with the time spent in patrolling that zone ($n=19$, $r=0.725$, $p<0.001$).

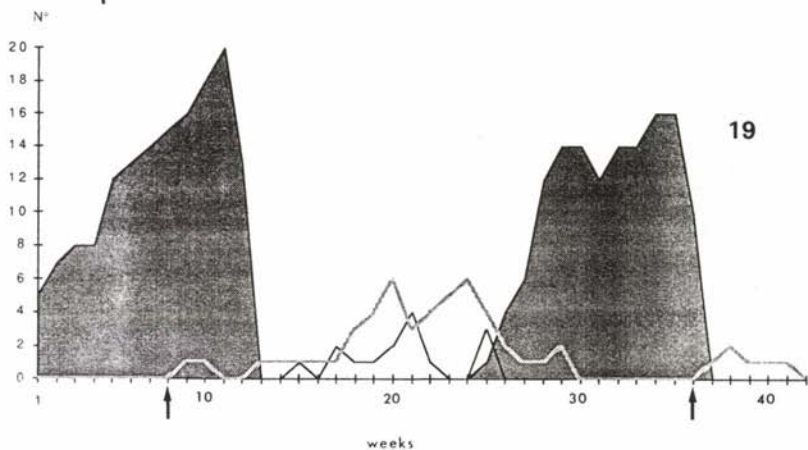
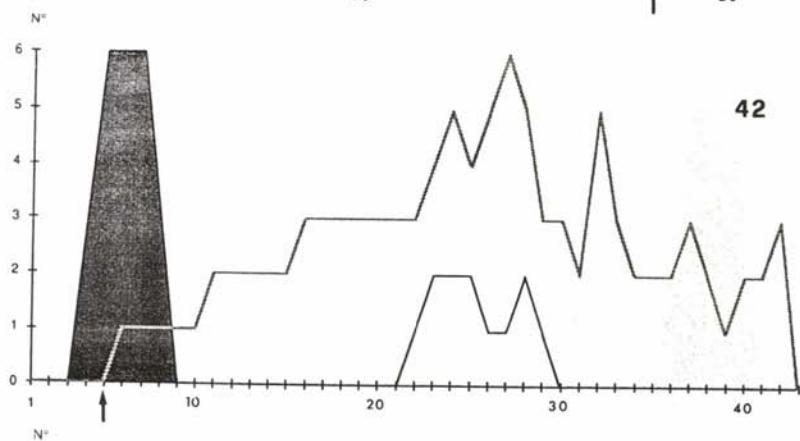
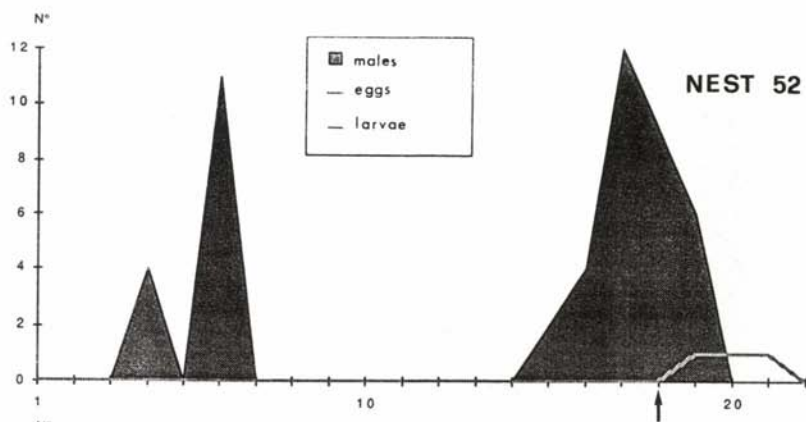
The frequency of the white stripes display was significantly related to the total amount of time spent by all the males in one zone and thus to male density in that particular zone ($n=4$, $r=0.97$, $p<0.01$). It was not possible to ascertain any other correlation between this and other biological events.

The preference for some zones rather than others in the room for the aerial patrolling and the fact that in nature the males more commonly patrol in the forest clearings, where their display is particularly visible, could explain why they frequently change landmarks and perform detour flights to find suitable places and check the lighting conditions.

It is retained that this behaviour has, as many similar ones observed in other species of insects, a reproductive function. We observed only one mating or mating attempt during the study period and it occurred at patrolling time. The extreme rarity of mating could have been due simply to the captivity condition, which could have negatively influenced female receptivity, but was more probably to the extreme dilution in time of the matings (we did not observe any seasonal variation in the patrolling over a year).

Male clusters

When the males finish patrolling they first go to feed at the honey dispensers where fights with other males and foraging females often occur. Then the males try to join the parental colony or some other nests to rest. At this point it is quite easy to observe the females on the colonies trying to prevent them from landing on their nest. The reason for this seems to be that after the appearance of the males on a nest there is usually a reduction in the number of the eggs and small larvae, as we observed in various colonies (see also Hansell, 1982).



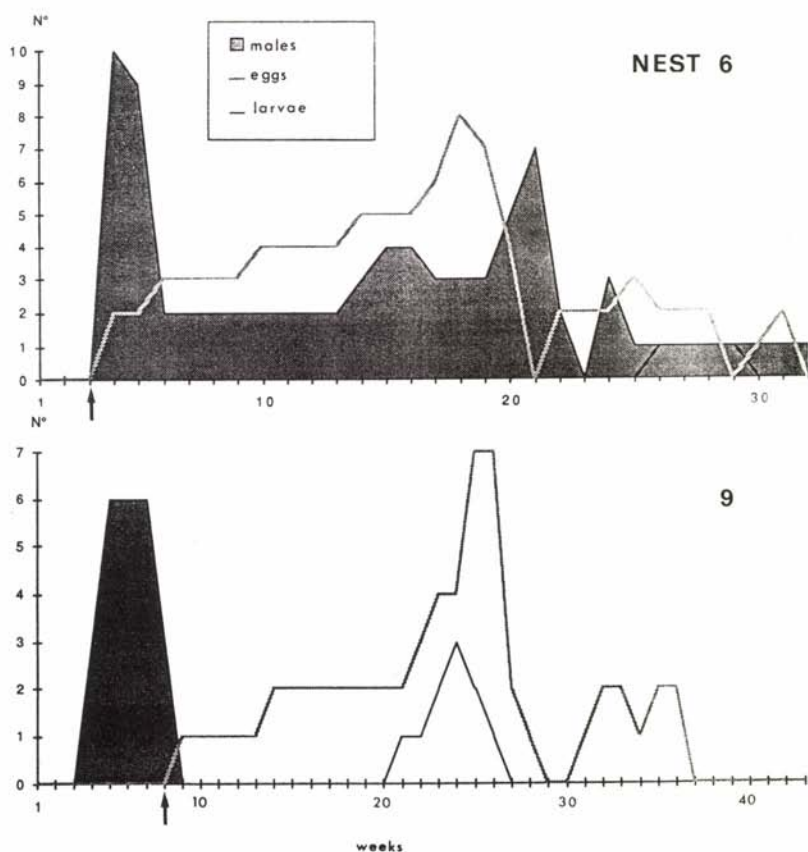


Fig. 5-6. Aggregation of male *P. mellyi* on nests and thread-like substrata. New foundations or re-activation of abandoned nests are indicated by arrows.

Aggrégation de mâles de *P. mellyi* sur les nids et sur les substrats filiformes. Les flèches indiquent de nouvelles fondations et la réactivation de nids abandonnés.

Rejected from active colonies, the males often form homosexual clusters on thread-like substrata in nidification places. Wandering females usually frequent these associations and in 6 cases we observed them founding a new nest within 15 days from the first time they were detected on the cluster (Fig. 5 and 6). Even in this case it is important for the success of the colony that foundresses manage to get rid off the males as soon as possible.

The same phenomenon of females founding new nests on substrata already held by male clubs, was observed twice in the field in Indonesia (Turillazzi and Pardi, 1982) and it was thought it had a reproductive purpose. However we never observed any copulatory attempts in these aggregations and this made us think the phenomenon has nothing to do with the mating system. Rather, we suggest that future foundresses look for male clusters and use them as indicators of suitable nesting substrata. These females, in fact, have two

ways of knowing in advance if a substratum is strong enough, is in suitable microclimatic conditions and whether there is no much threat from predators such as ants: 1) the substratum is already occupied by an active nest or, 2) it has already been colonised by an aggregation of males. This is certainly an hypothesis to be tested by future research in the field.

REFERENCES

- HANSELL M.H., 1982. - Brood development in the subsocial wasp *Parischnogaster mellyi* (Saussure) (Stenogastrinae Hymenoptera). Insectes soc. 29: 3-14
- PADGEN H.T., 1962. - More about *Stenogaster*. Malay Nat. J. 16: 95-102.
- NOIROT C., QUENNEDY A., 1974. - Fine structure of insect epidermal glands. Ann. Rev. Entomol. 19: 61-80.
- THORNHILL R., ALCOCK J., 1983. - The evolution of insect mating systems. Harvard Univ. Press. Cambridge Ma., and London. IX+547 pp.
- TURILLAZZI S., 1983a. - Extranidal behaviour in *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) (Hymenoptera Stenogastrinae). Z. Tierpsychol. 63: 27-36.
- TURILLAZZI S., 1983b. - Patrolling behaviour in males of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) and *P. mellyi* (Saussure) (Hymenoptera Stenogastrinae). Accad. Naz. Lincei R. Cl. Sc. Fis. Nat. Mat., 72: 153-157.
- TURILLAZZI S., 1986. - Colony composition and social behaviour of *Parischnogaster alternata* (Sakagami) (Hymenoptera Stenogastrinae). Monitore zool. ital. (N. S.) 20: 333-347.
- TURILLAZZI S., CALLONI C., 1983. - Tegumental glands in the third gastral tergite of male *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) and *P. mellyi* (Saussure) (Hymenoptera Stenogastrinae). Insectes soc. 30: 455-460.
- TURILLAZZI S., PARDI L., 1982. - Social behaviour of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) (Hymenoptera Vespidae) in Java. Ann. Entomol. Soc. Am. 75: 657- 664.
- YOSHIKAWA K., OHGUSHI R., SAKAGAMI S. F., 1969. - Preliminary report on entomology of the Osaka City University 5th expedition to southeast Asia 1966. Nat. Life S. E. Asia Tokyo VI: 153-182 with 75 plates.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:189-197 (1989)

SPATIAL ORGANISATION IN THE ARGENTINE ANT *Iridomyrmex humilis* Mayr.

S. ARON & J.M. PASTEELS

Laboratoire de Biologie Animale et cellulaire, CP 160, Univ. li bre de
Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique

SUMMARY

The access of *I. humilis* workers to a new, chemically unmarked terrain elicits a collective exploratory behaviour involving the formation of a chemical trail. The ants moving to and from their nest reinforce the trail as they move along, returning ants laying longer and more frequent marks. A theoretical analysis of the streak lengths' distribution suggests that the workers' trail-laying behaviour is not just a simple-chain Markovian process, although this constitutes a good approximation.

The way in which an exploratory trail becomes an alimentary trail underlines the strong link between the two processes. The study of a relation exploration/territoriality shows that *I. humilis* workers recognise new territories from those previously explored most probably by means of chemical cues.

Key words: *Iridomyrmex humilis*, exploration, trail-laying behaviour, territoriality, spatial organisation.

RESUME

L'accès des ouvrières d'*I. humilis* à un nouveau territoire entraîne une exploration collective par piste chimique. Les fourmis se déplaçant vers le nid et vers le nouveau territoire renforcent la piste, cependant la longueur et la fréquence des dépôts restent plus importantes lors de la phase de retour au nid. Une approche théorique de type géométrique de la distribution des fréquences des longueurs des dépôts suggère que le comportement de marquage n'est pas un simple processus Markovien, bien que ce dernier constitue une bonne approximation du mécanisme réel.

L'intégration des pistes alimentaires au réseau exploratoire indique l'étroite relation entre ces deux processus.

L'étude d'une relation exploration/territorialité met en évidence un marquage territorial chez *I. humilis* reposant sur des repères chimiques.

Mots clés: *Iridomyrmex humilis*, exploration, comportement de marquage, territorialité, organisation spatiale.

INTRODUCTION

The access of *Iridomyrmex humilis* workers to a chemically unmarked terrain elicits a recruitment associated with a collective exploratory behaviour. At the beginning, the workers explore randomly the part closest to the nest. As this exploratory zone progresses into the area, a trail extends from it to the nest, indicating a chemical trail formation.

The exploratory pattern and its dynamics have been described previously, and a mathematical model shows how it may be generated by the individual workers' simple trail-laying and following behaviour (Deneubourg et al., 1988, 1989).

We present here three aspects of the *Iridomyrmex humilis* societies' spatial organisation: the trail formation in collective exploration, the relationship between the exploratory and foraging activities, and their territorial marking behaviour.

METHODS

Trail formation

Trail formation was studied by monitoring the behaviour of ants crossing a cardboard bridge (15 cm long, 0.5 cm large) placed between the nest and a 0.8x0.8 m sandy virgin area. A camera fitted with macrolenses was mounted on a mobile wagon moving in a horizontal plane parallel to the bridge, and positioned so as to observe the ants from side-on. This allowed us to note when the gaster touched the substrate, assuming that the ants lay chemical marks each time their abdomen meets its reflection on the bridge. A frame-by-frame analysis (one frame = 0.04 sec.) allowed us to measure the length of each pheromone streak by multiplying the average number of frames during which the ant marked continuously by 0.04 sec and by the ants' velocity. The same operation was made for non-trailing streaks.

Exploratory and foraging activities

We starved *I. humilis* societies 4 days before inducing successively exploratory and alimentary recruitments. The societies were given access to a 2 square meter sandy virgin area; once the exploratory pattern formed, we introduced a food source either 20 cm to the side of the exploratory trail, or 20 cm to the side of the exploratory front. The path of the workers leaving the food source after feeding was recorded by video.

Territorial marking

The method was previously used by Jaffé et al. (1979), and Aron et al. (1986). Two sheets of paper (5 x 5 cm) were placed 15 cm from the nest entrance and 5 cm apart, at least one week before the experiments. The number of ants

and the workers' behaviour on these familiar papers was compared to that observed on freshly placed ones. Further details will be given in the text.

RESULTS

Trail formation

The observation of the ants crossing the bridge showed a trail-laying behaviour by workers both moving from and returning to the nest.

Samples of individuals crossing the bridge indicate that, whatever their direction, about 40 % laid no trail whatsoever.

When measuring the length of each pheromone streak, it appears that ants crossing the bridge towards the nest lay more pheromone than those moving in the opposite direction: not only the workers lay significantly longer marks ($X_1 = 0.19 \pm 0.03$, $n=13$; $X_2 = 0.1 \pm 0.01$, $n=17$; $df=28$, $p < 0.05$, Student's *t* test) but furthermore the average distance between two streaks is shorter ($X_1 = 0.31 \pm 0.09$, $n=13$; $X_2 = 0.57 \pm 0.07$, $n=17$; $df=28$, $p < 0.05$, Student's *t* test).

Pooling all streaks respectively both for ants moving to and from the arena, we estimated the probability *q* that a worker having marked *k* times lays one mark more, and $(1-q)$ that the ant stops marking. Both *q* and $(1-q)$ are assumed to be independent of *k*. This hypothesis means that the probability of an ant interrupting trailing remains constant with the length of streaks previously laid (*n*). So, the fraction of the number of streaks of length *n* is given by

$$F(n) = q^{(n-1)} (1-q)$$

The comparison between the experimental and theoretical distributions of the streak lengths shows a strong analogy both for ants moving to and from the arena (figure 1). The discontinuity between the frequency of streaks of length 1 and those of a superior length is probably due to an over-estimation of their number (as it is not always clear if the ant is actually laying when only one frame in a row shows the gaster to be in contact with the bridge). This similarity suggests that the workers' trailing behaviour is probably not a single-chain Markovian process, although this constitutes a good approximation of the real process.

Exploratory and foraging activities

Observation established that workers crossing a bridge showed the same trail-laying behaviour both during foraging and exploratory recruitment. This strongly suggests that the same trail pheromone (Z-9-hexadecenal, a constituent of the secretion from the ventral Pavan's gland, Cavill et al., 1979, 1980) is used both during food and exploratory recruitment, and a continuity between the two processes.

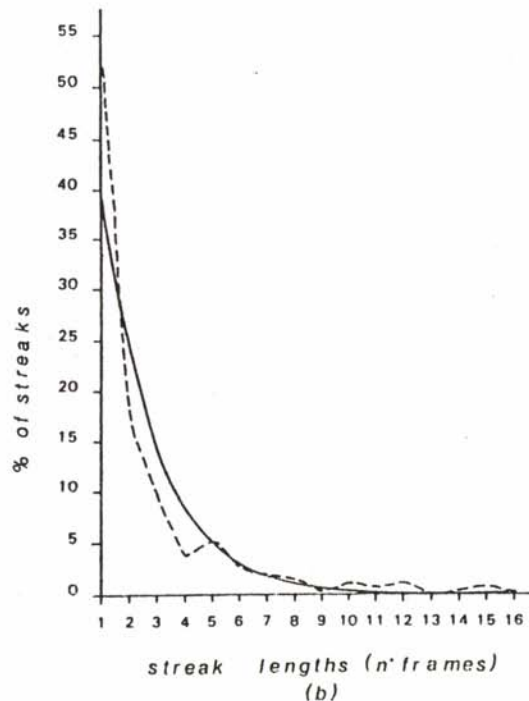
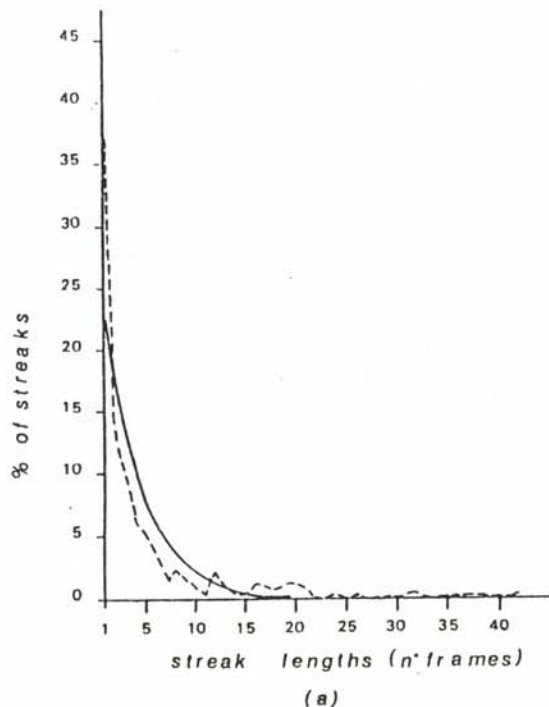


Figure 1: Experimental (dashed curve) and theoretical (solid curve) streak length distributions for the ants moving towards the nest (a) and towards the area (b).
 Figure 1: Distribution expérimentale (trait discontinu) et théorique (trait plein) de la fréquence des longueurs des dépôts pour les fourmis se déplaçant vers le nid (a) et se rendant sur le nouveau territoire (b).

This leads us to study the relationship between exploratory and foraging activities.

a) When placed near the exploratory trail, the food is rarely discovered. In most cases, the few foragers leaving the food source rejoin the exploratory trail when returning to the nest. They are however unable to divert other workers from the much stronger exploratory trail. As the food source is exploited, the alimentary trail is slightly reinforced, but never more frequented than the exploratory one.

b) When the food is placed 20 cm to the side of the exploratory front, its discovery is immediate. Rapidly, the ants are "captured" by the alimentary trail, and the workers' exploratory activity is displaced to the benefit of the alimentary activity. In this situation, exploration stops, and only some individuals are scattered on the area. In fact, both exploratory and alimentary activities were observed simultaneously with large societies (at least 2000 ants) when several exploratory trails appeared. In this case, the trails are independant and do not interact with each other.

Although little is known about this behaviour in natural conditions, we may reasonably suppose that the number of ants participating in an exploration is larger than tested in our laboratory experiments. In such a situation, the exploratory front could be sufficiently large to progress over the food source.

Territorial marking

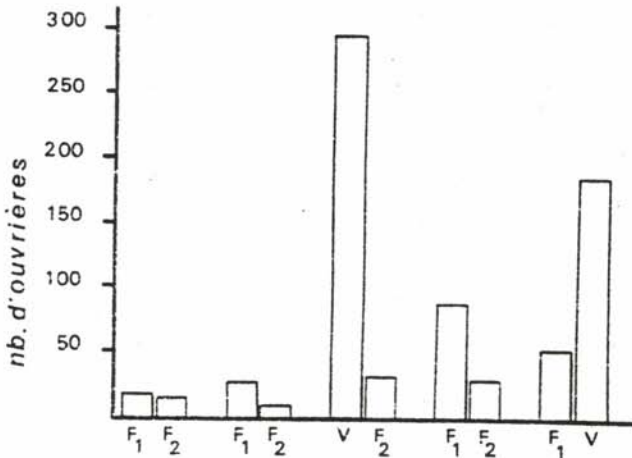


Figure 2: Number of workers reported for two types of papers successively replaced over 15 minutes. F₁, F₂: familiar papers. V: virgin paper.

Figure 2: Nombre d'ouvrières observé pendant 15 minutes sur deux types de papiers successivement remplacés. F₁, F₂: papiers familiers. V: papier vierge.

Figure 2 shows the number of ants reported each minute during 15 minutes for a familiar and a virgin paper. There is no difference in the number of ants on two familiar papers, and the ants did not appear disturbed by our manipulations. However, the number of exploratory ants increased significantly on a virgin paper. This high number of workers could be due to the fact that ants stay longer on a virgin paper than on a familiar one. The average values obtained ($\pm$ standard error) are respectively 8.4 sec ($\pm$ 1.3) and 4.8 sec ($\pm$ 0.4), and are significantly different ($p = 0.015$, $n_1=n_2=40$; Mann-Whitney U test). Moreover, the ants show a "coming and going" behaviour more frequent on a virgin (3.7 ± 0.36 ; $n=20$) than on a familiar (1.0 ± 0.0 ; $n=20$) paper. This behaviour induces us to correct the time spent by the ants as follows: the total time spent on the paper without leaving it for a distance greater than 1.5 cm. Only the time spent on the paper was taken into account. With this criteria, the ants stay longer on a virgin paper (31.6 ± 4.5 sec, $n=20$) than on a familiar one (6.0 ± 1.3 sec, $n=20$) ($p < 0.001$; Mann-Whitney U test).

In order to determine the lapse of time needed for a society to become familiar with the paper, one of the two familiar papers was replaced by a new one. The results obtained (figure 3) clearly show that after about 4 hours the ant population on the test paper is already the same as on the control. As the activity on the virgin paper decreases, the time spent on the papers and the "coming and going" behaviour of the workers progressively falls. These results demonstrate that *Iridomyrmex humilis* workers distinguish new areas from those previously explored, most probably by means of chemical cues. Some experiments on the territorial marking pheromones' life-time were then conducted by isolating a familiar paper from the society for various periods of time. Preliminary results indicate that no difference is observed between the number of ants on the experimental and control papers even if presented to the colony after one month of isolation. This indicates that the territorial marks are long lasting, and probably no longer corresponds to (Z)-9-hexadecenal.

During exploration, the trail-laying behaviour of the workers of the exploratory zone could constitute a territorial marking, and the ants reaction on a virgin paper would translate, at a smaller scale, what happens at this level.

DISCUSSION

The genesis of a collective exploratory behaviour in *Iridomyrmex humilis* corresponds to their highly agonistic and opportunistic behaviour. The chemical trails can lead to a rapid mobilisation of a large number of individuals to freshly discovered sources and/or to the colonisation of new sites, and constitute a massive and permanent defense

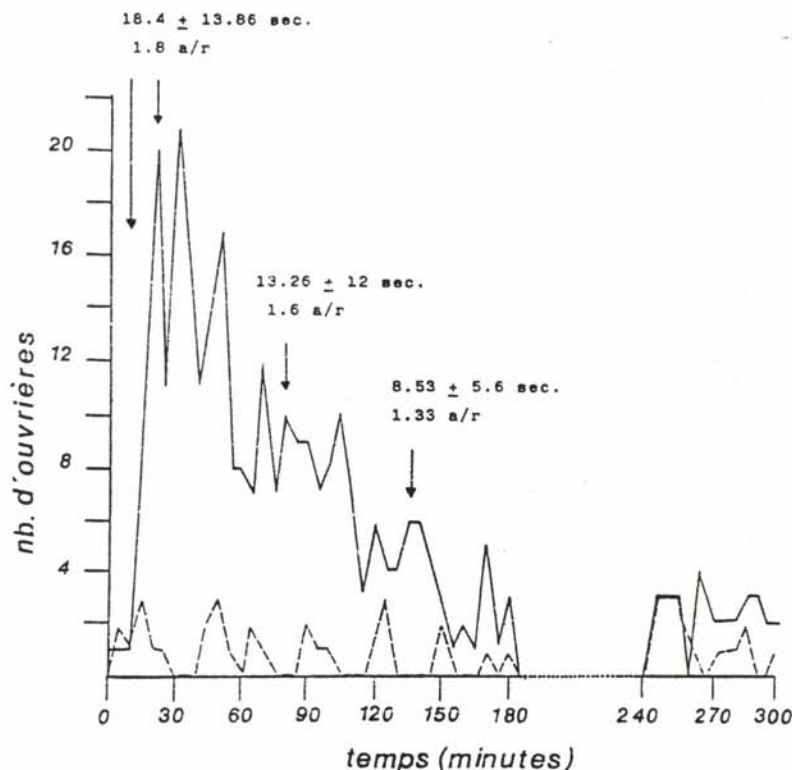


Figure 3: Time evolution of the number of workers on a familiar (dashed curve) and a virgin (solid curve) paper. Large arrow indicates replacement of one familiar paper by a virgin one. Small arrows indicate when the average time and standard errors spent by the ants on the virgin paper, and the "coming and going" frequencies are reported.

Figure 3: Evolution temporelle du nombre d'ouvrières sur un papier familier (trait discontinu) et un papier vierge (trait continu). La grande flèche indique le remplacement d'un papier familier par un papier vierge. Les petites flèches indiquent les moments auxquels le temps de séjour moyen et son écart type ainsi que la fréquence des aller/retours sont reportés.

against other competing ant species.

Argentine ant colonies parcel into sub-colonies, establishing their nests near the sources, and staying interconnected by trails (Newell, 1909; Skaiffe, 1955; Markin, 1970). *Iridomyrmex humilis*' polydomous nests are not permanent structures, and movements of populations due

to unfavourable environmental conditions such as food-resource depletion, flooding or dessication (Markin, 1970; Wilson, 1971). Nest moving corresponds most frequently to seasonal migrations. The ants may then fuse with adjacent colonies, leading to the formation of one massive colony in a favorable location (Newell, 1909; Skaiffe, 1955; Benois, 1973).

The probable use of the same pheromone (Z-9-hexadecenal) both in food and exploratory recruitment suggests the involvement of only one pheromone in the Argentine ant societies' spatial organization: exploratory trails are initially important for the discovery of new food sources. Upon finding new sources, these trails then became food recruitment trails. As the colonies split up during divisional migrations, foraging trails are then used for nest moving near to the sources. With time, and with the evaporation/deactivation of the Z-9-hexadecenal, these trails no longer recruit but remains as guidelines or trunk trails used for traffic between the different sub-colonies. This extensive network would then constitute an extremely adaptative and stable territorial marking system.

Acknowledgments: Warm thanks to Prof. L. Passera for providing us with Argentine ant colonies, and to Dr. S. Goss for helpful discussions and correction of the english text. This research was supported by a grant from the Belgian "I.R.S.I.A.", n° 860004.

REFERENCES

- Aron S., Pasteels J.M., Deneubourg J.L., Boeve J.L., 1986 - Foraging recruitment in *Leptothorax unifasciatus*: the influence of foraging area familiarity and the age of the nest-site. *Ins. Soc.*, 33, 3, 338-351.
- Benois A., 1973 - Incidence des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Hym. Form) dans la région d'Antibes. *Ins. Soc.*, 20, 267-296.
- 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., Mc Donald F.J., 1980 - Characterization of aggregation factors and associated compounds from the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *J. Chem. Ecol.*, 6, 2, 371-384.
- Deneubourg J.L., Aron S., Goss S., Pasteels J.M., 1988 - Patron d'exploration chez *Iridomyrmex humilis*. In : *Actes Coll. Ins. Soc.*, 4, 203-210.
- Deneubourg J.L., Aron S., Goss S., Pasteels J.M., 1989 - The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant. *J. Ins. Behav.* in press.
- Jaffe K., Bazire-Benazet M., Howse P.E., 1979 - An integumentary pheromone secreting gland in *Atta* sp.: territorial marking with a colony-specific pheromone in *Atta cephalotes*. *J. Ins. Physiol.*, 25, 833-839.

- Markin G.P., 1970 - The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hym. Formicidae) in South-California. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 63, 5, 1238-1242.
- Newell W., 1909 - Notes on the habits of the Argentine or "New-Orleans" ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. Econ. Entomol.*, 1, 21-34.
- Skaiffe S.H., 1955 - The Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Trans. Roy. Soc. South Africa*, 34, 355-377.
- Wilson E.O., 1971 - *The Insect Societies*. Belknap Press, Harvard, pp. 548.

RESPONSE OF THE MYRMECOPHILOUS BEETLES *Edaphopausus favieri* (CARABIDAE PAUSSINAE) AND *Dichillus minutus* (TENEBRIONIDAE) TO THE TRAIL OF THEIR HOST, *Pheidole pallidula*

R. CAMMAERTS & M.C. CAMMAERTS & C. DETRAIN¹

Laboratoire de Biologie Animale et cellulaire, CP 160, Univ. libre de Bruxelles, av. F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, Belgique

1) Aspirante du Fonds National de la Recherche Scientifique

Summary : The trail pheromone of the ant *Pheidole pallidula* is followed by one of its myrmecophilous beetles, *Edaphopausus favieri* (Carabidae Paussinae), but not by another, *Dichillus minutus* (Tenebrionidae).

E. favieri follows only the trail of its host. The beetle's sensitivity to the trail pheromone is respectively 4 and 10 times less than that of major and minor workers. However, it follows the trail a greater distance. It responds best to a concentration of 0.03 minor poison glands per cm. From a concentration of 0.06 glands/cm onwards, the beetle is repelled, which is not the case for the workers.

We discuss the adaptive value of these trail-following characteristics of *E. favieri* and the reasons governing the use or not of host trails by myrmecophiles.

Key-words : *Edaphopausus favieri*, *Dichillus minutus*, *Pheidole pallidula*, Carabidae Paussinae, Tenebrionidae, Formicidae, myrmecophiles, trail following.

Résumé : Réponse des coléoptères myrmécophiles *Edaphopausus favieri* (Carabidae Paussinae) et *Dichillus minutus* (Tenebrionidae) à la piste de leur hôte, *Pheidole pallidula*.

La phéromone de piste de la fourmi *Pheidole pallidula* est suivie par l'un de ses coléoptères myrmécophiles, *Edaphopausus favieri* (Carabidae Paussinae) et non par un autre, *Dichillus minutus* (Tenebrionidae).

E. favieri ne suit que la piste de son hôte. Ce coléoptère est 4 fois moins sensible à la phéromone de piste que les ouvrières major et 10 fois moins que les ouvrières minor. Néanmoins, il suit la piste sur de plus longues distances. La réponse optimale du coléoptère correspond à une concentration de 0.03 glandes à poison d'ouvrières minor par cm. A partir de concentrations égales à 0.06 glandes/cm, le coléoptère est repoussé, au contraire des ouvrières.

La signification adaptative des caractéristiques du suivi de la piste par *E. favieri* est discutée, ainsi que les raisons conduisant les myrmécophiles à suivre ou non la piste de leurs hôtes.

Mots-clés : *Edaphopausus favieri*, *Dichillus minutus*, *Pheidole pallidula*, Carabidae Paussinae, Tenebrionidae, Formicidae, myrmécophiles, suivi de la piste.

INTRODUCTION

Edaphopausus favieri (Fairmaire) is a highly specialized myrmecophile having astonishing behavioral interactions with its host, *Pheidole pallidula*. It is licked by the workers but is never fed by trophallaxis. Instead, it eats eggs (Escherich, 1899), larvae and living workers of its host (Le Masne, 1961a, b).

Although this beetle behaves as a predator, it has been found only in nests of *Ph. pallidula*. However, it is fully winged and has well developed compound eyes. It may thus be suspected to live also outside the nests of *Ph. pallidula*. As this beetle must assure its outbreeding, it can be presumed that it moves from one nest to another by going up trails of its host.

We briefly investigate here the possibility of trail following by *E. favieri*. This behavior will be studied in detail in another paper (Cammaerts R., Detrain C. and Cammaerts M.-C., *in prep.*). Furthermore, we report the trail-following response of another guest of *Ph. pallidula*, the Tenebrionid beetle *Dichillus minutus* (Solier). A comparison of the response of the two beetles to the trail of their common host, *Pheidole pallidula*, may contribute to the knowledge of the reasons governing the use or not of host trails by myrmecophiles.

MATERIAL and METHODS

Edaphopausus favieri

Six individuals of *E. favieri* were found in nests of *Ph. pallidula*, in the region of Banyuls (France, Pyrénées-Orientales), in April 1988. They were isolated from ants until experimented on.

The beetles were tested during 10 minutes on circular trails (ø: 10 cm) traced with appropriate trail pheromone solutions. These solutions were deposited on pencil-drawn circumferences, divided into 10° arcs, on extra strong paper, with a metallic normograph pen. Up to 6 beetles were deposited at one time in the center of such trails.

Dichillus minutus

A dozen of *Dichillus minutus* were found in the same region as *Ph. pallidula* (Banyuls and Lavall, April 1988) and at Ampus, in the vicinity of Draguignan (France, Provence, 01/06/1988).

These beetles were tested under red light on similar trails (1 gland/trail), but only 6.4 cm in diameter to take into account their slow locomotion.

Pheidole pallidula

Trail-following results for minor and major workers of *Ph. pallidula* are taken from the original data of Detrain *et al.* (1988). These authors showed that the trail pheromone of this dimorphic species is issued from the poison gland of the minor workers. The optimal concentration is about 1 poison gland for an artificial circular trail of 10 cm in diameter. Their results, expressed in mean numbers of 5° arcs followed by the ants, are here converted into median numbers of

10° arcs, in order to standardize them with the present experimental data.

A stock solution in hexane of 20 minor workers' poison glands was made, and from this, diluted solutions were prepared for testing the beetles.

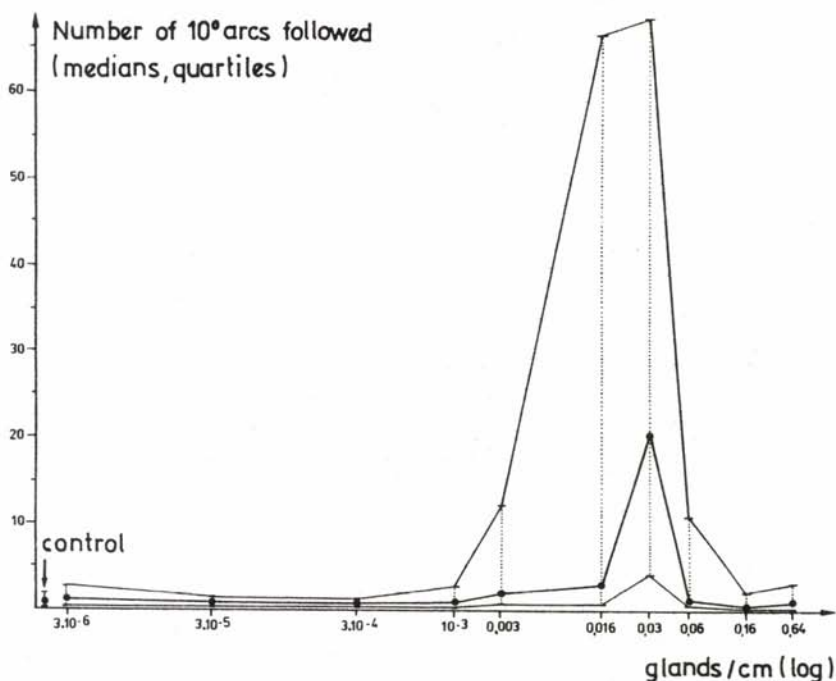


Figure 1. Trail-following response of *Edaphopausus favieri* to different *Pheidole pallidula* minor workers' poison gland concentrations. Logarithmic scale for trail concentration.

Figure 1. Suivi de la piste de *Pheidole pallidula* par *Edaphopausus favieri*, en réponse à différentes concentrations de glandes à poison d'ouvrières minor. Les concentrations sont portées en abscisse, selon une échelle logarithmique.

RESULTS

Response of *E. favieri* to different pheromone concentrations

E. favieri begins to follow the trail at a concentration of 0.003 glands/cm and shows an optimal response at 0.03 glands/cm. From a concentration of 0.06 glands/cm onwards, an increasing number of beetles appears to avoid the trail, refusing to cross it (Figure 1).

Trail pheromone, glands/cm	Median number of arcs followed by		
	<i>E. favieri</i>	minor ♀	major ♀
3.10 ⁻⁶	1.1	0.6	0.6
3.10 ⁻⁵	0.9	0.7	0.6
3.10 ⁻⁴	0.6	0.8	0.8
1,6.10 ⁻⁴	0.9	-	-
0.003	2.0	2.8	2.5
0.008	-	2.1	6.3
0.016	3.0	-	-
0.03	20.1	2.0	3.7
0.06	0.7	-	-
0.13	-	2.0	2.7
0.16	0.1	-	-
0.3	0.8	2.3	2.7
0.6	-	2.0	3.0

Table 1. Comparison of the trail-following response of *Edaphopaussus favieri*, of minor and of major *Pheidole pallidula* workers to different minors' poison gland concentrations. Bold numbers indicate optima for concentrations and maxima for scores. Median values of 2.0 and more are significant at $\alpha = 0.01$ (Median test).

Tableau 1. Comparaison du suivi de la piste par *Edaphopaussus favieri* et par des ouvrières minor et major de *Pheidole pallidula*, pour diverses concentrations d'extraits de glandes à poison de minor. Les chiffres gras indiquent, pour les concentrations, les valeurs optimales et, pour le suivi de la piste, les valeurs maximales. Les médianes égales ou supérieures à 2.0 diffèrent significativement du contrôle, pour $\alpha = 0.01$ (test de la médiane).

To what degree is the response of the beetle equal to that of the workers ?

Table 1 shows that both minor and major workers begin to follow the trail at a concentration of 0.003 glands/cm. At this concentration, trail following by the myrmecophilous beetle is still weak. The beetle's optimal concentration (0.03 glands/cm) is 10 and 4 times higher than that of the minor and major workers (0.003 glands/cm and 0.008 glands/cm).

Furthermore, *E. favieri* presents significant trail-following behavior only for a small range of concentrations, because for concentrations equal to or higher than 0.06 glands/cm, the beetle no longer follows the trail (see above and Figure 1). This is not the case for workers (Table 1). Non-parametric median tests indicate that at these high concentrations their score remains significant at $\alpha = 0.01$.

Moreover, the beetle walks 3 to 7 times further on the trail at its optimal pheromone concentration than the workers do on theirs (Table 1). In another paper (Cammaerts R., Detrain C. and Cammaerts M.-C., *in prep.*), we show that the greatest distances covered by *E. favieri* are further than those expected for trail leaving with a constant probability.

Specificity of trail following by *E. favieri*

E. favieri only follows the trail of its host, *Ph. pallidula*. It does not at all follow the trail of two species of *Tetramorium* and of two species of *Crematogaster* that may live in the same environment (Figure 2).

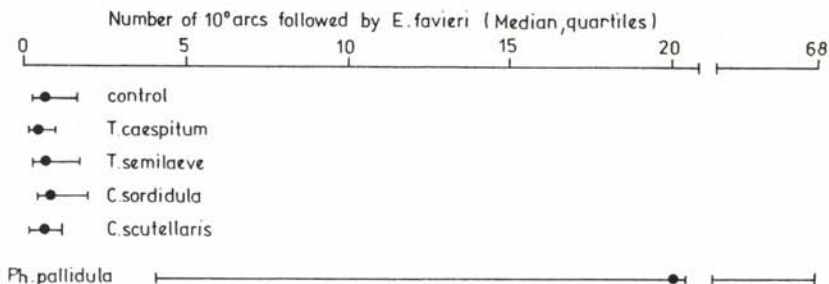


Figure 2. Trail-following response of *Edaphopaussus favieri* to artificial circular trails traced with hexanic extracts of poison or tibial (for the genus *Crematogaster*) glands of 1 ant.

Figure 2. Suivi, par *Edaphopaussus favieri*, de pistes circulaires artificielles tracées au moyen d'extraits hexaniques de la glande à poison ou des glandes tibiales (pour le genre *Crematogaster*) d'une fourmi.

Trail-following ability of *Dichillus minutus*

We found that this beetle normally does not move in daylight. Thus we had to test its trail-following ability in the dark (in fact, under red light).

At a concentration of 0.05 glands/cm, *D. minutus* does not follow the *Ph. pallidula* trail, the number of arcs followed not differing from the control ($N = 16$). Moreover, the beetle does not appear to be repelled. Placing it for some time with workers or testing it on a less concentrated trail (0.025 glands/cm) had no effect.

DISCUSSION

Possible adaptive value of *E. favieri*'s trail-following characteristics

The trail following of this myrmecophilous beetle is optimal for a pheromone concentration 4 to 10 times higher than that for major and minor workers. In nature, we may expect that such trails sustain a high traffic of minor workers. So, *E. favieri* responds best to trails more likely to lead it to nest entrances.

It is noteworthy that *E. favieri* follows the trail a greater distance than the ants. In a paper in preparation (Cammaerts R., Detrain C., Cammaerts M.-C.), we show that the beetle's probability of leaving the trail is low and constant for distances up to about 50 cm and becomes even lower for distances above 50 cm. The resulting beetle's small probability of losing the trail reduces its risk of dessication and of encounters with predators. In comparison, minor workers' probability of losing the trail is higher and constant (Detrain *et al.*, 1988). In ants, this could be linked to exploratory behavior and may contribute to the discovery of new food sources (Deneubourg *et al.*, 1986).

Another adaptive reaction of the beetle could be its avoidance of trails twenty times or more concentrated than the optimal concentration for minor workers. We show elsewhere (Cammaerts R., Detrain C. and Cammaerts M.-C., *in prep.*) that such concentrations also have a repellent effect when they are punctually presented to the beetle. Under natural circumstances, high concentrations of poison gland contents may perhaps be discharged during agonistic behavior. The modalities of these emissions and their possible consequences for *E. favieri* will be discussed in the above-mentioned paper (*op. cit.*).

Specificity of *E. favieri*'s trail following

It is not surprising to learn that a host-specific beetle can only follow the trail of its host ant.

We may hypothesize that *E. favieri* uses *Ph. pallidula*'s trail pheromone for locating new nests. This has been suggested for other social insects' guests in order to assure them their resources (army ants' guests: Akre and Rettenmeyer, 1968; *Reticulitermes* termitophilous Staphylinids: Howard, 1980) or to locate small numbers of their conspecifics (Howard, 1980).

Trail following or not

Many social insects' guests may be found on the trails of their hosts (see Kistner's 1982 review) but so far there has been very little experimental evidence that they follow the trail pheromone. Such proof has been provided for termitophilous Collembola (*Cyphoderus bidenticulatus*: Ritter et al., 1977) and Staphylinids (*Xenistusa hexagonalis* and *Trichopsenius depressus*: Howard, 1980) and for myrmecophiles: the Nitidulid *Amphotis marginata* (Hölldobler, 1978), the roach *Attaphila fungicola* (Moser, 1964; see above) and some army ant guests (Akre and Rettenmeyer, 1968). On the other hand, not all guests follow their host's trail. Akre and Rettenmeyer (1968) have shown that guests of army ants that follow trails in nature, also follow natural trails laid down by these ants on filter paper, while others, mainly phoretics, are poor followers of these chemical trails. However, the correlation they found should not lead us to form a general opinion too rapidly about a link between the trail-following ability of myrmecophiles and the rest of their social interactions.

For example, trail following has never been recorded for the most documented of the myrmecophiles, the well integrated Staphylinids of the genera *Ateomes* and *Lomechusa*. Like *E. favieri*, these rove beetles are able to fly. *Ateomes* even has to move in spring from a *Myrmica* nest to a *Formica* one, and the reverse in late summer or autumn (Hölldobler, 1970). Experimental work has failed to show trail-following ability in *Ateomes* (Hölldobler, 1969). This strongly contrasts with *E. favieri*'s behavior.

In this respect, the absence of trail following by *D. minutus* is an important finding. This Tenebrionid beetle is tolerated by *Ph. pallidula*, although only slightly licked by them and sometimes bitten (as *E. favieri* may be). It lives on the refuse of the nest (Le Masne, 1970 and personal observations) and this accounts for the fact that it is mainly found in the outlying parts of the nest, where refuse deposits exist.

We wish to put forward a hypothesis about the absence of trail-following behavior in *D. minutus*. This lies in the supposition that *D. minutus* better resists dessication than *E. favieri*. Indeed, it has a dark and hard cuticle and can be found just inside the rim of the nest (our observations at Banyuls and Lavall), in the immediate vicinity of nests of the free-living spider *Uroctea durandi* Latr., where food debris exists (Le Masne, 1970) or away from any nest, under stones (we observed 6 individuals aggregated together at Ampus). Therefore, it is possible that *D. minutus* searches nest entrances without being in as critical a situation as *E. favieri*.

Another possible explanation for the absence of trail following by *D. minutus* is that this beetle is perhaps not host specific. Bernard (1968) states that this beetle can be found in *Tapinoma* and *Crematogaster* nests, but gives no details. This has to be confirmed. Another *Dichillus* species, *D. tenebrosus* Reit., has been found both in nests of *Ph. pallidula* and of *Monomorium gracillimum* (Karawajew, 1909).

The present interpretations show the need for further observations before establishing adaptive links between the host trail following, the physiology and the ecology of myrmecophiles.

Acknowledgements : We are very thankful to Prof. Mélanie Lesseux for kindly checking the style and syntax of our manuscript.

REFERENCES

- AKRE R.D., RETTENMEYER C.W., 1968. — Trail-following by guests of army ants (Hymenoptera: Formicidae: Ecitonini). *J. Kansas Ent. Soc.*, 41, 165-174.
- BERNARD F., 1968. — Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen*, 3, Masson et Cie, Paris.
- CAMMAERTS R., DETRAIN C., CAMMAERTS M-C. — Host Trail Following by the Myrmecophilous Beetle *Edaphopaussus favieri* (Fairmaire) (Carabidae Paussinae). *in preparation*.
- DENEUBOURG J.L., ARON S., GOSS S., PASTEELS J.M., DUERINCK G., 1986. — Random behaviour, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants. *Physica*, 22D, 176-186.
- DETRAIN C., PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., 1988. — Polyéthisme dans le tracé et le suivi de la piste chez *Pheidole pallidula* (Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 87-94.
- ESCHERICH C., 1899. — Zur Naturgeschichte von *Paussus Favieri* Fairm. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, XLIX, 278-283.
- HÖLLDOBLER B., 1969. — Host Finding by Odor in the Myrmecophilic Beetle *Atemeles pubicollis* Bris. (Staphylinidae). *Science*, 166, 757-758.
- HÖLLDOBLER B., 1970. — Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris. (*Col. Staphylinidae*) zu *Myrmica* und *Formica* (*Hym. Formicidae*). *Z. vergl. Physiologie*, 66, 215-250.
- HÖLLDOBLER B., 1978. — Ethological Aspects of Chemical Communication in Ants. In ROSENBLATT (J.S.), HINDE (R.A.), BEER (C.) and BUSNEL (M-C.): *Advances in the Study of Behavior*, 8, 75-115. Academic Press, New York.
- HOWARD R.W., 1980. — Trail-Following by Termitophiles. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 73, 36-38.
- KARAWAJEW W., 1909. — Myrmekophilen aus Transkaspien. *Rev. russe Ent.*, 9, 227-237.
- KISTNER D.H., 1982. — The Social Insect's Bestiary. In HERMANN (H.R.): *Social Insects*, 3, 1-224. Academic Press, New-York.
- LE MASNE G., 1961a. — Recherches sur la biologie des animaux myrmécophiles: observations sur le régime alimentaire de «*Paussus favieri*» Fairm., hôte de la fourmi «*Pheidole pallidula*» Nyl. *C. R. séances Acad. Sci., Paris*, 253, 1356-1357.
- LE MASNE G., 1961b. — Recherches sur la biologie des animaux myrmécophiles. IV. Observations sur le comportement de *Paussus favieri* Fairm., hôte de la fourmi *Pheidole pallidula* Nyl. *Ann. Faculté Sc. Marseille*, 31, 111-130.
- LE MASNE G., 1970. — Recherches sur la biologie des animaux myrmécophiles. VI. Le comportement de *Dichillus minutus* Sol. (*Col. Tenebrionidae*), hôte de la fourmi *Pheidole pallidula* Nyl.: un cas de myrmécophilie facultative. *C.R. séances Acad. Sci., Paris*, 270, 1377-1380.
- MOSER J.C., 1964. — Inquiline Roach Responds to Trail-Marking Substance of Leaf-Cutting Ants. *Science*, 143, 1048-1049.
- RITTER F.J., BRÜGGEMANN I.E., PERSOONS C.J., TALMAN, VAN OOSTEN A.M., VERWIEL P.E., 1977. — Evaluation of social insect pheromones in pest control, with special reference to subterranean termites and Pharaoh's ants. In McFARLANE (N.R.): *Crop Protection Agents*, 201-220. Academic Press, New York.

MODELISATION DU COMPORTEMENT DU SUIVI DE LA PISTE CHEZ LES
FOURMIS

V. CALENBUHR & J.L. DENEUBOURG

Service de Chimie-Physique II, CP 231, Univ. libre de Bruxelles, 1050
Bruxelles, Belgique

RESUME: De nombreux travaux ont été consacrés à l'identification des glandes et des phéromones impliquées dans la formation des pistes chez les fourmis. Cependant la compréhension du suivi de la piste et des capacités de cette dernière à transmettre une information passe par l'étude de ses caractéristiques physico-chimiques et des mécanismes de perception-orientation de l'insecte. Un modèle simulant le mouvement de l'insecte et prenant en compte la souplesse de sa réponse, nous a permis de tirer des conclusions concernant l'efficacité du suivi de la piste. Le modèle reproduit qualitativement les résultats expérimentaux actuellement disponibles.

Mots clés: Fourmis, osmotropotaxie, suivi de la piste, modèle mathématique;

SUMMARY:**Modelling trail following behaviour in ants.**

A model of osmotropotactic orientation is presented that determines the behaviour of ants following an idealised trail. The model concentrates on the level of the ants' behaviour. Computer simulations reproduce qualitatively experimental results. The influence of a parameter that tunes the flexibility of the ants' response to a chemical stimulus is investigated, giving some clues to the conditions required for effective trail following.

Key words: Ants, osmotropotaxis, trail following, mathematical model;

Introduction:

Osmotropotaxis is one of the main mechanisms of trail following in ants and termites (Hangartner, 1967; Leuthold, 1975). In osmotropotaxis it is believed that the ant determines the actual pheromone concentration with both antennae and tries to minimise the concentration difference between the two antennae by changing its direction (Kühn, 1919; Fraenkel & Gunn, 1940; for a recent discussion see Bell & Tobin, 1982). Few experiments

have been performed to support this theory (Hangartner, 1967; Leuthold, 1975) and even less is known from a theoretical point of view.

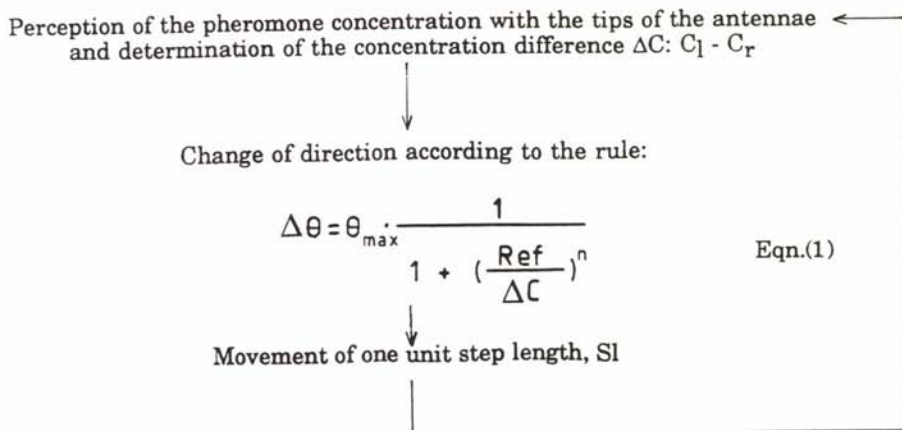
Trail following can be viewed as a complex interplay between the response of the ant and the chemical environment determined by diffusion, adsorption-desorption, evaporation etc... At the behavioural level a lot of questions arise immediately. For example, do the ants behave deterministically, i.e., are they following the path wiggling from left to right, always changing their direction the same way?

A simple model is presented that allows us to answer some of these questions. It must be emphasised, however, that our model is phenomenological in that it determines the behavioural response of the animal to a chemical stimulus. Physiological or neurobiological aspects are not explicitly considered.

Trail following experiments are usually performed on circular trails. Thus our computer simulations were performed for circular and linear trails. For the time being there are two experimental results (Pasteels et al., 1986) that could be reproduced by our simulations and that are used to determine whether a model can be accepted or rejected. These are the straight line obtained when plotting the logarithm of the fraction of ants still following the trail as a function of the distance (survival curve) and the peaked curve obtained for the mean distance followed on the trail as a function of the pheromone concentration

The model:

We assume that the ants start at the center of the trail, Fig. (1), (since we are interested here in the trail following fidelity and not in the trail recognition abilities) heading in a certain direction (starting angle). The movement is then determined by the following algorithm performed every time step:



$\theta_{\max}$ is the maximal turning angle, Ref is a reference value with units of concentration, and n is an integer or non-integer valued number. The exponent n tunes the flexibility of the response. By adjusting its value the model can be tuned from a smooth and flexible response corresponding to a low value of n , to a rigid and inflexible behaviour for large n ($= 8, 9, 10$). The higher the exponent the more the answer resembles a yes-or-no step function. All three steps are assumed to be performed in one unit time step.

The diffusion of the pheromone is assumed to obey Fick's law. To present only the basic features of the model we restrict ourselves to a fixed diffusion profile in time.

External disturbances like wind or turbulence caused by the movements of the ants, behavioural fluctuations due to the vibrations of the antennae and physiological noise are lumped together in one noise representation, where fluctuations are imposed on the concentration of the pheromone at the point of perception. If C_l (or C_r) is the mean concentration, given by Fick's law, perceived by the left antenna, $C_l(1 + \varepsilon)$ shall be used in the calculation of ΔC . ε has a value that lies with equal probability between $-\varepsilon_{\max}$ and $+\varepsilon_{\max}$ which correspond to the maximally allowed fluctuations.

Thus the model contains the following parameters:

Geometrical parameter:

- distance between the antennae, d ;

Behavioural parameters:

- flexibility exponent n ;
- reference concentration Ref;
- maximal turning angle;
- steplength, Sl ;

Physico-chemical parameters:

- amount of pheromone laid;
- diffusion coefficient of the pheromone;
- diffusion time;

Noise:

- $\varepsilon_{\max}$, maximal fluctuation allowed;

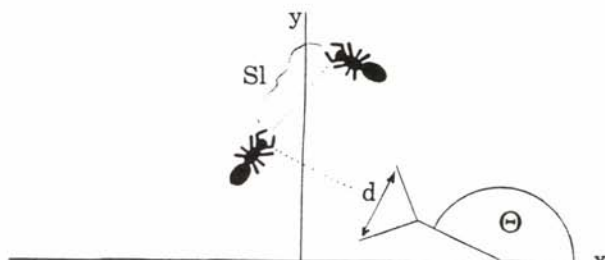


Fig. (1): Geometry of the model and movement; for parameters see text ;
Géométrie du modèle et du mouvement; paramètres voir texte;

Results:

For a plot of the logarithm of the number of ants still on the trail as a function of the distance travelled, reasonably straight lines are obtained for a large number of parameter combinations, Fig. (2). A plot of the mean distance travelled on the path as a function of the concentration gives a peaked curve, Fig.(3), when a flexible response is used, (small n). Both results are obtained for linear and circular trails. The straightness of the survival curve and the peaked nature of the concentration dependence of the mean distance followed seem not to be linked necessarily. That is to say that not all the points of the concentration/mean distance curve correspond to a situation where the probability of leaving the trail is constant.

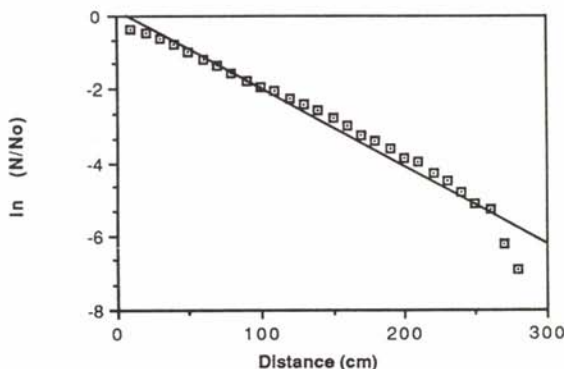


Fig. (2): Natural logarithm of fraction of ants still following the path as a function of distance; linear trail;

$$\ln(N/N_0) = 0.197 - 0.021r; \quad r = \text{distance};$$

Parameters:

Concentration profile fixed after 10s Diffusion;

Diffusion coefficient = $0.01 \text{ cm}^2/\text{s}$; $Sl = 0.15 \text{ cm}$; $d = 0.5 \text{ cm}$;

amount of pheromone laid = $1.2 \times 10^{-11} \text{ g/cm}$; $Ref = 5.0 \times 10^{-12} \text{ g/cm}^3$;

maximal turning angle = 30° ; $\epsilon_{\max} = 0.85$; flexibility exponent $n = 1$;

number of ants used for simulation = 1000; starting angle = 20°

Logarithme népérien de la fraction des fourmis qui suivent toujours la piste en fonction de la distance courue; piste linéaire;

$$\ln(N/N_0) = 0.197 - 0.021r; \quad r = \text{distance};$$

Paramètres:

Profil de la concentration fixée après 10s de diffusion;

coefficient de diffusion = $0.01 \text{ cm}^2/\text{s}$; $Sl = 0.15 \text{ cm}$; $d = 0.5 \text{ cm}$;

quantité de phéromone déposée = $1.2 \times 10^{-11} \text{ g/cm}$; $Ref = 5.0 \times 10^{-12} \text{ g/cm}^3$;

angle de déviation maximal = 30° ; $\epsilon_{\max} = 0.85$; exposant de flexibilité $n = 1$;

nombre de fourmis utilisées pour la simulation = 1000; angle de départ = 20°

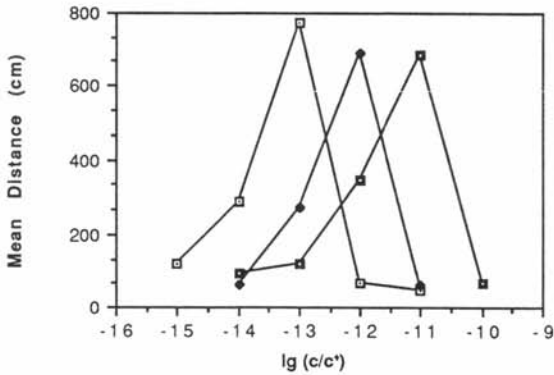


Fig. (3): Mean trail distance followed as a function of the amount of pheromone ; linear trail; Ref values: □ = $5 \times 10^{-13} \text{ g/cm}^3$; ◆ = $5 \times 10^{-12} \text{ g/cm}^3$; □ = $5 \times 10^{-11} \text{ g/cm}^3$; Parameters: idem fig.(2), except: number of ants used for each simulation = 100; equiprobable distribution of starting angles

Distance moyenne suivie sur la piste en fonction de la quantité de pheromone déposée; piste linéaire;

valeurs de Ref: □ = $5 \times 10^{-13} \text{ g/cm}^3$; ◆ = $5 \times 10^{-12} \text{ g/cm}^3$; □ = $5 \times 10^{-11} \text{ g/cm}^3$; Paramètres: idem fig.(2), sauf: nombres des fourmis utilisées pour la simulation = 100; distribution equiprobable des angles de départ

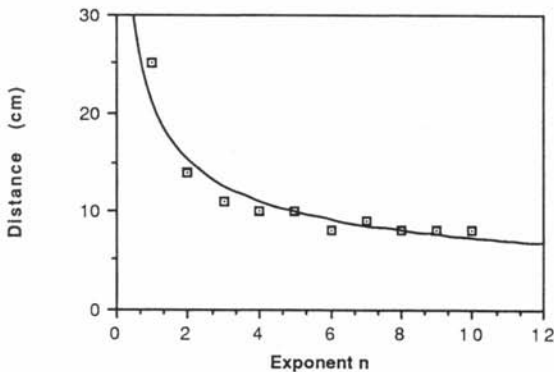


Fig.(4): Mean trail distance followed as a function of the flexibility exponent n; linear trail; Parameters: idem fig.(2), except: $Sl = 0.35 \text{ cm}$; equiprobable distribution of starting angles

Distance moyenne suivie sur la piste en fonction de l'exponent de flexibilité n; piste linéaire; Paramètres: idem fig.(2), sauf: $Sl = 0.35 \text{ cm}$; distribution equiprobable des angles de départ

The two experimental results are thus reproduced by the model. A detailed description of the influence of the different parameters will be given in a forthcoming paper. By increasing the parameter n in eqn.(1) the model can be tuned from a smooth and flexible response to a rigid and unflexible one. For all parameters fixed and for a given concentration, as the response becomes more and more rigid, the mean distance travelled decreases very rapidly, Fig.(4).

Discussion:

Despite its remarkable simplicity the model is able to reproduce given experimental data and to give us some answers to the questions raised in the introduction. The diffusion conditions are surely oversimplified. A large number of results remain correct, however, under more realistic conditions (Calenbuhr and Deneubourg, in preparation).

Note that the rule used to determine the change of direction should not be regarded as THE rule. Other functions that have similar properties are conceivable and are being tested.

The given function eqn.(1) works well for a large number of parameter combinations. Nevertheless, for the time being the results can only be considered as qualitative. This might indicate that the influence of noise on the level of the behaviour of the ants is still underestimated in the model. For the time being we don't know what kind of stochastic process can be mapped onto the behaviour of an individual moving in a homogeneous field, and if this behaviour is more or less constant or variable depending on certain external conditions or on the individual's internal disposition. Investigations to determine the statistical properties of the ants' movements are under way.

We have discussed here only the influence of two parameters: the reference concentration and the flexibility exponent. The first interesting result concerns the reference concentration. Different numerical values don't affect the general form of the mean distance as a function of the concentration. Moreover, the mean distance for the optimal answer is independent of the value of Ref. The second interesting result concerns the flexibility exponent: lower values result in a much greater trail fidelity and show clearly that a flexible and smooth reaction is preferable.

It is interesting to note that the mean distance travelled on a linear path is considerably longer than the mean distance on circular paths (one order of magnitude or more). This has been confirmed by experiments conducted on *Pheidole pallidula* (Detrain, in prep.), and should be kept in mind when discussing experimental results obtained on circular trails. This difference is certainly due to the geometry of the problem which deserves more attention, both theoretically and experimentally.

Acknowledgements:

We would like to express our gratitude especially to J. M. Pasteels without whose discussions this paper wouldn't exist. We also would like to thank Ralph Beckers and J.-C. Verhaeghe for many fruitful discussions. Thanks to Simon Goss for his incredible computer skills.

V. Calenbuhr gratefully acknowledges a grant from the Belgian Government and the DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst). A part of V. Calenbuhr's conference fees were paid by the Union Internationale Pour L'Etude Des Insectes Sociaux/Section française.

This work is supported in part by the Belgian program on interuniversity attraction poles.

References

- Bell, W. J., Tobin, T. R., 1982. - Chemo-orientation. *Biol. Rev.*, 57, 219-260.
- Fraenkel, G. S., Gunn, D. L., 1940. - The orientation of animals, Oxford University Press. Revised edition: 1961, Dover Publications, New York.
- Hangartner, W., 1967. - Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromons von Lasius fuliginosus Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. *Z. vergl. Physiol.*, 57, 103-136.
- Kühn, A., 1919. - Die Orientierung der Tiere im Raum, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Leuthold, R. H., 1975. - Orientation mediated by pheromones in social insects. In: Pheromones and defensive secretions in social insects. The proceedings of a symposium held on 18th, 19th and 20th September, 1975, at the University of Dijon.
- Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L., Verhaeghe, J.-C., Boevé, J.-L. and Quinet, Y., 1986. - Orientation along terrestrial trails by ants. In: Payne, T L., Birch, M. C., Kennedy, C. E. J., eds. - Mechanisms in insect olfaction, Clarendon Press, Oxford.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:215-223 (1989)

MISE EN PLACE DU COMPORTEMENT DE PREDATION AU COURS DE LA
FONDATION DE LA SOCIETE CHEZ *Ectatomma tuberculatum*
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)

A. DEJEAN^{1,2} & J.P. LACHAUD¹ & D. PRESNEAU¹

- 1) Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII,
93430 Villetaneuse, France
- 2) Laboratoire de Zoologie, Univ. de Yaoundé, BP 812, Yaoundé, Cameroun

Résumé : L'élevage de 10 reines fondatrices d'*Ectatomma tuberculatum* au laboratoire nous a permis de dégager les éléments principaux de l'éthogénèse de la prédation chez cette espèce.

La fondation est de type semi-claustral, la fondatrice sortant régulièrement pour s'approvisionner en substances sucrées utilisées pour sa propre consommation puis, plus tard, en proies capturées vivantes qui servent de nourriture aux larves. Les premières ouvrières émergent des cocons à partir du 60^{ème} jour suivant la mise en élevage et après une période d'inactivité elles s'occupent du couvain. Le passage au statut de fourrageuse est progressif, les ouvrières devenant gardiennes puis pré-fourrageuses. Elles ne sortent pas du nid avant le 30^{ème} jour suivant leur émergence. Après 2 à 4 jours où elles sont pré-fourrageuses, elles se mettent à récolter du miel puis des proies mortes. Les premières proies vivantes sont toujours capturées près du nid où les ouvrières sont agressives, alors qu'elles ne le sont que très peu loin du nid. Le comportement typique de prédation par "chasse à l'affût", où les ouvrières peuvent rester de nombreuses heures immobiles, n'a été observé qu'après 6 mois d'élevage, quand les sociétés ont un effectif supérieur à 15 ouvrières.

Les résultats d'une analyse comparative du comportement prédateur des femelles fondatrices et des ouvrières au cours de différents stades de développement de la société font apparaître une nette évolution de la stratégie de chasse utilisée par *E. tuberculatum*. La familiarisation progressive des ouvrières avec le milieu extérieur, au cours de leur passage par la fonction de gardienne, serait le facteur-clé de cette évolution.

Mots-clés : prédation, organisation sociale, fondation, Ponerinae, Formicidae.

Summary : Apparition of the predatory behaviour during the society founding in *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).

The laboratory rearing of 10 founding queens of *Ectatomma tuberculatum* allowed us to specify the principal patterns of the predation ethogenesis. In spite of a relatively large intercolonial

variability concerning the speed of development or the emergence of an adult-like structure for the society (with nurses, guards and foragers), the various phases of this ethogenesis are stable.

The foundation is partially-claustral, the founding queen leaving the nest to search for sugar (fruit, honeydew, nectar in nature) for herself and then for prey captured alive when the larvae are present. The first workers emerge from pupae after the 60th day and after a brief inactive period they perform brood-care activities. The shift towards the "forager" status is gradual, the workers first becoming "guards", then "pre-foragers". They do not leave the nest before the 30th day after emergence. After 2-4 days during which they are pre-foragers, they begin to collect honey, then dead prey. The first prey captured alive are always captured very close to the nest where the workers are most aggressive. The typical "stalk-predation" pattern, where the workers can lie in wait for several hours, was recorded only after the 6th month of colony development when more than 15 workers are present.

The results of a comparative analysis of the predatory behaviour exhibited by the founding queen and the workers at different stages of the colony development show a clear evolution of the hunting strategy performed by *E. tuberculatum*. The progressive familiarization of the workers with their outside environment, during the period spent on "guard" specialization, appears to be the key-factor of this evolution.

Key-words : predation, social organisation, colony founding, ponerine ants, Formicidae.

INTRODUCTION

Ectatomma tuberculatum est une ponérine néotropicale dont la reine, comme c'est le cas chez toutes les espèces de ce genre, est fortement dimorphique par rapport aux ouvrières (Cook, 1904; Brown, 1958). La fondation, de type semi-claustral, est réalisée généralement par une seule femelle après l'essaimage qui se produit de juillet à octobre suivant les régions.

Quoique nidifiant au sol, au pied d'arbres ou d'arbustes (cacaoyers, orangers, caféiers), son approvisionnement se réalise essentiellement sur les arbres (à près de 90%, Lachaud et coll., en prép.). Quant à son alimentation, elle est mixte (Weber, 1946) avec:

- d'une part, des substances sucrées puisées dans les nectaires floraux et extrafloraux, sur les fruits, et à partir du miellat d'homoptères, représentant au minimum un tiers de l'approvisionnement total (Lachaud et coll., 1982; Lopez et Lachaud, 1983);
- d'autre part, des substances protéiques provenant de la récolte ou de la capture de toutes sortes de proies.

Cette espèce a déjà fait l'objet de nombreux travaux, notamment sur le polyéthisme (Fresneau et coll., 1982), l'éthogenèse des soins au couvain (Champalbert, 1985, 1986a et b; Féron et coll., 1989) et les premières étapes de l'ontogenèse de la société (Fresneau et Lachaud, 1984; Lachaud et Fresneau, 1985), ces études étant, dans tous les cas, essentiellement centrées sur les comportements se réalisant à l'intérieur du nid. Toutefois, compte tenu du caractère semi-claustral

de la fondation et du fait que la mise en place d'une spécialisation des ouvrières sur les activités d'approvisionnement n'apparaît pas véritablement avant le stade à 4 ouvrières (Fresneau et Lachaud, 1984), il nous a paru intéressant de comparer les caractéristiques du comportement de prédation tel qu'il se manifeste à différents stades de l'ontogenèse de la société.

MATERIEL ET METHODES

Cette étude porte sur un total de 18 sociétés, 10 d'entre elles ayant démarré à partir de fondatrices isolées capturées fin 1986.

Ces dernières nous ont permis de vérifier sur le terrain que le mode de fondation de cette espèce, déjà observé au laboratoire, était bien de type semi-claustal. En effet, sur ces 10 fondatrices, 7 ont été récoltées alors qu'elles étaient en phase d'approvisionnement: deux ayant déjà capturé une proie (un termite et un orthoptère) et une troisième transportant du nectar. La capture quasi immédiate d'un ouvrier de termite placé sur le chemin des 4 autres fondatrices, nous a permis de vérifier qu'elles étaient bien, elles aussi, en train de fourrager.

Ces reines ont été élevées dans des nids artificiels, constitués par un tube à essai (22 x 2.5 cm) pourvu d'un abreuvoir et débouchant sur une aire de chasse en bois (60 x 30 x 7 cm) recouverte par un vitrage.

L'approvisionnement en proies et en miel était réalisé quotidiennement. Suivant les expériences, deux types de proies ont été testés:

- . des petites proies, constituées d'ouvriers de *Nasutitermes* de 4 à 6 mm de long;
- . des grosses proies, consistant en des larves d'orthoptères de 13 à 15 mm de long, dépourvues des tibias des pattes postérieures.

RESULTATS

L'approvisionnement de la société au cours de son ontogenèse, passe par trois étapes nettement différenciables:

- 1) D'abord une période d'approvisionnement réalisée exclusivement par la femelle fondatrice, qui peut s'étendre jusqu'au stade à 4 et même à 6 ouvrières.
- 2) Ensuite, une période d'approvisionnement mixte allant du stade à 4 ouvrières à celui à 12, et au cours de laquelle la reine continue à fourrager, mais de façon de plus en plus sporadique. Pendant cette étape, certaines ouvrières quittent le nid pour effectuer des randonnées de prospection au cours desquelles elles peuvent ramener du miel ou, plus rarement, des proies mortes.
- 3) Enfin, à partir du stade à 12 ouvrières, une période d'approvisionnement par les ouvrières seules.

Pour étudier les caractéristiques du comportement de prédation aux différents stades de l'ontogenèse de la société, nous avons choisi de comparer le comportement des femelles fondatrices à celui des four-

rageuses de sociétés adultes et de fondations correspondant à deux étapes bien particulières:

- d'une part, celle des fourrageuses de première génération, c'est-à-dire appartenant à des sociétés dont le stade de développement se situe entre celui à 9 et à 15 ouvrières, et qui sont toutes issues de larves entièrement élevées par la reine;
- d'autre part, l'étape des fourrageuses de seconde génération, concernant des sociétés se situant entre les stades à 20 et à 30 ouvrières, et qui ont été élevées par les ouvrières de première génération.

Le choix de ces ouvrières de 1^{ère} et de 2^{ème} génération pour les comparaisons, nous a paru justifié par le fait qu'elles présentent des différences morphologiques évidentes quant à leur taille. En effet, bien que nous ayons affaire ici à une espèce monomorphe, la taille des ouvrières semble passer par trois paliers au cours du développement de la société.

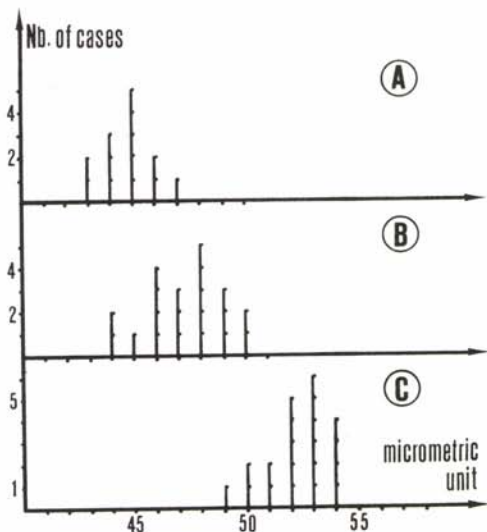


Figure 1 : Biométrie des ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum*.
Biometry of *E. tuberculatum* workers.

La comparaison (fig. 1) du critère "longueur + largeur" de la capsule céphalique d'ouvrières de 1^{ère} (A) et de 2^{ème} (B) génération, et de sociétés adultes (C), nous donne trois lots bien distincts. Les premières ouvrières, produites grâce aux seuls soins de la femelle fondatrice, ont une taille inférieure à celle des ouvrières dont elles ont elles-mêmes assuré l'élevage ($X^2_{A-B} = 6.5$, $p < 0.02$); et ces dernières sont elles-mêmes plus petites que les ouvrières des sociétés adultes ($X^2_{B-C} = 16.9$, $p < 0.001$).

Approvisionnement en substances sucrées.

Lorsqu'on analyse les différentes phases de l'approvisionnement réalisées lors de la récolte de miel, on ne constate pas de différence notable entre les femelles fondatrices et les différents types d'ouvrières. A l'issue d'une exploration, le miel est détecté à distance, palpé et léché.

Pour son stockage, la récolteuse se place au-dessus de la goutte de miel et le pompe avec ses maxilles dont on perçoit nettement le mouvement. Le miel pompé est placé à la base des mandibules où il adhère par le jeu des forces de tension superficielle. Il se forme ainsi une gouttelette de miel qui grossit peu à peu, au fur et à mesure du pompage. L'ouvrière écartant de plus en plus ses mandibules, la gouttelette finit par prendre une forme oblongue.

Pour le retour au nid, les mandibules sont légèrement refermées, la gouttelette est subsphérique. A l'intérieur du nid, ce miel est ensuite distribué aux congénères par échanges pseudo-trophallactiques ou même, parfois, stocké par la récolteuse. Dans ce dernier cas, celle-ci s'immobilise avec sa réserve de miel entre les mandibules largement ouvertes, cette posture pouvant se prolonger sur une durée allant jusqu'à 3 jours.

La prédation.

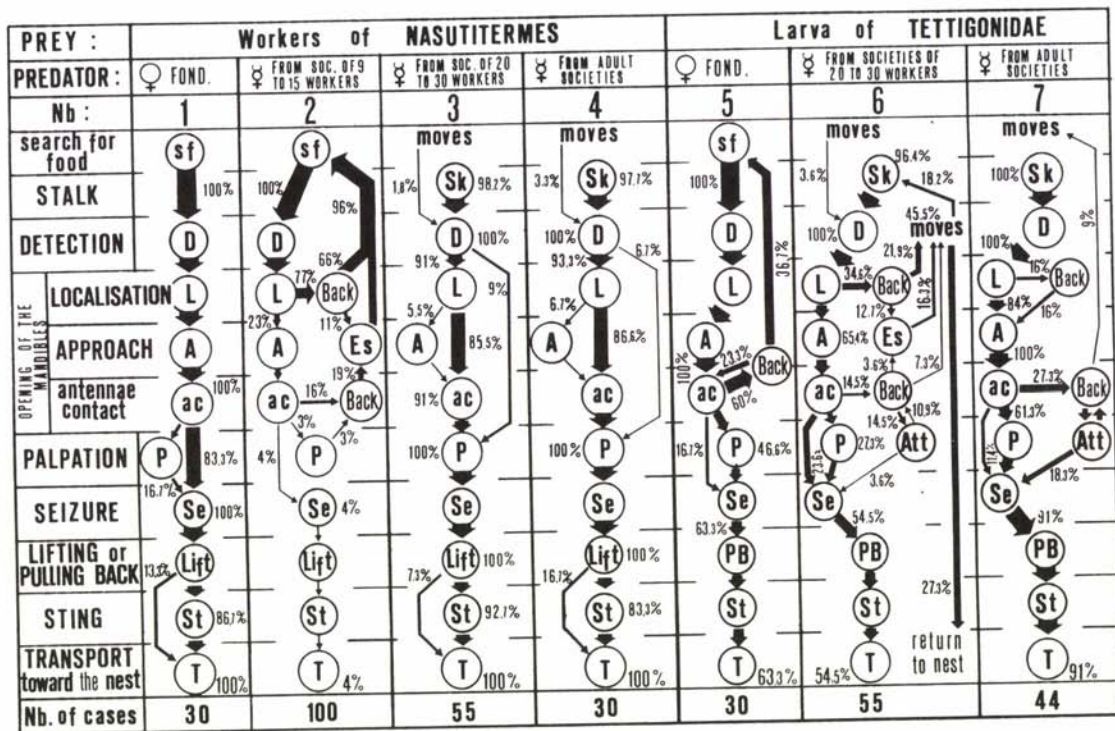
L'approvisionnement en substances protéiques et la prédation proprement dite peuvent différer, par contre, de façon appréciable suivant les individus considérés.

La comparaison des séquences de capture (fig. 2) des deux types de proies (ouvriers de *Nasutitermes* --petites proies-- et larves d'orthoptères --grandes proies--) permet de dégager les éléments suivants:

- a) La stratégie de chasse des ouvrières de 2^{ème} génération ([3] et [6] sur la figure 2) et de sociétés adultes ([4] et [7]) est une chasse à l'affût, alors que les fondatrices ([1] et [5]), elles, ont une stratégie plus opportuniste, capturant les proies qu'elles rencontrent au hasard de leur exploration.
- b) Les ouvrières de 1^{ère} génération ([2]) ne sont pas des prédatrices. Elles évitent les proies avec un brusque mouvement de recul puis de fuite, mais peuvent, occasionnellement, en capturer une (4% des cas).
- c) Vis-à-vis des petites proies, les fondatrices ([1]), les ouvrières de 2^{ème} génération ([3]), et les ouvrières de sociétés adultes ([4]) sont aussi efficaces. A l'exception de la phase de chasse à l'affût, la même séquence de capture se rencontre dans tous les cas et avec la même efficacité (100%).
- d) Vis-à-vis des grandes proies, on rencontre des phénomènes de recul et d'abandon, voire de fuite, où l'individu, antennes tendues en avant, se déplace rapidement en ligne droite. Quand il y a capture, les grosses proies sont tirées en arrière pour la pique qui est rapide.
Les femelles fondatrices ([5]) et les ouvrières de 2^{ème} génération ([6]) ont des performances équivalentes ($X^2_{[5]-[6]} = 0.5$, NS). Par contre, les ouvrières de sociétés adultes ([7]) sont

Figure 2 : Ethogrammes de prédation des ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum* en fonction du stade de développement de la fondatrice et de la taille des proies.

A: s'approche; Ac: contact antennaire; Att: attaque; Back: recul; D: detection; Es: fuite; L: localisation; Lift: ti-
re la proie; P: palpation; PB: pousse la proie; Se: sai-



nettement plus performantes ($X^2 [5]-[7] = 15.1, p < 0.001$ et $X^2 [6]-[7] = 8.31, p < 0.001$). Quant aux ouvrières de 1^{ère} génération, elles fuient dans tous les cas et n'ont pas été représentées sur la figure 3.

DISCUSSION

Chez *E. tuberculatum*, le comportement de prédation peut se manifester suivant deux stratégies bien différentes.

La stratégie de base est une stratégie stochastique où les individus recherchent leur nourriture en se déplaçant au hasard. C'est ainsi que se fait, dans tous les cas, l'approvisionnement en substances sucrées.

Pour la prédation, les femelles fondatrices n'utilisent d'ailleurs elles-mêmes que cette stratégie, alors que, pour les ouvrières, dès la deuxième génération qui apparaît dans les fondations entre les stades à 20 et à 30 ouvrières, on voit se manifester une chasse à l'affût. Par contre, en ce qui concerne les ouvrières de première génération qui, elles, ont été élevées à 100% par une femelle fondatrice qui continuait à assurer l'approvisionnement de la société, elles ne parviennent à capturer des proies que très occasionnellement.

Il apparaît ainsi une évolution nette de la stratégie de chasse utilisée par *E. tuberculatum*, au fur et à mesure que la société se développe; évolution qui pourrait être mise en parallèle avec l'apparition de la fonction de gardienne et avec les modifications enregistrées progressivement dans le comportement des ouvrières qui se spécialisent dans cette fonction.

En effet, dans les fondations d'*E. tuberculatum*, on a déjà noté (Fresneau et Lachaud, 1984) que l'éthogénèse des jeunes ouvrières suit une évolution comparable à celle mise en évidence dans les sociétés adultes (Champalbert, 1986a et b). Notamment, lors du passage du service interne au service externe, les ouvrières se spécialisent pendant une durée variable sur la fonction de gardienne.

Ce n'est qu'après le stade à 4 ouvrières, qu'un à deux individus vont s'installer, pour de longues périodes, à l'entrée du nid. Leur posture: antennes et mandibules écartées, abdomen le plus souvent replié vers l'avant entre les pattes antérieures bien tendues, est caractéristique des gardiennes prêtes à agresser tout intrus.

Il est important de noter que des proies peuvent occasionnellement être capturées par ces gardiennes. Toutefois, leur comportement est différent du comportement typique de capture. On observe généralement une série d'attaques-reculs, mandibules ouvertes, dirigées contre

.....
sie; Sf: recherche de nourriture; Sk: chasse à l'affût; St: pique; T: transporte vers le nid.

Predatory ethograms of *E. tuberculatum* workers in relation with the developmental state of the foundation and prey sizes.

A: approach; Ac: antennae contact; Att: attack; Back: backward movement; D: detection; Es: escape; L: localisation; Lift: lifting of prey; P: palpation; PB: pulling back of prey; Se: seizure; Sf: searching for food; Sk: stalk hunting; St: stinging; T: transport toward the nest.

l'intrus qui le plus souvent fuit. La phase de saisie-soulèvement-pi-gûre n'intervient que si l'intrus ne peut pas fuir. Néanmoins, avec l'expérience, certaines gardiennes finissent par capturer rapidement les termites passant devant l'entrée du nid. Sur 15 sociétés, 4 ouvrières se sont comportées ainsi.

Il semble donc bien que le passage par la fonction de gardienne conduise à une familiarisation progressive des ouvrières avec le milieu extérieur et notamment avec leurs proies potentielles qui pourraient bien n'avoir été considérées, dans un tout premier temps, que comme de simples intrus.

Les perturbations constatées au niveau du comportement prédateur des ouvrières de 1^{ère} génération (c'est-à-dire l'absence de réalisation de la chasse à l'affût et leur efficacité pratiquement nulle vis-à-vis des proies vivantes), de même que la moindre efficacité des ouvrières de 2^{ème} génération par rapport aux ouvrières de sociétés adultes, pourraient très bien s'expliquer par une déficience dans la maturation comportementale des ouvrières due à l'accélération du polyéthisme d'âge au cours des premiers stades du développement de la société.

Cette accélération, mise en évidence dans un travail précédent (Fresneau et Lachaud, 1984), entraînerait le passage rapide des ouvrières à la fonction d'approvisionnement, sans leur laisser le temps d'acquérir une expérience suffisante, vis-à-vis du comportement prédateur, durant leur passage par la fonction de gardienne. Il est de plus possible qu'à cette déficience comportementale s'en ajoute une seconde, d'ordre morphologique celle-là, qui se traduit par la réduction de la taille des ouvrières pendant les premiers stades de l'ontogenèse sociale, et qui est, selon toute vraisemblance, d'origine trophique. L'amélioration progressive des performances de la prédation constatée chez les ouvrières, serait ainsi en relation avec un ralentissement, progressif lui aussi, du polyéthisme d'âge et un meilleur apprentissage de la chasse par les ouvrières spécialisées dans cette fonction. Ceci aboutirait, petit à petit, par le biais de l'amélioration de la qualité nutritionnelle des proies ramenées au nid, à annuler cette déficience morphologique qui disparaît totalement aux environs du stade à 30 ouvrières auquel la société peut être considérée comme adulte.

REFERENCES

- Brown W.L. Jr, 1958. - Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard*, **118**, 173-362.
- Champalbert A., 1985. - *Ethogenèse du comportement social et variabilité chez la jeune fourmi primitive Ectatomma tuberculatum (Hymenoptera, Ponerinae)*. Thèse Doctorat 3^{ème} cycle, Univ. Paris XIII, 192 pp.
- Champalbert A., 1986a. - Individual ontogenesis of social behavior in *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) ants. In: *The Individual and Society*. L. Passera, J.-P. Lachaud (eds.), pp. 127-137, Privat, Toulouse.

- Champalbert A., 1986b. - Ethogenèse du comportement social et variabilité intercoloniale chez une fourmi primitive: *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae). *Act. Coll. Insectes Sociaux*, 3, 163-172.
- Cook O.F., 1904. - Report on the habits of the Kelep, or Guatemalan cotton-boll-weevil ant. *U.S.D.A., Div. Ent. Bull. n° 49*, 15 pp.
- Féneron R., Lachaud J.-P., Jaisson P., 1989. - Les corrélats physiologiques du polyéthisme d'âge chez une ponérine, *Ectatomma tuberculatum*. Etude de la variabilité interindividuelle. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, ce volume.
- Fresneau D., Garcia Perez J., Jaisson P., 1982. - Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: *Social Insects in the Tropics*. P. Jaisson (ed.), vol. 1, pp. 129-155, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- Fresneau D., Lachaud J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym., Formicidae). In : *Processus d'Acquisition Précoce. Les Communications*. A. de Haro, X. Espadaler (eds.), pp. 437-444, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym. Form. Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 195-202.
- Lachaud J.-P., Valenzuela J., Lopez J.A., 1982. - Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el Soconusco. *Proc. 10 Reun. Nac. Contr. Biol.*, pp. 76-81, Durango (Mexique).
- Lopez J.A., Lachaud J.-P., 1983. - Importancia de la hormiga *Ectatomma tuberculatum* Olivier (Hymenoptera, Formicidae) como control de algunos insectos plaga de un agro-ecosistema café-cacao en el Soconusco, Chiapas, Mexico. *Proc. 18 Congr. Nac. Entomol.*, pp. 58-59, Tapachula (Mexique).
- Weber N.A., 1946. - Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 48, 1-16.

RESULTATS PRELIMINAIRES SUR LE COMPORTEMENT DE *Formicoxenus provancheri* EN RELATION AVEC SON HOTE *Myrmica incompleta* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

A. LENOIR¹ & A. FRANCOEUR² & C. ERRARD¹ & P. JAISSE¹

1) Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA CNRS 667, Univ. Paris XIII, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France

2) Laboratoire de Biosystématique, Univ. du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, G7H 2B1 Québec, Canada

Résumé. Nous présentons des observations sur les relations entre deux espèces de fourmis néarctiques: *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Les *Formicoxenus* sont très attirées par les adultes de *Myrmica* qu'elles lèchent très souvent. Les interactions agressives entre les deux espèces sont rares et de courte durée mais nécessitent une période d'accoutumance pendant laquelle de nombreuses agressions se produisent. Les *Formicoxenus* présentent des postures d'apaisement, comparables à l'appel sexuel des *Leptothorax*, qui leur permettent de se faire tolérer. La reconnaissance coloniale semble assez faible chez les adultes des deux espèces, ce qui est un facteur prédisposant au parasitisme.

Mots-clés: xénobiose, fourmis parasites, reconnaissance coloniale, agressivité, postures d'apaisement, Formicidae, *Formicoxenus*.

Preliminary results on the behaviour of *Formicoxenus provancheri* in relation to its host *Myrmica incompleta*.

Summary: We present some preliminary observations on the relations between two nearctic ant species *F. provancheri* and *M. incompleta*. *Formicoxenus* workers are very attracted by *Myrmica* workers and queens, they lick them very frequently. Aggressive interactions between the two species are rare and short, but *Formicoxenus* are strongly aggressed when introduced into an unknown colony of *Myrmica*. The intruders are progressively accepted, *Formicoxenus* presenting appeasement postures, similar to the sexual calling of *F. nitidulus*, which inhibit the hosts' aggressiveness. Intercolonial recognition seems to be weak between adults, which is a predisposing factor for parasitism.

Key-words: xenobiosis, parasitic ants, colonial recognition, aggressiveness, appeasement postures, Formicidae, *Formicoxenus*.

INTRODUCTION

La *xénobiose* est un mode de vie assez peu répandu chez les Fourmis puisqu'il n'est connu que chez les *Formicoxenus*. Il s'agit d'espèces qui vivent à l'intérieur ou à la périphérie du nid de l'espèce hôte mais en ayant toujours leurs propres chambres à couvain isolées. Elles circulent dans les galeries du nid de l'hôte qui les tolère plus ou moins facilement. Elles sont dépendantes de l'hôte pour leur alimentation.

Le genre *Formicoxenus* vient de faire l'objet d'une révision récente (Francoeur et al. 1985). Deux espèces ont été étudiées à ce jour: *F. nitidulus* holarctique et *F. diversipilosus* néarctique, vivant dans des sociétés de *Formica* du groupe *rufa*. Les *Formicoxenus* parasites de *Myrmica* sont par contre très peu connues. *Formicoxenus pro-vancheri* et son hôte *Myrmica incompleta* ont une vaste aire de répartition géographique en Amérique du nord (Francoeur et al. 1985) et leur biologie a fait l'objet d'une étude de Buschinger et al. (1980). Nous les avons récoltées dans deux régions différentes du Québec. Nous avons tout d'abord étudié la fermeture de sociétés de ces espèces, puis nous avons analysé les interactions entre les adultes.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis sont élevées au laboratoire à 20°C dans des boîtes de pétri selon le modèle utilisé par Alloway (1979). Elles contiennent un abreuvoir et deux nids circulaires, l'un pour les *Myrmica*, l'autre pour les *Formicoxenus* avec un orifice de plus petit diamètre pour empêcher le passage des *Myrmica*.

Tous les tests ont été effectués dans de petites boîtes de pétri avec des groupes expérimentaux provenant de plusieurs dizaines de colonies.

RESULTATS

1) Fermeture des sociétés

Nous avons effectué des transferts de groupes de cinq individus d'une société dans une autre société, dans quatre situations

- Myrmica* --> *Myrmica*
- Formicoxenus* --> *Formicoxenus*
- Formicoxenus* --> société mixte *Myrmica/Formicoxenus*
- Formicoxenus* --> société pure *Myrmica*

Les sociétés expérimentales de *Myrmica* étaient composées, à partir de colonies mères, de 50 ergates (10 fourrageuses prélevées dans l'aire extérieure et 40 nourrices prélevées sur le couvain dans le nid), 1 gyne, 5 nymphes, 10 larves et une vingtaine d'oeufs (ou toutes petites larves). Nous utilisons la terminologie de Francoeur et al. (1985) pour qualifier les diverses castes: ergates ("ouvrières") et gynes ("reines"). Pour les *Formicoxenus* nous avons choisi des sociétés de taille moyenne, c'est-à-dire constituées de 30 à 80 individus et dont le couvain était en quantité variable. Les Fourmis intruses ont été observées au bout de 24h pour les *Myrmica*, ce qui représente un délai suffisant car il y a adoption rapide, et au bout de 1 et 3 jours pour les *Formicoxenus*. Les cadavres éventuels sont enlevés, on note la position des intruses (dans le nid ou dans l'aire extérieure) et si elles sont

agressées. Sont considérées comme adoptées toutes les fourmis qui séjournent pacifiquement dans le nid.

Il apparaît sur le tableau 1 que les agressions entre *Myrmica* sont exceptionnelles, quelle que soit la distance géographique entre les deux sociétés. Les intruses sont adoptées rapidement et se déplacent pacifiquement dans l'aire extérieure ou dans le nid de la colonie adoptive. Elles rentrent un peu moins souvent dans le nid (58 à 60% contre 80% pour les témoins; X^2 signif.), ce qui traduit une "gêne" probablement liée à la discrimination coloniale. Les intruses reconnaissent le nid étranger. Il n'y a aucune différence en fonction de la distance géographique entre les colonies (X^2 non signif.). Il est donc possible de considérer que les sociétés de *Myrmica incompleta* forment des entités bien individualisées mais qui sont très ouvertes. 60% des intruses sont adoptées très rapidement même si elles proviennent de colonies très éloignées, les agressions sont rares.

distance entre les colonies	dans le nid	dans l'aire extérieure	agressées ou mortes	nombre de colonies
témoins	0,82	0,18		100
même habitat (maxi 500m)	0,60	0,38	0,02	100
20 km	0,58	0,42		100
150 km	0,59	0,40	0,01	100

Tableau 1 : Probabilité d'adoption entre sociétés de *M.incompleta* au bout de 24h (% calculé sur le nombre total de fourmis testées)

Table 1 : Proportion of *M.incompleta* workers accepted 24h after introduction into nests at different distances (% calculated with the total number of ants tested)

$$X^2 \text{ global (3dl.)} = 17,470 \quad P < 0,005$$

$$X^2 \text{ lignes 2 à 4 (2dl.)} = 0,083 \quad P > 0,50$$

Le tableau 2 donne les résultats d'adoptions entre sociétés de *Formicoxenus*. On obtient le même résultat qu'entre *Myrmica*: pratiquement 100% d'adoptions au bout de 24 heures. Une différence apparaît en fonction de la distance puisque le pourcentage de fourmis entrées dans le nid chute à 45% pour des colonies éloignées de 150km. Il faut noter que l'adoption se fait malgré tout: au bout de trois jours on passe à 80%, ce qui ne diffère pas des résultats obtenus dans le même habitat.

distance entre les colonies	dans le nid	dans l'aire extérieure	agressées ou mortes	nombre de fourmis
témoins(24h)	1,00			32
même habitat (maxi 50m) (24h)	0,76	0,18	0,06	38
150 km -24h	0,45	0,55		55
-3j	0,80	0,16	0,04	55

Tabl.2 : Probabilité d'adoption entre sociétés pures de *F. provancheri*

Tabl.2 : Probability of adoption between pure societies of *F. provancheri*

χ^2 24h (lignes 1 à 3; 2 dl.) = 34,193 $P < 0,001$

χ^2 150km (lignes 3 et 4; 1dl.) = 12,598 $P < 0,001$

Le tableau 3 donne les résultats de transferts de *Formicoxenus* dans des sociétés de *Myrmica*. Dans le même habitat les adoptions sont très faciles (88%) et se font sans aucune agressivité. Cela paraît logique dans la mesure où les sociétés de *Myrmica* forment une supercolonie où toutes les *Formicoxenus* ont accès. On observe des agressions et une mortalité non négligeable au bout de 3 jours. Le taux de rejet passe de 20 à 34% lorsque les colonies de *Myrmica* ont été privées de *Formicoxenus* depuis au moins une semaine. Il semble donc que la tolérance des *Myrmica* envers les *Formicoxenus* soit liée à une habitude à la présence des *Formicoxenus* intruses. Nous n'avons pas encore pu tester des sociétés de *Myrmica* véritablement pures, c'est-à-dire récoltées dans un habitat où les *Formicoxenus* n'existent pas.

2) Interactions entre hôtes et parasites

Cinq ergates de *Myrmica* ont été mises en présence d'une *Formicoxenus* de colonie étrangère dans une petite boîte de pétri. Des observations ont été réalisées pendant les cinq premières minutes. Ensuite après une période de latence variable pouvant aller jusqu'à 30 minutes, correspondant à la disparition quasi totale de l'agressivité des *Myrmica* envers les *Formicoxenus*, deux périodes de cinq minutes de relevés ont été effectuées. Nous avons noté le comportement de la *Formicoxenus* toutes les cinq secondes, ce qui donne un score d'actes de 60 pour les 5 minutes.

société d'adoption	nid <i>Myrmica</i>	nid <i>Form.</i>	aire extér.	mortes	nb de fourmis
<i>Myrmica</i> mixte (avec <i>Formicoxenus</i>)					
-même habitat					
24h	0,88	-	0,12		17
-150km					
24h	0,32	0,12	0,42	0,14	50
3j	0,23	0,34	0,23	0,20	44
<i>Myrmica</i> privées de <i>Formicoxenus</i> depuis plus d'une semaine					
-24h	0,48		0,36	0,16	50
-3j	0,54		0,12	0,34	50

Tableau 3 : Probabilité d'adoption de *Formicoxenus* dans des sociétés de *Myrmica*.

Table 3 : Probability of adoption of *Formicoxenus* into *Myrmica* societies.

χ^2 24h (lignes 1, 2 et 4; 2 dl.) = 11,008 P

χ^2 3j (lignes 3 et 5; 1 dl.) = 3,168 P

Quand la *Formicoxenus* est introduite dans le groupe de *Myrmica* celles-ci présentent de nombreuses agressions envers l'intruse. Elles peuvent saisir la *Formicoxenus* par les mandibules et la maintenir ainsi pendant plusieurs minutes sans chercher à la piquer. Les *Formicoxenus* peuvent anticiper l'agression en présentant un comportement d'apaisement: la fourmi élève son abdomen face à la *Myrmica*. L'aiguillon est sorti et une gouttelette est libérée à son extrémité. Ce comportement avait été signalé par Stager en 1925 chez *F. nitidulus*. Cet auteur avait cru que la *Formicoxenus* émettait une gouttelette de substance répulsive. En réalité, au cours de nos observations, il n'est jamais apparu d'effet répulsif sur les *Myrmica*. La *Myrmica* qui s'apprête à saisir la *Formicoxenus* et qui perçoit les phéromones, en général referme ses mandibules et s'éloigne. Si la *Myrmica* a déjà saisi la *Formicoxenus*, et que celle-ci puisse relever son abdomen, elle est lâchée au bout de quelques secondes. Pour ces raisons nous pouvons parler d'une véritable posture d'apaisement. Ainsi progressivement les *Myrmica* vont se calmer et les agressions seront moins fréquentes, la *Formicoxenus* devient tolérée. La posture d'apaisement est exactement semblable à celle de l'appel sexuel de *F. nitidulus* (Buschinger, 1976). Nous avons d'ailleurs observé aussi cet appel sexuel chez les ergates de *F. pro-vancheri*.

actes	fréquence
apaisements	0,0181
grimper sur My	0,1127
lèche My	
tête	0,3696
thorax	0,0389
pattes	0,0035
abdomen	0,0479
immobile sur My	0,0065
donne trophallaxie	0,0002
reçoit troph.	0,0021
sollicite My	0,0010
léchée par My	0,0008
agressée par My	0,0144
agresse My	0,0002
déplacements sans	
contacts avec My	0,3845
nombre d'actes relevés	4800

Tableau 4 : Ethogramme des interactions *Formicoxenus*--> *Myrmica* en situation d'équilibre (My = *Myrmica*)Table 4 : Ethogram of interactions *Formicoxenus*--> *Myrmica* in equilibrium situation (My = *Myrmica*)

Relevés après la période de conflits

Les résultats des observations sont présentés tableau 4 et fig.1. Le tableau 4 donne l'éthogramme des interactions entre les deux espèces. La majeure partie de l'activité des *Formicoxenus* est consacrée aux léchages de l'hôte (46%), et ceux-ci sont essentiellement dirigés vers la tête de l'hôte (près de 80% des léchages). Ces léchages sont presque systématiquement accompagnés de stridulations. Des trophallaxies peuvent apparaître, elles se produisent dans les deux sens. Les *Formicoxenus* peuvent aussi être léchées par les *Myrmica*.

Nous avons essayé de voir s'il existait des différences d'interactions selon le statut social des fourmis mises en présence. Les observations ont été effectuées selon un plan d'analyse à deux facteurs: espèce (*Formicoxenus* ou *Myrmica*) et statut social (nourrice ou fourrageuse). Les fourrageuses ont été prélevées dans l'aire extérieure, les nourrices dans le nid et choisies parce qu'elles portaient une larve dans leurs mandibules. La fig.1 montre qu'il y a peu de différences entre les groupes. Il apparaît que les *Myrmica* nourrices sont plus attractives et plus léchées que les fourrageuses *Myrmica* (ANOVA, $P=0,05$). Les *Formicoxenus* sont très attirées par les *Myrmica* quel que soit leur statut social (non signif.). Les jeunes *Formicoxenus* immatures n'ont pas été testées ici.

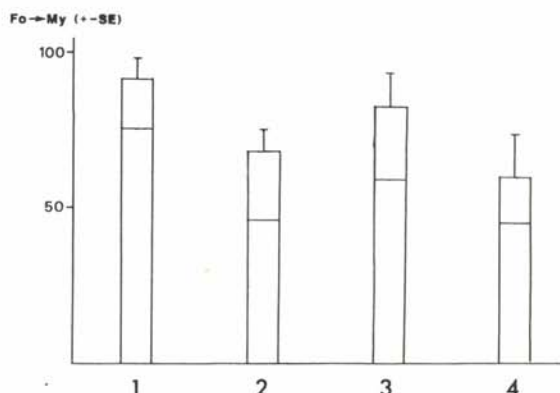


Fig. 1 Interactions non agonistiques présentées par une *Formicoxenus* envers des *Myrmica* après une période d'accoutumance (la ligne horizontale représente le niveau des léchages seuls).

Fig. 1 Non agonistic interactions of *Formicoxenus* in front of *Myrmica* after an familiarization period (horizontal lines indicating the level of licking activities alone).

- | | | |
|-----|----------------------------|----------------------------|
| 1 : | <i>Formicoxenus</i> nurses | with <i>Myrmica</i> nurses |
| 2 : | " " | " " foragers |
| 3 : | " foragers | " " nurses |
| 4 : | " " | " " foragers |

CONCLUSIONS

La xénobiose est une forme originale de parasitisme social. Les intrusés sont seulement tolérés et les relations agressives ne sont pas rares quand les *Formicoxenus* ne sont pas en présence d'hôtes familiers. L'infestation de la société hôte est difficile et il y a une longue période d'agressions, elle est facilitée par le fait que les *Myrmica incompleta* forment, comme nous le montrons ici, des supersociétés polygynes très ouvertes au niveau intraspécifique. Les *Formicoxenus* se font progressivement accepter grâce à leur comportement d'apaisement, mais elles sont aussi parfois agressives envers leur hôte, en particulier pour la défense de leur couvain. La tolérance mutuelle hôte-parasite est précaire et instable. Les *Formicoxenus* présentent une très grande attirance envers leur hôte, probablement liée à une motivation alimentaire. On peut supposer qu'elles cherchent des petites particules alimentaires, qui sont concentrées au niveau de la tête, mais aussi des sécrétions glandulaires et/ou des substances cuticulaires dont on sait maintenant qu'elles jouent un rôle important dans le marquage colonial. Le contact fréquent entre la *Formicoxenus* et son hôte lui permettrait de s'imprégner de l'odeur de celui-ci et donc faciliterait l'intégration dans la société de *Myrmica*. Il est possible que les *Myrmica* nourrices aient sur leur cuticule une plus grande quantité de sécrétions, ce qui expliquerait leur plus grande attractivité. Dans la mesure où il est bien connu que les nourrices sont en général peu agressives, cela permet-

trait aux *Formicoxenus* de capter les odeurs de l'hôte et de se faire accepter plus facilement.

REFERENCES

- ALLOWAY T.M. 1979 - Raiding behaviour of two species of slave-making ants, *Harpagoxenus americanus* (Emery) and *Leptothorax duloticus* Wesson (Hymenoptera Formicidae). *Anim. Behav.*, 27, 202-210.
- BUSCHINGER A. 1976 - Giftdrüsensekret als sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, 23, 215-225.
- BUSCHINGER A., FRANCOEUR A. and FISCHER K. 1980 - Functional monogyny, sexual behaviour and karyotype of the guest ant *Leptothorax provancheri* Emery (Hymenoptera Formicidae). *Psyche*, 87, 1-12.
- FRANCOEUR A., LOISELLE R. and BUSCHINGER A. 1985 - Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1- Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. *Naturaliste Can.*, 112, 343-403.
- STAGER R. 1925 - Das leben der gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. *Z. Morph. Oek. (A)*, 3, 452-476.

ORGANISATION SPATIALE DE *Manica rubida* (MYRMICINAE) ET *Formica selysi* (FORMICINAE) EN COLONIES HOMO- ET HETEROSPECIFIQUES. CORRELATIONS AVEC L'ORGANISATION SOCIALE.

B. CORBARA & C. ERRARD

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA CNRS 667, Univ. Paris XIII,
Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France

Résumé : Nous avons étudié la distribution spatiale des fourmis dans les nids sans reine de deux espèces, *Manica rubida* (Myrmicinae) et *Formica selysi* (Formicinae), élevées en sociétés homospécifiques témoins et en société mixte hétérospécifique.

Pour cela nous avons utilisé une méthode basée sur un marquage individuel et sur un relevé automatisé des données par technique photographique.

Il apparaît que les deux espèces, contraintes à vivre en situation de société mixte, conservent leurs caractéristiques d'organisation spatiale observées dans les colonies témoins. Ainsi, les *Formica selysi*, présentent une distribution diffuse dans le nid et les *Manica rubida* sont beaucoup plus agrégées. Sur la base de ce critère spatial, la colonie mixte peut donc se concevoir comme la juxtaposition de deux sociétés qui s'ignorent.

Corrélativement, l'organisation sociale de la colonie mixte montre que les fourmis des deux espèces ont leurs comportements orientés majoritairement vers les homospécifiques (imaginaires ou préimaginaires) même si, sur le plan quantitatif, l'éthogramme de chaque espèce est perturbé au niveau des relations homospécifiques.

Mots-clés : Formicidae, colonie mixte artificielle, organisation spatiale, organisation sociale.

Summary : Spatial organization of *Manica rubida* (Myrmicinae) and *Formica selysi* (Formicinae) reared in homospecific and heterospecific colonies. Correlations with their social organization.

The spatial organization of two ant species, *Manica rubida* and *Formica selysi*, reared without a queen in artificial nests, was studied in homospecific and heterospecific colonies.

We used a method based on individual labelling and automated photographic recording of data. The two species, which are forced to live together in the same artificial mixed colony, show the same spatial organization as they do in control homospecific colonies. The *Formica selysi* are spread in the whole nest while the *Manica rubida* are mostly clustered in one chamber. In the case of *Formica selysi*, individual spatial profiles are very heterogeneous while in the other species they are very homogeneous.

Judging from these spatial data concerning the artificial mixed colony, it seems that the two societies live as if ignoring each other.

Correlatively, the social organization of the mixed colony shows that patterns of social behaviour are mostly directed towards homospecific (imaginal and pre-imaginal) nestmates.

Nevertheless, the social ethograms of the two species seem to be quantitatively modified especially in the case of *Manica rubida* where homospecific-directed patterns of social behaviour increase considerably.

Key words : Formicidae, artificial mixed colony, spatial organization, social organization.

INTRODUCTION

Dans la nature, des fourmis d'espèces différentes peuvent s'associer pour constituer des colonies mixtes. Ces formes d'association ont reçu les désignations contradictoires de "parasitisme social" et de "symbiose sociale" puis ont été nommées "myrmécobioses" par STUMPER (1950). Cet auteur y distingue les cas où les fourmis des deux (ou plusieurs) espèces s'interpénètrent pour ne former qu'une seule colonie (occupant le même habitat, élevant ensemble leur couvain et s'occupant en commun des travaux "domestiques"), de ceux où l'association est moins intime (chaque espèce maintenant son autonomie, aussi bien au niveau de l'habitat que des soins au couvain).

Expérimentalement, FIELDE (1904) réalisa des sociétés mixtes artificielles avec des espèces qui ne pratiquent jamais ce type d'association. Elle a ainsi mis en évidence le rôle de l'apprentissage dans la reconnaissance coloniale. Le stade jeune adulte apparaît alors être la période déterminante pour l'intégration des individus dans la colonie, les interactions précoces avec les congénères ayant une importance fondamentale (ERRARD, 1984; ERRARD et JAISSON, 1984).

Nous nous proposons ici d'étudier, dans l'association *Manica rubida* (Myrmicinae) / *Formica selysi* (Formicinae), l'organisation spatiale ainsi que la division du travail. Ceci nous permet d'étudier les relations entre ces deux espèces dont les membres ont été contraints, aussitôt après leur émergence, à occuper un même nid. L'accent sera mis ici sur l'organisation spatiale selon une approche que nous avons déjà utilisée dans d'autres contextes (CORBARA et coll., 1986; FRESNEAU et coll., 1989, ce volume).

L'organisation spatiale et les données comportementales sont analysés parallèlement dans des colonies homospecifics témoins afin d'évaluer, pour chaque espèce, l'impact de ce voisinage.

MATERIEL ET METHODES

Les espèces étudiées, *Manica rubida* et *Formica selysi* ont été récoltées dans le même biotope (Samöens, Alpes françaises, 1000 mètres d'altitude) en Juillet 1987.

Les colonies "mères" sont installées au laboratoire dans des nids artificiels maintenus dans les conditions suivantes : photopériode naturelle (Paris, Août 1987), température 22-25°C, alimentation avec miel, mouches et vers de farine.

Les cocons et les nymphes sont prélevés dans les colonies mères et placés dans deux "éclosiers" (boîtes ouvertes avec abreuvoir et nourriture) où une vingtaine d'ouvrières soignent leur couvain respectif. Des travaux

antérieurs nous ont montré que l'association *Manica rubida/Formica selysi* était réalisable dans les 24 heures post émergence dans le cas où les fourmis proviennent, comme ici, de nids sympatriques (ERRARD, 1986). Une colonie mixte a été formée en prélevant un lot de jeunes ouvrières de chaque espèce qui ont été introduites dans un nid en plâtre, avec 10 nymphes et 10 cocons de leur couvain respectif. Les nids comportent six loges successives reliées à un "milieu extérieur" (Fig. 1).

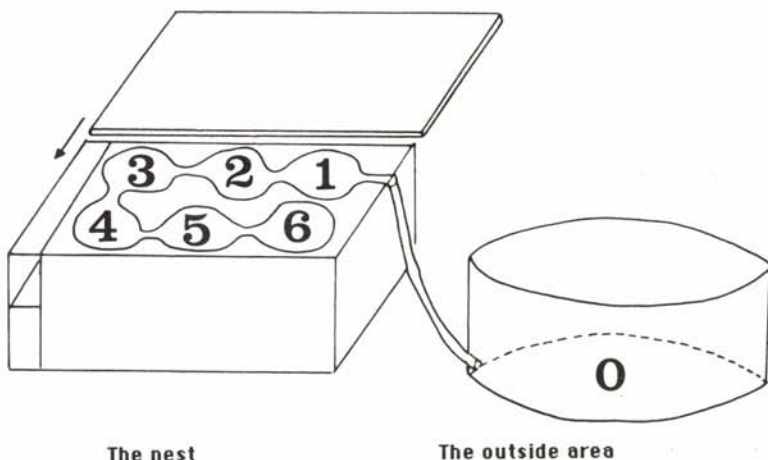


Fig 1 : Le dispositif d'élevage.
Fig 1 : The rearing device.

Les colonies témoins ont été formées à partir de lots d'ouvrières d'une seule espèce rassemblées dès l'émergence, avec 10 nymphes ou 10 cocons de leur couvain.

Dès le deuxième jour, dans les trois colonies, chaque fourmi est marquée individuellement à l'aide d'une pastille d'identification (VERRON et BARREAU, 1974).

Du huitième au onzième jour, nous avons relevé les localisations et le comportement des individus par une technique photographique automatisée (CORBARA et coll, 1986) à raison d'une photographie toutes les 45 minutes.

Au cours de la période de prise de vues les trois nids comportaient :

- pour *Manica rubida* : 22 fourmis.
- pour *Formica selysi* : 21 fourmis.
- pour la société mixte : 21 *M. rubida* et 23 *F. selysi*.

Nous présentons ici les résultats obtenus sur 100 relevés photographiques successifs pour chaque colonie.

RESULTATS

1- ORGANISATION SPATIALE :

Pour chacune des trois colonies, nous obtenons une matrice de données individus X localisations. A chaque fourmi y correspond un profil individuel de distribution spatiale. Chaque profil individuel se traduit par une série de fréquences de présence sur chacune des 7 localisations retenues (la localisation 0 correspond à l'extérieur, et les localisations de 1 à 6 correspondent aux 6 loges successives du nid).

Si on additionne les fréquences de présence individuelle sur chaque localisation on obtient le profil collectif de distribution spatiale de chaque colonie.

Pour décrire l'organisation spatiale, nous avons établi une typologie des différents profils de distribution dans le nid. Trois types ont été retenus :

- **Type 1** : fourmi répartie de façon homogène sur les différentes localisations du nid au cours de la période d'étude.
- **Type 2** : fourmi présentant une localisation préférentielle au cours de la période d'étude.
- **Type 3** : fourmi présentant deux maxima de fréquentation dans le nid, séparés par une ou deux chambres peu visitées.

Organisation spatiale de *Formica selysi* en société homospécifique (Fig. 2) :

Le profil collectif de distribution spatiale de la colonie étudiée est de type 3, l'organisation spatiale se caractérisant par deux maxima.

Trois chambres du nid représentent chacune environ un quart des occurrences : la chambre 2, la 3 et la 5. La chambre 4 ne totalise que 10% des présences totales.

Les *Formica selysi* sont donc réparties dans le nid d'une façon assez dispersée. L'analyse des profils individuels de distribution spatiale montre l'existence de patterns hétérogènes.

- **Type 1** : quatre fourmis s'y rattachent. La fourmi VI présentant par ailleurs un fort taux de présences à l'extérieur du nid. Les trois autres fourmis (marquées 8, GU et PA) sortent peu.

- **Type 2** : neuf individus s'y rapportent. Cinq fourmis fréquentent surtout la chambre 2 (marquées GV, PX, PY, GY et 4). Trois fourmis ont leur score maximal de fréquentation dans la chambre 3 (marquées EX, 1 et U). Un individu, la fourmi G2 fréquente surtout la chambre 5.

- **Type 3** : Huit individus se rapportent à ce type. Ces fourmis (marquées CA, PW, PD, PB, 6, 5, PO, IN) ont un maximum de fréquentation en chambre 2 ou 3, et un second maximum en chambre 5.

Organisation spatiale de *Manica rubida* en société homospécifique (Fig. 2) :

Dans cette société, le profil collectif de distribution spatiale appartient au type 2. Les *Manica rubida* sont groupées, elles se répartissent à 44% dans la chambre 3. La chambre 2 voisine compte, quant à elle, pour 21% des présences enregistrées.

Les profils individuels sont très homogènes, ils appartiennent tous au type 2. Quatre fourmis (marquées G2, P, PA et I) ont leur score maximum de

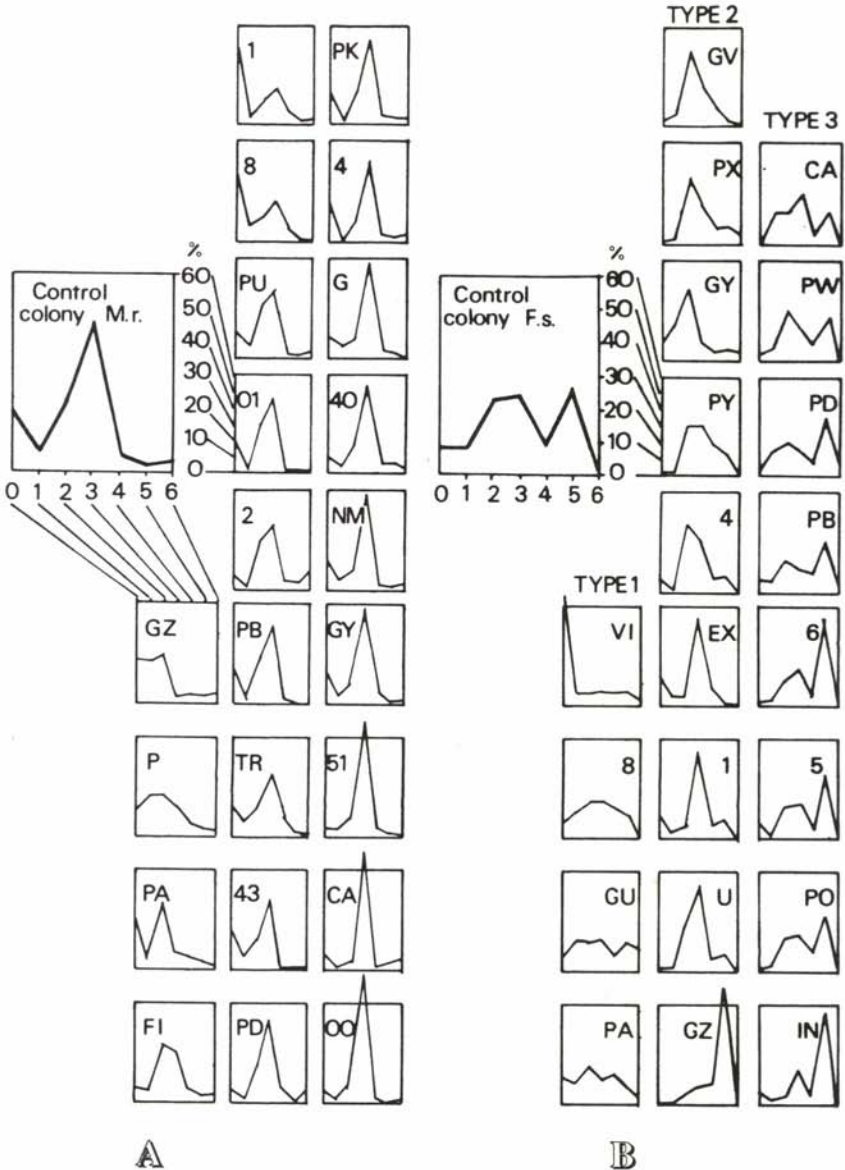


Fig 2 : Profils de distribution spatiale dans les colonies témoins (A : *Manica rubida* et B: *Formica selysi*)

Fig 2 : Spatial distribution in control colonies (A : *Manica rubida* and B : *Formica selysi*)

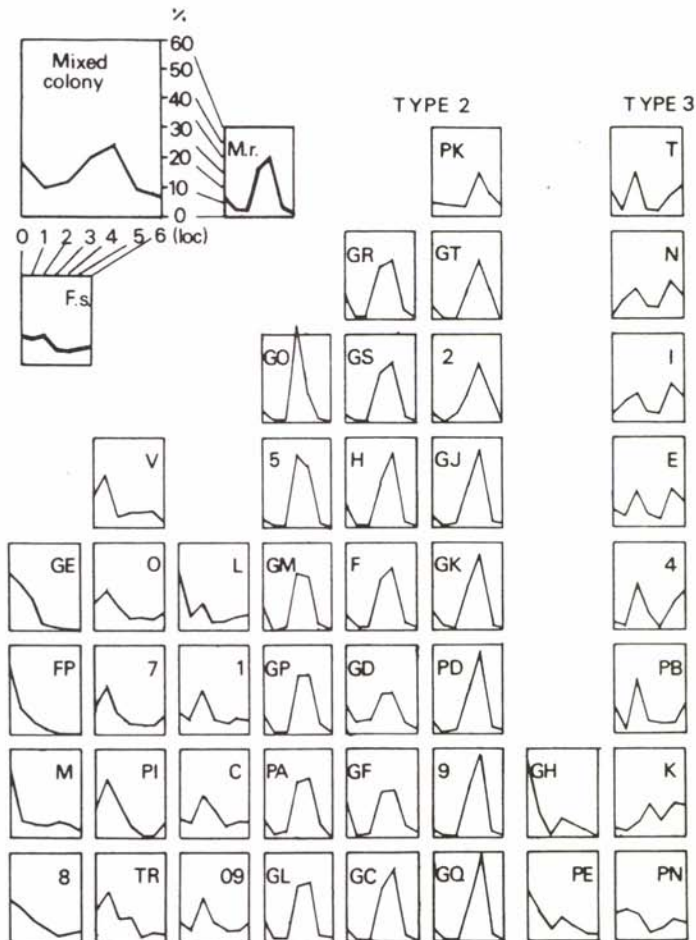


Fig 3 : Profils de distribution spatiale dans la colonie mixte.
 Fig 3 : Spatial distribution in the mixed colony.

fréquentation en chambre 1 ou 2. Toutes les autres ont leur score maximum en chambre 3.

Organisation spatiale dans la société mixte hétérospecificité (Fig. 3) :

Le profil collectif de distribution spatiale est de Type 1, cependant, il masque une hétérogénéité très importante des profils individuels. Si l'on reprend la typologie pour les profils individuels on observe :

- Type 1 : aucune fourmi n'a un profil s'y rapportant.
- Type 2 : 34 fourmis s'y rapportent, on y distingue :

- 5 fourmis ayant leur maximum de fréquentation dans le nid en chambre 1 et présentant par ailleurs un fort taux de sorties hors du nid. Il s'agit de 4 *Formica* (marquées P, 8, M et L) et d'une *Manica* (marquée GE).

- 8 ouvrières de l'espèce *Formica* ayant leur maximum de fréquentation dans le nid en chambres 1 et/ou 2.

- 21 ouvrières de l'espèce *Manica* ayant leur maximum de fréquentation dans le nid en chambres 3 et/ou 4.

- Type 3 : 10 fourmis s'y rapportent, on y distingue :

- deux fourmis ayant leur maxima de fréquentation en chambre 1 et en chambre 3. Il s'agit de la *Manica* marquée GH et de la *Formica* marquée FP.

- 8 fourmis ayant leurs maxima de fréquentation en chambre 2 et en chambres 5 et/ou 6. Ce sont toutes des *Formica*.

2) ORGANISATION SOCIALE :

Pour l'étude de l'organisation sociale nous avons utilisé un répertoire comportemental de référence comme grille d'analyse des items observés sur les documents photographiques. Ce répertoire, qui met l'accent sur les relations interindividuelles, comporte les catégories comportementales suivantes :

- SCO : soins au couvain homospécifique
- SCE : soins au couvain hétérospecificité
- TDO : toilette donnée homospécifique
- TDE : toilette donnée hétérospecificité
- CDO : contact donné homospécifique
- CDE : contact donné hétérospecificité
- TRO : toilette reçue homospécifique
- TRE : toilette reçue hétérospecificité
- TXO : trophallaxie homospécifique
- TXE : trophallaxie hétérospecificité
- NSN : activité non spécifique dans le nid
- AA : activité alimentaire
- AD : activité domestique
- AE : activité à l'extérieur

Pour chacune des trois colonies nous obtenons donc une matrice de données individus X comportements. Nous nous bornerons ici à l'étude des profils comportementaux collectifs relatifs à :

- la colonie témoin de *Formica selysi*,

- la colonie témoin de *Manica rubida*,
- l'ensemble des *Formica selysi* de la colonie mixte,
- l'ensemble des *Manica rubida* de la colonie mixte.

Chaque profil collectif est constitué par une suite de fréquences d'occurrence de chaque catégorie comportementale retenue dans le répertoire. Ce profil collectif correspond à l'éthogramme (au sens de WILSON et FAGEN, 1974) de la société étudié pendant la période considérée.

De façon générale on constate qu'en situation de colonie mixte les activités sont surtout tournées vers les homospécifiques.

Chez les *Manica rubida*, 6,5 % de l'activité totale est dirigée vers les hétérospécifiques (imagos ou cocons de *Formica selysi*), alors que 48,5 % de l'activité totale est dirigée vers les homospécifiques (imagos ou nymphes de *Manica rubida*).

Chez les *Formica selysi*, 10,5 % de l'activité totale est dirigée vers les hétérospécifiques alors que 31 % de l'activité totale est dirigée vers les homospécifiques.

De façon plus précise, chez les *Manica rubida* :

- parmi les soins au couvain (qui représentent 14 % de l'activité totale)
28 % sont hétérospécifiques.
- parmi les toilettes données (qui représentent 12 % de l'activité totale)
40 % sont hétérospécifiques.
- parmi les contacts donnés (qui représentent 5 % de l'activité totale)
38 % sont hétérospécifiques.
- parmi les trophallaxies (qui représentent 5 % de l'activité totale) 7 %
sont hétérospécifiques.

Chez les *Formica selysi* :

- parmi les soins au couvain (qui représentent 43 % de l'activité totale)
4 % sont hétérospécifiques.
- parmi les toilettes données (qui représentent 4,5 % de l'activité totale)
18 % sont hétérospécifiques.
- parmi les contacts donnés (qui représentent 2,5 % de l'activité totale)
47 % sont hétérospécifiques.
- parmi les trophallaxies (qui représentent 0,5 % de l'activité totale)
50% sont hétérospécifiques.

D'autre part, si on compare les deux espèces en situation de colonie homospécifique et en situation de colonie mixte hétérospécifique, des modifications importantes sont à souligner quant aux profils comportementaux, surtout chez les *Manica rubida*. Chez cette espèce, le taux de soins au couvain homospécifique fait plus que doubler par rapport à celui observé en colonie témoin, passant de 17 % à 41 % de l'activité totale.

CONCLUSION

Contraintes à vivre en situation de colonie hétérospécifique les *Manica rubida* et les *Formica selysi* conservent leurs caractères spécifiques d'organisation spatiale.

Sur le plan de l'organisation sociale les relations interindividuelles sont préférentiellement orientées vers les homospécifiques. Cela est encore beaucoup plus net pour ce qui concerne les activités tournées vers le couvain. Les fourmis des deux espèces si elles sont contraintes à interagir le

font, mais dans des proportions moindres qu'elles ne le font chacune entre elles.

Si l'on veut situer cette association artificielle *Manica rubida* *Formica selysi*, par rapport aux associations naturelles telles que les a définies STUMPER (1950), il s'agirait ici d'une "myrmécobiose apparente" où les fourmis vivent dans une contiguïté plus ou moins étroite mais élevant séparément leur couvain respectif.

Sachant que la cohésion sociale est basée sur une reconnaissance de l'odeur partagée par les membres de la colonie, les résultats concernant ces données spatiales et comportementales sont à analyser ultérieurement au regard des progrès des données chimiques, notamment en ce qui concerne les modalités de transfert des substances cuticulaires entre les deux espèces (voir ERRARD et coll., ce volume).

Remerciements : Nous tenons à remercier Y. LECLERC pour son aide technique.

REFERENCES

- CORBARA B., FRESNEAU D., 1987. - Spatial organization in artificial nests of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae) colonies and its correlation with social organization. *Proc. XXth Int. Ethol. Conf.*, 34-35, Madison.
- CORBARA B., FRESNEAU D., LACHAUD J.-P., LECLERC Y., GOODALL G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes*, 13, 237-249.
- ERRARD C., 1984. - Evolution, en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. *Ins. Soc.*, 31, 185-198.
- ERRARD C., 1986. - Role of early experience in mixed-colony odor recognition in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi*. *Ethology*, 72, 243-249.
- ERRARD C., BAGNERES A.-G., CLEMENT J.-L., 1989. - Les signaux chimiques de la reconnaissance interspécifique chez les fourmis, *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, London, ce volume.
- ERRARD C., JAISSON P., 1984. Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis. *Fol. Entomol. Mex.*, 61, 87-98.
- FIELDE A. M., 1904. - Power of recognition among ants. *Bull. Biol.*, 7, 227-250.
- FRESNEAU D., CORBARA B., LACHAUD J.-P., 1989. - Organisation sociale et structuration spatiale autour du couvain chez *Pachycondyla apicalis* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, London, ce volume.
- STUMPER R., 1950. - Etudes myrmécologiques. X. La myrmécobiose. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 44, 31-43.
- VERRON H., BARREAU S., 1974. - Une technique de marquage des insectes de petite taille. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 108, 259-262.
- WILSON E.O., FAGEN R.M., 1974. - On the estimation of total behavioral repertoires in ants. *N.Y. Entomol. Soc.*, 82, 106-112.

ETUDE DE L'ORIENTATION DE *Camponotus æthiops* AU LABORATOIRE: RELATIONS AVEC LE POLYMORPHISME

B. LAFFORT & G. BEUGNON & V. FOURCASSIE

Centre de Recherches en Biologie du Comportement, URA CNRS 664, Univ. Paul Sabatier, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

RESUME

Cette expérimentation concerne les modes d'orientation et leurs variations selon la taille des individus. Sont testés essentiellement les repères visuels "terrestres" et dans une moindre mesure les repères olfactifs. Les données recueillies sont de deux types : Orientation initiale et relevés de trajets, et sont traités à l'aide de plusieurs tests statistiques (statistiques circulaires, analyse factorielle des correspondances).

Résultats principaux :

- Les repères visuels terrestres sont dûment employés par *C. æthiops*. Cependant, ceux-ci ne semblent être utilisés que lorsqu'ils sont placés latéralement (des repères placés au dessus de l'animal ne sont pas pris en compte).

- L'orientation olfactive existe chez cette espèce, mais a été peu observée au cours de cette expérimentation. Lorsque des repères terrestres et des repères olfactifs (supposés tels) étaient proposés d'une façon compétitive, les repères visuels étaient largement utilisés.

- Alors qu'aucune différence n'a été mise en évidence concernant le choix des repères en fonction de la taille des ouvrières, l'étude des trajets a permis de montrer une différence de comportement liée à la taille, vis à vis de ces repères.

Ces résultats montrent l'influence du polymorphisme sur les capacités d'orientation des fourmis étudiées, influence qui se révèle ici plus dans l'utilisation faite des repères, que dans leur choix.

Mots clés: *Camponotus æthiops*, fourmi, orientation visuelle, polymorphisme

LABORATORY EXPERIMENTS ON *CAMPONOTUS æthiops*' ORIENTATION: RELATIONS WITH POLYMORPHISM.

SUMMARY

The orienting modalities and their variation relative to the ant's size have been observed. The importance of the terrestrial visual cues, and to a lesser degree that of the olfactory ones, has been assayed.

Two types of data have been collected: Initial bearings and Paths characteristics. Data were processed with several statistical tests (circular statistics, factor analysis).

Main results are :

- Terrestrial visual cues are strongly used by *C. æthiops* to find its way. However, these cues seem to be efficient only when they are perceived in the frontal view field.

- Olfactive cues are also, used by this species, but in this experimental conditions, very few demonstrations of it were observed. When terrestrial and olfactory cues were proposed in a competitive way, visual guiding is largely pre-eminent.

- When no differences were observed in the choice of the cues by the study of initial bearings, path characteristics revealed a difference in orienting behaviour between small and large ants.

These results show the influence of polymorphism on orienting abilities of ants, in so far as we consider not only the choice of a given cue, but also the manner in which it is used.

Keywords: *Camponotus æthiops*, ant, visual orientation, polymorphism.

I. INTRODUCTION

La fourmi *Camponotus æthiops* Latr. (Sous-famille Formicinae) est une espèce abondante dans le midi de la France. Son nid, toujours sous-terrain, se trouve le plus souvent sur des talus exposés au Sud (Dartigues, 1978).

Présentant un polymorphisme net quoique continu, cette fourmi fait très peu de pistes chimiques persistantes, les ouvrières ayant plutôt tendance à fourrager seules. On peut donc supposer qu'elles utilisent dans leurs déplacements diurnes une information spatiale d'origine visuelle.

Ces caractéristiques font de *C. æthiops* un modèle intéressant pour l'étude du polymorphisme en relation avec l'orientation visuelle. Le choix de ce modèle s'explique d'autant mieux, que son polymorphisme mène à une morphologie de la tête très différente suivant la taille de l'insecte. Ainsi, les petites fourmis ont des yeux composés en position latérale, alors que les grosses les ont en position plutôt frontale (fig. 2).

De ce fait, il est tout à fait légitime d'imaginer des capacités d'orientation, différentes en fonction de la taille des ouvrières, qui conduiraient à un polyéthisme (division du travail) peu souple, puisque basé au moins en partie sur des caractéristiques déterminées dès la nymphose.

Dans un premier temps, nous chercherons à préciser la nature du polymorphisme chez les ouvrières de cette espèce. A la suite de quoi, les capacités d'orientation à point de départ visuel et chémoréceptif de ces insectes seront testées dans un dispositif expérimental permettant de manipuler indépendamment les deux types de repères visuels et chimiques. Les différences éventuelles dans les capacités d'orientation de fourmis de tailles différentes seront envisagées aussi bien en ce qui concerne la nature des repères utilisés que dans la façon dont les ouvrières les utilisent suivant les conditions expérimentales auxquelles elles sont confrontées.

II. MATERIEL ET METHODES

Les ouvrières de *C. æthiops* sont élevées au laboratoire dans une boîte rectangulaire approvisionnée en eau et en nourriture (grillon domestique et sucre de mélasse). Le couvain est placé dans un tube opaque et humide au sein du nid artificiel.

L'étude du polymorphisme est basée sur les mesures au microscope binoculaire de la longueur et de la largeur des têtes des 372 ouvrières composant la colonie.

Le dispositif expérimental conçu pour tester les mécanismes d'orientation est décrit dans la figure 1.

Situations expérimentales:

- **Situation d'apprentissage:** les ouvrières sont libres de se déplacer dans le dispositif pendant une dizaine de jours. L'accès au couvain est indiqué soit par une bande verticale noire placée à 60° à gauche de la seule issue y conduisant (fig. 1, i), soit par une autre bande noire placée à l'intérieur du dôme (fig. 1, j).

- **Situation contrôle:** afin de tester l'influence éventuelle de repères non contrôlés, aucun repère visuel n'est placé dans l'arène et le plan de course des fourmis est nettoyé à l'alcool dilué afin d'éliminer toute trace olfactive.

- **Première série expérimentale:** afin de tester le rôle des repères visuels en l'absence de repères chimiques éventuels, les repères visuels sont laissés dans les mêmes positions que lors de la phase d'apprentissage (i, j), et la plate-forme est nettoyée à l'alcool dilué.

- **Seconde série expérimentale:** afin de tester le rôle des repères visuels en présence de repères chimiques éventuels, la cible verticale (i) est déplacée de 180° juste avant le test, et les repères chimiques sont laissés dans leur position originelle.

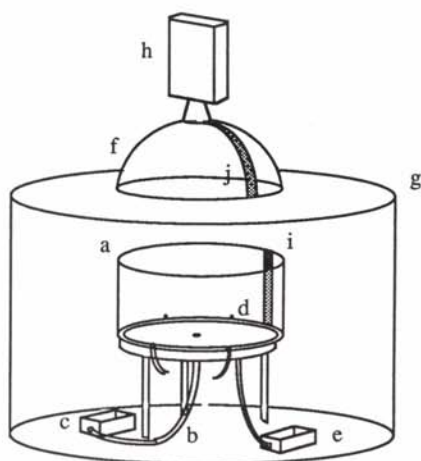


Figure 1: Experimental set-up for the study of ants' spatial orientation. Ants ascend spontaneously to the center of an arena (a) ($\varnothing=1$ meter) climbing inside a plastic tube (b) connected to the nest (c). They can then go back using the same exit, or choose one of the four other ones placed symmetrically in the wall. Only one of them (d) leads to a box (e) in which brood taken from the nest by the experimenter was placed before the beginning of each experiment. The three others tubes are culs-de-sac. A white opaque plastic dome (f) and a cylindrical screen (g) hide all the external visual landmarks from the ants' view. A videocamera (h) placed above the set-up, allows the recording of the animal's paths.

Figure 1: dispositif expérimental pour l'étude de l'orientation spatiale des fourmis. Les ouvrières accèdent spontanément au centre de l'arène ($\varnothing=1$ mètre) grâce à un tube plastifié (b) relié au nid (c). Elles peuvent ensuite revenir par la même issue, ou choisir une des quatre autres placées de façon symétrique autour de l'arène. Une d'entre elles (d) conduit à la boîte (e) dans laquelle le couvain a été préalablement déplacé par l'expérimentateur au début de chaque expérience. Les trois autres issues sont des dead-ends. Un dôme opaque en plastique blanc (f) et un écran cylindrique (g) masquent tous les repères visuels externes au dispositif, au dessus duquel un caméscope permet l'enregistrement des trajets des insectes.

Analyse des données:

- Orientation: indique la direction prise par une ouvrière dans l'arène, i.e. valeur angulaire relevée au premier point d'intersection du trajet de l'insecte avec un cercle proche de la périphérie. Données angulaires traitées à l'aide des statistiques circulaires (Batschelet, 1981).

- Trajets: l'ensemble des trajets décrits par les fourmis ont été discrétisés au moyen d'une table à digitaliser, et analysés sur micro-ordinateur (Apple II®).

Six paramètres ont été retenus:

- Vitesse moyenne (S, cm/sec.)
- Longueur totale du trajet (L, cm)
- Distance moyenne à l'origine (DO, cm)
- Index de sinuosité (W, %/cm)
- Vecteur moyen de la distribution des angles des azimuts (longueur et direction)

Une analyse factorielle des correspondances a été effectuée sur ces données; les paramètres et les trajets sont alors représentés sur le même schéma descriptif.

III. RESULTATS

1. Polymorphisme:

Les valeurs des longueur et largeur des têtes des ouvrières sont transformées en coordonnées logarithmiques (figure 2), sur lesquelles une droite unique de pente différente de 1 peut être tracée, indiquant une allométrie monophasique selon Wilson (1971). Cette droite n'indique aucun point de rupture pouvant servir de limite claire susceptible de caractériser différentes sous-castes.

L'histogramme de fréquence de ces longueurs et largeurs de tête (fig. 3) nous indique cependant une distribution bimodale. Sur ce type de distribution, 3 sous-castes sont classiquement reconnues, bien qu'aucune base morphologique ou anatomique ne justifie ce choix, et que des données comportementales semblent, au moins dans le cas de *Camponotus sericeiventris* plutôt indiquer une séparation en deux sous-castes (Busher *et al.*, 1985). De ce fait, deux classes de tailles ont été délimitées dans le cas présent ("petites" et "grandes" ouvrières), et les ouvrières ont été marquées selon leur classe de taille à l'aide de peinture à maquette.

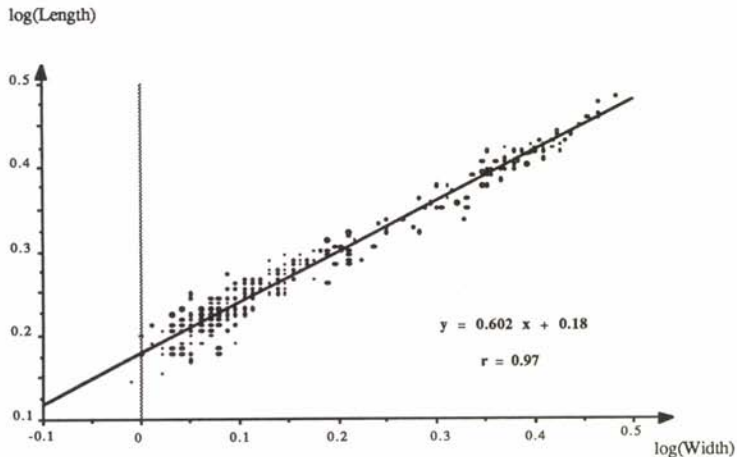


Figure 2: Plotting of the values of the length and width of the ant's head on a logarithmic/log curve (n=372). r : correlation coefficient.

Figure 2: Distribution des longueur et largeur de tête en coordonnées logarithmiques (n=372). r: coefficient de corrélation.

2. Orientation spatiale:

Etant donné le faible niveau d'activité des grandes ouvrières à l'intérieur du dispositif quand elles cotoient celles de petite taille, les individus ont été séparés selon leur classe. Les expériences ont été effectuées sur les petites ouvrières dans un premier temps, puis répliquées sur les grandes.

2.1. Orientation (valeurs angulaires):

2.1.1 Groupe contrôle: Les distributions des petites et des grandes ouvrières ne s'avèrent pas différentes (Test de Watson, $U_2=0,445$; ns). Les données ont donc été représentées sur le même graphique (figure 4). Quelque soient leur taille, les ouvrières se sont réparties uniformément (Test de Rayleigh, $Z=0,18$; ns) à la périphérie de l'arène. On peut donc penser qu'aucun repère spatial non contrôlé n'est utilisé par les fourmis testées.

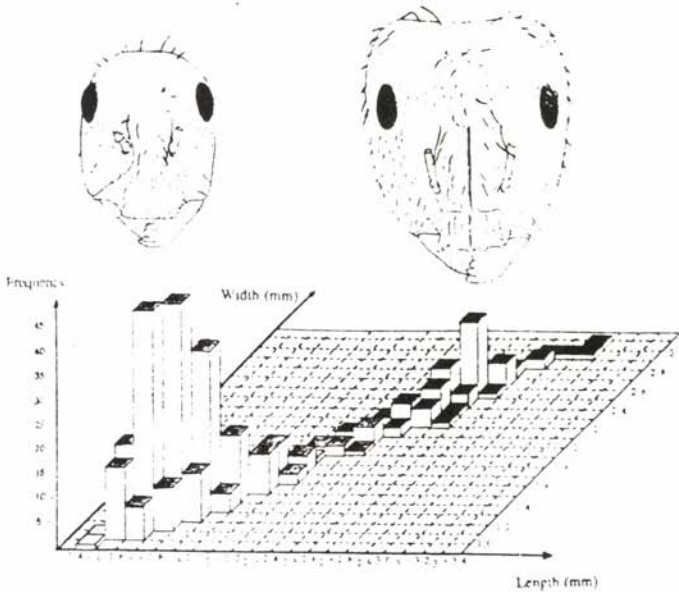


Figure 3: - Bottom: Frequency histogram of the length and width values of the workers' heads ($n=372$). Black tops : large ants, grey tops : small ants.

- Top: Drawings of the head of a small and a large ant based on photographs taken with a scanning electron microscope.

Figure 3: - Bas: Histogramme des fréquences des valeurs de longueur et largeur des têtes d'ouvrières ($n=372$). En noir: grandes ouvrières, en gris: petites ouvrières.

- Haut: Dessins de têtes d'une grande et d'une petite ouvrière d'après photographies au microscope électronique.

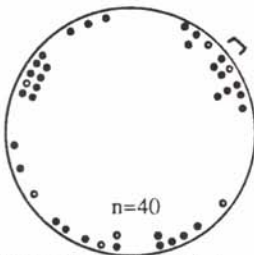


Figure 4: Distributions of small (•) and large (o) ants at the periphery of the arena without visual and chemical cues. The exit hole leading towards the nest with the displaced brood is indicated by an open rectangle at the top right of the circle.

Figure 4: Distribution des petites (•), et des grandes (o) ouvrières à la périphérie de l'arène, sans repère visuel ou chimique. L'issue menant à la boîte contenant le couvain est indiquée par un rectangle ouvert, en haut à droite du cercle.

2.1.2 Première série expérimentale: repère visuel latéral, plateforme nettoyée à l'alcool. Les deux distributions ne sont plus uniformes (figure 5), (Test de Rayleigh, $Z=14,78$; $p<0.001$ pour les petites et $Z=32,47$; $p<0.001$ pour les grandes ouvrières), et quelque soit leur taille (Test de Watson, $U_2=0,054$; ns), les fourmis se sont significativement dirigées entre l'issue menant au couvain et la cible latérale noire, en un point localisé à l'intérieur de l'intervalle de confiance encadrant le vecteur moyen, avec une probabilité Q de 0,95.

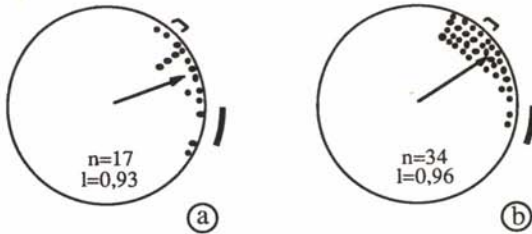


Figure 5: Distributions of the small (a) and large (b) workers in the experimental set-up. The vertical visual target is indicated by the black arc of circle. Each black point represents the direction taken by an individual when arriving at the periphery of the arena. The arrow corresponds to the mean vector of the distribution. Its length $0 \leq L \leq 1$ is an indication of the concentration of the distribution of the sample. Dotted lines are the limits of the confidence interval of the mean vector with a probability $Q = 0.95$. Other notations as in figure 4.

Figure 5: Distribution des petites (a) et des grandes (b) ouvrières dans le dispositif expérimental. Le repère visuel latéral est indiqué par l'arc de cercle noir. Chaque point noir représente la direction prise par un individu en arrivant à la périphérie de l'arène. La flèche correspond au vecteur moyen de la distribution. Sa longueur comprise entre 0 et 1 est fonction de la concentration des points de l'échantillon. Les lignes pointillées sont les limites de l'intervalle de confiance du vecteur moyen, avec une probabilité Q de 0,95. Pour les autres notations se reporter à la figure 4.

Quand le repère visuel est placé dans la partie dorsale du champ visuel des ouvrières (figure 6), les distributions des petites ouvrières comme celles des grandes, sont uniformes (Test de Rayleigh, $Z=0,77$, ns pour les petites et $Z=0,60$, ns pour les grandes ouvrières). Ceci tend à montrer que cette cible visuelle dorsale n'est pas utilisée comme repère pour guider les insectes vers le couvain.

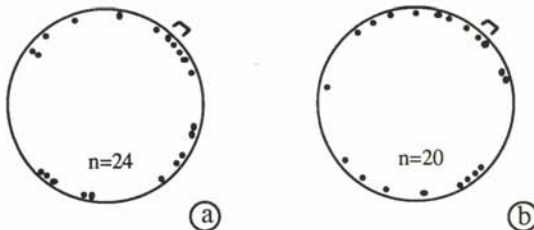


Figure 6: Distributions of the small (a) and large (b) workers with the visual black target located in the dome above the walking area. No mean vectors are indicated since distributions are randomly distributed. Other notations as in figure 7.

Figure 6: Distribution des petites (a) et des grandes (b) ouvrières, le repère visuel étant placée dans le dôme, au dessus de l'aire de déplacement. Aucun vecteur moyen n'est indiqué, car les distributions sont aléatoires. Pour les autres notations, se reporter à la figure 5.

Il semble d'après ces résultats, qu'il n'y ait pas de différences entre les deux classes de taille de fourmis, quant à leur orientation. En l'absence d'information olfactive, les fourmis des deux tailles utilisent le repère visuel latéral (quand sa position n'est pas modifiée par rapport à la situation d'entraînement), mais pas le repère dorsal.

2.1.3 Deuxième série expérimentale: Le repère visuel latéral est tourné de 180° juste avant l'expérience, et les éventuels repères chimiques sont laissés tels quels (figure 7). La distribution est uniforme pour les petites ouvrières (Test de Rayleigh, $Z=1,38$, ns) mais est plutôt bimodale pour ce qui concerne les grandes (test de Rao, $U=196$, $p<0.01$). On pourrait penser que les grandes ouvrières s'orientent de façon olfactive, mais en observant

les trajets (figure 8), on s'aperçoit que les animaux ne vont pas directement vers la périphérie de l'arène.

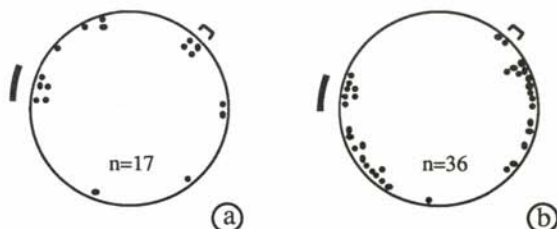


Figure 7: Distributions of small (a) and large (b) ants when the black vertical target is rotated by 180° just before the experiments. No mean vectors are indicated insofar as distributions are randomly distributed. Other notations as in figure 5.

Figure 7: Distribution des petites (a) et des grandes (b) ouvrières, quand le repère visuel latéral est tourné de 180° juste avant l'expérience. Aucun vecteur moyen n'est indiqué, les distributions étant aléatoires. Pour les autres notations, se reporter à la figure 5.

2.2 Analyse des trajets.

L'analyse des données basée uniquement sur les relevés d'orientation tels que nous les avons présentés jusqu'à présent n'a pas pu mettre en évidence de différence nette entre les ouvrières de taille différente. Neuf trajets ont été étudiés pour la situation contrôle ainsi que pour chacune des situations des premières et deuxième série concernant le repère visuel latéral. Une analyse factorielle des correspondances a été effectuée sur ces 45 trajets. Celle-ci révèle, par contre, une différence entre les fourmis pour chaque situation expérimentale (figure 8).

En effet, on peut observer que chaque groupe de trajet correspondant à une situation pour une taille donnée, se localise au minimum sur un demi-plan de la représentation (la situation contrôle mise à part).

Il est en fait possible de distinguer des groupes de trajets types en fonction de la taille des ouvrières:

- les trajets courts, s'étalant sur une petite surface et essentiellement vers la direction de l'issue menant au couvain (fig. 8: a, b, c), sont typiques des petites ouvrières en situation de repère visuel fixe (dont la position n'a pas été modifiée depuis la période d'entraînement). Les ouvrières de grande taille placées dans la même situation expérimentale effectuent des trajets plus sinueux et plus lents (d).

- pendant la deuxième série d'expérimentations (repère tourné), les petites ouvrières effectuent des trajets variables en ce qui concerne leur longueur (e, f, g) ou leur dispersion (r et D°), mais s'opposent aux trajets des grands individus sur le plan de leur vitesse (plus importante chez les grandes) et de leur sinuosité (plus forte chez les petites).

IV. DISCUSSION

Les fourmis de l'espèce *C. ethiops* présentent un polymorphisme du type allométrie monophasique avec une distribution bimodale. Les petites ouvrières se différencient des grandes par la position plus latérale de leurs yeux composés.

Les deux types d'ouvrières utilisent des repères visuels dans leurs déplacements quand ils sont placés dans la partie frontale (et non dorsale) de leur champ visuel.

L'analyse des trajets a permis de mettre en évidence une différence qualitative entre ouvrières des deux classes de taille, qui semble indiquer une meilleure maîtrise de l'environnement visuel par les petites fourmis.

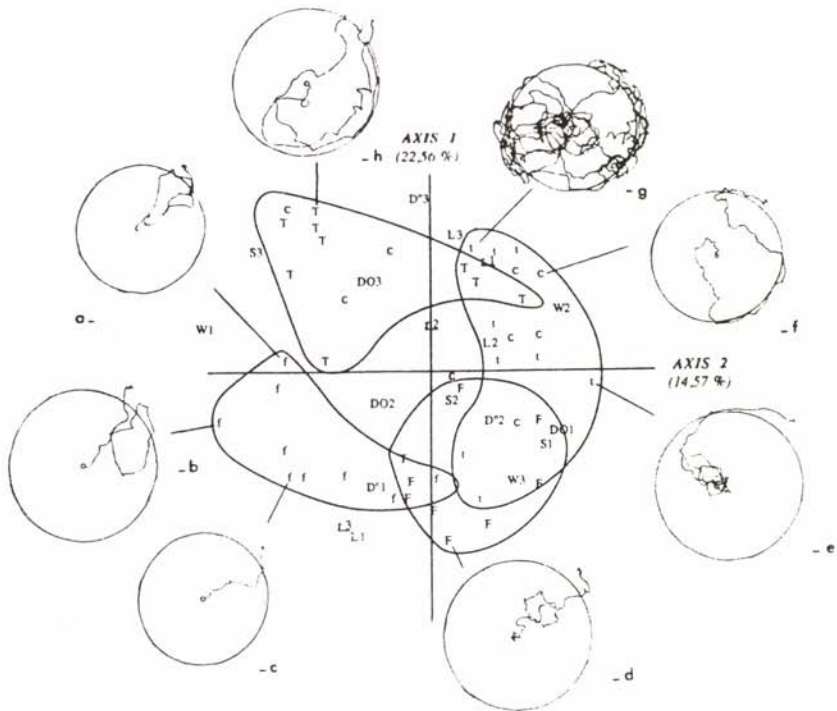


Figure 8 : Results of the factorial analysis indicating the localization of the 45 paths analyzed (nine paths/situation) and their descriptive parameters on the plane defined by the two first axes. 1-9: small (f) & large (F) ants' paths in the first (fixed cue), in the second (t and T; turned cue) and in the control situation (S). a - h: typical paths of the different situations. W=winding index, S=speed of walking, L=length of the path, DO=mean distance to the origin point, D° & r: direction and length of the mean vector of the azimuthal angles ($0 \leq r \leq 1$).

Figure 8: Résultats de l'analyse factorielle des correspondances indiquant la localisation des 45 trajets (9 trajets/situation), et de leurs paramètres descriptifs, dans le plan décrit par les deux premiers axes. 1-9: trajets des petites (f) et grandes (F) ouvrières dans la première (repère fixe), dans la deuxième (t et T; repère tourné) situation expérimentale, ainsi que dans la situation contrôle (S). a-h: trajets typiques des différentes situations. W=index de sinuosité, S=vitesse moyenne, L=longueur du trajet, DO=distance moyenne à l'origine, D° et r: direction et longueur du vecteur moyen de la distribution des angles des azimuts ($0 \leq r \leq 1$).

REFERENCES

- BATSCHLET, E., 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, New-York, 371p.
- BUSHER, C. E., CALABI, P., TRANIELLO, J., 1985. Polymorphism and division of labor in the neotropical ant *Camponotus sericiventris* Guerin (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 78: 221-228.
- DARTIGUES, D., 1978. *Etude du polymorphisme chez Camponotus aethiops Latreille (Hymenoptera, Formicidae). Aspects biométrique et biologique*. Thèse de 3ème cycle, Toulouse, 130p.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:251-258 (1989)

EFFETS DE LA VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE SUR LA TAILLE DES
REPERTOIRES COMPORTEMENTAUX DES DEUX SOUS-CASTES OUVRIERES
DE *Pheidole pallidula* (FORMICIDAE, MYRMICINAE)

A. AARAB & J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII, 93430
Villetaneuse, France

Résumé : La comparaison, au sein de 7 lots de 250 ouvrières de *Pheidole pallidula*, des répertoires comportementaux présentés par un groupe de 30 major et deux groupes de 30 minor prises au hasard dans chaque lot, met en évidence l'influence primordiale de la variabilité interindividuelle sur la taille des répertoires comportementaux présentés par chacune des deux sous-castes morphologiques. Dans ces conditions, non seulement la taille des répertoires des major ne diffère pas de celle des minor mais, de plus, le recouvrement des répertoires (items comportementaux en commun) entre ouvrières major et ouvrières minor est aussi important que celui observé entre les deux groupes d'ouvrières minor de chaque lot. La somme globale des répertoires des deux groupes de minor étudiés dans chaque lot aboutit à un élargissement important du répertoire comportemental de cette sous-caste. Ceci s'explique du fait du doublement des effectifs et donc de l'augmentation concomitante de la variabilité interindividuelle.

Chez les espèces di- ou polymorphiques, la prise en compte de ce facteur supplémentaire permet de ramener à leur juste valeur les différences constatées entre les répertoires de sous-castes d'effectif très inégal. La présentation du sociogramme obtenu à partir de l'analyse individuelle d'un groupe de 50 ouvrières (6 major - 44 minor) en présence de la reine, met en évidence, de façon réaliste, les conséquences de la prise en compte de ce facteur sur la structure réelle de la société.

Mots-clés : variabilité interindividuelle, répertoire comportemental, *Pheidole*, organisation sociale, Formicidae.

Summary : The interindividual effects in the behavioural repertoires sizes in the two worker sub-castes of *Pheidole pallidula* (Formicidae, Myrmicinae).

In the ant *Pheidole pallidula*, we compared 7 experimental nests of 250 workers (minor/major ratio = 88/12) for the behavioural repertory presented by one group of 30 major and two groups of 30 minor randomly chosen from each experimental nest (each group has been marked by a different colour). This comparison shows a strong in-

fluence of interindividual variability in the size of the behavioural repertory presented by each of the two morphological sub-castes.

Major and minor repertories do not only differ from one another in size but the repertory overlapping (common behavioural items) between the two sub-castes is as important as that of the two minor groups. As a simple consequence of this phenomenon, the global summation of the repertories of the two minor groups, in each experimental nest, leads to an increase of this sub-caste's behavioural repertory. As a matter of fact, this summation introduces a methodological skew in the sampling owing to the fact that we have doubled the sample and so increased the interindividual variability.

In di- or polymorphic species, the taking into account of this supplementary factor in the behavioural analysis of morphological sub-castes, reinforces the results which denounce the sub-estimation suffered by the numerically less represented sub-caste as concerning their behavioural repertory. Thus, it allows to have a best appreciation of the actual differences between these repertories, enhancing the great behavioural flexibility of major workers in *Pheidole* species. The presentation of the sociogram obtained from the individual analysis of one queenright group of 50 workers (6 major, and 44 minor) shows, in a realistic way, the consequences of the taking into account of this factor in the real structure of the society.

Key-words : interindividual variability, behavioural repertory, *Pheidole*, social organisation.

INTRODUCTION

Nous avons montré, dans une étude précédente sur l'espèce dimorphique *Pheidole pallidula* (Aarab et coll., 1988), dans quelle mesure le nombre d'observations agit sur la détermination de la taille exacte des répertoires comportementaux de chaque sous-caste. La pondération du nombre d'observations en fonction du nombre d'ouvrières constituant ces sous-castes permet, en effet, de réajuster à sa taille réelle le répertoire comportemental des ouvrières major dont l'effectif est le plus faible.

Ceci nous a conduit à nous poser une seconde question méthodologique concernant, cette fois, le rôle de la variabilité interindividuelle sur la taille du répertoire de chaque sous-caste. En effet, on peut s'attendre (Jaisson et coll., 1988) à ce que les effets de la variabilité interindividuelle se traduisent par une sous-estimation (par rapport à l'autre groupe) de la taille du répertoire comportemental du groupe dont l'effectif est le plus faible. C'est, notamment, ce que l'on peut déduire des résultats concernant les études portant sur la comparaison du répertoire d'un individu isolé à celui de tout un ensemble d'individus. Ainsi, par exemple, la comparaison entre les répertoires des reines et des ouvrières dans les fondations d'*Ectatomma tuberculatum* et de *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Fresneau et Lachaud, 1984; Lachaud et Fresneau, 1985), met en évidence que le nombre d'items comportementaux réalisés par la reine ne diffère pas significativement de celui présenté par chaque ouvrière prise individuellement. Le même type de déduction doit logiquement concerner toute comparaison entre le répertoire d'un petit groupe d'individus et celui

d'un groupe beaucoup plus important, cas qui se présente chez les espèces à ouvrières polymorphes.

MATERIEL ET METHODES

Pour vérifier cette hypothèse concernant l'importance de la variabilité interindividuelle sur la mesure du répertoire comportemental, nous avons enregistré, chez *Pheidole pallidula*, le comportement des deux sous-castes en essayant de maîtriser le facteur "taille de l'effectif" pour chacun des groupes étudiés.

Pour cela, nous avons constitué 7 nids orphelins de 250 ouvrières, contenant 30 ouvrières major (groupe M), soit 12% de l'effectif total (voir Bonpart, 1964), et pourvus d'une quantité fixe de couvain de tous les stades. A l'intérieur de chacun de ces nids, 2 groupes de 30 ouvrières minor ont été choisis au hasard et marqués différemment avec un code de couleur (groupes B et R). Sur chaque groupe, 300 observations ont été effectuées par pointage visuel au cours de 10 balayages espacés de 30 minutes et portant sur l'ensemble des chambres du nid ainsi que sur l'aire d'approvisionnement. Les ouvrières n'étant pas repérables individuellement mais seulement au niveau de leur groupe d'appartenance, ce pointage par balayage permet d'éviter d'enregistrer plusieurs fois les mêmes individus.

RESULTATS

L'analyse de l'évolution de la taille du répertoire, tant chez les minor que chez les major, nous a permis de vérifier que le nombre

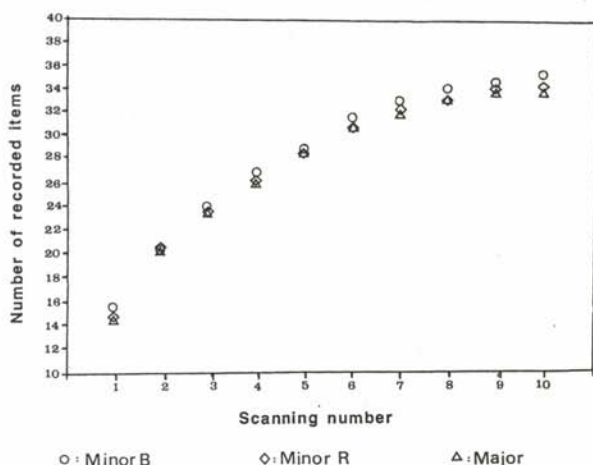


Figure 1 : Evolution de la taille globale du répertoire comportemental au cours des balayages successifs.

Figure 1 : Evolution of the behavioural repertoire size over the successive scanings.

de 300 observations, choisi dans notre protocole, était suffisant pour obtenir une image représentative du répertoire réel de chaque groupe. En effet, si l'on suit cette évolution au cours des balayages successifs (fig. 1), on aboutit à un plateau à partir du 8^{ème} balayage, soit environ au bout de 240 pointages individuels, avec une progression dans l'apparition de comportements nouveaux qui, à partir de là, oscille simplement entre 0 et 1.

En ce qui concerne la comparaison proprement dite entre les répertoires des minor et des major, on constate (fig. 1) que leur évolution est identique. Au bout des 300 observations, on aboutit à des valeurs pratiquement égales pour les tailles des différents répertoires.

L'absence de différence entre les tailles des différents répertoires est tout à fait nette (fig. 2), tant en ce qui concerne les deux groupes de minor (34.3 et 35.6 items en moyenne), qu'en ce qui concerne chacun de ces groupes et le groupe de major (33.7 items en moyenne), ce qui est confirmé par le test de Mann-Whitney.

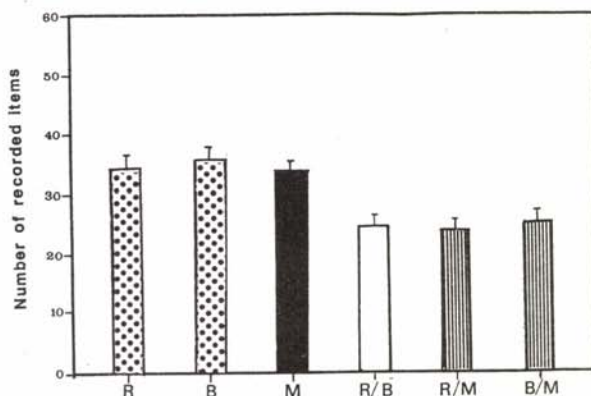


Figure 2 : Comparaison des tailles des répertoires comportementaux des différents groupes.

R et B: ouvrières minor; M: ouvrières major; R/B, R/M et B/M: taille du répertoire commun entre les groupes considérés.

Figure 2 : Comparison of the behavioural repertoires sizes for the various groups.

R and B: minor workers; M: major workers; R/B, R/M and B/M: size of the common repertoire between the considered groups.

Par ailleurs, on peut remarquer (fig. 2) que le nombre moyen d'items comportementaux communs aux 2 groupes de minor ("noyau dur" du répertoire comportemental) n'est pas davantage différent de celui relevé entre chacun de ces groupes de minor et le groupe de major.

Par contre, lorsqu'on fait la somme globale, pour chaque nid, des résultats obtenus sur les deux groupes de minor, on aboutit à une taille de répertoire significativement plus importante (voir fig. 3) que celle enregistrée pour le groupe des major (en moyenne: 45.8 items contre 33.7; $p < 0.001$).

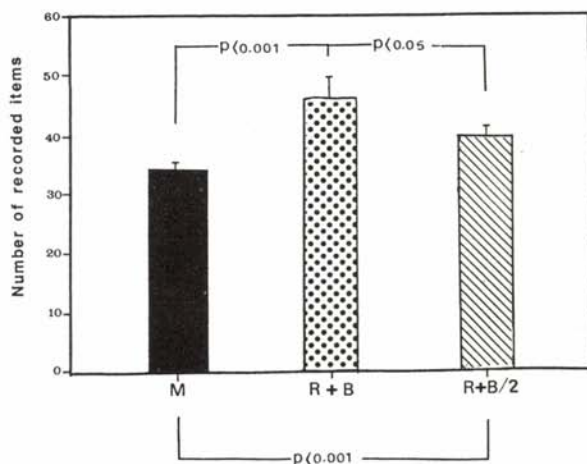


Figure 3 : Analyse comparative des effets dûs à la variabilité inter-individuelle et au nombre d'observations, sur la taille des répertoires comportementaux.

R et B: ouvrières minor; M: ouvrières major; R+B/2: somme globale des répertoires obtenus à partir de la moitié seulement des observations.

Figure 3 : Comparative analysis of the effects on the behavioural repertories size, resulting from the interindividual variability and from the number of observations.

R and B: minor workers; M: major workers; R+B/2: global summation of the behavioural repertoires obtained from half observations.

Ce résultat, tout à fait prévisible, résulte à la fois de l'augmentation de la variabilité interindividuelle, puisqu'on passe d'un effectif de 30 minor à un effectif global de 60 minor, mais également de l'augmentation du nombre total d'observations réalisées sur les minor. En effet, même si l'évolution des courbes observées dans la figure 1 laisse supposer une part relativement faible jouée par ce dernier facteur au cours de cette expérience (puisque'on tend vers un plateau au bout de 240 observations), il n'en reste pas moins que ce rôle du nombre d'observations est bien réel (voir Aarab et coll., 1988).

Afin de neutraliser ce paramètre, nous avons décidé de ne prendre en compte, pour la somme globale des répertoires des 2 groupes de minor, que les répertoires obtenus à partir de la moitié des observa-

tions (c'est-à-dire en fait une observation sur deux, la détermination du répertoire des minor portant donc, dans ce cas, sur le même intervalle de temps global que pour les major). On aboutit ainsi à un répertoire global réalisé sur la base d'un total de 60 ouvrières minor, au cours de 300 observations individuelles réparties de façon homogène sur 5 heures d'enregistrement, que l'on est parfaitement en droit de comparer au répertoire obtenu pour le groupe de 30 major, lui aussi à partir de 300 pointages individuels réalisés durant le même intervalle de temps.

Dans ce cas, les résultats (fig. 3) montrent que, même si la taille du répertoire résultant de la sommation globale des 2 groupes de minor a diminué de façon significative (en moyenne: 39.2 items contre 45.6; $p < 0.05$), la différence entre ce dernier et le répertoire des major reste également significative (en moyenne 39.2 contre 33.7; $p < 0.001$).

DISCUSSION

Ces résultats mettent en évidence l'importance du facteur "variabilité interindividuelle" dans l'analyse comportementale des sociétés et permettent de dissocier nettement ses effets de ceux résultant simplement de la taille de l'échantillonnage. En fait ces deux facteurs interviennent en même temps et leur prise en compte est indispensable lorsqu'on prétend à une vision objective de l'organisation de la société.

Leur action combinée a, en effet, des répercussions importantes sur la taille réelle du répertoire comportemental spécifique et donc sur sa complexité réelle. Elle pourrait ainsi intervenir de façon prépondérante dans les différences constatées entre sociétés de taille différente. Elle pourrait également être à la base de la compréhension des mécanismes qui permettent à la société de se structurer au cours de son ontogenèse (Fresneau et coll., 1987; Lachaud et Fresneau, 1987).

Quoiqu'il en soit, le fait est que chez les espèces di- ou polymorphiques, cette prise en compte de la variabilité interindividuelle, débouche sur une vision plus précise du rôle de chaque sous-caste à l'intérieur de la société. Pour s'en convaincre il suffit d'analyser les résultats obtenus à la suite d'une analyse de classification hiérarchique ascendante (CAH2CO) ayant porté sur une société expérimentale constituée de 50 ouvrières identifiées individuellement (44 minor et 6 major --rapport 88%-12%, voir Bonpart, 1964--), une reine et du couvain de tous les stades (figure 4).

La simple prise en compte de l'aspect "individuel" du comportement lors des enregistrements, permet de constater que les major, contrairement à ce qui est couramment rapporté dans la littérature (voir notamment Wilson, 1984), ne constituent pas un groupe homogène s'investissant essentiellement, voire uniquement, dans l'inactivité, la garde et la défense de la société.

S'il est vrai qu'un des groupes fonctionnels de la société (groupe G4), composé uniquement de deux ouvrières major ("D" et "F"), se consacre bien à ces tâches, on doit surtout remarquer que les 6 ouvrières major de la société se trouvent disséminées sur 3 des 8 groupes composant cette société. Il est également intéressant de noter qu'un de ces groupes (le groupe G3, renfermant 2 ouvrières major: "A"



Figure 4 : Dendrogramme montrant la place occupée par les ouvrières major d'une colonie expérimentale, au sein des différents groupes fonctionnels.

Figure 4 : Dendrogram showing the localization of the major workers from an experimental colony, among the functional groups.

et "C") est spécialisé sur les soins aux grandes larves, les activités alimentaires et les soins passifs au couvain, ce qui sort totalement du cadre comportemental habituellement attribué à des major chez les

Pheidole. Quant au dernier groupe (le groupe G6 contenant 2 ouvrières major: "B" et "E"), il se caractérise lui aussi par des spécialisations inhabituelles pour des major, telles les activités alimentaires, les activités domestiques et les interactions sociales échangées aussi bien avec des minor qu'avec des major.

Chez les espèces qui, telles les *Pheidole*, présentent deux ou plusieurs sous-castes morphologiques d'effectif très inégal, la prise en compte des facteurs "variabilité interindividuelle" et "taille de l'échantillonnage" permet ainsi de ramener à leur juste valeur les différences constatées entre les répertoires de ces sous-castes. Elle aboutit également à une vision plus réaliste du rôle respectif de ces dernières dans la structure de la société. Le comportement des ouvrières major de *Pheidole* apparaît ainsi, encore une fois, beaucoup plus diversifié et flexible que ne le laissent supposer les méthodes traditionnelles d'analyse qui négligent certains des paramètres essentiels intervenant dans la structuration de la société.

REFERENCES

- Aarab A., Lachaud J.-P., Fresneau D., 1988. - Flexibilité du répertoire comportemental chez les ouvrières major de *Pheidole pallidula*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 135-140.
- Bonpart H., 1964. - *Recherches préliminaires sur la biologie de Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicoidea, Myrmicidae). Thèse 3^{ème} cycle, Toulouse, 155 pp.
- Fresneau D., Lachaud J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym., Formicidae). In: *Processus d'Acquisition Précoce. Les Communications*. A. de Haro, X. Espadaler (eds.), pp. 437-444, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.
- Fresneau D., Lachaud J.-P., Jaisson P., 1987. - Individual behavior and polyethism. In: *Chemistry and Biology of Social Insects*. J. Eder, H. Rembold (eds.), pp. 126-127, Verlag J. Peperny, München.
- Jaisson P., Fresneau D., Lachaud J.-P., 1988. - Individuals traits of social behavior in ants. In: *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. R.C. Jeanne (ed.), pp. 1-51, Westview Press, Boulder, Colorado.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., 1985. - Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym., Form., Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 2, 195-202.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., 1987. - An approach to some aspects of social regulation in primitive ants. In: *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. J.M. Pasteels, J.L. Deneubourg (eds.), *Experientia Suppl.*, 54, pp. 197-218, Birkhäuser Verlag, Basel.
- Wilson E.O., 1984. - The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 35-37.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:259-264 (1989)

CORRELATS PHYSIOLOGIQUES DE L'ETHOGENESE DES SOINS AU COUVAIN
CHEZ UNE PONERINE: *Ectatomma tuberculatum*

R. FENERON & J.P. LACHAUD & P. JAISSE

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII, 93430
Villetaneuse, France

Résumé : Une analyse comportementale du développement des jeunes ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum* a été effectuée, depuis l'émergence jusqu'à l'âge de 45 jours, afin de préciser l'influence sur l'éthogénèse (notamment celle des soins au couvain) de la physiologie des ovaires.

Les résultats obtenus montrent une nette corrélation entre la maturation ovarienne et le statut polyéthique de la fourmi. Les individus restant en permanence dans le nid et spécialisés dans les activités de soins et/ou les activités domestiques présentent des ovaires bien développés, alors que ceux spécialisés dans les activités orientées vers l'extérieur du nid ont des ovaires atrophiés. Il existe notamment une liaison étroite entre certaines caractéristiques ovariennes (nombre d'ovocytes par ovariole et taille de l'ovocyte basal) et la fréquence de soins au couvain réalisés.

Mots-clés : Ethogénèse des soins au couvain, développement ovarien, Ponerinae, Formicidae.

Summary : Physiological correlates of brood-care ethogenesis in a ponerine ant: *Ectatomma tuberculatum*.

An analysis of the behavioural development of the young workers of *Ectatomma tuberculatum* was undertaken, from emergence to 45 days old, in order to specify the action of age in relation with ovarian physiology on the ethogenesis and, namely, brood-care ethogenesis.

The results show a clear correlation between the ovarian maturation and the polyethical status of the ant. The individuals staying permanently in the nest and specializing in brood-care and/or domestic activities have well developed ovarioles while the foragers have degenerated ones. In particular, there is a close link between some ovarian characteristics (number of ovocytes per ovariole, length of the basal ovocyte) and the frequency of brood-care activities performed.

Key-words : brood-care ethogenesis, ovarian development, ponerine ants, Formicidae.

INTRODUCTION

Chez les insectes eusociaux, et notamment chez les espèces monomorphes, l'âge est un des facteurs essentiels intervenant dans la répartition des tâches au sein de la caste ouvrière. En règle générale, les jeunes ouvrières restent à l'intérieur du nid, s'occupant prioritairement de l'entretien du couvain, tandis que les plus âgées réalisent des activités de construction et de fourragement (Wilson, 1971).

De telles modifications comportementales selon l'âge ont pu être mises en relation avec des changements d'origine physiologique (maturation ou régression de certaines glandes) et ont été rapportées chez de nombreuses formicines et myrmicines (Otto, 1958; Weir, 1958; Lenoir, 1979; Minkenberg et Petit, 1985; Cariou, 1988). Néanmoins jusqu'ici, pratiquement aucune étude, à l'exception de celle réalisée sur *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *obscuricornis* (Fresneau, 1984) n'avait été entreprise dans ce domaine sur des fourmis appartenant à des sous-familles plus primitives.

Nous avons donc choisi comme matériel une Ponérine, *Ectatomma tuberculatum* qui, outre le fait de posséder des ouvrières monomorphes, présente l'avantage d'être monogyne, réduisant ainsi les problèmes de variabilité d'ordre génétique entre les ouvrières. De plus, l'éthogenèse des ouvrières de cette espèce est bien connue (voir Champalbert, 1986a et b, et Dejean et coll., 1989).

Notre étude s'est axée, plus particulièrement, sur les relations existant entre les comportements de soins au couvain et la physiologie ovarienne.

MATERIEL ET METHODES

Quatre lots d'individus (8, 14, 16 et 21 ouvrières) appartenant tous à la même colonie ont été constitués et observés à l'intérieur de cette colonie mère. Les animaux étant marqués d'une pastille numérotée, la mise en place du comportement de nourrice a été suivie individuellement, depuis l'émergence jusqu'à l'âge de 7, 17, 30 et 45 jours, et ce grâce à une technique photographique automatisée, à raison d'un enregistrement toutes les 30 minutes. A l'issue de la période d'observation, les fourmis ont été disséquées et leur état ovarien analysé. Les 4 classes d'âge choisies, au terme desquelles sont réalisées les dissections, correspondent aux dates d'apparition des différentes spécialisations relatives à l'éthogenèse (Champalbert, 1986a et b).

Les différents items comportementaux retenus comme correspondant à des soins au couvain sont les suivants: les léchages, les explorations antennaires, les transports, l'aide à la mue, le nourrissage des larves, l'inactivité et la garde sur le couvain.

RESULTATS

Analyse comportementale des soins au couvain

Les résultats obtenus ici correspondent, pour l'essentiel, à ceux rapportés par Champalbert (1986a et b) pour cette même espèce. Les fréquences de réalisation de ces comportements de soins au couvain (exprimées en pourcentages par rapport au nombre total d'actes répertoriés), ont été calculées pour chaque classe d'âge (fig. 1).

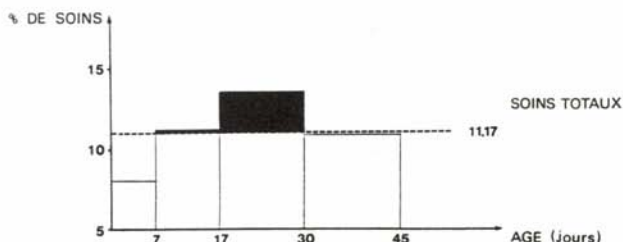


Figure 1 : Evolution des fréquences de soins au couvain (oeufs + larves + cocons) pour chaque classe d'âge.

La ligne en pointillés figure ce que serait le niveau de fréquence moyen si l'activité considérée était effectuée de façon homogène pendant les 45 jours d'observation. Tout ce qui est au dessus de cette ligne correspond à une spécialisation pour la tâche.

Figure 1 : Evolution of brood-care frequencies (eggs + larvae + pupae) for each age class.

The dotted line corresponds to what would be the mean frequency level if this activity were homogeneously distributed during the 45 observational days. Each value greater than this level represents the degree of specialization on the task.

La quantité de soins varie selon la période considérée, donc selon l'âge des fourmis. Les activités de soins se mettent en place dès la première semaine suivant l'émergence, et augmentent au cours des 10 jours suivants pour atteindre un taux de réalisation maximum entre le 18^{ème} et le 30^{ème} jour. Ensuite, lors de la phase 4, la fréquence d'occurrence de cette tâche baisse sensiblement.

Etude du développement ovarien

Chez *Ectatomma tuberculatum*, les ouvrières possèdent 2 ovaires composés chacun d'un seul ovariole. Cet ovariole se présente comme un tube épithélial à l'intérieur duquel chambres ovocytaires et trophocytaires se succèdent selon leur état de développement.

Les fourmis disséquées 7 jours après leur émergence présentent des ovarioles transparents comportant peu d'ovocytes matures (1 ovocyte par ovariole en moyenne) et toujours de petite taille. A l'âge de 17 jours, les ovaires présentent des chambres ovocytaires et trophocytaires en alternance. Les oeufs apparaissent blancs laiteux du fait du dépôt de vitellus. A partir du 30^{ème} jour après l'émergence, on observe une succession régulière d'oeufs; le nombre d'oeufs matures s'accroît ainsi que la taille de l'ovocyte basal, jusqu'à atteindre un développement maximal au 45^{ème} jour (tableau I).

A titre de comparaison, des individus prélevés au hasard dans le monde extérieur, âgés de plus de 2 mois, présentent à la dissection des ovaires totalement atrophés.

PARAMETRES OVARIEIS	NOMBRE D'OVOCYTES MURS PAR OVARIOLE	LONGUEUR DE L'OVOCYTE BASAL (mm)	CORPS JAUNE (+/-)
AGE			
7 JOURS (8 ind.)	1.00 (0.447)	0.524 (0.136)	-
17 JOURS (12 ind.)	1.83 (0.600)	0.648 (0.137)	-
30 JOURS (12 ind.)	2.35 (0.680)	0.720 (0.129)	-
45 JOURS (8 ind.)	2.91 (0.640)	0.782 (0.101)	+

Tableau I : Moyennes (et erreurs standards) des différentes caractéristiques ovariennes selon l'âge.

Table I : Means (and standard errors) of different ovarian characteristics according to the age.

Relations entre le comportement et la physiologie

Nous avons calculé les coefficients de corrélation par rang entre: d'une part, les caractéristiques ovariennes (longueur de l'ovocyte basal [LOV] et nombre d'ovocytes mûrs par ovariole [NOV]) et, d'autre part, la fréquence moyenne de soins au couvain (calculée soit en comptabilisant l'ensemble des soins prodigués durant la totalité des périodes d'observation précédant la dissection [FMT], soit en ne comptabilisant que ceux de la dernière période [FMD]).

LOV-FMT :	ρ	= 0.43	NS
NOV-FMT :	ρ	= 0.63	p < 0.05
LOV-FMD :	ρ	= 0.58	p < 0.05
NOV-FMD :	ρ	= 0.74	p < 0.01

Ces coefficients montrent l'existence d'une corrélation positive entre les deux paramètres, ce qui traduit une étroite relation entre le développement ovarien et le type de tâche effectué. Cette liaison est surtout évidente lorsque l'on considère les fréquences de soins qui ont été réalisées pendant la toute dernière période précédant la dissection, ce qui indique que les activités de soins au couvain sont essentiellement liées à leur état ovarien du moment et ceci de façon très ponctuelle.

DISCUSSION

Comme cela avait déjà été démontré pour d'autres espèces de Formicidae appartenant à des sous-familles plus évoluées (Otto, 1958;

Hohorst, 1972; Billen, 1982), chez *Ectatomma tuberculatum*, l'état ovarien se modifie en fonction du vieillissement. Après une période de différenciation, allant de la naissance jusqu'à environ 7 jours, une phase de croissance des ovaires s'installe entre le 8^{ème} et le 30^{ème} jour, correspondant à la période où se mettent en place successivement les différentes spécialisations concernant les soins au couvain. Par la suite, après un développement maximum se situant vers le 45^{ème} jour, on assiste à une dégénérescence au moment où l'ouvrière devient gardienne puis fourrageuse.

Le suivi individuel de l'âge, de l'activité comportementale, et de la maturation des ovaires, montre que la quantité et la qualité des soins au couvain effectués sont étroitement liées à l'état ovarien du moment. Ce point est important si l'on considère que de faibles différences dans le développement ovarien, comme il en a été constatées au cours de cette étude, pourraient fort bien être à l'origine de la variabilité enregistrée dans le comportement des ouvrières de même âge (voir Champalbert, 1986a).

La prise en compte de cette variabilité interindividuelle comme étant l'un des paramètres essentiels de l'environnement social, peut se révéler très utile lorsqu'on cherche à avoir une vision relativement fidèle de la structuration de la société, même si en fait, à l'échelle de la population des jeunes ouvrières, la cinétique de leur éthogénèse est relativement stable par rapport aux résultats d'études antérieures.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Johan Billen et Hilde Kerkhofs pour leur aide et leurs patients conseils lors des études histologiques réalisées au Laboratoire d'Entomologie de l'Institut de Zoologie de Louvain.

REFERENCES

- Billen J., 1982. - Ovariole development in workers of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 29, 86-94.
- Cariou A., 1988. - Caractères morpho-physiologiques du fourragement de *Messor sanctus* (Forel). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 243-252.
- Champalbert A., 1986a. - Individual ontogenesis of social behavior in *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) ants. In: *The Individual and Society*. L. Passera, J.-P. Lachaud (eds.), pp. 127-137, Privat, Toulouse.
- Champalbert A., 1986b. - Ethogénèse du comportement social et variabilité intercoloniale chez une fourmi primitive: *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 3, 163-172.
- Dejean A., Lachaud J.-P., Fresneau D., 1989. - Mise en place du comportement de prédation au cours de la fondation de la société chez *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 5, sous presse.

- Fresneau D., 1984. - Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive: *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym., Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux*, 31, 387-402.
- Hohorst B., 1972. - Entwicklung und Ausbildung der Ovarien bei Arbeiterinnen von *Formica (Serviformica) rufibarbis* Fabricius (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 19, 389-402.
- Lenoir A., 1979. - Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 113, 79-314.
- Minkenberg O.P.J.M., Petit M., 1985. - Ovariole development in workers of *Myrmica rubra* Linnaeus (Hymenoptera, Formicidae) and its relation to age-polyethism. *Annls Soc. r. Zool. Belg.*, 115, 29-43.
- Otto D., 1958. - Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. *Wiss. Abh. Deutsch. Akad. Landwirt. Berlin*, 30, 1-169.
- Weir J.S., 1958. - Polyethism in workers of the ant *Myrmica* (Part II). *Insectes Sociaux*, 5, 315-339.
- Wilson E.O., 1971. - *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 548 pp.

LA STRUCTURE SOCIALE CHEZ *Ectatomma quadridens*: COMPARAISON AU
SEIN DU GENRE *Ectatomma*

M. RUBIN & J.P. LACHAUD & D. FRESNEAU

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII, 93430
Villetaneuse, France

Résumé : A partir de la division d'une colonie mère en six lots homogènes de cinquante individus, dont un avec la reine, une étude de l'organisation sociale a été effectuée dans le but de retenir des critères de comparaison à l'échelle intraspécifique. Il apparaît une relative stabilité au niveau de certaines catégories comportementales telles que les interactions sociales données, les soins aux oeufs et aux larves et la garde à l'intérieur des chambres, alors que d'autres catégories sont plus variables, notamment l'inactivité, les activités non-spécifiques, le fourragement et les activités domestiques.

La comparaison avec les profils comportementaux obtenus chez d'autres espèces d'*Ectatomma*, montre une grande homogénéité au sein de ce genre en ce qui concerne les soins aux oeufs qui sont beaucoup plus faibles que chez les autres espèces de Ponerinae appartenant à des genres différents. Ce trait est, vraisemblablement, à mettre au compte de la structure particulière de ces oeufs, très protégés par un chorion rigide, et que l'on retrouve chez toutes les espèces de ce genre. La très grande proximité de structure sociale relevée entre *E. quadridens* et *E. tuberculatum*, par opposition à *E. ruidum*, tant sur le plan de la fréquence des actes situés à l'extérieur du nid que sur le plan de la répartition numérique de l'ensemble des ouvrières sur les principaux axes comportementaux présentés dans la société, serait à mettre en relation avec une similitude des modes d'exploitation du milieu naturel.

Mots-clés : Ponerinae, organisation sociale, évolution, Formicidae.

Summary : The social structure of *Ectatomma quadridens*: a comparison within the genus *Ectatomma*.

A colony of *Ectatomma quadridens* was divided into six homogeneous groups of 50 individuals (one including the queen) provided with a fixed number of eggs, larvae and pupae. A study of their social organization was performed in order to specify the criteria for intraspecific comparisons. The results show a relative stability of some behavioural categories such as giving social interactions, egg-care, larval-care and guarding inside nest chambers, while other cate-

gories are more variable, namely inactivity, non-specific activity, foraging and domestic activity.

The comparison of the behavioural profiles recorded for other species of the genus *Ectatomma*, shows a great homogeneity within this genus for egg-care which is weaker than in other ponerine species from different genera. This pattern is to be linked with the peculiar structure of these eggs, well protected by a rigid chorion, as is the case for all species of this genus. The high similarity between the social structure recorded for *E. quadridens* and *E. tuberculatum*, versus *E. ruidum*, based on the frequency of acts performed outside the nest and on the numeric repartition of the workers within the principal behavioural axes presented in the society, might be correlated with a similarity in the strategies of biotope exploitation.

Key words : Ponerinae, social organisation, evolution, Formicidae.

INTRODUCTION

Ectatomma quadridens est, assez paradoxalement, une espèce peu connue. C'est l'une des deux premières espèces de fourmis sur lesquelles aient été étudiés les organes de stridulation par Landois en 1874 mais, depuis cette date, elle n'a pratiquement fait l'objet d'aucune autre étude, exception faite de quelques travaux portant sur l'analyse enzymologique et pharmacologique de son venin (Schmidt et coll., 1980, 1984, 1986; Schmidt, 1985), et d'une étude histologique de la glande de Dufour réalisée tout récemment par Billen (1986).

D'une répartition moins étendue qu'*E. ruidum*, *E. quadridens* occupe néanmoins une gamme importante de biotopes assez largement distribués depuis Panama jusqu'au nord de l'Argentine (Brown, 1958; Kempf, 1972; Kugler et Brown, 1982). Cette ponerine recherche des zones ouvertes (chemins, clairières) ou des chemins de traverse à l'intérieur de bosquets pour y établir ses nids, souvent peu profonds. Quoique terricole comme *E. ruidum*, elle fourrage dans les arbres au même titre qu'*E. tuberculatum* (F. Fernandéz, in litt.) et, comme elle, exploite les homoptères.

Ces caractéristiques bioécologiques, qui se situent à mi-chemin entre celles d'*E. ruidum* et d'*E. tuberculatum*, rendaient intéressante la comparaison de la structure sociale d'*E. quadridens* avec celle des ces deux espèces qui, quoique appartenant au même genre, présentent entre elles des différences assez nettes, vraisemblablement en relation avec leur habitat et le mode d'exploitation de leur environnement (Lachaud et coll., 1984; Pérez-Bautista et coll., 1985).

MATERIEL ET METHODES

Le répertoire comportemental d'*E. quadridens* a été établi à partir d'observations visuelles réalisées sur une société récoltée au Venezuela et renfermant environ 800 ouvrières, une femelle et une quantité importante de couvain de tous les stades.

Afin de tester la variabilité au sein de la société et un certain nombre de critères de comparaison à l'échelle intra- et interspé-

EE : Activités à l'extérieur	:	11.9
	:	(9.5 - 23.2)
	:	
GEN : Garde à l'entrée du nid	:	5.9
	:	(3.6 - 6.6)
	:	
GIN : Garde à l'intérieur des chambres	:	0.8
	:	(0.4 - 2.4)
	:	
NSN : Activités non-spécifiques (y compris les toilettes individuelles)	:	22.9
	:	(19.2 - 36.1)
	:	
IN : Inactivité	:	28.9
	:	(19.9 - 37.8)
	:	
ISD : Interactions sociales données	:	7.8
	:	(6.3 - 9.3)
	:	
ISR : Interactions sociales reçues	:	4.4
	:	(3.2 - 5.9)
	:	
AA : Activités alimentaires (y compris le transport de proie)	:	3.0
	:	(0.9 - 4.0)
	:	
AO : Activités orientées sur les oeufs	:	0.2
	:	(0.0 - 0.3)
	:	
AL : Activités orientées sur les larves	:	4.9
	:	(4.1 - 7.4)
	:	
AC : Activités orientées sur les cocons	:	2.8
	:	(1.6 - 3.9)
	:	
ADN : Activités domestiques	:	1.0
	:	(0.3 - 3.5)
	:	

	:	
	:	ISD + ISR
R1 : -----	:	0.22 ± 0.03
	:	AA + NSN + IN
	:	
	:	ADN + AA + ISD + SAC
R2 : -----	:	0.28 ± 0.04
	:	GEN + GIN + IN + ISR + SPC + NSN
	:	
	:	

Tableau I : Analyse comparative des 6 lots à partir de différents indices et différentes catégories comportementales.
 Inter-group comparative analysis involving various indices and behavioural categories.

cifique, 6 lots ont été constitués. Chacun d'eux comprenait : 15 oeufs, 60 larves, 10 cocons et 50 ouvrières marquées individuellement et prélevées dans des proportions identiques dans chacune des chambres de la société mère afin d'assurer le maximum d'homogénéité entre les lots. Un des 6 lots contenait la reine.

L'étude de ces 6 lots a été réalisée par une méthode d'enregistrement photographique automatisé (Corbara et coll., 1986), à raison de 100 photos prises à intervalles réguliers de 30 minutes. Pour le traitement des données, nous avons utilisé une méthode de classification hiérarchique ascendante (CAH2CO) combinée à une analyse factorielle des correspondances.

RESULTATS

Pour permettre les comparaisons avec les résultats obtenus précédemment pour les deux autres espèces d'*Ectatomma* (Fresneau et coll., 1982; Corbara et coll., 1986), l'ensemble du répertoire a été regroupé en 12 catégories comportementales standards (voir Tableau I).

Pour un certain nombre de catégories comportementales, la variabilité est relativement importante entre les lots. C'est notamment le cas pour EE, NSN, IN. D'autres catégories présentent par contre une stabilité remarquable: ce sont les toilettes sociales données (TDN), les soins aux larves (AL) et les soins aux oeufs (AO). Ces derniers, très faiblement représentés par rapport aux autres activités comme c'est le cas chez les autres espèces d'*Ectatomma*, présentent leur taux le plus élevé dans le lot contenant la reine du fait de l'inactivité importante manifestée par celle-ci sur ce type de couvain.

Cette stabilité se retrouve au niveau de certains indices utilisés pour les comparaisons intra- et interspécifiques (voir Tableau II). Ainsi, le rapport des "interactions sociales" sur les "activités auto-centrées" (R_1) ne varie que de 0.18 à 0.25 (moyenne: 0.22 ± 0.03). Quant au rapport des "activités dynamiques" sur les "activités passives et non-spécifiques" (R_2), il oscille entre 0.21 et 0.33 (moyenne: 0.28 ± 0.04).

A la suite de l'analyse par classification hiérarchique, les dendrogrammes obtenus sur les 6 lots ont mis en évidence l'existence de 5 sous-castes comportementales. Nous ne rapportons ici que les résultats obtenus sur le lot le plus représentatif: le lot n° 6, contenant la reine.

Les profils comportementaux des 5 groupes fonctionnels ont été rapportés sous forme d'un sociogramme (Fig. 1). Ces 5 sous-castes, qui apparaissent en colonne dans le sociogramme, se caractérisent de la manière suivante:

- Le groupe 1 présente une activité importante concernant les soins aux oeufs (AO) et aux larves (AL), mais également un taux élevé d'activités domestiques (ADN). Il ne comprend que 3 individus (6% des effectifs) parmi lesquels se trouve la reine dont le profil se réduit, en fait, quasi essentiellement à de l'inactivité sur les oeufs et les larves.
- Le groupe 2, formé de 5 individus (10% des effectifs), présente, par rapport au groupe précédant, un glissement des spécialisa-

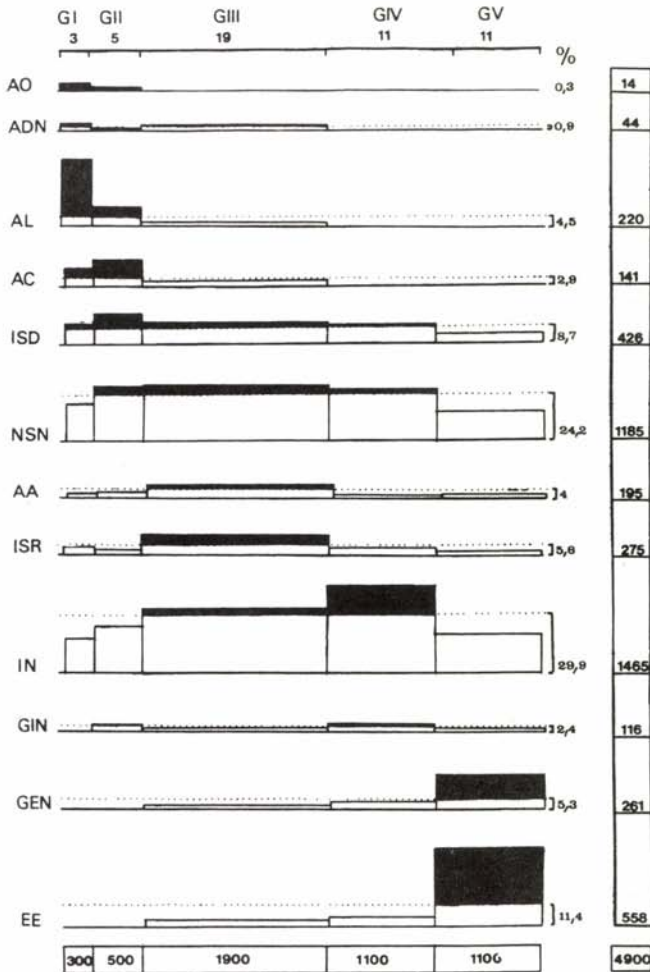


Figure 1 : Sociogramme d'une colonie expérimentale d'*Ectatomma quadridens* comprenant une reine, 50 ouvrières et du couvain de tous les stades. (Voir le tableau II pour les légendes).

Sociogram of an experimental colony of *E. quadridens* including one queen, 50 workers and a fixed number of brood from all stages. (See table II for the legends).

tions qui sont davantage orientées vers les soins aux larves (AL) et aux cocons (AC), ainsi que vers les interactions sociales données (ISD) et les activités non-spécifiques (NSN).

- Le groupe 3, numériquement le plus important avec 19 individus (39% des effectifs), présente un profil intermédiaire dominé par une fréquence élevée d'activités alimentaires (AA) et d'interactions sociales reçues (ISR). De ce fait, il est en étroite relation avec le groupe 2.
- Le groupe 4, constitué de 11 individus (22% des effectifs), se compose essentiellement d'ouvrières inactives (IN) présentant également une spécialisation nette sur les comportements de garde à l'intérieur des chambres du nid (GIN).
- Le groupe 5, enfin, avec 11 individus lui aussi (22% des effectifs), détient le monopole de la garde (GEN) et des activités réalisées à l'extérieur (EE).

DISCUSSION

Les résultats obtenus ici sur *E. quadridens*, mettent en évidence d'une part la variabilité que l'on rencontre au sein d'une même colonie, mais, également, les caractéristiques essentielles qui différencient l'espèce *quadridens* des autres espèces du même genre. En effet si, comme nous l'avons vu, la variabilité peut se révéler assez forte sur certaines catégories comportementales comme IN, NSN ou EE, il n'en reste pas moins que les valeurs obtenues pour *E. ruidum* et *E. tuberculatum* (figure 2) se situent, dans la majorité des cas, à l'extérieur de l'intervalle de variation enregistré pour *E. quadridens*.

Il est intéressant de remarquer que le profil comportemental enregistré pour le lot n° 6, qui contenait la reine, ne se différencie pas fondamentalement des lots orphelins, les valeurs obtenues pour chaque catégorie comportementale se situant toujours à l'intérieur de l'intervalle de variation des 5 lots orphelins, à l'exception des soins aux oeufs. Encore faut-il noter que, dans ce dernier cas, la différence provient quasi exclusivement du comportement de la reine elle-même qui présente beaucoup d'inactivité sur les oeufs. Il apparaît ainsi que la structure sociale qui se développe au sein des lots orphelins peut parfaitement s'organiser suivant les caractéristiques de l'espèce et se maintenir en l'absence de la reine. Le rôle de celle-ci se limiterait alors à assurer le renouvellement des ouvrières et de la société en tant que telle (c'est-à-dire par l'intermédiaire de la production de sexués) sans jouer véritablement de rôle-clé dans la cohésion de la société comme cela a été proposé pour d'autres espèces de sous-familles plus évoluées (Carlin et Hölldobler, 1983).

En fait, plus que la reine elle-même, il semble que ce soit le couvain qui constitue le pôle essentiel autour duquel se structure la société (voir Fresneau et coll., 1989). Certaines caractéristiques de ce couvain (quantité, autonomie des larves, efficacité des protections naturelles, ...etc.) peuvent alors prendre une importance tout à fait exceptionnelle qui va avoir des répercussions sensibles dans le type d'organisation sociale qui en résulte. Ainsi, les caractéristiques morphologiques des oeufs d'*Ectatomma* qui, chez toutes les espèces étudiées dans ce genre, ont la particularité de présenter un chorion très rigide et très résistant assurant, apparemment, une excellente protec-

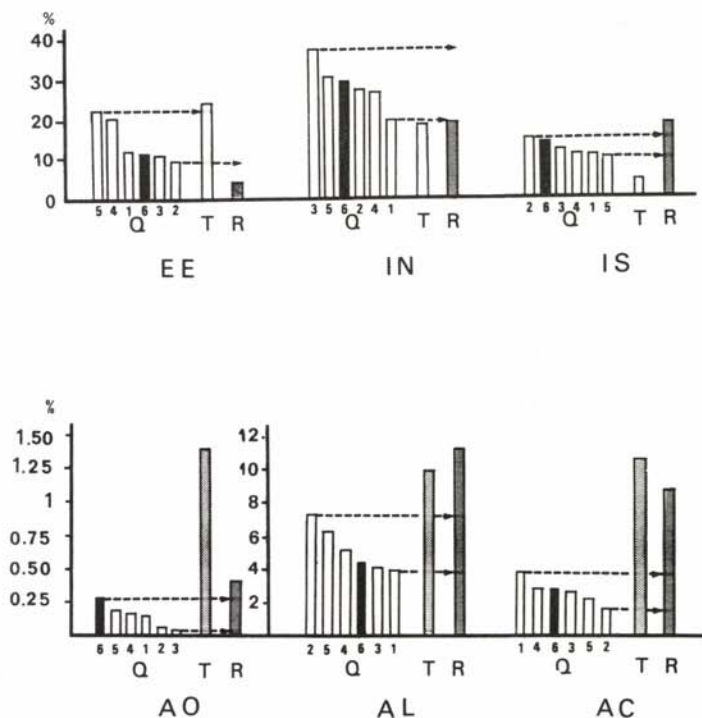


Figure 2 : Comparaisons interspécifiques au sein du genre *Ectatomma*. Q: *E. quadridens* (les chiffres correspondent aux différents lots homospécifiques); T: *E. tuberculatum*; R: *E. ruidum*. EE: activités externes; IN: inactivité; IS: interactions sociales (données et reçues); AO: activités dirigées sur les oeufs; AL: activités dirigées sur les larves; AC: activités dirigées sur les cocons.

Interspecific comparisons within the genus *Ectatomma*. Q: *E. quadridens* (the numbers correspond to the different homospécific groups); T: *E. tuberculatum*; R: *E. ruidum*. EE: external activities; IN: inactivity; IS: social interactions (given and received); AO: egg-care activities; AL: larvae-care activities; AC: pupae-care activities.

tion, conduisent à retrouver, aussi bien chez *quadridens* que chez *ruidum* ou *tuberculatum* (Fresneau et Lachaud, 1984; Corbara et coll., 1986), des soins aux oeufs extrêmement peu fréquents par rapport à tout ce que l'on connaît chez les autres espèces, tant de ponérines que d'autres sous-familles.

Un second pôle structurant de l'organisation sociale mérite une attention toute particulière: il s'agit des activités extérieures et de la garde à l'entrée du nid. Lorsqu'on compare les trois espèces d'*Ectatomma*, on note que la part du profil comportemental consacré par *E. quadridens* à ces activités se situe à mi-chemin entre *E. ruidum* et *E. tuberculatum*, avec une tendance plus nette vers cette dernière espèce. Ceci est à mettre en relation avec le mode d'exploitation de

l'habitat propre à chacune de ces espèces. Le très faible investissement dans les activités extérieures enregistré pour *E. ruidum* correspond en effet assez bien à celui constaté chez d'autres ponérines, telle *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *apicalis* (Lachaud et coll., 1984; Fresneau, 1985), dont l'activité d'approvisionnement se réalise essentiellement au sol. Par contre, de ce point de vue, *E. tuberculatum* est beaucoup plus proche d'autres ponérines essentiellement arboricoles, telle *P.* (= *N.*) *villosa* (Pérez-Bautista et coll., 1985) dont l'aire de chasse est tridimensionnelle (Lachaud et coll., 1982; Garcia-Pérez et Camargo, 1987). Chez *E. quadridens*, l'exploitation préférentielle de la strate arbustive ou arborée par rapport au sol (F. Fernández, in litt.) semble pouvoir expliquer cette position intermédiaire constatée au niveau de l'investissement dans les activités externes et également au niveau du nombre d'ouvrières affectées à ces tâches. Il semble ainsi que tende à se confirmer l'hypothèse selon laquelle (Pérez-Bautista et coll., 1985), en se répercutant sur la structure même de la société, les contraintes imposées par l'habitat peuvent jouer un rôle plus décisif dans l'évolution de l'organisation sociale que la proximité phylogénétique des espèces.

REFERENCES

- Billen J., 1986. - Comparative morphology and ultrastructure of the Dufour gland in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.*, **11**, 165-181.
- Brown W.L. Jr., 1958. - Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **118**, 173-362.
- Carlin N.F., Hölldobler B., 1983. - Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, **222**, 1027-1029.
- Corbara B., Fresneau D., Lachaud J.-P., Leclerc Y., Goodall G., 1986. - An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes*, **13**, 237-249.
- Fresneau D., 1985. - Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Soc.*, **32**, 109-116.
- Fresneau D., Corbara B., Lachaud J.-P., 1989. - Organisation sociale et structuration spatiale autour du couvain chez *Neoponera apicalis*. *Actes Coll. Insectes Soc.*, **5**, ce volume.
- Fresneau D., Garcia Pérez J., Jaisson P., 1982. - Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: *Social Insects in the Tropics*. P. Jaisson ed., vol. 1, pp. 129-155, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- Fresneau D., Lachaud J.-P., 1984. - Résultats préliminaires sur l'ontogenèse d'une société d'*Ectatomma tuberculatum* (Hym., Formicidae). In: *Processus d'Acquisition Précoce. Les Communications*. A. de Haro, X. Espadaler (eds.), pp. 437-444, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et S.F.E.C.A., Barcelona.
- Garcia-Pérez J., Camargo P., 1987. - Área de forrajeo de *Ectatomma tuberculatum* Ol. (Hym., Ponerinae) en una plantación de cacao en el Soconusco, Chiapas. *Proc. XXII Congr. Nac. Entomol.*, Cd. Juárez (Mexico), p. 61.

- Kempf W.W., 1972. - Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Ent.*, 15, 1-344.
- Kugler C., Brown W.L. Jr., 1982. - Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including descriptions of two new species. *Search: Agric., Ithaca, New-York*, n°24, pp. 1-8.
- Lachaud J.-P., Fresneau D., Garcia-Pérez J., 1984. - Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis ponériennes. *Folia Entomol. Mex.*, 61, 159-177.
- Lachaud J.-P., Valenzuela J., Lopez J.A., 1982. - Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el Soconusco. *Proc. 10 Reun. Nac. Contr. Biol.*, Durango (México), pp. 76-81.
- Landois H., 1874. - Stridulationapparat bei Ameisen. 31 *General Versamml. Nat. Ver. Preuss. Rheinl.*, p. 820.
- Pérez-Bautista M., Lachaud J.-P., Fresneau D., 1985. - La division del trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, 65, 119-130.
- Schmidt J.O., 1985. - Proteolytic activities of Hymenoptera venoms. *Toxicon*, 23, p. 38.
- Schmidt J.O., Blum M.S., Overal W.L., 1980. - Comparative lethality of venoms from stinging Hymenoptera. *Toxicon*, 18, 469-474.
- Schmidt J.O., Blum M.S., Overal W.L., 1984. - Hemolytic activities of stinging insect venoms. *Archs. Insect Biochem. Physiol.*, 1, 155-160.
- Schmidt J.O., Blum M.S., Overal W.L., 1986. - Comparative enzymology of venoms from stinging Hymenoptera. *Toxicon*, 24, 907-921.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:275-283 (1989)

ETUDE COMPORTEMENTALE DE LA RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ LES FOURMIS EN COLONIES MIXTES

C. VIENNE & C. ERRARD

Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII, Av.
J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France

Résumé : Le but de nos recherches est d'étudier grâce au modèle des colonies mixtes artificielles, la reconnaissance interindividuelle, intra- et interspécifique, chez *Manica rubida* et *Myrmica rubra* (Formicidae, Myrmicinae).

Les interactions entre les individus des sociétés témoins homosspécifiques et expérimentales (colonies mixtes associant les deux espèces) sont relevées pour établir un sociogramme de chaque colonie. La reconnaissance interindividuelle est quantifiée par des tests d'agressivité.

L'espèce *Myrmica rubra* apparaît plus plastique dans son comportement et plus tolérante à l'égard des individus hétérospécifiques, que *Manica rubida*. Ces différences pourraient s'expliquer par un degré de polygynie supérieur chez *Myrmica rubra*.

Mots-clés : Hymenoptera - Formicidae - Reconnaissance coloniale - Colonie mixte.

Summary : Behavioural study of colonial recognition in mixed colonies of ants.

The aim of our investigations is to study intra- and interspecific recognition by *Manica rubida* and *Myrmica rubra* (Formicidae, Myrmicinae) workers by means of an experimental model based on artificial mixed colonies. A sociogram of each colony is established by measuring the behavioural interactions between individuals from control homospecific colonies, and experimental colonies in which workers from two species are mixed. Interindividual recognition is quantified on the basis of tests involving aggression.

The species *Myrmica rubra* seems to be more plastic in its behaviour and more tolerant towards heterospecific individuals, than *Manica rubida*. A greater degree of polygyny in *Myrmica rubra* could explain these differences.

Key-words : Hymenoptera - Formicidae - Kin recognition - Mixed colony.

INTRODUCTION

Depuis les premières observations de Forel en 1874 et Fielde en 1903, nous connaissons l'existence d'une ségrégation entre les espèces, genres et sous-familles de fourmis. Plus tard, Le Masne (1952) a contribué à l'élaboration de la notion de fermeture des sociétés, c'est-à-dire au rejet de tout individu étranger à la colonie. Cette discrimination suppose, bien sûr, une reconnaissance des congénères.

Plus récemment, l'étude de la reconnaissance spécifique a été poursuivie, au niveau des cocons par Jaisson (1975), Le Moli et Passetti (1977), et entre adultes par Le Moli et Mori (1982). Ainsi, la démonstration a été faite que des relations sociales préférentielles existent entre des ouvrières de même parentèle (Lenoir et al. 1982; Errard, 1985), un phénomène semblable existant chez les ouvrières vis-à-vis de leur couvain (Lenoir, 1984) et se manifestant également à l'égard des reines (Caemmerers-Tricot, 1973; Errard, 1985).

Ces résultats pourraient paraître contradictoires avec l'existence de sociétés de fourmis dulotiques hétérospécifiques, dans lesquelles les individus de l'espèce "esclave" manifestent leur altruisme vis-à-vis de ceux de l'espèce "esclavagiste", ces derniers leur étant pourtant génétiquement éloignés.

Dans ce cas, il a été démontré que la reconnaissance de l'espèce dulotique par l'espèce "esclave" dépendait d'un mécanisme d'apprentissage interspécifique précoce néo-imaginal, dont la possibilité est largement répandue chez les fourmis (Jaisson, 1985).

Pour étudier les mécanismes qui assurent la reconnaissance entre les individus de ces sociétés, nous avons réalisé des colonies mixtes artificielles avec reine, à partir d'espèces ne pratiquant pas naturellement ce genre d'association.

Sachant que la probabilité d'obtenir une telle société est d'autant plus grande que les individus utilisés sont plus jeunes et qu'ils sont proches phylétiquement (Errard, 1984; Errard et Jaisson, 1984), nous avons utilisé deux espèces de Myrmicinae : *Manica rubida* et *Myrmica rubra*, associées dès le stade larvaire. De plus, nos colonies expérimentales contiennent une reine d'une des deux espèces, afin de mettre en évidence son rôle éventuel dans la reconnaissance.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Myrmica rubra a été récoltée en avril 1987 dans la région de Tours. Les colonies de *Manica rubida* proviennent des Alpes, à 800m d'altitude, où elles ont été prélevées en juillet 1987.

Les reines des deux espèces ont été isolées de leur colonie mère et placées individuellement dans des petits nids en plâtre comprenant cinq loges et un milieu extérieur.

Chaque reine reçoit alors en adoption du couvain (oeufs, larves et nymphes) homo- et hétérospécifique, prélevé dans les colonies mères. La réussite de ces adoptions est très variable. La répétition de la présentation de couvain étranger, aboutit dans la plupart des cas à son acceptation.

Les colonies témoins sont constituées par isolement de reines des colonies mères, mises dans les nids expérimentaux avec leur couvain, en nombre égal à celui des colonies mixtes.

Toutes les colonies sont conservées dans les mêmes conditions : température ($22^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$), photopériode naturelle et humidité constante. Elles sont alimentées avec un mélange miel/pomme, ainsi que des vers de farine.

Les colonies mixtes et témoins sont étudiées après un mois d'élevage, c'est à dire lorsqu'il y a environ six à sept individus. Les observations du comportement des individus de chaque colonie se sont déroulées d'octobre à décembre 1987, à raison de quatre relevés par jour, un relevé correspondant à un balayage instantané effectué à la loupe binoculaire mobile et en lumière rouge.

Le répertoire des actes comportementaux étant important, nous les avons regroupés en sept catégories :

- Interactions sociales (I): contacts antennaires, toilettes mutuelles, trophallaxies.
- Soins au couvain (SC): soins aux oeufs, larves et nymphes, et contacts antennaires sur le couvain.
- Transport du couvain (TC).
- Activité alimentaire à l'extérieur du nid (AE): prise de nourriture sur les sources de glucides et/ou protides.
- Activité alimentaire à l'intérieur du nid (AN): exploitation de la nourriture ramenée au nid.
- Activités non spécifiques à l'extérieur (NE): toute activité externe au nid, autre que le fourragement et les interactions sociales, c'est-à-dire les déplacements, les activités domestiques et l'immobilité.
- Activités non spécifiques à l'intérieur du nid (NN): incluant les toilettes individuelles, l'immobilité sur le couvain ou ailleurs dans le nid, déplacements, activités domestiques.

Le sociogramme de chaque situation témoin (colonies homospécifiques) et expérimentale (colonies mixtes) est présenté sous forme d'histogrammes sur lesquels figure chaque acte comportemental (pour cent relevés).

Nous avons d'autre part quantifié la reconnaissance grâce à des tests d'agressivité, effectués dans une petite boîte de Pétri de 4,8 cm de diamètre. Les fourmis sont confrontées deux à deux, et nous relevons les interactions agonistiques se présentant, toutes les cinq secondes, pendant cinq minutes.

Quatre catégories d'actes sont relevés: Fuites (F), Menaces (ouverture des mandibules et flexion de gastre) (M), Attaques (morsure, piqûre, transport ou halage) (A), Soumissions (S).

Quatre séries de vingt tests ont été réalisées confrontant les individus des différentes colonies. Pour chaque série, un histogramme représente la médiane de chaque comportement agonistique. Les comparaisons sont effectuées à l'aide du test statistique U de Mann & Whitney.

RESULTATS

I. Etude comportementale

Les résultats des observations sont représentés par les histogrammes des figures 1 et 2.

1. Ethogramme des ouvrières des colonies témoins (fig.1).

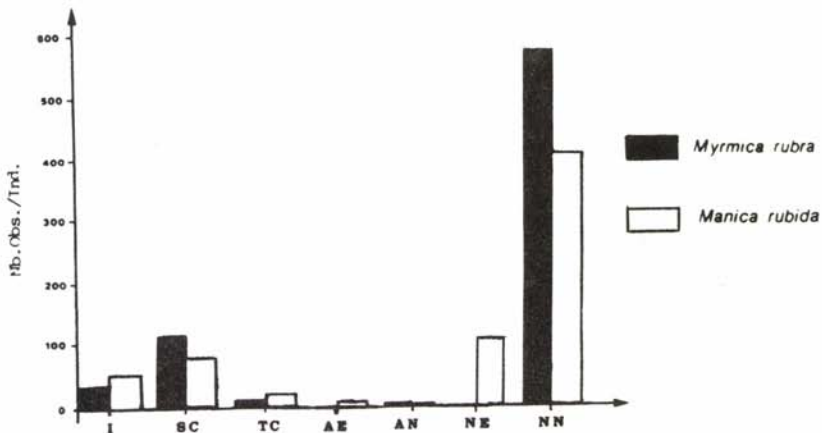


Figure 1 : Ethogramme des ouvrières en colonies témoins.

Ethogram of workers in control colonies.

Nous constatons une similitude de profil, exception faite de toutes les activités extérieures. Les *Manica rubida* présentent plus d'interactions sociales que les *Myrmica rubra* et elles transportent davantage le couvain. Les *Myrmica rubra* apparaissent comme étant plus nourrices que les *Manica rubida*. Mais la différence essentielle se situe au niveau des activités extérieures: elles sont cent fois supérieures chez *Manica rubida*. Ce déficit d'activités externes au nid chez *Myrmica rubra*, se réalise au profit des activités non spécifiques à l'intérieur.

2. Ethogramme des ouvrières des colonies mixtes avec reine d'espèce différente (fig.2).

Nous constatons une bonne cohabitation des deux espèces au sein des colonies mixtes. Des relations altruistes interspécifiques sont observées, sans qu'aucun comportement agonistique intracoloniaire ne soit relevé.

Nous remarquons qu'il existe autant d'interactions sociales entre ouvrières *Myrmica rubra* d'une part et d'interactions hétérospécifiques d'autre part, dans les deux types de sociétés mixtes. Par contre, les *Manica rubida* en font trois fois plus quand elles se trouvent avec une reine *Myrmica rubra*.

Soins au couvain: Lorsque la reine est *Myrmica rubra*, les ouvrières *Manica rubida* font beaucoup de soin intraspécifique et peu d'interspécifique; cette différence se retrouvant au niveau du transport du couvain. Par contre, les *Myrmica rubra* soignent de façon indifférente les deux types de couvain.

Quand la reine est une *Manica rubida*, les ouvrières de cette espèce ne soignent que leur couvain alors que les ouvrières *Myrmica rubra* s'occupent essentiellement du couvain hétérospecific.

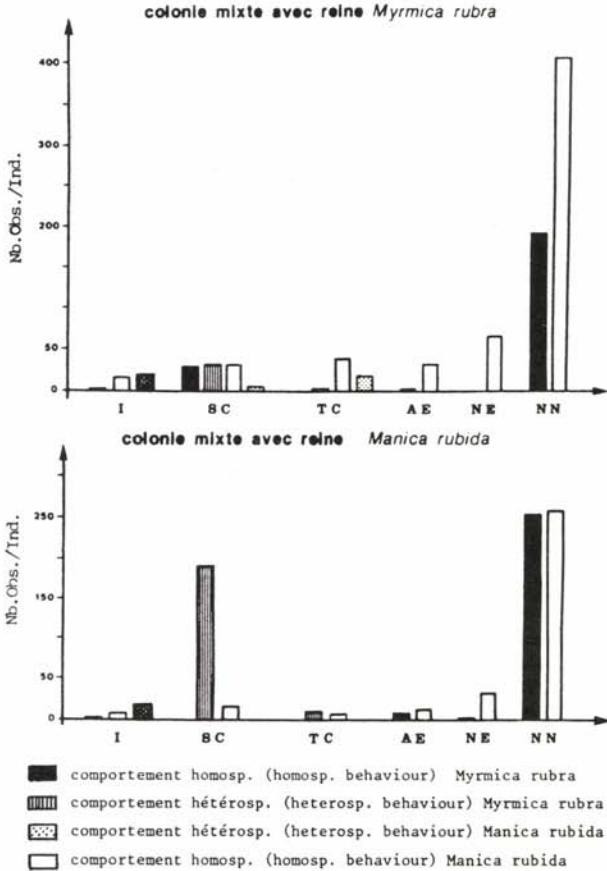


Figure 2 : Ethogramme des ouvrières en colonies mixtes.

Ethogram of workers in mixed colonies.

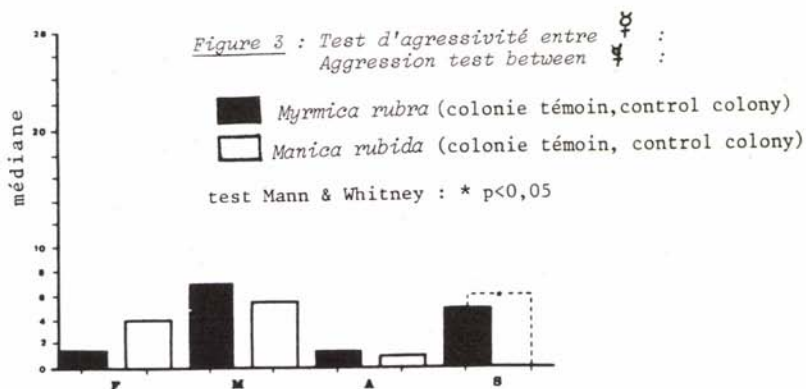
Dans les deux sortes de sociétés, ce sont les individus de l'espèce *Manica rubida* qui effectuent l'ensemble des activités extérieures. La différence est accentuée dans la colonie avec une reine *Myrmica rubra*.

II. Etude de l'agressivité interindividuelle.

Afin d'apprécier la reconnaissance coloniale, nous avons choisi de mesurer l'agressivité interindividuelle entre les fourmis des différentes colonies témoins et mixtes.

1. Interactions agonistiques interspécifiques entre les individus des colonies témoins (fig.3).

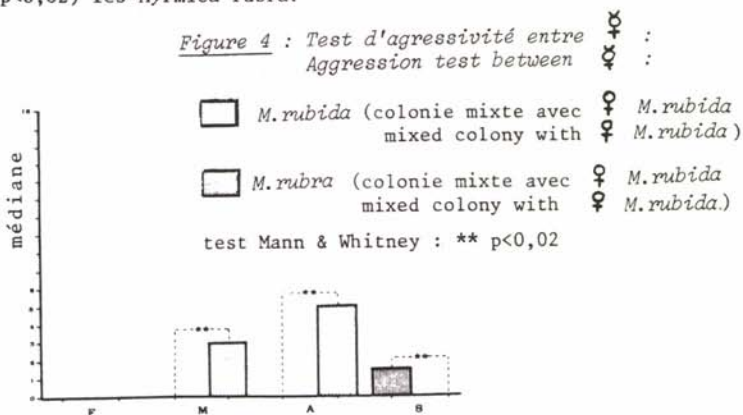
Ce test nous révèle un certain taux d'agressivité, sans différence significative entre les deux espèces, excepté pour le comportement de soumission qui n'apparaît que chez *Myrmica rubra* ($p < 0,05$).



2. Interactions agonistiques entre individus de colonies mixtes (après sept à huit mois d'association).

a) Agressivité interspécifique entre ouvrières élevées avec une reine de même espèce.

Quand les individus proviennent de deux colonies mixtes à reine *Manica rubida* (fig.4), il n'y a plus d'agressivité de la part des *Myrmica rubra*, celles-ci ne manifestant qu'un comportement de soumission ($p < 0,02$). Par contre, les *Manica rubida* menacent ($p < 0,02$) et attaquent ($p < 0,02$) les *Myrmica rubra*.

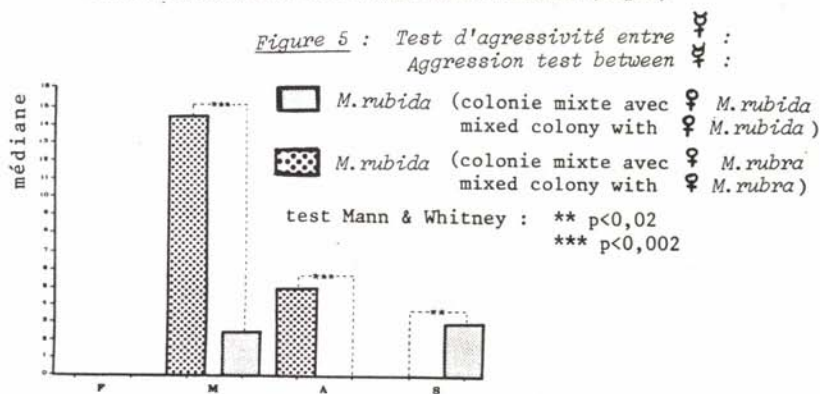


Lorsque les ouvrières confrontées proviennent de colonies mixtes à reine *Myrmica rubra*, seules les *Manica rubida* présentent quelques menaces ($p < 0,05$). La présence de la reine *Myrmica rubra* semble, dans ce cas, avoir fortement perturbé le critère de reconnaissance des ouvrières *Manica rubida*, leur agressivité étant complètement inhibée.

b) Agressivité intraspécifique entre individus élevés en colonie mixte avec une reine d'espèce différente.

Ces tests ont été réalisés pour préciser l'impact de la reine dans les phénomènes de reconnaissance.

* Interactions entre ouvrières *Manica rubida* (fig.5)



Celles élevées en colonie mixte avec une reine hétérospécifique sont très fortement agressives vis-à-vis de leurs "soeurs" élevées en présence d'une reine homospécifique ($p < 0,002$ pour les menaces et attaques). Ces dernières ne présentent que quelques soumissions ($p < 0,02$).

* Interactions entre ouvrières *Myrmica rubra*

Elles ne manifestent aucun comportement agonistique, quelle que soit l'espèce de la reine.

DISCUSSION

A l'issue de ces travaux, nos résultats montrent que les adoptions interspécifiques de couvain, ont permis d'établir plus qu'une simple tolérance mutuelle entre les individus des deux espèces. En effet, celles-ci ne se contentent pas de cohabiter dans un même nid, puisque nous avons observé l'apparition de comportements altruistes hétérospécifiques: soins au couvain, trophallaxies, toilettes mutuelles. D'autre part, aucune réaction agonistique ne s'est manifestée dans les sociétés mixtes artificielles. Ces colonies ont présenté une véritable réorganisation sociale, par rapport aux colonies témoins. Une adaptation du répertoire comportemental des individus s'est réalisée en fonction de l'environnement social auquel ils ont été confrontés dès le stade larvaire.

Ceci démontre l'existence d'une plasticité dans ce domaine, plasticité variable selon l'espèce considérée. *Manica rubida* modifie moins profondément son profil comportemental que *Myrmica rubra*, qui semble plus perméable aux contraintes environnementales.

Les ouvrières *Myrmica rubra* élevées en colonies mixtes, sont très "plastiques" à l'émergence, ce qui laisse penser que l'expérience précoce est très importante chez cette espèce, et que apparemment, seule la présence des ouvrières étrangères suffit à leur apprentissage, la nature de la reine n'ayant que peu d'importance.

Par contre, les ouvrières *Manica rubida* élevées en sociétés mixtes gardent une grande part de leur identité quand elles sont avec leur reine, mais leur reconnaissance spécifique semble disparaître lorsqu'elles vivent avec une reine *Myrmica rubra*.

Chez cette espèce, la reine semble donc avoir une part non négligeable dans les phénomènes d'apprentissage précoce. Cette différence serait directement liée à la variation dans le degré de polygynie présenté par les deux espèces.

Cette polygynie supérieure dans l'espèce *Myrmica rubra* pourrait permettre de comprendre sa plus grande plasticité comportementale, ainsi que sa meilleure tolérance à l'égard des fourmis étrangères à la colonie.

En effet, Hölldobler et Wilson (1977) ont démontré que les espèces monogynes étaient moins tolérantes à l'égard des individus étrangers, que les espèces polygynes. Nous pouvons étendre cette notion au sein même de la polygynie. Ainsi, il existerait une corrélation entre l'ouverture des sociétés et le degré de polygynie de l'espèce considérée: plus une espèce serait polygyne, plus elle constituerait des colonies ouvertes aux individus étrangers.

De plus, nos travaux nous permettent de penser qu'une relation semblable pourrait s'établir entre le niveau de polygynie et la plasticité comportementale d'une espèce.

REFERENCES

- CAEMMERTS-TRICOT M.C., 1973. - Pheromones agrégeant les ouvrières de *Myrmica rubra*. J. Insect. Physiol., 19, 1200-1315.
- ERRARD C., 1984. - Evolution en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. Insectes Soc., 31, 185-198.
- ERRARD C., 1985. - Influence des facteurs de parentèle dans la reconnaissance interindividuelle chez l'adulte de *Camponotus abdominalis*. Actes coll. Insectes Soc., 2, 177-184.
- ERRARD C., JAISSON P., 1984. - Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis. Folia Entom. Mexicana, 61, 135-146.
- FIELDE A.M., 1903. - Artificial mixed nests of ants. Biol. Bull., 5, 320-325.
- FOREL A., 1874. - Les fourmis de la Suisse. Nouv. Mem. Soc. Helv. Sc. Nat. Zurich, 26, 447p.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O., 1977. - The number of queens: an important trait in the ant evolution. Naturwissenschaften, 64, 8-15.

- JAISSON P., 1975. - L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse *Formica polyctena* Först.. Behaviour, 52, 1-37.
- JAISSON P., 1985. - Conviviality and social integration. Proc. 19th Intern. Ethol. Conf., Toulouse, sept. 1985, 3, 87-89.
- LE MASNE G., 1952. - Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les invertébrés. Coll. Int. C.N.R.S. Struct. et Physiol. Soc. Animales, 19-72.
- LE MOLI F., MORI A., 1982. - Early learning and cocoon nursing behaviour in the red-wood ant *Formica lugubris* Zett.. Boll. Zool., 49, 93-97.
- LE MOLI F., PASSETTI M., 1977. - The effect of early learning on recognition acceptance and care of cocoons in the ant *Formica rufa* L.. Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civ. Stor. Nat., Milano, 118, 49-64.
- LENOIR A., 1984. - Brood colony recognition in *Cataglyphis cursor* worker ants (Hymenoptera. Formicidae). Animal Behaviour, 32, 942-944.
- LENOIR A. et al., 1982. - Le comportement d'ouvrières de *Cataglyphis cursor* introduites dans une colonie étrangère de la même espèce. Dans : *La communication chez les Sociétés d'Insectes*. A. de HARO et X. ESPALADER, Eds, Press. Univ. Autonoma de Barcelona, 107-114.

LES SIGNAUX CHIMIQUES DE LA RECONNAISSANCE INTERSPECIFIQUE CHEZ LES FOURMIS

C. ERRARD¹ & A.G. BAGNERES² & J.L. CLEMENT²

- 1) Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, URA 667, Univ. Paris XIII, Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France
- 2) Laboratoire d'Evolution, Univ. P. et M. Curie, 105 Bd. Raspail, 75006 Paris, France

Résumé

Les analyses chimiques montrent que la fermeture des sociétés sympatriques de *Manica rubida* (Myrmicinae) et *Formica selysi* (Formicinae), est corrélée avec la composition des hydrocarbures cuticulaires, chaque colonie ayant une signature chimique propre.

Quand les deux espèces sont associées en colonies mixtes artificielles, chaque espèce acquiert des hydrocarbures spécifiques de l'autre. On observe également une variation des proportions relatives de certains hydrocarbures. Dans ces colonies mixtes, "l'odeur coloniale" serait composée d'un mélange d'odeurs individuelles et se réaliserait par un transfert de substances entre les individus.

Mots-Clés : Formicidae - colonie mixte artificielle - hydrocarbures cuticulaires - reconnaissance coloniale.

Summary : Chemical signals involved in ants interspecific recognition.

The chemical analysis demonstrated that the discrimination between nestmates and non-nestmates of two sympatric species, *Manica rubida* (Myrmicinae) and *Formica selysi* (Formicinae), is correlated with the composition of cuticular hydrocarbons, the two species showing their own cuticular signature. When the two species were associated in artificial mixed colonies, each species acquired some cuticular hydrocarbons of the other. However, we observed a variation of relative proportions of some hydrocarbons.

In these mixed colonies, the chemical cues (or odour) were composed by a mixture of individual odours. These data suggest a passive mechanism for the acquisition of alien hydrocarbons.

Key-words : Formicidae - artificial mixed colony - cuticular hydrocarbons - nestmates recognition.

Introduction

Chez les insectes sociaux, l'intégration des individus et la cohésion sociale reposent sur la "fermeture des sociétés", mécanisme qui interdit l'entrée du nid aux individus de même espèce appartenant à une autre colonie. Cette fermeture est en fait basée sur une reconnaissance de l'odeur coloniale partagée par tous les membres de la société (Fielde, 1904, Wilson 1971, Hölldobler et Michener, 1980 ; Jaisson, 1985 ; Isingrini et Lenoir, 1986 ; Clément, 1986 ; Bagnères et al., 1988).

De nombreux travaux suggèrent que la reconnaissance coloniale est déterminée par des facteurs chimiques, de type hydrocarbures, localisés sur la cuticule de l'insecte (Vander Meer et al. 1982 ; Bonavita-Cougourdan et al., 1987 ; Lenoir et al., 1988). La reconnaissance interindividuelle, qui se développe dans les heures qui suivent la mue imaginale, est sous la dépendance de composantes génétiques, mais dépend en partie de stimulations chimiques de l'environnement physique et social intervenant durant la période pré- et post-imaginale immédiate, stimulations qui influencent le jeune individu dans sa reconnaissance des congénères (Errard, 1986a).

L'existence et l'importance de ces facteurs dans la nature ont été étudiés grâce à une méthodologie expérimentale basée sur la constitution de sociétés mixtes artificielles (Errard et Jaisson, 1984 ; Errard, 1984). Cette méthode, qui permet de modifier certains paramètres de l'environnement précoce de l'insecte, semble très adaptée à l'analyse du signal de reconnaissance interindividuelle.

Deux espèces sympatriques, *Manica rubida* (Myrmicinae) et *Formica selysi* (Formicinae) ont été choisies afin d'étudier, sur la base des profils d'hydrocarbures, le niveau d'intégration des deux espèces élevées en association.

Matériel et Méthodes

Elevage des colonies mixtes

Une colonie de chaque espèce, *Manica rubida* et *Formica selysi*, a été collectée en Juillet 1987 et installée au laboratoire dans des nids artificiels, à 22-25°C.

Dès l'émergence, les jeunes fourmis (âgées de moins de 24h.) sont retirées et regroupées en colonies mixtes. Chaque colonie mixte est formée de 20 ouvrières des deux espèces, introduites dans un nid avec 10 nymphes ou cocons de leur couvain respectif (Corbara et Errard, 1989). Des colonies homospécifiques (témoins) sont formées selon le même principe. Les ouvrières, toutes du même âge, sont élevées en association pendant 6 mois.

Chromatographie

Chaque fourmi est pesée, puis lavée pendant 5mn dans 2ml de pentane. Après addition de 800 ng de nC20 (étalon interne), l'extrait est concentré et 2 µl du mélange est injecté dans un chromatographe en phase gazeuse (100°C (5mn) à 320°C /5°C/mn) : chromatographe DELSI 300 équipé d'une colonne capillaire (Chrompack CPSIL 5 WCOT de 25m de longueur et de 0.22mm de diamètre) et d'un détecteur à ionisation de flamme. Un intégrateur ENICA 21 donne les quantités relatives en % pour chaque pic.

En moyenne, pour chaque colonie (témoins et mixtes), 5 à 6 fourmis ont fait l'objet d'une chromatographie.

La technique d'étalonnage interne permet de calculer la proportion de chaque hydrocarbure, sa quantité en ng/insecte et en ng/mg d'insecte.

Des chromatographies sur plaques minces (CCM) ont été effectuées avec l'éluant : benzène-hexane (8:92)(plaque de silice imprégnée au nitrate d'argent). Cette technique permet de séparer les alcanes des alcènes.

Résultats

L'analyse des chromatogrammes (figure 1) révèle la présence de nombreux pics. Les différents produits, présents en quantité significative (supérieure à 1%) sont en cours d'identification.

Chez *Manica rubida* élevée en groupe homospecific (fig. 1A), il s'agit d'hydrocarbures comportant de 21 à 29 carbones : ce sont à 100% des alcanes (alcanes ramifiés et linéaires). Parmi ces produits, seulement 14% (294 ng/mg) sont caractéristiques de l'espèce *M. rubida*, les 86% restants (1806 ng/mg) correspondent à des hydrocarbures communs aux espèces *F. selysi* et *M. rubida*.

Les hydrocarbures de l'espèce *Formica selysi* (fig. 1B) comportent de 21 à 32 carbones, il s'agit d'alcanes ramifiés et linéaires, monoènes et alcadiènes. 50% (1050 ng/mg) de produits sont spécifiques (en particulier les monoènes et les alcadiènes), le complément (50% soit 1050 ng/mg) étant des hydrocarbures existant aussi chez *M. rubida*.

Après 6 mois de vie en association, nous remarquons que les profils d'hydrocarbures des deux espèces subissent des modifications non négligeables, les deux chromatogrammes atteignant un certain degré de similitude (figure 2).

Les *M. rubida* ont acquis 22% (750 ng/mg) de produits hétérospécifiques (en particulier des alcènes et des alcadiènes) (fig. 2A). Quand aux hydrocarbures spécifiques, on remarque une augmentation qualitative et quantitative de 3% due essentiellement au développement de pics préexistants (au total 17% soit 575 ng/mg). Dans ce cas, 61% (2075 ng/mg) des produits sont des hydrocarbures communs aux deux espèces.

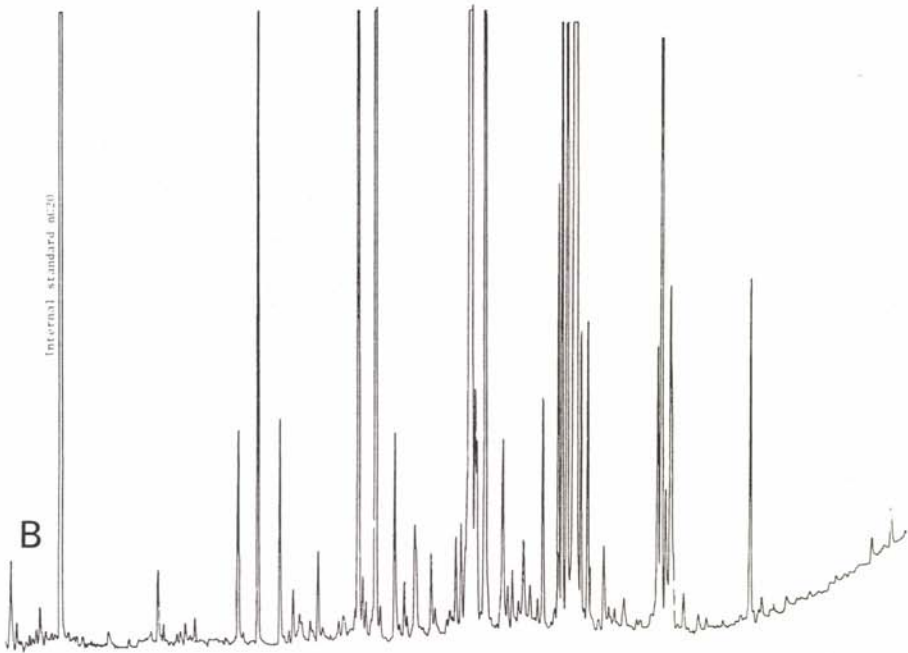
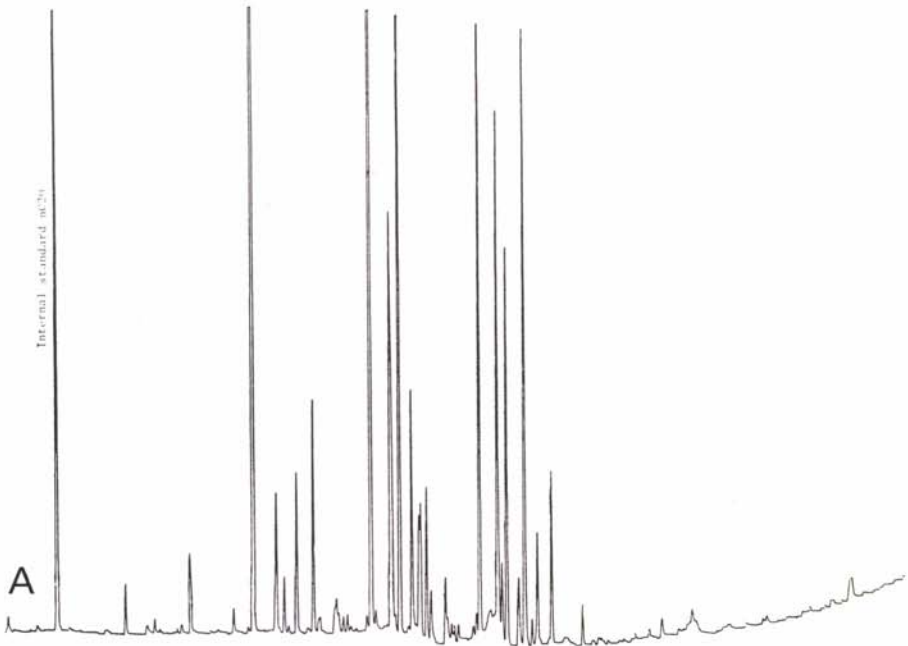


Figure 1 : Chromatogrammes des hydrocarbures cuticulaires d'ouvrières de *Manica rubida* (A) et de *Formica selysi* (B).

G.C. control of each species : *Manica rubida* (A) and *Formica selysi* (B)

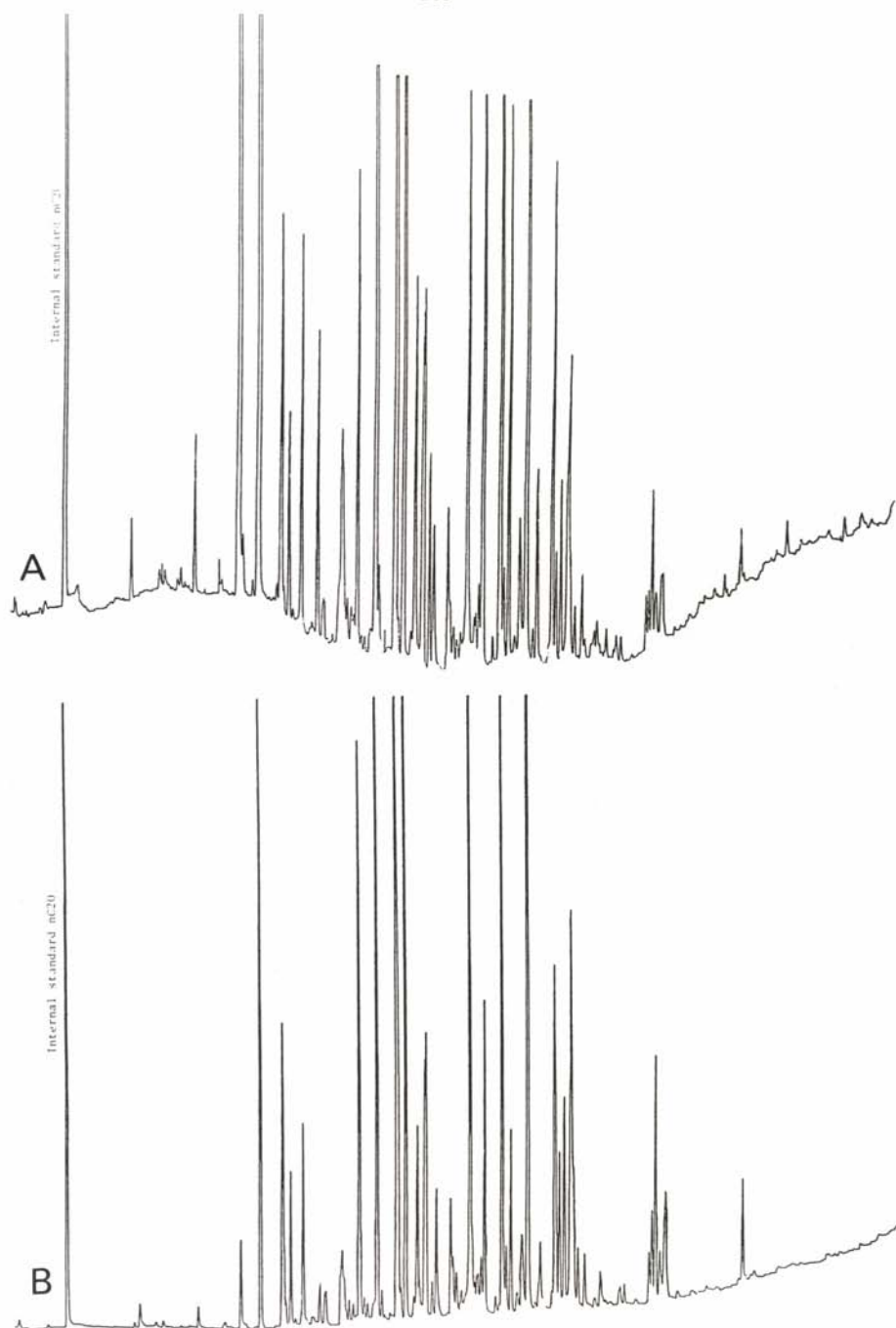


Figure 2 : Chromatogrammes des hydrocarbures cuticulaires d'ouvrières de *Manica rubida* élevées avec *Formica selysi* (A) et de *Formica selysi* élevées avec *Manica rubida* (B), après 6 mois de vie en association.

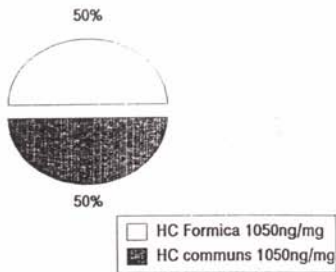
G.C. of the two species after 6 months of association : *Manica rubida* living with *F. selysi* (A) and *Formica selysi* living with *M. rubida* (B).

Les modifications sont comparables chez *F. selysi* (fig. 2B), qui acquiert 17% (490 ng/mg) d'hydrocarbures hétérospécifiques. Le pourcentage des produits spécifiques diminue puisque nous ne retrouvons que 18% (525 ng/mg) des valeurs témoins. Les substances communes aux deux espèces représentent ici 65% (2900 ng/mg).

Quand les deux espèces sont élevées en colonie mixte, on observe un renforcement (qualitatif et quantitatif) de la sécrétion cuticulaire (figure 3).

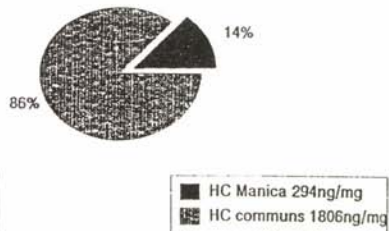
FORMICA SELYSI

Témoin



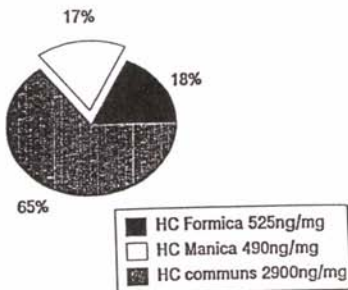
MANICA RUBIDA

Témoin



FORMICA SELYSI

Colonie mixte



MANICA RUBIDA

Colonie mixte

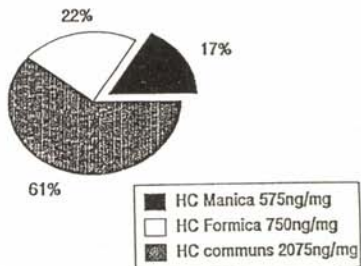


Figure 3 : Proportion des hydrocarbures (HC) spécifiques (*Manica rubida* : Manica, *Formica selysi* : Formica) et communs dans les colonies témoins et mixtes.
Characteristic (Manica, Formica) and common H.C. in control and mixed colonies.

Conclusion

Les études éthologiques réalisées sur ce type d'association entre *M. rubida* et *F. selysi*, ont montré que lorsque les fourmis sont placées en colonies mixtes dès l'émergence, les contacts interspécifiques sont immédiats ; les deux espèces cohabitent sans agressivité (Errard, 1986b; Errard et Jallon, 1987).

Par ailleurs, l'étude chimique montre que chaque espèce a un profil d'hydrocarbures caractéristique, avec cependant un certain pourcentage de produits communs aux deux espèces (86% pour *M. rubida* et 50% pour *F. selysi*). Or, ayant observé dans la nature, que toutes les rencontres interspécifiques se caractérisent par des comportements de fuite ou d'agression, on peut supposer que la reconnaissance interindividuelle est basée sur la perception des hydrocarbures spécifiques (14% pour *M. rubida* et 50% pour *F. selysi*).

D'autre part, lorsque les fourmis sont élevées en colonie mixte, chaque espèce acquiert une partie des hydrocarbures spécifiques de l'espèce étrangère (22% pour *M. rubida* et 17% pour *F. selysi*). Dans ce cas, la signature chimique est composée d'hydrocarbures cuticulaires caractéristiques des deux espèces. Ce transfert de produits présents sur la cuticule serait responsable de la tolérance interspécifique et par suite de la cohésion sociale des colonies mixtes.

Références

- BAGNERES A.G., LANGE C., CLEMENT J.L., JOULIE C., 1988 - Les hydrocarbures cuticulaires des *Reticulitermes* français : variations spécifiques et coloniales. Actes Coll. Insectes Sociaux, 4, 34-42.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C., 1987 - Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop., J. Entomol. Sci., 22, 1-10.
- CLEMENT J.L., 1986 - Open and closed societies in *Reticulitermes* termites (Isoptera, Rhinotermitidae) : geographic and seasonal variations. Sociobiology, 11, 311-323.
- CORBARA B., ERRARD C., 1989 - Organisation spatiale de *Manica rubida* (Myrmicinae) et *Formica selysi* (Formicinae) en colonies homo- et hétérospécifiques. Corrélations avec l'organisation sociale. Actes Coll. Insectes Soc., 5, sous presse.
- ERRARD C., 1984 - Evolution, en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes

- hétérospécifiques chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*, *Insectes Soc.*, 31, 185-198.
- ERRARD C., 1986a - Phylogenesis/biotope interactions among Formicidae. *Behavioural Processes*, 14, 35-47.
- ERRARD C., 1986b - Role of early experience in mixed-colony odor recognition in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi*. *Ethology*, 72, 243-249.
- ERRARD C., JAISSON P., 1984 - Etude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis. *Folia Entomol. Mex.*, 61, 87-98.
- ERRARD C., JALLON J.M., 1987 - An investigation of the development of the chemical factors in ants intra-society recognition. In *Chemistry and Biology of Social Insects*, J. Eder and U. Rembold eds., Verlag J. Peperny, München, p.478.
- FIELDE A.M., 1904 - Power of recognition among ants. *Biol. Bull.*, 7, 227-250.
- HOLLDÖBLER B., MICHENER C., 1980 - Mechanism of identification and discrimination in social Hymenoptera. In *Evolution of Social Behavior*. H. Markl ed., Verlag chemie, pp.35-58.
- ISINGRINI M., LENOIR A., 1986 - La reconnaissance coloniale chez les Hyménoptères sociaux. *Ann. Biol.*, 25, 219-254.
- JAISSON P., 1985 - Social behaviour. In *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. G.A. Kerkut and L.I. Gilbert, eds, Pergamon Press, 15, pp.673-694.
- LENOIR A., CLEMENT J.L., NOWBAHARI M., LANGE C., 1988 - Les hydrocarbures cuticulaires de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae) : variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4, 71-78.
- VANDER MEER R.K., WOJCIK D.P., 1982 - Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, 218, 806-808.
- WILSON E.O., 1971 - *The insect societies*. Harvard University Press : Cambridge, Mass.

RECONNAISSANCE DES LARVES PAR LES OUVRIERES CHEZ LA FOURMI
Camponotus vagus Scop. ROLE DES HYDROCARBURES CUTICULAIRES
 ET FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

A. BONAVIDA-COUGOURDAN¹ & J.L. CLEMENT² & C. LANGE³

- 1) CNRS/Ethologie, 31 chemin J. Aiguier, 13402 Marseille Cedex 9, France,
 et Département de Psychophysiologie, univ. de Provence, Marseille
- 2) Laboratoire d'Evolution UA CNRS 681, Univ. Pierre et Marie Curie, 105
 Bd. Raspail, 75006 Paris, France
- 3) Laboratoire de Chimie Organique Structurale, UA CNRS 455, Univ. Pierre
 et Marie Curie, 4 place Jussieu, Paris, France

Résumé : Les ouvrières sont capables de reconnaître, dans des expériences de choix mettant en jeu le comportement de "retrieving", les larves de leur société et de les distinguer de larves étrangères appartenant à d'autres sociétés, de même espèce. Elles ne font plus cette discrimination quand ces larves étrangères ont été adoptées pendant 20 jours par des ouvrières de la même société qu'elles. Il y a eu, au cours de la période d'adoption, modification des signaux de reconnaissance coloniale émis par les larves : chez les larves adoptées, les proportions des hydrocarbures cuticulaires qui participent à la signature chimique tendent à évaluer ou égalent les valeurs enregistrées chez les larves de la société d'adoption. La signature chimique de la société, responsable de la reconnaissance entre adultes, est donc responsable aussi de la reconnaissance, par les ouvrières, des larves appartenant à leur société.

Mots-clés : Fourmis - Larves - Reconnaissance - Hydrocarbures cuticulaires .

Summary : Larvae recognition by workers in the ant *Camponotus vagus* Scop. The role of cuticular hydrocarbons and environmental factors.

In choice tests involving retrieval behavior, workers are able to discriminate larvae of their own society from alien conspecific larvae. They are not able to do this discrimination when alien larvae were held for 20 days with workers' sisters. During this time the colony recognition signal changes : in larvae adopted by foreign workers proportions of cuticular hydrocarbons involved in the chemical signature become similar or nearly similar to those of resident larvae. Therefore the chemical signature responsible for nestmate recognition among workers also appears responsible for recognition and discrimination of nestmate and foreign larvae by workers.

Key words : Ants - Larvae - Recognition - Cuticular hydrocarbons.

Introduction

Dans les sociétés de Fourmis, comme dans toutes les sociétés animales complexes, les processus de reconnaissance et de discrimination jouent un rôle essentiel. Ils constituent un des supports de l'organisation de la société et de sa régulation.

Nous avons démontré que chez la Fourmi *Camponotus vagus* le signal impliqué dans la reconnaissance des membres de la société est formé d'un mélange d'hydrocarbures cuticulaires, dont les proportions varient d'une société à l'autre, et

qui constitue la signature chimique de chaque société (BONAVITA-COUGOURDAN, CLEMENT, 1986 ; BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1987). Ce rôle des hydrocarbures dans la "nestmate recognition" a été confirmé pour une autre espèce du même genre, *Camponotus floridanus* (MOREL et VANDER MEER, 1987, MOREL et al., 1988) et pour *Cataglyphis cursor* (LENOIR et al., 1988).

Le comportement des fourmis adultes vis-à-vis des larves étrangères diffère de celui qu'elles présentent vis-à-vis des ouvrières : les ouvrières acceptent de soigner des larves de leur espèce provenant d'autres colonies (LENOIR 1981 ; ELMES et WARDLAW, 1983 ; FEBVAY et al., 1984) et même des larves d'espèces différentes, phylogénétiquement proches (BRIAN, 1975 ; ELMES et WARDLAW, 1983), voire appartenant à des genres différents (PLATEAUX, 1960 ; SUDD, 1967).

Nous avons montré (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1988) que les ouvrières de la Fourmi *Camponotus vagus* sont cependant aptes à reconnaître les larves de leur société et à les distinguer de larves étrangères de même espèce. Il y a une corrélation entre les faits éthologiques (récupération plus rapide des larves de leur société que des larves étrangères) et les analyses des hydrocarbures cuticulaires larvaires (en G.C. et G.C./M.S.) : 1) les larves présentent les mêmes hydrocarbures cuticulaires que les adultes, mais en proportions différentes (les spectres sont propres à chacune de ces catégories) ; 2) les larves possèdent, au moins en partie, la signature chimique de la société.

Sachant que les hydrocarbures cuticulaires sont à l'origine de l'odeur de la société, de sa signature chimique, chez l'espèce étudiée, nous avons émis l'hypothèse que c'est sur la signature chimique portée par les larves qu'est fondée leur reconnaissance par les ouvrières. C'est cette hypothèse que nous avons soumise à vérification.

Matériel et Methodes

1. Nous avons réalisé des adoptions croisées en faisant adopter, pendant 20 jours, par des ouvrières d'une société A (Riboux, Bouches-du-Rhône) des larves, de petite taille, d'une société B (Valbonne, Alpes-Maritimes), et inversement. Les sociétés A et B présentaient des signatures chimiques très différentes et les adultes manifestaient une forte agressivité réciproque.

Nous avons constitué pour chaque série expérimentale des lots de larves et d'ouvrières :

- larves de la société A, élevées par leurs sœurs (larves Aa) ;
- larves de la société A élevées par des ouvrières de la société B (larves Ab) ;
- larves de la société B, élevées par leurs sœurs (larves Bb) ;
- larves de la société B, élevées par des ouvrières de la société A (larves Ba).

Trois séries d'expériences éthologiques et d'analyses chimiques ont été effectuées à partir de sociétés provenant des populations de Riboux et de Valbonne : l'une en juin (larves à développement rapide), les deux autres en septembre et en octobre (larves destinées à hiverner).

L'entretien prolongé d'un groupe d'ouvrières et de larves provenant de chaque société a permis de vérifier l'orientation des larves dans le sens ouvrière.

2. Pour chaque série d'expériences, nous avons réalisé des extraits cuticulaires de chaque type de larves (larves adoptées ou non adoptées). Un extrait a été réalisé aussi à partir de larves prélevées directement dans leur société au moment de la constitution des lots. Nous disposons pour chaque série expérimentale de 5 extraits de larves Aa, 5 de larves Ab, 5 de larves Bb et 5 de larves Ba. Nous avons comparé, dans les chromatogrammes obtenus à partir de ces extraits, les proportions relatives des 45 pics d'hydrocarbures cuticulaires les plus importants.

3. Dans chacune des 3 séries expérimentales, nous avons réalisé des expériences de choix mettant en jeu chez les ouvrières le comportement de récupération, puis de transport dans le nid, de larves déposées dans l'aire de récolte de leur société.

Dans chacune des 3 séries, les ouvrières ont eu à choisir entre 5 larves de leur société et 5 larves étrangères élevées par des ouvrières soeurs de ces larves. Dans les séries 2 et 3, les ouvrières de chaque société ont été soumises à une série de tests supplémentaires dans lesquels elles avaient le choix entre des larves de leur société (Aa ou Bb) et des larves d'origine étrangère élevées par des ouvrières nourrices soeurs de celles auxquelles le choix était proposé (Ba ou Ab).

Résultats

A - Analyses chimiques

1. Le spectre d'hydrocarbures cuticulaires des larves se modifie au cours de la période d'adoption (fig. 1 et 2). La modification concerne les pics qui caractérisent la société chez les larves et les ouvrières. Ces pics pour lesquels la différence entre larves Aa et Ab, ou entre Bb et Ba, est significative (test non paramétrique de Mann-Whitney bilatéral) sont les suivants : 16 (7 MeC29), 27 (3,25 diMeC31, 4,26 diMeC31), 29 (7 MeC31, 9 MeC31), 32 (1 ou plusieurs composés du mélange : 5,11 diMe31, 5,13 diMeC31, 5,15 diMeC31, 5,17 diMeC31, 5,19 diMeC31), 40 (11 MeC33, 13 MeC33, 15 MeC33), 42 (1 composé du mélange : 2,19 diMeC33, 3,21 diMeC33, 4,23 diMeC33).

Chez les larves adoptées, les proportions relatives de ces produits tendent à se rapprocher des valeurs enregistrées chez les larves de la société d'adoption. Elles peuvent même être de même ordre : pas de différence significative ($p < 0,05$).

2. Les larves adoptées par les ouvrières étrangères peuvent cependant conserver des caractéristiques propres à leur société d'origine.

3. Ces résultats sont mis en évidence par les analyses de correspondance réalisées séparément pour chaque série (fig. 3).

B - Expériences éthologiques

Les ouvrières A (ou les ouvrières B) lorsqu'elles ont le choix entre des larves de leur société Aa (ou Bb) et des larves étrangères Bb (ou Aa) ramènent plus rapidement dans le nid les larves de leur société que les larves étrangères (cf. BONAVIDA-COUGOURDAN et al., 1988). Mais si elles ont le choix entre leurs propres larves et des larves étrangères qui ont été soignées par leurs soeurs nourrices (Ba ou Ab), elles ramènent aussi rapidement les 2 types de larves (tests des log-rangs, life test procedure S.A.S.).

Conclusions

1. Les ouvrières ne sont donc plus capables de distinguer les larves de leur propre société et des larves étrangères qui ont été élevées par des ouvrières soeurs de

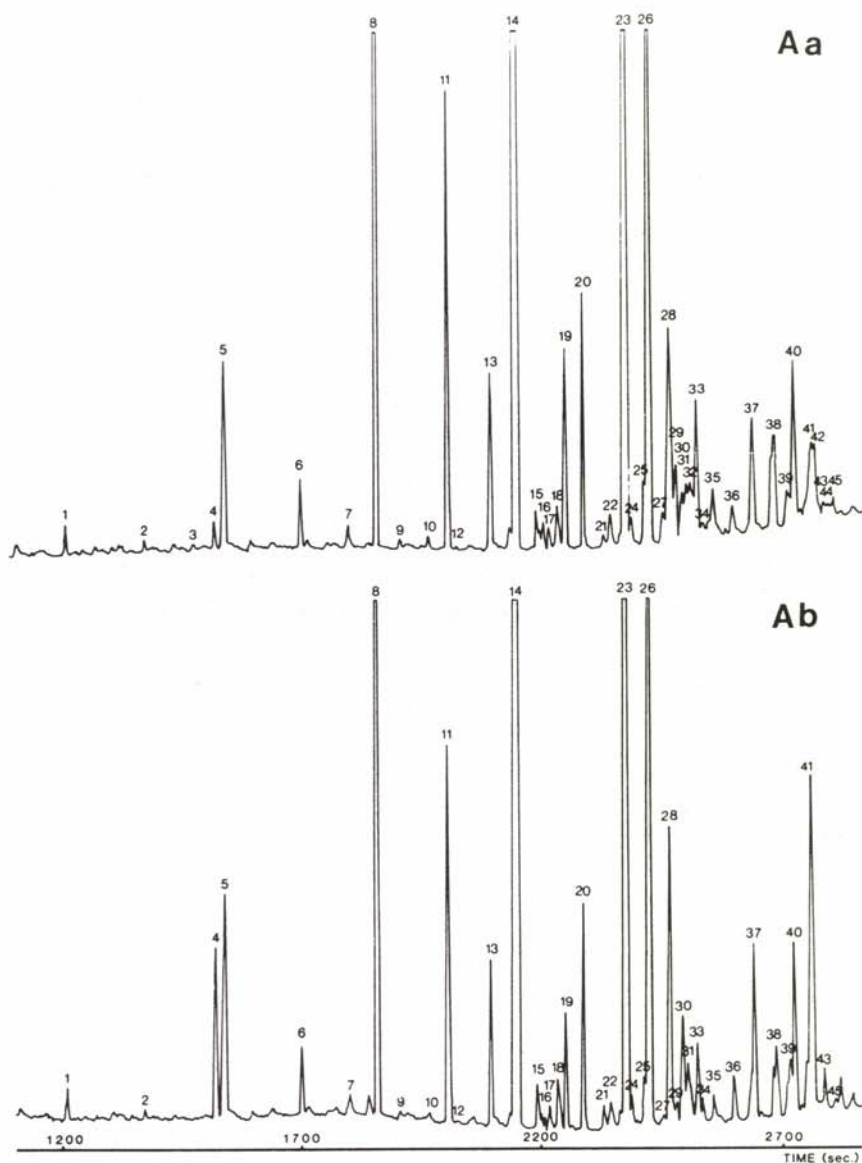


Fig. 1. - Spectres des hydrocarbures cuticulaires des larves de la société A (série expérimentale 3), élevées par les ouvrières de leur société (larves Aa) ou par des ouvrières étrangères B (larves Ab).

Fig. 1. - Spectra of cuticular hydrocarbons of larvae from colony A (series 3) reared by workers of their own colony (larvae Aa) or by foreign workers B (larvae Ab).

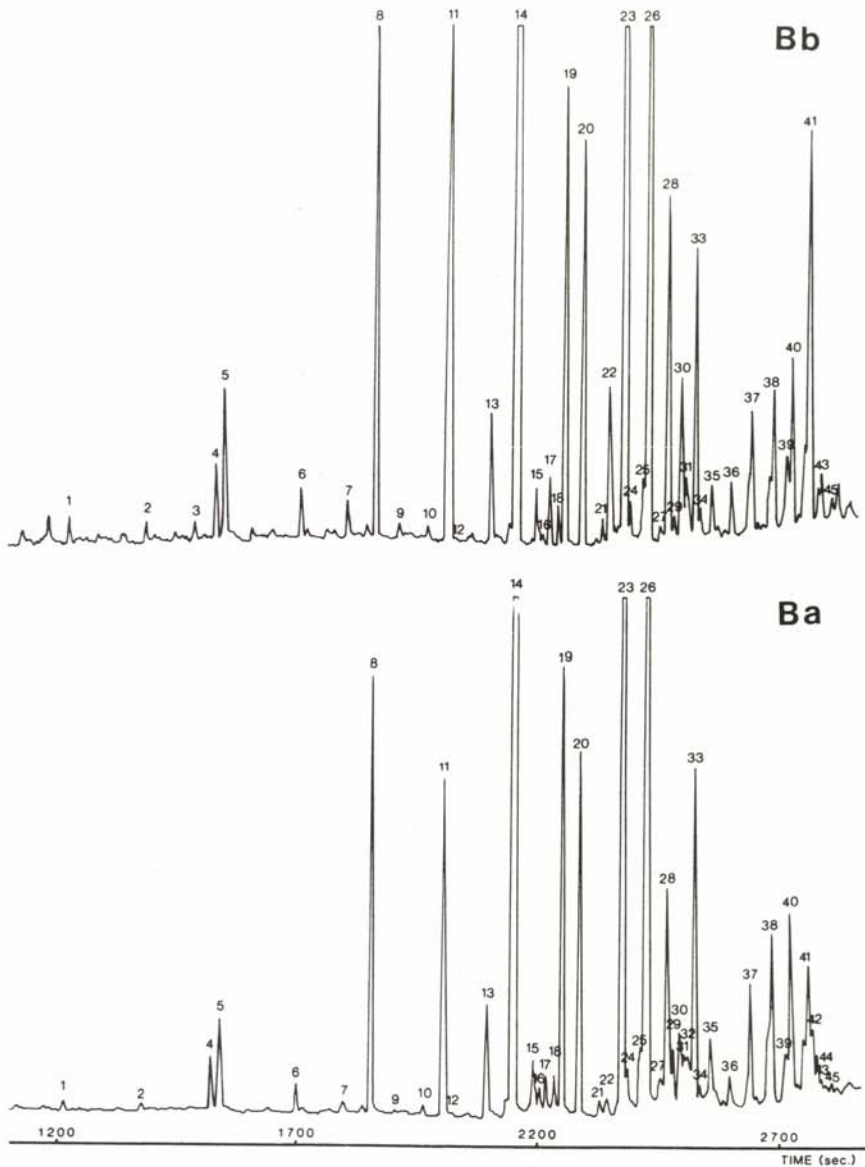


Fig. 2. - Spectres des hydrocarbures cuticulaires des larves de la société B (série expérimentale 3), élevées par les ouvrières de leur société (larves Bb) ou par des ouvrières étrangères A (larves Ba).

Fig. 2. - Spectra of cuticular hydrocarbons of larvae from colony B (series 3) reared by workers of their own colony (larvae Bb) or by foreign workers A (larvae Ba).

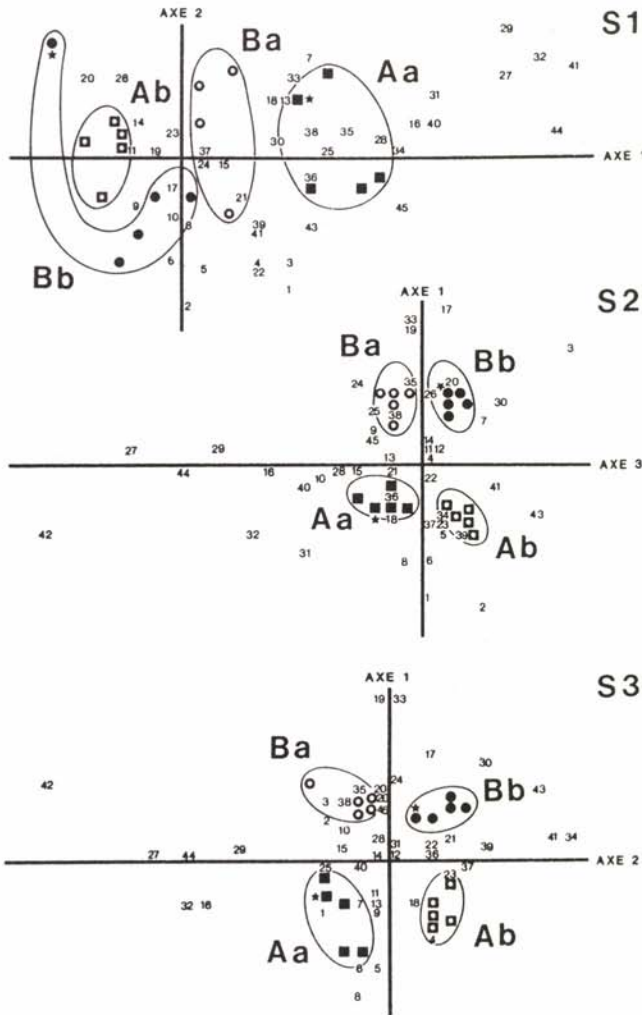


Fig. 3. - Analyses de correspondance réalisées séparément pour chaque série expérimentale S1, S2 et S3 à partir de 45 variables (proportions relatives des pics numérotés dans la figure 1) et de 20 groupes de larves (19 dans la série S1) : 5 groupes Aa, 5 Ab, 5 Bb et 5 (4 dans la série S1) Ba. Les points marqués d'un astérisque correspondent aux groupes de larves prélevées dans le nid d'origine.

Fig. 3. - Factorial correspondence analysis, performed separately for each experimental series S1, S2 and S3, from 45 variables (relative proportions of the numbered peaks in figure 1) and of 20 groups of larvae (19 in series S1) : 5 groups Aa, 5 Ab, 5 Bb and 5 (4 in series S1) Ba. Dots marked with an asterisk correspond to the groups of larvae directly taken from their nest.

celles auxquelles le choix est proposé. Cette inaptitude s'explique par les modifications de la signature chimique des larves au cours de l'adoption.

La signature chimique de la société, responsable de la "nestmate recognition", paraît bien responsable aussi de la reconnaissance par les ouvrières des larves qui appartiennent à leur propre société et de leur discrimination par rapport à des larves étrangères.

2 - La signature chimique, chez les larves, est largement conditionnée par l'environnement social. Ce processus dépend des contacts - *sensu lato* - avec les ouvrières qui les soignent. Il est indépendant de la présence de la reine ; en effet celle-ci était absente dans les groupes d'adoption. Dans les conditions naturelles, dans lesquelles la larve est élevée dans la société où elle est née par ses soeurs ou demi-soeurs, le processus de contact social lié à l'élevage est en corrélation étroite avec l'apparentement.

3 - Quant à l'origine des hydrocarbures cuticulaires larvaires, elle est sans doute complexe. Certains hydrocarbures caractérisent ce stade de développement par leurs proportions ; celles-ci pourraient être génétiquement contrôlées de façon directe. D'autre part, parmi les hydrocarbures dont les proportions diffèrent d'une société à l'autre, certains sont quantitativement modulables par l'environnement social et sont à l'origine de l'odeur de la société.

Le signal constitué par les hydrocarbures cuticulaires larvaires pourrait coder un message complexe : il permet la reconnaissance coloniale (c'est-à-dire la reconnaissance de la parentèle), mais il est susceptible aussi de permettre la reconnaissance spécifique et la reconnaissance des larves en tant que telles.

Références

- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., 1986. - Processus de reconnaissance chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Bull. S.F.E.C.A.*, 49-55.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1987. - Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, 22, 1-10.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1988. - Reconnaissance des larves chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. Phénotypes larvaires des spectres d'hydrocarbures cuticulaires. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 306, 299-305.
- Brian M.V., 1975. - Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav.*, 23, 745-756.
- Elmes G.W., Wardlaw J.C., 1983. - A comparison of the effect of a queen upon the development of large hibernated larvae of six species of the genus *Myrmica*. *Ins. Soc.*, 30, 134-148.
- Febvay G., Mallet F., Kermarrec A., 1984. - Attractivité du couvain et comportement des ouvrières de la Fourmi Attine *Acromyrmex octospinosus* R. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 1, 79-86.
- Lenoir A., 1981. - Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L. *Sociobiology*, 6, 153-178.
- Lenoir A., Clément J.L., Nowbahari M., Lange C., 1988. - Les hydrocarbures cuticulaires de la Fourmi *Cataglyphis cursor* : variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 4, 71-77.

- Morel L., Vander Meer R.K., 1987. - Nestmate recognition in *Camponotus floridanus* : behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. In : *Chemistry and Biology of Social Insects* (Xth Int. Congr. I.U.S.S.I.), Eder, Rembold ed., Peperny, München, p. 471.
- Morel L., Vander Meer R.K., Lavine B.K., 1988. - Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*) : behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22, 175-183.
- Plateaux L., 1960. - Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents : *Leptothorax nylanderi* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Ins. Soc.*, 7, 163-170.
- Sudd J.H., 1967. - *An introduction to the behaviour of Ants*. Arnold, London, 200 p.

MORPHOLOGY OF THE CLOACAL GLAND IN THE ANT *Cataglyphis savignyi*

J. BILLEN

Zoological Institute, Univ. of Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, Belgium

Summary

A cloacal gland has been found in *Cataglyphis savignyi*, and is the second report of the occurrence of this gland since it was first described in *Camponotus* (Hölldobler, 1982). The gland consists of two abdominal clusters of secretory cells, that correspond with the secretory unit type, in which specialized duct cells collect the secretion from the gland cells and bring it to the outside. No data are available on the function of the cloacal gland in *Cataglyphis*, though the individual foraging behaviour of these ants make a role as a source of recruitment pheromones, as in *Camponotus*, less probable.

Key-words : cloacal gland, *Cataglyphis savignyi*, morphology, ultrastructure, Formicidae.

Résumé : Morphologie de la glande cloacale chez la fourmi *Cataglyphis savignyi*

La glande cloacale est formée par deux amas de cellules sécrétrices dans la partie postérieure et ventrale de l'abdomen, où elles débouchent par des conduits individuels à travers la cuticule membraneuse latéralement des deux côtés au dessous de l'ouverture de la glande de Dufour. Cette glande cloacale jusqu'à présent n'avait été rapportée que chez des espèces de *Camponotus*, où elle produit des phéromones de recrutement (Hölldobler, 1982). Nous l'avons également trouvée chez *Cataglyphis savignyi*, et en décrivons ici la morphologie et l'ultrastructure. Les cellules sécrétrices, à noyau arrondi, contiennent un appareil terminal intracellulaire qui se continue dans la cellule par un conduit associé qui à son tour amène la sécrétion vers la région cloacale, d'où elle est finalement émise vers l'extérieur. Nous ignorons pour le moment la fonction de cette glande chez *Cataglyphis*. Une production de phéromones de recrutement, comme démontrée chez *Camponotus*, nous semble peu probable vu le fourragement plutôt individuel des *Cataglyphis*. A cet égard des expériences comportementales pourraient éventuellement éclaircir la fonction exacte de cette glande chez cette espèce.

Mots-clés : glande cloacale, *Cataglyphis savignyi*, morphologie, ultrastructure, Formicidae.

Introduction

Among the abdominal exocrine glands in ants (and social Hymenoptera in general), the venom gland and Dufour's gland as derivatives of the female reproductive system always occur in workers and queens. Together with the pygidial gland, the development of which is less constant, they in addition form the most conspicuous glandular structures in the abdomen. In several ant genera, however, additional abdominal glands can be found, the location, fine structure and function of which is variable. One of these "new glands" is the cloacal gland, which so far has only been described in several, but not all species of the genus *Camponotus*. In these ants, the gland produces group recruitment pheromones (Hölldobler, 1982). We here report on the occurrence of this cloacal gland in another formicine ant, *Cataglyphis savignyi*, and describe its morphological organization.

Material and methods

Foraging workers of *Cataglyphis savignyi* (Dufour) were collected near their nest entrance at the base of the fence walls surrounding the Faculty of Science buildings of El Minya University, Egypt, in September 1986. The posterior part of their abdomen was fixed in 2% cold glutaraldehyde in Na-cacodylate buffer, postfixed in 2% osmium tetroxide, and embedded in Araldite. Semithin sections (1 μm) for light microscopy were stained with methylene blue and thionin; thin sections (60 nm) were routinely double-stained (uranyl acetate and lead citrate) and viewed in a Philips EM 400 electron microscope.

Results

The cloacal gland in *C. savignyi* workers comprises two lateral clusters of approximately 30 secretory cells each, located ventrally between the last abdominal sternite (S7) and the infolded intersegmental membrane that forms the ventral lining of the cloacal chamber (Figs. 1 and 2). From each secretory cell, a narrow duct cell runs

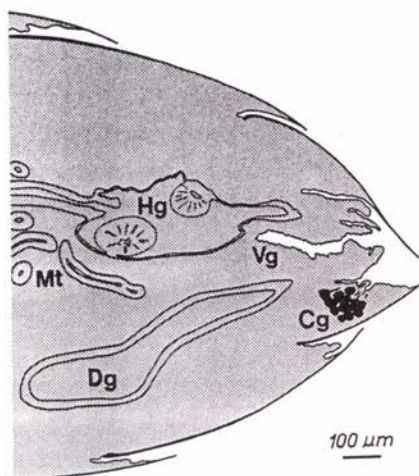


Fig. 1. Longitudinal section drawing of the posterior abdominal region illustrating the location of the cloacal gland (Cg). Dg = Dufour's gland, Hg = hindgut, Mt = Malpighian tubules, Vg = venom gland.

Fig. 1. Section longitudinale à travers la partie abdominale postérieure montrant la localisation de la glande cloacale (Cg). Dg = glande de Dufour, Hg = intestin postérieur, Mt = tubes de Malpighi, Vg = glande à venin.

towards this cloacal wall and opens through it (Fig. 3). According to the position of their corresponding secretory cell, the length of these duct cells varies from 30 to 150 μm , while their internal diameter is more or less constant around 0.6 μm . Each efferent duct continues within its associated secretory cell as a slightly sinuous intracellular cuticular ductule, which is mainly formed by a granular procuticle, whereas the electron-dense epicuticle is much reduced and discontinuous. The ductule is surrounded by a layer of microvilli, which have a length around 1 μm and a diameter of 0.1 μm . The microvillar arrangement is variable, even among cells of the same individual, and can be more or less densely packed (Fig. 4), or can occur in a much disorganized pattern by the presence of large spaces in between the microvilli (Fig. 5). These spaces, although situated within the general outline of the secretory cell, are to be considered as extracellular, since the microvilli themselves are a differentiation of the invaginated secretory cell cytoplasm. The occurrence of such expandable extracellular spaces can be regarded as a kind of storage area for secretion before transport through the duct cells (Bazire-Bénazet and Zylberberg, 1979). Small electron-lucid vesicles can be found at the base of the microvilli (Fig. 4), and also occur dispersed in the cytoplasm. Other elements in the cytoplasm include a moderate number of small mitochondria, few scattered free ribosomes, and a rounded nucleus, mostly in an eccentric position. Granular endoplasmic reticulum is not observed, smooth endoplasmic reticulum of the tubular type is weakly developed.

Discussion

Cataglyphis savignyi is a desert ant which is only active during the heat of the day. Workers of this genus are extremely fast running (Bernard, 1984) and forage individually. They are the second genus in which a cloacal gland is reported since the first description by Hölldobler (1982) in several *Camponotus* species. In the latter genus, the cloacal gland was found to produce a group recruitment pheromone in *C. ephippium*, while in *C. sericeus* it may produce the tandem running pheromone (Hölldobler, 1982). Although the cloacal gland of *Cataglyphis* is morphologically identical to the one in *Camponotus*, we are reluctant to attribute a similar function to it because of the individual foraging behaviour displayed by *Cataglyphis*. It remains unknown whether individual foragers leave the nest after stimulation by recruiting scouts, and whether the cloacal gland is involved in this eventual behaviour, but even then the supposed pheromone does not elicit group recruitment.

Fig. 2. Semithin section through the cloacal gland and the adjacent intersegmental cuticle (*ic*). Arrows indicate efferent ducts, *EA* = intracellular end apparatus.

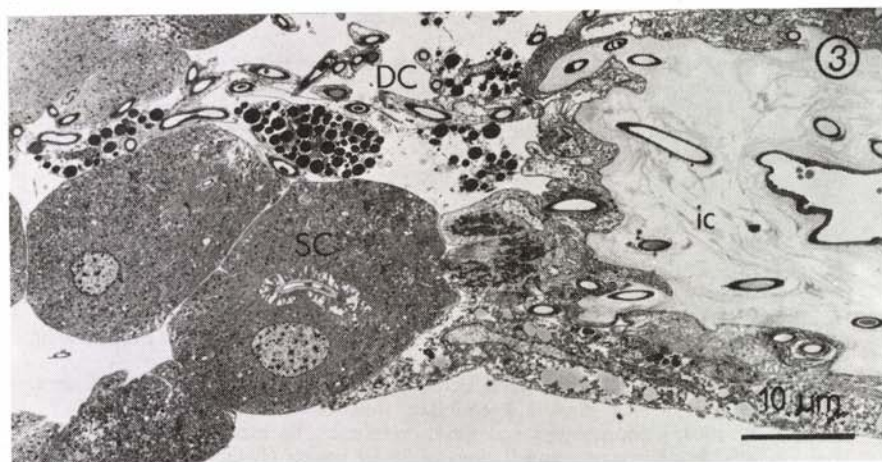
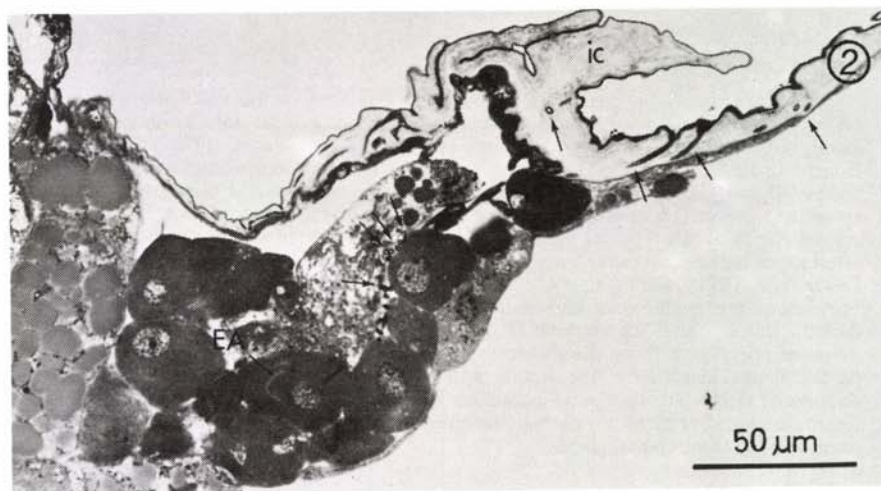
Fig. 3. Electron micrograph showing the opening of the efferent duct cells (*DC*) through the intersegmental cuticle (*ic*). *SC* = secretory cells.

Figs. 4 and 5. Detail pictures of the end apparatus in different secretory cells, in which the microvillar layer can be either more or less densely packed (Fig. 4) or loosely arranged with extensive spaces (*) among them (Fig. 5). Arrows = electron-lucid vesicles.

Fig. 2. Section semi-fine montrant la glande cloacale et la cuticule intersegmentaire (*ic*). Les flèches indiquent des conduits efférents, *EA* = appareil terminal intracellulaire.

Fig. 3. Ouverture des cellules à conduit efférent (*DC*) à travers la cuticule intersegmentaire (*ic*). *SC* = cellules sécrétrices.

Figs. 4 et 5. Détail de l'appareil terminal des cellules sécrétrices. En 4, on voit la couche microvillositaire plus ou moins dense. En 5, elle apparaît sous un aspect irrégulier, de grands espaces (*) s'intercalant entre les villosités. Flèches = vésicules claires.



In spite of its sternal position, the cloacal gland in *Camponotus* and *Cataglyphis* is by no means homologous with any of the other sternal glands in other ants. Epithelial sternal glands are found in several subfamilies (Hölldobler and Engel, 1978 ; Pavan and Ronchetti, 1955 ; Billen, 1985), but have a basically different morphological organization to the cloacal gland. The composition of the latter with several secretory cells and associated duct cells is consistent with the secretory unit type glands (Billen, 1987). Other sternal glands of this type are mainly known among the Ponerinae, where they are most often found between sternites 5 and 6, and sternites 6 and 7 (Hölldobler and Engel, 1978 ; Jessen *et al.*, 1979 ; Hölldobler *et al.*, 1982 ; Jessen and Maschwitz, 1983). Sternal glands in Formicinae are so far only known from *Oecophylla*, where the secretory units open directly through the 7th sternite (Hölldobler and Wilson, 1978). All these glands, however, open ventrally on the abdominal wall, and never inside the cloacal chamber, as do the cloacal gland cells. The ventral wall of the cloacal chamber moreover is to be considered as the intersegmental membrane between the external 7th and the remaining internalized and reduced abdominal sternites, and therefore forms the most posterior location of all these sternal glands.

Acknowledgements

I am grateful to E. Plaum for technical assistance in section preparation, and to Dr. M.F. Ali for his help in collecting material for this study. Thanks are also due to Dr. L. Passera, Dr. I.H. Williams and Dr. R. Ceusters for critical reading of the manuscript. The Egyptian Government Education Bureau is acknowledged for supporting a research visit to the University of El Minya.

References

- BAZIRE-BENAZET M., ZYLBERBERG L., 1979. - An integumentary gland secreting a territorial marking pheromone in *Atta* sp. : detailed structure and histochemistry. *J. Insect Physiol.*, 25, 751-765.
- BERNARD F., 1984. - Recherches sur les vitesses des fourmis. *Actes Coll. Insectes Soc.*, 1, 151-160.
- BILLEN J., 1985. - Ultrastructure de la glande de Pavan chez *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, 2, 87-95.
- BILLEN J., 1987. - Morphology and ultrastructure of the exocrine glands in social Hymenoptera. In : Chemistry and Biology of Social Insects (J. Eder and H. Rembold, eds.), Peperny Verlag, München, p. 81-84.
- HÖLLDOBLER B., 1982. - The cloacal gland, a new pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften*, 69, 186.
- HÖLLDOBLER B., ENGEL H., 1978. - Tergal and sternal glands in ants. *Psyche*, 85, 285-330.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1978. - The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 19-60.
- HÖLLDOBLER B., ENGEL H., TAYLOR R.W., 1982. - A new sternal gland in ants and its function in chemical communication. *Naturwissenschaften*, 69, 90-91.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., 1983. - Abdominaldrüsen bei *Pachycondyla tridentata* (Smith) : Formicidae, Ponerinae. *Insect Soc.*, 30, 123-133.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., HAHN M., 1979. - Neue Abdominaldrüsen bei Ameisen. I. Ponerini (Formicidae : Ponerinae). *Zoomorphologie*, 94, 49-66.
- 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.

CHEMICAL STUDIES ON THE CONTENTS OF THE DUFOUR GLAND OF *Manica rubida* (MYRMICINAE)

E.D. MORGAN¹ & B.D. JACKSON¹ & M.C. CAMMAERTS²

- 1) Department of Chemistry, Univ. of Keele, Staffs, England
- 2) Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, Faculté des Sciences, Univ. libre de Bruxelles, 50 Av. F.D. Roosevelt, 8-1050 Bruxelles, Belgique

Summary: The Dufour gland of *M. rubida* contains small amounts of very volatile compounds, dominated by acetone but including acetaldehyde, and a less volatile part consisting chiefly of (Z,E)- α -farnesene and (Z,E)- α -homofarnesene. These together make up 98% of the total, with several other farnesene isomers and homologues making up the remaining 2%. These farnesenes are all unstable in air and oxidize and polymerize rapidly. The Dufour glands of *Myrmica* species are similar in containing a very volatile fraction and a less volatile fraction also containing the same two farnesenes which are major components in *Manica*. In *Myrmica*, however, they are diluted with saturated and monounsaturated hydrocarbons which increase their stability in air. These chemical comparisons aid our understanding of the differences in behaviour, particularly in foraging and recruitment, between *Myrmica* and *Manica*.

Key Words: Ant, *Manica rubida*, Dufour gland, farnesenes, acetaldehyde, pheromones, foraging.

Etude Chimique du Contenu de la Glande de Dufour de *Manica Rubida* (Myrmicinae)

Résumé: La glande de Dufour de *M. rubida* contient de petites quantités de substances très volatiles, telles que l'acétone (dominante) et l'acétaldéhyde, et une fraction moins volatile comprenant notamment du (Z,E)- α -farnésène et du (Z,E)- α -homofarnésène. Ces deux dernières substances représentent, ensemble, les 98% de la sécrétion, plusieurs autres isomères et homologues du farnésène en formant les 2% restants. Les farnésènes sont tous instables dans l'air; ils s'oxydent et polymérisent rapidement. Les glandes de Dufour de *Myrmica* spp. contiennent aussi des substances très volatiles, et d'autres moins volatiles, parmi lesquelles les 2 farnésènes qui sont les constituants majeurs des glandes de Dufour de *M. rubida*. Chez *Myrmica* spp., cependant, ces farnésènes sont mêlés à des hydrocarbures saturés et insaturés ce qui en accroît la stabilité dans l'air. Ces comparaisons de nature chimique aident à comprendre les différences que présentent *Myrmica* spp. et *Manica rubida* au niveau de leur comportement, notamment lors de l'exploration de territoires et du recrutement de congénères.

Mots-clés: Fourmis, *Manica rubida*, glande de Dufour, farnésènes, acétaldéhyde, phéromone, exploration.

INTRODUCTION

Manica rubida Latr. is a large myrmicine ant, the only European member of its genus. It was at one time included among the *Myrmica*, but is considered to be more primitive in its behaviour than *Myrmica* species. Since we have studied in detail the pheromonal chemistry and behaviour of *Myrmica* species in a number of publications, it was interesting to make a comparative study of *Manica rubida*. In particular, it would be illuminating to understand how *M. rubida* forms large and vigorous colonies, although CAMMAERTS and CAMMAERTS (1985) have shown that *M. rubida* workers do not recruit congeners to food gathering.

We have already described the chemical nature of the trail pheromone of this species (ATTYGALLE et al., 1985), and the substances of the mandibular gland (CAMMAERTS and ATTYGALLE, 1988). The other important gland of the exocrine system of myrmicine ants is the Dufour gland. We describe here the chemical contents of this gland in connection with the behavioural study of its contents (CAMMAERTS et al., this volume).

MATERIALS AND METHODS

The collection and maintenance of the colonies of *M. rubida* are described in the previous paper. The poison apparatus (sting lance, venom reservoir, venom glands and Dufour gland) was dissected from freshly killed workers and sealed individually in glass capillary tubes until used for chromatography. These glands contained in sealed capillaries were introduced directly onto the gas chromatograph by the method of MORGAN and WADHAMS (1972), without the intervention of solvent.

For separation of the very volatile components, a fused silica capillary column (10m x 0.32mm) coated with a 10 μ m film of PoraPLOT Q (Chrompack UK, London) was used in a Carlo Erba Fractovap 4160 gas chromatograph (Fisons, Crawley, England), fitted with a flame ionization detector and a Shimadzu Chromatopac C-R3A data processor. The oven temperature was initially 50°C, then increased to 150°C at 20°C min⁻¹. Comparison of peak areas and retention times was made with standard solutions of the pure substances in water, of such concentration as to give peak areas similar to those obtained from the glands.

For examination of the less volatile portion, the individual glands were similarly treated, using a fused silica column (25m x 0.32mm) coated with OV-1 silicone of 0.4 μ m film thickness in a Hewlett Packard 5890 gas chromatograph directly linked to a Hewlett Packard 5970B Mass Selective Detector (mass spectrometer). The chromatographic carrier gas was helium at 4 psi (flow rate 1ml min⁻¹) with oven temperature at 30°C for 2 minutes then increased to 270°C at a rate of 4°C min⁻¹. The mass spectrometer was set to monitor m/z 35 to 350 using 70 eV ionization.

A mixture of farnesene isomers was prepared by heating a mixture of (Z)- and (E)-nerolidol (5g) (Aldrich, Gillingham, Dorset) with p-toluene sulphonic acid (0.1g) in toluene (100ml) in a Dean-Stark apparatus until no more water was produced (~ 2hr). The solution was cooled, neutralized with solid NaHCO₃ and chromatographed on a column of silica gel, eluting with light petroleum.

To follow its decomposition in air, a layer of the farnesene isomers, 5mm deep, was left in an open sample tube (1.5cm diameter). A small sample was removed each day and its refractive index measured in an Abbé refractometer until the mixture became too viscous to handle. In another experiment, air was blown through a solution of farnesene isomers in hexane (10mg/l) and the ultraviolet spectrum recorded daily for 20 days.

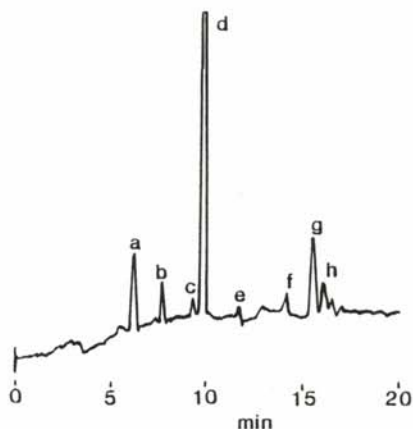


Fig. 1 Gas chromatogram showing the very volatile substances in a single worker's Dufour gland of *Manica rubida*. The compounds are a, acetaldehyde, b, ethanol, c, propionaldehyde, d, acetone, e, propanol, f, isobutyraldehyde, g, butenone, h, butanone.

Fig. 1 Chromatographie en phase gazeuse montrant les substances très volatiles obtenues à partir d'une seule glande de Dufour d'ouvrière de *Manica rubida*. Les composés sont les suivants: a, acétaldéhyde, b, éthanol, c, propionaldéhyde, d, acétone, e, propanol, f, isobutyraldéhyde, g, buténone, h, butanone.

RESULTS

The most volatile part of the contents of the Dufour gland of *M. rubida* workers was studied by gas chromatography with the aid of a capillary column coated with a film of polymer made from styrene and divinylbenzene. This enabled us to obtain good separation of the very volatile C_2 to C_4 oxygenated compounds (Fig. 1). The chief compound present was acetone (average of 20ng) with smaller amounts of acetaldehyde (ethanal), ethanol, isobutyraldehyde (methylpropanal), and butenone, with propanol, propanol, butanone and 2-butanol visible in some samples. All were present in low nanogram quantities per gland.

The less volatile part of the secretion consisted of a simple mixture of (Z,E)- α -farnesene and (Z,E)- α -homofarnesene in varying proportions but with the latter always present in larger quantities and with an average ratio of 2:1. A small amount of other farnesene isomers and homologues (representing 2% of the total) were also present (Fig. 2).

When a mixture of farnesene isomers was exposed to air, it polymerized to an insoluble viscous gum in the course of one week. The course of this polymerization, as followed by the change in refractive index is shown in figure 3. MURRAY (1969) showed that a very thin film of farnesene was 50% decomposed in 4hr and completely in 24hr. However, a solution in hydrocarbon solvent is much more stable. When air was bubbled through a dilute solution of farnesene in hexane, the oxidation, as followed by the change in the ultraviolet spectrum of the farnesene changed slowly over 20 days, and decomposition was still not complete when the experiment was concluded (Fig. 4).

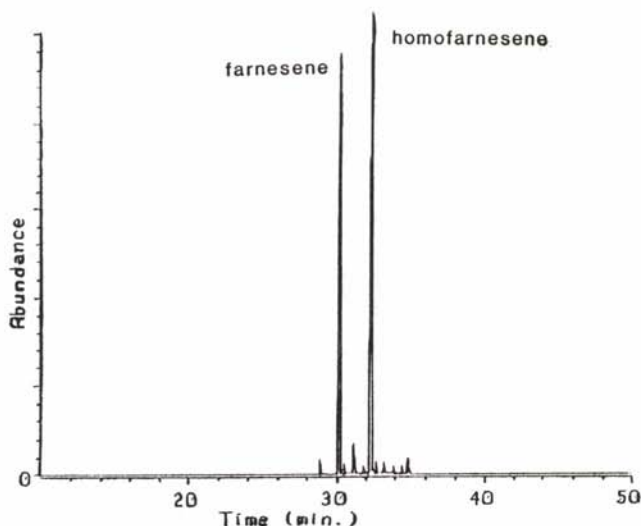


Fig. 2 Gas chromatogram of a single Dufour gland from a worker of *Manica rubida*, showing the two major sesquiterpenes and the other compounds present in lower amounts.

Fig. 2 Chromatographie d'une seule glande de Dufour d'une ouvrière de *Manica rubida* montrant les deux sesquiterpènes majeurs et d'autres composés présents en faibles quantités

DISCUSSION

In our earlier work on a number of *Myrmica* species (ATTYGALLE et al., 1983; and earlier papers cited therein) we found that there was a very short-acting component in the Dufour gland secretion which induced activity of workers. This was shown to be due to the mixture of acetaldehyde, ethanol, acetone and other C₂ to C₄ alcohols, aldehydes and ketones present in the gland in low nanogram amounts. The acetaldehyde in the mixture was shown to induce attraction (CAMMAERTS-TRICOT et al., 1976). In the present work it was found that *M. rubida* workers did not respond to these volatile compounds in their own or *M. rubra* glands. However, *M. rubra* workers showed a short duration attraction to *Manica* glands which suggested that they also contain these highly volatile substances. This we were able to demonstrate, though there is less acetaldehyde in *M. rubida* glands than in *M. rubra* glands.

Myrmica Dufour glands contain mixtures of linear alkanes and alkenes always mixed with farnesene homologues in proportions varying with the species (ATTYGALLE and MORGAN, 1984). In *Manica rubida* we find only the farnesenes. The two genera therefore have similar but not identical compositions in this gland. If we postulate the odorous (to humans) farnesenes are also detected by the worker ants, then we can understand why there is cross activity of this secretion between *M. rubra* and *M. rubida*.

Farnesenes are, however, unstable in air, chiefly due to the $-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-$ group they contain. The central CH_2 group is very susceptible to attack by oxygen. This decomposition and polymerization can be very rapid in thin films (MURRAY, 1969), less rapid in thicker films, and still slower when dissolved in a hydrocarbon solvent. Whether this hydrocarbon is hexane or heptadecane alters the conditions little. We may therefore expect the undiluted farnesene of *M. rubida* to give initially a stronger odour when deposited on a surface, but it would disappear more rapidly from a marked area than the fainter, diluted, but longer lasting odour from an area marked by *M. rubra* secretion.

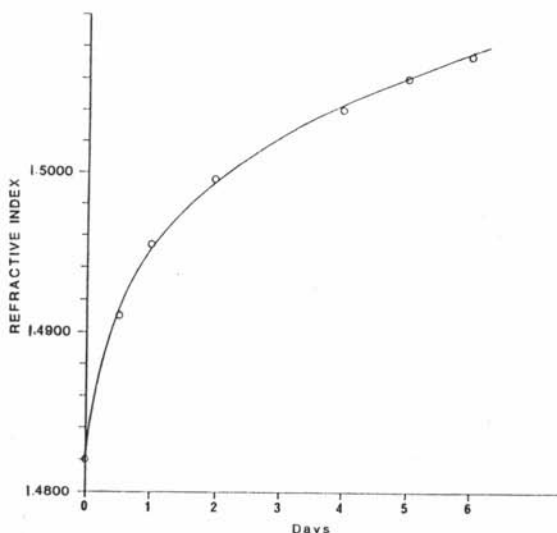


Fig. 3 Change of refractive index with time for a mixture of farnesene isomers exposed to air.

Fig. 3 Changement de l'indice de réfraction en fonction du temps dans un mélange d'isomères du farnésène exposé à l'aire.

We may conclude that the chemical evidence is entirely consistent with the behavioural observations on *M. rubida* and *M. rubra*. The pheromonal response of *M. rubida* is more primitive than that of *M. rubra*. We conclude that *M. rubida* can form such large and vigorous colonies, even though workers do not recruit nest mates, because they are much more vigorous foragers (c.f. VIENNE and ERRARD, this volume), and are continually marking the area near their nest as a foraging range.

We have now shown that eight species of *Myrmica* (CAMMAERTS et al., 1982; ATTYGALLE et al., 1983) and *M. rubida* all use their Dufour secretion to mark foraging areas. We tentatively suggest that this may be the primary function of the Dufour gland secretion in a large number of ant species, where it does not have some other, more specific function, such as providing the trail pheromone.

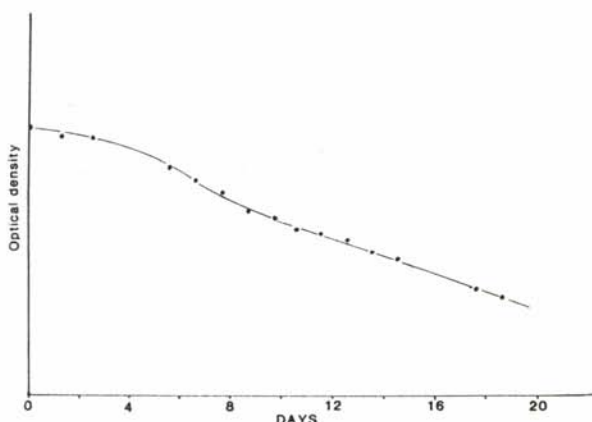


Fig. 4 Change of optical density of a dilute solution of farnesene isomers in hexane with air continuously bubbled through it. The absorption was measured at 227nm, the maximum absorption of the mixture.

Fig. 4 Changement de densité optique d'une solution diluée d'isomères du farnésène dans l'hexane quand un courant d'air traverse la solution en permanence. L'absorption a été mesurée à 227nm, qui est le maximum d'absorption du mélange.

ACKNOWLEDGEMENTS: We are deeply indebted to R. Cammaerts for his help in the collection of the colonies. We thank A.B. Attygalle for carrying out preliminary experiments on gas chromatograph of the glands and the Royal Society and S.E.R.C for grants for the purchase of gas chromatography and mass spectrometry equipment. B.D.J thanks the S.E.R.C for the award of a research studentship.

REFERENCES

- ATTYGALLE, A.B., and MORGAN E.D. 1984 - Chemicals from the glands of ants. Chem. Soc. Revs. 13, 245-278.
- ATTYGALLE, A.B., CAMMAERTS M.C., and MORGAN E.D. 1983 - Dufour gland secretion of *Myrmica rugulosa* and *Myrmica schencki* workers. J. Insect Physiol., 29, 27-32.
- ATTYGALLE, A.B., LANCASTER, V.K., MORGAN, E.D., 1985. - The trail pheromone of the ant *Manica rubida* (Hymenoptera: Formicidae). Actes Coll. Insectes Soc., 2, 159-166.
- CAMMAERTS, M.C., and ATTYGALLE, A.B., 1988 - Activités éthologiques des substances volatiles émises par les glandes mandibulaires de *Manica rubida* (Myrmicinae), Actes Coll. Insectes Soc., 4, 59-64.
- CAMMAERTS, R., CAMMAERTS, M.-C., 1985 - Un système primitif d'approvisionnement chez *Manica rubida* (Hymenoptera, Formicidae). Actes Coll. Insectes Soc., 2, 151-157.

- CAMMAERTS, M.C., EVERSLED, R.P., and MORGAN, E.D. 1982 - Mandibular gland secretions of workers of *Myrmica rugulosa* and *M. schencki*: comparison with four other Myrmica species. Physiol. Entomol., 7, 119-125.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.C., MORGAN, E.D., TYLER, R.C., and BRAEKMAN, J.C. 1976 - Dufour gland secretion of *Myrmica rubra*: chemical, electrophysiological, and ethological studies. J. Insect Physiol., 22, 927-932.
- MORGAN, E.D., WADHAMS, L.J. 1972 - Gas chromatography of volatile compounds in small samples of biological materials. J. Chromatogr. Sci., 10, 528-529
- MURRAY, K.E. 1969 - α -Farnesene: isolation from the natural coating of apples. Aust. J. Chem., 22, 197-204.

THE CHEMICAL SECRETIONS OF *Myrmica specioidea* Bondroit AND
Myrmica gallieni Bondroit (MYRMICINAE)

B.D. JACKSON¹ & E.D. MORGAN¹ & C.A. COLLINGWOOD²

1) Department of Chemistry, Univ. of Keele, Staffs, ST5 5BG, UK

2) City Museum, Leeds LS1 3AA, UK

Summary: The rare myrmicine ants *Myrmica specioidea* and *M. gallieni* have been examined chemically for the first time. The Dufour glands of both species contain homofarnesene, bishomofarnesene and farnesene as the major components. Previous studies of the Dufour gland secretions of *Myrmica* species have shown them to contain species-specific mixtures of hydrocarbons. The genus can be divided into 2 groups depending on whether linear hydrocarbons ('R group') or sesquiterpenes ('S group') predominate. *M. specioidea* and *M. gallieni* hence belong to the 'S group'. The composition of the mandibular gland contents also varies with species. The secretions of both *M. specioidea* and *M. gallieni* are similar to those of the other *Myrmica* previously investigated. 3-Octanone, 3-octanol and 3-decanone are the major components in a mixture of alcohols and ketones. These two species, like the nine *Myrmica* species already investigated, use 2,5-dimethyl-3-ethylpyrazine as their trail pheromone.

Key words: Ant, *Myrmica specioidea*, *Myrmica gallieni*, Dufour gland, mandibular gland, trail pheromone.

Les sécrétions chimiques de *Myrmica specioidea* Bondroit et
Myrmica gallieni Bondroit (Myrmicinae)

Résumé: Les fourmis rares de la famille Myrmicine, *Myrmica specioidea* et *Myrmica gallieni* ont été étudiées du point de vue chimique pour la première fois. Les principaux constituants produits par les glandes de Dufour de ces deux espèces sont l'homofarnésène, le bishomofarnésène et le farnésène. Des études précédentes portant sur les sécrétions de la glande de Dufour du genre *Myrmica* ont montré qu'elles contenaient des mélanges d'hydrocarbures particuliers à chaque espèce. Le genre peut être divisé en deux groupes selon la prédominance des hydrocarbures linéaires ('groupe R') ou des sesquiterpènes ('groupe S'). *M. specioidea* et *M. gallieni* appartiennent donc au 'groupe S'. La composition du contenu de la glande mandibulaire varie aussi selon l'espèce. Les sécrétions de *M. specioidea* et *M. gallieni* sont semblables à l'autre *Myrmica* précédemment étudiée. 3-Octanone, 3-octanol et 3-décanone sont les principaux constituants d'un mélange d'alcools et de cétones. Ces deux espèces, tout comme dans le cas des neuf espèces de *Myrmica* précédemment étudiées, sécrètent une phéromone de piste composée de 2,5-diméthyl-3-éthylpyrazine.

Mots-clés: Fourmis, *Myrmica specioidea*, *Myrmica gallieni*, glande de Dufour, glande mandibulaire, phéromone de piste.

INTRODUCTION

Species of the common ant genus *Myrmica* have been the subject of a number of studies of their pheromone chemistry and behaviour. In particular, the contents of the mandibular gland (CAMMAERTS et al., 1982; 1983), the poison gland (EVERSHED et al., 1982) and the Dufour gland (ATTYGALLE et al., 1983) have been reported for eight European species. The Dufour gland contents of a further three species have also recently been studied (ALI, 1987). CREWE and BLUM (1970) have also reported the mandibular gland contents of six North American species. As well as their ethological significance, the secretions are of chemotaxonomic use, since species-characteristic mixtures have been found.

M. speciosus Bondr. and *M. gallieni* Bondr. are uncommon European species, although their presence may be overlooked by confusion in the female castes with *M. scabrinodis* and *M. sulcinodis*, respectively (COLLINGWOOD, 1979). The three major exocrine secretions of *M. gallieni* and *M. speciosus* are described here to provide further knowledge on the systematic relationships between species of *Myrmica*.

MATERIALS AND METHODS

One colony each of *Myrmica speciosus* and *M. gallieni* were collected in Switzerland in October 1987, and a further three of *M. gallieni* in July 1988. They were transported to Keele soon after collection, where they were kept in artificial nests. The heads, poison glands and Dufour glands were dissected from freshly killed workers and sealed individually in soft-glass capillaries (2 mm x 2 cm). The glands were analysed by gas chromatography-mass spectrometry on a Hewlett Packard 5890 gas chromatograph and 5970B Mass Selective Detector with HP59970C ChemStation software. The glands sealed in the capillary tubes were introduced directly onto the gas chromatograph by the solid-sampling method of MORGAN and WADHAMS (1972), without the intervention of solvent. The injection port temperature was 140°C. The mandibular glands (heads) were analysed using a fused silica capillary column (12 m x 0.2 mm) coated with HP-1 of 0.33 µm film thickness. The oven temperature was 30°C for 2 minutes then increased at 4°C min⁻¹. For the poison and Dufour glands, a fused silica capillary column (15 m x 0.32 mm) coated with 0.25 µm of SE-54 was used, with a temperature programme of 30°C for 2 minutes then 6°C min⁻¹. The carrier gas was helium at 1 ml min⁻¹. The mass spectrometer was set to monitor m/z 35 to 350 under 'Autotune' conditions. Quantification was achieved by external standards.

Trail tests were carried out using circular trails, after the method of PASTEELS and VERHAEGE (1974). A hexane solution of 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine was used, prepared in this laboratory by a new method (E.D. Morgan and D.G. Ollett, unpublished).

RESULTS

The total amount of material in each gland was found to vary between individuals, as has been found for all other species. However, the relative proportions of the components of each gland of each species did not vary much. No significant differences in composition were found between the four different nests of *M. gallieni* for either gland.

The mandibular gland secretions of both species contain 3-alkanones and 3-alkanols, as has been found in other *Myrmica* species. However, the mean proportions of these compounds are quite different. For *M. gallieni* (Fig. 1a, Table 1) the two major components, 3-octanone (72%) and 3-octanol (20%) represent 92% of the total secretion. The major component of *M. speciosus* (Fig.

Table 1 - Chemical composition of the mandibular glands of *Myrmica gallieni* and *M. specioides*.

Table 1 - Composition chimique de la glande mandibulaire de *Myrmica gallieni* et *M. specioides*.

Compound	<i>Myrmica gallieni</i>				<i>Myrmica specioides</i>			
	%	SD	ng/ant	SD	%	SD	ng/ant	SD
1 3-Hexanone					0.4	0.2	4	3
2 3-Hexanol	0.4	0.3	5	4	1.5	0.7	17	10
3 3-Heptanone	1.1	0.4	15	6	0.8	0.2	9	4
4 3-Heptanol	0.9	0.3	13	6	0.8	0.2	8	5
5 3-Octanone	72.2	4.2	988	270	46.8	5.1	490	172
6 3-Octanol	19.8	3.9	278	93	16.8	1.7	174	62
7 6-Methyl-3-octanone	1.0	0.3	14	7	6.2	1.9	65	21
8 6-Methyl-3-octanol	0.1	0.1	1	1	0.5	0.1	5	2
9 3-Nonanone	1.6	0.3	24	11	1.8	0.1	19	4
10 3-Decanone	2.6	1.6	37	22	20.3	3.3	215	81
11 3-Decanol	0.1	0.1	1	1	0.7	0.2	7	3
12 6-Methyl-3-decanone					0.8	0.4	9	6
13 8-Methyl-3-decanone					3.5	1.0	39	18
14 3-Undecanone					0.1	0.1	1	1
15 3-Dodecanone					0.5	0.3	4	3
Total			1323				1066	

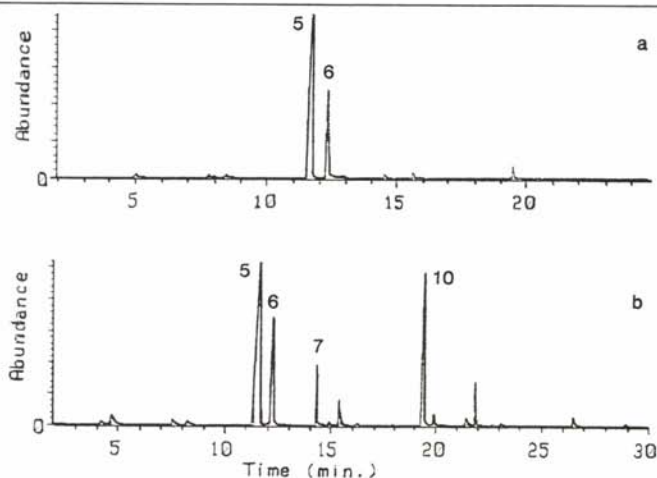


Fig. 1. - Gas chromatograms of the volatiles of an individual mandibular gland of (a) *M. gallieni* and (b) *M. specioides*. Peak numbers refer to compounds listed in Table 1.

Fig. 1. - Chromatogramme en phase gazeuse des sécrétions d'une glande mandibulaire de (a) *M. gallieni* et (b) *M. specioides*. Légende, voir Table 1.

Table 2 - Chemical composition of the Dufour glands of *Myrmica gallieni* and *M. specioides*.

Table 2 - Composition chimique de la glande de Dufour de *Myrmica gallieni* et *M. specioides*.

Compound	<i>Myrmica gallieni</i>				<i>Myrmica specioides</i>			
	%	SD	ng/ant	SD	%	SD	ng/ant	SD
1 Pentadecadiene	1.4	0.6	25	14	1.8	0.4	16	8
2 Pentadecene	1.7	0.5	30	13	3.6	0.5	33	13
3 Farnesene	5.8	2.7	103	51	23.9	9.5	218	125
4 Pentadecane	1.8	0.8	31	18	1.8	0.7	17	9
5 Homofarnesene	33.2	8.0	598	180	43.7	4.3	386	87
6 Hexadecene	0.6	0.3	9	5				
7 Unknown*	1.3	0.2	23	6				
8 Hexadecane	0.4	0.1	6	2	0.2	0.2	2	2
9 Bishomofarnesene	40.1	8.5	718	218	20.7	10.0	188	128
10 Heptadecadiene	0.6	0.2	10	4	0.1	0.1	1	1
11 Heptadecene	4.2	1.6	77	31	0.3	0.2	3	2
12 Heptadecane	5.3	2.7	95	47	1.5	0.1	12	4
13 Trishomofarnesene	0.7	0.5	12	10				
14 Tetramorene-2	1.2	0.6	19	11				
Total			1756				876	

*Probably an isomer of bishomofarnesene

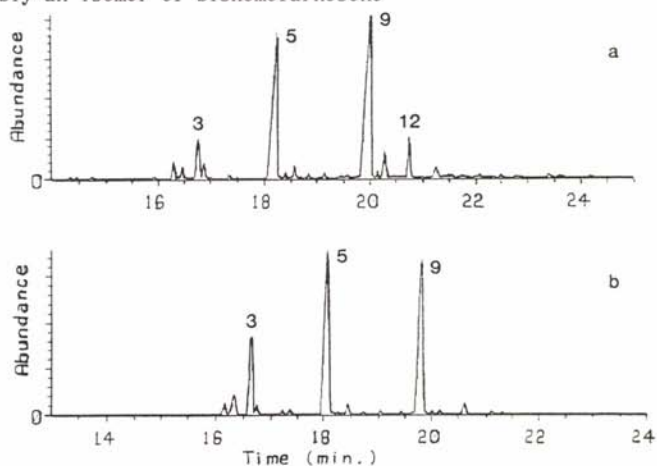


Fig. 2. - Gas chromatograms of the volatiles of an individual Dufour gland of (a) *M. gallieni* and (b) *M. specioides*. Peak numbers refer to compounds listed in Table 2.

Fig. 2. - Chromatogramme en phase gazeuse des sécrétions d'une glande de Dufour de (a) *M. gallieni* et (b) *M. specioides*. Légende, voir Table 2.

1b, Table 1) is again 3-octanone, but the second largest is 3-decanone, with 3-octanol third.

The poison glands of both species contain 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine (EDMP) and both species followed artificial trails of synthetic EDMP.

The Dufour glands of both species contain typical mixtures of mainly sesquiterpenoids and some linear hydrocarbons, but again with differing proportions. *M. gallieni* has a greater proportion of higher molecular weight substances, with (Z,E)- α -bishomofarnesene the major component (Fig. 2a, Table 2). *M. gallieni* also contains tetramorene-2, a sesquiterpenoid, related to dihydrofarnesal (Jackson, unpublished), found in four myrmicine species (ALI, et al., 1987) which has not previously been identified in *Myrmica*. On average, 16% of the secretion of *M. gallieni* is linear hydrocarbons. *M. specioidea* has a similar mixture with (Z,E)- α -homofarnesene as the major component and with 10% linear hydrocarbons (Fig. 2b, Table 2).

DISCUSSION

Myrmica mandibular glands have been found to contain homologous series of 3-alkanols and 3-alkanones in the C₅-C₁₀ chain length range, with quantitative differences in the composition between species (CAMMAERTS et al., 1982; 1983). In all species studied this mixture serves as an attractant pheromone. *M. gallieni* and *M. specioidea* secrete similar mixtures, but again of different composition. Of the ten European species now investigated, *M. specioidea* is unique in having 3-decanone as the second largest component. *M. schencki*, which has 3-decanol as the second largest component (CAMMAERTS et al., 1982), is the only other species not to have 3-octanone and 3-octanol as the two major components. However, for *M. gallieni*, these two C₈ compounds are 92% of the secretion. This species has the largest proportion of 3-octanone (72%) of the 10 species, the species with the next largest being *M. sulcinodis* (63%, CAMMAERTS et al., 1983) and *M. sabuleti* (62%, CAMMAERTS et al., 1981a).

Like the other European species of *Myrmica*, *M. gallieni* and *M. specioidea* both use 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine from their poison glands as their trail pheromone. The use of EDMP as a trail pheromone component has now been found to be widespread among myrmicine ants, including *Manica rubida* (ATTYGALLE et al., 1986), *Atta sexdens* (EVERSHED AND MORGAN, 1983), *Tetramorium caespitum* (ATTYGALLE and MORGAN, 1983), *Pheidole pallidula* (ALI et al., 1988) and *Messor bouvieri* (JACKSON et al., 1989).

For all species of *Myrmica* studied, the Dufour gland has been found to contain a mixture of hydrocarbons characteristic of that species. A simple scheme has been devised (ATTYGALLE et al., 1983) in which *Myrmica* species are divided into two groups, the 'R group', typified by *M. rubra* and *M. ruginodis*, whose Dufour glands are predominantly filled with linear hydrocarbons, and the 'S group', for example *M. scabrinodis*, whose Dufour glands contain chiefly farnesene homologues. Thus, *M. gallieni* and *M. specioidea*, with Dufour glands rich in sesquiterpenes, both belong to the 'S group'. However, this scheme hides the differences in individual compounds, which also separate the species. It is not surprising that species can be distinguished by the composition of this secretion, because it has been shown for eight *Myrmica* species previously studied (ATTYGALLE et al., 1983, and references therein) that the Dufour gland secretion is used to mark foraging areas, and that ants of each species can distinguish territories marked with their own, or an alien secretion.

M. specioidea and *M. scabrinodis* are morphologically closely similar, but chemically they show two distinct differences. The proportion of 3-decanone in the mandibular gland of *M. specioidea* (20%) is significantly larger than in *M. scabrinodis* (12%, CAMMAERTS et al., 1978), and trishomofarnesene is present in

the Dufour glands of *M. scabrinodis* (2%, CAMMAERTS et al., 1981b) but not in *M. speciosus*. *M. gallieni* is close to *M. sulcinodis* morphologically. Chemically they are distinguished by a much lower proportion of linear hydrocarbons (16%) in the Dufour gland of *M. gallieni* than in *M. sulcinodis* (38%, CAMMAERTS et al., 1981b).

ACKNOWLEDGEMENTS. - We thank the S.E.R.C. for a grant for the purchase of GC-MS equipment, and for a research studentship to B.D.J.

REFERENCES

- ALI, M.F. 1987 - Chemical investigations of insect exocrine glands. Ph.D. Thesis, University of Keele.
- ALI, M.F., MORGAN, E.D., ATTYGALLE, A.B. and BILLEN, J.P.J. 1987 - Comparison of Dufour gland secretions of two species of *Leptothorax* ants (Hymenoptera:Formicidae). *Z. Naturforsch.*, 42c, 955-960.
- ALI, M.F., MORGAN, E.D., DETRAIN, C. and ATTYGALLE, A.B. 1988 - Identification of a component of the trail pheromone of the ant *Pheidole pallidula* (Hymenoptera:Formicidae). *Physiol. Entomol.*, 13, 257-265.
- ATTYGALLE, A.B., EVERSLED, R.P., MORGAN, E.D. and CAMMAERTS, M.C. 1983 - Dufour gland secretions of workers of the ants *Myrmica sulcinodis* and *Myrmica lobicornis*, and comparison with six other species of *Myrmica*. *Insect Biochem.*, 13, 507-512.
- ATTYGALLE, A.B. and MORGAN, E.D. 1983 - Trail Pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. *Naturwissenschaften*, 70, 364-365.
- ATTYGALLE, A.B., CAMMAERTS, M.C., CAMMAERTS, R., MORGAN, E.D. and OLLETT, D.G. 1986 - Chemical and ethological studies of the trail pheromone of the ant *Manica rubida* (Hymenoptera:Formicidae). *Physiol. Entomol.*, 11, 125-132.
- CAMMAERTS, M.C., INWOOD, M.R., MORGAN, E.D., PARRY, K. and TYLER, R.C. 1978 - Comparative study of the pheromones emitted by workers of the ants *Myrmica rubra* and *Myrmica scabrinodis*. *J. Insect Physiol.*, 24, 207-214.
- CAMMAERTS, M.C., EVERSLED, R.P. and MORGAN, E.D. 1981a - Comparative study of the mandibular gland secretion of four species of *Myrmica* ants. *J. Insect Physiol.*, 27, 225-231.
- CAMMAERTS, M.C., EVERSLED, R.P. and MORGAN, E.D. 1981b - Comparative study of the Dufour gland secretion of workers of four species of *Myrmica* ants. *J. Insect Physiol.*, 27, 59-65.
- CAMMAERTS, M.C., EVERSLED, R.P. and MORGAN, E.D. 1982 - Mandibular gland secretions of workers of *Myrmica rugulosa* and *M. schencki*: comparison with four other *Myrmica* species. *Physiol. Entomol.*, 7, 119-125.
- CAMMAERTS, M.C., EVERSLED, R.P. and MORGAN, E.D. 1983 - The volatile components of the mandibular gland secretion of workers of the ants *Myrmica lobicornis* and *Myrmica sulcinodis*. *J. Insect Physiol.*, 29, 659-664.
- COLLINGWOOD, C.A. 1979 - The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, Vol. 8, Scandinavian Science Press, Klampenborg, Denmark, 174 pp.
- CREWE, R.M. and BLUM, M.S. 1970 - Alarm pheromones in the genus *Myrmica* (Hymenoptera:Formicidae). *Z. Vergl. Physiologie*, 70, 363-373.
- EVERSLED, R.P., MORGAN, E.D. and CAMMAERTS, M.C. 1982 - 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants. *Insect Biochem.*, 12, 383-391.

- EVERSHED, R.P. and MORGAN, E.D. 1983 - The amounts of trail pheromone substances in the venom of workers of four species of attine ants. *Insect Biochem.*, 13, 469-474.
- JACKSON, B.D., WRIGHT, P.J. and MORGAN, E.D. 1989 - 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, a component of the trail pheromone of the ant *Messor bouvieri*. *Experientia* (in press)
- MORGAN, E.D. and WADHAMS, L.J. 1972 - Gas chromatography of volatile compounds in small samples of biological materials. *J. Chromatog. 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 Soc.*, 21, 167-180.

ETUDE ETHOLOGIQUE ET CHIMIQUE DE LA GLANDE DE DUFOUR DE *Manica rubida* (MYRMICINAE)

M.C. CAMMAERTS¹ & E.D. MORGAN²

- 1) Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences, Univ. libre de Bruxelles, 50 Av. F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles
- 2) department of Chemistry, Univ. of Keele, Keele, ST5 5BG, England

Résumé : Les ouvrières de *Manica rubida* ne sont pas attirées par le contenu de leur glande de Dufour. Elles ne s'orientent pas non plus vers une glande de Dufour de *Myrmica rubra* tandis que cette dernière espèce se dirige vers une glande de Dufour de *M. rubida*. Il semble logique de conclure que les ouvrières de *M. rubida* produisent, dans leur glande de Dufour, des substances très volatiles, au même titre que des *Myrmica* spp., mais qu'elles ne répondent pas éthologiquement à ces substances. Une analyse chimique du contenu de la glande de Dufour de *M. rubida* a vérifié cette hypothèse qui explique pourquoi cette espèce ne procède pas à un recrutement de groupe semblable à celui qu'utilise *M. rubra* (Cammaerts et al., 1985).

D'autre part, la glande de Dufour de *M. rubida* augmente nettement la vitesse linéaire et quelque peu la vitesse angulaire des ouvrières. Cette activité est due à des substances qui diffusent relativement lentement dans l'atmosphère. Les réactions des ouvrières de *M. rubida* et de *M. rubra* à leurs glandes de Dufour sont assez semblables mais diffèrent néanmoins entre les glandes et les espèces testées. Les sécrétions de ces glandes ne seraient donc que partiellement identiques. Ce point fut confirmé par des analyses chimiques.

Enfin, une glande de Dufour de *M. rubida* agrège quelque peu les ouvrières de cette espèce. Cette action s'amenuise au cours du temps, et finalement, les fourmis se déplacent près d'une glande de la manière franche et non hésitante que l'on peut observer sur une aire marquée. Les substances peu volatiles de la glande de Dufour servent donc vraisemblablement au marquage territorial, hypothèse conforme à de précédentes observations (Cammaerts et al., 1987).

Mots-clés : Myrmicinae - *Manica rubida* - glande de Dufour - locomotion - marquage territorial.

Summary : Ethological and chemical study of the Dufour gland of *Manica rubida* (Myrmicinae)

The workers of *Manica rubida* are not attracted by their Dufour gland content, nor by that of *Myrmica rubra* Dufour glands. But *M. rubra* workers orient themselves towards glands from *M. rubida*. The latter may therefore produce very volatile substances as *Myrmica* spp. do, but without reacting ethologically to them. This hypothesis was confirmed by

a chemical analysis of *M. rubida* Dufour gland content, and is in agreement with the absence, in this species, of a group recruitment system similar to that used by *Myrmica* spp..

On the other hand, the Dufour gland of *M. rubida* largely increases the linear speed, and slightly increases the angular speed of the workers. According to the distances from isolated glands at which ants react, we can assume that this activity is the fact of compounds slowly diffusing into the air. The reaction of *M. rubida* and *M. rubra* to their Dufour glands are rather similar, but slightly different between the two glands and the two species tested. The secretion of the two glands may thus be only partly identical, which was confirmed by chemical analysis.

A Dufour gland of *Manica rubida* has also a weak effect in aggregating the workers. This activity decreases in the course of time, and finally, in the vicinity of isolated glands, the ants move promptly, without hesitating, as they do on marked areas. Therefore, the less volatile fraction of the Dufour gland content of *M. rubida* is likely to be used for marking territories, an hypothesis in agreement with previous data (Cammaerts et al., 1987).

Key-words : Myrmicinae - *Manica rubida* - Dufour gland - locomotion - territorial marking.

INTRODUCTION

Les glandes de Dufour de *Myrmica* spp. contiennent une minime quantité de substances très volatiles dissoutes dans un ensemble complexe d'hydrocarbures et de terpènes. Les substances volatiles attirent les fourmis à distance et les incitent à se déplacer rapidement. Elles permettent à des recruteuses d'entraîner des pelotons d'ouvrières vers une source de nourriture. Les autres substances, dont les proportions varient entre les espèces, servent à marquer spécifiquement les aires parcourues.

Bien que nous ayons déjà étudié le système de récolte, la phéromone de piste, les phéromones mandibulaires, la reconnaissance de congénères, le marquage territorial et le retour au nid de *M. rubida*, une espèce d'un genre voisin, nous n'avions pas encore analysé chimiquement et éthologiquement le contenu de sa glande de Dufour.

MATERIEL ET METHODES

Des fragments de sociétés de *M. rubida* furent récoltés au Pas de Peyrol (Cantal, France) et maintenus au laboratoire dans des boîtes tapissées de plâtre régulièrement humidifié et posées dans des bacs de polyéthylène (55/35/10 cm) servant d'aire de récolte (Fig.1b).

Des papiers filtres non traités ou supportant une glande de Dufour isolée furent posés dans ces bacs lors des expériences.

L'orientation des ouvrières vers ces papiers, leur vitesse linéaire et angulaire sous stimulation, et leur aggrégation autour des stimuli furent quantifiées comme décrit précédemment (Cammaerts et al., 1988).

Les distances, à partir des stimuli, auxquelles les fourmis réagissent furent étudiées en présentant ces stimuli au centre de la base de cylindres (10 cm de haut), ensuite ôtés après différents laps de temps (Fig.1 a puis b). Les temps et les distances auxquels des fourmis réagissaient furent enregistrés et représentés graphiquement (Fig.2).

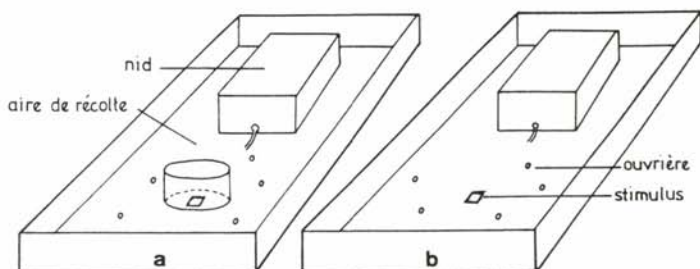


Figure 1. Dispositif expérimental utilisé pour apprécier le rayon d'action d'une glande de Dufour de *M. rubida*.

Figure 1. Experimental apparatus used for evaluating the range of action of a Dufour gland of *M. rubida*.

RESULTATS

1. Orientation d'ouvrières vers une glande de Dufour isolée (Tab.1)

Les ouvrières de *M. rubida* ne s'orientent ni vers une glande de Dufour de congénère, ni vers une glande de *M. rubida*. Par contre, cette dernière espèce se dirige vers une glande de Dufour de *M. rubida*. Cette glande devrait donc logiquement contenir des substances très volatiles au moins partiellement identiques à celles émises par la glande de Dufour de *M. rubra*. Cette hypothèse fut vérifiée par l'analyse chimique du contenu d'une glande de Dufour de *M. rubida*. L'insensibilité des ouvrières de *M. rubida* aux substances très volatiles émises par leur glande de Dufour est en accord avec l'absence, chez cette espèce, d'un recrutement de groupe semblable à celui qu'utilise *M. rubra*. C'est en effet la réponse des ouvrières aux substances très volatiles de leur glande de Dufour qui permet à *M. rubra* d'opérer un tel recrutement.

2. Vitesses linéaire et angulaire d'ouvrières stimulées

2.1. *Manica rubida* (Tab.1, Fig.2)

Les ouvrières de cette espèce subissent une très nette augmentation de vitesse linéaire et une faible augmentation de vitesse angulaire lorsqu'elles perçoivent le contenu de leur glande de Dufour. Les plus grandes distances, à partir d'une glande présentée, auxquelles les fourmis réagissent augmentent linéairement au cours du temps (Fig.2). Il en ressort que les fourmis sont alors stimulées par des substances moyennement volatiles qui diffusent peu à peu dans l'atmosphère. De telles substances existent aussi dans les glandes de Dufour de diverses espèces de *Myrmica*. Nous avons donc comparé les réactions d'ouvrières de *M. rubida* et de *M. rubra* au contenu des glandes de Dufour de ces deux espèces.

Tableau 1. Réactions locomotrices d'ouvrières de *Manica rubida* et *Myrmica rubra* au contenu des glandes de Dufour de ces deux espèces.

GD = glande de Dufour

P : résultats de tests X^2 non paramétriques comparant les distributions des valeurs obtenues sous stimulation aux distributions contrôles correspondantes. NS : différence non significative au seuil de 0.05.

Espèces testées stimuli	Orientation deg.ang.	P	Vitesse linéaire mm/sec	P	Vitesse angulaire deg.ang./cm	P
<i>Manica rubida</i> contrôle	92 (57-105)	-	18 (15-21)	-	85 (60-108)	-
GD de <i>M. rubida</i>	92 (78-106)	NS	38 (32-46)	<0.001	92 (80-105)	<0.01
GD de <i>M. rubra</i>	87 (70-99)	NS	33 (27-36)	<0.001	116 (102-140)	<0.01
<i>Myrmica rubra</i> contrôle	105 (70-119)	-	11 (10-12)	-	142 (120-150)	-
GD de <i>M. rubida</i>	55 (45-67)	<0.001	31 (27-34)	<0.001	110 (97-120)	<0.01
GD de <i>M. rubra</i>	45 (32-66)	<0.001	16 (14-17)	<0.001	125 (100-142)	<0.001

Table 1. Locomotion reactions of workers of *Manica rubida* and *Myrmica rubra* to the Dufour glands contents of these two species.

GD = Dufour glands

P : results of non-parametric X^2 tests between distributions of values obtained under stimulation and corresponding control distributions.

NS : non significant difference for a level of probability of 0.05.

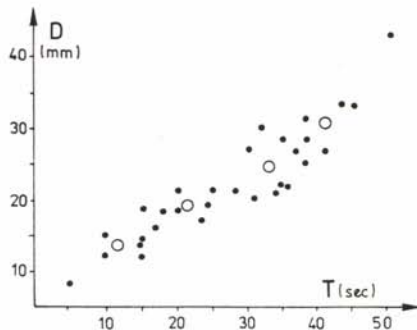


Figure 2. Appréciation du rayon d'action d'une glande de Dufour de *Manica rubida*.

D = distances entre une glande présentée et des fourmis qui y réagissent
T = laps de temps entre le dépôt d'une glande et des réactions d'ouvrières

Figure 2. Evaluation of the range of action of a Dufour gland of *Manica rubida*.

D = distances between a gland deposit and reacting ants.

T = time between a gland deposit and workers' reactions.

2.2. *Manica rubida*, *Myrmica rubra* : étude comparative (Tab.1)

Les vitesses linéaires et angulaires des ouvrières de ces deux espèces augmentent en présence des glandes de chacune des deux espèces. Ces glandes ont donc des activités éthologiques similaires. Mais, malgré les caractéristiques locomotrices propres à chaque espèce, on observe toujours une orthokinésie positive plus élevée au voisinage d'une glande de Dufour de *M. rubida*, et une klinokinésie positive plus nette près d'une glande de *M. rubra*. Les réactions induites par les deux glandes présentées ne sont donc pas rigoureusement identiques; logiquement, leur contenu ne seraient donc que partiellement semblable. Cette hypothèse fut confirmée par une analyse chimique du contenu d'une glande de Dufour de *M. rubida* (Morgan et al., 1989). Cette glande émet en effet au moins 9 sesquiterpènes différents, dont 3 sont identiques à ceux trouvés chez *M. rubra*, mais elle ne sécrète aucun hydrocarbure, ce que produit par contre *M. rubra*.

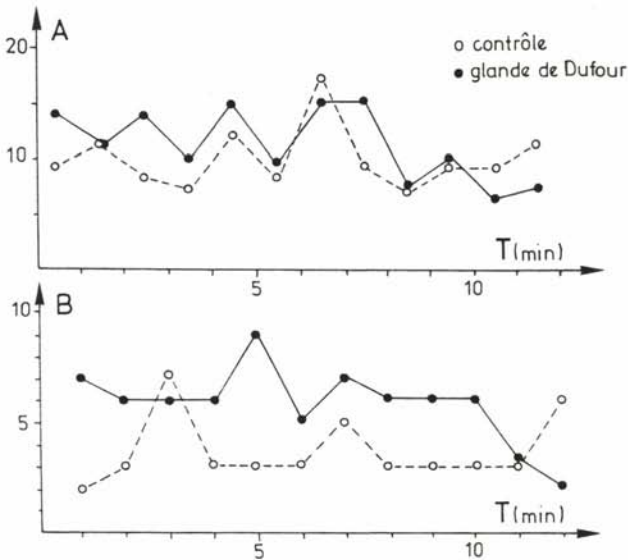


Figure 3. Agrégation d'ouvrières de *Manica rubida* au voisinage d'une glande de Dufour isolée de congénère. Les graphiques donnent les nombres d'ouvrières qui atteignent les glandes (= A) et qui les entourent (= B) au cours du temps (T).

Figure 3. Aggregation of workers of *Manica rubida* around an isolated Dufour gland of a nestmate. The graphs give the numbers of workers reaching (= A) the glands and surrounding (= B) them in the course of time (T).

3. Agrégation d'ouvrières autour d'une glande de Dufour (Fig.3).

Les ouvrières de *M. rubida* s'agrègent quelque peu et durant quelques minutes autour d'une glande de Dufour isolée de congénère. Elles ne s'arrêtent néanmoins jamais et se déplacent sans cesse, d'abord très rapidement, puis de manière franche, non hésitante. En fait, elles ont alors un déplacement semblable à celui observé, lors d'un précédent travail, sur des aires marquées (Cammaerts et al., 1987). La fraction la moins volatile de la glande de Dufour de *M. rubida* servirait donc au marquage de territoires.

CONCLUSIONS - DISCUSSION

La glande de Dufour de *M. rubida* produit des substances extrêmement volatiles, très semblables à celles émises par des espèces du genre *Myrmica*, mais auxquelles les ouvrières ne répondent pas. Ce fait est en accord avec l'absence, chez *M. rubida*, d'un recrutement de groupe semblable à ceux de *Myrmica* spp..

La glande de Dufour de *M. rubida* contient aussi un mélange complexe de sesquiterpènes, partiellement identiques à ceux émis par *Myrmica* spp.. Elle ne produit aucun hydrocarbure, contrairement aux glandes de *Myrmica* spp.. Le mélange complexe, moyennement volatil, sécrété par *M. rubida* est locostimulant, et permet un marquage des aires parcourues. La très nette orthokinésie positive qu'il provoque s'amenuise au cours du temps; en effet, les sesquiterpènes s'oxydent et polymérisent.

Il faut souligner l'excellente concordance entre les résultats du présent travail, ceux d'une analyse chimique du contenu glandulaire en question (Morgan et al., 1989), et ceux d'études éthologiques antérieures (Cammaerts et al., 1985, 1987).

Enfin, une exploration de territoires relativement importante et un marquage incessant des aires parcourues pourraient expliquer, au moins partiellement, la survie, voire même la suprématie de *M. rubida*, dans certains biotopes.

REFERENCES

- Cammaerts, M-C, Attygalle, A.B., Vostrowsky, O., Bestmann, H.J., 1988.- Ethological studies of the mandibular gland secretion of the ant *Manica rubida* (Formicidae - Myrmicinae). *J. Insect Physiol.*, 34, 347-350.
- Cammaerts, M-C., Cammaerts, R., 1985.- Food-collection behaviour of the ant *Manica rubida*. *Biology of Behaviour*, 10, 291-308.
- Cammaerts, R., Cammaerts, M-C., 1987.- Nest topology, nestmate recognition, territorial marking and homing in the ant *Manica rubida* (Hymenoptera, Formicidae). *Biology of Behaviour*, 12, 65-81.
- Morgan, E.D., Jackson, B.D., Cammaerts, M-C., 1989.- Chemical study of the contents of the Dufour gland of *Manica rubida* (Myrmicinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, présent volume.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:329-333 (1989)

L'EFFET DE GROUPE SUR LA PONTE DES OUVRIERES DE FOURMIS
Leptothorax nylanderi: GROUPES CONTENANT DES OUVRIERES DE
SOCIETES DIFFERENTES

L. PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution des êtres organisés, 105 Bd. Raspail, 75006 Paris,
France

RESUME: On sait qu'une ouvrière de *Leptothorax nylanderi* pond davantage lorsqu'elle est groupée que lorsqu'elle est isolée. Si le groupe contient des ouvrières de deux sociétés différentes, on y observe quelques combats au début; mais ce groupe se constitue normalement et sa ponte n'est aucunement diminuée: celle-ci se montre égale à la moyenne des pontes des deux sociétés d'origine.

MOTS CLES: Effet de groupe, *Formicidae*, *Leptothorax*, ouvrières, ponte, sociétés mixtes.

SUMMARY: GROUP EFFECT IN THE EGG LAYING OF WORKERS OF THE ANT *LEPTOTHORAX NYLANDERI*: GROUPS CONTAINING WORKERS BELONGING TO DIFFERENT SOCIETIES. It is known that a worker of *Leptothorax nylanderi* lays more eggs when it is part of a group rather than in isolation. However, according to the society studied large variations in this group effect can be observed: isolated workers may be poor layers, or nearly non-layers; sometimes isolated workers lay as many eggs as these in groups, but appreciably more slowly than the grouped ones.

After overwintering, groups of workers were made up of individuals from two different societies (N and P). After some days of moderate aggressiveness between these different workers, the mixed groups laid eggs like the unmixed ones. The mean egg laying in the mixed groups equals the mean of the egg layings in the unmixed ones.

In mixed groups, sisters from the same society were marked by the removal of one leg, from N society for 10 groups and from P society for the other 10. The mixed groups with undamaged workers from society N lay as many eggs as the unmixed groups from N. Similarly, the mixed groups with undamaged workers from P lay as many eggs as the unmixed groups from P. The amputated workers lay eggs, but often appear to be dominated by the undamaged ones.

KEY WORDS: Egg laying, *Formicidae*, group effect, *Leptothorax*, mixed societies, workers.

INTRODUCTION

Dans une publication antérieure (PLATEAUX et SAINT-PIERRE, 1982), nous avons montré qu'une ouvrière de *Leptothorax nylanderii*, sortant d'hivernage sans reine ni couvain, pondait davantage lorsqu'elle était placée dans un groupe de 5 ou 10 individus que lorsqu'elle était isolée. Cet effet de groupe montrait des variations d'une société à l'autre.

La figure 1 montre une telle variation portant surtout sur la ponte des ouvrières isolées, dont les valeurs maximales manifestent une différence significative d'une société à l'autre. Cependant, ces pontes demeurent toujours très inférieures à celles des ouvrières groupées (différence hautement significative).

Exceptionnellement, l'effet de groupe peut être réduit à l'extrême, les ouvrières isolées produisant autant d'oeufs que les groupées (figure 2). Cependant, même dans ce cas, l'effet de groupe apparaît encore dans un retard significatif de la ponte des isolées sur celle des groupées (une seule société a donné cette observation: très populeuse, elle avait environ 400 ouvrières et une reine).

Dans la même publication antérieure, une expérience avait regroupé des ouvrières, primitivement placées en groupes de deux à la sortie de l'hivernage, pour les rassembler en groupes de 6 à 10 indi-

Figure 2: Effet de groupe exceptionnellement réduit à un retard de la ponte des ouvrières isolées sur celle des ouvrières groupées (température 24-26°C). M1, M5, M10: dates moyennes du maximum du nombre d'oeufs pondus par les ouvrières isolées, groupées par 5, ou par 10. Le retard est également visible dans une différence significative des nombres d'oeufs à +27. Figure 2: Group effect exceptionally reduced to a delay in the egg laying by isolated workers compared to grouped ones (temperature 24-26°C). M1, M5, M10: mean dates of the maximum number of eggs laid by isolated, groups of 5, or groups of 10 workers. This delay is also shown by a significant difference between the numbers of eggs at +27.

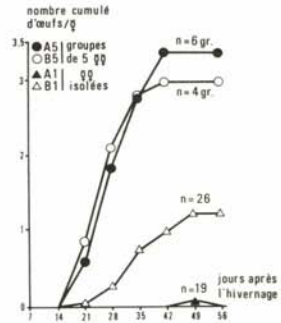
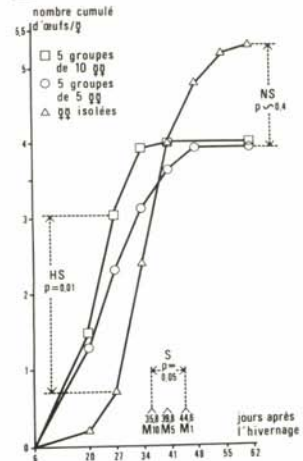


Figure 1: Variation de l'effet de groupe sur la ponte des ouvrières dans deux sociétés différentes A et B (température 24-25°C).

Figure 1: Variation of group effect on the egg laying of the workers in two different societies A and B (temperature 24-25°C).



vidus vingt-et-un jours plus tard. L'un de ces regroupements contenait des ouvrières de deux sociétés différentes: la ponte marquait alors un arrêt d'une semaine, puis repartait. Pour l'ensemble des formations regroupées, la ponte se montrait inférieure en apparence à celle des groupes demeurés constants depuis le début de l'expérience (mais les effectifs étaient trop bas pour donner une différence significative).

L'expérience présente cherche donc à répondre à la question suivante: que se passe-t-il si l'on forme des groupes mixtes de deux sociétés différentes dès l'origine, c'est-à-dire dès la sortie d'hivernage? Observera-t-on une ponte plus faible dans les groupes mixtes que dans les groupes purs?

MATERIEL ET METHODES

Deux sociétés ont servi à cette expérience:

La société N récoltée en forêt de Fontainebleau en octobre 1987 et conservée en hivernage jusqu'à la date zéro (le 3 juin 1988).

La société P récoltée à la même époque au bois de Verrières - à 42 kilomètres de la première - et conservée dans les mêmes conditions jusqu'à la même date.

Quarante groupes de six ouvrières sont formés: dix contenant des ouvrières N, dix contenant des ouvrières P, vingt contenant chacun trois ouvrières N et trois ouvrières P. Dans ces groupes mixtes, désignés par M, la moitié des ouvrières est marquée par l'amputation de la patte médiane droite et provient de N dans les groupes M1 à M10 et de P dans les groupes M11 à M20.

RESULTATS

Les deux sociétés N et P (figure 3) donnent des productions d'oeufs significativement différentes. Cela apparaît d'une part sur les valeurs observées à +34, d'autre part sur les moyennes des dates du nombre maximum d'oeufs pour chaque groupe. Les ouvrières des groupes N pondent plus - et plus rapidement - que celles des groupes P.

Les groupes mixtes mettent plusieurs jours à se constituer en

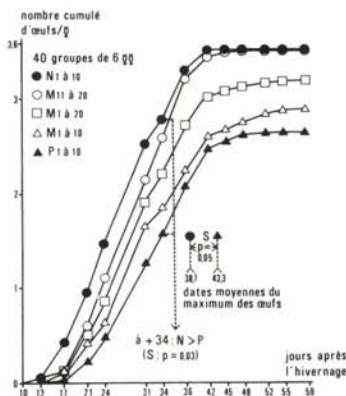


Figure 3: Groupes mêlés (M) d'ouvrières de deux sociétés N et P, significativement différentes par leurs pontes ($N > P$) (température 24-26°C). M1 à 10: ouvrières N marquées par amputation. M11 à 20: ouvrières P marquées par amputation. 1) Moyenne des M proche de la moyenne de N+P. 2) M1 à 10 proches de P, M11 à 20 proches de N.

Figure 3: Mixed groups (M) of workers from two societies N and P, significantly different by their egg laying ($N > P$) (temperature 24-26°C). M1 to 10: N workers marked by amputation. M11 to 20: P workers marked by amputation. 1) The average of M is close to the average of N+P. 2) M1 to 10 are close to P, M11 to 20 are close to N.

groupes cohérents. Au dixième jour, on observe encore un combat par morsures et on recueille deux cadavres, d'origines différentes, assemblés en posture de combat (morsure réciproque); il en est résulté qu'un groupe ne contenait plus que 4 ouvrières au lieu de 6. Cependant, après le 10e jour, les combats disparaissent, il n'y a plus de victime, les groupes se rassemblent en un point du nid et la ponte commence. On pourrait présumer que les hostilités du début aboutiraient à une ponte des groupes mixtes inférieure à celle de tous les groupes purs, ou en retard sur ceux-ci; et cela d'autant plus que la moitié des ouvrières de ces groupes mixtes ont subi l'amputation d'une patte et peuvent en être affaiblies.

Il n'en est rien. En effet, la moyenne de l'ensemble des groupes mixtes est intermédiaire entre les moyennes des groupes purs N et P (figure 3). La somme des oeufs produits par les 118 ouvrières des groupes M (377 oeufs) est quasiment égale à celle des oeufs produits par les 120 ouvrières de N+P (370 oeufs). Les groupes mixtes produisent donc une ponte équivalente à la moyenne des pontes des groupes purs.

Cependant, cette première apparence devient plus complexe si on étudie séparément les deux catégories de groupes M: ceux qui contiennent des ouvrières N amputées et des ouvrières P entières (M1 à 10), et ceux qui contiennent des ouvrières P amputées et des ouvrières N entières (M11 à 20): sans que la différence entre les deux catégories soit significative ($p = 0,27$), elles s'écartent nettement l'une de l'autre. L'ensemble M11 à 20 tend à l'identité avec l'ensemble N; le maximum des oeufs pondus est presque le même pour ces deux ensembles: respectivement 204 et 212, avec la probabilité 0,98 de tirer au hasard ces deux résultats d'un même ensemble. De même, l'ensemble M1 à 10 se rapproche beaucoup de l'ensemble P (maximum des oeufs respectivement de 173 et 158, avec probabilité de 0,65). En somme, chacun des deux ensembles M1 à 10 et M11 à 20 tend à s'identifier au groupe des fourmis non amputées qu'il contient.

L'amputation infligée à une partie des fourmis a-t-elle pour effet de subordonner les amputées à celles qui sont intactes? Pour préciser cela, les ouvrières des groupes M ont été disséquées, après fixation au moment de la fin de leur cycle de ponte. Les ovaires contiennent alors des oeufs souvent dégénérés, mais leur état est en rapport avec leur fonctionnement. Les dissections (figure 4) ont permis de distinguer des ouvrières pondueuses, des ouvrières peu pondueuses et des



	Total	pondeuses	peu	non	χ^2	p	S
M1 à 10 P intactes	38	19	8	5	1513	0.45	NS
M1 à 10 N amputées	38	15	8	5			
M11 à 20 N intactes	29	23	3	3	547	0.02	S
M11 à 20 P amputées	29	16	4	9			
					1822	0.41	NS

Figure 4: Dissection des ouvrières des groupes M, permettant de classer celles-ci en pondueuses, peu pondueuses et non pondueuses. Il y a plus de pondueuses parmi les ouvrières N intactes que parmi les N amputées et les P amputées.

Figure 4: Dissection of workers of M groups in order to class the workers into good layers, poor layers and non-layers. There are more good layers among the undamaged N workers than among the amputated N ones and amputated P ones.

ouvrières non pondueuses parmi quatre catégories: 1) les ouvrières non amputées des groupes M1 à 10, appartenant à la société P, 2) les ouvrières amputées des groupes M1 à 10, appartenant à la société N, 3) les ouvrières non amputées des groupes M11 à 20, appartenant à la société N, 4) les ouvrières amputées des groupes M11 à 20, appartenant à la société P.

On remarque que les ouvrières pondueuses paraissent toujours plus nombreuses parmi les fourmis intactes. Les fourmis de la société N sont nettement plus pondueuses lorsqu'elles sont intactes que lorsqu'elles sont amputées, la différence entre les deux catégories étant significative. Cependant, il n'y a aucune différence significative entre les deux catégories de fourmis de la société P.

Au sein des groupes M1 à M10, il n'y a pas de différence significative sur le nombre des pondueuses entre fourmis N amputées et fourmis P intactes. En revanche, dans les groupes M11 à M20, la différence entre P amputées et N intactes est quasi significative ($\chi^2 = 3,835$ au lieu de 3,841 pour $p = 0,05$). Il y a donc une certaine supériorité des ouvrières intactes sur les amputées, mais cela n'est pas général.

DISCUSSION

On remarque, en premier lieu, que les groupes d'ouvrières mixtes ne manifestent pas d'affaiblissement de la ponte par rapport aux groupes purs, à condition que les groupes soient formés dès la sortie d'hivernage. C'est là un signe de relative ouverture des sociétés de *Leptothorax nylanderii*.

En second lieu, l'opération d'amputation - qui sert au marquage des fourmis - ne constitue pas un handicap très important pour les opérées, mais les place cependant, le plus souvent, en situation d'infériorité par rapport aux non opérées. Certaines observations (SALZEMANN et PLATEAUX, 1988) suggèrent que des rapports de dominance s'établissent entre les fourmis d'un même groupe, les dominantes étant meilleures pondueuses que les autres; mais cela ne constitue pas une hiérarchie rigoureuse, car il demeure souvent deux ou trois pondueuses fortes et équivalentes dans un même groupe de six ouvrières. Lorsqu'un groupe ne contient que des soeurs d'une même société, l'établissement de ces dominances aboutit à un certain niveau de ponte. Lorsque le groupe est mixte, on aboutirait au même niveau moyen de ponte, tandis que le rôle de dominées serait rempli - le plus souvent mais non toujours - par les ouvrières amputées pour cause de marquage.

REFERENCES

PLATEAUX L. et SAINT-PIERRE A., 1982. - L'effet de groupe sur la reproduction des ouvrières de Fourmis *Leptothorax nylanderii* (Foerster) en l'absence de reine et de larves. Col. Intern. U.I.E.I.S., Sect. Fran., Barcelone, 1982, 137-146.

SALZEMANN A. et PLATEAUX L., 1988. - Sur le mécanisme de l'effet de groupe stimulant la ponte des ouvrières de la Fourmi *Leptothorax nylanderii*. Ann. Sc. Nat., Zool., 13e Série, Vol. 9, 37-43.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:335-344 (1989)

PREMIERES OBSERVATIONS SUR LE CARACTERE SOCIAL D'*Evylaeus albipes* F. (HYMENOPERA, HALICTINAE)

C. PLATEAUX-QUENU

Laboratoire d'Evolution, 105 Bd. Raspail, 75006 Paris, France

Résumé :

E. albipes, dont la biologie est pratiquement inconnue, a été élevée au laboratoire.

Les fondatrices creusent des nids constitués, au printemps, d'un rayon de quelques cellules d'où sortent des mâles et des ouvrières, en été, d'un groupe de cellules plus important produisant des mâles et de futures fondatrices. Ces rayons de cellules sont toujours entourés d'une cavité. L'espèce présente donc, habituellement, deux couvées annuelles distinctes.

Certaines fondatrices s'associent en nids polygynes où s'instaure une hiérarchie, la plus grande femelle devenant la pondeuse principale. Les auxiliaires récoltent du pollen de façon continue, sans interruption, puis sont aidées dans cette tâche par les ouvrières au fur et à mesure de leur émergence. Une société digyne mixte s'est constituée spontanément avec une reine *calceatus* et une auxiliaire *albipes*.

Les femelles, fondatrices et ouvrières, présentent un polymorphisme continu avec un large chevauchement de taille. Les ouvrières s'accouplent. Les mâles sont nombreux dans la couvée de printemps (>50%).

Cette espèce est eusociale. Un caractère important est la réouverture des cellules à couvain fermées sitôt la ponte: *E. albipes* partage cette particularité avec seulement cinq autres espèces eusociales d'*Evylaeus*.

Mots clés :

Caste, couvée, cycle annuel, *Evylaeus albipes*, *E. calceatus*, *Halictinae*, monogynie, nid mixte, niveau social, polygynie, polymorphisme.

Summary :

First observations on the social character of *Evylaeus albipes* (F.) (Hym., Halictinae).

E. albipes is closely related to the social *E. calceatus* but hitherto its biology has not been studied. We reared the species in the laboratory. In spring, the foundresses dig burrows, provision a small cluster of cells, then close the entrances of their nests. Males and workers emerge soon after and the latter provision a larger brood comb in summer. Both combs are surrounded by a cavity. Males and future foundresses emerge from the summer brood. The species has two broods a year and is eusocial.

The workers of *albipes* are significantly smaller than the foundresses but the size variation is continuous with a large caste overlap. Males are numerous in the first brood (> 50%) and the workers mate.

Some foundresses establish polygynous nests in which a hierarchy soon appears, the larger female becoming the principal egg layer. In these polygynous nests, and even in the digynous ones, the auxiliaries (or auxiliary) are active continuously from spring until summer when they forage simultaneously with the newly emerged workers. In these nests provisioning occurs non-stop from spring until late summer.

An example of a mixed, digynous nest is described, a foundress *calceatus* being associated, in spring, with a foundress *albipes* taking the part of an auxiliary; the brood was produced uninterruptedly, as described above. A few *calceatus* workers emerged (along with numerous males) and soon started collecting pollen together with the *albipes* auxiliary.

Using the characteristics given by PACKER and KNERER (1985), the social level of the species is estimated and compared with that of *calceatus*. One feature deserves emphasis: the reopening of brood cells soon after egg-laying and during larval feeding, a trait known for only five other eusocial *Evylaeus* species so far.

Key words :

Annual cycle, brood, caste, *Evylaeus albipes*, *E. calceatus*, Halictinae, mixed nest, monogyny, polygyny, polymorphism, social level.

INTRODUCTION

Evylaeus albipes est une espèce trans-paléarctique (EBMER 1988), assez commune en France quoique nettement moins abondante que sa proche parente, *E. calceatus*. Elle diffère de celle-ci par la taille, un peu plus réduite, et la forme de la tête, plus longue et étroite.

On sait fort peu de choses sur la biologie de cette espèce. En 1968, KNERER signale qu'elle ne comporte qu'une seule génération par an, ce qui semble désigner une espèce solitaire; mais en 1980, le même auteur mentionne les ouvrières de cette espèce, peu différentes des reines et le taux élevé, dépassant souvent 50%, de mâles dans la première couvée; ces ouvrières n'étaient pas connues auparavant.

J'élève au laboratoire, depuis de nombreuses années, *E. calceatus*. J'ai entrepris l'étude d'*E. albipes* afin de comparer la biologie et le comportement social de ces espèces voisines.

MATERIEL ET METHODES

En Dordogne, *E. albipes* apparaît au début d'avril un peu plus tardivement qu'*E. calceatus*, mais les deux espèces volent simultanément. Des fondatrices de Dordogne et de la région parisienne, capturées lors de leurs premières sorties, ont été encagées en avril. Une seule fondatrice provenait du Pas-de-Calais: capturée à l'automne 1987, elle a passé près de huit mois au réfrigérateur avant d'être introduite en cage au printemps 1988 (nid 27-1, voir plus bas).

Les conditions d'élevage sont les mêmes que pour *E. calceatus*: cages d'un volume d'un mètre cube; éléments de 37 cm de long, 15 cm de

large, 7 mm d'épaisseur, remplis de terre destinée à la nidification, flanqués de parois vitrées; irrigation de la terre assurée par des cordons en nylon trempant dans l'eau par leurs extrémités libres; fleurs fraîches ou artificielles saupoudrées de pollen (*Cedrus atlanticus* et *Cirsium eriophorum*); abreuvoirs contenant du miel dilué; éclairage assuré par des tubes néon de 18 W et des ampoules halogènes de 150 W placés au-dessus du plafond, vitré, de la cage; photopériode conforme à celle de la nature (PLATEAUX-QUENU 1985).

RESULTATS

Ces premières observations m'ont permis de découvrir le cycle annuel de l'espèce et d'en préciser le caractère social.

A. Monogynie.

E. albipes creuse, au printemps, un nid qui ressemble beaucoup à celui de *calceatus*: dans un conduit subvertical se jette un court conduit latéral menant à un rayon de cellules entourées d'une cavité. Le procédé de construction des cellules, un peu plus courtes et plus minces que celles de *calceatus*, est le même que chez cette dernière espèce: la première cellule, ou les cellules constituant un rayon, quel que soit leur nombre, sont entourées d'une voûte complète, agrandie à chaque addition de nouvelle cellule (PLATEAUX-QUENU 1973).

A l'éclosion de la première couvée, le rayon de printemps et la voûte qui l'entoure sont remplis de terre et un nouveau rayon apparaît, plus en profondeur, constitué de cellules plus nombreuses; le nid d'été.

Le nid de printemps comporte de 3 à 12 cellules, renfermant des mâles plus des ouvrières. La fondatrice en complète une, au plus, chaque jour puis ferme l'entrée de son nid. Environ un mois après le creusement de la première cellule, le nid s'ouvre à nouveau et l'approvisionnement d'été en pollen commence rapidement, inauguré, généralement par les ouvrières, parfois aussi par la fondatrice qui cède ce rôle aux ouvrières dès leur entrée en activité; ce nid d'été produira les sexués.

- Exemple 1: nid 20-1. Fondatrice capturée à Thiais (région parisienne) le 30-4-84. Nid creusé le 4-5, approvisionné en pollen du 14-5 au 1-6 (9 cellules), fermé le 2-6, rouvert le 25-6, réapprovisionné par la fondatrice le 2-7 puis uniquement par sa fille à partir du 7-7, retiré de cage et examiné le 17-7 (fig. 1, gauche): reine à ovaires développés = pondreuse, fille = ouvrière.

- Exemple 2: nid 62b1. Fondatrice capturée à La Mouthe (Dordogne) le 10-4-86. Nid creusé le 14-4, approvisionné en pollen du 29-4 au 10-5 (7 cellules), fermé le 12-5, rouvert le 5-6, réapprovisionné par l'ouvrière 1 le 5-6, les ouvrières 1+2 le 15-6, les ouvrières 1+2+3 le 29-6, retiré de la cage et examiné le 19-7 (fig. 1, droite): reine = pondreuse, filles = ouvrières, ordre d'émergence du début de la seconde couvée: 10 ♂, 1 ♀, 2 ♂, 1 ♀, 1 ♂, 1 ♀, 2 ♂, 7 ♀, 1 ♂, 5 ♀, 2 ♂...

On observe, dans ce nid de seconde couvée, la protérandrie. De plus, une différence très hautement significative ($p = 0,001$) sépare la moyenne des poids nymphaux des femelles ($M = 31,91$ mg, $n = 16$) de celle des mâles ($M = 23,62$ mg, $n = 8$).

- Exemple 3:
nid 27-1. Fondatrice
capturée à Au-
dreselles (Pas-
de-Calais) le 3-9-
87, mise au réfri-
gérateur, à environ
7° C, du 9-9-87 au
28-4-88, puis en-
cagée le 28-4. Nid
creusé le 1-5, ap-
provisionné en
pollen du 8 au 25-
5 (12 cellules),
fermé le 26-5,
ouvert le 3-6,
réapprovisionné
par la fondatrice
les 5 et 7-6 puis
par les ouvrières
à partir du 8-6,
retiré de cage et
examiné le 16-7
(fig. 2).

Dans cet exemple, il convient de remarquer:

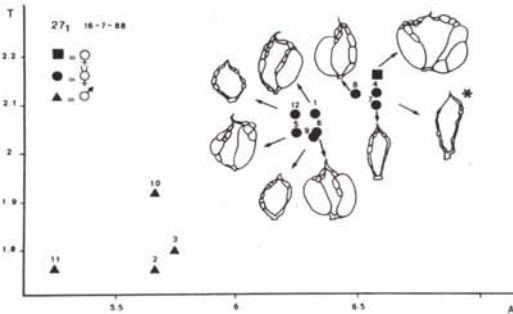


Fig.2.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) de la population de la société estivale 27-1; développement ovarien des femelles. Les chiffres 1, 2, 3... indiquent l'ordre d'apparition des individus de première couvée. L'ouvrière 4* a quitté le nid.

Fig.2.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) of the population of the summer society 27-1; ovarian development of the females. The numbers 1, 2, 3... show the order of emergence of the first brood individuals. Worker 4* abandoned the natal nest.

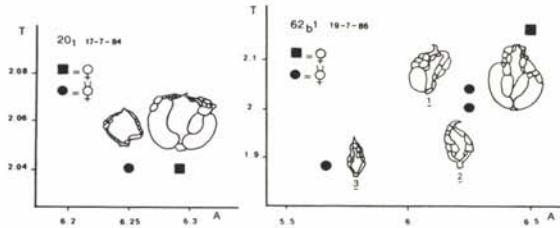


Fig.1.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) et développement ovarien des femelles de deux sociétés estivales. A gauche: nid 20-1; à droite: nid 62b1 avec les ouvrières 1, 2 et 3.

Fig.1.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in two summer societies. On the left: nest 20-1; on the right: nest 62b1 with the workers 1, 2 and 3.

. la très brève fermeture du nid sitôt l'approvisionnement de printemps (26-5 au 3-6 = 8 jours);

. la grande taille des ouvrières apparues, avec leurs frères, dans l'ordre suivant: ♀, ♂, ♂, ♀, ♀, ♀, ♀, ♀, ♀, ♂, ♂, ♀;

. le développement ovarien, imparfaitement inhibé par la reine, d'un certain nombre d'entre elles;

. le cas de l'ouvrière 4*, la plus grande de toutes, ayant participé à l'approvisionnement du nid commun le 16-6 puis quitté ce nid le 21-6, fondé un nid nouveau et complété une cellule (l'adulte issu de cette ponte n'a

malheureusement pu être obtenu);

- . le cas de deux ouvrières, 7 et 9 qui n'ont pas participé à la récolte;
- . le fait que deux cellules, au lieu d'une, ont été complétées en un jour dès que quatre pourvoyeuses travaillaient simultanément.

Dans ces trois exemples, on voit qu'*E. albipes* est une espèce eusociale comportant un nombre variable d'ouvrières; les périodes d'activité à l'extérieur du nid: printemps pour les fondatrices, été pour les ouvrières, sont séparées par une phase d'apparente inactivité, les nids demeurant alors fermés. Le couvain est produit de façon périodique, l'espèce présentant deux couvées annuelles distinctes.

B. Polygynie.

Des sociétés polygynes se constituent facilement dès que l'on introduit, simultanément ou successivement, plusieurs fondatrices dans une même cage. Capturées dans la nature, de telles fondatrices sont vraisemblablement non soeurs.

a) Digynie.

Exemple: nid 23-1. Deux fondatrices capturées à Thiais (région parisienne) le 18-5-84. Nid creusé en 23-1 par ♀ blanche le 23-5, autre nid creusé dans l'élément voisin 24-1 par ♀ jaune le même jour, cohabitation des deux ♀ en 23-1 le 28-5, récolte du pollen par ♀ blanche, éclosion de quelques mâles, puis le 2-7 de l'♂ 1, le 19-7 de l'♂ 2, le 23-7 de l'♂ 3, début de la récolte par l'♂ 1 avec ♀ blanche le 15-7, retrait et examen du nid le 25-7 (fig. 3): ♀ blanche = auxiliaire, ♀ jaune = reine.

Dans cet exemple, ainsi que dans deux autres identiques, l'auxiliaire blanche est encore active, aidée par l'ouvrière 1, quand j'examine le nid. Elle a approvisionné seule le nid du 28-5 au 14-7, puis en compagnie de la première ouvrière à partir du 15-7. Le nid ne se ferme pas: les approvisionnements de printemps et d'été ne font qu'un, le couvain est produit de façon continue comme le montrerait une espèce solitaire. J'ignore quand et comment apparaissent les sexués dans ce cas.

b) Trigynie.

Exemple: nid 35-1. Réunion spontanée dans un nid commun de trois fondatrices non soeurs capturées à La Mouthe (Dordogne) début avril 1988; approvisionnement du nid par ♀ jaune et ♀ rouge début mai, aidées par

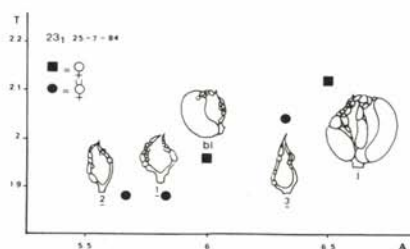


Fig.3.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile, T, largeur de la tête) et développement ovarien des femelles de la société digyne 23-1. bl: blanche (auxiliaire); j: jaune (reine); 1, 2, 3: ouvrières.

Fig.3.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in the digynous society 23-1. bl: white (auxiliary); j: yellow (queen); 1, 2, 3: workers.

les ♀ 1 le 21-6 et 2 le 25-6; examen du nid le 23-7 (fig. 4): ♀ jaune et ♀ rouge = auxiliaires, ♀ blanche = pondeuse (la plus grande des trois).

Dans cet exemple, comme dans le précédent, on observe une division du travail et, par ailleurs, un chevauchement net entre la taille des fondatrices et celle des ouvrières.

c) Nid mixte.

C'est un cas particulier de société digyne qui s'est constituée spontanément dans une cage contenant des fondatrices des deux espèces provenant l'une (*calceatus*) de l'élevage 1987, l'autre (*albipes*) de La Mouthe (Dordogne).

Exemple: nid 34-1. Nid creusé le 18-4-88, approvisionné en pollen par ♀ *albipes* à partir du 27-4 aidée par ♀ *calceatus* 1 dès le 27-5 († 28-6, non disséquée), ♀ *calceatus* 2 le 10-6, ♀ *calceatus* 3 le 21-6 et ♀ *calceatus* 4 le 30-6; nid retiré de la cage et examiné le 23-7 (fig. 5): ♀ blanche = auxiliaire *albipes*, ♀ rouge = reine *calceatus*.

L'existence et le fonctionnement de ce nid mixte suggère quelques remarques: - l'architecture semblable du nid et la taille voisine des cellules permet une cohabitation entre espèces différentes; - une tolérance interspécifique doit s'exercer dans le cas présent;

34-1. bl: *albipes* blanche (auxiliaire); r: *calceatus* rouge (reine); 1, 2, 3, 4: ouvrières *calceatus* avec leur date d'entrée en activité.

Fig.5.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in the mixed digynous society 34-1. bl: white *albipes* (auxiliary); r: red *calceatus* (queen); 1, 2, 3, 4: *calceatus* workers with the date of their first collecting trip.

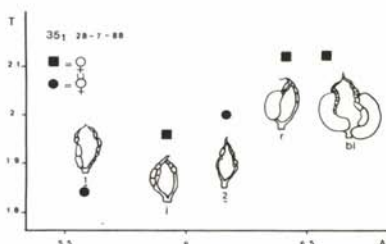


Fig.4.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) et développement ovarien des femelles de la société trigyne 35-1. bl: blanche (reine); j: jaune (auxiliaire); r: rouge (auxiliaire); 1, 2: ouvrières.

Fig.4.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in the trigynous society 35-1. bl: white (queen); j: yellow (auxiliary); r: red (auxiliary); 1, 2: workers.

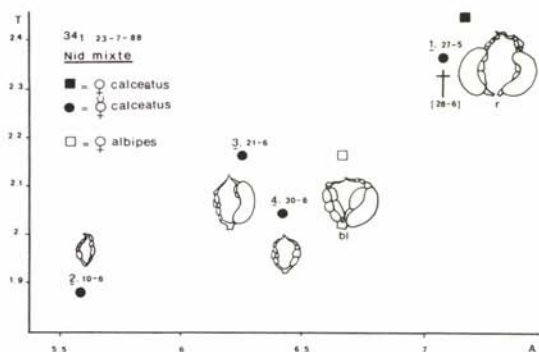


Fig.5.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) et développement ovarien de la société mixte digyne 34-1.

- les ouvrières appartiennent toutes à l'espèce *calceatus* comme la multitude de mâles produits avant, parmi et après elles;
- j'ai observé directement, à travers une vitre, l'auxiliaire *albipes* et les ouvrières *calceatus* garnissant, le même jour, une même cellule: il y a bien travail en commun des deux espèces;
- le couvain recueilli le 23 juillet comprenait des mâles et une quinzaine de femelles, tous de l'espèce *calceatus*; au total, environ 65 cellules ont été complétées dans ce nid;
- cette digynie mixte a entraîné une activité continue de la société, l'auxiliaire étant une *albipes* imposant le rythme propre à toute auxiliaire de son espèce; une auxiliaire *calceatus*, placée dans la même situation, aurait complété une douzaine de cellules au plus (PLATEAUX-QUENU 1984), puis serait restée dans le nid fermé jusqu'à l'éclosion des premières ouvrières pour reprendre éventuellement, avec ces dernières, son activité de pourvoyeuse;
- ici encore, la reine (*calceatus*) est plus grande que l'auxiliaire (*albipes*): la pondreuse principale a dominé l'auxiliaire qui n'a pu se reproduire.

DISCUSSION

E. albipes est, fondamentalement, une espèce eusociale comprenant une première couvée d'ouvrières et de mâles, une seconde couvée de futures fondatrices et de mâles. Les femelles, fondatrices et ouvrières, présentent un polymorphisme continu (fig. 6) avec un large recouvrement de taille. La différence de taille entre fondatrices ($n = 40$) et ouvrières ($n = 51$) est très hautement significative avec une probabilité inférieure à un pour mille.

PACKER et KNERER (1985) ont fait, sur un groupe restreint d'*Evy-laeus*, incluant *calceatus*, une analyse multivariée de divers caractères biologiques pour tenter de classer les espèces selon leur niveau social relatif.

Le niveau social d'*albipes* peut être testé à l'aide de ces caractères, énumérés ci-dessous par ordre d'importance décroissante:

Fig. 6.- Variation de taille de fondatrices et de leur descendance: ouvrières et mâles. A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

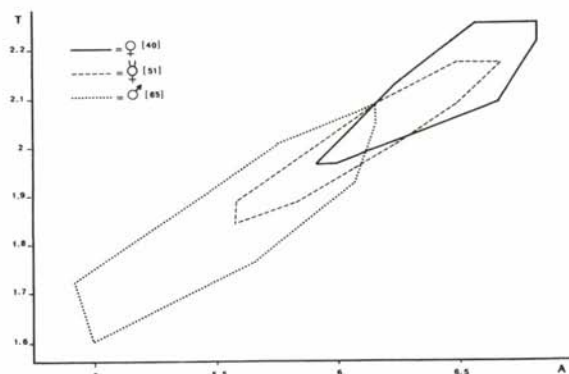


Fig. 6.- Variation in size of foundresses and their progeny: workers and males. A, wing length; T, head width (in millimetres).

1. Réduction de la proportion de mâles dans la première couvée. Si le nid 27-1 (fig. 2), comportant 12 cellules, produit 1/3 de mâles, d'autres nids en comptent plus de 50 %. Les mâles *albipes* sont nombreux en première couvée.
2. Réduction de la proportion d'ouvrières fécondées. Les ouvrières d'*albipes*, comme les fondatrices, sont fortement attractives, dès leur émergence, pour les nombreux mâles présents dans la cage et sont très vite fécondées.
3. Réduction de la proportion d'ouvrières ayant les ovaires développés. Si les ouvrières sont peu nombreuses (fig. 1, 3 et 4), leur développement ovarien est nul ou faible. Le seul exemple de société incluant 8 ouvrières (fig. 2) montre un certain développement ovarien chez 4 d'entre elles; en outre la plus grande quitte la société et fonde son propre nid ailleurs.
4. Accroissement du nombre moyen d'ouvrières. Ce nombre semble relativement faible chez *albipes*: 1 à 8 à ce jour.
5. Accroissement de la différence de taille entre reine et ouvrières. Cette différence est, ici, très hautement significative mais avec un large chevauchement de taille entre les castes (fig. 6).
6. Contact accru entre les adultes et le couvain qui se développe. Fermées sitôt la ponte, les cellules sont rouvertes et inspectées. La fondatrice, au printemps, la fondatrice et les ouvrières, en été, rouvrent les cellules complétées, y entrent, y demeurent quelques minutes, en sortent à reculons et les referment aussitôt. Ces visites commencent très vite après la ponte et semblent fréquentes auprès du couvain jeune. Les fèces restent collées au plafond des cellules comme chez *calceatus*. Ce contact, tantôt permanent, tantôt périodique, entre adultes et couvain n'est signalé, par ailleurs, que chez cinq autres espèces eusociales d'*Evylaeus*: *marginatus* (PLATEAUX-QUENU 1959), *cinctipes*, *malachurus*, *linearis* (KNERER et PLATEAUX-QUENU 1966, KNERER 1983) et *calceatus* (PLATEAUX-QUENU 1973). BATRA observe cette particularité chez d'autres *Halictinae* sociales: *Lasioglossum zephyrum* (1964), *L. versatum* et *Halictus rubicundus* (1968), KNERER (1980*) chez *H. ligatus*.

L'architecture du nid, sa défense (la portière est absente chez *albipes*) et la polygynie ne semblent pas, aux auteurs précités, être reliés au niveau social. L'absence de relation entre polygynie et niveau social implique que la route semisociale vers l'eusocialité n'a pas été suivie par le genre *Evylaeus* qui a dû emprunter une voie directe.

Comparons, enfin, les espèces proches parentes *albipes* et *calceatus*.

- Ressemblances. Plusieurs caractères sont communs à ces deux espèces sympatriques:
 - . morphologie extérieure, genitalia mâles de formes voisines (DO PHAM et al. 1984)
 - . architecture et construction du nid
 - . cycle du nid monogyne
 - . durée de développement du couvain: environ un mois depuis l'oeuf jusqu'à l'imago
 - . absence de portière
 - . accouplement des ouvrières (avec, en outre, chez *albipes*, des coups d'antenne du mâle sur la tête de la femelle) et fécondation de celles-

ci (100 % d'ouvrières fécondées en cage et 85 % dans la nature du 10 au 30 juillet 1984 chez *calceatus* (PLATEAUX-QUENU 1985), 100 % d'ouvrières fécondées en cage chez *albipes*)

- . formation de groupes de sommeil de mâles: connus chez *calceatus* de longue date (TORRA 1913, SCHREMMER 1955), ils se forment chaque soir chez *albipes* en un point de la cage, les mâles se trouvant en contact les uns avec les autres par les antennes ou les pattes
- . polygynie fréquente en élevage
- . réouverture et inspection des cellules à couvain.

- Différences.

. différences écologiques atténuant la concurrence entre les deux espèces:

- .. préférence d'*albipes* pour les renoncules, de *calceatus* pour les composées
- .. décalage dans les heures de récolte: le matin tôt puis l'après-midi chez *albipes*, uniquement le matin et de façon continue chez *calceatus*, en élevage
- . proportion beaucoup plus élevée de mâles en première couvée chez *albipes* (>50 %) que chez *calceatus* (18 % dans 22 sociétés, avec 0 % dans 14 d'entre elles (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1980))
- . polymorphisme continu des castes avec large recouvrement de taille chez *albipes* mais minime recouvrement chez *calceatus* dans les mêmes conditions d'élevage (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1979)
- . approvisionnement en pollen continu en digynie chez *albipes* et non chez *calceatus* où le phénomène n'apparaît qu'en tétragynie (PLATEAUX-QUENU 1984)
- . polygynie chez *albipes*: pondreuse principale = la plus grande femelle, polygynie chez *calceatus*: pondreuse principale = la première installée au nid, quelle que soit sa taille (PLATEAUX-QUENU 1984)
- . abandon du nid natal 27-1 par une grande ouvrière *albipes* qui fonde ailleurs son propre nid: phénomène inconnu chez *calceatus*.

Ces différences indiquent, pour *albipes*, un niveau social inférieur à celui de *calceatus*, les caractères les plus primitifs demeurant l'abondance des mâles en première couvée et le polymorphisme moins marqué des castes.

Une étude ultérieure permettra de mettre en lumière les potentialités des ouvrières *albipes* qui, déjà, me paraissent moins différenciées physiologiquement que celles de leur proche parente, *E. calceatus*.

REMERCIEMENTS. Je tiens à remercier vivement le père A.W. EBMER qui a déterminé tous les spécimens du nid mixte 34-1 présentant, pour moi, quelque ambiguïté.

REFERENCES

- BATRA S.W.T., 1964.- Behavior of the social bee *Lasioglossum zephyrum* within the nest (Hymenoptera: Halictidae). *Ins. Soc.* 11, 159-185.
 1968.- Behavior of some social and solitary bees within their nests. *J. Kans. Ent. Soc.*, 41, n° 1, 120-133.
 DO PHAM T.T., PLATEAUX-QUENU C. et PLATEAUX L., 1984.- Etude comparative des genitalia mâles de quelques *Halictinae* (Hymenoptera). Répercussion éventuelle sur la classification. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 20 (1), 3-46.

EBMER A.W., 1988.- Kritische Liste der nicht-parasitischen *Halictidae* Österreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). Linzer biol. Beitr. 20/2, 527-711.

KNERER G., 1968.- Zur Bienenfauna Niederösterreichs: Die Unterfamilie Halictinae. Sond. aus. Zool. Anz., Bd 181, Heft 1/2, 82-117. 1980.- Evolution of Halictine castes. Naturwiss. 67, 133-135. 1980*.- Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille (Hymenoptera; Halictidae). Zool. Jb. Syst. 107, 511-536. 1983.- The biology and social behavior of *Evylaeus linearis* (Schenck) (Apoidea, Halictinae). Zool. Anz., Jena 211, 3/4, 177-186.

KNERER G. et PLATEAUX-QUENU C., 1966.- Sur l'importance de l'ouverture des cellules à couvain dans l'évolution des Halictinae (Insectes Hyménoptères) sociaux. C. R. Acad. Sc., Paris, 263, 1622-1625.

PACKER L. et KNERER G., 1985.- Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera; Halictidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 17, 143-149.

PLATEAUX-QUENU C., 1959.- Un nouveau type de société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brullé. Ann. Biol., 35, 9-10-11-12, 325-345. 1973.- Construction et évolution annuelle d'un nid d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) avec quelques considérations sur la division du travail dans les sociétés monogynes et digynes. Ins. Soc., 20, n° 3, 297-320. 1984.- Fondation tétragyne chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Actes Coll. Ins. Soc., 1, 225-231. 1985.- Seconde couvée d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Les fondatrices sont-elles seules capables d'engendrer des fondatrices? Ann. Sc. Nat. Zool., Paris, 13ème série, 7, 13-21.

PLATEAUX-QUENU C. et PLATEAUX L., 1979.- Action de la température sur la taille des ouvrières d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Ann. Sc. Nat. Zool., Paris, 13ème série, 1, 63-67. 1980.- Analyse des constituants mâles et femelles de la première couvée chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Ann. Sc. Nat. Zool., Paris, 13ème série, 2, 209-214.

TORKA V., 1913.- Die Bienen der Provinz Posen. Abteilung der deutschen Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft in Posen. Posen Zs. D. Ges. Wiss. natw. Abt., 20, 97-181.

SCHREMMER F., 1955.- Beobachtungen über die Nachtruhe bei Hymenopteren, insbesondere die Männchenschlafgesellschaften von *Halictus*. Osterr. Zool. Z., 6, n° 1-2, 70-89.

Actes coll. Insectes Sociaux, 5:345-352 (1989)

QUELQUES ASPECTS DE LA STRATEGIE INDIVIDUELLE
D'APPROVISIONNEMENT DE *Formica cunicularia* (HYMENOPTERA,
FORMICIDAE)

L. DEFFERNEZ

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Faculté des Sciences, Univ.
libre de Bruxelles, Av. F. Roosevelt, 50, CP 160, 1050 Bruxelles, Belgique

RESUME

Nous présentons quelques aspects de la stratégie individuelle d'approvisionnement d'une espèce des régions tempérées: *Formica cunicularia*. Les observations de terrain sont menées dans une petite localité du sud de la Belgique. Les relevés des rythmes temporels d'activité de la colonie type montrent que *Formica cunicularia* est une espèce diurne dont l'activité est largement dépendante des facteurs climatiques. L'étude de la distribution azimutale de la colonie montre que l'activité d'approvisionnement n'est pas répartie de manière homogène autour du nid. Cette hétérogénéité pourrait s'expliquer par le caractère également hétérogène de la répartition des items alimentaires. L'individualisation de certaines fourrageuses nous a permis de les suivre dans leurs trajectoires. De manière générale, une trajectoire comporte une zone de recherche très circonvoluée nettement séparée des trajets reliant le nid et la source presque rectilignes. L'étude des trajectoires individuelles montre aussi que la possession d'une mémoire à court terme permet aux fourrageuses de développer une mémoire à long terme qui se traduit par une fidélité spatiale. Nos observations mettent également en évidence les sorties massives d'ouvrières lors du retour au nid d'une fourrageuse chargée. Un tel phénomène peut être considéré comme une forme archaïque de recrutement.

Mots clés : Formicidae, *Formica cunicularia*, fourragement individuel, mémoire à court terme, mémoire à long terme.

SUMMARY : Some aspects of the individual foraging strategy of *Formica cunicularia*.

We describe some aspects of the individual foraging strategy of an ant living in temperate regions: *Formica cunicularia*. The field observations were made in the south of Belgium. The observations of the daily activity of the chosen colony show that *Formica cunicularia* is a diurnal species whose activity is largely influenced by weather conditions. The colony's azimuthal distribution is not distributed uniformly around the nest. This can be explained by the heterogeneous distribution of the food items. Colour marks on certain members of the colony allowed us to follow them. A typical path includes a very

convoluted search area quite distinct from the nearly straight course between the nest and the source. The study of individual paths also shows that the ant's short term memory allows the foragers to develop a long-term memory characterised by a fidelity to certain places. Our observations also make it clear that many workers leave the nest when a forager returns with food. This can be seen as an archaic form of recruitment.

Key words: Formicidae, Formica cunicularia, individual foraging, short-term memory, long-term memory.

INTRODUCTION

Si l'étude des insectes sociaux et en particulier celle des fourmis a pris une ampleur aussi considérable, c'est aussi à cause de la place qu'occupe, au sein de ces sociétés, la communication. Un exemple classique de communication nous est fourni par le recrutement alimentaire. Chez de nombreuses espèces de fourmis en effet (Verhaeghe J.C., 1978) la découverte d'une source de nourriture par un individu: la recruteuse entraîne le dépôt d'une piste chimique entre le nid et la source. Cette piste guidera jusqu'à la source les autres individus de la colonie: les recrutées qui, après avoir été en contact avec la nourriture, deviendront à leur tour recruteuses et renforceront la piste. Le recrutement alimentaire constitue donc un processus autocatalytique nécessitant à fortiori un grand nombre d'individus. Il n'est donc pas surprenant qu'un tel mécanisme se développe principalement au sein des grandes sociétés constituées par des individus au programme comportemental simple (Beckers et al., en prép.).

On est dès lors en droit de se demander comment les petites sociétés parviennent à exploiter efficacement le milieu qu'elles occupent.

Chez Neoponera apicalis, espèce mexicaine étudiée par Fresneau (1985) et dont les colonies comprennent de 50 à 200 individus, les fourmis fourragent solitairement et présentent une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire exploitée. De telles sociétés sont en réalité constituées par des individus au programme performant, déterministe, capables de développer, par apprentissage, une mémoire à long terme c'est-à-dire une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire exploitée.

Afin de comparer les stratégies individuelles d'espèces occupant des milieux tout à fait différents, j'ai entrepris l'étude d'une espèce à stratégie individuelle des régions tempérées: Formica cunicularia (sous-genre Serviformica) dont les colonies comprennent de 500 à 2000 individus.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail comporte, d'une part, une étude de terrain qui vise à cerner l'éco-éthologie de cette espèce et, d'autre part, une étude en laboratoire qui permet d'étudier, dans des conditions expérimentales plus contrôlées, les mécanismes de base qui régissent l'organisation de la société. Nous ne présentons ici que certains résultats de terrain: rythmes temporels d'activité de la colonie étudiée, distributions azimutales (=distributions des rentrées et des sorties autour du nid), fidélité azimutale individuelle et étude des trajectoires individuelles.

1. *Site d'étude*

Le travail de terrain est mené à Treignes, petite localité du sud de la Belgique. Le terrain d'étude mesure 52 m de long sur 8 m de large. Il est traversé longitudinalement par une voie de chemin de fer désaffectée. Le substrat est composé de ballast, de sol noir et de végétation aux zones de distribution bien définies. Le nid étudié est situé approximativement au centre du terrain expérimental sous une traverse de chemin de fer.

2. *Rythmes d'activité*

Le rythme d'activité de la colonie est établi sur base des mesures des flux de rentrée et de sortie des fourmis au travers d'un carré de plâtre de 40 x 40 cms centré sur l'ouverture du nid (Fig.1).

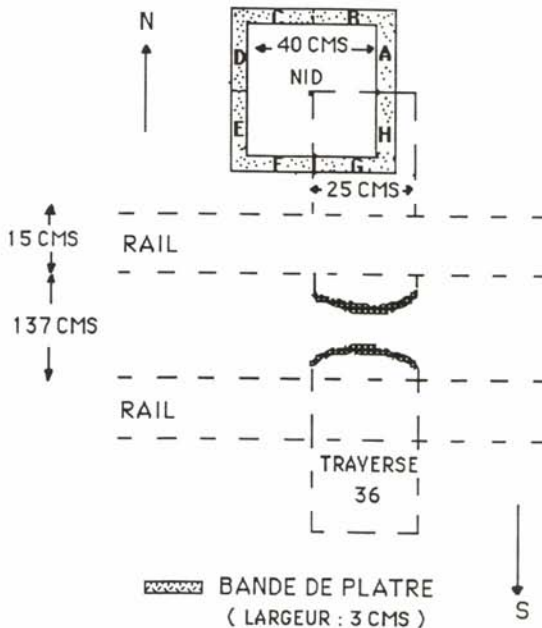


FIG.1: Dispositif installé autour du nid pour le relevé des rythmes d'activité et des distributions azimutales de la colonie.

FIG.1: Experimental set-up to measure the activity rhythms and directional forager distribution around the nest.

Chaque côté du carré est constitué par une bande de plâtre de 3 cms de large subdivisée en deux parties chacune constituant un secteur. Le carré comprend ainsi huit secteurs numérotés de A à H.

L'expérimentation consiste à comptabiliser, toutes les demi-heures, durant une période de 10 minutes, les rentrées et sorties des fourrageuses de part et d'autre de la bande de plâtre. Le protocole est conçu de manière à distinguer les flux au sein des différents secteurs. Ceci permet de mesurer simultanément la distribution azimutale.

Divers facteurs climatiques: température de l'air, sur sol herbeux et sur sol non herbeux sont enregistrés régulièrement au cours de la journée.

3. Distribution azimutale

La distribution azimutale de la colonie est établie sur base des relevés des flux de rentrée et de sortie des individus au travers des différents secteurs du carré de plâtre construit autour du nid et dont le protocole a été décrit ci-dessus. De telles données nous permettent en effet d'établir, pour chaque journée d'expérimentation, la distribution des fréquences relatives des rentrées et des sorties autour du nid.

4. Fidélité azimutale individuelle

Parallèlement aux observations précédentes, nous avons pu prendre en considération les secteurs de rentrée et de sortie de fourrageuses préalablement individualisées à l'aide de marques colorées. Ces relevés permettent de déterminer dans quelle mesure les individus restent fidèles à une direction particulière dès leur sortie du nid.

5. Trajectoires individuelles

L'étude de la fidélité spatiale individuelle nécessite le suivi des individus dans leurs trajectoires. Pratiquement, l'expérimentation consiste à suivre des fourmis préalablement individualisées à l'aide de marques colorées. Tout en suivant la fourrageuse, l'expérimentateur place à intervalles réguliers des piquets numérotés par ordre croissant. Une fois l'entière de la trajectoire visualisée, les coordonnées des différents piquets sont relevées par un système de triangulation avec un nombre donné de paires de points de repère.

RESULTATS

1. Rythmes d'activité

A la Fig.2, nous avons représenté les rythmes d'activité de la colonie (nombres moyens de rentrées et de sorties par minute) aux dates des 16 et 20 août 1986 et du 4 septembre 1986. Pour les deux premières dates signalées, nous avons également représenté l'évolution des conditions climatiques.

Il ressort clairement de ces figures que l'activité d'approvisionnement est diurne et largement conditionnée par les variables climatiques.

Si les températures au sol dépassent les 25°C, situation observée le 16 août 86, le nombre moyen de sorties peut dépasser 10 individus par minute. Par contre, lorsqu'elles n'atteignent pas ce seuil, situation des 20 août et 4 septembre, l'activité est beaucoup moins importante: on observe rarement plus de cinq sorties en moyenne par minute.

Lorsque les conditions climatiques sont favorables, situation du 16 août 1986, l'activité est non seulement importante mais également continue: nous pouvons en effet globalement estimer que le nombre de sorties excède le nombre de rentrées dans la matinée, l'écart s'estompant puis s'inversant par la suite. Lorsque les températures conviennent moins, l'activité est plus faible et beaucoup plus discontinue: on ne peut plus définir dans ce cas une évolution stricte du flux de sortie par rapport au flux de rentrée: à différents moments de la journée apparaissent des maxima de sortie. Ceux-ci nous semblent liés à des sorties massives d'ouvrières observées lors du retour au nid de fourrageuses chargées. Des expériences plus précises devront nous permettre prochainement de confirmer l'existence d'un "phénomène d'invitation" et de déterminer ses conditions d'existence. Notons qu'un tel phénomène, qui peut être

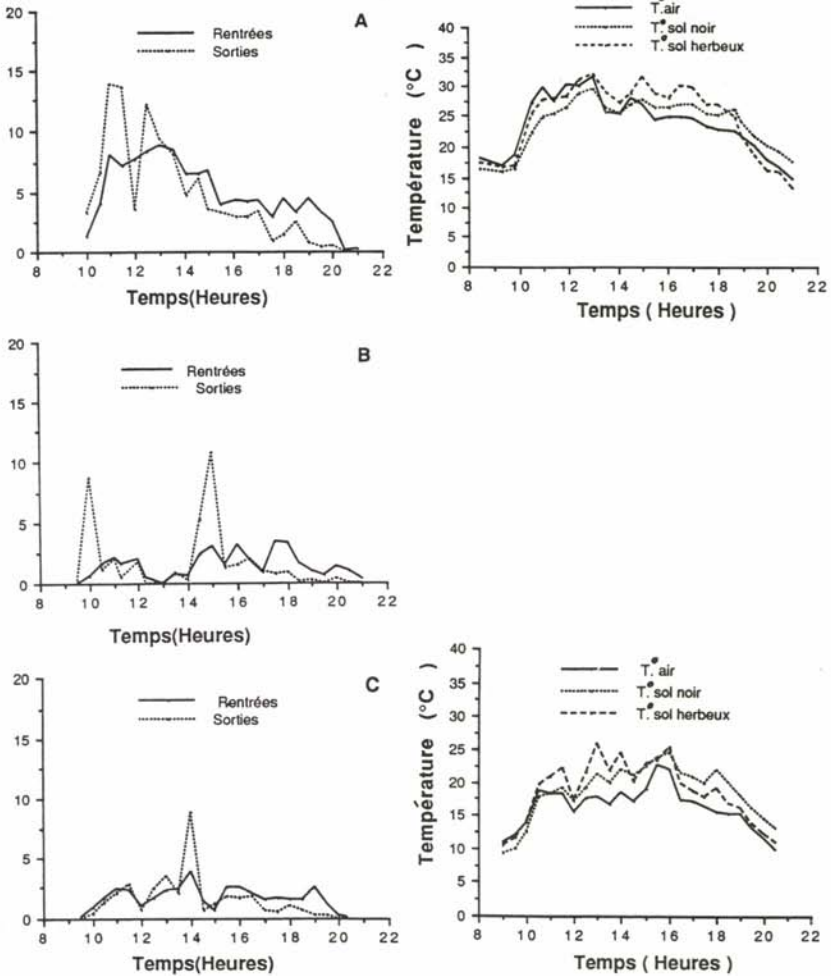


FIG.2:Rythmes journaliers d'activité de la colonie: nombres moyens-par minute-des rentrées et des sorties en fonction de l'heure de la journée(heure solaire=heure locale-01h45'). **A:** 16 août 1986-**B:** 20 août 1986-**C:** 4 septembre 1986. Pour les 16 août et 4 septembre, nous avons également représenté l'évolution des conditions climatiques.

FIG.2:The colony's daily activity rhythm (average numbers of entries and exits per minute) as a function of the time of day (solar time=daily time-01h45'). **A:** 16th of August 1986. **B:** 20th of August 1986. **C:** 4th of September 1986. The 16th of August and the 4th of September, the meteorological conditions are also represented.

considéré comme une forme archaïque de recrutement, a déjà été mis en évidence par Lachaud (1985) chez l'espèce mexicaine Ectatomma ruidum qui développe également une stratégie individuelle d'approvisionnement.

2. Distribution azimuthale

A la Fig.3, nous avons représenté la distribution azimuthale de la colonie le 16 août 86. Sont indiquées, pour chaque secteur, les fréquences relatives (c'est-à-dire par rapport à l'activité totale) des rentrées et des sorties exprimées en pour-cent.

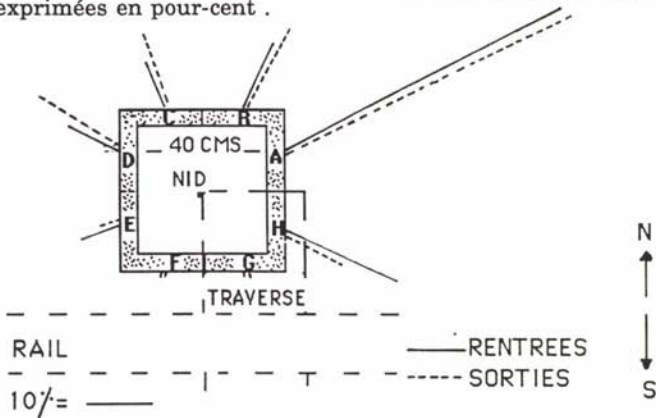


FIG.3: Distribution azimuthale de la colonie (distribution des rentrées et des sorties) le 16 août 1986. Sont indiquées, pour chaque secteur, les fréquences relatives des rentrées et des sorties exprimées en pour-cent.

FIG.3: Directional forager distribution (entries and exits) on the 16th of August 1986. For each sector, the relative frequencies of entries and exists with respect to the total activity are indicated.

Il ressort de cette figure que l'activité d'approvisionnement n'est pas répartie de manière homogène autour du nid: alors que le secteur A est très fréquenté, les secteurs E, F et G ne le sont pour ainsi dire pas. Les zones B-C-D et H quant à elles présentent une activité intermédiaire.

De tels relevés, effectués à plusieurs reprises, montrent que le secteur A est resté, malgré quelques modifications, le secteur privilégié durant toute la période d'observation. La répartition azimuthale est donc également restée très hétérogène. L'hétérogénéité de l'activité d'approvisionnement peut s'expliquer par le caractère également hétérogène de la répartition spatiale des items alimentaires exploités par Formica cunicularia. En effet, la distinction entre rentrées avec proies et rentrées sans proie nous montre que les secteurs les moins fréquentés (secteurs E, F et G) correspondent effectivement aux secteurs les moins bénéfiques au niveau de l'approvisionnement. La société serait donc capable de concentrer ses efforts dans les zones les plus bénéfiques de l'aire de récolte.

3. Fidélité azimuthale

Les résultats présentés ici proviennent de données récoltées au cours de l'été 1986.

au nid avec une proie, elle en ressort en moyenne dix minutes après. Par contre, le retour au nid sans proie induit un temps de séjour beaucoup plus long: une demi-heure, une heure voire même deux.

L'ensemble de ces observations, en accord avec celles de la fidélité azimutale, nous amènent à affirmer que les fourrageuses de Formica cunicularia possèdent une mémoire à court terme de la localisation des sources nutritionnelles. Celle-ci leur permet de développer une mémoire à long terme qui se traduit par une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte exploitée.

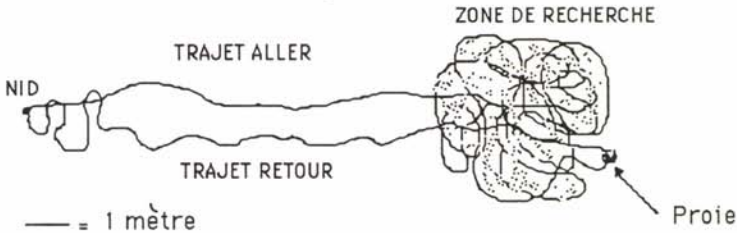


FIG.4: Trajectoire typique d'une fourrageuse de Formica cunicularia.
FIG.4: Typical Formica cunicularia forager trajectory.

DISCUSSION

Les quelques résultats présentés ici nous permettent déjà de tracer un plan général d'organisation de la stratégie d'approvisionnement de Formica cunicularia, espèce encore non étudiée.

a. Formica cunicularia constitue un prototype de la stratégie individuelle d'approvisionnement.

b. Il s'agit d'une espèce diurne dont l'activité d'exploration est fortement influencée par les variables climatiques.

c. L'étude des distributions azimutales de la colonie montre qu'elle est capable d'orienter ses efforts dans les zones les plus bénéfiques de l'aire de récolte.

d. Les fourrageuses possèdent une mémoire à court terme de la localisation des sources nutritionnelles. Celle-ci leur permet de développer une mémoire à long terme qui se traduit par une fidélité spatiale pour une zone particulière de l'aire de récolte.

Des expériences en cours nous permettrons, dans un proche avenir, de compléter ce premier schéma.

REFERENCES

- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., en prép.-Ant foraging strategy, communication and colony size.
- Fresneau D., 1985.-Individual foraging and path fidelity in a Ponerine ant. *Ins.Soc* **32**, 109-116.
- Lachaud J.P., 1985.-Recruitment by selective activation: an archaic type of mass recruitment in a Ponerine ant: Ectatomma ruidum. *Sociobiology*, **11** (2), 133-141.
- Verhaeghe J.C., 1978.-Analyse comportementale et modélisation du recrutement d'ouvrières vers une source de nourriture chez Tetramorium caespitum (L). Thèse de doctorat, Faculté des Sciences, U.L.B.

INDEX DES AUTEURS

AARAB A.....	p.251
ARON S.....	p.189
BAGNERES A.G.....	p.285
BERTON F.....	p.145
BEUGNON G.....	p.243
BILLEN J.....	p.301
BONAVITA-COUGOURDAN A.....	p.293
CALENBUHR V.....	p.207
CAMMAERTS M.C.....	p.199-307-323
CAMMAERTS R.....	p.199
CHAUTEMS D.....	p.45
CHERIX D.....	p.45-121
CLEMENT J.L.....	p.285-293
COLLINGWOOD C.A.....	p.315
CORBARA B.....	p.83-233
DE BRUIJN L.L.M.....	p.31-39
DEFFERNEZ L.....	p.345
DEJEAN A.....	p.215
DENEUBOURG J.L.....	p.207
DETRAIN C.....	p.199
DIJKSTRA E.....	p.31
ECHAZARRETA C.M.....	p.153
ELMES G.W.....	p.137
ERRARD C.....	p.225-233-275-285
FENERON R.....	p.259
FERGUSON-KOLMES L.A.....	p.153
FLETCHER D.J.C.....	p.45
FORTELIUS W.....	p.45
FOURCASSIE V.....	p.243
FRANDESCATO E.....	p.181
FRANCOEUR A.....	p.225
FRESNEAU D.....	p.83-215-251-265
GERVET J.....	p.169
GODZINSKA E.J.....	p.161
GRIMAL A.....	p.55
GRIS G.....	p.45
JACKSON B.D.....	p.307-315
JAISSE P.....	p.225-259
KELLER L.....	p.45-55-63-117
KOLMES S.A.....	p.153
LACHAUD J.P.....	p.83-215-251-259-265
LAFFORT B.....	p.243
LANGE C.....	p.293
LENOIR A.....	p.145-225
LE ROUX A.M.....	p.145
LE ROUX G.....	p.145
LEYS R.....	p.39
MORGAN E.D.....	p.307-315-323
PASSERA L.....	p.45-55-63-101-117
PASTEELS J.M.....	p.189
PAXTON R.J.....	p.153
PLATEAUX-QUENU C.....	p.335
PLATEAUX L.....	p.329
POLDI B.....	p.75

PRATTE M.....	p.169
RIVAUT C.....	p. 17
ROSENGREN R.....	p. 45
RUBIN M.....	p.265
SANDERSON T.....	p. 25
SOMMEIJER M.J.....	p. 31-39
SUNDSTRÖM L.....	p. 93
THERAULAZ G.....	p.169
TURILLAZZI S.....	p.181
ULLOA-CHACON P.....	p.121
VAN DER BLOM J.....	p.131
VARGO E.L.....	p. 45-101-109-117
VELTHUIS H.H.W.....	p. 2
VIENNE C.....	p.275
WRIGHT P.J.....	p. 25-69

INDEX DES MOTS CLES

Abeilles.....	2
Abeilles charpentières.....	131
Accouplement.....	117
Acétaldéhyde.....	307
Age des reines.....	121
Agressivité.....	225
Aide extra-coloniale.....	161
Allozymes.....	93
Altruisme réciproque.....	161
Antibiotiques.....	25
<u>Apis mellifera</u>	153
Attractivité.....	145
<u>Blatella germanica</u>	17
<u>Bombus</u>	161
<u>Bombus pascuorum</u>	161
<u>Bombus terrestris</u>	161
<u>Camponotus athiops</u>	243
Carabidae Paussinae.....	199
Carbohydrates.....	55
Caste.....	335
<u>Cataglyphis savignyi</u>	301
<u>Cataglyphis cursor</u>	145
Circulation de l'énergie.....	69
Cleptoparasitisme.....	161
Colonie mixte artificielle.....	233-275-285
Colonisation de nouveaux habitats.....	117
Compétition.....	2
Comportement de marquage.....	189-323
Comportement de nettoyage.....	31
Comportement reproductif.....	181
Conduite défensive.....	153
Contenu énergétique.....	55
Contrôle royal.....	101
Couvain.....	121
Couvée.....	335
Cycle annuel.....	335
Degré de parenté.....	93
Déterminisme des castes.....	101
Développement ovarien.....	259
<u>Dichillus minutus</u>	199
Dictyoptère.....	17
Distribution du couvain.....	83
Dynamique de population.....	17
<u>Edaphopausus favieri</u>	199
Effets de groupe.....	329
Ethogenèse des soins au couvain.....	259
Evolution.....	265
<u>Evyllaesus albipes</u>	335
<u>Evyllaesus calceatus</u>	335
Exploration.....	189-307
Farnésènes.....	307
Fécondité.....	109-121

Fertilité des oeufs.....	109
Fondation.....	63-75-215
<u>Formica</u>	93
<u>Formica cunicularia</u>	345
<u>Formica lugubris</u>	45
<u>Formica selysi</u>	285
Formicidae.....	63-69-199-215-225-233-251- 259-265-275-285-301-329-345
<u>Formicoxenus</u>	225
Fourmi d'Argentine.....	101
Fourmis.....	25-243-293-307-315
Fourmis parasites.....	225
Fourragement individuel.....	345
Génétique des populations.....	93
Glande cloacale.....	301
Glande de Dufour.....	307-315-323
Glande mandibulaire.....	315
Glandes tégumentaires.....	181
Glycogène.....	55
Groupement de mâles.....	181
Halictinae.....	335
Hydrocarbures cuticulaires.....	285-293
Hymenoptera.....	69-153-275
Insecte.....	17
<u>Iridomyrmex humilis</u>	117-189
Larves.....	293
<u>Lasius flavus</u>	69
<u>Leptothorax</u>	75-329
Locomotion.....	323
<u>Manica rubida</u>	275-285-307-323
<u>Melipona favosa</u>	31-39
Mémoire à court terme.....	345
Mémoire à long terme.....	345
Méthode de capture-recapture.....	17
Modèle mathématique.....	207
Monodomie et polydomie.....	93
Monogynie.....	335
Morphologie.....	301
Mouvement des drones.....	153
Myrmécophiles.....	199
<u>Myrmica gallieni</u>	315
<u>Myrmica rubra</u>	137-275
<u>Myrmica speciosides</u>	315
Myrmicinae.....	323
Niveau social.....	335
Organisation sociale.....	83-169-215-233-251-265
Organisation spatiale.....	189-233
Orientation visuelle.....	243
Osmotropotaxie.....	207
Ouvrières.....	329
<u>Pachycondyla</u>	83
Période de maturation.....	55
Période de vol.....	45
<u>Pheidole pallidula</u>	199-251
Phéromone.....	307

Phéromone de piste.....	315
Phéromones primaires.....	101
Physiologie.....	63
<u>Polistes dominulus</u>	169
Pollen.....	25
Polyéthisme.....	31
Polygynie.....	109-137-335
Polymorphisme.....	243-335
Ponerinae.....	215-259-265
Ponte.....	329
Postures d'apaisement.....	225
Prédation.....	215
Récolte.....	39
Reconnaissance.....	293
Reconnaissance coloniale.....	225-275-285
Régulation sociale.....	117-169
Reine.....	137-145
Répertoire comportemental.....	145-169-251
Reproduction.....	131
Rythme ontogénétique.....	31
Saison de vol.....	145
Sécrétion.....	25
Sélection de parentèle.....	2
Sexués.....	55
Socialité.....	2
Sociétés mixtes.....	329-335
Sociétés orphelines.....	145
<u>Solenopsis invicta</u>	109
Stenogastrinae.....	181
Stockage.....	39
Structure hiérarchique.....	169
Sucres libres.....	55
Suivi de la piste.....	199-207
Tenebrionidae.....	199
Terrain calcaire.....	69
Territorialité.....	189-323
Tests du laboratoire.....	153
Ultrastructure.....	301
Utilisation de l'espace.....	83
Variabilité interindividuelle.....	251
Variabilité reproductrice.....	109
Vol nuptial.....	45-55
<u>Wasmannia auropunctata</u>	121
Xénobiose.....	225
<u>Xylocopa pubescens</u>	131