

**SECTION FRANÇAISE DE
L'UNION INTERNATIONALE POUR
L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX**

*assemblée
générale*

*Toulouse
10-12 septembre 1981*



P.A. LATREILLE

naturaliste et myrmécologue occitan

Brive-La-Gaillarde 1762 Paris 1833

**bulletin intérieur
1981**

**SECTION FRANÇAISE DE
L'UNION INTERNATIONALE POUR
L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX**

*assemblée
générale*

*Toulouse
10-12 septembre 1981*



P.A. LATREILLE

naturaliste et myrmécologue occitan

Brive-La-Gaillarde 1762 Paris 1833

**bulletin intérieur
1981**

HISTOIRE NATURELLE

DES

FOURMIS,

Et recueil de Mémoires et d'Observations sur les
ABEILLES, les ARAIGNÉES, les FAUCHEURS,
et autres insectes.

PAR P. A. LATREILLE,

Associé de l'Institut national de France, et des Sociétés
philomatique, histoire naturelle de Paris, sciences et
belles-lettres de Bordeaux, et linnéenne de 

AN X — 1802.

..... De tous les insectes les plus intéressants et les plus dignes de nos recherches, ce sont ceux qui vivent en société. J'appelle telle, non une réunion fortuite, ou un assemblage pur et simple d'un grand nombre d'êtres de la même espèce, mais une réunion organisée et régie par des lois.....

..... Les sociétés des fourmis sont, ainsi que nous l'avons dit, composées de trois ordres d'individus : de mâles, de femelles, d'ouvrières ou de mulets. L'égalité semble avoir été bannie de ces républiques. Les derniers sont, en quelque manière, des ilotes, auxquels la Nature a imposé tout le fardeau des affaires pénibles de l'état ; et de crainte que les plaisirs de l'amour ne contrariassent, chez eux, le plan qu'elle s'étoit proposé, elle leur en a interdit les douces jouissances. Ce n'est pas assez : les individus des deux autres castes sont pourvus d'ailes, et l'empire des airs leur est ouvert ; nos ilotes sont misérablement, et pour toujours, attachés à la glèbe ; ils ne quitteront jamais leur lieu natal, ou leurs voyages pénibles ne s'étendront pas au-delà des environs de l'habitation.

Mais tout est compensé : l'autorité, la puissance, la force résident essentiellement dans ces petits êtres qui nous semblent si disgraciés. Ils sont les nourriciers, les tuteurs d'une famille au berceau. L'existence d'une nombreuse postérité est confiée à leurs soins. L'éducation de ces enfans adoptifs est sans doute pour eux la source d'un vrai bonheur, et cette participation à la maternité leur procure des plaisirs qui les dédommagent de la privation des autres.....

REUNION SCIENTIFIQUE DE LA SECTION FRANCAISE

U. I. E. I. S.

Toulouse, 10-12 septembre 1981

<u>LISTE DES PARTICIPANTS</u>	1
<u>EXPOSE INTRODUCTIF</u>	
RÖSELER : Caste differentiation in bees : the influence of behaviour, pheromones and food on the endocrine activity	3
<u>RESUMES DES COMMUNICATIONS</u>	
AGBOGBA : L'approvisionnement en proies chez quelques espèces de fourmis	18
BERNARD : Recherches sur les vitesses de locomotion des fourmis	23
BILLEN : Stratification des ouvrières dans le nid chez <i>Formica sanguinea</i>	25
BONAVITA-COUGOURDAN : Analyse des communications antennaires chez la Fourmi <i>Camponotus vagus</i> Scop.	29
CAGNIANT : Reproductivité des différentes catégories d'ouvrières chez la Fourmi <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe (Hyménoptères, Formicidae)	34
CEUSTERS, BERTRANDS, PETIT, VAN DE PEER : Polyethisme chez <i>Formica polyctena</i> Foerst. et <i>Myrmica rubra</i> L. (Hymenoptera, Formicidae). - Stratification des ouvrières dans le nid selon leur état physiologique par rapport à un gradient de températures	38
CHAUVIN : Incertitudes et nouveaux résultats sur les phéromones des Abeilles (résumé non parvenu)	
CLEMENT : Evolution des populations européennes des Termites du complexe <i>Reticulitermes lucifugus</i> (Rossi) durant le pléistocène	44
COGLITORE, SCANU, CAMMAERTS : Pouvoir agrégatif des reines de <i>Myrmica rubra</i> : caractéristiques physico-chimiques des facteurs en cause ; relation avec l'état ovarien des reines	48
DEMOLIN : Réflexions théoriques sur les diapause en prenant comme exemple <i>Polistes nimpha</i> Christ. (Hym. Vespidae) Déterminisme de la caste des ouvrières - Ecobiologie	50

DENEUBOURG, VERHAEGUE, PASTEELS : Les erreurs dans la communication chez les fourmis : imperfection ou avantage adaptatif ?	57
GARCIA PEREZ, JAISSEON, VERNET : Etude expérimentale du déterminisme des relations Plantes-Fourmis	61
GRANDPERRIN, MAUCHAMP, SAINT-JAMES : les sécrétions de la glande de Koschewnikow : nature et fonction chez l'ouvrière d'Abeille (<i>Apis mellifera</i> L.) (Hyménoptère)	67
GREGOIRE : Aspects du comportement grégaire chez les larves de <i>Dendroctonus micans</i> Kug., <i>Rhizophagus grandis</i> Gyll. et <i>Phyllodecta vitellinae</i> L. (Coleoptera : Scolytidae, Rhizophagidae et Chrysomelidae)	74
JOSENS : Régulation du pourcentage de soldats dans les nids de <i>Trinervitermes geminatus</i> Wasmann	78
HARO DE : Valeur adaptative de la monogynie chez les sociétés de <i>Cataglyphis iberica</i> Emery 1906 (Hym. Formicidae)	80
LACHAUD : Les glandes tégumentaires chez deux espèces de Diapriides : aspects structuraux et ultrastructuraux	83
LAUGA, ALBRECHT, CASANOVA : Influence des facteurs écologiques sur la transformation phasaire de <i>Locusta migratoria</i> (Orthop. Acridiens) .	86
LEBRUN : Effets des hormones juvéniles de synthèse sur la morphogenèse et la ponte de <i>Kaloterмес flavicollis</i> Fabr.	90
LEFEUVE, BORDEREAU : Mise en évidence d'une phéromone inhibitrice de soldats chez <i>Nasutitermes lujae</i> (Isoptera, Termitidae)	93
LORBER, PASSERA : Etude comparative des protéines solubles des oeufs de la fourmi <i>Pheidole pallidula</i> Nyl.	97
MOREL : Développement des mouvements antennaires associés aux contacts trophallactiques chez la jeune ouvrière de la Fourmi <i>Camponotus vagus</i> Scop.	100
PERU : Modifications de la morphologie et du comportement chez les fourmis du genre <i>Leptothorax</i> , hôtes intermédiaires de Cestodes Cyclophyllides	104
PLATEAUX : Déséquilibre des sociétés hybrides de fourmis <i>Leptothorax</i>	108

RÖSELER, RÖSELER, STRAMBI : Rôle des <i>corpora allata</i> dans l'établissement de la hiérarchie sociale chez <i>Polistes gallicus</i>	112
SOMMEIJER : Le comportement social de <i>Melipona favosa</i> : quelques aspects de l'activité de la reine à l'intérieur du nid	114
SUZZONI, PASSERA, STRAMBI : Corps allates et ecdystéroïdes au cours de la différenciation de la caste chez la Fourmi <i>Plagiolepis pygmaea</i> ..	117
TOROSSIAN, ROQUES : Biogéographie des fourmis du groupe <i>Formica rufa</i> du Parc National des Ecrins	121
TORRE GROSSA, FEBVAY, KERMARREC : Les stades larvaires chez la Fourmi Attine <i>Acromyrmex octospinosus</i> (Reich.) (Hym., Formicidae).	126
VERRON : Un aspect de la régulation du comportement social chez <i>Camponotus vagus</i>	129
WUEST, BESUCHET : La colonie d' <i>Atta cephalotes</i> du Museum de Genève	131

RESUMES DE THESES ET DIPLOMES

FEBVAY : Quelques aspects (anatomie et enzymologie) des relations nutritionnelles entre la fourmi attine <i>Acromyrmex octospinosus</i> (Hymenoptera - Formicidae) et son champignon symbiotique	133
LACHAUD : Etude des relations hôte-myrmécophile entre les Diapriidae <i>Lepidopria pedestris</i> Kieffer et <i>Solenopsis imitatrix</i> Wasmann et la Fourmi <i>Diplorhoptum fugax</i> Latreille	135
LENOIR : Le comportement alimentaire et la division du travail chez la Fourmi <i>Lasius niger</i>	138
LORBER : Les difficultés taxonomiques du "Groupe <i>Formica rufa</i> ". Nouvelles données	143
MEUDEC : Comportement d'émigration chez la Fourmi <i>Tapinoma erraticum</i> (Formicidae - Dolichoderinae). Un exemple de régulation sociale	147

LISTE DES PARTICIPANTS

AGBOGBA C. Melle	C.N.R.S.-I.N.P. 7	Marseille
BERNARD F.		Nice
BESANÇON F. Melle	Neuroéthologie	Toulouse
BILLEM J.	Limburgs Universitair Centrum	Diepenbeek
BONAVITA A. Mme	C.N.R.S.-I.N.P. 7	Marseille
BORDEREAU C.	Zoologie	Dijon
BOVEN J. VAN	Zoologisch Instituut	Leuven
CAGNIANT H.	Entomologie	Toulouse
CAMMAERTS M.C. Mme	Biologie animale ULB	Bruxelles
CAMPAN R.	Neuroéthologie	Toulouse
CEUSTERS R.	Zoologisch Instituut	Leuven
CHAMPAGNE P.	Chimie Physique II ULB	Bruxelles
CHAMPALBERT A. Melle	Ethologie	Villetaneuse
CHAUVIN R.	Sociologie animale	Ivoy-le-Pré
CLEMENT J.L.	Evolution des Etres Organisés	Paris
COLOMBEL P.	Zoologie	Yaoundé
CUADRIELLO J.	Station biologique	Les Eyzies
DARCHEN R.	Station biologique	Les Eyzies
DEJEAN A.	Biologie des Insectes	Toulouse
DELAGE-DARCHEN B. Mme	Station biologique	Les Eyzies
DELYE G.	Zoologie	Marseille
DEMOLIN G.	Ecologie Mt Ventoux. I.N.R.A.	Malacène
DENEUBOURG J.L.	Chimie Physique II ULB	Bruxelles
ERRARD Ch. Mme	Ethologie	Villetaneuse
ESPADALER X.	Zoologia	Barcelone
GARCIA-PEREZ J.	Ethologie	Villetaneuse
GAUTIER J.Y.	Station biologique	Paimpont
GIRAUD L. Melle	Sociologie animale	Ivoy-le-Pré
GRANDPERRIN D.	Evolution des Etres Organisés	Paris
GREGOIRE J.C.	Biologie animale ULB	Bruxelles
HAN S.	Zoologie	Dijon
HARO A. De	Zoologia	Barcelone
HENQUELL D. Mme	Psychophysiologie	Besançon
IBARRA-NUNEZ G.	Ethologie	Villetaneuse
JAISSON P.	Ethologie	Villetaneuse
JOSENS G.	Zoologie ULB	Bruxelles
LACHAUD J.P.	Biologie des Insectes	Toulouse
LAUGA J.	Entomologie	Toulouse
LEBRUN D.	Endocrinologie des Insectes	Nantes
LEDOUX A.	Entomologie	Toulouse
LEFEUVE P.	Zoologie	Dijon
LE MASNE G.	C.N.R.S.-I.N.P. 7	Marseille
LENOIR A.	Psychophysiologie	Tours
LORBER B.	C.N.R.S.-I.B.M.C.	Strasbourg
MERLE P. Du	I.N.R.A. Zoologie forestière	Avignon
MOREL L. Melle	C.N.R.S.-I.N.P. 7	Marseille
PASSERA L.	Biologie des Insectes	Toulouse
PASTEELS J.	Biologie animale ULB	Bruxelles
PERU L.	Evolution des Etres Organisés	Paris
PLATEAUX L.	Evolution des Etres Organisés	Paris
POUVREAU A.	I.N.R.A.-C.N.R.S.	Bures-sur-Yvette

PROVOST E.	C.N.R.S.-I.N.P. 7	Marseille
RIASOL Y.	Zoologia	Barcelone
RÖSELER P.F.	Zoologisches Institut	Würzburg
RÖSELER I. Mme	Zoologisches Institut	Würzburg
RUTTEN P.		Nîmes
SEGUELONG Y. Melle	Biologie des Insectes	Toulouse
SILLAM-GARNIER E. Mme	Biologie des Populations	Créteil
SOMMEIJER M.	Comparative Physiology	Utrecht
STRAMBI A.	C.N.R.S.-I.N.P. 6A	Marseille
STRAMBI C. Mme	C.N.R.S.-I.N.P. 6A	Marseille
SUZZONI J.P.	Biologie des Insectes	Toulouse
SUZZONI J. Mme	Parasitologie	Toulouse
TERRON G.	E.N.S.A.T.	Toulouse
TINAUT J.	Zoologia	Grenade
TOROSSIAN Cl.	Groupe " <i>F. rufa</i> "	Toulouse
TORRE-GROSSA J.P.	I.N.R.A.	Guadeloupe
VERHAEGUE J.C.	Chimie Physique II	Bruxelles
VERRON H.	Psychophysiologie	Tours
VROEYS Cl. De Mme	Biologie animale ULB	Bruxelles
WUEST J.	Museum Hist. Nat.	Genève

CASTE DIFFERENTIATION IN BEES : THE INFLUENCE OF BEHAVIOUR, PHEROMONES AND FOOD ON THE ENDOCRINE ACTIVITY.

P. RÖSELER

Zoologisches Institut II, Röntgenring 10, D-87 Würzburg.

A. - INTRODUCTION

Social organizations have repeatedly developed in different systematic groups of bees (*Apoidea*). We find them mainly in the halictine bees, bumblebees, stingless bees, and in the honeybees. The structure of social organisations are different in the different groups, sometimes different even in closely related species. The different types have been classified by terms as eusocial, semisocial, parasocial, etc. (MICHENER, 1974). But apart of these varieties we find in all societies, that females are separated into two castes usually called as queens and workers (BRIAN, 1980). That traditional classification originated from the social organization of the honeybee, in which a sharp distinction exists between both castes separated by a number of morphological, physiological and behavioural features.

A general classification, however, must reduce all the different modifications to some important basic features valid for all of them : a queen is that female which lays all the eggs or at least most of them. She tries to monopolize the reproduction of the colony by preventing the other females from egg-laying. This reproductive dominance is a central process in all species leading to monogyne societies. Connected with this, the queen has a high value of social presence, spending most of the time within the nest. Additionally, a queen is characterized by her longevity, she is willing to mate, and able to hibernate. Workers, in contrast, collect food, take care of the brood, and defend the nest, in this way aiding the dominant female. The attributes of castes listed here are not exclusive for one caste, but they are mostly relative frequencies.

The differentiation of females into queens and workers can take place at the adult stage, for instance in semisocial groups in which some females of the same age live together in one nest ; or the castes are differentiated during the larval development, for instance in the honeybee. The caste specific activities of the adults do not consist of an irreversibly fixed program, but the activities are modified by the other caste, by the social environment. The workers, in general, retain the potentiality to become fertile. The differentiation into infertile workers is the result of the presence of a dominant queen. After removal of the queen one worker will become the dominant egg-layer.

At the adult stage, social signals are responsible for caste differentiation : agonistic behaviour and/or pheromones. At the

larval stages, caste differentiation is induced by the food the larvae obtain. All these exogenous signals, however, cannot act directly on the differentiation, but the exogenous signals must be primarily transformed into endogenous signals which control the differentiation. As far known, a modulation of the endocrine activity is the main response to the exogenous signals.

B. - RESULTS

1/ Agonistic behaviour

Caste differentiation by behavioural mechanisms has been reported to exist in the halictine bees. The structure of social organisations show an enormous variability among the species and even among populations of the same species. Sharp differences between queens and workers do not exist. The castes are morphologically indistinguishable and differ only in physiology and behaviour. But the functions of the castes can broadly overlap so that intergradations exist between both of them.

Usually, the female with the most developed ovaries is called as queen. She lays all or most of the eggs, and she has the highest value of presence in the nest. The other females mainly act as guards or as foragers. In the presence of a dominant queen their reproduction is reduced. An ontogenetic sequence of behaviour does not exist, but the behaviour of a worker remains about the same during the adult life. Sometimes, the subdivisions of workers are called as subcastes (PLATEAUX-QUENU, 1973 ; MICHENER, 1974).

Caste differentiation occurs at the adult stage. Queen removal experiments have shown that at least in some species all the females of a colony have the potentiality to become a dominant female (MICHENER and BROTHERS, 1974 ; BREED, 1977 ; PLATEAUX-QUENU, 1978). But PLATEAUX-QUENU (1974) has reported that in *Evylaeus calceatus* caste differentiation can be irreversible : the inhibiting effect of the queen can persist, when workers have spent some time with the queen. After removal of the queen, the workers do not establish a functioning group.

In the majority of species, the queen is one of the largest females of a colony, but the size itself is not the cause for caste differentiation, the size favours a female for becoming a queen ; other attributes are the age and the copulation. The caste differentiation itself, however, is largely brought about the behavioural interactions as it has been postulated by MICHENER and BROTHERS (1974), BREED (1977), and MICHENER (1977). Pheromones are not involved, so far known. A queen is that female which exhibits the highest activity. She frequently nudges the other females. It is thought that the repeated nudging of the queen inhibits ovarian development in other females. In experiments on *Lasioglossum zephyrum* nudging was imitated by an iron ball moved up and down in the burrows with a magnet. In these colonies ovarian development was inhibited, and no queen developed. But, of course, the result of this fairly artificial situation only shows that mechanical disturbances can inhibit egg-formation.

The agonistic behaviour of the queen, on the other hand, stimulates the workers to perform the characteristic activities (PLATEAUX-QUENU, 1974 ; MICHENER, 1977). After having nudged the worker the queen backs away, the worker follows, and the queen draws the worker down to nest areas located deeper in the earth. It is assumed that in this way foragers are lead from the nest entrance to cells, in which the pollen can be placed. If this specific behaviour is common for halictine bees, remains to be investigated, but, in general, the presence of a queen promotes worker activities. After removal of the queen workers become sluggish and inactive.

Up to date, it has not been investigated, in which way the behaviour of the queen influences the egg-formation in other females. But despite of the lack of analyses of hormone titres in the castes, we can conclude that by the agonistic behaviour of the queen the endocrine system, which controls oogenesis, is more or less suppressed in workers. BELL (1973) has shown in some experiments that the inhibition of oogenesis might be performed by curtailing the secretion of juvenile hormone (JH) ; the inhibition of oogenesis could be overcome by JH treatment.

Also in the eusocial bumblebees, agonistic behaviour plays a role in caste differentiation at the adult stage (van HONK, 1981). Normally, a queen governs her colony by pheromones. But the pheromone is effective only within a short distance of few centimeters. The larger a colony becomes, the less the single worker is in the vicinity of the queen and experiences her pheromones. Finally, in a large colony the workers can lay eggs.

It has been shown by quantitative analyses that the characteristic behaviour of a worker is the result of the presence of a dominant queen. In large colonies, the behaviour of some older workers become more and more queenlike. These workers exhibit higher activities than other workers do, they frequently interact with their nestmates, and they attack workers neighbours in the hierarchy. Against the queen they behave less submissive and, finally, they attack the queen. These queenlike workers remain in the nest and do not collect food. The difference in the behaviour between the workers occurs just in the first days of adult life. Why some workers are more queenlike than others, is not known ; it seems that the differentiation of the worker caste does not result in an uniform caste structure.

In queenless groups, a dominance hierarchy is established by agonistic behaviour within few days (RÖSELER and RÖSELER, 1977). The egg-formation in subordinated workers is retarded or completely inhibited by worker-worker interactions. The attacks are especially made upon competitors for dominance as though they know the ovary status of the others. But after the hierarchy has been established, aggressive interactions are seldom observed. There after, the queenless group is probably controlled by pheromones.

2/ Pheromones

In large colonies, caste differentiation cannot be controlled by behavioural stimuli. The reproductive dominance of the queen is chemically controlled by pheromones extensively investigated in the honeybee.

The honeybee queen produces in the mandibular glands besides other substances a mixture of fatty acids, of which the 9-oxo-2-decenoic acid (9-ODA) is the main component controlling caste differentiation at the adult stage. This acid attracts workers, induces the retinue behaviour, and inhibits egg-development in workers and the construction of new queen cells. In the tergal glands of the queen's abdomen a pheromone is produced with other properties, but supplementing the mandibular pheromone (VELTHUIS, 1976a).

The queen's pheromone is necessary for normal worker behaviour found only in queenright colonies. If the queen is removed and no queen-replacement possible, agonistic interactions increase, and the workers show egg-formation and start egg-laying. But not all the workers of a queenless group have developed ovaries, and only some of them lay eggs. The egg-laying workers are also able to inhibit egg-formation in other workers. In addition, some of them even induce retinue behaviour in other workers like a queen.

The basis for this queenlike behaviour of queenless workers is the capability of workers under queenless conditions to produce the same pheromones as a queen. Studies on mandibular glands by CREWE and VELTHUIS (1980) have shown, that in fact queenless workers produce 9-ODA previously thought to be exclusively produced by the queen ; but the 10-hydroxy-decenoic acid remains the dominant product in laying workers. Not all egg-laying workers of *Apis mellifera mellifera*, however, seem to be able to produce 9-ODA. These workers lay eggs, but they do not elicit retinue behaviour in others. In contrast, all the workers of *Apis mellifera capensis* are capable to produce 9-ODA which even predominates in the secretion. The more queenlike pheromone produced by *Apis m. capensis* workers enables them to become always the dominant female, when placed in a group of *Apis m. mellifera* workers. What it has been shown for halictine bees and for bumblebees, is true also for the honeybee : workers are not uniform, some of them are more queenlike than others, and there are differences between different races. Modifications of worker's physiology can occur at the adult stage induced by the social environment.

It is yet an unsolved problem, in which way the queen's pheromone could inhibit egg-formation in workers. The pheromone is spread through the colony by queen-worker and worker-worker contact (SEELEY, 1979). Since egg-formation in queenright workers is suppressed and queenless workers, on the other hand, were found to have enlarged corpora allata, it was thought that the pheromone might inhibit the activity of corpora allata. JH treatment, however, did not result in egg-formation, but, surprisingly, released foraging behaviour. RUTZ *et al.* (1976) have shown that the JH titre increases during the adult life and that the titre is elevated

at the age of changing to foraging activities. If in the honeybee the ovaries are controlled by the corpora allata, oogenesis must be blocked at an early stage, at which the ovaries have not yet acquired competence to respond to JH. Thus, JH became available for controlling the tasks of workers.

In bumblebees, the differentiation of the adult castes is also controlled by pheromones. The queen inhibits oogenesis in workers and she stimulates normal activities of workers. After removal of a dominant queen workers become sluggish and inactive.

In queenless groups, one worker becomes the dominant egg-layer and then this one is also able to retard or to inhibit egg-formation in other workers. Aggressive worker-worker interactions play an important role in establishing a dominance hierarchy during the first days, there after they are seldom observed (RÖSELER and RÖSELER, 1977). Probably, the reproductive dominance is then also controlled by pheromones. But if in fact egg-laying workers become capable to produce queen pheromones as it has been shown for the honeybee, has not yet been investigated.

The pheromone is effective only in the vicinity of the queen. It persists only for one day after the queen has been killed. Since bumblebees do not feed or lick one another, the pheromone cannot be transmitted by contact. The queen disperses the pheromone by frequently changing her position within the nest. Since the pheromone is effective only in the vicinity of the queen, the individual worker experiences less the pheromone, as the colony becomes larger, and more and more workers with enhanced oogenesis develop. Finally, the queen loses her dominant position and can be pushed off the nest.

Some studies on the mode of action of the queen's pheromone has been done in *Bombus terrestris* (RÖSELER and RÖSELER, 1978 ; ROSELER *et al.*, 1981). The pheromone lowers the activity of corpora allata in workers. Primarily, the pheromone may influence the neurosecretory centres controlling corpora allata activity. The JH synthesis is decreased, the JH titre in the haemolymph remains low, and no eggs are formed. Workers kept queenless after their emergence are able to lay eggs at the fifth day. On the very first day the corpora allata activity is found to be higher than in workers of the same age under queenright conditions. Experimentally it has been shown that oogenesis is in fact controlled by a lowered JH synthesis ; after injection of synthetic JH queenright workers form eggs to the same extent as queenless workers.

In stingless bees, the regulation of fertility is not yet understood and the role of the queen is unclear (ENGELS and ENGELS, 1974 ; VELTHUIS, 1976). Workers of all species, with only few exceptions in the primitive ones, form eggs in the third week of their adult life, when they work as nurse bees. After four weeks the ovaries degenerate. The workers mostly lay trophic eggs on the rim of newly provisioned cells, and the queen eats the eggs before she starts depositing her egg in the cell. After removal of the queen no more trophic eggs are laid, and in some species workers lay

reproductive eggs. Summarizing the few data : workers of stingless bees become temporary fertile, yet this fertility seems to supply the queen's food demand.

3/ Food

In many social bees, the differentiation of castes occurs at the larval stages. The different development is induced by the food the larvae obtain. The best known example is the caste differentiation in the honeybee.

In the honeybee, the female larva has during the first three days the potentiality to develop either into a queen or into a worker (WIRTZ, 1973 ; BEETSMA, 1979 *et al.*). The sensitive period ends with the fourth day, thereafter the caste specific development is fixed. The larval age of about 3,5 - 4 days, during which the caste development is switched on, is called the critical period. In this period, the determination into the castes is thought to occur. The determination, however, does not switch on the caste specific program as a whole, but the development of caste characters is under control of modulating factors. When the balance is changed either by grafting worker larvae older than 4 days in queen cells or by hormone treatment, intercastes can develop.

Many expensive investigations were undertaken to analyze in the royal jelly a specific factor, which should induce queen development, the so-called determinator or the queen-determining principle (REMBOLD *et al.*, 1974 ; RAMBOLD, 1976). But studies by DIETZ and HAYDAK (1971) and ASENCOT and LENSKY (1976) have shown that the amount of food consumed by larvae seems to be responsible for the differentiation of castes. The increase of food consumption is induced by the sugar content of the food, which might be perceived by chemoreceptors in the mouthparts. The moisture content of food is probably necessary to prevent crystallization of sugars which cannot be consumed by the larvae. The importance of the endocrine system for the caste differentiation in the honeybee has early been postulated, but WIRTZ (1973) was the first who presented exact quantitative data. He showed by histological methods that the activity of corpora allata was higher in queen larvae than in worker larvae after the end of the critical period. Correspondingly, he found by means of the *Galleria* assay that the JH titre in the haemolymph of the queen was higher than in worker larvae after the end of the critical period. In the fifth instar he detected two hormone peaks in the queen with a minimum in the spinning larva, but in workers only the second peak in the post-feeding larvae.

In this first analyses REMBOLD (1976) could not confirm the results of WIRTZ (1973), he found in workers also one JH peak, but in the fifth instar feeding larvae (fig. 1a). Later on, however, he obtained results similar to those of WIRTZ (1973). REMBOLD and HAGENGUTH (1981) determined the hormone content in total larvae using a physico-chemical method (gaschromatography combined with mass-spectrometry). They found also two JH peaks in the fifth instar of queen larvae and only one, the second peak, in the worker

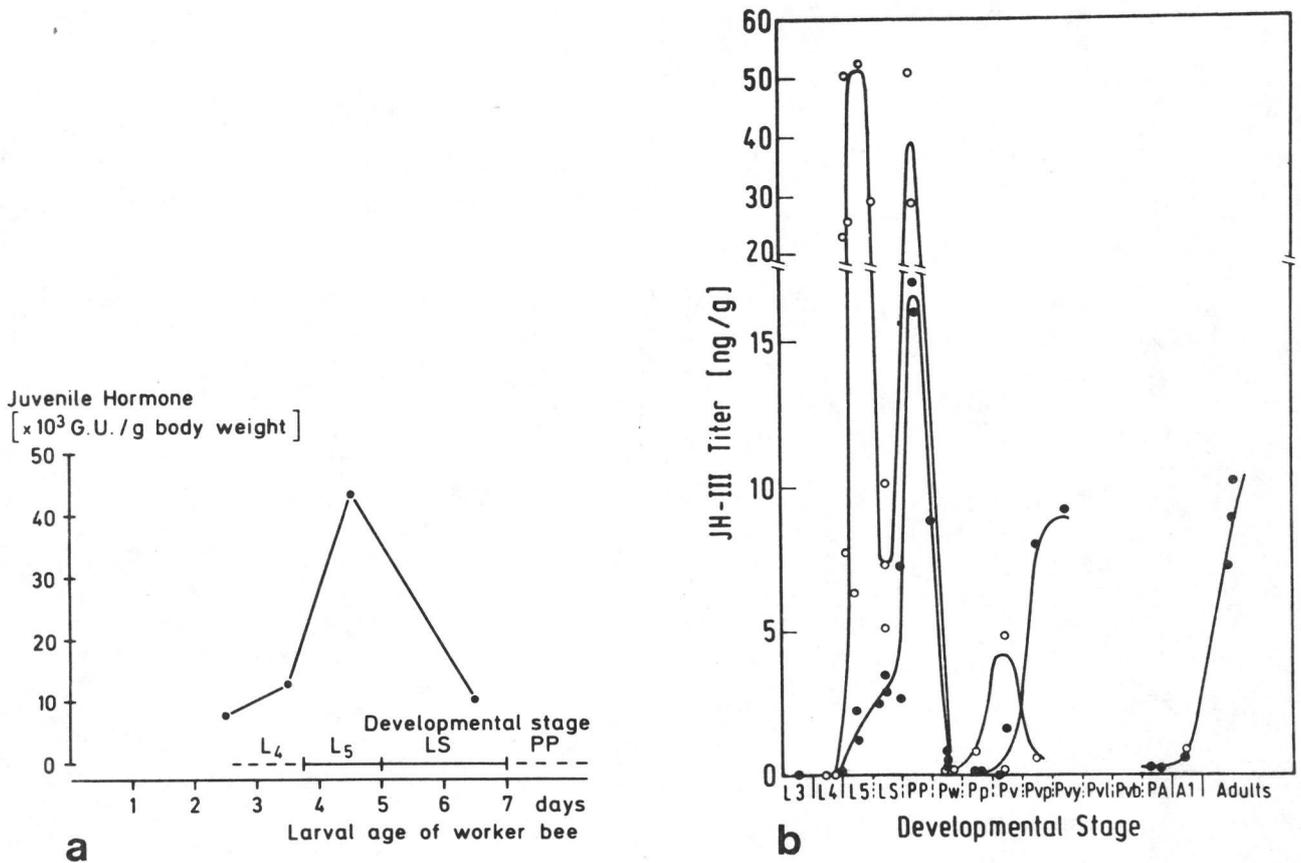


Fig. 1. - JH titres during the postembryonic development of the honeybee

a) of workers obtained by *Galleria* assay (after REMBOLD, 1976) ;

b) of queens (open circles) and workers obtained by physicochemical methods (after REMBOLD and HAGENGUTH, 1981).

L = Larval stages ; PP = Praepupae ; P = Pupae ; A = Adults.

postfeeding larvae (fig. 1b). The absolute values for queens they found to be 2-3 times higher than for workers. LENSKY *et al.* (1978) using a radioimmune-assay for JH determined also two JH peaks in the queen larvae, but the first peak they found to be in the fourth instar.

The results on the JH titres have been confirmed by several experiments, in which queens were obtained from larvae in worker

cells after application of JH (BEETSMA, 1979). The main difficulty is to find exactly that phase which is sensitive to JH. When JH I is used, which is not the natural occurring JH in the honeybee, only one application of 1 µg JH to larvae of 3,5 days resulted in an induction of queen characteristics. Application of JH III, however, the natural occurring JH in all developmental stages, resulted in queen differentiation only after repeated doses have been applied. It is assumed that JH I is more slowly released by the cuticle or that JH I is less removed from the haemolymph than JH III. In any way, JH I seems to persist longer in the haemolymph thus covering the sensitive period.

The ecdysteroid titre was determined by a radioimmuno-assay. HAGENGUTH and REMBOLD (1978) and REMBOLD and HAGENGUTH (1981) found in both castes a high level until the fourth instar (fig. 2). In the fifth instar the titre decreases to a minimum in the spinning larva. In the praepupa the ecdysteroid level again increases and remains high during the pupal development. The difference between both castes exists in a time shift: in worker larvae the decrease starts earlier and the increase later than in queen larvae, and the minimum in spinning larvae is lower in workers than in queens. The validity of the time shift depends on how exactly the larvae are dated. A comparison between two publications of the same data show (fig. 2), that the authors themselves offer different interpretations.

Also LENSKY *et al.* (1978) determined a lowered ecdysone titre in the fifth instar and a subsequently increase in the praepupa. But; in contrast, they found that in workers the ecdysone level starts increasing earlier than in queens. A second increase follows at the time of imaginal moulting.

In stingless bees, the quantity of food plays also an important role in the differentiation of larvae. In *Trigona* species, it has been shown by DARCHEN and DELAGE-DARCHEN (1971) that only the amount of food is responsible for caste differentiation. Larvae after having finished the food were grafted in new cells provisioned with food, and developed into queens. The results were confirmed by *in vitro* rearing.

In *Melipona* species, a sufficient amount of food for larvae is also necessary for queen differentiation. But it seems that the queen development can be induced earlier than in the last instar similar to the honeybee. Larvae of *Melipona beecheii* taken out of the nest at the fifth instar and reared *in vitro* under different food regimes resulted sometimes in dwarf queens and giant workers (DARCHEN and DELAGE-DARCHEN, 1975). The prolonged food intake in the last instar seems to activate the endocrine system resulting in an elevated JH titre which induces queen development. This was experimentally confirmed by VELTHUIS (1976). Application of JH induced queen development. KERR (1950) and his co-workers, who have proposed since years a genetically determined caste differentiation, now postulate that sex determining genes should be necessary for controlling the JH production and with it the caste differentiation (KERR *et al.*, 1975; CAMARGO, 1977). But this theory is difficult to understand and it offers no possibility to test it.

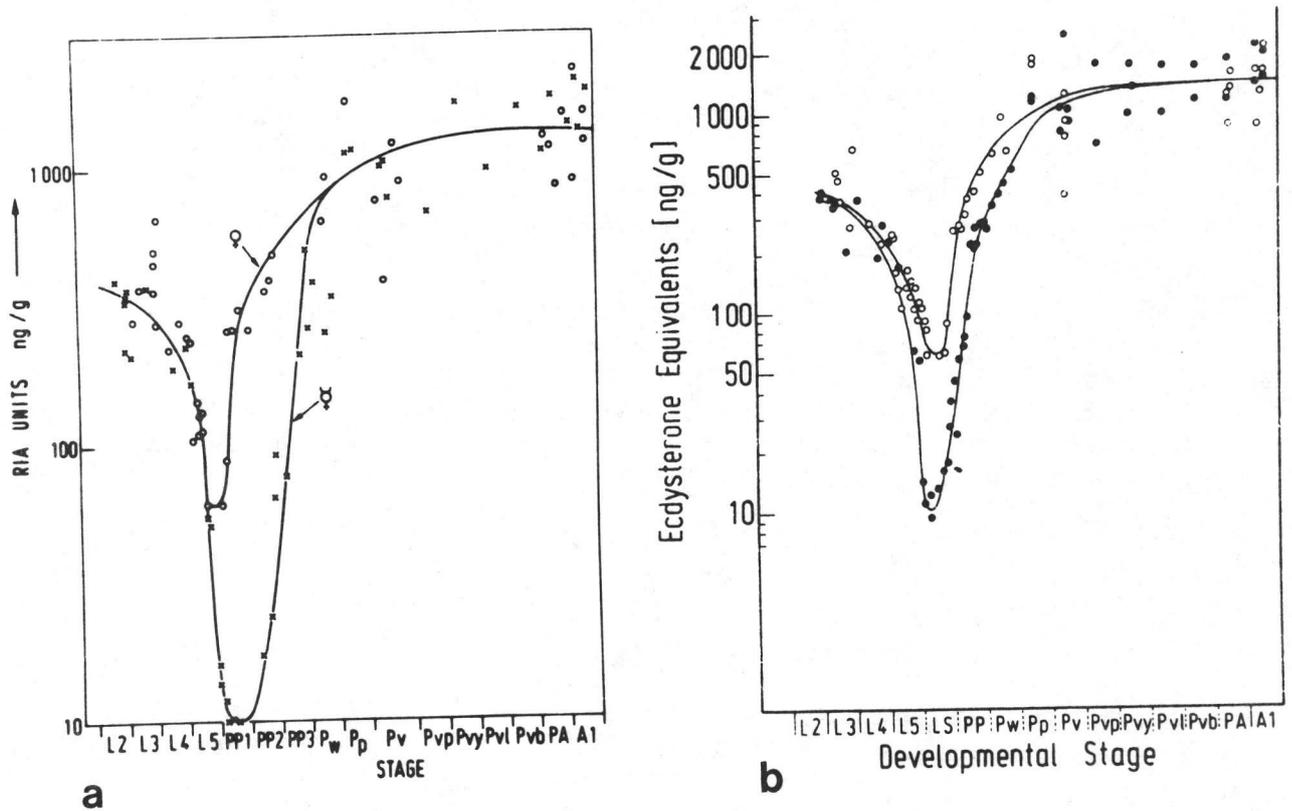


Fig. 2. - Ecdysteroid titres during the postembryonic development of queens (open circles) and workers of the honeybee
 a) after HAGENGUTH and REMBOLD, 1978 ;
 b) after REMBOLD and HAGENGUTH, 1981.
 L = Larval stages ; PP = PRAEPUPAE ; P = Pupae ;
 A = Adults.

In bumblebees, no morphological differences exist between queens and workers, but only differences in size. There are some species with castes clearly different in size, queens being always larger than workers. In other species caste sizes overlap so that a small queen can be smaller than a large worker. In all species, however, castes are well separated by physiological and behavioural attributes : only queens are able to hibernate, they store large energy depots, and only queens are willing to mate.

In *Bombus hypnorum*, the caste differentiation is induced by the amount of food the larvae obtain in the last instar (ROSELER, 1977, 1978). The increased consumption activates the endocrine system. In praepupae the JH titre in the haemolymph increases in both castes, but in queens twice as high as in workers. At that period the development becomes sensitive to JH : about 24 h. after the larvae have started spinning the cocoon, the differentiation of presumptive workers into queens can be induced by application of JH. These induced queens, of course, are of worker size, but they exhibit the physiology of queens : they store large energy depots in the fat body and do not participate in the worker tasks.

Recently, STRAMBI (unpubl.) has determined the titre of ecdysteroids in the haemolymph during praepupal development. Despite of the lack of some data one clear difference at least exists between both castes : the titre increases in the praepupae, but in workers strikingly earlier than in queens. The level of both hormones is elevated in the praepupa. A comparison between them both show (fig. 3) that the increase of JH precedes the increase of ecdysteroids. This finding is in good agreement with the hypothesis that JH at first programs the DNA and ecdysone triggers the expression of the genetic program (see below).

C. - CONCLUSIONS

The differentiation of larvae into castes is apparently a modification of the regular insect development. Thus, at first it is necessary to know the control of insect development, before the differentiation of castes can be understood. It is well established that hormones control the insect development. But the mode of action of hormonal control is yet rather unclear, though in the last years first results have been presented on cytoplasmatic and nuclear hormone-receptor complexes regulating gene transcription, and first ecdysteroid stimulated proteins have been characterized.

Differentiation is the expression of specific sequences of the genome, the expression is coordinated by hormones resulting in a temporal and spatial pattern. The response of DNA to morphogenetic hormones is modified during the development, in the early development other effects are induced than in later stages by the same hormone level. It is, therefore, assumed that the development is based on a fixed program, the single steps are modulated by hormones. The modification of the DNA program is thought to be influenced by JH, so that certain gene groups can be transcribed, whereas others do not respond. The transcription itself is controlled by ecdysone. But, of course, the control on a posttranscriptional level is also possible and has been confirmed.

In studies on hormonal influences on the development, the activity of the hormone system is determined during the development, either the activity of the gland or the hormone level in the system. Thereafter one tries to correlate developmental steps to changes in the hormone titre. But the hormone level must not immediately regulate developmental steps, the cells can only acquire competence to

Hormone concentrations in the haemolymph of *Bombus hypnorum* - Queens

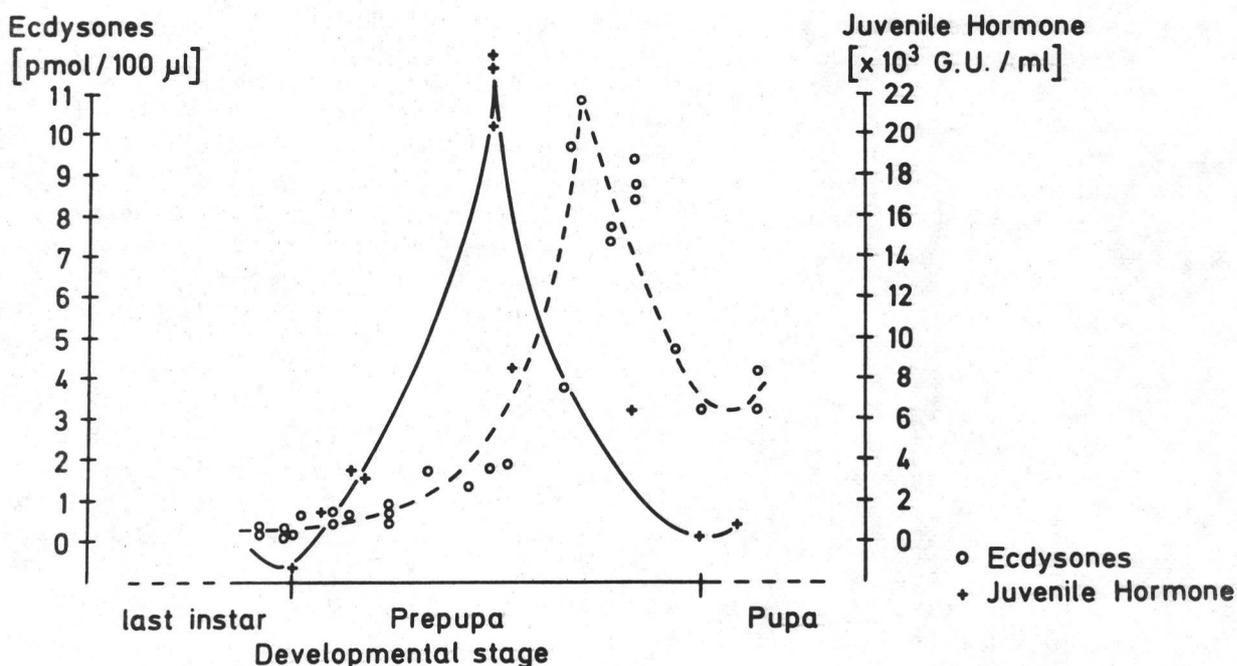


Fig. 3. - Titres of ecdysteroids and juvenile hormone (obtained by *Galleria* assay) during the praepupal development of queens of *Bombus hypnorum*.

respond later to hormones. In any case, the validity of the results is finally proofed by hormone treatment, which should induce the specific developmental steps.

In the view of a molecular level social insects must have alternative gene patterns in their genome for queens and workers, the different expression should be controlled by a specific balance of hormones. Thus, caste differences in the hormone titre are studied. The caste, of which the development seems to be connected to a lowered titre, is treated with hormone. In this way one tries to increase the hormone level and to induce the development of the other caste. The validity of the results depends on the methods used, their sensitivity and specificity, and depends on how exactly the age of the developmental stages have been determined. Moreover, it is without any doubt a difference, if the hormone content is

analysed in body extracts, in which the hormone pool is determined, or if the hormone content is analyzed in the haemolymph, by which the actual titre is determined. The different methods however, should not be discussed here, but they must be considered.

The results on caste differentiation in bees can be summarized as follows : in bees, the differentiation of larvae into either a queen or a worker is induced by the amount of food. This is true also for halictine bees, in which caste differentiation occurs at the adult stage. Queens are larger than workers, the size favours a bee to become the dominant female, indicating that probably physiological attributes are connected to the size. In species with mass provisioning of cells, a different quantity of food can become effective only at the end of larval development, when one larva has finished the food, whereas the other continues eating. This mechanism has been found in stingless bees and in bumblebees, despite in the latter the larvae are fed progressively. Consequently, differentiation into the castes can occur only in the praepupa after cessation of feeding.

The signal "quantity of food" must be transformed in an endogenous signal which controls the development. This is brought about by an activation of the endocrine system. The amount of food is thought to activate at first the neurosecretory centres which control the activity of hormone glands. The activation of the endocrine system by feeding stimuli is not exclusively limited to social bees, but this phenomenon was found to exist also in the adults of other insects (ENGELMANN, 1970).

The last instar is characterized by dramatically changing of hormone activity. But the hormone peaks found in the praepupae of social bees are not restricted to them. They have been found also in other insects, for example in the butterflies *Pieris brassicae* (MAUCHAMP *et al.*, 1981) and in *Galleria mellonella* (HSIAO and HSIAO, 1977). In solitary species the last instar is also sensitive to exogenous signals which influence the development. The dimorphism of some butterflies, for instance, is induced by the day-length in the last instar resulting in different hormone levels. In *Iphiclides podalirius* the last instar of the spring form has a higher ecdysone level than the summer form (SCHELLER *et al.*, 1981). Social bees have additionally used the sensitive period at the end of the last instar for caste differentiation. In highly evolved species, the determination is shifted to earlier stages so that morphologically well separated castes can develop. But despite their determination at the larval stage, the caste specific functions of the adults must be regulated by means of behaviour and pheromones.

The different hormone titres between both castes and the caste specific response to JH treatment is a good evidence for hormonal control of caste development. Also the behavioural and pheromonal stimuli, by which the function of the adults are regulated, seem to act via the endocrine system. Thus, the theory of hormonal control of caste differentiation in bees is well established.

BIBLIOGRAPHIE

- ASENCOT M., LENSKY Y., 1976. - The effect of sugars and juvenile hormone on the differentiation of the female honeybee larvae (*Apis mellifera* L.) to queens. *Life Sci.* 18 : 693-700.
- BEETSMA J., 1979. - The process of queen-worker differentiation in the honeybee. *Bee World* 60 : 24-39.
- BELL W.J., 1973. - Factors controlling initiation of vitellogenesis in a primitively social bee, *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera : Halictidae). *Ins. sociaux* 20 : 253-260.
- BREED M.D., 1977. - Interactions among individuals and queen replacement in a eusocial halictine bee. *Proc. VIII Int. Congr. I.U.S.S.I., Wageningen* : 228-231.
- BRIAN M.V., 1980. - Social control over sex and caste in bees, wasps and ants. *Biol. Rev.* 55 : 379-415.
- CAMARGO C.A. de, 1977. - Properties of the X^o gene, sex determining in *Melipona quadrifasciata* Lep. (Hymenoptera, Apidae). *Proc. VIII Int. Congr. I.U.S.S.I., Wageningen* : 191-192.
- CREWE R.M., VELTHUIS H.H.W., 1980. - False queens : a consequence of mandibular gland signals in worker honeybees. *Naturwissenschaften* 67 : 467-469.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1971. - Le déterminisme des castes chez les Trigones (Hyménoptères, Apidés). *Ins. sociaux* 18 : 121-134.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1975. - Contribution à l'étude d'une abeille du Mexique *Melipona beecheii* B (Hyménoptère, Apide). *Apidologie* 6 : 295-339.
- DIETZ A., HAYDAK M.H., 1971. - Caste determination in honeybees. I. The significance of moisture in larval food. *J. exp. Zool.* 177 : 353-358.
- ENGELMANN F., 1970. - The physiology of insect reproduction. Pergamon Press, Oxford.
- ENGELS W., ENGELS E., 1977. - Vitellogenin und Fertilität bei Stachellosen Bienen. *Ins. sociaux* 24 : 71-94.
- HAGENGUTH H., REMBOLD H., 1978. - Kastenspezifische Modulation des Ecdysteroid-Titers bei der Honygbiene. *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent.* 1 : 296-298.
- HSIAO T.H., HSIAO C., 1977. - Simultaneous determination of molting and juvenile hormone titers of the greater wasp moth. *J. Ins. Physiol.* 23 : 89-93.
- HONK C.G.J. van, 1981. - The social structure of bumblebee colonies. Proefschrift, Utrecht.
- KERR W.E., 1950. - Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. *Genetics* 35 : 143-152.
- KERR W.E., AKAHIRA Y., CAMARGO C.A. de, 1975. - Sex determination in bees. IV. Genetic control of juvenile hormone production in *Melipona quadrifasciata* (Apidae). *Genetics* 81 : 749-756.
- LENSKY Y., BAEHR J.C., PORCHERON P., 1978. - Dosages radio-immunologiques des ecdysones et des hormones juvéniles au cours du développement post-embryonnaire chez les ouvrières et les reines d'Abeille (*Apis mellifica* L. var. *ligustica*). *C. R. Acad. Sci. Paris* 287 D : 821-824.

- MAUCHAMP B., LAFONT R., PENNETIER J.L., DOUMAS J., 1981. - Detection and quantification of the juvenile hormone I during the post-embryonic development of *Pieris brassicae* L. Regulation of Insect Development and Behaviour, Sci. Papers Inst. Org. Phys. Chem. Wroclaw Techn. Univ. No. 22, Conferences 7 : 199-206.
- MICHENER C.D., 1974. - The social behavior of the bees. Harvard University Press, Cambridge.
- MICHENER C.D., 1977. - Aspects of the evolution of castes in primitively social insects. Proc. VIII Int. Congr. IUSI, Wageningen : 2-6.
- MICHENER C.D., BROTHERS D.B., 1974. - Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed ? Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.) 71 : 671-674.
- PLATEAUX-QUENU C., 1973. - Construction et évolution annuelle du nid d'*Evylaeus calceatus* avec quelques considérations sur la division du travail dans les sociétés monogynes et digynes. Ins. sociaux 20 : 297-320.
- PLATEAUX-QUENU C., 1974. - Comportement des sociétés orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Ins. sociaux 21 : 5-12.
- PLATEAUX-QUENU C., 1978. - Les sexués de remplacement chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Ins. sociaux 25 : 227-236.
- REMBOLD H., 1976. - The role of determinator in caste formation in the honey bee. In "Phase and caste determination in insects" (ed. by M. LUSCHER), Pergamon Press, Oxford : 21-34.
- REMBOLD H., WAGENGUTH H., 1981. - Modulation of hormone pools during postembryonic development of the female honey bee castes. Regulation of Insect Development and Behaviour, Sci. Papers. Inst. Org. Phys. Chem. Wroclaw Techn. Univ. No 22, Conferences 7 : 427-440.
- REMBOLD H., LACKNER B., GEISTBECK I., 1974. - The chemical basis of honeybee, *Apis mellifera*, caste formation. Partial purification of queen bee determinator from royal jelly. J. Ins. Physiol. 20 : 307-314.
- RÖSELER P.F., 1977. - Endocrine control of polymorphism in bumblebees. Proc. VIII Int. Congr. I.U.S.S.I., Wageningen : 22-23.
- RÖSELER P.F., 1978. - Organisation und Kastenbildung im Hummelstaat. In "Insektenstaaten. Neuere Erkenntnisse" (ed. by M. LUSCHER), Bern : 23-26.
- RÖSELER P.F., RÖSELER I., 1977. - Dominance in bumblebees. Proc. VIII Int. Congr. I.U.S.S.I., Wageningen : 232-235.
- RÖSELER P.F., RÖSELER I., 1978. - Studies on the regulation of the juvenile hormone titre in bumblebee workers, *Bombus terrestris*. J. Ins. Physiol. 24 : 707-713.
- RÖSELER P.F., RÖSELER I., HONK C.G.J. van, 1981. - Evidence for inhibition of corpora allata activity in workers of *Bombus terrestris* by a pheromone from the queen's mandibular glands. Experientia 37 : 348-351.
- RUTZ W., GERIG L., WILLE H., LUSCHER M., 1976. - The function of juvenile hormone in adult worker honeybees, *Apis mellifera*. J. Ins. Physiol. 22 : 1485-1491.

- SHELLER K., WOHLFAHRT T.A., KOOLMAN J., 1981. - Different ecdysteroid titers in spring- and summer generations of the swallowtail, *Iphiclides podalirius*. Naturwissenschaften 68 : 45.
- SEELEY T.B., 1979. - Queen substance dispersal by messenger workers in honeybee colonies. Behav. Ecol. Sociobiol. 5 : 391-415.
- VELTHUIS H.H.W., 1976. - Environmental, genetic and endocrine influences in stingless bee caste determination. In "Phase and caste determination in insects" (ed. by M. LUSCHER), Pergamon Press, Oxford : 35-53.
- VELTHUIS H.H.W., 1976a. - Egg laying, aggression and dominance in bees. Proc. XV Int. Congr. Ent., Washington : 436-449.
- WIRTZ P., 1973. - Differentiation in the honeybee larva. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen : 73-5.

L'APPROVISIONNEMENT EN PROIES CHEZ QUELQUES ESPECES DE FOURMIS.

C. AGBOGBA

Département de Psychophysiologie comparée, C.N.R.S., INP 7,
B.P. 71, 13277 Marseille Cedex 9.

L'étude comparative de l'approvisionnement en proies chez des Fourmis de la sous-famille des Ponérines, plus primitives, et de la sous-famille des Myrmicines, m'a fourni des indications en ce qui concerne le comportement de prédation des récolteuses de trois espèces.

La nature des proies, leur poids, leur abondance et aussi leur réactivité -selon qu'elles sont mortes ou vivantes- modifient le comportement de chasse et de transport.

1/ Lorsque sont offertes en petite quantité (5 à 25 par exemple) des proies vivantes et de petite taille (larves de Grillon, Drosophiles), leur présence déclenche, chez les ouvrières qui se trouvent dans l'aire de récolte, la poursuite, la capture, la piqûre, cela chez les trois espèces. C'est dans le mode de transport que des différences apparaissent.

L'ouvrière chasserresse d'*Hypoponera* sp. ⁽¹⁾, lorsqu'elle arrive avec l'insecte qu'elle vient de tuer à proximité de l'entrée du nid, loge sa proie dans une des cavités creusées dans le sable qui couvre l'aire de récolte. C'est dans cette cavité qu'elle pratique le dépeçage. Après quelques minutes de stockage, on voit l'ouvrière transporter de minuscules fragments de proie dans le nid. Elle ne manifeste aucun comportement de recrutement. La distribution de ces morceaux peut se faire de bouche à bouche, entre ouvrières, ou entre ouvrières et reine.

L'ouvrière de *Mesoponera caffraria* ⁽²⁾ ne pratique pas de dépôt préliminaire mais transporte directement la proie au nid ; elle retourne dans l'aire de récolte sans participer au dépeçage de cette proie ni au repas. Une ouvrière peut, une dizaine de fois de suite, tuer et ramener une proie, sans la consommer.

Quant à l'ouvrière d'*Aphaenogaster senilis*, elle peut transporter au nid une proie piquée mais non paralysée, qui continue à s'agiter. Une fois arrivée dans les loges du nid, la chasserresse s'immobilise, sa proie maintenue dans les mandibules.

(1) Société provenant des environs de Toulouse, grâce à L. PASSERA.

(2) Société en provenance de Côte d'Ivoire, grâce à M. LEPAGE.

Cette seule présence a un effet de stimulation -peut-être d'appel, d'attraction-, sur d'autres ouvrières, qui s'approchent et viennent pratiquer le dépeçage. L'ouvrière chasserresse cesse alors de tenir la proie et retourne chasser. Dans 18 cas seulement sur 100 observés, l'ouvrière a déposé la proie sans "attendre" les dépeceuses. Dans ces cas-là, on voit apparaître dans le nid, une fois la proie libérée et mobile, une nouvelle phase de poursuite et de capture. Ce comportement de maintien de la proie par l'ouvrière chasserresse d'*A. senilis* est probablement en corrélation avec l'état de l'insecte qu'elle rapporte : la non-paralysie de l'insecte capturé paraît due à la faible efficacité des coups d'aiguillon ; l'aiguillon, chez cette espèce, est très court comparativement à celui des Ponérines.

Par conséquent, en présence d'une faible quantité de proies vivantes et transportables, la chasse se fait individuellement, chez les trois espèces ; les interactions entre ouvrières de l'extérieur et de l'intérieur diffèrent d'une espèce à l'autre ; il n'y a, chez aucune, de comportement de recrutement pour la chasse. Toutefois l'arrivée dans le nid d'ouvrières chargées de proies met "en éveil" d'autres ouvrières qui étaient présentes dans les loges.

2/ Lorsqu'une ouvrière récolteuse découvre des proies de taille modérée et vivantes, mais en grand nombre (une centaine par exemple), les conduites observées sont différentes.

Les proies sont offertes dans un tube ou dans un nid en plâtre qui est relié, comme le nid d'élevage, à une enceinte d'environ 50 x 40 cm.

Chez *Mesoponera caffraria*, l'ouvrière, après avoir poursuivi et tué plusieurs proies, les dépose sur place dans le récipient où elle les a trouvées. Elle peut en transporter une à l'extérieur du récipient de chasse, dans l'enceinte ; la proie est alors saisie par une autre ouvrière.

L'ouvrière chasserresse, après avoir tué plusieurs proies et déposé éventuellement une ou deux d'entre elles devant l'entrée du récipient, retourne au nid, sans porter de proies. On la voit ensuite ramener des compagnes, en tandem, vers le récipient qui contient les insectes. Les ouvrières ainsi recrutées vont alors, soit se livrer à la chasse, soit ramener jusqu'au nid les proies déjà tuées. Revenues au nid, ces transporteuses peuvent à leur tour recruter d'autres ouvrières. Celles-ci, appelées par ce recrutement secondaire, peuvent elles-mêmes, soit chasser, soit transporter des proies. J'ignore encore, dans l'état des recherches, s'il s'agit là de sous-castes fonctionnelles (chasseresses et transporteuses) ayant une certaine stabilité.

Chez *Aphaenogaster senilis*, on n'observe pas ces fonctions différentes de chasse et de transport : les ouvrières sont à la fois chasseresses et porteuses. L'ouvrière qui a capturé une proie la ramène elle-même au nid.

Donc, dans cette situation (proies en grand nombre), ces espèces prédatrices s'organisent différemment. La chasse individuelle se transforme en chasse collective chez *Mesoponera cafraria*, avec constitution, grâce au recrutement en tandem, d'un groupe ne se livrant qu'à la chasse, un autre se consacrant au transport. Au contraire *Aphaenogaster senilis* continue à pratiquer une chasse individuelle : et la même ouvrière remplit les deux fonctions. Les parades exécutées lors du retour au nid augmentent l'effectif d'approvisionneuses.

3/ L'offre d'un ver de farine vivant et de taille relativement importante (puisqu'il mesure 15 à 25 mm, alors que les ouvrières de *Mesoponera* n'ont que 9 à 10 mm et celles d'*Aphaenogaster* 7 mm) entraîne un phénomène de recrutement vers l'aire de récolte, vers la chasse. Cette grosse proie vivante n'est jamais immobilisée d'emblée par une seule ouvrière.

L'ouvrière qui vient de saisir un ver de farine peut, pendant plusieurs minutes, conserver ses mandibules implantées dans la proie et l'abdomen recourbé, son extrémité appliquée sur la proie (donc l'aiguillon implanté, éventuellement) ; la proie se débat violemment et l'entraîne dans ses déplacements. L'ouvrière quitte cette position après 5 à 8 minutes, soit pour rester près de la proie avant de reprendre le combat, soit pour aller recruter des congénères dans le nid.

La chasseresse de *Mesoponera* opère alors un recrutement en tandem -précédé de contacts antennaires sur le corps des ouvrières rencontrées et d'échanges de battements d'antennes -.

L'ouvrière d'*Aphaenogaster*, après être rentrée très rapidement dans le nid, effectue une parade de recrutement qui comporte une course rapide, dont les composantes sont en cours d'analyse. Cette parade est suivie de la sortie d'un groupe d'ouvrières.

Une fois la grosse proie tuée, les ouvrières l'amènent jusqu'au nid par un transport collectif.

L'offre d'une proie assez volumineuse a donc permis de constater que la paralysie de cette proie nécessite l'intervention d'un nombre d'ouvrières moins grand chez *Mesoponera* que chez *Aphaenogaster*. Les performances en matière d'immobilisation sont meilleures chez la première que chez la seconde. La réduction de l'aiguillon, chez *Aphaenogaster*, rend probablement moindre l'efficacité de leur piqure.

4/ Lorsque, dans l'aire de récolte, des *cafraria* ou des *senilis* se trouvent en face d'une proie immobile, préalablement tuée, mais trop lourde pour être transportée par une ouvrière, on voit le transport individuel faire place à un transport collectif, grâce à un recrutement.

L'ouvrière de *M. cafraria* abandonne momentanément la proie, rejoint le nid à peu près en ligne droite. Puis elle ressort, suivie en tandem d'une ouvrière qu'elle vient de stimuler. Lorsque le

nombre d'ouvrières ainsi recrutées atteint une dizaine, la proie progresse vers le nid, selon un tracé qui s'écarte plus ou moins de la ligne droite.

Chez *A. senilis*, l'ouvrière qui a découvert une proie volumineuse procède aussi à un recrutement. Il n'y a pas de tandem, mais on observe, pour chaque recruteuse, la sortie simultanée d'un groupe de plusieurs ouvrières ; elles se déplacent très rapidement, formant une file serrée dans le tube d'accès au nid ; puis elles se dispersent dans l'aire de récolte. Une partie d'entre elles prend tout de suite la bonne direction et retrouve rapidement la proie ; d'autres, seulement après de nombreux détours. L'ouvrière recruteuse ressort également, et parmi les premières. Il lui arrive de n'atteindre la proie à nouveau qu'après les premières recrutées. Ces faits sont en faveur de l'existence d'une piste odorante.

Tout se passe comme si certaines ouvrières avaient connaissance de la route à suivre. D'autres, au contraire, perdraient cette information ou ne l'utiliseraient pas ; mais elles sont cependant, au moins, stimulées à rechercher la proie.

Par conséquent, dans cette situation (proie morte trop lourde pour une seule ouvrière), aussi bien chez la Ponérine que chez la Myrmicine étudiée, le transport individuel est remplacé par un transport collectif.

Les données qui viennent d'être rapportées montrent à l'évidence une adaptation des activités individuelles et des interactions aux circonstances, assurant au total l'immobilisation de grosses proies vivantes, ou bien le transport rapide vers le nid de proies nombreuses ou de proies trop lourdes. Il reste à déterminer de manière plus précise les mécanismes qui interviennent, et en particulier les stimulations mises en jeu dans ces activités collectives, déjà complexes, de ces Fourmis carnivores.

Des phénomènes de recrutement pour des proies ou pour des graines ont été observés par d'autres auteurs, en particulier B. HOLLDOBLER, M.C. CAMMAERTS, pour d'autres espèces de Fourmis (des espèces moissonneuses, ou des *Myrmica*) : mais la forme précise des différents modes de recrutement indiquée ici n'est pas la même que celle qu'ont signalée ces auteurs.

D'autre part, l'observation -en particulier- d'un recrutement de chasserresse pour l'attaque d'une proie volumineuse me paraît un fait nouveau, chez des espèces qui pratiquent habituellement une chasse individuelle. De même, je crois, pour les comportements de transport collectif que j'ai décrits pour ces espèces carnivores.

BIBLIOGRAPHIE

- CAMMAERTS M.C., 1978. - Recruitment to food in *Myrmica rubra* L.
Biol. of Behav. 4 : 159-172.
CAMMAERTS M.C., 1980. - Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis*. Insectes sociaux 27 : 328-342.

- HÖLLDOBLER B., 1976. - Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in Harvester Ants, *Pogonomyrmex*. Behav. Ecol. Sociobiol. 1 : 3-44.
- HÖLLDOBLER B., 1978. - Recruitment and food retrieving behavior in *Novomessor*. Behav. Ecol. Sociobiol. 4 : 163-181.

RECHERCHES SUR LES VITESSES DE LOCOMOTION DES FOURMIS.

F. BERNARD

35, avenue Ratti. 06000 Nice.

En 1969, à Harvard, les myrmécologues W.L. BROWN et E.O. WILSON m'ont suggéré d'étudier les vitesses des *Cataglyphis* sahariens, Fourmis les plus rapides du monde. J'ai commencé ce travail en 1970, et, pour mieux apprécier les formes sahariennes, de nombreuses espèces de France ont été mesurées, pour comparer des Fourmis lentes avec les records de vélocité. Au total, 21 espèces sont ainsi connues, et voici quelques exemples :

Une petite Fourmi (*Plagiolepis* notamment) a plus de mérite à parcourir un mètre qu'un grand *Camponotus*. Aussi, nous avons classé les espèces selon les valeurs décroissantes du rapport : vitesse (cm sec.) sur la taille moyenne des ouvrières (cm). Ces rapports vont de 445 (*Cataglyphis albicans*) à 4,2 (*Messor barbara*). Toutes les moissonneuses ne sont pas aussi lentes que *barbara*, et la plus rapide, étudiée en Camargue, est *Messor structor*, qui atteint 16,6, soit autant que *Cataglyphis bicolor*, si connu au Maghreb et en Grèce.

Insistons maintenant sur les trois plus rapides des Fourmis mesurées, puis on cherchera des causes possibles de leurs vitesses, et on montrera que la vélocité ne doit guère avantager l'Insecte dans la lutte pour la vie : ce n'est pas la fameuse Fourmi argentée des dunes (*C. bombycina*) qui va le plus vite : elle ne fait au plus, par seconde, que 110 cm, soit 150 fois sa taille. Sa congénère *C. albicans* Roger peut atteindre 2 m 80, soit 445 fois sa longueur (qui est de 6,3 mm). C'est la vitesse d'un coureur à pied moyen : il faut courir pour la rejoindre, alors que la plupart des autres fourmis se rattrapent en marchant vite, comme pour *Formica fusca* (14 cm/seconde).

Cette vitesse d'*albicans* a été trouvée la même en des stations très diverses : Carthagène en Andalousie, gare de Casablanca, Sidi Lakhdar (Côte vers Mostaganem), enfin Rhourd el Baghel (station pétrolière dans les dunes du grand Erg oriental). De même, *Formica fusca* avait la même rapidité à Fréjus (Var), et à Valberg (nord des Alpes maritimes, 1 669 m).

Parmi les plus petites espèces, *Plagiolepis pygmaea* et *barbara* sont dix fois plus rapides que les *Diplorhoptrum*, qui mesurent également 1 à 2 mm. Cela confirme la supériorité des Formicinae, en général, à taille égale, 2 à 4 fois plus véloces que les Myrmicinae.

Parmi les causes de vitesse étudiées, on pourrait supposer que la grande longueur des pattes est avantageuse. Il n'en est rien. Soit le rapport de longueur : patte postérieure/taille. Il n'est que

de 0,62 pour *C. albicans*, tandis que *C. bicolor* a 0,96, mais est 20 fois moins rapide. *Acantholepis frauenfeldi* a les pattes 1,20 fois plus longues que le corps, mais ne fait que 80 fois sa taille par seconde.

De même, par rapport au total de la patte, un grand développement relatif des tibias ou des tarses ne favorise guère la Fourmi.

Par contre, le poids intervient. Il est certain qu'un gros *Camponotus*, pesant 30 à 35 mg, est bien plus lente que l'*Acantholepis* (0,8 mg).

L'influence des températures a été précisée dans l'oasis de Touggourt, en juin, où il y avait 23° au lever du soleil et 42° entre 13 et 15 heures : on peut donc mesurer sur 20° d'écart. Les résultats sur le Q₁₀ (augmentation de vitesse pour 10° de différence) varient beaucoup d'une espèce à l'autre. *A. frauenfeldi* est la plus avantagée par la chaleur, *C. bicolor* très moyennement, et *Tapinoma simrothi* augmente à peine ses rapidités.

Examinons si la vitesse est avantageuse dans la lutte pour la vie. Nous évaluons l'importance quantitative d'une Fourmi dans la nature en donnant le pourcentage moyen de ses nids dans le total des fourmilières, moyenne de nombreux comptages, tous sur 100 m² (105 stations au Sahara, 210 au Maghreb non désertique). A cet égard, les formes dominantes sont *Monomorium salomonis* (66 % des nids au Sahara) et *Tapinoma simrothi* (18 %). Or, ce sont des Insectes plutôt lents (5 à 20 cm/sec.). *Cataglyphis bombycina* ne domine que sur les dunes, et *C. albicans* est peu commun en moyenne : 3,7 % des nids, et elle ne domine que dans une seule station sur les 87 lieux habités). *A. frauenfeldi* est rapide, pour une ouvrière de 3,5 mm, mais ne fait que 8 % de la moyenne des fourmilières.

Toutefois, cet *Acantholepis* domine toujours en terrains salés : c'est, de loin, la plus halophile des Fourmis. Exemple record : elle pullule au Fezzan (sud libyen), sous des couches de carbonates de 6 cm d'épaisseur. Ici, la vitesse est avantageuse : après une légère pluie au Sahara, ces sels retiennent de l'eau et le milieu devient trop humide : il faut alors que la Fourmi puisse déménager rapidement son couvain.

Finalement, d'ailleurs, la vitesse ne semble réellement bienfaisante que pour déplacer vite le nid, surtout au désert où le milieu peut changer brusquement. La rapidité ne permet guère d'échapper aux Vertébrés insectivores : un Léopard peut filer de 4 à 5 mètres par seconde, soit deux fois plus vite que les Fourmis les plus véloces, et les Oiseaux ont leur vol.

Nous pensons que des recherches physiologiques pourraient seules élucider les motifs de la vitesse : il faudra mesurer les temps de réaction des ganglions ventraux, responsables des mouvements des pattes.

STRATIFICATION DES OUVRIERES DANS LE NID CHEZ *FORMICA SANGUINEA*
LATREILLE.

J. BILLEN

Limburgs Universitair Centrum, dep. SBM, Universitaire Campus,
B-3610 Diepenbeek et Laboratorium voor Systematiek en Ecologie,
Naamsestraat 59, B-3000 Leuven.

RESUME

La stratification des ouvrières dans le nid chez *Formica sanguinea* a été étudiée en examinant les migrations des jeunes ouvrières selon un gradient de températures et en déterminant le développement des ovaires dans les différentes zones du nid. Il y a une migration assez lente vers les chambres froides où l'hibernation se déroulera. Après l'hibernation, une réactivation très rapide est observée accompagnée d'une production de couvain, qui sera mangé avant d'atteindre le stade nymphal.

SUMMARY

The nest stratification of *Formica sanguinea* workers was investigated with migration experiments of young workers on a temperature gradient and by establishing the ovariole development in different nest sites. It reveals a rather slow tendency to start hibernating, while after hibernation a sudden reactivation can be observed. During this period the workers produce some brood, that will be eaten before it reaches the nymphal stage.

La stratification des ouvrières dans le nid a été étudiée plusieurs fois chez les fourmis, le plus souvent chez les fourmis rousses *Formica polyctena* et *F. pratensis* (BIER, 1958 ; DOBRZANSKA, 1959 ; SCHMIDT, 1974 ; CEUSTERS e.a., 1981). Nous avons examiné cette stratification chez *Formica sanguinea* Latreille dans des nids artificiels. Un tel nid consiste en une série de 15 chambres successives dont la quinzième constitue le monde extérieur (van BOVEN, 1977). L'ensemble est placé sur un gradient de températures (fig. 1).

L'examen du développement des ovaires chez 150 ouvrières, prélevées dans les différentes zones du nid, nous donne une idée provisoire de la stratification. Les ovaires en effet constituent un critérium pour la détermination de l'âge des ouvrières de *F. sanguinea* (BILLEN, 1981). Le développement pré-imaginal des ouvrières se déroule dans les chambres les plus chaudes du nid (zone 4). Après l'éclosion, on trouvera par conséquent dans cette région le plus haut pourcentage des premiers stades du cycle de développement. Un déplacement de ces stades de croissance vers la zone 1 peut être observé plus d'un mois plus tard, ce qui indique une hibernation plutôt ralentie par rapport à la migration très rapide vers la zone 1 observée chez *Formica polyctena* (CEUSTERS e.a., 1981). La présence

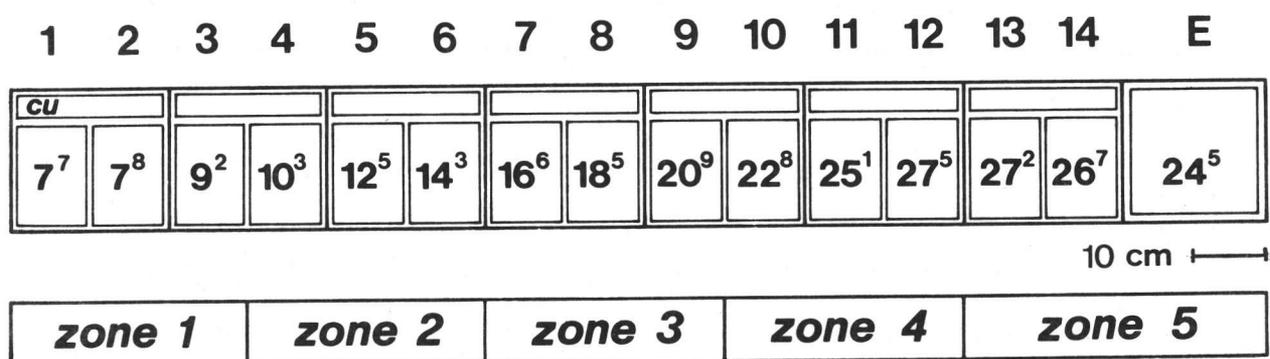


Fig. 1 - Les températures moyennes dans les différentes chambres du nid.
 cu = cuvette à eau ; E = monde extérieur.

exclusive des individus à ovaires dégénérés dans la zone 5 démontre que les fourrageuses sont de vieilles ouvrières réactivées après l'hibernation.

Pour vérifier cette image de stratification, des expériences de migration ont été réalisées. Des ouvrières très jeunes provenant de la chambre 11 sont marquées avec des taches de peinture immédiatement après l'éclosion et replacées dans leur chambre d'origine. Une migration très lente vers les chambres plus froides est observée. Ces résultats sont confirmés par une migration inverse très rapide des jeunes ouvrières marquées qui étaient au contraire placées dans la chambre 1. Des observations prolongées sont rendues difficiles parce que les marques disparaissent après quelques semaines et la proportion des ouvrières marquées est trop petite dans une population qui peut contenir plus de quatre mille individus.

Afin d'éviter ces problèmes, une centaine d'ouvrières fraîchement écloses sont placées seules dans la chambre 11 d'un nouveau nid. Le résultat d'observations hebdomadaires, pendant toute une année, est montré dans la figure 2. Quatre phases peuvent y être distinguées :

Chambres

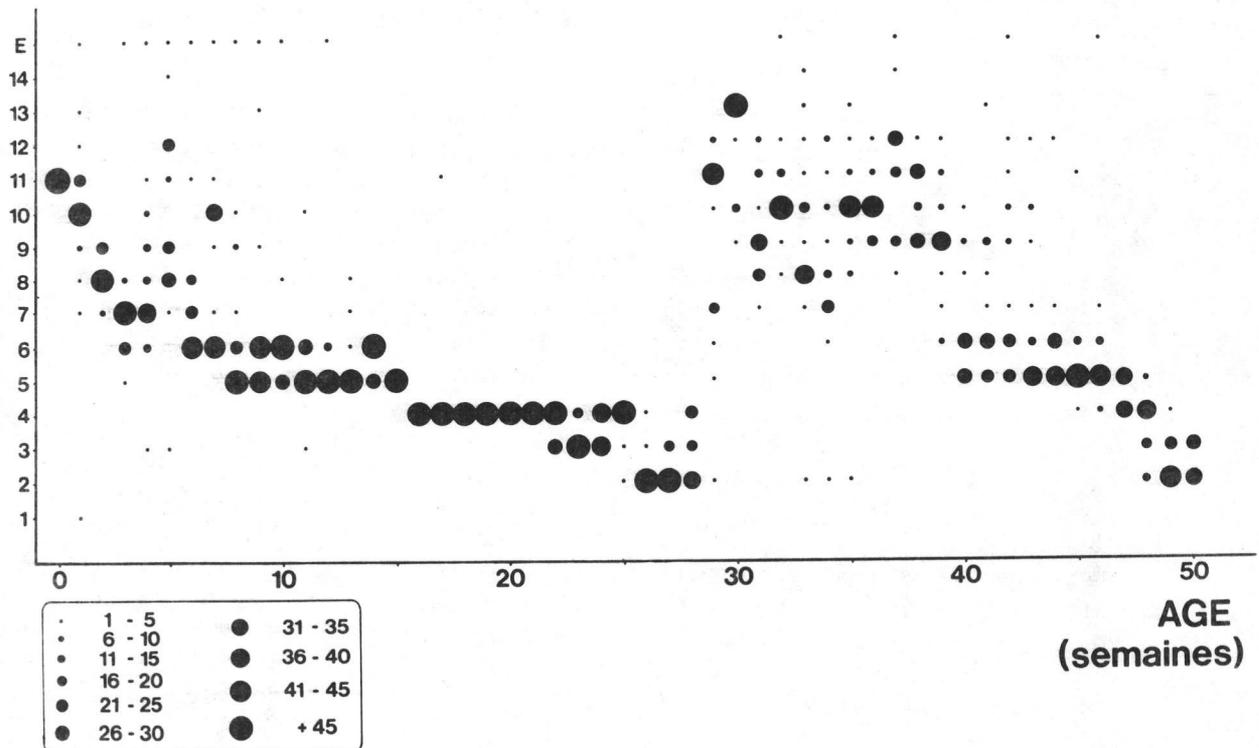


Fig. 2 - Déplacements dans le nid des ouvrières d'âge connu. Le nombre de fourmis est représenté par la taille des signes.

1/ Une migration ralentie vers la partie froide du nid est accomplie après trois mois environ. Pendant cette phase il y a dans le nid une activité considérable. Un nombre limité de récolteuses sont très actives dans le monde extérieur où elles vont chercher à plusieurs reprises de la nourriture pour approvisionner leurs congénères dans les zones fraîches. Les cadavres d'une dizaine de jeunes ouvrières, qui n'ont pas survécu les premiers jours, sont trouvés dans le monde extérieur.

2/ L'hibernation constitue une phase caractérisée par une activité minimale. Presque toutes les ouvrières se trouvent ensemble dans les chambres froides, sans grande activité particulière. On n'observe plus de fourrageuses et la mortalité est pratiquement nulle. La durée de cette période peut varier de 3 à 5 mois.

3/ Une réactivation très rapide est accompagnée d'une migration en groupe vers les chambres plus chaudes. L'activité des fourrageuses augmente et le nombre de fourmis mortes dans le monde extérieur atteint une valeur maximale. Un événement remarquable est la production de couvain, peut-être influencé par l'absence d'une reine. Pourtant, les larves sont mangées avant d'atteindre le stade nymphal.

4/ Un retrait dans les zones froides est probablement causé par l'absence de reine et de couvain et c'est donc probablement un résultat artificiel. Le nombre de fourrageuses ainsi que la fréquence des fourmis mortes diminuent par rapport à la phase précédente.

Cette série d'observations hebdomadaires était effectuée sur deux nids indépendants, les résultats étant presque identiques. Une différence apparaît seulement dans la durée de l'hibernation. Certes, on s'attend à une variabilité dans cette phase : en effet, le début de la réactivation dans la nature se fait à une date fixe, qui ne dépend que des circonstances climatologiques au printemps, tandis que le moment d'éclosion de la jeune ouvrière peut se produire pendant tout l'été. Le temps entre ces deux moments passe donc vraisemblablement par une phase de migration de durée fixe et une phase d'hibernation de durée variable.

Contrairement à nos expériences réalisées au laboratoire, il n'y a probablement pas dans la nature un retrait après la réactivation au printemps. En présence d'une reine, la réactivation est probablement suivie par une période de soin du couvain et finalement par l'apparition des ouvrières dans le monde extérieur en qualité de fourrageuses. C'est pourquoi l'on peut considérer les jeunes ouvrières dans nos expériences plutôt comme une adaptation de nécessité, car les jeunes ouvrières ne quittent pas le nid en présence de congénères plus âgés.

L'apparition après une semaine déjà des jeunes ouvrières de *Formica sanguinea* dans le monde extérieur a été observée par DOBRZANSKA (1959) dans ses expériences mettant en jeu des nids complètement éclairés, sans gradient de température. Cette sortie du nid peut s'expliquer par l'absence de contraste entre l'intérieur du nid, obscur, et un monde extérieur éclairé (BOETSCH, 1953).

BIBLIOGRAPHIE

- BIER K., 1958. - Die Bedeutung der Jungarbeiterinnen für die Geschlechtstieraufzucht im Ameisenstaat. Devel. Biol. Zbl. 77 : 257-265.
- BILLEN J., 1981. - Ovariolo development in workers of *Formica sanguinea*. Ins. Soc. (sous presse).
- BOVEN J.K.A. van, 1977. - De Mierenfauna van België. Acta Zool. Pathol. Antwerp. 67 : 1-191.
- CEUSTERS R., BERTRANDS H., PETIT M., VAN DE PEER H., 1981. - Polyéthisme chez les ouvrières de *Formica polyctena* et *Myrmica rubra*. Réunion S.F.U.I.E.I.S., Toulouse 1981.
- DOBRZANSKA J., 1959. - Studies on the division of labour in Ants, Genus *Formica*. Acta Biol. Exper. 19 : 57-81.
- GOETSCH W., 1953. - Die Staaten der Ameisen. Springer-Verlag, Berlin, 125 p.
- SCHMIDT G.H., 1974. - Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation im Waldameisenstaat. In SCHMIDT (ed.), Sozialpolymorphismus bei Insekten. Wiss. Verl. Ges. mbH, Stuttgart : 404-512.

ANALYSE DES COMMUNICATIONS ANTENNAIRES CHEZ LA FOURMI *CAMPONOTUS VAGUS* SCOP.

A. BONAVIDA-COUGOURDAN

Département de Psychophysiology comparée, C.N.R.S., INP 7,
B.P. 71. 13277 Marseille Cedex 9.

L'étude des communications antennaires accompagnant les transferts de substances entre individus chez les Fourmis est intéressante en soi, mais aussi parce que se sont établis, dans ce groupe, au cours de l'évolution, des systèmes de communication entre espèces différentes de Fourmis formant une société mixte avec parasitisme social et aussi entre Fourmis et animaux myrmécophiles. L'existence de ces nombreuses espèces étrangères qui s'intègrent dans la société de Fourmis pose le problème de la spécificité des signaux et même de la valeur de signal des stimulations échangées.

J'ai donc recherché si les contacts et les mouvements d'antennes que présentent deux ouvrières de Fourmis au cours d'un contact trophallactique ont valeur de signaux, s'ils constituent bien un ensemble précis de stimulus et de réponses spécifiques comme c'est le cas chez les Guêpes sociales et chez l'Abeille domestique (MONTAGNER, 1966 ; MONTAGNER et PAIN, 1971).

Les communications antennaires, dans le comportement trophallactique, ont été étudiées chez plusieurs espèces de Fourmis appartenant aux genres *Formica* (WALLIS, 1961 ; HOLLDÖBLER, 1977), *Myrmica* (LENOIR et JAISON, 1974) et *Lasius* (LENOIR, 1973, 1979). Pour ces auteurs, il y a bien chez les Fourmis, comme chez les Guêpes et les Abeilles, un système de stimulus et de réponses au niveau antennaire, avec toutefois, d'après LENOIR, un lien plus faible que chez les Guêpes ou les Abeilles, entre les réactions des deux partenaires.

J'ai analysé les mouvements et les positions d'antennes chez une Formicine : *Camponotus vagus* Scop. Mon analyse repose à la fois sur l'observation de couples d'ouvrières réunies dans une même loge et sur l'étude, image par image, de films en cinéma accéléré. L'une de ces ouvrières s'est nourrie sur du miel peu de temps auparavant. Cette étude a porté sur des contacts entre ouvrières ayant même fonction sociale (récolteuse) et entre ouvrières ayant des fonctions différentes dans la société : nourrices et récolteuses.

Les résultats présentés ici diffèrent de ceux des auteurs précédemment cités.

A. - Au cours d'un contact trophallactique, c'est l'ouvrière receveuse qui a le comportement le plus stable. Il se rapproche de celui d'une Guêpe sociale.

Ses antennes et parfois ses pattes antérieures frappent la

tête de la donneuse : l'une de ses antennes effectue, tout au long du contact trophallactique, une succession de mouvements de balayages depuis l'un des côtés de la tête de sa partenaire jusqu'à la mandibule du côté opposé, puis revient à son point de départ. Au cours de ce balayage, l'extrémité de l'antenne peut s'attarder en une caresse d'amplitude moindre, dans la zone intermandibulaire ou à la base interne de l'une des mandibules.

Les variations, au cours d'un même contact trophallactique ou bien au cours de contacts différents, portent sur la durée du balayage, la région caressée et la durée de la caresse.

Les balayages sont significativement plus rapides au début du contact et déclenchent l'ouverture des mandibules de la donneuse et le démarrage du flux trophallactique.

Il y a bien ici le jeu d'une stimulation antennaire effectuée par la receveuse et d'une réponse des pièces buccales et du jabot de la donneuse.

B. - En ce qui concerne l'ouvrière donneuse, ses mouvements antennaires sont plus complexes. J'ai distingué 7 actes différents définis en fonction de l'angle entre scape et plan sagittal de la tête, de l'angle entre scape et funicule et aussi en fonction de la courbure des derniers articles du funicule, qui viennent s'appuyer sur la tête de la partenaire. Acte 1 : antennes étendues vers l'avant, au-dessus de la tête de la receveuse ; funicules sensiblement parallèles ; pas de contact avec la tête de la receveuse. - Acte 2 : antennes pointées vers la tête de la receveuse ; contacts intermittents de l'extrémité de l'un ou l'autre des funicules, ou des deux, avec des régions variables de la tête de la receveuse. - Acte 3 : antennes pointées comme dans l'acte 2, mais l'une des deux caresse la tête de la receveuse. - Acte 4 : antennes coudées, scape et funicule formant un angle de 90° environ ; pas de contact avec la tête de la receveuse. - Acte 5 : voisin de l'acte 6 mais observé seulement chez les immatures. - Acte 6 : scapes dirigés vers l'arrière ; les funicules parallèles entre eux. - Acte 7 : extension d'une antenne vers l'arrière ; c'est un acte bref ; il suggère une tentative de départ de la part de l'ouvrière.

Il faut noter que les actes 2, 4, 6 observés chez l'ouvrière donneuse au cours d'un contact trophallactique sont analogues dans leur forme à des positions adoptées par l'ouvrière qui se nourrit sur du miel. L'acte 7 peut être observé quand cette ouvrière se détache du miel sur lequel elle vient de se nourrir. L'acte 1 présente certaines ressemblances avec la position adoptée par une ouvrière qui explore, mais dans ce dernier cas les funicules sont nettement divergents.

Il faut préciser aussi que les répertoires de la donneuse et de la receveuse ne sont pas strictement spécifiques de leur rôle. En particulier l'acte 3 présente des analogies avec les caresses qui apparaissent au cours des balayages effectués par la receveuse. L'acte 7 peut aussi être présenté par une receveuse à la fin d'un contact.

Pour étudier la succession des actes présentés par les ouvrières donneuses au cours d'un même contact trophallactique, j'ai utilisé la technique des graphes selon la méthode d'E. NOIROT (1969), qui consiste à ne considérer que la première occurrence de chaque acte. Que les ouvrières donneuses soient récolteuses ou nourrices, on constate que leurs actes s'organisent de manière séquentielle.

1/ Ouvrières donneuses récolteuses (contacts entre récolteuses). - Sur 210 contacts analysés, j'ai enregistré 63 séquences différentes. Donc les actes n'apparaissent pas au hasard. Mais la variabilité est grande : il n'y a pas stéréotypie, cela même si l'on tient compte du fait évident que plus on entre dans le détail d'un comportement, plus la variabilité inter-individuelle augmente.

Une séquence peut commencer par un acte 1, 2, 3 ou 4 ; les actes 6 et 7, par contre, ne sont jamais initiaux. Dans 75 % des cas, l'acte 1 est l'acte initial. L'acte 2 est très fréquent : il est présent dans 85 % des séquences. Les actes 3, 4 et 6 ont une fréquence moindre. L'acte 7 accompagne dans 90 % des cas le départ de l'ouvrière donneuse ; mais il peut apparaître plusieurs fois tout au long du contact, le plus souvent en alternance avec l'acte 2. Donc l'acte 7 n'est pas suivi automatiquement de la rupture du contact. Lorsque celle-ci n'est pas marquée par un 7 de la donneuse (10 % des cas), c'est presque toujours l'ouvrière receveuse qui présente l'acte 7.

Parmi les 63 séquences enregistrées, 2 ont une fréquence plus élevée. La première apparaît dans 15 % des cas ; elle comprend, dans l'ordre, les actes 1, 2, 7. La deuxième a une fréquence de 12 % : elle présente la succession 1, 4, 2, 7. Les autres séquences ont une fréquence inférieure à 5 %.

2/ Ouvrières donneuses nourrices (contacts nourrices-récolteuses). - Si l'on compare le graphe obtenu ici et celui qui résulte des données recueillies lors des contacts entre récolteuses, on peut souligner la fréquence moindre de l'acte 7 : de nombreuses séquences ne comportent pas de 7. La séquence qui a la fréquence la plus élevée est la séquence 1, 2 (chez les récolteuses, c'était la séquence 1, 2, 7).

D'autre part, ici 20 % seulement des contacts se terminent par un 7 de la donneuse (contre 90 % pour les contacts entre récolteuses). Dans les autres cas, soit 80 %, c'est l'ouvrière receveuse (une récolteuse) qui termine sa séquence de balayages par un ou plusieurs 7 et rompt le contact (contre 10 % pour les contacts entre récolteuses).

Il semblerait donc -c'est ce qu'indiquent les chiffres donnés ci-dessus- que la manifestation de cet acte 7, qui me paraît bien être l'annonce ou la marque de la rupture, est plus liée à la fonction sociale de récolteuse qu'au rôle temporaire de donneuse. Fonction sociale, mais aussi, bien entendu, caractéristiques liées à la fonction (seuils différents de réactivité, d'agressivité,...).

Le 7 peut être l'annonce de la rupture quand il apparaît au cours du contact ou bien la marque quand il la précède immédiatement ;

il n'est pas pour autant un signal de rupture : il n'entraîne pas, nous allons le voir, de réponse de la partenaire.

En effet, les actes de la donneuse ni le passage d'un acte à l'autre n'ont d'action spécifique sur le flux trophallactique. C'est ce que montre l'enregistrement de la diminution de la radio-activité du jabot d'une ouvrière donneuse, nourrie avec du miel radio-actif, au cours d'un contact trophallactique, -enregistrement au cours duquel on a inscrit les actes au fur et à mesure de leur apparition. La manifestation d'aucun des actes présentés par les ouvrières donneuses n'entraîne de modification des courbes obtenues.

C. - Existe-t-il une corrélation entre les actes de la donneuse et ceux de la receveuse ? L'observation des films en cinéma accéléré, leur analyse image par image et les cross-corrélogrammes qu'on peut en tirer, ne montrent pas de corrélation entre les mouvements d'antennes de la receveuse et ceux de la donneuse : on ne voit pas l'une des ouvrières répondre, par un acte donné, à un acte déterminé de l'autre ouvrière.

Il apparaît bien que l'ouvrière donneuse ouvre les mandibules et régurgite à la condition d'être stimulée activement dans la région mandibulaire par une autre ouvrière, avec des balayages rapides ; par contre, *les actes de la donneuse ne constituent pas des signaux pour la receveuse.*

Cette pauvreté relative de la communication au cours du contact trophallactique, chez la Fourmi étudiée ici et peut-être chez d'autres espèces de *Formicidae*, s'oppose au système de stimulus et de réponses qui a été mis en évidence chez les Guêpes sociales. Précisément, c'est dans les sociétés de Fourmis que sont établis des transferts de substances alimentaires entre espèces différentes de Fourmis constituant une société mixte, et aussi entre Fourmis et animaux myrmécophiles.

La pauvreté de la communication chez les Fourmis pourrait, au cours de l'évolution, avoir permis à des Myrmécophiles ou des Fourmis parasites d'obtenir de leurs hôtes des régurgitations de substances alimentaires. Ce qui n'aurait pas été possible chez les Guêpes et les Abailles, chez qui les contacts trophallactiques sont codés de manière plus rigide.

Les Insectes myrmécophiles ou les Fourmis parasites auraient, bien sûr, à s'introduire dans la société sans y être détruits. Une fois cette adoption réalisée, ils devraient, pour obtenir des régurgitations, utiliser les signaux de sollicitation. Mais ils n'auraient pas à interpréter des signaux de réponse de la Fourmi hôte et à s'y adapter : *il n'y a pas de signaux de réponse, du moins antennaires.*

BIBLIOGRAPHIE

- HÖLDOBLER B., 1977. - *In* : A. Sebeok : How animals communicate, Indiana Univ. Press : 418-471.
- LENOIR A., 1973. - Proc. VII Congr. U.I.S.S.I., Londres : 226-233.
- LENOIR A., 1979. - Thèse de Doctorat d'Etat, Tours, 314 p.
- LENOIR A., JAISSON P., 1974. - Bull. Audiophonologie 4 : 107-120.
- MONTAGNER H., 1966. - Thèse de Doctorat d'Etat, Nancy, 143 p.
- MONTAGNER H., PAIN J., 1971. - Insectes sociaux 18 : 177-192.
- NOIROT E., 1969. - Animal behaviour 17 : 547-550.
- WALLIS D.I., 1961. - Behaviour 17 : 17-47.

PRODUCTIVITE DES DIFFERENTES CATEGORIES D'OUVRIERES CHEZ LA FOURMI
CATAGLYPHIS CURSOR FONSCOLOMBE (HYMENOPTERES - FORMICIDAE)

H. CAGNIANT

Laboratoire des Artigues, Université Paul Sabatier, Entomologie,
118, route de Narbonne. 31062 Toulouse Cedex.

RESUME

C. cursor présente un polymorphisme de type monophasique à large variation de taille. On peut distinguer quatre catégories d'ouvrières : grandes et très grandes, moyennes, petites, minimales. Dans les quatre catégories, les ouvrières sont capables de pondre et de produire par parthénogenèse des reines, des mâles et de nouvelles ouvrières de toutes tailles.

Chez la fourmi *Cataglyphis cursor*, lorsque l'on constitue après l'hibernation des sociétés composées uniquement d'ouvrières, celles-ci produisent des reines, des mâles et de nouvelles ouvrières par parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque (CAGNIANT, 1973, 1979, 1980a et b ; SUZZONI et CAGNIANT, 1975).

La taille des ouvrières de *C. cursor* est très variable dans la population d'un nid ; les plus grandes atteignent presque 1 cm et sont pratiquement aussi longues que la reine, tandis que les plus petites peuvent mesurer moins de 4 mm. A la suite d'études biométriques réalisées sur des colonies de différentes provenances, j'ai été amené à distinguer quatre catégories d'ouvrières :

Des ouvrières "grandes et très grandes" dont la longueur du corps varie de 7,5 - 7,8 à 9,1 - 9,6 mm ; des "moyennes" de 6,1 - 6,3 à 7,4 - 7,8 mm ; des "petites" dont la taille se situe entre 5,5 - 5,7 et 6,1 - 6,3 mm ; des "minimales" de 4,4 (parfois moins) à 5,5 - 5,7 mm. Le polyéthisme semble relativement classique ; grandes et moyennes paraissent aptes à toutes les tâches : butinage, soins et transport du couvain, nettoyage, déblaiement, etc.. (mais les très grandes sortent peu de la fourmilière) ; les petites soignent assez souvent les larves et les oeufs en élevage mais s'aventurent guère à l'extérieur dans la nature ; les minimales ne sortent jamais du nid, elles nourrissent rarement les larves mais s'occupent parfois des oeufs.

Le tractus génital existe chez toutes les ouvrières avec deux ovarioles, sauf chez les plus grandes qui peuvent en posséder trois, quatre ou davantage ; chez un individu mature, le nombre de follicules formés est -en gros- proportionnel à la taille.

A titre d'exemple, voici avec les conventions ci-dessus, le recensement d'une colonie complète capturée dans les environs du Col de la Bataille (Station de référence, CAGNIANT, 1976), au mois de septembre 1977 : 1 reine, 879 ouvrières dont : grandes et très grandes = 155 (17,6 %) ; moyennes = 340 (38,7 %) ; petites = 259 (29,5 %) ; minimales = 125 (14,2 %).

Afin de déterminer les capacités de production de chaque catégorie d'ouvrières, une colonie populeuse a été récoltée à l'automne puis a hiverné au laboratoire (à 15°) ; au printemps suivant on en a tiré 6 sociétés qui furent mises en élevage dans les conditions habituelles. Deux servirent de "témoins" ; 1 colonie d'ouvrières tout-venant avec la reine et 1 colonie d'ouvrières tout-venant sans reine ; les 4 autres furent les colonies "expérimentales" : l'une formée uniquement de grandes et très grandes ouvrières, une autre d'ouvrières moyennes, une de petites et la dernière d'ouvrières minimales. Le tri fut effectué à l'oeil nu, avec un risque d'erreur d'imputation de 5 à 16 % (constaté au cours de vérifications ultérieures).

En septembre, le cycle de développement terminé, le recensement des colonies permit d'apprécier la productivité de chacune, compte tenu des décès. Les résultats figurent au tableau 1.

On sait que les oeufs d'ouvrières de *C. cursor* sont pondus en grand nombre et sont plus volumineux que ceux des reines (CAGNIANT, sous presse). Pour rechercher ici d'éventuelles différences entre les catégories, les oeufs furent mesurés et dénombrés dans chaque colonie. Les résultats qui seront détaillés dans un prochain travail, montrent que la grosseur moyenne et que la fécondité (voir tableau 1) varient avec la taille des ouvrières ; en outre, le délai de ponte s'avère d'autant plus important que les pondueuses sont plus petites.

REMARQUES ET CONCLUSIONS

1/ Dans chaque catégorie, les ouvrières sont capables de pondre et de produire par parthénogenèse, des reines et de nouvelles ouvrières ; dans l'exemple présenté, seules les minimales n'ont pas donné de mâles adultes.

2/ Ce sont les ouvrières moyennes qui font preuve de la plus forte productivité (63 % de celle du nid avec la reine et 14 % de plus que celle du nid d'ouvrières tout-venant). Les minimales ont la plus faible. Les grandes et très grandes présentent un taux de renouvellement moindre que celui des moyennes et même des petites ; ces deux catégories seraient peut-être ainsi plus spécialisées dans l'élevage de nouvelles ouvrières.

En définitive, les différences entre les quatre catégories d'ouvrières de *Cataglyphis cursor* paraissent davantage de caractère quantitatif que qualitatif : leurs performances sont inégales mais leurs potentialités demeurent semblables ; leur type de polymorphisme -monophasique- correspond bien à cette similitude biologique. Grâce à la parthénogenèse et à la plasticité des comportements, un groupe d'ouvrières quelconques peut rétablir -du moins en élevage- la diversité de la société complète. C'est là un cas remarquable de régulation sociale.

BIBLIOGRAPHIE

- CAGNIANT H., 1973. - C. R. Acad. Sci. Paris 277, D : 2197-2198.
 CAGNIANT H., 1976. - Vie et Milieu 26, C : 265-276.
 CAGNIANT H., 1979. - Ins. Soc. 26 : 51-60.
 CAGNIANT H., 1980a. - Ins. Soc. 27 : 157-174 ; 1980b. - Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 116 : 192-206.
 CAGNIANT H., Sous presse : Ins. Soc.
 SUZZONI J.P., CAGNIANT H., 1975. - Ins. Soc. 22 : 83-92.

Type de colonie	Poids moyen : au départ (mg)	Composition de la société à la fin de l'expérience	Production	
			en individus plus court	en biomasse (mg)
Ouvrières tout venant avec la reine	7,8	499 ♀, la reine	361 ♀	2519,8
Ouvrières tout venant sans reine	7,3	311 ♀, 1 ♀	173 ♀, 5 ♀, 1 ♂	1400,3
Ouvrières grandes	12,6	262 ♀, 8 ♀	119 ♀ (22 grandes, 40 moyennes, 36 petites, 21 minimes) 11 ♀, 2 ♂	1252,5
Ouvrières moyennes	6,7	318 ♀, 5 ♀	174 ♀ (28 grandes, 46 moyennes, 71 petites, 29 minimes) 9 ♀, 2 ♂	1594,6
Ouvrières petites	5,0	257 ♀, 3 ♀	124 ♀ (16 grandes, 43 moyennes, 37 petites, 28 minimes) 8 ♀, 1 ♂	1149,2
Ouvrières minimes	3,5	171 ♀, 1 ♀	70 ♀ (13 grandes, 17 moyennes, 24 petites, 16 minimes) 5 ♀, aucun ♂ adulte.	651,1

- Production des colonies témoins et expérimentales, après élevage du 15 mars à la fin août ; 150 ouvrières au départ par colonie.

Suite du tableau 1

Type de colonie	Taux de renouvellement des ouvrières	Estimation du coefficient de productivité par ouvrière (mg)	Nombre d'oeufs à l'éclosion des premières larves	Délai de ponte (en jours)
Ouvrières tout venant avec la reine	2,41	16,80	226	9
Ouvrières tout venant sans reine	1,15	9,33	1081	8
Ouvrières grandes	0,79	8,35	1695	7
Ouvrières moyennes	1,16	10,63	871	8
Ouvrières petites	0,83	7,66	389	11
Ouvrière minimales	0,47	4,34	180	15

POLYETHISME CHEZ *FORMICA POLYCTENA* FOERST. ET *MYRMICA RUBRA* L. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE). - STRATIFICATION DES OUVRIERES DANS LE NID SELON LEUR ETAT PHYSIOLOGIQUE PAR RAPPORT A UN GRADIENT DE TEMPERATURES.

R. CEUSTERS, H. BERTRANDS, M. PETIT, H. VAN DE PEER

Laboratoire du Professeur J.K.A. VAN BOVEN, Katholieke Universiteit Leuven, Ecologie en Systematiek der Dieren, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, Belgique.

RESUME

Il existe une corrélation entre l'état physiologique, la fonction, le comportement et la stratification spatiale des fourmis dans le nid. Cette corrélation est étudiée chez *Formica polyctena* et *Myrmica rubra* dans un nid artificiel approprié.

SUMMARY

A correlation is found between the physiological condition, the function, the behaviour and the spatial stratification of ants in the nest. This correlation is studied with *Formica polyctena* and *Myrmica rubra* in a appropriate artificial nest.

Les différentes zones dans le nid des fourmis forment pour ainsi dire autant de biotopes qui sont exploités par des ouvrières se trouvant dans un état physiologique différent et remplissant des fonctions différentes.

Pour étudier cette stratification et ce polyéthisme des ouvrières, le nid artificiel employé possède des chambres consécutives, se trouvant sur un gradient de températures (fig. 1). On obtient ainsi un nid avec une zone froide, une zone fraîche, une zone tempérée, une zone chaude et un monde extérieur. Dans la nature cette situation est créée par les parties souterraines et épigées du nid.

L'état physiologique et l'âge des fourmis sont évalués par le stade de développement des ovaires et l'aspect des glandes postpharyngiennes et labiales, du corps adipeux et de la glande de Dufour. Des phases de développement des ovaires ont été établies par OTTO (1958) pour *Formica polyctena* et par HOHORST (1972) pour *Formica sanguinea* par BILLEN (sous presse) et pour *Myrmica rubra* par PETIT (inédit).

Une première question se pose concernant les déplacements des ouvrières dans les chambres du nid. On attend une distribution normale des ouvrières autour de la chambre de départ. Pour vérifier cette hypothèse, on a marqué 30 fourmis de *Formica polyctena* dans chaque chambre et on a compté pendant un mois leur présence dans

les différentes chambres à gauche et à droite de la chambre de départ (20/9 au 18/10/1974). La distribution de la somme des observations est hautement leptocurtique (5.55), ce qui indique qu'une grande partie des ouvrières est liée à la chambre de marquage (fig. 2).

Une analyse ultérieure montre que la zone froide et le monde extérieur sont des zones de stabilité, tandis que les trois autres zones montrent une mobilité considérable à gauche et à droite (fig. 3). La distribution des fréquences de la somme des observations dans ces trois zones est plus normale avec un curtosis de 2.95 (fig. 4).

Les jeunes ouvrières fraîchement écloses se déplacent assez vite des chambres chaudes aux chambres froides. De 42 jeunes ouvrières marquées dans la chambre 12 on en trouve après 5 jours 12 dans la chambre 5, 9 dans la chambre 7, 5 dans la chambre 8, 2 dans la chambre 9, 2 dans la chambre 10 et 4 dans la chambre 11. BILLEN (inédit) a fait des expériences concluantes de la migration des jeunes ouvrières chez *Formica sanguinea*. Les ouvrières les plus âgées sont recrutées dans les chambres froides vers les chambres chaudes.

Ces expériences laissent prévoir qu'un échantillon d'ouvrières, provenant d'une zone déterminée, ne sera jamais pur. Le polyéthisme est un phénomène d'ondes successives, qu'il faut élucider statistiquement.

Trente ouvrières sont prises dans chaque zone, dans les chambres 1, 5, 8, 11 et E. L'état des ovarioles est révélateur (fig. 5). Le vieillissement est progressif et proportionnel à partir de la zone froide vers le monde extérieur. seules les jeunes ouvrières fraîchement écloses se trouvent dans la zone chaude. Les ouvrières du service extérieur ont des ovarioles réduits. En même temps les glandes postpharyngiennes et labiales, le corps adipeux et la glande de Dufour montrent des changements corrélés au cycle ovarien. La hauteur des cellules épithéliales et le diamètre des noyaux de la glande postpharyngienne augmentent de la zone 1 à 4 et diminuent dans le monde extérieur (fig. 6). Le corps adipeux régresse de la zone 1 à 5 (fig. 7) et la glande de Dufour change de couleur, de blanche à jaune (fig. 8).

La proportion des noyaux géants par rapport aux noyaux normaux dans les cellules de la glande labiale diminue significativement à partir des jeunes ouvrières (50 %) passent ensuite par les ouvrières dans la zone froide (35 %), la zone chaude (30 %) et enfin le monde extérieur (25 %).

La stratification des ouvrières dans le nid artificiel confirme nos connaissances des fonctions des ouvrières. Les jeunes ouvrières parcourent une diapause dans la zone froide du nid. Les ouvrières qui soignent le couvain usent leurs glandes postpharyngiennes et labiales et le corps adipeux pendant ce service, et la glande de Dufour se prépare à une sécrétion active du phéromone d'alarme. Les ouvrières du service extérieur ont les glandes postpharyngiennes et labiales et le corps adipeux régressés, et la glande de Dufour est active.

Comme pour *Formica polyctena* on a construit pour *Myrmica rubra* un cycle ovarien de 8 stades (fig. 9). La grande différence avec *Formica polyctena* suit du fait que les ouvrières de *Myrmica rubra* pondent régulièrement des oeufs trophiques et éventuellement des oeufs reproductifs. Plus que chez *Formica polyctena* il y a divers stades de résorption d'oeufs et la régénération à partir de la zone germinative de l'ovariole reste possible sauf à la fin du huitième stade, où les cellules germinatives disparaissent.

Dans le nid artificiel on trouve après l'éclosion du couvain printanier (successivement des reines, des mâles et des ouvrières) la situation suivante. Les stades jeunes d'ouvrières se trouvent chez le couvain et il n'y a pas de diapause. Les ouvrières du service extérieur ont des ovarioles régressés. Dans la zone froide du nid on trouve une situation de transition. Les ouvrières passant du service nourricier au service extérieur se trouvent dans cette partie du nid (fig. 10).

Il y a une corrélation entre le développement des ovarioles et le degré de pigmentation de CAMMAERTS (1974) (fig. 11). Le 3ème degré de pigmentation est néanmoins atteint dès le 10ème jour et non dès le 18ème jour comme l'indique CAMMAERTS (2ème degré après 4 jours, 4ème degré après 110 jours, 5ème degré après 200 jours).

Des expériences ultérieures, faites dans le nid artificiel standardisé avec d'autres espèces de fourmis, laissent prévoir des résultats prometteurs.

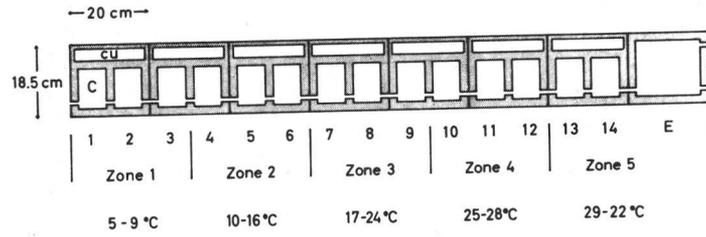
BIBLIOGRAPHIE

- CAMMAERTS-TRICOT M.C., 1974. - Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of *Myrmica rubra* (Hymenoptera Formicidae). *Insectes sociaux* 21, 3 : 235-247.
- HOHORST B., 1972. - Entwicklung und Ausbildung der Ovarien bei Arbeiterinnen von *Formica (Serviformica) rufibarbis* FABRICIUS (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes sociaux* 19, 4 : 389-402.
- OTTO D., 1958. - Ueber die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis* minor GOESSW. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss.* 30, Berlin.

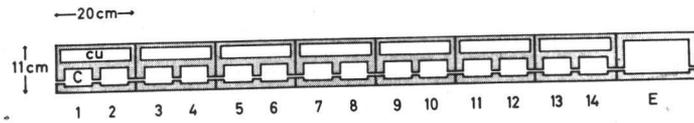
FIGURES 1 - 11

1

Nid artificiel pour *Formica polyctena*: C, chambre; cu, cuvette à eau; E, monde extérieur.

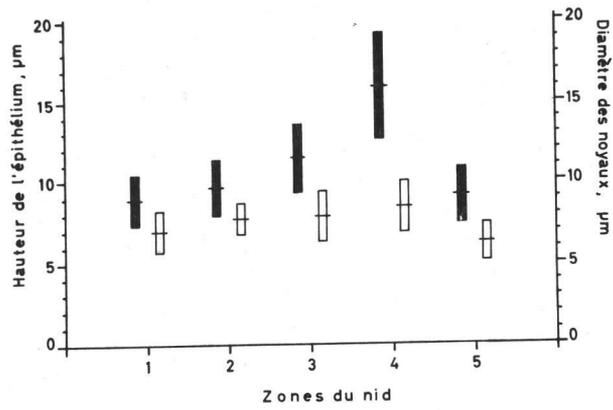


Nid artificiel pour *Formica sanguinea*, *Formica cunicularia* et *Myrmica rubra*

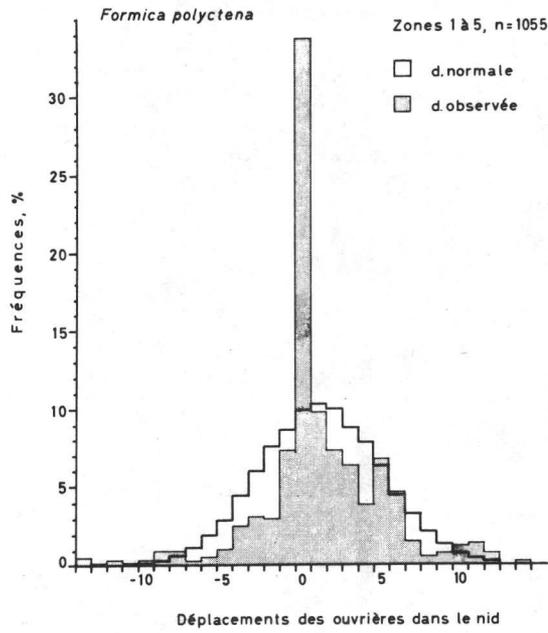


6

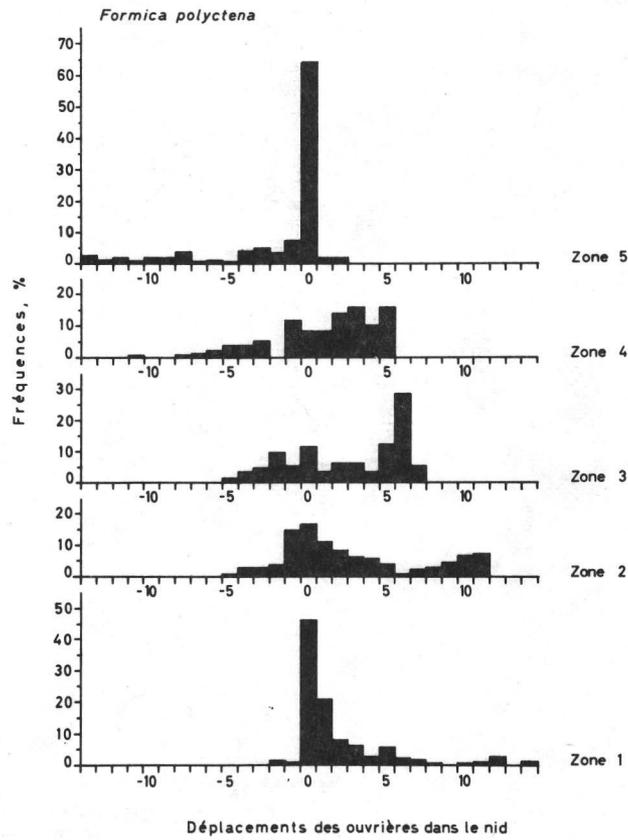
Formica polyctena, ♀♀, glandes postpharyngiennes



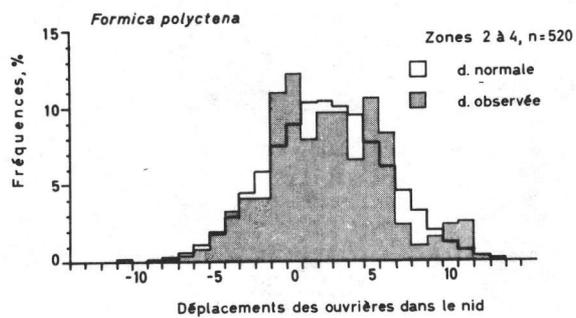
2



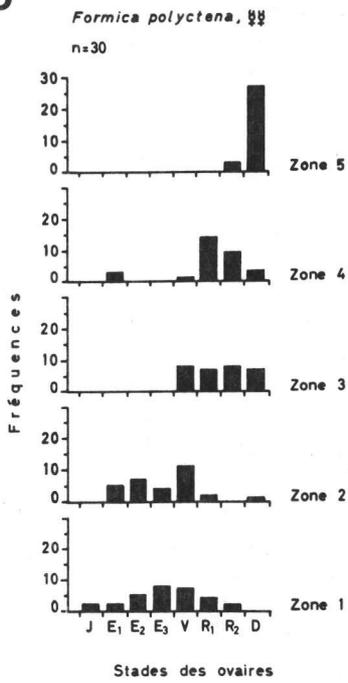
3



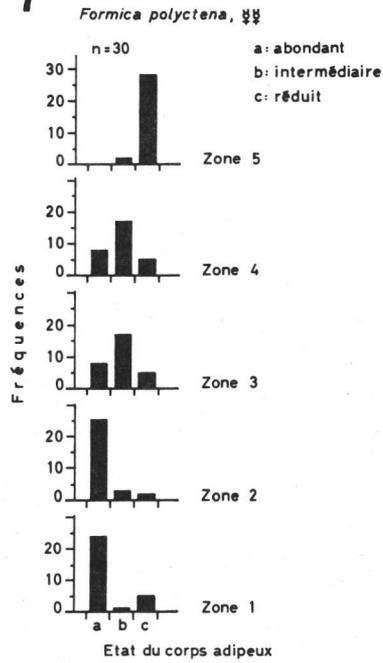
4



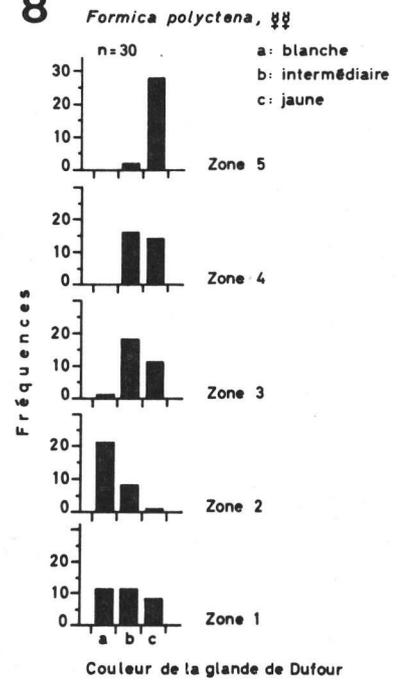
5



7

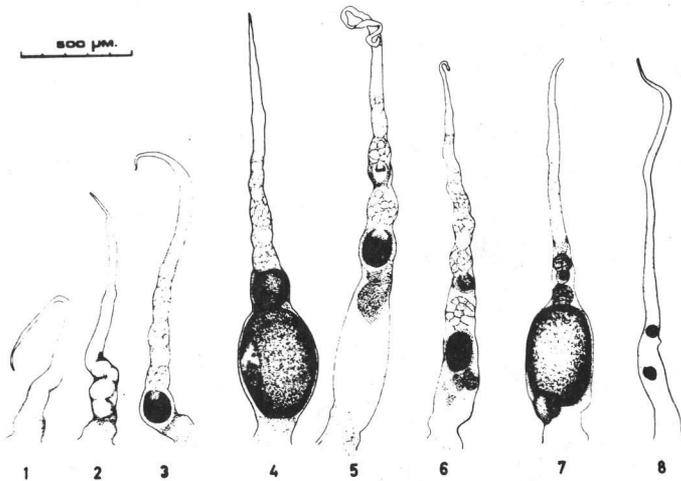


8

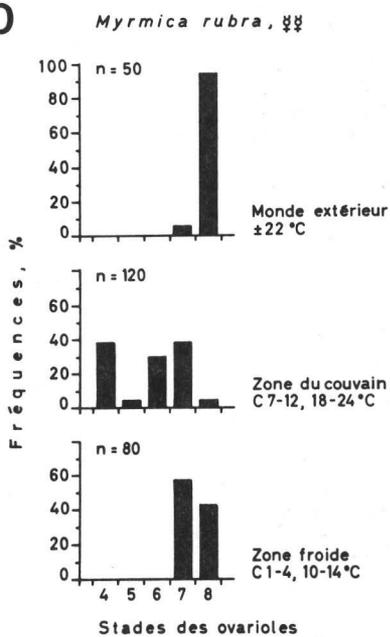


9

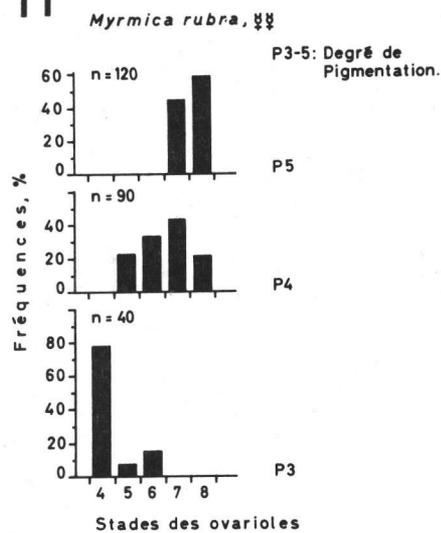
Myrmica rubra, ♀♀: stades des ovarioles.



10



11



EVOLUTION DES POPULATIONS EUROPEENNES DES TERMITES DU COMPLEXE
RETICULITERMES LUCIFUGUS (ROSSI) DURANT LE PLEISTOCENE.

J.L. CLEMENT, RCP 645 et 317, ERA 620, Université P. et M. Curie,
Laboratoire d'Evolution, 105, boulevard Raspail. 75006 Paris.

A. - ELEMENTS BIOLOGIQUES ET CLIMATIQUES NECESSAIRES A CETTE

RECONSTITUTION

Les éléments nécessaires à la reconstitution de l'évolution des populations et à la spéciation du complexe *Reticulitermes lucifugus* ont été rassemblés ces dernières années et nous disposons :

- des distances génétiques entre les populations calculées pour 37 paramètres biométriques, biochimiques (enzymologie)¹, chimiques (substances défensives)² et éthologiques (indices d'agressivité)³ ;

- des mécanismes d'isolement spécifique (dates d'essaimage⁴, phéromones d'attraction sexuelle² et agression interspécifique)³ ;

- des limites climatiques précises des populations ;

- de l'évolution des paysages durant le pléistocène grâce aux indications des palynologues du quaternaire⁵.

1/ Les distances génétiques globales entre les populations sont données par une matrice de similitude dont les projections des vecteurs en coordonnées principales sont représentées sur la figure 2. Certaines variations des allèles enzymatiques, chimiques et biométriques ont pu être significativement corrélées avec les indices climatiques d'Emberger⁶, indiquant ainsi que des pressions de sélection ont probablement contribué au maintien du polymorphisme.

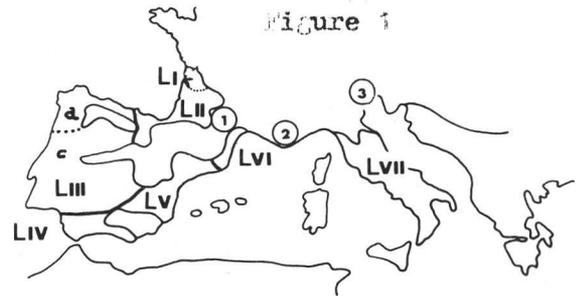
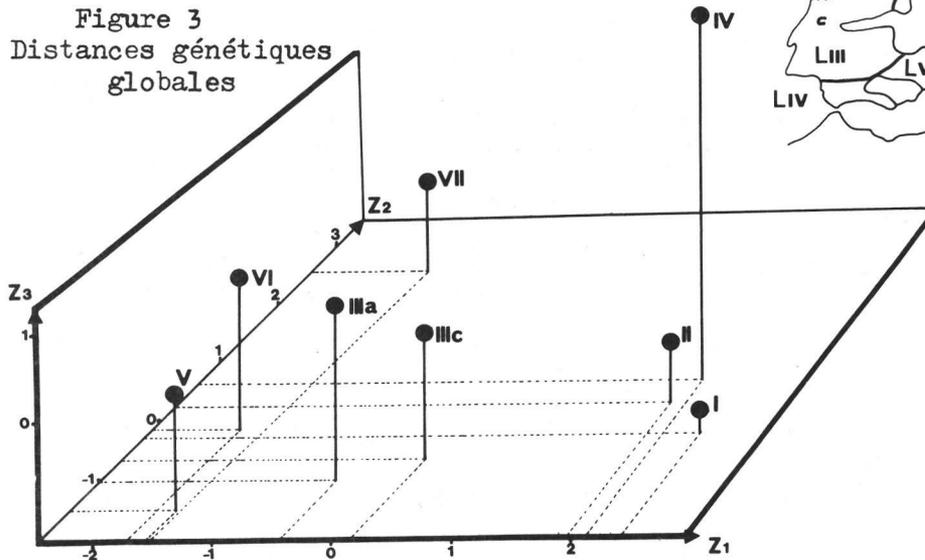
2/ Le statut spécifique des populations est le suivant :

- les populations italiennes constituent une espèce que la distance génétique globale la plus faible rapproche des populations ibériques du nord-est ;

- les populations ibériques ont une structure voisine de celle d'un chevauchement circulaire (interstérilité au nord même en cas de parapatrie, interfertilité au sud) qui forme un anneau autour des Pyrénées et des Monts Ibériques (figure 1).

3/ Les *Reticulitermes* sont des espèces méditerranéennes et subméditerranéennes. Les limites climatiques nordiques sont celles de l'étage subméditerranéen humide en Italie, celles de l'étage

Figure 3
Distances génétiques
globales



méditerranéen à l'est de la péninsule ibérique et celles de l'aire de répartition du chêne vert et d'*Erica scoparia* dans le sud-ouest de la France. Les montagnes et les hauts plateaux empêchent l'extension des Termites au centre et au nord de la Péninsule ibérique. Les limites climatiques au sud sont celles de l'étage méditerranéen semi-aride (Désert d'Almeria).

4/ Durant la dernière glaciation, le climat méditerranéen et subméditerranéen n'existaient que dans les trois extrémités sud de péninsules : l'une en Andalousie, une autre au sud de la Sicile et une troisième dans le Péloponèse. Les Termites ont donc pu s'y réfugier (figure 3-2). Dans ces refuges, des pressions de sélections différentes ont probablement fait diverger les génotypes (figure 3-3).

B. - RECONSTITUTION DE L'EVOLUTION DES POPULATIONS

1/ Zone ibérique : durant le réchauffement postglaciaire la population réfugiée au sud de l'Espagne s'est probablement répandue vers le nord en longeant les côtes (âge préboréale : - 12 000 ans). Plus les populations s'individualisent dans deux systèmes climatiques différents, l'un tempéré humide à l'ouest, l'autre plus chaud et sec à l'est, plus les divergences génétiques s'accroissent et atteignent les gènes qui régulent les phéromones d'attraction sexuelle et de contact. A l'époque boréale humide (- 7 000 ans) les populations occupaient probablement une aire voi-

sine de l'actuelle (figure 3-4). Durant l'époque atlantique (- 5 000 ans), plus chaude et plus sèche qu'actuellement⁷, les deux branches est et ouest durent probablement s'affronter dans le sud-ouest de la France. Il est possible qu'au sud de l'Espagne, l'aire de répartition se soit fractionnée sur les flancs des Sierra.

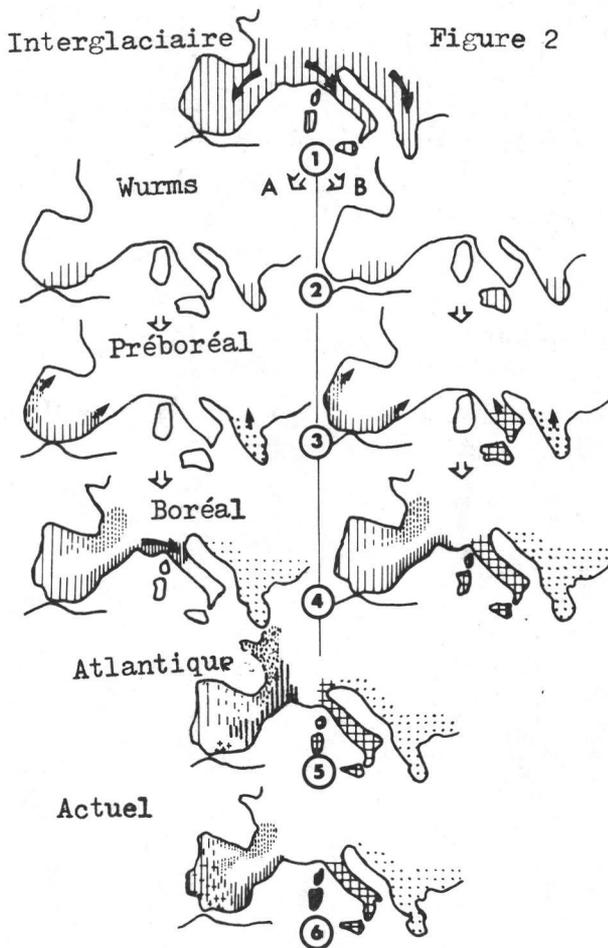
2/ Zone italienne : deux hypothèses sont envisageables :

- il y a eu un refuge en Sicile durant la dernière glaciation (hypothèse 2). Les divergences génétiques ainsi que les mécanismes d'isolement datent de cette période.

- l'espèce italienne a son origine dans une population périphérique de la branche Est-ibérique (hypothèse 1). L'invasion de la péninsule daterait alors de la phase boréale humide et l'isolement se serait effectué durant la phase atlantique.

Deux observations étayent cette dernière hypothèse :

- la faible distance génétique avec la branche est ibérique.



- la limite nordique subméditerranéenne des populations faisant penser à une population préalablement adaptée au climat méditerranéen incapable de conquérir une zone climatique de type voisin de celui du sud-ouest de la France.

La vitesse rapide de cette spéciation (5 000 ans) laisse rêveur et confirmerait plutôt l'hypothèse du refuge sicilien.

3/ Zone balkanique : ces populations sont génétiquement éloignées de toutes les autres et résultent probablement d'un isolement glaciaire grec ou turc. Le manque d'information sur les cycles d'essaimage et les phéromones d'attraction sexuelle ne permet pas de leur donner un statut spécifique.

C. - CONCLUSIONS

Les processus de spéciation du genre *Reticulitermes* en Europe sont probablement de type allopatrique. La faiblesse du flux génétique et les tendances à l'homogamie ont probablement autorisé une importante vitesse de spéciation qui trouverait son origine dans les refuges glaciaires au sud des Péninsules. Un cline circulaire dans la péninsule ibérique associé à un statut spécifique de type chevauchement circulaire fait des Termites de ce genre un modèle original en génétique des populations.

BIBLIOGRAPHIE

- ¹CLEMENT J.L., 1981. - Enzymatic polymorphism in the european population of various *Reticulitermes* species in *Biosystematics of social Insects*. P.E. Howse, J.L. Clément, edit., Academic Press, London : 49-61.
- ²PARTON A.H., HOWSE P.E., BAKER R., CLEMENT J.L., 1981. - Variation in the chemistry of the frontal gland secretion of European *Reticulitermes* species in *Biosystematics of social Insects*. P.E. Howse, J.L. Clément, edit. Academic Press, London : 193-209.
- ³CLEMENT J.L., 1980. - Agression intra- et interspécifique dans le genre *Reticulitermes*. Séquences comportementales de reconnaissance coloniale. Biol. Ecol. med., VII (3) : 157-158.
- ⁴CLEMENT J.L., 1981. - Les mécanismes de l'isolement spécifique chez les Termites du genre *Reticulitermes* en Europe. En préparation.
- ⁵BUNTZER K., 1963. - Les changements du climat pendant les aires géologiques récentes in *Changement de climat*, p. 203, UNESCO.
- ⁶EMBERGER L., 1971. - La végétation de la région méditerranéenne in *Travaux de Botanique et d'Ecologie*, Masson, Paris.
- ⁷PLANCHAIS N., 1967. - Analyse pollinique de la tourbière de Gizeux (Indre et Loire) et étude du chêne vert à l'optimum climatique. Pollen et Spores (IX) (3) : 505-520.

POUVOIR AGREGATIF DES REINES DE *MYRMICA RUBRA* : CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES FACTEURS EN CAUSE ; RELATION AVEC L'ETAT OVARIEN DES REINES.

C. COGLITORE, M. SCANU, M.C. CAMMAERTS

Laboratoire de Biologie animale, U.L.B. Bruxelles.

Nul n'ignore que, chez les Insectes sociaux, les ouvrièr(e)s s'agrègent autour de leur(s) reine(s). Ce fait bien élucidé chez l'Abeille domestique (GARY, 1961) n'a guère été analysé chez les fourmis. A part les très intéressantes expériences de WATKINS et al. (1966), la majorité des travaux relatifs aux reines des fourmis concernent leur physiologie et leur influence (d'ordre physiologique ou éthologique) sur les ouvrières et sur le développement du couvain. Ces travaux sont essentiellement l'oeuvre de BRIAN et de son école (BRIAN et al., 1960, 1963, 1967, 1969).

Nous avons entrepris une étude détaillée du phénomène d'agrégation des ouvrières autour de leur reine, chez une espèce de fourmis polygyne, très commune en Europe, *Myrmica rubra*. Nous avons tout d'abord tenté de préciser la nature des facteurs responsables du pouvoir agrégatif des reines, et nous en avons analysé les caractères physico-chimiques. Nous avons ensuite recherché s'il existait une relation entre le pouvoir agrégatif des différentes reines d'un même nid et leur état ovarien.

Ces travaux ont nécessité la mise au point de quelques techniques expérimentales permettant notamment de quantifier le pouvoir agrégatif d'une reine, de manière reproductible, et généralement en individualisant chaque reine d'un nid, sans en isoler, ni en marquer, de réaliser en quelques minutes des préparations microscopiques d'appareil génital femelle, de caractériser l'état ovarien d'une reine et, plus exactement, de préciser le degré de vitellogenèse atteint par ses ovaires, etc...

Ces recherches nous ont d'abord montré que les facteurs responsables du pouvoir agrégatif des reines de *M. rubra* :

- sont essentiellement de nature chimique ;
- sont peu volatils ou bien absorbés sur la cuticule des reines ;
- s'oxydent à l'air ;
- sont dénaturés par la chaleur (60°C) et par les solvants organiques (éther, hexane, acétone) ;
- ne proviennent probablement pas des glandes métathoraciques ;
- et sont répartis de manière uniforme sur toute la surface du corps des reines.

Nous avons ensuite constaté :

- que le pouvoir agrégatif d'une reine reste quasi constant au cours de plusieurs mois ;

- que le prélèvement de reines d'un nid n'altère pas le pouvoir agrégatif des autres reines maintenues dans le nid ;
- qu'au contraire, des reines isolées de leur nid peuvent perdre progressivement leur influence agrégative sur les ouvrières ;
- qu'il n'y a guère de relation précise entre le pouvoir agrégatif des reines et soit leur surface externe, soit le volume de leur corps ou de leur gastre ;
- qu'une relation complexe semble exister entre le pouvoir agrégatif des reines et les quantités de 3-octanol contenues dans leurs glandes mandibulaires ;
- enfin, que le pouvoir agrégatif des reines d'un nid dépend du degré de vitellogénèse atteint par leurs ovaires ;
- et, puisque ce degré s'est avéré être quantifié au mieux par la somme des diamètres des oeufs occupant la zone la plus terminale de chaque gaine ovigère, qu'il existe une corrélation positive entre cette somme des diamètres des oeufs et le pouvoir agrégatif des reines d'un nid.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier très vivement Mr. ATTYGALLE (Université de Keele, Angleterre) qui a eu la gentillesse d'analyser, un à un, le contenu des glandes mandibulaires de près de 150 reines.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIAN M.V., CARR C., 1960. - The influence of the queen on brood-rearing in ants of the genus *Myrmica*. J. of Insect Physiol, 5 (2) : 81-94.
- BRIAN M.V., HIBBLE J., 1963. - Larval size and the influence of the queen on growth in *Myrmica*. Insectes sociaux 10 (1) : 71-81.
- 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 (1) : 13-24.
- BRIAN M.V., BLUM M.S., 1969. - The influence of *Myrmica* queen head extracts on larvae growth. J. Insect Physiol. 15 (12) : 2213-2223.
- GARY N.E., 1961. - Queen honey bee attractiveness as related to mandibular gland secretion. Science 133 : 1479-1480.
- WATKINS J.F., COLE T.W., 1966. - The attraction of army ant workers to secretion of their queens. Texas J. of Sciences 18 (3) : 254-265.

REFLEXIONS THEORIQUES SUR LES DIAPAUSES EN PRENANT COMME EXEMPLE
POLISTES NIMPHA CHRIST (HYM. VESPIDAE). - DETERMINISME DE LA CASTE
DES OUVRIERES. - ECOBIOLOGIE.

G. DEMOLIN

INRA, Station de Zoologie forestière. 84000 Avignon.
Laboratoire d'Ecologie forestière du Mont-Ventoux. 84340 Malaucène.

Il est bien connu, chez les *Polistes*, qu'un nid fondé au printemps par une femelle qui a été fécondée en automne, puis a hiverné, donne naissance en un premier temps à des ouvrières, ensuite à des fondatrices filles et enfin à des mâles.

Au cours d'observations continues que nous poursuivons dans la nature depuis plusieurs années sur *Polistes nimpha*, nous avons constaté (fig. 1) que les imagos, pour un nid bien établi, apparaissent par vagues successives (I à VIII) correspondant chacune à une série d'oeufs, ou couvée, bien déterminée.

L'observation de ce processus n'est certes pas originale (REAUMUR, 1742 ; FABRE, 1881-1905), mais une analyse plus attentive devait nous montrer que chaque couvée ne présentait pas une même durée dans son évolution larvaire, sans que, contrairement à d'autres auteurs (DELEURANCE, 1955), nous puissions mettre en cause une sous-alimentation qualitative ou quantitative. D'autre part, nous constatons que la nymphose se produisait, pour certaines séries, de façon très groupée.

Pour la série III, par exemple, 5 jours seulement séparent la nymphose du premier individu de celle du dernier, alors que la période de ponte se distribue sur plus de 3 semaines.

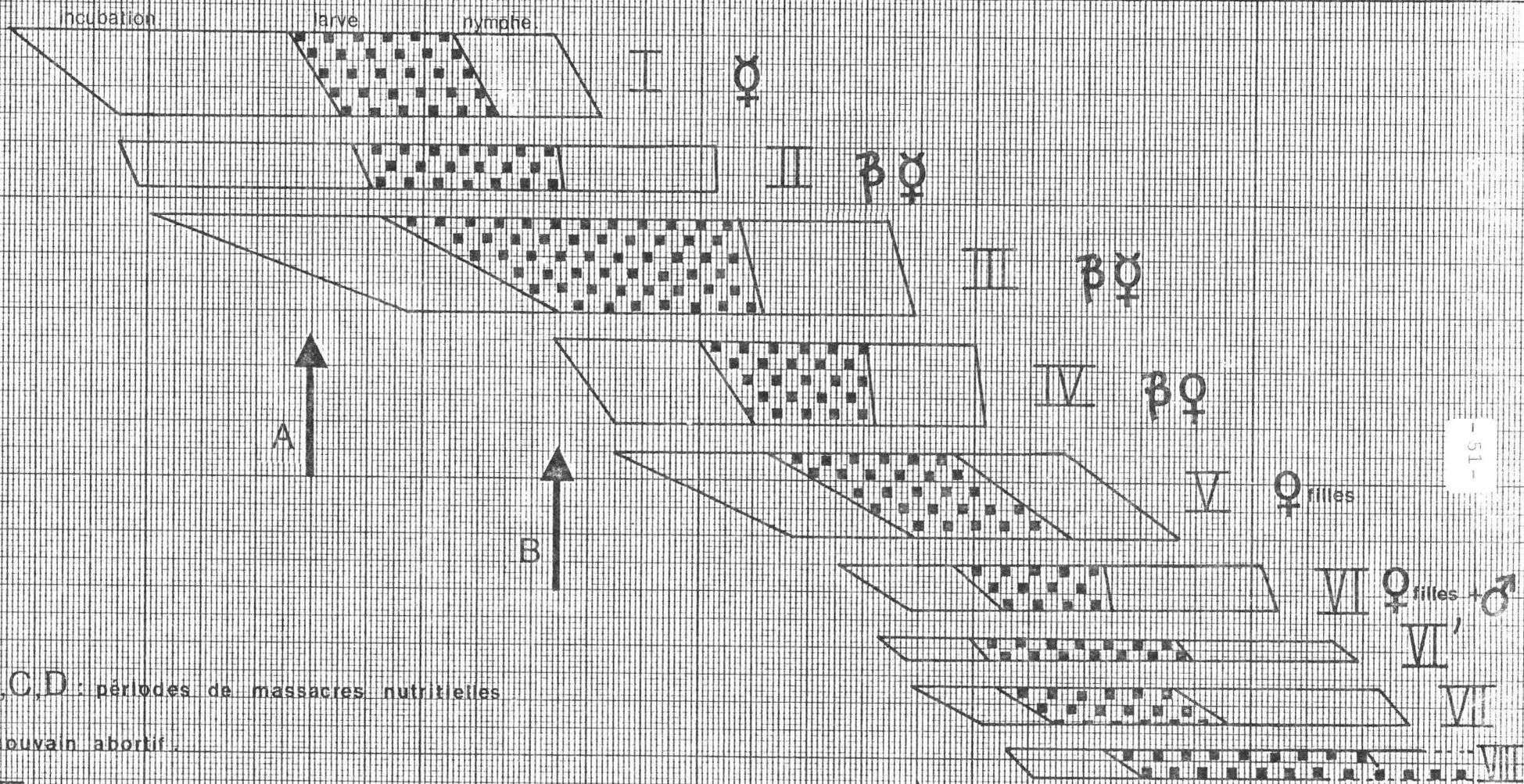
Tout se passait comme si la durée du développement larvaire était "pré-programmée" pour assurer une apparition successive des imagos à des périodes bien précises de l'année, qui, pour certaines séries (V et VI) se maintiennent, d'année en année, dans un biotope déterminé et cela quelle que soit la date de la fondation ou celle de la mise en place de la première couvée.

En nous appuyant sur de nombreuses observations et expérimentations que nous poursuivons par ailleurs sur les mécanismes qui régissent les arrêts de développement chez les insectes, particulièrement *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF (*Lep. Thaumetopoeidae*) DEMOLIN 1969-1974, il nous apparaissait que le schéma régulièrement observé sur *P. nimpha* était sous-tendu par une régulation cyclique mettant en jeu une diapause larvaire.

A. - CYCLE ANNUEL DE *P. NIMPHA*

A l'instar d'autres insectes, on peut penser que *P. nimpha* était à l'origine un insecte monovoltin strict qui assurait sa

◀ AVRIL ▶▶ MAI ▶▶ JUIN ▶▶ JUILLET ▶▶ AOÛT ▶▶ SEPTEMBRE ▶▶



- 51 -

A, B, C, D : périodes de massacres nutritionnelles

E : couvain abortif

I à VII : séries d'images

POLISTES NIMPHA

SCHEMA MODELE DE L'EVOLUTION D'UN NID PAR COUVEES SUCCESSIVES, DE LA FONDATION (5 avril) A LA DISPERSION DES ADULTES (25 septembre) ANNEE 1981, NID 19.S

C
D
E

descendance sexuée sans l'aide d'ouvrières. Le cycle pouvait alors correspondre à celui des séries V et VI.

L'apparition des sexués était préétablie sur une "période clé" (fin du mois d'août - début du mois de septembre) de façon telle que, dans notre biotope d'étude, les fondatrices filles puissent hiverner dans des conditions climatiques optimales. La période clé se caractérise, pour notre population, par la sortie des dernières fondatrices filles, l'apparition des mâles, suivie des accouplements, l'apparition, en ses débuts, de femelles pondeuses (qui généralement sont chassées du nid, s'il n'est pas orphelin), puis, en fin de période, par la série de pontes qui donnera le couvain abortif.

Le maintien de la période clé implique l'existence d'un "système" régulateur (invisible) qui assure un cycle annuel précis par la mise en jeu d'un arrêt de développement larvaire (diapause). Nous considérerons que ce cycle débute à la nymphose d'un individu (début août).

Ce cycle est tel que l'on a : durée de période nymphale + hibernation + durée de l'incubation + évolution larvaire de la fondatrice fille + durée de la diapause larvaire de cette dernière = 1 an.

Ceci revient à dire que plus un oeuf est pondu tard, plus la diapause est courte et inversement.

Dans notre esprit, les arrêts de développement seraient induits par des inhibiteurs spécifiques qui interdisent, dès qu'ils sont présents dans l'organisme, la poursuite d'un processus physiologique, comportemental ou morphogénétique et cela à partir d'un stade évolutif génétiquement prédéterminé (dans notre cas : la nymphose des fondatrices filles).

Les inhibiteurs seraient contenus dans un "sablier" qui se vide dans l'organisme, tout au long de la vie de l'insecte. Cet "écoulement", que l'on ne "voit pas" et qui se poursuit tant que le sablier n'est pas vide, ne s'exprime, de façon visible, que par une diapause.

La diapause se définit alors par la durée pendant laquelle l'insecte attend, au stade prédéterminé, la fin de l'écoulement du "sablier".

Chez *P. nimpha*, la quantité d'inhibiteur serait génétiquement fixée, en début de cycle, lors de la mise en place des cellules de la lignée germinale de la fondatrice. L'écoulement de l'inhibiteur se produit à vitesse constante quelles que soient les conditions extérieures, la quantité fixée pouvant couvrir une année.

B. - APPARITION DES OUVRIERES

Tous les schémas d'évolution (fig. 1) nous indiquent que les premières séries d'imagos seraient issues d'un écoulement plus rapide de l'inhibiteur hors du sablier. Cette accélération qui se produirait lors de l'ovogenèse serait induite par les températures,

relativement basses, qui font suite à l'hivernation. Les premiers oeufs pondus, qui donnent les ouvrières, seraient les plus "touchés", puis, par la suite, ce processus se ralentirait : séries des β ouvrières et des β fondatrices filles de DELEURANCE.

Par cette possibilité (acquise ou préexistence) *P. nimpha* a donc tenté d'acquérir une génération supplémentaire, mais, contrairement à d'autres insectes, cette génération est restée stérile par blocage de l'ovogenèse.

"Les ouvrières étaient nées".

En fait, nous pensons qu'il existe non pas un seul "sablier", mais au moins quatre, qui sont en position hiérarchisée et tous quatre aptes à fonctionner durant une année :

- le premier (S.I) contrôle le maintien du cycle annuel précis. La vitesse d'écoulement de l'inhibiteur est indépendante des conditions extérieures, si bien que ce sablier demande obligatoirement une année entière pour se vider ;
- le second (S.II) contrôle le développement larvaire ; la vitesse avec laquelle il se vide est fonction des conditions climatiques existantes durant l'ovogenèse ;
- le troisième (S. III) contrôle l'activité reproductrice au sens de DELEURANCE, 1955 (nourrissage, construction, chasse, etc.). Comme le précédent, il se vide plus ou moins rapidement selon les conditions climatiques ;
- le dernier, (S. IV) contrôle l'ovogenèse. Comme pour S.I, sa vitesse d'écoulement est indépendante des conditions extérieures, à ceci près que cette vitesse pourrait être influencée par une hypothétique phéromone émise par la fondatrice, si la castration des ouvrières par cette dernière venait à être démontrée.

Ce schéma implique que les quatre sabliers ne se vident de façon synchronisée que dans le cas d'un cycle annuel. Il implique également que toutes les femelles (ouvrières et fondatrices, même celles qui sont encore en évolution) ont le même statut physiologique lorsque les quatre sabliers sont vides ; elles entrent alors dans une deuxième année "cyclique", mais sont d'un âge différent.

C. - DIAPAUSE DES FONDATRICES FILLES

C'est la seule "diapause" reconnue chez les Polistes. Elle se caractérise par l'hivernation et le blocage de l'ovogenèse.

D'après notre schéma hypothétique, les fondatrices filles pourraient, dès la fin de la période clé (fin du cycle annuel, donc à l'automne), fonder une colonie qui serait bien entendu stérile dans la nature. L'apparition de femelles pondeuses serait les prémisses d'un tel phénomène.

Il n'est pas douteux, en fait, que la fondatrice potentielle est sous la protection d'un dispositif de sécurité que l'on pourrait schématiser comme suit :

Dès le passage de la date clé (pour un individu bien précis) et sous l'action des températures relativement élevées du mois d'août, deux "sabliers" inhibiteurs, l'un de l'activité reproductrice et l'autre de l'ovogénèse, se remplissent progressivement, mais ces deux sabliers peuvent simultanément commencer à se vider. Il y a donc compétition entre la constitution de l'inhibiteur et son élimination. Si cette dernière l'emporte, on pourra assister à l'apparition d'ouvrières pondueuses et à des tentatives (très rares) de fondations automnales. En règle générale, le processus de constitution (instauration) devient très vite prioritaire. Les fondatrices filles entrent alors en pré-hivernation avec des sabliers plus ou moins remplis suivant les individus.

En hiver, sous l'action des températures très basses, il y a stabilisation, puis, dès que la température s'élève, l'élimination se poursuit pour se terminer au printemps. Si la température est favorable, il y a début de fondation et ponte ; sinon l'insecte attend en quiescence l'arrivée du printemps phénologique.

Ce schéma sous-entend donc l'existence de sabliers dont le remplissage et la vitesse d'écoulement sont dépendants des conditions climatiques : ce qui les différencie, dans notre esprit, des sabliers précédents (S. I - S. IV) qui leur sont hiérarchiquement superposés.

D. - CONCLUSIONS

C'est par le jeu de l'élimination d'une diapause larvaire que l'apparition des ouvrières aurait été rendue possible chez *P. nimpha*. Les Polistes subissant des conditions climatiques très variées (en amplitude journalière et saisonnière) à l'intérieur de l'aire de répartition, elles disposeraient de ce fait de nombreux dispositifs de régulation dont le mécanisme s'apparenterait à celui des "diapauseuses". Ces dispositifs se seraient perdus (ou seraient masqués) au cours des temps chez les insectes sociaux plus évolués, c'est-à-dire, ceux qui ont "su" (ou ont "du") se créer un microclimat pour survivre et coloniser une aire maximale.

BIBLIOGRAPHIE

- DELEURANCE E.P., 1955. - Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères vespides). II. Le cycle évolutif du couvain. Insectes sociaux, tome II, n° 4 : 285-302.
- DELEURANCE E.P., 1955. - Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères vespides). I. L'activité constructrice. Ann. des Sc., Nat. Zool., 11ème série : 91-222.
- DEMOLIN G., 1974. - Influences du climat sur les gradations de population de la Processionnaire du Pin *Thaumetopoea pityocampa*
- SCHIFF. C. R. de fin de contrat D.G.R.S.T. n° 70.0.2174. Lutte biologique.

FABRE J.H., 1881 et 1905. - Souvenirs entomologiques, T. 2 et 7,
Delagrave, Paris.

REAUMUR R.A., 1742. - Mémoire pour servir à l'histoire des insectes.

LES ERREURS DANS LA COMMUNICATION CHEZ LES FOURMIS : IMPERFECTION
OU AVANTAGE ADAPTATIF ?

J.L. DENEUBOURG, J.C. VERHAEGHE et J.M. PASTEELS

Service de Chimie Physique II et Département de Biologie animale,
Faculté des Sciences, Université libre de Bruxelles.

Il est maintenant bien admis que le comportement animal est probabiliste et notre but est de montrer que dans le cas du recrutement alimentaire ce caractère probabiliste peut présenter une valeur adaptative.

Le recrutement individuel est la conséquence d'actes par lesquels une fourmi peut amener une ou plusieurs autres en un endroit déterminé. Les flux résultant des recrutements individuels constituent le recrutement global, phénomène à l'échelle de la société.

Trois types de recrutements individuels sont connus : en tandem, groupe et masse. La vitesse de reproduction de l'information allant en croissant du tandem au recrutement de masse (CHABAD et RETTENMEYER, 1975), on peut y voir une série de plus en plus performante. C'est le cas si on se limite au recrutement vers une seule source de nourriture, mais certainement pas là où plusieurs sources sont présentes. De manière comparable, on peut voir un recrutement probabiliste comme moins performant qu'un recrutement déterministe. L'aspect probabiliste du recrutement est démontré par la complexité des éthogrammes due au grand nombre de combinaisons d'actes chez les premières recruteuses. Le pourcentage de fourmis recrutées arrivant à une source de nourriture dans les mêmes conditions expérimentales varie considérablement d'espèces à espèces (VERHAEGHE *et al.*, 1980). Chez *Tetramorium impurum* le pourcentage de fourmis recrutées présentes à la source est seulement de l'ordre de 10 à 20 % (PARRO, 1981).

80 % des fourmis recrutées explorent l'aire de récolte ce qui favorise évidemment la découverte de nouvelles sources de nourriture.

Nous avons recherché s'il existe un optimum entre la reproduction fidèle d'une information et par conséquent l'exploitation rapide de sources de nourriture déjà connues et un bruit conduisant à des découvertes, et ceci dans différentes situations de richesse et de dispersion de nourriture. Un modèle mathématique a été écrit pour discuter cette hypothèse. Il dit simplement que le nombre de fourmis présentes autour de la source de nourriture i est contrôlé par deux termes : le flux des arrivées à la source et le flux des départs. Le flux des arrivées est proportionnel, ceci en moyenne sur une fenêtre de temps, au nombre de fourmis présentes aux sources de nourriture et à celles potentiellement recrutables.

Dès que la source est épuisée, ce terme de flux d'arrivées

devient nul. Les fourmis recrutées pour la source i se distribuent autour de celle-ci de manière gaussienne. La fraction de fourmis atteignant la source i est fonction de l'écart-type de la gaussienne (σ^{-1}). Les fourmis recrutées vers i et qui ne l'atteignent pas sont soit perdues soit découvrent une autre source et entament un recrutement vers celle-ci.

Les fourmis quittent la source après un temps moyen T d'alimentation. Au temps $t = 0$, une quantité Q de nourriture est distribuée en K sources sur un arc de cercle dont le centre est le nid et le recrutement vers la source centrale est initié. La grandeur choisie pour caractériser l'efficacité de l'exploitation est le temps nécessaire pour récolter Q .

Le modèle montre qu'il existe un bruit optimum (σ optimum) qui minimise le temps d'exploitation des ressources, le nombre de sources et Q étant fixés. Ce σ optimum se déplace vers un déterminisme plus grand quand la richesse augmente (figure 1).

Deux espèces caractérisées par des σ différents peuvent être favorisées à tour de rôle suivant les conditions (figure 2). L'espèce plus déterministe est avantagée quand la nourriture est peu dispersée (petit nombre de sources) et l'espèce stochastique est avantagée dans la situation inverse (nourriture dispersée).

En conclusion, le modèle démontre que le comportement probabiliste peut être adaptatif. Il suggère que les variations observées d'espèces à espèces peuvent s'interpréter comme une adaptation à des situations alimentaires différentes.

BIBLIOGRAPHIE

- CHABAD R., RETTENMEYER C.Q., 1975. - Mass recruitment by army ants. *Science* 188 : 1124-1125.
- PARRO M., 1981. - Valeur adaptative du comportement probabiliste lors du recrutement alimentaire chez *Tetramorium impurum*. Mémoire de Licence ULB.
- VERHAEGHE J.C., CHAMPAGNE Ph., PASTEELS J.M., 1980. - Le recrutement alimentaire chez *Tapinoma erraticum*. C. R. UIEIS, Section française, Sénanque, Biol. Ecol. méditerranéenne. VII : 167-168.

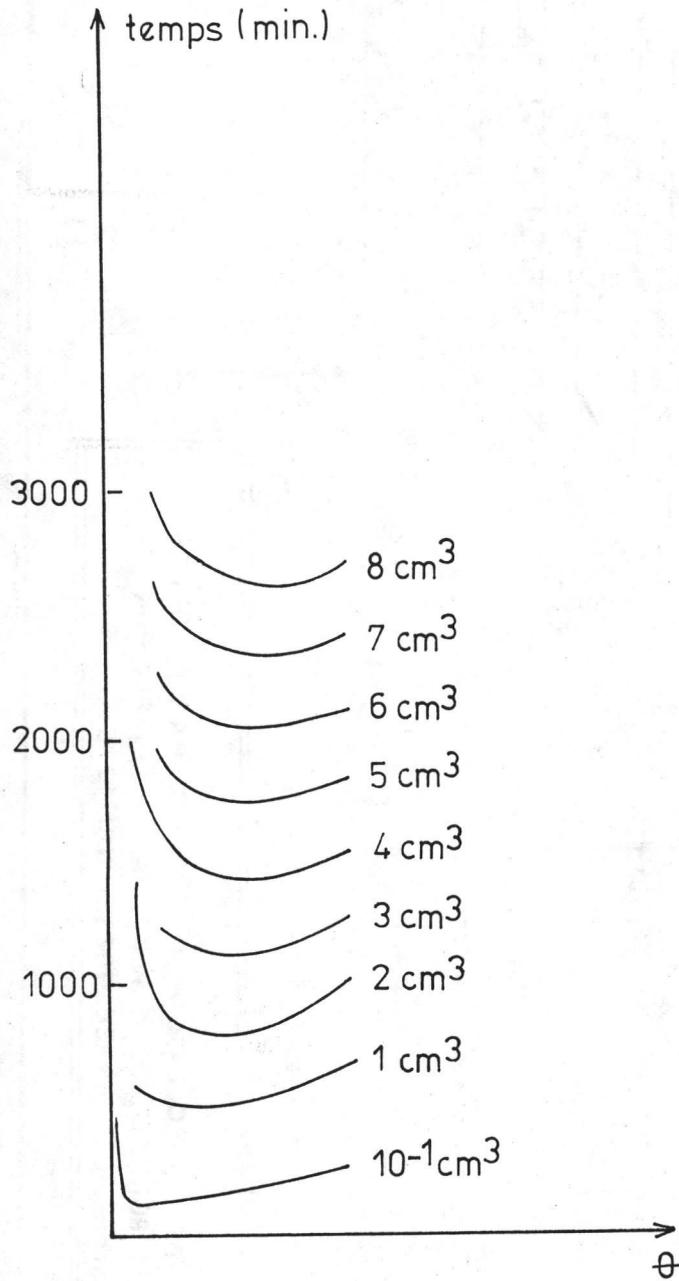


Figure I
nombre de sources = 10

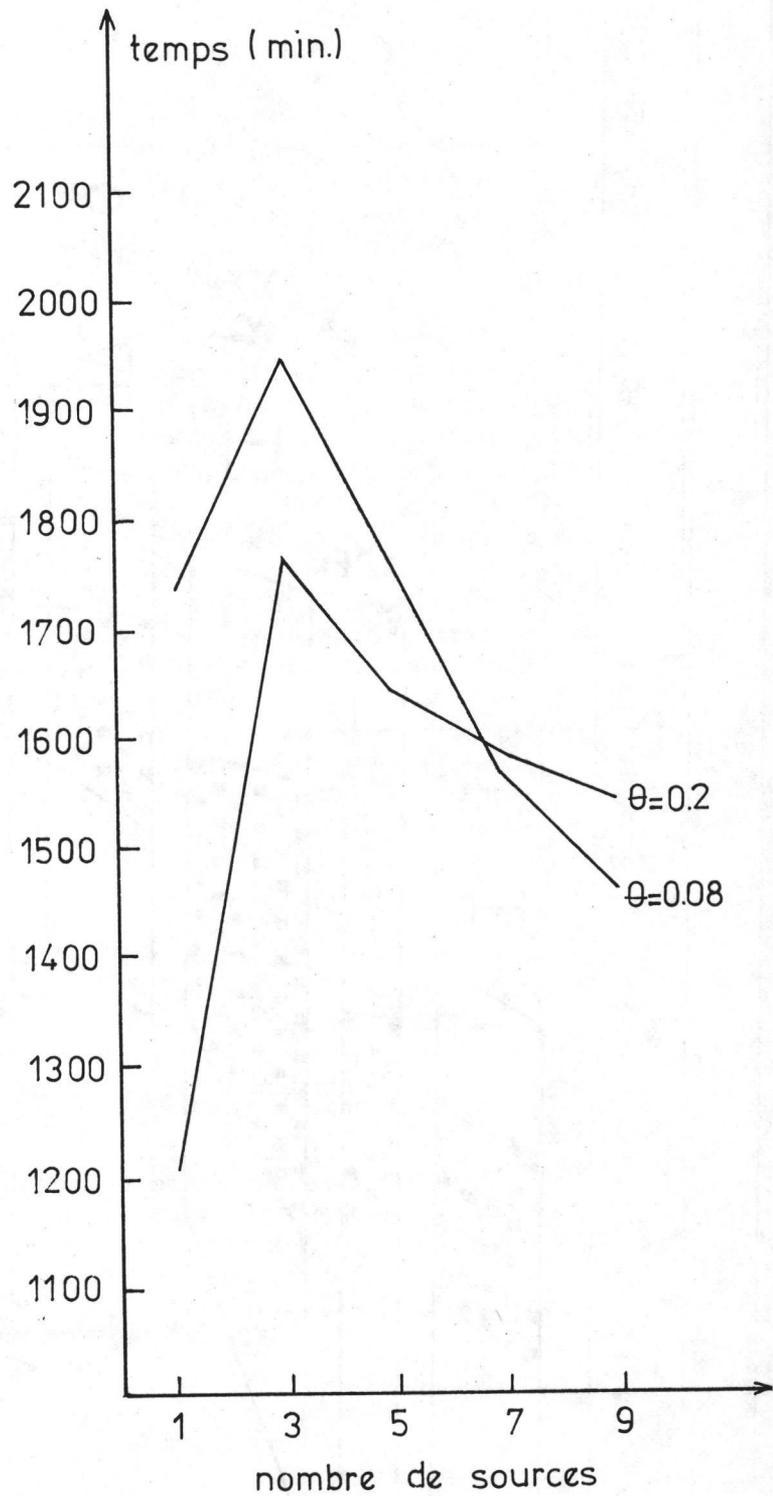
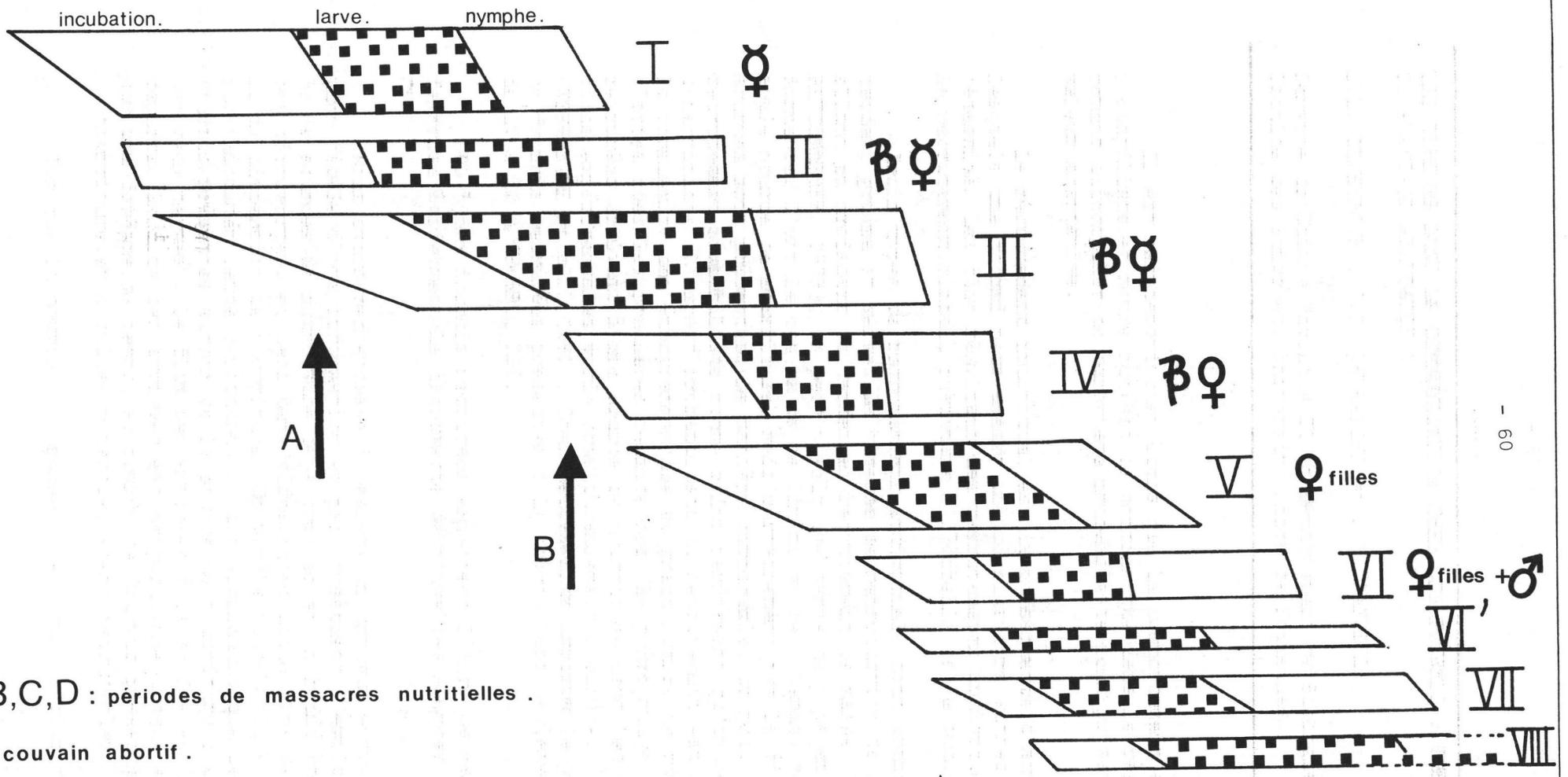


Figure II
Q = 4 (unité arbitraire).

◀ AVRIL . ▶ MAI . ▶ JUI. ▶ JUILLET . ▶ AOÛT . ▶ SEPTEMBRE . ▶



- 60

A,B,C,D : périodes de massacres nutritielles .

E : couvain abortif .

I à VIII : séries d'imago .

==== POLISTES NIMPHA . ====

SCHEMA MODELE DE L'EVOLUTION D'UN NID PAR COUVEES SUCCESSIVES, DE LA FONDATION (5 avril) A LA DISPERSION DES ADULTES (25 septembre) . ANNEE 1981 , NID 19.S.



ETUDE EXPERIMENTALE DU DETERMINISME DES RELATIONS PLANTES-FOURMIS

J.A. GARCIA PEREZ, P. JAISSE, P. VERNET

Equipe de Recherche Associée au CNRS n° 885, Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, Université Paris XIII F-93430 Villenatteuse. et CNRS-CEPE, B.P. n° 5051, F-34033 Montpellier Cedex.

L'étude expérimentale du déterminisme comportemental de la relation plantes-fourmis a été entreprise récemment chez deux Formicines, *Formica polyctena* et *Camponotus vagus* (Jaisse, 1979 et 1980). En effet, une préférence environnementale pour le thym (*Thymus vulgaris*) peut être induite après contact précoce avec cette plante aromatique alors qu'elle entraîne une réaction spontanée de répulsion chez des individus naïfs. Jusqu'alors ce type d'approche avait été peu considéré, même chez les fourmis vivant en symbiose avec des plantes, comme *Pseudomyrmex* sur *Acacia* ou *Azteca* sur *Cecropia* et bien connues du point de vue de leur écologie et de leur cycle (Brown, 1960 ; Janzen, 1966, 1969 et 1973).

La présente communication a pour but de résumer des recherches effectuées en contrôlant plus étroitement les caractéristiques aromatiques de la plante et en élargissant la variété d'espèces de fourmis étudiées. Il existe en effet dans la nature six chémotypes de thym, différents par la composition de leur arôme, où la nature du composé dominant varie au sein d'un mélange complexe. C'est pourquoi nous avons considéré nécessaire d'utiliser l'un de ces chémotypes.

A. - INDUCTION ENVIRONNEMENTALE PRECOCE A L'AIDE DE THYM (CHEMOTYPE THUYANOL) CHEZ LA FOURMI FORMICINE *CAMPONOTUS VAGUS*
ET LA MYRMICINE *CREMATOGASTER SCUTELLARIS*

1/ Protocole

Ces deux espèces ne pratiquent pas de symbiose avec des plantes mais nidifient exclusivement dans le bois mort. Pour chacune d'elles, les individus éclos au laboratoire sont aussitôt répartis, par groupes de 20, selon quatre lots :

- lot expérimental de jeunes fourmis élevées pendant 20 jours en présence de thym thuyanol ;
- lot contrôle de jeunes fourmis élevées en l'absence de thym ;
- lot témoin d'individus adultes élevés pendant 20 jours en présence de thym thuyanol ;
- lot contrôle de fourmis adultes élevées en l'absence de thym.

Au terme des 20 jours, chaque groupe de fourmis est placé dans un dispositif de choix, précédemment décrit (Jaisson, 1980), où les insectes peuvent migrer soit dans un nid contenant la plante, soit dans un nid ne la contenant pas.

2/ Résultats

a) Camponotus vagus :

lots	nb. total d'individus	T+	T-	(T+) - (T-)
J. Exp ^{al}	217	150	67	S (P<.001)
J. Contrôle	125	27	98	S (P<.001)
A. Témoin	265	198	67	S (P<.001)
A. Contrôle	153	75	78	N.S.

Tableau I : Résultats des expériences de choix sur *Camponotus vagus* en fonction de la présence ou l'absence de thym thuyanol chez des fourmis jeunes ou adultes. J, lots de fourmis jeunes ; A, lots de fourmis adultes ; T⁺, nombre de fourmis ayant choisi le nid possédant du Thym thuyanol ; T⁻, nombre de fourmis ayant choisi le nid dépourvu de Thym ; (T⁺) - (T⁻), comparaison à l'hypothèse d'une distribution aléatoire des individus entre les deux nids ; S, significatif ; N.S., non significatif.

Le tableau I montre que *C. vagus* réagit bien à l'entraînement au thym thuyanol, y compris pour les fourmis adultes.

b) Crematogaster scutellaris :

lots	nb. total d'individus	T+	T-	(T+) - (T-)
J. Exp ^a ₁	113	101	12	S (P<.001)
J. Contrôle	59	35	24	N.S.
A. Témoin	78	55	23	S (P<.001)
A. Contrôle	108	56	52	N.S.

Tableau II : Résultats des expériences de choix avec *Crematogaster scutellaris*. J, lots de fourmis jeunes ; A, lots de fourmis adultes ; T+, nombre de fourmis ayant choisi le nid possédant du thym thuyanol ; T-, nombre de fourmis ayant choisi le nid dépourvu de thym ; (T+) - (T-), comparaison à l'hypothèse d'une distribution aléatoire des individus entre les deux nids ; S, significatif ; N.S., non significatif.

Cette Myrmicine manifeste également la possibilité de l'induction d'une préférence environnementale pour le thym thuyanol. Toutefois, elle est plus facile à obtenir chez les individus jeunes ($X^2 = 10.8$; P 0.01).

B. - RECHERCHE D'UNE SUBSTANCE AROMATIQUE PERMETTANT LA RECON-

NAISSANCE DE LA PLANTE

1/ Protocole

Pour *Camponotus* comme pour *Crematogaster*, nous avons recherché si de jeunes ouvrières étaient capables de distinguer, par expérience précoce, deux chémotypes de thym ; l'un dont le composé dominant est un phénol, le thymol ; l'autre dont le composé dominant est un terpène, l'alpha-terpinéol. Trois lots ont été constitués : deux entraînés à un chémotype différent et un troisième lot, contrôle.

Le même test de choix, mais entre un nid à thym thymol et un nid à thym alpha-terpinéol a été appliqué à tous les lots.

2/ Résultats

a) Camponotus vagus :

lots	nb. total de fourmis.	nb. alpha-t.	nb. thy.	d.
contrôle	111	101	10	S ($P < .001$)
thymol	198	132	66	S ($P < .001$)
alpha-ter.	357	168	189	N.S.

Tableau III : Résultats des expériences de choix chez Camponotus. nb. alpha-t., nombre d'ouvrières ayant choisi le nid contenant du thym alpha-terpinéol ; nb. thy., nombre d'ouvrières ayant choisi le nid contenant du thym thymol ; d., signification statistique de la différence observée.

Le lot contrôle préfère très nettement le thym alpha-terpinéol, tandis que le lot qui tolère le plus le thym thymol est celui ayant subi un entraînement à l'alpha-terpinéol. D'où la difficulté d'une interprétation basée sur l'action d'une seule substance dominante.

b) Crematogaster scutellaris :

lots	nb. total de fourmis	nb. alpha-t.	nb. thy.	d.
contrôle	423	178	245	S (P<.001)
thymol	346	179	167	N.S.
alpha-ter.	361	213	148	S (P<.001)

Tableau IV : Résultat des expériences de choix chez Crematogaster. nb. alpha-t, nombre d'ouvrières ayant choisi le nid contenant du thym alpha-terpinéol ; nb-thy., nombre d'ouvrières ayant choisi le nid contenant du thym thymol ; d, signification statistique de la différence observée.

La situation du lot contrôle est opposée à celle de *Camponotus*. L'entraînement au thym thymol peut également provoquer une meilleure acceptation du thym alpha-terpinéol.

C. - ETUDE DE FOURMIS PRATIQUANT UNE RELATION SYMBIOTIQUE AVEC

UNE PLANTE : CAS DE PSEUDOMYRMEX FERRUGINEA

1/ Protocole

Nous avons suivi la même procédure méthodologique que dans la première partie, en utilisant du thym.

2/ Résultats

lots	nb. total de fourmis	T+	T-	(T+) - (T-)
J. Expal	67	25	42	S ($P < .05$)
J. Contrôle	158	3	155	S ($P < .001$)
A. Témoin	323	97	226	S ($P < .001$)
A. Contrôle	373	71	302	S ($P < .001$)

Tableau V : Résultat de choix effectués par les fourmis chez Pseudomyrmex. J, lots de fourmis jeunes ; A, lots de fourmis adultes ; T+, nombre de fourmis ayant choisi le nid possédant du thym thuyanol ; T-, nombre de fourmis ayant choisi le nid dépourvu de thym ; (T+) - (T-), comparaison à l'hypothèse d'une distribution aléatoire des individus entre les deux nids ; S, significatif.

Chez les fourmis jeunes expérimentales et adultes témoins, la possibilité de préférer le thym après entraînement préalable est très réduite : cette plante semble conserver sa valeur répulsive.

D. - DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats sont sensiblement différents lorsque le test de choix met en compétition un refuge avec thym et un refuge sans thym, ou deux refuges contenant chacun une variété de thym différente.

Dans le premier cas, il semble que l'on puisse affirmer qu'une certaine préférence pour le refuge à thym résulte de l'expérience de la préférence de la plante, alors que les fourmis d'espèces différentes ne manifestent pas la même prédisposition à apprendre l'une ou l'autre des variétés aromatiques de thym. Le problème est complexe car l'arôme de la plante est en réalité un "cocktail" de plusieurs dizaines de substances, et rien ne permet d'affirmer que les fourmis soient forcément sensibles à la plus abondante.

Camponotus, en réaction spontanée, se dirige plutôt vers un refuge à thym alpha-terpinéol, tandis que *Crematogaster* se réfugie plus fréquemment du côté du thym thymol. Cette réaction spontanée peut évidemment agir sur la capacité d'apprendre. Mais pour expliquer l'orientation préférentielle des fourmis, il est vraisemblable que la prise en compte d'une seule substance est insuffisante, voire erronée. Par ailleurs, une même préférence environnementale peut s'interpréter comme le résultat d'une attraction active ou comme le résultat d'une répulsion pour l'environnement opposé ou comme une combinaison des deux.

Bien que très inféodée à une plante, *Pseudomyrmex ferruginea* ne manifeste pas les mêmes possibilités d'expérience environnementale précoce que les deux espèces précédentes. La préférence très étroite, que nous avons par ailleurs constatée chez cette fourmi pour un refuge contenant de l'acacia dans une situation de choix, même en dehors de toute expérience préalable, nous incite plutôt à supposer pour cette espèce une programmation stricte de sa préférence environnementale. A moins, encore, que n'intervienne une expérience vécue par la larve à partir de son alimentation, tirée essentiellement des produits de sécrétion de l'acacia.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN Jr. W.L., 1960. - Ants, acacias and browsing mammals. Ecology 41 (3) : 587-592.
- JAISSON P., 1979. - Induced experimental preference among ants. Proc. XVIth. Int. Ethol. Conf., p. 90.
- JAISSON P., 1980. - Environmental preference induced experimentally in ants (Hymenoptera : Formicidae). Nature 286 : 388-389.
- JANZEN D.H., 1966. - Coevolution of mutualism between ant and acacias in Central America. Evolution 20 (3) : 249-275.
- JANZEN D.H., 1969. - Allelopathy by myrmecophytes : the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. Ecology 50 (1) : 147-153.
- JANZEN D.H., 1973. - Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. Biotropica 5 (1) : 15-28.

LES SECRETIONS DE LA GLANDE DE KOSCHEWNIKOW : NATURE ET FONCTION
CHEZ L'OUVRIERE D'ABEILLE (*APIS MELLIFERA L.*) HYMENOPTERE.

D. GRANDPERRIN, B. MAUCHAMP, M. SAINT-JAMES

ERA 620, Cytophysiology des Arthropodes, 105, bd. Raspail.
75006 Paris, Division de Phytopharmacie, INRA. Versailles,
et SEITA. Paris.

INTRODUCTION

Des perturbations (intrusion d'un ennemi, excitation d'une gardienne) survenant aux abords immédiats d'une ruche occupée par une société d'abeilles provoquent chez les gardiennes une réaction d'alarme (MASCHWITZ, 1963, 1964). Au cours de la réaction d'alarme, l'abeille perturbée effectue une course rapide vers l'intérieur de la ruche en battant des ailes ; son abdomen est dressé verticalement, la chambre du dard ouverte, elle expose la membrane poilue du dard et laisse poindre l'aiguillon.

La réaction d'alarme déclenche une sortie d'ouvrières qui courent de manière désordonnée sur la planche d'envol, prêtes à attaquer un éventuel agresseur. Ce comportement est attribué à une phéromone d'alarme (FREE, 1961 ; MASCHWITZ, 1964) dont le composant principal serait l'acétate d'iso-amyl, identifié par BOCH, SHEARER et STONE (1962). Cependant, malgré son caractère attractif, son pouvoir alarmant se révèle inférieur à celui d'extraits de dards (BOCH, SHEARER et PETRASOVITS, 1970), ce qui suggère la présence d'autres composés dans la phéromone d'alarme naturelle.

Effectivement, BLUM *et al.* (1978) identifient au niveau du dard une dizaine de substances chimiques volatives pouvant également faire partie de la phéromone d'alarme. Sa véritable composition est imparfaitement définie, de même que son origine.

Chez l'ouvrière d'abeille, l'appareil vulnérant comporte plusieurs formations susceptibles de participer à l'élaboration de ces composés : glandes de la gaine du dard, glande à venin, glande de Dufour, et glande de Koschewnikow. Selon MASCHWITZ (1964), la membrane poilue enveloppant la base de l'aiguillon serait le lieu d'émission de la substance d'alarme mais aucune des glandes précitées n'a été reconnue comme responsable de sa production. Pour GHENT et GARY (1962), elle serait élaborée par les glandes de Koschewnikow dont les sécrétions s'écouleraient jusqu'à la membrane poilue assurant leur rétention (voir figure 1).

La chromatographie en phase gazeuse et spectroscopie de masse sont adoptées ici pour rechercher les éléments volatiles présents sur la membrane poilue et éventuellement les détecter dans les glandes de Koschewnikow.

A. - ANALYSE CHIMIQUE DE LA SUBSTANCE D'ALARME

1/ Recherche des composés volatiles de la membrane poilue

a) Matériel et Méthode

Les membranes poilues sont prélevées sur des ouvrières d'*Apis mellifera ligustica* d'âge indéterminé tuées par un court séjour au froid (- 14°C). Des échantillons comprenant 50 membranes poilues dans 50 ul d'hexane sont conservés en capsules hermétiques au réfrigérateur. Ils sont analysés à l'aide d'un chromatographe en phase gazeuse couplé à un spectroscope de masse Ribermag R.10-10B. relié à un système de traitement des données. La séparation est obtenue grâce à une colonne pleine (5 % FFAP sur qcq 100.120) de 2,5 m de long ; les produits séparés sont identifiés par impact électronique et en ionisation chimique (NH₃).

b) Résultats

Les chromatogrammes (voir fig. 2) obtenus montrent une quarantaine de pics de taille très variable. L'analyse en spectroscopie de masse a permis d'identifier les substances correspondant à certains pics tels que l'isoamyl acétate (fig. 3 et 4), isoamyl alcool, 2 nonanol, benzyl acétate déjà cités par BLUM et al. (1978). Certains n'ont pu être identifiés.

2/ Origine des composés volatiles de la membrane poilue

a) Matériel et Méthode

Un nombre réduit d'insectes est utilisé en introduisant quelques glandes au niveau de l'injecteur (technique d'injection directe). Les pièces disséquées sont conservées en micro-capsules de verre scellées, conservées au réfrigérateur ; elles sont brisées en tête de colonne et balayées par le gaz vecteur (N₂).

Les produits séparés par chromatographie en phase gazeuse sont déterminés par leur temps de rétention comparé à celui de standard et grâce à leur spectre de masse.

b) Résultats

Certains des composés identifiés précédemment sur des membranes poilues (isoamyl acétate, isoamyl alcool, 2 nonanol, benzyl acétate) sont présents dans les glandes de Koschewnikow (fig. 5) mais à des concentrations très différentes puisque les chromatogrammes 5.b et 5.c correspondent respectivement à une membrane poilue et 20 glandes de Koschewnikow.

B. - ESSAI BIOLOGIQUE D'UN MELANGE DE SYNTHÈSE

1/ Elaboration du mélange

Les 4 substances citées plus haut ont été diluées dans 1 litre d'hexane dans des proportions telles que 2 µl du mélange obtenu correspondent à 1 dard d'ouvrière (ouvrière vivant à l'intérieur de la ruche). Un tel dard contient 1 µg d'acétate d'isoamyl (BOCH et SHEARER, 1966). La méthode de détection utilisée précédemment ne permet pas de préciser les pourcentages pondéraux relatifs de ces substances, mais BLUM *et al.* (1978) en donnent une meilleure approximation à partir d'extraits de dards entiers. En connaissant la masse et la densité des produits présents, le volume à diluer peut être facilement calculé (voir tableau 1).

2/ Essai biologique en conditions naturelles

a) Principe

Ces tests ont pour but de comparer les effets recruteurs du mélange et de l'acétate d'isoamyl seul à l'entrée de ruches occupées par des colonies d'*Apis mellifera ligustica*.

b) Matériel et Méthode

Les essais ont porté sur dix ruches faiblement agressives et de même importance numérique. Ils se sont déroulés en matinée (7 h. à 9 h.) période où l'activité est faible.

Deux supports (papier filtre blanc de 4,5 cm de diamètre fiché sur une punaise métallique) sont déposés côte à côte sur la planche d'envol d'une colonie. Simultanément un de ces supports reçoit 2 µl de "mélange" alors que l'autre reçoit 2 µl d'acétate d'isoamyl.

Les ouvrières venant sur chaque papier pendant la minute qui suit sont dénombrées ; il n'est pas tenu compte des butineuses de retour à la ruche.

Pour éviter une interférence des odeurs développées par les différentes substances volatiles, une cloison verticale divise la planche de vol par son milieu et sépare les deux supports. Pour plus de rigueur, un second essai est réalisé en inversant les positions : deux mesures sont donc réalisées sur chaque ruche.

c) Résultats (voir tableau 2) :

Sur les 323 ouvrières attirées par les substances volatiles, 197 (61 %) ont été recrutées par le "mélange", 126 (39 %) par l'acétate d'isoamyl.

C. - DISCUSSION ET CONCLUSION

Les chromatogrammes obtenus avec la membrane poilue et les glandes de Koschewnikow y révèlent la présence commune de nombreux produits dont l'acétate d'isoamyl composant actif et abondant de la phéromone du dard d'ouvrière (BOCH, SHEARER et STONE, 1962). D'autre part, certaines des substances identifiées par BLUM *et al.*, (1978) et des composés volatiles inconnus sont retrouvés au niveau de ces deux formations. Ces résultats confirment l'hypothèse de GHENT et GARY (1962) sur l'origine de la phéromone d'alarme et précisent le rôle des deux formations étudiées :

- élaboration au niveau des glandes de Koschewnikow : elles produisent des sécrétions riches en composés volatiles tels que des alcools (alcool isoamylique, nonanol) et des esters (acétate d'isoamyl, benzyl acétate) mais ce ne sont pas les seuls et beaucoup restent à déterminer ;

- rétention de ces composés volatiles sur la membrane poilue et émission au cours de la réaction d'alarme.

La phéromone d'alarme apparaît donc constituée d'un mélange de produits volatiles comme le montrent les tests biologiques mais le nombre total des composants, leur nature, leur proportion restent à déterminer avec plus de précision.

BIBLIOGRAPHIE

- BLUM M.S., FALES H.M., TUCKER K.W., COLLINS A.M., 1978. - Chemistry of the sting apparatus of the worker honeybee. *J. Apicultural Res.* 17 : 218-221.
- BOCH R., SHEARER D., 1966. - Iso pentyl acetate in stings of honeybee of different ages. *J. Apicultural Res.* 5 : 65-70.
- BOCH R., SHEARER D., PETRASOVITS A., 1970. - Efficacies of two alarm substances of the honeybee. *J. Ins. Physiol.* 16 : 17-24.
- BOCH R., SHEARER D., STONE B.C., 1962. - Identification of isoamyl acetate as an active component in the sting pheromones of the honeybee. *Nature, Lond.* 195 : 1018-1020.
- FREE J.B., 1961. - Stimuli releasing the stinging response in honeybees. *Animal behaviour* 9 : 193-196.
- GHENT R.L., GARY N.E., 1962. - A chemical alarm releaser in honeybee stings (*Apis mellifera* L.). *Psyche* 69 : 1-6.
- MASCHWITZ U.W., 1964. - Alarm substances and alarming process for danger in social hymenoptera. *Z. Vergl. Physiol.* 47 : 586-655.

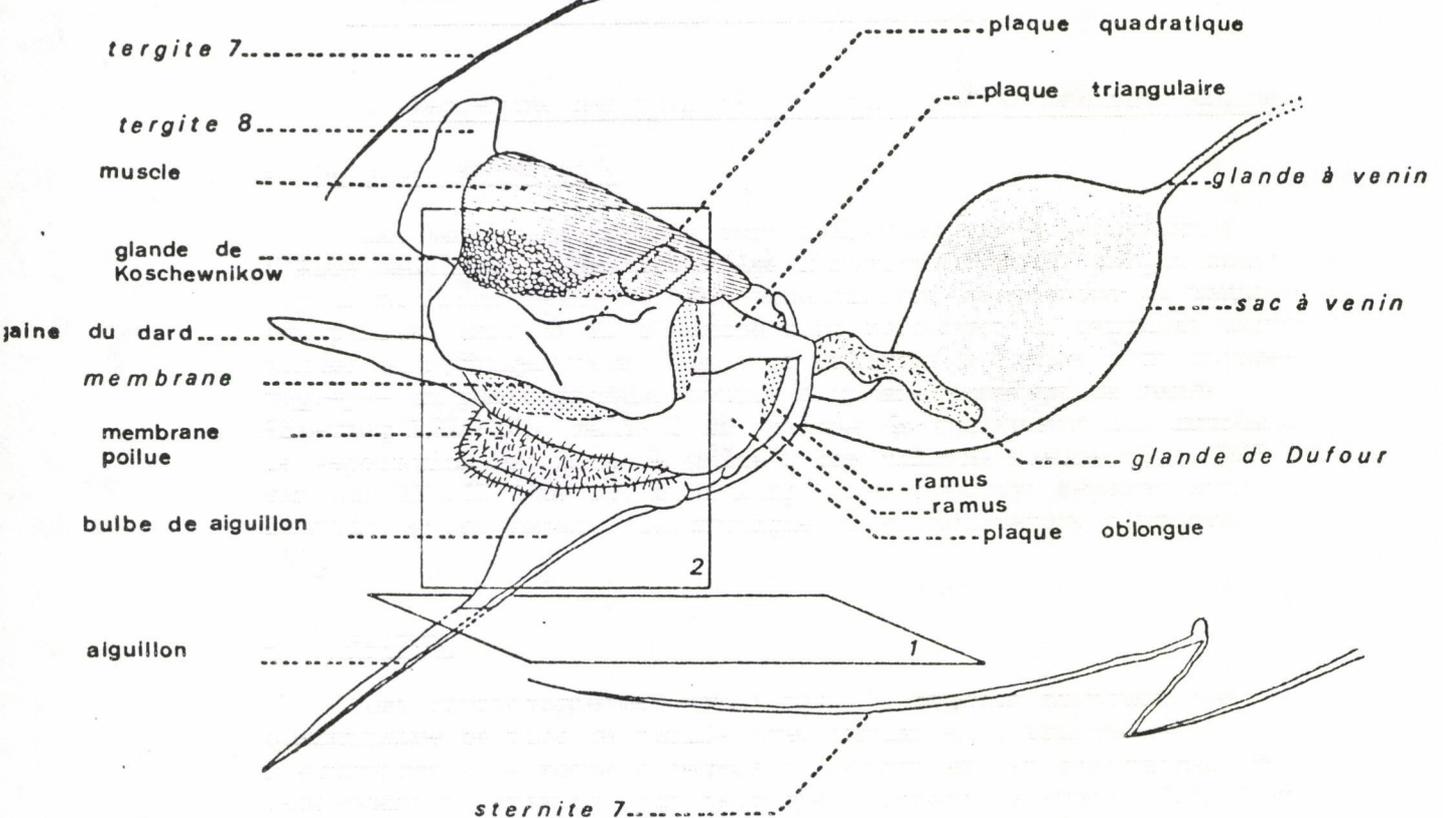


figure 1 : Schéma d'un dard d'abeille ouvrière en vue latérale droite (d'après Snodgrass, 1956).

STORP #
 FICHER: ABE3 .DA TABLE D'ACQUISITION: ABE DATE: 4/8/1981

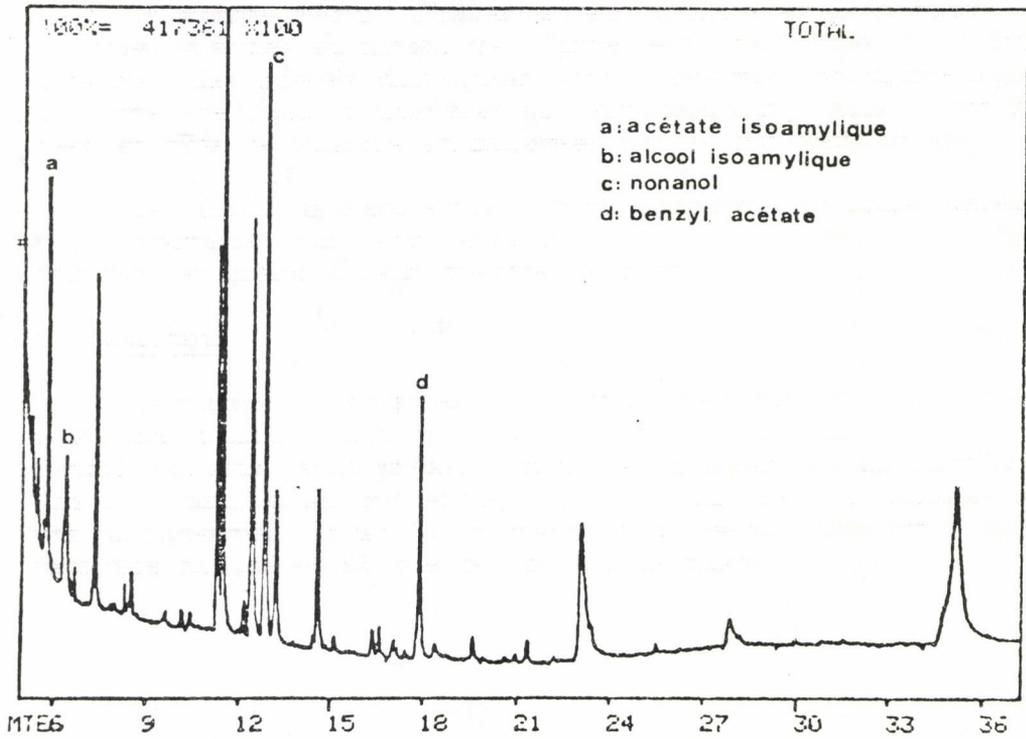
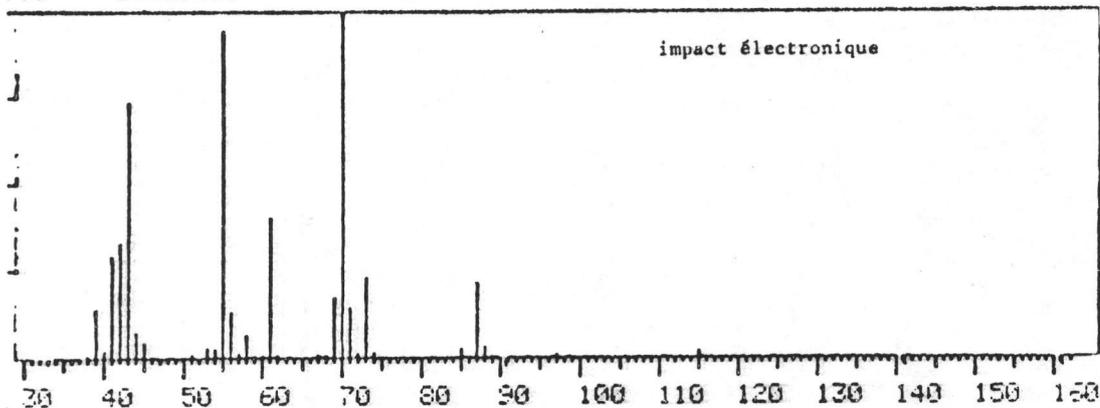


figure 2 : Chromatogramme obtenu avec des extraits de membranes poilues dans l'hexane.
 (Colonne FFAP 5% sur QCQ 100-120 de 2.5 m).



NOM DU FICHIER: ABE3 SPECTRE: 48 FOND: 41 DATE 4 / 8 / 1981

2047 CORRESPONDANCES EN PRERECHERCHE.

ISO-AMYL ACETATE 130 C7.H14.O2
NUM 13103 DI= .254

ISO-AMYL ACETATE 130 C7.H14.O2
NUM 21267 DI= .254

ISOAMYL-ACETATE 130 C7.H14.O2
NUM 1774 DI= .259

N-AMYL-ACETATE 130 C7.H14.O2
NUM 1775 DI= .314

2-PENTYL ACETATE 130 C7.H14.O2
NUM 1205 DI= .469

1-CHLORO-3-METHYLBUTANE 106 C5.H11.CL
NUM 14863 DI= .485

E-3-ACETOXY-THIOACRYLIC ACID DIMETHYLAMIDE 173 C7.H11.N.O2.S
NUM 15934 DI= .500

3-METHYL-2-BUTYL ACETATE 130 C7.H14.O2
NUM 1204 DI= .505

figure 3 : Spectre de masse de l'acétate d'isoamyl et noms des substances correspondantes après recherche par le système de traitement des données.

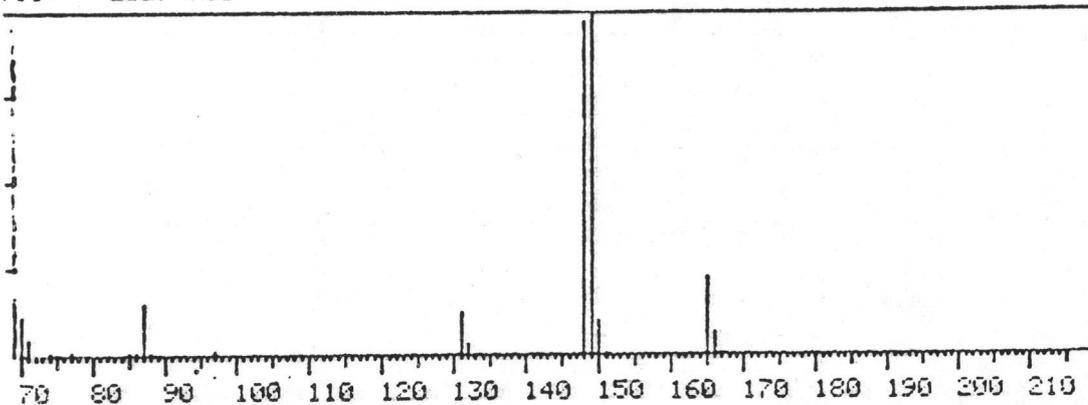
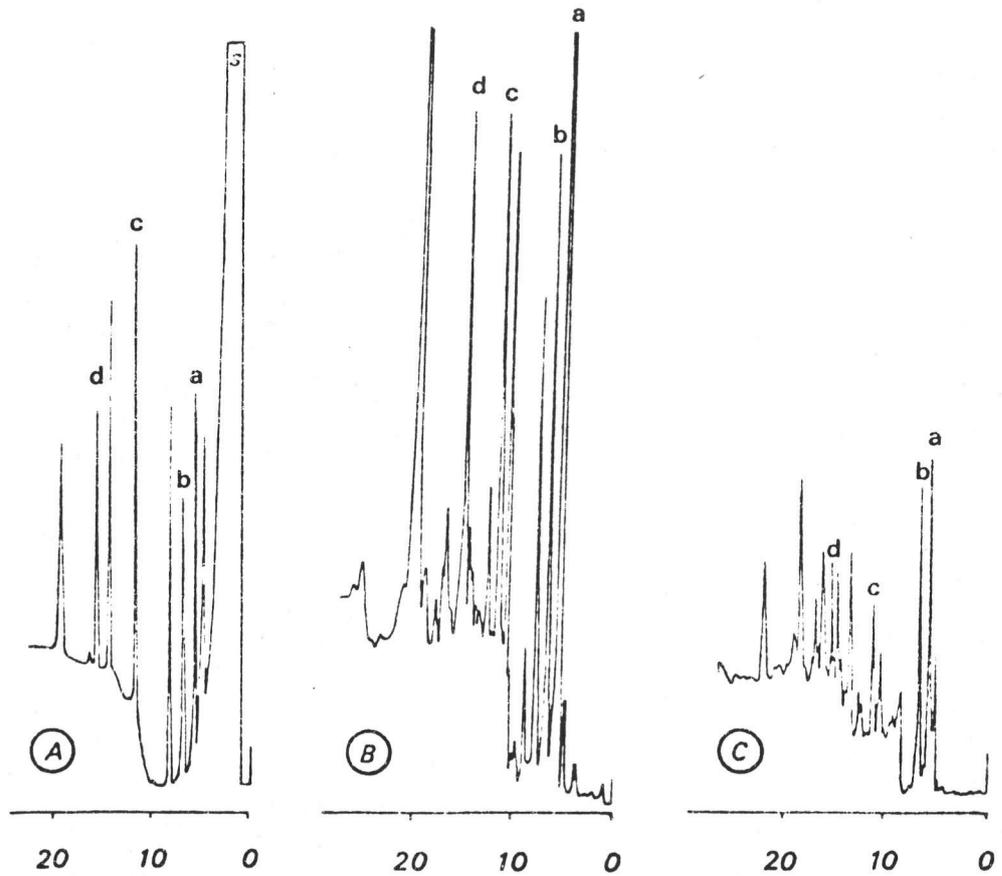


figure 4 : Spectre de masse de l'acétate d'isoamyl obtenu par ionisation chimique.

Figure 5 : Chromatogrammes obtenus avec des standards en solutions dans l'hexane (A) une membrane polluee (B) 20 glandes de Koschewnikow (C).

a: acétate isoamylique -73 -
 b: alcool isoamylique
 c: nonanol
 d: benzyl acétate



	isoamyl acetate	isoamyl alcool	2 nonanol	Benzylacetate
pourcentage pondéral moyen	27%	12%	9%	13%
poids à diluer dans 1 litre d'hexane	500 mg	222 mg	166 mg	240 mg
densité	0,87	0,83	0,82	1,06
volume à diluer dans 1 litre d'hexane	574 µl	267 µl	203 µl	226 µl

Tableau 1 : Composition du mélange de synthèse

Colonie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
acétate d'isoamyl	6	14	7	6	58	22	3	1	2	7	126
"mélange"	21	26	14	10	66	35	7	2	7	9	197

Tableau 2 : Nombre d'abeilles recrutées pendant 1 minute par les substances volatiles

ASPECTS DU COMPORTEMENT GREGAIRE CHEZ LES LARVES DE *DENDROCTONUS MICANS* KUG., *RHIZOPHAGUS GRANDIS* GYLL. ET *PHYLLODECTA VITELLINAE* L. (COLEOPTERA : SCOLYTIDAE, RHIZOPHAGIDAE et CHRYSOMELIDAE).

J.C. GREGOIRE

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, CP 160, U.L.B.,
50, avenue F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles, Belgique.

INTRODUCTION

Notre étude porte sur la comparaison du comportement de groupe chez les larves de trois espèces de Coléoptères qui diffèrent considérablement par leur mode de vie. Grâce à cette comparaison, nous espérons arriver à une meilleure compréhension des facteurs d'agrégation et des fonctions écologiques de ce type de comportement. Les espèces étudiées sont les suivantes :

Dendroctonus micans KUG. : les larves et les adultes de ce Scolytide vivent dans l'écorce d'épicéas vivants. Les larves minent en groupe, ce qui est rare chez les Scolytes.

Rhizophagus grandis GYLL. : est prédateur d'oeufs, de larves et de nymphes de *D. micans*. Il semble strictement spécifique. Adultes et larves vivent dans les galeries du Scolyte et s'attaquent activement à celui-ci. Dès qu'une proie a été blessée, les larves de *R. grandis* se rassemblent autour d'elle et la consomment rapidement.

Phyllodecta vitellinae L. : les larves et adultes de cette Chrysomèle s'attaquent aux feuilles de saule et de peuplier. Les larves rongent en groupe le parenchyme foliaire, et ne se dispersent qu'aux environs de la nymphose.

MECANISMES DE L'AGREGATION

Dendroctonus micans : des expériences d'olfactométrie ont montré que les larves produisent une phéromone agrégative. La chromatographie en phase gazeuse a révélé la présence, chez les larves, d'une série de dérivés des terpènes de l'hôte : *cis-* et *trans-verbenol*, *verbenone* et *myrtenol*. Des tests de laboratoire ont permis de montrer que ces substances (en particulier le *cis-verbenol*) jouent le rôle de phéromones agrégatives.

Rhizophagus grandis : DEKERCK (1980) a observé que les substances identifiées chez les larves de *D. micans* (en particulier le myrtenol) jouent le rôle d'allomones qui attirent les larves du prédateur vers une proie blessée.

Phyllodecta vitellinae : les conditions de milieu n'autorisent pas ici la formation d'un gradient d'odeur que les insectes pourraient

utiliser comme signal. Nos premières observations montrent qu'un groupe de larves, installé en bloc sur une feuille, conserve sa cohésion sans qu'il soit nécessaire que les individus aient commencé à se nourrir. Il s'agit, pensons-nous, d'un effet de thigmotactisme. Les individus dispersés sur une feuille se déplacent apparemment au hasard jusqu'à ce qu'ils rencontrent un groupe. L'odeur émanant d'une blessure de la feuille, à l'endroit où se nourrissent des larves déjà agrégées, pourrait servir de signal d'arrêt à très courte distance (quelques mm au plus).

FONCTIONS ECOLOGIQUES DU COMPORTEMENT DE GROUPE

Dendroctonus micans : le comportement de groupe se manifeste dès le début de la vie larvaire. Au fur et à mesure de leur éclosion, les jeunes larves vont grossir un "front de taille" entamé par la plus robuste ou la plus précoce d'entre elles. Les groupes semblent faciliter, pour chaque individu, l'attaque du substrat. De nombreuses larves élevées isolément ne parviennent pas à se nourrir, et la mortalité est plus élevée que dans les élevages en groupe. La croissance des larves isolées est également plus lente.

Un front de taille, qui balaie une zone d'écorce, permet une meilleure exploitation de l'espace que des galeries individuelles : les insectes n'ont pas à rechercher des zones indemnes au milieu des vestiges du passage de leurs congénères.

Les individus malades ou morts sont abandonnés sur place et enfouis dans les déchets de vermoulure à l'arrière du front de taille, ce qui assure un certain isolement sanitaire.

Enfin, il est possible que l'agrégation renforce le potentiel de défense chimique des larves. Celles-ci contiennent une certaine quantité de terpènes issus de l'hôte, et qui pourraient jouer un rôle défensif. EISNER *et al.* (1974) ont montré que les larves de la Tenthrède *Neodiprion sertifer* utilisent pour se protéger la résine des aiguilles de pin dont elles se nourrissent, et différents auteurs ont observé que la prédation aux dépens des larves et cocons de cette espèce et d'espèces voisines est une fonction inverse de la taille des groupes (TOSTOWARYK, 1972).

Rhizophagus grandis : le regroupement des larves sur une proie assure une bonne exploitation du milieu dans la mesure où chaque individu peut profiter des découvertes de ses congénères. Dans des conditions bien définies, ce "recrutement", à l'aide des allomones de la proie augmente la probabilité individuelle de découverte. LE FORT (1981) a étudié les conditions dans lesquelles ce repérage des captures d'autrui représente un avantage collectif.

La consommation des proies par les groupes de prédateurs se réalise très rapidement (environ 1 h.), ce qui évite tout gaspillage par dégradation des insectes tués.

L'exploitation rapide pourrait aussi mettre *R. grandis* à l'abri de compétiteurs éventuels, comme les larves du Diptère

Lonchaea albitarsis, qui sont particulièrement attirées par des larves de *D. micans* dont la mort remonte à une heure environ (SANGUIGNOL, 1981).

Phyllodecta vitellinae : au cours d'expériences en laboratoire, des larves néonates ont été élevées individuellement ou par groupes de 10. La mortalité et la vitesse de développement ont été relevées journalièrement. La croissance des individus de chaque lot a été comparée, d'une part par la mesure du diamètre de la capsule céphalique d'échantillons de larves de chaque stade, d'autre part par la pesée des adultes obtenus en fin d'élevage. Tout comme GHENT (1960) l'a observé chez *Neodiprion pratti banksianae*, la mortalité est significativement plus élevée pendant les premiers jours chez les larves isolées. Beaucoup d'individus meurent sans avoir percé la cuticule foliaire, alors que dans un groupe ils auraient pu profiter des blessures infligées à la feuille par leurs congénères plus robustes ou plus chanceux.

Pour la même raison probablement, on a aussi observé, en faveur des larves groupées, une différence significative dans la vitesse de développement durant les premiers jours, ainsi qu'une différence de croissance traduite par des écarts de poids chez les adultes.

De même que chez *D. micans*, il est permis de penser que le balayage de la surface foliaire par un groupe de larves permet une exploitation optimale du milieu.

Les larves malades sont vite dépassées par le groupe et demeurent ainsi hors de portée des survivants.

Les larves de *P. vitellinae* possèdent sur les côtés du thorax et de l'abdomen des glandes qui produisent une sécrétion défensive formée notamment d'aldéhyde salicylique. Le comportement grégaire pourrait renforcer l'effet de ces sécrétions et également permettre un "aposématisme de groupe". BLUM *et al.* (1972) discutent dans cette optique le grégarisme chez *Chrysomela scripta*, *C. tremula* et *C. interrupta*.

Enfin, contrairement à ce que l'on observe chez *R. grandis*, il est très improbable que le comportement de groupe chez *P. vitellinae* constitue une réponse à la compétition intra- ou inter-spécifique. Lorsqu'ils se rencontrent, des groupes issus de pontes différentes fusionnent. Nous avons pu observer au laboratoire des groupes pluri-spécifiques, *P. vitellinae* et *P. laticollis*, ainsi que *P. vitellinae* et *Plagiodera versicolor*.

BIBLIOGRAPHIE

-
- BLUM M.S. *et al.*, 1972. - Life Sciences 11 (10 : 525-531.
DEKERCK P., 1980. - Développement du prédateur *Rhizophagus grandis* GHYLL. sur diète artificielle. Travail de fin d'études en Agronomie, Université libre de Bruxelles.

- EISNER T. *et al.*, 1974. - Science 184 : 996-999.
- GHENT A.W., 1960. - Behaviour 16 (1-2) : 110-148.
- LE FORT E., 1981. - Analyse dynamique de la communication et de l'agrégation dans les populations animales. Etude d'un cas : *Dendroctonus micans* KUG. et son prédateur spécifique *Rhizophagus grandis* GYLL. Mémoire de Licence spéciale en Environnement, Université libre de Bruxelles.
- SANGUIGNOL M., 1981. - Recherches sur la biologie de *Lonchaea albitarsis* et *Dolichomitus terebrans*, deux insectes associés à *Dendroctonus micans*. Travail de fin d'études en Agronomie, Université libre de Bruxelles.
- TOSTOWARYK W., 1972. - Can. Entomol. 104 : 61-69.

REGULATION DU POURCENTAGE DE SOLDATS DANS LES NIDS DE *TRINERVITERMES GEMINATUS* WASMANN.

G. JOSENS

Laboratoire de Zoologie Systématique et Ecologie animale, Université libre de Bruxelles.

A. - INTRODUCTION

D'après les travaux, entre autres, de NOIROT, SANDS, PRESTWICH, LEPAGE et moi-même, on sait que chez *T. geminatus*, les soldats :

- sont de sexe mâle et que 25 % des jeunes larves sont mâles à leur naissance ;
- représentent de 12 à 22 % de l'effectif des sociétés, en moyenne 18 % ;
- sont nasutés et défendent la société en projetant sur les agresseurs des gouttelettes d'un mélange complexe de terpènes, diterpènes et composés volatils ;
- se distinguent en grands et petits soldats avec un rapport en nombres P.S./G.S. variant de 1 à 4, en moyenne égal à 2.

On sait en outre que l'équivalent énergétique d'un petit soldat (5,8 mJ) est 4 à 5 fois plus faible que celui d'un grand soldat (25 mJ) et que la fonction principale des petits soldats est la défense des colonnes de récolte à l'air libre tandis que les grands soldats défendraient surtout les nids contre les Dorylines hypogées.

B. - EXPERIMENTATION SUR LE TERRAIN

Quatre nids ont été percés d'un petit orifice dans leur partie épigée ; les soldats qui sortent sont capturés par aspiration pendant environ 1 heure. L'opération est répétée pendant 4 à 6 jours consécutifs.

Deux à cinq semaines plus tard, les nids expérimentaux ainsi que 3 nids témoins sont triés en totalité et les termites fixés au Bouin alcoolique.

C. - RESULTATS PRELIMINAIRES

Les sécrétions défensives des petits et grands soldats ont été analysées par une équipe de chimistes de l'Université de Bruxelles (A. DUPONT, J.C. BRAEKMAN et D. DALOSE). Seuls les diterpè-

nes ont été analysés : ils sont les mêmes chez les petits et les grands soldats mais différent par leurs proportions.

Les résultats concernant la régulation du pourcentage des soldats portent sur des petits échantillons provenant de 2 des 4 nids expérimentaux ; ils sont donc tout à fait préliminaires et provisoires.

J'ai testé 4 hypothèses de régulation :

1/ Je ne constate pas d'accélération de la production de soldats ; leur pourcentage augmente dans les nids expérimentaux conformément à un rythme de production normal ;

2/ Je n'ai pas trouvé de soldats du sexe femelle ;

3/ Je constate une très légère augmentation de la taille (largeur de la tête) des petits soldats ; la différence est significative au seuil de sécurité de 1 %. Une seule société expérimentale a fait l'objet de mesures biométriques ;

4/ Le rapport petits/grands soldats est resté stable et proche de 1 dans une société expérimentale tandis que dans une autre il est passé de 2,5 à 5. Il s'agit de la société dans laquelle j'ai constaté une augmentation de la taille des petits soldats, ce qui suggère que certains individus déjà engagés dans la voie grands soldats en ont été déviés et sont devenus petits soldats.

D. - CONCLUSION PROVISoire

Les expériences réalisées sur le terrain suggèrent que les sociétés de *Trinervitermes geminatus* ne possèdent qu'une très médiocre capacité de contrôler le pourcentage des soldats dans leur société. La stabilité de ce pourcentage résulterait donc d'un équilibre entre natalité, longévité et mortalité des individus mâles de la société ; équilibre qui ne serait pas, ou peu, influencé par la composition de la société.

VALEUR ADAPTATIVE DE LA MONOGYNIE CHEZ LES SOCIETES DE *CATAGLYPHIS IBERICA* EMERY 1906 (HYM. FORMICIDAE).

A. DE HARO

Departamento de Zoologia, Facultad de Ciencias, Universidad Autonoma de Barcelona. Barcelona. Espagne.

Dans l'étude de l'éthologie sociale de l'espèce endémique *Cataglyphis iberica*, la signification du phénomène de transport d'ouvrières entre deux nids est envisagée. L'activité de transport d'ouvrières et de cocons entre deux nids était déjà connue par nous dans cette espèce.

Les données proviennent de deux nids étudiés à Tarragone et situés, le C au milieu et le B au bord d'un chemin argileux de 3 m de largeur. La distance entre les deux nids est de 10 m. La situation du chemin, bordé par une pente verticale de trois mètres vers l'Ouest et d'herbes serrées vers l'Est, fait que les directions d'approvisionnement sont orientées vers le NE et le SW.

Trois nids ouverts se sont révélés monogynes, avec une population moyenne de 500 fourmis. CAGNIANT (1979), a trouvé aussi monogynes les nids de *Cataglyphis cursor*.

A. - ACTIVITE D'ENTREE ET DE SORTIE DES NIDS

Les données ont été prises les 20, 24 et 25 août 1981, pendant cinq minutes d'observation chaque 30 minutes. La température à l'ombre à 1 cm du sol et l'humidité relative ont été aussi relevées.

Les nids sont actifs pendant 7 heures, entre 9 h. du matin et 16 h. du soir, heure solaire. Il y a une grande synchronisation des deux nids quant à l'ouverture de l'entrée le matin et la fermeture le soir.

B. - DIRECTIONS DE L'ACTIVITE

La sortie des ouvrières des deux nids est clairement divergente, avec une aire centrale de séparation définie, quoique pas totale. La plupart des ouvrières du nid C réalisent leur activité vers le SW (68 % des sorties), tandis que la plupart des ouvrières du nid B sortent vers le NE (43,3 % des sorties vers le NE et 36,8 % vers le SW).

Le X^2 nous donne une activité préférentielle du nid B vers le NE, avec un niveau de signification de 0,05, tandis que pour le nid C le niveau de signification pour le SW est de 0,01.

Il n'y a donc pas une séparation territoriale nette, mais une aire d'activité commune entre les deux nids. Néanmoins les préférences directionnelles opposées significatives indiquent l'existence d'un phénomène d'évitement, les deux colonies se comportant comme deux sociétés séparées.

C. - TRANSPORT MUTUEL

Pendant 225 minutes d'observation en 3 jours pendant le mois d'août, nous avons compté un transport de 8 ouvrières, ce qui fait un transport total de 14 ouvrières par jour, concentré en trois heures. Le transport s'est réalisé pendant les heures d'activité maxima, entre 10 h. 30 mn et 13 h. 30 mn, à une température de 26°C à 28°C et 80 % à 76 % d'humidité relative. Une des transportées fut dirigée du nid B vers un autre jeune nid appelé D. Des autres, 4 furent transportées du nid C au B et 3 du B au C.

Chez *C. cursor*, nous avons aussi incidemment observé à Barcelone, le transport d'ouvrières et de cocons. Le transport d'une reine a été aussi observé au mois de juillet 1979.

D. - SOCIETE MONOGYNE VERSUS POLYGYNE

Le transport d'individus entre deux nids de *Cataglyphis* apparemment monogynes peut être considéré comme ayant une fonction adaptative. Selon HOLLDOBLER et WILSON (1977), la plupart des espèces de fourmis sont monogynes, occupent un seul endroit de nidification et leurs ouvrières évitent ou attaquent les membres des autres colonies, qu'elles distinguent par l'odeur. L'activité territoriale est très marquée, avec une agressivité maxima à l'égard des sociétés de la même espèce et plus faible à l'égard des individus d'espèces différentes, ces derniers ayant une odeur très différente qui leur permet d'éviter une réponse agressive. Par contre, selon les mêmes auteurs, les espèces polygynes, formées de plusieurs nids qui communiquent, ont perdu une part de cette discrimination et sont agressives vers un spectre plus ample d'espèces.

MABELIS (1979), dans une région de dunes près de la Hague, a observé chez *Formica polyctena*, espèce polygyne, la présence d'un territoire autour de chaque nid, mais avec le transport de congénères dans les deux sens après des rencontres agressives.

E. - STRUCTURE DE LA SOCIETE DE CATAGLYPHIS IBERICA

La courte activité pendant le mois d'août, 7 heures par jour, avec un maximum à 12 h. 30, heure la plus chaude de la journée, permet de supposer une adaptation vers l'exploitation rapide du milieu dans la zone des hautes températures, peut-être pour éviter la compétition interspécifique. D'autre part, la disparition de

nids déjà connus auparavant, nous fait aussi supposer l'importance de l'instabilité du milieu de nidification quant à la structure de la société.

La structure de la société de *Cataglyphis* se présenterait comme un compromis entre les avantages de la monogynie, avec une plus grande productivité et les avantages de la polygynie représentée par le transport mutuel entre nids, qui permet une exploitation rapide du milieu. Le transport, selon nos données actuelles, se présente comme ayant la fonction adaptative de redistribuer les ressources d'individus et d'aliments des deux nids. Le gastre distendu de la transportée conforte une supposition, ainsi que le sens préférentiel du transport, proportionnellement plus élevé vers le nid C, plus petit.

Les sociétés de *Cataglyphis iberica*, apparemment monogynes, pourraient aussi s'initier avec une polygynie et échange d'individus entre les nids, suivant l'élimination postérieure des reines supplémentaires, lors de la croissance de la société.

Une étude approfondie de ce phénomène est en cours.

BIBLIOGRAPHIE

- CAGNIANT H., 1979. - La parthénogenèse thélytoïque et arrhénotoïque chez la Fourmi *Cataglyphis cursor* Fonsc. (Hym. Form.). Insectes sociaux 26 (1) : 51-60.
- DE HARO A., COLLINGWOOD C.A., 1977. - Prospeccion mirmecologica por Andalucía. Bol. Estacion C. Ecologia 6 (12) : 85-90.
- HOLLOBLER B., WILSON E.O., 1977. - The number of queens : an important trait in ant evolution. Naturwiss. 64 : 8-15.
- MABELIS A.A., 1979. - Wood ant wars. The relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Forests.). Neth. J. Zool. 29 (1) : 109-125.

LES GLANDES TEGUMENTAIRES CHEZ DEUX ESPECES DE DIAPRIIDAE : ASPECTS STRUCTURAUX ET ULTRASTRUCTURAUX.

J.P. LACHAUD

Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne. 31062 Toulouse Cedex.

Solenopsia imitatrix Wasmann et *Lepidopria pedestris* Kieffer sont 2 Hyménoptères myrmécophiles appartenant à la famille des Diapriidae, hébergés par la fourmi *Diplorhoptum fugax* Latreille. Ils présentent une adaptation élevée à leur vie dans la fourmilière, à la fois morphologique et comportementale.

L'utilisation par ces myrmécophiles de signaux de communication, en particulier tactiles, proches de ceux que les fourmis hôtes échangent entre elles, leur permet non seulement d'obtenir facilement des régurgitations de nourriture mais aussi de circuler en toute quiétude à l'intérieur de la colonie sans que leurs hôtes manifestent la moindre agressivité à leur égard. De plus ces myrmécophiles sont l'objet de léchages intensifs au niveau, principalement du cou, du pétiole et de la partie antérieure de l'abdomen.

L'existence chez *S. imitatrix* et *L. pedestris* d'une pilosité importante au niveau de certaines zones de léchage, comme les épisternes métathoraciques et le bord antérieur du pronotum, signalée par WASMANN (1891) et WING (1951), laissait supposer la production à ces niveaux d'une substance ayant un effet attractif sur les ouvrières de *D. fugax*. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons réalisé, chez ces deux Diapriides, une étude structurale et ultrastructurale.

A. - RESULTATS

Les zones observées sont les suivantes : - Z1 : zone encadrant les pièces buccales. - Z2 : plaque prosternale. - Z3 : zone mésosternale bordant le sillon médian du mésosternum. - Z4 : zone métasternale, de part et d'autre de la suture médiane du métasternum et en arrière de celle-ci. - Z5 : zone latérale du propodeum. - Z6 : hanches des pattes métathoraciques. - Z7 : zones ventrale et ventrolatérales du pétiole. - Z8 : zone antérieure du premier sternite abdominal.

Les zones Z1 et Z6 ne concernent que l'espèce *S. imitatrix*, néanmoins il existe une grande similitude entre ces deux espèces de Diapriides. Cette similitude qui se retrouve dans leurs relations avec *D. fugax* nous a incités à considérer comme complémentaires certains résultats qui n'ont pu être obtenus que chez l'une ou l'autre de ces espèces.

L'ensemble des résultats est regroupé dans le tableau ci-après.

Sur les hanches des pattes métathoraciques et près des pièces buccales, chez *S. imitatrix*, ainsi qu'en avant de chaque paire de pattes, pour les deux espèces, on trouve des écailles très particulières que nous avons appelées "écailles en cuilleron", caractérisées par une forme arrondie avec présence d'une concavité importante.

Parfois des débouchés de canalicules glandulaires apparaissent entre les écailles en cuilleron mais jamais à leur base ni en relation avec elles. De plus, il n'existe aucune structure sensorielle à proximité de ces écailles. Enfin, il faut noter que les écailles en cuilleron se rencontrent dans des zones peu ou pas léchées par les *D. fugax*, sauf au niveau des pièces buccales et parfois de la plaque prosternale. D'une façon générale leur rôle n'a pu être élucidé.

Zones étudiées	Especies observées	Écailles en cuilleron	Poils	Structures sensorielles	Glandes épidermiques
Z ₁	S.i	Très nombreuses	Nombreux (en arrière des pièces buccales)	?	Pores
	L.p	—	idem	?	Absence (?)
Z ₂	S.i	Très nombreuses	+	Absence (?)	Pores
	L.p	idem	+	Probable présence de poils creux	Pores
Z ₃	S.i	+	+	Absence (?)	Canalicules (1)
	L.p	Nombreuses	Nombreux (en bordure des écailles en cuilleron)	?	Pores
Z ₄	S.i	Très nombreuses	Très nombreux	Absence (?)	Glandes complètes
	L.p	idem	idem	?	Pores
Z ₅	S.i	—	Touffes très denses	?	?
	L.p	—	idem	?	?
Z ₆	S.i	+	Nombreux	?	Absence
	L.p	—	idem	?	idem
Z ₇	S.i	—	Touffes très denses	+(cellules sensorielles latéralement)	Glandes complètes; nombreux canalicules et pores
	L.p	—	idem	?	?
Z ₈	S.i	—	Touffes denses	+(mécanorécepteurs)	Nombreux canalicules
	L.p	— (présence de quelques écailles typiques)	idem	?	Faisceaux de canalicules; Plaques criblées et cellules sécrétrices abdominales

Structures observées en microscopie photonique et électronique à balayage et à transmission chez *S. imitatrix* et *L. pedestris*.

(1) Présence également d'amas glandulaires dorsaux et latéraux.

Au niveau du pétiole et de la partie antérieure de l'abdomen, par contre, nous avons pu mettre en évidence l'existence de cellules glandulaires actives, d'où partent des canaux, remplis de sécrétions, qui débouchent au milieu des touffes de poils des zones 7 et 8. Ces canalicules sont entourés par des cellules manchon qui émettent une invagination profonde à l'intérieur des cellules glandulaires.

Ces cellules glandulaires regroupées en amas de 3 ou 4 cellules sont situées nettement en dessous des cellules épithéliales. D'un diamètre moyen de l'ordre de 20 um, elles présentent un gros noyau polylobé (environ 10 um de diamètre), un réticulum endoplasmique granulaire développé et abondent en inclusions.

L'appareil terminal a pu être mis en évidence, dans les cellules sécrétrices du pétiole. De structure non typique, il se caractérise par un réservoir non dilaté et très allongé qui présente des villosités peu nombreuses, courtes et trapues, accolées à un appareil terminal long et flexueux.

B. - CONCLUSION ET DISCUSSION

Le présence de ces structures glandulaires, associée au comportement de léchage présenté par les fourmis au niveau des zones de débouchés des canalicules, confirme l'existence chez *L. pedestris* et *S. imitatrix* de sécrétions attractives vis-à-vis des ouvrières de *D. fugax*. Les touffes de poils que l'on rencontre dans ces régions permettraient à ces sécrétions (dont la nature chimique n'est pas connue) de s'étaler sur une plus grande surface et pourraient faciliter leur diffusion. De plus comme le font remarquer AKRE et TORGERSON (1968) à propos du "grooming" exercé par les fourmis sur les myrmécophiles, le léchage favoriserait l'acquisition par ces derniers de l'odeur du nid. Ces léchages jouent d'ailleurs un rôle important, semble-t-il, au cours de l'adoption de Diapriides par une société de *D. fugax* différente de celle d'où ils ont été prélevés.

Enfin il faut noter que la présence (chez *S. imitatrix*) de cellules sensorielles au niveau du pétiole et de mécanorécepteurs au niveau du premier sternite abdominal, laisse supposer possible l'existence d'un mécanisme de régulation sous l'effet de stimulations tactiles exercées par les *D. fugax*

BIBLIOGRAPHIE

- AKRE R.D., TOGERSON R.L., 1968. - Psyche 73 (3) : 211-215.
WASMANN E., 1891. - Tijdschr. Ent. 34 : 39-64.
WING M.W., 1951. - Trans. R. Ent. Lond. 102 : 195-210.

INFLUENCE DES FACTEURS ECOLOGIQUES SUR LA TRANSFORMATION PHASAIRE DE *LOCUSTA MIGRATORIA* (ORTHOPT. ACRIDIENS).

J. LAUGA, F.D. ALBRECHT, D. CASANOVA

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier, Toulouse et
Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Université de Paris VI.

Les individus solitaires de *Locusta migratoria* accomplissent leur cycle dans une zone d'habitat permanent, l'aire grégarigène, qui correspond géographiquement au delta intérieur du Niger. Parmi les générations qui composent le cycle annuel, une est spécialement intéressante : celle de la saison sèche (janvier-avril). A cette période de l'année, les solitaires entreprennent de longs déplacements et les populations remontent au Nord-Est. Le phénomène peut surprendre, car l'individu solitaire, de couleur verte, est typiquement un animal sédentaire. Il est établi par ailleurs que les amorces de pullulations sont plus fréquentes dans cette période de l'année, spécialement si la décrue du Niger est en retard (REMAUDIÈRE, 1954 ; BETTS, 1961, DESCAMPS, 1961).

On sait, depuis les travaux d'UVAROV (1921) puis de ses successeurs, que le groupement des individus favorise la transformation phasaire, c'est-à-dire le passage de l'état solitaire à l'état grégaire. Mais l'hypothèse d'une influence directe des facteurs écologiques dans la transformation phasaire n'est pas à écarter. Elle est soupçonnée, chez plusieurs espèces d'individus migrants, depuis plusieurs années (ALBRECHT, 1962 ; PAPILLON-TCHELEBI et CASSIER, 1967 ; STOWER, DAVIES et JONES, 1960 ; CASSIER, 1966 ; ALBRECHT, 1973). Il paraissait intéressant de vérifier si une amorce de grégarisation ne pouvait apparaître, chez des individus solitaires, en réponse aux deux conditions essentielles qui prévalent entre janvier et avril dans l'aire grégarigène : l'allongement de la durée du jour et la sécheresse.

A. - CONDITIONS EXPERIMENTALES

Pour des raisons d'encombrement des élevages, seuls les mâles ont été étudiés. On sait qu'ils fournissent des résultats expérimentaux toujours plus homogènes que les femelles (LAUGA, 1976).

Quatre lots de solitaires, issus d'une seconde génération d'isolement consécutif, sont élevés en photopériode croissance ou décroissante (\pm 30 sec/24 h), à la sécheresse ou à l'humidité (5-20 % H.R., 80-90 % H.R.). Le régime des températures, identique pour les quatre groupes, s'établit à 36°C le jour, 20°C la nuit.

B. - COLORATION DES ANIMAUX

On sait que le verdissement des larves solitaires est contrôlé par l'humidité du milieu d'élevage (ALBRECHT, 1964, 1965). En milieu sec, quelle que soit la photopériode, tous les animaux restent bruns. En milieu humide en revanche, le rythme du verdissement est freiné par l'allongement de la durée du jour : 35 % des adultes dans ce cas ne prennent pas la livrée verte caractéristique.

C. - APTITUDE AU DEPLACEMENT DES LARVES (fig. 1)

Elle est mesurée, au dernier âge larvaire, lors d'un séjour de 3 heures dans un actographe. L'allongement de la durée du jour, combiné à la sécheresse, augmente considérablement la tendance à la marche.

D. - APTITUDE AU VOL DES ADULTES (fig. 2)

Elle est mesurée sur des imagos âgés de 8 jours, lors d'un séjour de 3 heures dans un manège tournant. L'expérience a lieu à 30°C, dans l'obscurité. Les résultats obtenus montrent nettement l'influence de la sécheresse et de l'allongement de la durée du jour. L'addition de ces deux facteurs, dans un même groupe expérimental, conduit aux performances les plus élevées (groupe +S de la figure 2).

E. - CARACTERISTIQUE GREGAIRE MORPHOLOGIQUE (fig. 3)

Les adultes ayant servi à l'expérience sur le vol, sont sacrifiés puis mesurés. Les données obtenues (18 organes mesurés par animal, 147 individus au total), traitées par une analyse factorielle en composantes principales, permettent d'apprécier le degré de différenciation phasaire moyen de chacun des lots expérimentaux (LAUGA, 1976).

Le résultat obtenu montre que par rapport au type moyen qui correspond, dans la figure 3, à l'intersection des axes, les animaux élevés à la sécheresse sont morphologiquement grégarisés et possèdent la plus forte tendance au vol. L'allongement de la durée du jour creuse les écarts obtenus sous l'effet de la sécheresse, et semble en potentialiser l'influence.

Au total, le sujet solitaire élevé en conditions sèches et en jours de durée croissante montre un début de grégarisation. Cette ébauche de transformation phasaire obtenus sous la seule influence de facteurs écologiques concerne la coloration, l'activité générale et la morphologie. On sait qu'il s'agit là des principales rubriques sous lesquelles s'apprécie la transformation phasaire en général.

Ces résultats permettent de mieux comprendre les caractéristiques de la génération de saison sèche (janvier, avril) dans l'aire grégarigène, et les longs déplacements qu'entreprennent les populations de solitaires. Ils permettent enfin de supposer que l'apparition de traits grégaroïdes minimise les risques courus par l'espèce en lui offrant une chance de survie dans une gamme étendue de biotopes (LAUGA, ALBRECHT, CASANOVA, 1981).

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT F.O., 1962. - Some physiological and ecological aspects of locust phases. Trans. R. ent. Soc. Lond. 114 : 335-375.
- ALBRECHT F.O., 1964. - Etat hygrométrique, coloration et résistance au jeûne chez l'imago de *Locusta migratoria migratorioïdes* (R & F). *Experientia* 20 : 97-99.
- ALBRECHT F.O., 1965. - Influence du groupement, de l'état hygrométrique et de la photopériode sur la résistance au jeûne de *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. & F.) (Orthop. Acridiens). *Bull. Biol. Fr. Belg.* 99 : 287-339.
- ALBRECHT F.O., 1973. - The decline of locust plagues : an essay in the ecology of photoperiodic regulation. *Acrida* 2 : 97-107.
- BETTS E., 1961. - Outbreaks of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F.) since 1871. *Anti-Locust Memoir*, n° 6, Anti-Locust Research Center, Londres, p. 1-25.
- CASSIER P., 1966. - Variabilité des effets du groupement (effets immédiats et transmis) sur *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. & F.). I. Déterminisme des variations saisonnières, rôles de la photopériode et de la température. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 100 : 135-179.
- DESCAMPS M., 1961. - Comportement du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. & F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger, région de Niafunké. *Locusta* n° 8, OICMA, p. 1-280.
- LAUGA J., 1976. - Recherches quantitatives sur le polymorphisme phasaire du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. (Insecte, Orthoptère). Thèse Doctorat d'Etat, Univ. P. Sabatier, Toulouse, n° 729, p. 1-500.
- LAUGA J., ALBRECHT F.O., CASANOVA D., 1981. - Influence of rearing humidity and photoperiod on the locomotor and flight activities of solitary migratory locusts, *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. & F.). *Acrida* 1 (à paraître).
- PAPILLON-TCHELEBI M., CASSIER P., 1967. - Influences de la photopériode et de la température sur *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. & F.) et sur *Schistocerca gregaria* (F.) phase grégaire. 5ème Congrès U.I.E.I.S., Toulouse (1965) : 43-62.
- REMAUDIÈRE G., 1954. - Etude écologique de *Locusta migratoria migratorioïdes* R. & F. (Orth. Acrididae) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sc. Univ. Paris, n° 3545 : 1-237.
- STOWER W.J., DAVIES D.E., JONES I.B., 1960. - Morphometric studies of the desert locust *Schistocerca gregaria* (F.). *J. An. Ecol.* 29 : 309-339.
- UVAROV B.P., 1921. - A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus*, Fieb), with a new theory as to be periodicity and migrations of locusts. *Bull. Ent. Res.* 12 : 135-163.

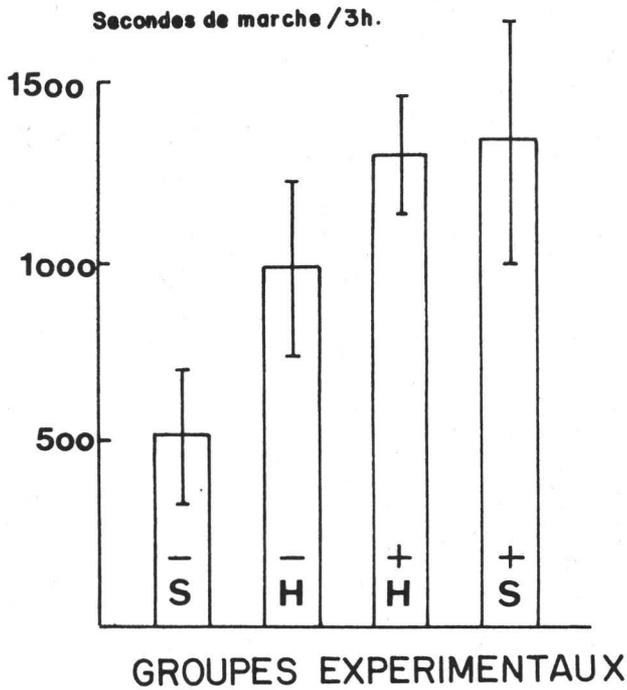


fig 1

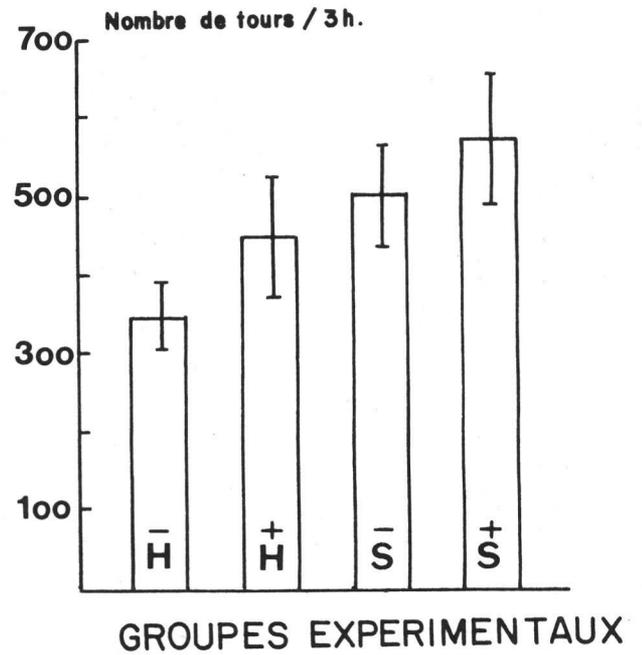


fig 2

FIGURE 1 - Durée moyenne de déplacement des larves durant une expérience de 3 heures.

Chaque valeur est accompagnée de son erreur-type .

H , S : lots élevés à l'humidité et au sec.

+ , - : lots élevés en jours croissants et décroissants .

FIGURE 2 - Durée moyenne de vol des adultes, exprimée en nombre de tours de manège durant une expérience de trois heures . Chaque valeur est accompagnée de son erreur-type .

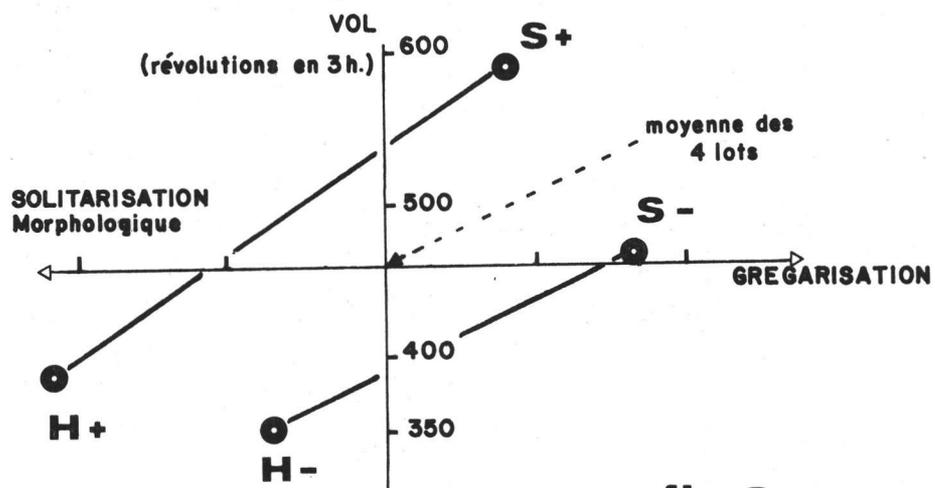


fig 3

FIGURE 3 - Relation entre la caractéristique phasaire morphologique (abscisses) et la tendance au vol dans chacun des groupes expérimentaux (ordonnées) .

Mêmes conventions que pour la figure 1 .

EFFETS DES HORMONES JUVENILES DE SYNTHÈSE SUR LA MORPHOGENÈSE ET LA PONTE DE *KALOTERMES FLAVICOLLIS* FABR.

D. LEBRUN

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

Les effets des hormones juvéniles de synthèse JH I (Biojine) et JH III sont envisagés sur la ponte et la morphogénèse du Termite à cou jaune, *Kaloterme flavicollis* Fabr. Ces effets sont comparés à ceux obtenus par implantation de corps allates (LEBRUN et VIEAU, 1978).

Après dissolution dans l'acétone, les hormones juvéniles sont appliquées à la surface du corps, à l'aide d'une microseringue, à raison de 4 applications représentant chacune 20 microgrammes d'H.J. au contact de l'insecte.

A. - EFFETS SUR LA PONTE

Deux types de femelles sont testées, d'une part des imagos femelles vierges que nous avons isolées, en présence de nourriture, d'autre part, des femelles accouplées après le traitement. Les oeufs sont dénombrés au bout d'un mois. Chez les femelles vierges isolées, l'application topique de JH I ou de JH III est suivie de ponte. Les taux moyens d'oeufs pondus, respectivement égaux à 7,4 et 7 sont sensiblement voisins de celui obtenu à la suite d'une implantation de corps allates, qui est de 6,6. Par contre les femelles isolées-témoins, bien que se nourrissant, ne déposent aucun oeuf.

	T	Ca	JH I	JH III
♀ seules	0	6,6	7,4	7
couples	4	7	7	7

Tableau de ponte

Chez les femelles accouplées, l'application topique de JH I ou de JH III provoque une stimulation de la ponte comparable à celle obtenue à la suite d'une implantation de corps allates. Le taux moyen d'oeufs pondus est égal à 4 dans les couples-témoins ; il s'élève à 7 dans les couples où la femelle a reçu soit une implantation de corps allates, soit une application de

JH I ou de JH III. Dans chaque type d'expériences, les femelles vierges parviennent à pondre autant d'oeufs que les femelles accouplées.

A la lumière de ces résultats, on constate que la ponte nécessite un apport d'hormone juvénile c'est-à-dire une stimulation des corps allates. Cette stimulation des corps allates pourrait être assurée par le partenaire mâle (VIEAU et LEBRUN, 1980). Ainsi, pourrait-on expliquer la persistance de la vie en couple chez les Termites.

B. - EFFETS SUR LA MORPHOGENESE

L'hormone juvénile est directement impliquée dans la morphogénèse des castes des Termites (LUSCHER et SPRINGHETTI, 1960 ; LEBRUN, 1967). Pour tester la seule JH I (Biojine) nous avons choisi des larves du dernier stade ou "Nymphes à longs fourreaux alaires" présentant les premiers symptômes de la mue imaginale ; blanchiment général du corps, début de pigmentation oculaire. Les hormones sont appliquées comme précédemment. Après le traitement, les nymphes, au nombre de 20, sont maintenues isolées en présence de nourriture. Une mortalité importante concerne 55 % des nymphes traitées (11 individus) ; elle est due en partie à des difficultés d'exuviation. Chez tous ces individus, la pigmentation oculaire est restée stationnaire ou a très faiblement progressé. Les individus ayant survécu ont généralement subi leur mue au terme de délais supérieurs au délai moyen de 18 jours observé chez les Témoins ; ces derniers ont acquis des caractères typiquement imaginaires. Dans 30 % des cas (6 individus), la mue survient au bout de 26 jours en moyenne et s'accompagne d'une transformation en Intercastes Imagos-Soldats. Chez ces individus des mandibules de type soldat sont apparues ainsi que divers traits imaginaires : yeux fortement pigmentés et ailes plus ou moins développées.

Notons enfin que chez trois individus qui ont mué très tardivement, au bout de 4 mois environ, les yeux n'ont subi aucun renforcement de la pigmentation et les fourreaux alaires ont plus ou moins régressé.

En résumé, l'hormone juvénile de synthèse JH I (Biojine) appliquée topiquement a pour effet de bloquer la différenciation imaginale en cours. En outre, elle induit une morphogénèse de type soldat. Dans de nombreux cas, la mue est retardée, ce qui nous permet de penser que cette hormone a un effet freinateur sur la mue. Ces faits, qui rappellent ceux obtenus par implantation des corps allates, sont, à notre avis, d'une grande importance pour expliquer le contrôle hormonal (régulation) du polymorphisme de la société du Terme à cou jaune *Kaloterms flavicollis* Fabr. L'utilisation des hormones juvéniles de synthèse et des analogues (LUAMBA, 1980) devrait permettre une approche plus aisée de ce problème.

BIBLIOGRAPHIE

- LEBRUN D., 1967. - La détermination des castes du Termite à cou jaune, *Kaloterme flavicollis* Fabr. Bull. Biol. Fr. et Belg. 101 : 140-217.
- LEBRUN D., VIEAU F., 1978. - Corps allates et ponte d'oeufs parthénogénétiques chez *Kaloterme flavicollis* Fabr. Bulletin intérieur de la S.F.U.E.I.S., Réunion annuelle, Besançon.
- LEBRUN D., VIEAU F., 1980. - Etude de certains facteurs qui déterminent l'apparition des oeufs chez le Termite *Kaloterme flavicollis* Fabr. Réunion annuelle S.F.U.I.E.I.S., Sénanque. Biologie-Ecologie méditerranéenne 7, n° 3 : 175-176.
- LUAMBA J.L.N., 1980. - Recherches sur le polymorphisme et aperçu sur l'influence de l'analogie de l'hormone juvénile sur le développement d'un Termite, *Hodoterme mossambicus* (Isoptera, Hodotermitidae). Biologie-Ecologie méditerranéenne 7, n° 3 : 169-171.
- LUSCHER M., SPRINGHETTI A., 1960. - Untersuchungen über die Bedeutung der *Corpora allata* für die Differenzierung der Kaster bei der *Kaloterme flavicollis* Fabr. J. Ins. Physiol. 5 : 190-212.

MISE EN EVIDENCE D'UNE PHEROMONE INHIBITRICE DE SOLDATS CHEZ
NASUTITERMES LUJAE (ISOPTERA, TERMITIDAE).

P. LEFEUVE, Ch. BORDEREAU

Laboratoire de Zoologie, ERA 231, 6, boulevard Gabriel. 21000 Dijon.

RESUME

La formation des soldats chez *Nasutitermes lujae* fait l'objet d'une autorégulation. Les soldats émettent une phéromone inhibitrice empêchant la différenciation des ouvriers en soldats. Le mécanisme de transmission de cette phéromone reste encore hypothétique.

ABSTRACT

The production of soldiers in *Nasutitermes lujae* shows an autoregulation. Existing soldiers give off an inhibitory pheromone which inhibits the differentiation of workers into soldiers. The mechanism of the transmission of this pheromone remains hypothetical.

Pour une espèce donnée et un stade de développement donné de la colonie, la proportion des soldats dans la société de termites est sensiblement constante. Un certain nombre de travaux suggère une autorégulation de la formation des soldats (LUSCHER, 1975). Nous avons étudié ce problème chez *Nasutitermes lujae* de Côte d'Ivoire, espèce précédemment étudiée par NOIROT (1955) et qui a l'avantage de s'élever facilement en laboratoire. Chez *Nasutitermes lujae*, les soldats se forment à partir de petits ouvriers du 1er stade (PO₁), après passage par un stade intermédiaire soldat blanc.

A. - METHODES

Les élevages sont réalisés en tubes de verre (180 x 18) percés dans le fond, remplis au 1/3 de sable humide sur lequel repose le bois mort servant à la nourriture des termites. Les élevages ainsi constitués sont ouverts et comptés, suivant l'expérience réalisée, à 30, 40, 60, 90 jours. A chaque ouverture nous notons le pourcentage de soldats et de soldats blancs apparus et la mortalité (tout élevage présentant une mortalité supérieure à 20 % est supprimé).

La recherche d'une phéromone inhibitrice a été réalisée avec des extraits de soldats entiers broyés dans le chlorure de méthylène distillé ou dans l'eau. Les extraits sont testés dans les élevages à raison d'un équivalent de 50 soldats dans 300 ul de CH₂Cl₂ ou d'eau. Le bois de nourriture est imbibé de l'extrait et introduit

dans les tubes à élevages (après évaporation du solvant dans le cas des extraits au CH_2Cl_2). Des élevages témoins sont réalisés avec du bois imprégné de CH_2Cl_2 ou d'eau seuls.

Chaque expérience est répétée sur au moins 3 termitières différentes, récoltées à des périodes différentes de l'année. Pour chaque termitière 30 élevages sont réalisés (10 témoins et 20 expérimentaux). Les variations observées d'une termitière à l'autre nous obligent à faire des élevages témoins dans tous les cas (les valeurs indiquées dans les résultats sont accompagnées des écarts-types).

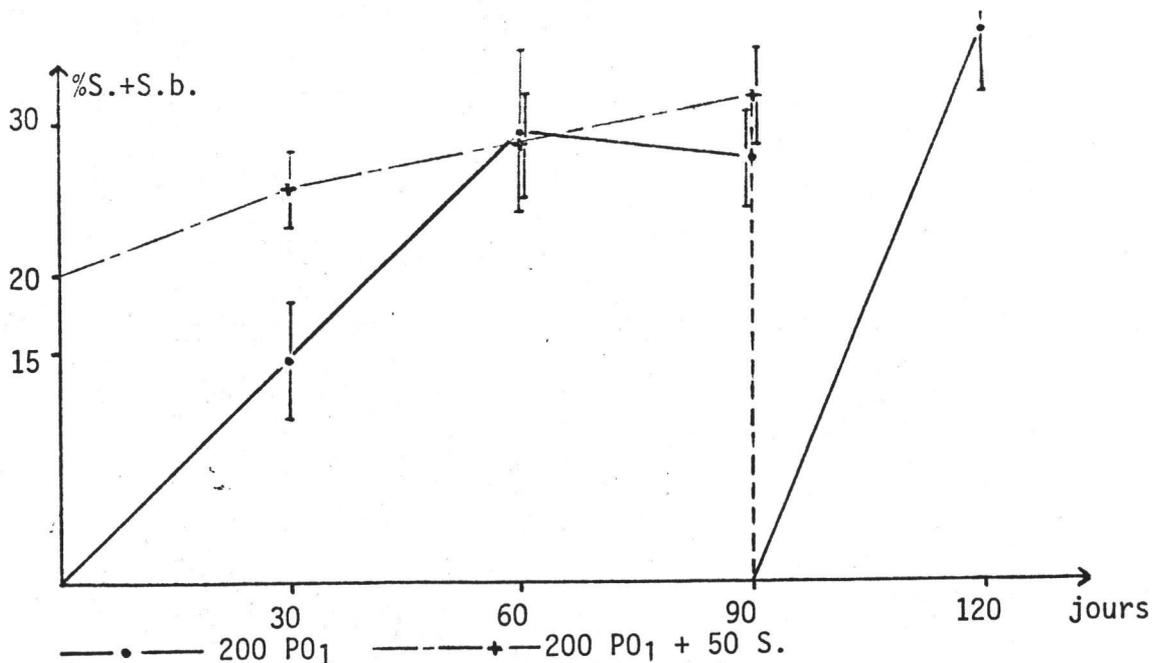
B. - RESULTATS

1/ Mise en évidence d'une autorégulation de la formation des soldats (voir courbe)

Dans une première série d'élevages constitués au départ de 200 PO_1 : 30 jours après la mise en élevage, le pourcentage de soldats formés est voisin de 15 %, à 60 jours, il se stabilise à 30 % environ ($29,50 \pm 5,25$).

Dans une deuxième série d'élevages constitués au départ de 200 PO_1 + 50 soldats (soit 20 % de soldats), 60 jours après la mise en élevage, le pourcentage de soldats se stabilise également à environ 30 % ($28,70 \pm 3,50$).

Si, après 90 jours nous supprimons tous les soldats dans les deux séries d'élevages, 30 jours plus tard leur proportion est à nouveau voisine de 30 %.



Ces résultats mettent en évidence une autorégulation de la formation des soldats. Après 60 jours, les soldats formés inhibent la formation de nouveaux soldats ; une fois supprimés dans les élevages, de nouveaux soldats se forment dans les mêmes proportions. La stabilisation du pourcentage de soldats n'est donc pas due au vieillissement de la population mais à une inhibition mise en place par la présence des soldats.

2/ Mise en évidence d'une phéromone inhibitrice de soldats

Dans les élevages ayant reçu des extraits aqueux de soldats, le pourcentage de soldats apparus à 30 jours est sensiblement égal à celui des élevages témoins (17,25 \pm 3,16 dans les élevages avec extraits, 17,50 \pm 3,32 dans les témoins).

Les résultats obtenus dans les élevages ayant reçu des extraits de soldats au CH₂ Cl₂ sont consignés dans le tableau suivant :

% S + S.b.	TEMOINS	+ EXTRAITS
T 15		
<i>après 24 j.</i>	8,00 \pm 3,29	2,25 \pm 1,85
T 21		
<i>après 29 j.</i>	5,75 \pm 2,36	3,00 \pm 1,41
<i>après 48 j.</i>	11,70 \pm 5,12	5,40 \pm 2,18
T 23		
<i>après 33 j.</i>	15,40 \pm 4,08	7,33 \pm 2,06

Les élevages témoins sont ouverts et le bois est changé une fois par semaine, la perturbation mise en place par ces manipulations engendre une mortalité supérieure à la normale (13 % au lieu de 5 %) et freine sensiblement le développement des ouvriers, le pourcentage de soldats observés dans les élevages témoins est en effet inférieur à celui observé dans les élevages qui mettent en évidence l'autorégulation. Mais il est important de souligner que la mortalité entre élevages expérimentaux et élevages témoins est identique.

Dans tous les cas, les pourcentages de soldats dans les élevages ayant reçu des extraits au CH₂Cl₂ sont très inférieurs à ceux obtenus dans les élevages témoins. Les tests statistiques montrent à chaque fois une différence très significative (coefficient de sécurité de 0,99).

La présence d'extraits de soldats au CH_2Cl_2 dans les élevages de PO_1 inhibe la formation de soldats, nous sommes en présence d'une phéromone inhibitrice émise par les soldats et soluble dans un solvant organique.

3/ Mécanisme de la transmission de la phéromone

Deux possibilités sont actuellement recherchées (voie olfactive et voie trophallactique) mais les résultats encore fragmentaires ne nous permettent pas de nous prononcer.

C. - CONCLUSION

La régulation des soldats dans la société de termites est un problème difficile car il met probablement en jeu des phénomènes complexes. Nos résultats démontrent l'existence d'un mécanisme inhibiteur avec l'intervention d'une phéromone empêchant la transformation des ouvriers en soldats. La nature chimique de cette substance est actuellement recherchée. L'intervention d'autres mécanismes n'est pas exclue, en particulier l'action de facteurs stimulateurs ou inhibiteurs assurée par d'autres castes comme cela a été suggéré pour la formation des soldats chez *Kaloterme flavicollis* (SPRINGHETTI, 1970). Chez *Schedorhinotermes lamanianus*, RENOUX (1975) estime que la tétradécénone sécrétée par la glande frontale des soldats et ayant un rôle défensif (QUENNEDEY et al., 1973) pourrait être également la phéromone inhibitrice de soldats. Ce résultat intéressant demande toutefois confirmation car les pourcentages de soldats obtenus sont très faibles et le taux de mortalité est plus élevé après action de la tétradécénone.

BIBLIOGRAPHIE

- LÜSCHER M., 1975. - Pheromones and polymorphism in bees and termites. In "Pheromones and defensive secretions in social insects". Symp. IUSSI, Dijon : 123-141.
- NOIROT C., 1955. - Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). Ann. Sc. Nat. Zool., 11ème série : 400-595.
- QUENNEDEY A., BRULE G., RIGAUD J., DUBOIS P., BROSSUT R., 1973. - La glande frontale des soldats de *Schedorhinotermes putorius* (Isoptera) : analyse chimique et fonctionnement. Insect Biochem. 3 : 67-74.
- RENOUX J., 1975. - Le polymorphisme de *Schedorhinotermes lamanianus* (Sjöstedt). (Isoptera-Rhinotermitidae). Thèse Dijon, 196 p.
- SPRINGHETTI A., 1970. - Influence of the king and queen on the differentiation of soldiers in *Kaloterme flavicollis* (Fabr.). Monitore Zool. Ital. (N.S.) 4 : 99-105.

ETUDE COMPARATIVE DES PROTEINES SOLUBLES DES OEUFS DE LA FOURMI
PHEIDOLE PALLIDULA NYL.

B. LORBER et L. PASSERA

C.N.R.S. - I.B.M.C. Strasbourg et Laboratoire de Biologie des
Insectes, Toulouse.

Les sociétés de la Fourmi *Pheidole pallidula* (Hym. Formicidae, Myrmicinae) ne possèdent pas de couvain hibernant. Chez cette espèce, les reines sont les seules pondeuses, les ouvrières restant stériles en toutes circonstances. Les reines fécondées émettent deux sortes d'oeufs : à la sortie de l'hibernation des oeufs à orientation sexuée et plus tard dans la saison des oeufs à orientation ouvrière (PASSERA, 1980). Les reines vierges pour leur part, produisent lors de leur séjour au nid avant l'essaimage des oeufs alimentaires, incapables de développement et consommés par les individus de la société (PASSERA, 1978 ; PASSERA, SUZZONI et GRIMAL, 1978).

Il était intéressant de voir s'il existe des différences entre ces trois catégories d'oeufs au moment de la ponte, notamment au niveau de leur composition en protéines solubles.

Les oeufs âgés de zéro à 24 heures sont récoltés dans des sociétés maintenues en élevage à 26°C au laboratoire. Ils sont réunis en lots de 1 mg (= 150 oeufs) et congelés dans l'azote liquide. L'homogénéisation par sonication se fait dans le tampon (100 ul pour 1 mg d'oeufs) Tris-HCl 50 mM, pH 8, additionné de la molarité voulue en NaCl, et est suivie d'une centrifugation de 30 mn à 12 000 rpm à 5°C. Le surnageant qui sert aux expériences est prélevé et stocké à - 18°C.

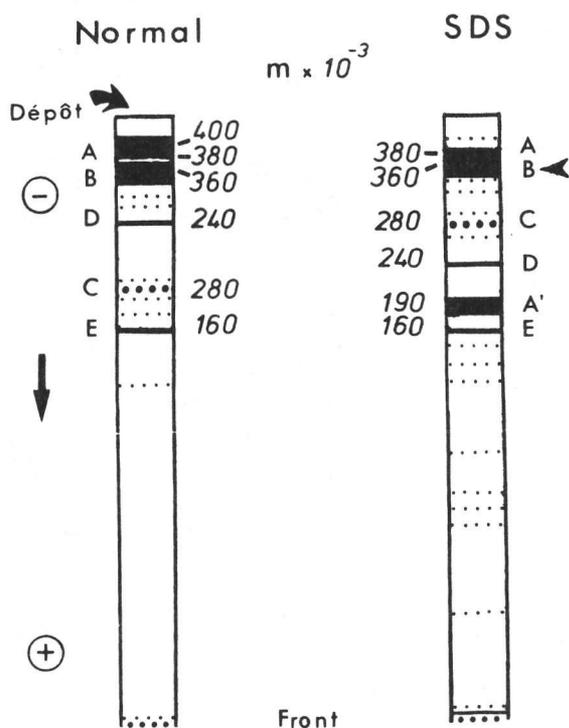
L'électrophorèse en gel de polyacrylamide en conditions non dissociantes (selon MAURER, 1971) et en conditions dissociantes en présence de dodécyl-sulfate de sodium (SDS) (selon SHAPIRO et MAIZEL, 1969) du contenu des oeufs à préorientation femelle ou ouvrière et des oeufs alimentaires, révèle la même composition en protéines solubles. En conditions non dissociantes (= normales), le profil de migration (fig.) comporte un nombre de bandes limité, dont une fraction protéique très importante (environ 70 % des protéines solubles totales) qui se résout en deux bandes (A, B) de masse moléculaire 360 000 à 400 000, et quelques bandes plus légères (C : 280 000, migrant plus vite que D ; D : 240 000 ; E : 160 000). En présence du détergent SDS, il apparaît une bande A' (fig.) de masse moléculaire 190 000, qui s'accompagne d'une diminution équivalente de l'intensité de la bande majeure A + B. L'intensité de A' est égale au tiers environ de celle de A + B. Il semble que A diminue au profit de A', par dissociation en deux sous-unités apparemment de même masse moléculaire. Un grand nombre de bandes de protéines, d'intensité très faible, devient visible en plus du profil déjà présent en gel normal. Il faut remarquer que la fraction B se colore de façon hétérogène en présence de l'agent dissociant. Ce

phénomène pourrait être dû à la présence de molécules (lipides, hormones), fixées sur la protéine, qui modifient les propriétés de coloration.

L'oeuf alimentaire, l'oeuf à destinée ouvrière et l'oeuf à destinée femelle renferment donc les mêmes protéines, dans les limites de sensibilité de la méthode utilisée (0,3 ug). Il ne semble pas y avoir de réduction du nombre des fractions protéiques dans l'oeuf alimentaire, comme c'est le cas chez l'oeuf de l'ouvrière de *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1975). Toutefois, l'oeuf alimentaire étant plus de deux fois plus volumineux que l'oeuf reproducteur, il contient une quantité pondérale en protéines plus importante, et peut avoir le rôle de réserve de protéines que les auteurs lui accordent souvent (WILSON, 1971). D'autre part l'analyse densitométrique montre que l'oeuf à destinée ouvrière pondu en fin de saison d'activité est au moins deux fois moins concentré en protéines, que le même oeuf pondu à une autre période du cycle. Nous ne pouvons pas encore proposer d'explication pour cette observation.

Chez les Insectes, la protéine dominante dans l'oeuf, est la vitelline. Elle peut représenter 50 à 90 % des protéines totales (ENGELMANN, 1979). Cette protéine se caractérise chez de nombreuses espèces par son insolubilité dans les milieux de faible force ionique. Ceci n'est pas le cas chez *Apis* (Hyménoptère) et *Triatoma* (Hétéroptère) (ENGELMANN, 1979). Nos expériences faites sur le contenu des oeufs de *Pheidole pallidula*, en présence de différentes molarités en sel (NaCl 0,0 ; 0,5 et 1,0 M) ont donné le même résultat et montrent que toutes les protéines sont solubles à faible force ionique.

Afin de connaître le point isoélectrique des protéines de



l'oeuf et de séparer ces protéines en fonction de leur charge, le contenu de chaque catégorie d'oeuf a été analysé en isoélectrofocalisation sur gel de polyacrylamide ou d'agarose (LORBER, 1981). La coloration au bleu de Coomassie révèle une bande diffuse unique située entre pH 6,3 et 6,8.

L'enregistrement des spectres d'absorption U.V. des extraits des différents types d'oeufs, fait apparaître que tous les oeufs reproducteurs sont riches en substances totales de manière égale, mais que l'oeuf alimentaire est toujours moins concentré. Les études sont en cours pour déterminer la nature des différences dans les spectres d'absorption.

BIBLIOGRAPHIE

- ENGELMANN F., 1979. - Adv. Ins. Phys. 14 : 49-108.
LORBER B.E., 1981. - Thèse 3ème cycle, Biochimie, Université
Louis Pasteur de Strasbourg.
PASSERA L., 1975. - C. R. Acad. Sc. Paris 281, D : 1867-1869.
PASSERA L., SUZZONI J.P., GRIMAL A., 1978. - Bull. Biol. France
Belgique 112 : 3-12.
PASSERA L., 1980. - Insectes sociaux 27 : 79-95.
MAURER R., 1971. - Disc Electrophoresis, De Gruyter ed., N.Y.,
p. 222.
SHAPIRO A.L., MAIZEL J.V., 1969. - Anal. Biochem. 29 : 505-514.
WILSON E.O., 1971. - Insect Societies, Belknap Press, Harvard,
4ème ed., p. 548.

DEVELOPPEMENT DES MOUVEMENTS ANTENNAIRES ASSOCIES AUX CONTACTS TROPHALLACTIQUES CHEZ LA JEUNE OUVRIERE DE LA FOURMI *CAMPONOTUS VAGUS* SCOP.

L. MOREL

Département de Psychophysiology comparée, C.N.R.S., INP 7,
B.P. 71. 13277 Marseille Cedex 9.

Toute étude d'un comportement bénéficie d'une analyse de son développement et de sa mise en place chez le jeune animal. Partant des résultats obtenus en ce qui concerne les conduites complexes de l'adulte (BONAVITA-COUGOURDAN, 1981), j'ai entrepris une étude de l'ontogenèse des mouvements et des positions d'antennes associés aux contacts trophallactiques chez les jeunes ouvrières de *Camponotus vagus*. Cette étude a utilisé les méthodes d'analyse décrites pour les adultes (observation directe, cinéma accéléré avec analyse image par image, méthode d'analyse par graphes).

Les ouvrières immatures testées sont âgées, depuis leur sortie du cocon, de 1 à 9 jours. Prélevées peu de temps après leur éclosion, elles sont entretenues par lots d'individus de même âge, auxquels on joint des ouvrières nourrices. Les ouvrières jeunes sont donc élevées hors de la société complète, mais bénéficient de contacts avec leurs soeurs du même âge, ainsi qu'avec un petit nombre d'ouvrières âgées.

Trois comportements ont été analysés :

- celui de l'ouvrière immature en situation de receveuse, la donneuse étant soit une ouvrière âgée récolteuse, soit une ouvrière âgée nourrice, soit une autre immature (54 contacts trophallactiques étudiés) ;
- celui de l'ouvrière immature en situation de donneuse, la receveuse étant une autre ouvrière immature (20 contacts) ;
- et aussi le comportement de l'ouvrière âgée (récolteuse ou nourrice) en situation de donneuse face à une receveuse immature (54 contacts).

D'une manière générale, les contacts trophallactiques auxquels participe une ouvrière immature diffèrent de ceux que l'on observe entre ouvrières âgées sur quelques points :

- ils ont presque toujours une durée beaucoup plus faible (quelques secondes et non pas plusieurs minutes comme c'est le cas entre ouvrières âgées) ;
- d'autre part, alors que, dans les contacts entre ouvrières âgées, seule la donneuse a les mandibules ouvertes, l'ouvrière immature qui est receveuse ouvre aussi les mandibules, -sans cependant

- étendre les autres pièces buccales ;
- troisièmement, l'ouvrière âgée peut manifester un comportement d'offre à l'égard de l'immature : souvent elle ouvre les mandibules avant le début du contact et entreprend spontanément la régurgitation ; au cours d'un contact entre ouvrières âgées, la donneuse ne régurgite jamais avant d'avoir été activement sollicitée.
 - enfin, en ce qui concerne l'analyse des mouvements et des positions d'antennes, j'ai pu utiliser les unités comportementales qui ont été définies pour les ouvrières âgées (BONAVITA-COUGOURDAN, *loc. cit.*) : balayages et caresses de la receveuse et les 6 unités comportementales indiquées pour la donneuse, plus un acte qui n'apparaît jamais au cours des contacts entre ouvrières âgées : l'acte 5 (scapes dirigés vers l'arrière, funicules divergents). Ce sont donc bien ici les mêmes unités comportementales que lors des contacts entre ouvrières âgées ; mais, nous allons le voir, elles s'organisent de manière différente.

A. - COMPORTEMENT DE L'OUVRIERE IMMATURE EN SITUATION DE RECEVEUSE

Il faut souligner que le comportement d'une ouvrière immature présente les mêmes caractéristiques quelle que soit sa partenaire : ouvrière âgée récolteuse, ouvrière âgée nourrice, ou même une autre immature.

Les balayages apparaissent dès le premier jour de la vie imaginale, mais alors de façon brève et irrégulière. Ils peuvent même être absents. Contrairement à ce qu'on observe chez la grande majorité des receveuses âgées, ces balayages ne constituent jamais la totalité de l'activité antennaire de la receveuse immature. Le reste de cette activité est constitué par des mouvements de même type que ceux qu'on observe chez la donneuse âgée, plus l'acte 5.

Les balayages apparaissent au début du contact. Tout se passe alors comme si la receveuse immature avait un comportement de sollicitation de type adulte ; elle le remplace par une séquence d'actes analogue à celle de la donneuse âgée.

D'autre part, la receveuse immature présente, tout comme la receveuse âgée, une asymétrie des mouvements d'antennes au cours d'un contact trophallactique.

Donc, dès son éclosion imaginale la jeune ouvrière possède tous les éléments du comportement de sollicitation adulte : balayages (avec même des caresses) et asymétrie des mouvements d'antennes. Mais elle y ajoute bientôt des unités comportementales de l'ouvrière donneuse âgée. Si l'on prend comme référence les conduites de l'adulte, son comportement présente un caractère mixte.

En ce qui concerne l'évolution du comportement en fonction de l'âge, au cours de la période étudiée, les résultats actuels montrent que l'importance quantitative des balayages au cours d'un contact est plus grande, en moyenne, chez les immatures les plus âgées.

Le comportement de l'adulte paraît donc se mettre en place par élaboration d'un répertoire spécifique de la situation de receveuse, à partir d'un répertoire mixte donneuse-receveuse. Cette élaboration se manifeste principalement par un développement de l'activité de balayage.

B. - COMPORTEMENT DE L'IMMATURE EN SITUATION DE DONNEUSE FACE A
UNE AUTRE IMMATURE

On obtient beaucoup moins fréquemment des contacts entre immatures qu'entre une ouvrière âgée et une immature. Le petit nombre de contacts entre immatures qui a pu être analysé jusqu'ici a fourni dans trois sociétés différentes des résultats variables. Au cours de certains contacts (2 sociétés), les ouvrières immatures présentent une séquence d'actes analogue à celle que l'ouvrière âgée montre dans la même situation ; il existerait ici un type de comportement propre à l'ouvrière en situation de donneuse face à une immature, quel que soit l'âge ou la fonction sociale de cette ouvrière donneuse. D'autres ouvrières immatures en situation de donneuse (1 société) montrent au contraire un comportement différent de celui des ouvrières âgées placées dans la même situation : régurgitant effectivement, elles présentent cependant le même type de mouvements antennaires que leur partenaire receveuse.

L'hétérogénéité de ces résultats ne peut être expliquée pour le moment. La saison n'est pas en cause et la variabilité se place peut-être au niveau des sociétés, comme cela a déjà été démontré pour les inversions de sens du flux trophallactique (BONAVITA-COUGOURDAN et GAVIOLI, 1981).

C. - COMPORTEMENT DE L'OUVRIERE AGEE EN SITUATION DE DONNEUSE FACE
A UNE IMMATURE

Il était intéressant d'examiner également le comportement de l'ouvrière âgée en face d'une immature. Il diffère de celui qu'on observe entre ouvrières âgées. L'ouvrière âgée, je l'ai déjà indiqué, peut manifester des comportements d'offre envers l'immature. D'autre part, son activité antennaire, constituée des actes déjà décrits plus l'acte 5, est organisée d'une manière différente. En effet, on rencontre des types de séquences commençant par des actes 5, 6 ou 7, qu'on n'observe jamais au cours des contacts entre ouvrières âgées. D'autre part, les séquences communes aux deux types de situation (contact âgée/âgée et contact immature/âgée) n'y ont pas du tout la même fréquence.

Nous voyons donc qu'il s'établit entre ouvrière âgée et ouvrière immature une relation différente de celle qui se manifeste entre deux ouvrières âgées.

Pour les trois types de comportements étudiés (ceux de l'immature receveuse, de l'immature donneuse, de la donneuse âgée), les mouvements et les positions antennaires montrent *une grande variabilité d'un contact trophallactique à l'autre*. Cette variabilité rappelle celle qui a été observée chez la donneuse au cours des contacts entre ouvrières âgées, mais elle s'oppose à la relative stabilité du comportement de la receveuse au cours de ces mêmes contacts.

Au total, l'étude des contacts trophallactiques qui font intervenir des ouvrières immatures montre qu'il existe à cet égard un phénomène de développement de comportement. D'autre part, cette possibilité pour une immature de recevoir de manière efficace de la nourriture régurgitée, sans avoir pratiqué les gestes de stimulation qu'effectue une ouvrière adulte, indique qu'il n'y a pas de spécificité, ni un jeu rigoureux de stimulations et de réponses, ni caractère obligatoire des stimulations antennaires chez les immatures de cette espèce de Fourmis. Ceci pouvait indiquer l'existence d'une certaine connaissance, de la part de l'ouvrière âgée, du caractère immature de la jeune ouvrière ; ou bien -mais cela peut ne pas être différent- l'existence d'une substance propre à l'immature, inhibant l'agressivité des adultes âgées (JAISSON, 1972) et, ici, modifiant leur comportement trophallactique. C'est bien évidemment l'ouvrière adulte, montrant alors un comportement différent de celui qu'elle aurait devant l'âgée, qui compense ainsi l'absence de sollicitation de l'immature. Ici revient encore l'idée que le comportement de l'individu, dans des interactions de ce type, ne dépend pas seulement de sa nature propre mais aussi de la nature de sa partenaire.

La même étude est en cours sur des ouvrières extraites artificiellement du cocon, n'ayant donc jamais eu de contacts avec des individus âgés. Les premières analyses des contacts trophallactiques qu'elles effectuent avec des ouvrières âgées montrent un certain retard dans l'apparition des sollicitations par balayages. L'absence de contacts avec les ouvrières âgées retarderait donc la mise en place du comportement de sollicitation définitif de type adulte.

BIBLIOGRAPHIE

- BONAVITA-COUGOURDAN A., 1981. - Réunion S.F.U.I.E.I.S., Toulouse.
BONAVITA-COUGOURDAN A., GAVIOLI M., 1981. - Insectes sociaux, sous presse.
JAISSON P., 1972. - C. R. Acad. Sci. Paris 274 : 302-305.

MODIFICATIONS DE LA MORPHOLOGIE ET DU COMPORTEMENT CHEZ LES FOURMIS DU GENRE *LEPTOTHORAX*, HOTES INTERMEDIAIRES DE CESTODES CYCLOPHYLLIDES.

L. PERU

Laboratoire d'Evolution, 105, boulevard Raspail. 75006 Paris.

Trois espèces de Cestodes *Cyclophyllidae* (Fam. *Dilepididae*) ont été, à ce jour, mises en évidence au stade larvaire (cysticercoïde) chez les *Leptothorax* (s.l.) et un genre-satellite :

- *Anomotaenia brevis* (CLERC, 1902) Fuhrmann 1908, trouvé par PLATEAUX (1972) chez *L. nylanderi* (Förster), puis par BUSCHINGER (1973) chez *L. nylanderi*, *L. parvulus* (Schenck), *L. affinis* Mayr, *L. interruptus* (Schenck), *L. unifasciatus* (Lat.), ainsi que chez *L. corticalis* (Schenck) découvert depuis. Le cysticercoïde de cette espèce n'est pas rare dans le Bassin Parisien et la vallée du Rhin et il est le mieux connu (GABRION, PLATEAUX et QUENTIN, 1976).
- *Choanotaenia* sp. I, décrit par BUSCHINGER (1973) et rapporté par cet auteur à l'espèce *C. unicoloronata* (FUHRMANN, 1908). Cependant les crochets de ce cysticercoïde diffèrent notablement de ceux de *C. unicoloronata* : il s'agit probablement d'une autre espèce, certainement inféodée à un Pic. Découvert chez *L. (Mychothorax) acervorum* et son esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) dans les Dolomites italiennes, je l'ai également trouvé chez *L. nigriceps* Mayr; non loin de la localité-type.
- *Choanotaenia* sp. II, récolté par DU MERLE chez *L. nylanderi*, dans la Drôme. Cette espèce pourrait être *C. crateriformis* (GOEZE, 1782). Les individus parasités sont relativement fréquents dans les colonies que j'ai capturées et ce cysticercoïde devra être retrouvé chez des Myrmicines plus méridionales.

D'autres Cestodes *Cyclophyllidae* de la famille des *Davainiidae* (genre *Raillietina* s.l.) parasitent diverses Fourmis à l'état larvaire. MUIR a même observé des modifications de coloration chez des *Myrmica* infestés. Les hôtes terminaux des *Raillietina* observés sont des Oiseaux Galliformes. Les *Dilepididae* présentés ici semblent plutôt inféodés à des Piciformes (*Dendrocopos*, *Picus*, ...), bien que le développement de deux d'entre eux ait pu être obtenu expérimentalement chez de jeunes Poulets.

A. - MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES

- Coloration : la présence d'un ou plusieurs cysticercoïdes se décèle immédiatement par l'éclaircissement général des Fourmis infestées. Chez *L. nylanderi*, l'ouvrière devient presque uniformément jaune d'or, qu'elle soit parasitée par *A. brevis* ou *C. crateriformis*. Seuls, les articulations, les sutures thoraciques (chez

les reines et les intercastes), les lames frontales et le bord du clypeus sont roussâtres. Dans une bonne proportion, les individus parasités présentent à l'avant de la tête un ou deux points médians sombres. La bande noire du premier tergite abdominale disparaît complètement ou ne subsiste, chez les Fourmis contenant un seul cysticercoïde, que fortement éclaircie. Dans les grandes lignes, un aspect identique apparaît chez *L. parvulus*, *affinis*, *unifasciatus* et *corticalis*. Chez *L. acervorum* et *L. nigriceps*, espèces plus sombres et parasitées par *C. unicoronata* (présumé), la coloration produite est plus rougeâtre. Les rares mâles parasités de *nylanderi* et *parvulus* observés sont entièrement gris jaunâtre à l'exception des sillons parapsidiaux, très sombres.

- Etude biométrique : la dénutrition causée par les parasites, ingérés sous forme d'oeufs pendant la vie larvaire des Fourmis, altère plus ou moins le développement de ces dernières. Les modifications les plus apparentes sont l'étroitesse de la tête et l'élargissement des pétiote et postpétiote. Seize mesures ont été prises sur des échantillons d'ouvrières normales et parasités de *L. nylanderi* (respectivement 209 et 128), de *L. parvulus* (66 et 62) de la région parisienne, de *L. acervorum* (35 et 18) des Dolomites, ainsi que des échantillons d'intercastes et de reines, normaux et parasités, de *L. nylanderi*. Trois de ces mesures concernent la tête (longueur, largeur et longueur de l'oeil), cinq le thorax (longueur, largeur du pronotum, largeur du mesonotum, longueurs des fémur et tibia postérieurs), huit l'abdomen (longueur du premier tergite, cinq mesures du pétiote, longueur et largeur du postpétiote). Une 17ème variable, groupant cinq mesures, figure la taille des individus. Les statistiques classiques ont été effectuées, ainsi qu'une étude multivariable (non présentée ici). Voici quelques résultats relatifs aux ouvrières :

L. nylanderi : entre les deux lots (normales et parasitées), toutes les moyennes des 17 variables diffèrent significativement, dans le sens d'une réduction générale des parasitées. Proportionnellement, c'est la tête la plus réduite. Les pattes sont également plus courtes, mais l'abdomen apparaît, relativement à la taille, plus "dilaté". Les comparaisons de variance montrent des différences (augmentation de la variabilité chez les parasitées) pour toutes les mesures du pétiote, la largeur du pétiote et la longueur de l'oeil.

L. parvulus : les moyennes ne diffèrent significativement que pour les mesures suivantes : celles de la tête (réduction chez les parasitées), longueur du postpétiote (réduction), largeur et longueur ventrale du pétiote (augmentation). Trois mesures du pétiote ont également des variances significativement plus élevées chez les parasitées. *L. parvulus*, pour diverses raisons, est moins modifiée que *nylanderi*, mais les deux espèces présentent une notable réduction de la tête et le pétiote (ainsi qu'à un degré moindre le postpétiote), fréquemment utilisé en systématique, présente des aspects atypiques.

L. acervorum : les parasitées ne se distinguent que par une réduction de l'oeil. Bien qu'il ne s'agisse pas du même parasite, il semble que, grâce à sa plus grande taille, cette Fourmi soit moins altérée par sa présence.

B. - MODIFICATIONS COMPORTEMENTALES

Les Fourmis "jaunes", observées dans de nombreuses colonies en captivité, présentent toujours un comportement de solliciteuses. Elles ne s'éloignent que rarement du couvain et semblent même quémander des régurgitations aux larves. En général bien tolérées par leurs soeurs, il arrive, dans certaines colonies, qu'elles soient agressées et amputées d'antennes ou de pattes. Elles-mêmes ne sont agressives qu'à l'égard d'espèces étrangères (cas d'intercastes parasités de *L. acervorum* attaquant des *L. kutteri*, parasite social). Dans la nature, les individus parasités, outre leur coloration, se distinguent par leur manque de mobilité. Lors de la découverte d'une colonie contenant des "jaunes", on les voit se saisir, comme les autres ouvrières, de larves, plutôt de petite taille ou d'oeufs, mais elles ne fuient que très lentement ou restent immobiles. On comprend bien sûr tout l'intérêt d'un tel comportement pour la réalisation du cycle parasitique, lorsqu'un Pic découvre un tel nid. Il serait intéressant de savoir si la coloration est également une facilitation pour la capture par le prédateur.

C. - CONCLUSION

Ces parasites en modifiant spectaculairement la morphologie de leurs hôtes auraient pu conduire à considérer ceux-ci comme appartenant à une espèce distincte, le pétiole notamment perdant tout aspect spécifique. On peut se demander si les colonies mixtes décrites par certains auteurs ne résultent pas de ce phénomène (*L. nylanderi* avec *L. interruptus* ; BERNARD, 1968). On trouvera probablement dans l'avenir d'autres genres de Fourmis hébergeant ces Cestodes, ainsi que les quatre autres espèces de Cestodes de Piciformes, décrits à l'état adulte par JOYEUX et BAER (1936) et dont les cycles sont inconnus. Ainsi certaines espèces de Formicides réputées très rares et considérées comme parasites mériteraient une étude complémentaire (*Xenometa gallica* Bernard, *Myrmica myrmecophila* Wasmann, *Sommimyrmica symbiotica* Menozzi, *Xenophaenogaster inquilina* Baroni-Urbani, ...).

D'autre part, le cycle de *Choataenia crateriformis* a été réussi expérimentalement : un segment d'adulte a été administré à une larve géante de *L. nylanderi*, à la sortie d'hivernage. Il s'agissait d'une larve de reine, mais elle a produit un petit intercaste, proche d'une grande ouvrière. On peut donc, d'ores et déjà, espérer produire, par dénutrition provoquée par le Cestode, les intermédiaires entre reines et ouvrières.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD F., 1968. - "Les Fourmis (*Hymenoptera Formicidae*) d'Europe occidentale et septentrionale". Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen 3, 411 p.

BUSCHINGER A., 1973. - "Ameisen des Tribus *Leptothoracini* (Hym., Formicidae) als Zwischenwirte von Cestoden". Zool. Anz. Leipzig 191 : 369-380.

GABRION C., PLATEAUX L., QUENTIN C., 1976. - "*Anomotaenia brevis* (CLERC, 1902) Fuhrmann, 1908 Cestode Cyclophyllide, parasite de *Leptothorax nylanderi* (Förster) Hyménoptère Formicidé". Annales Parasitol. 51 (4) : 407-420.

JOYEUX Ch., BAER J.G., 1936. - "Cestodes". Faune de France 30 : 613 p.

MUIR D.A., 1954. - "Ants *Myrmica rubra* L. and *M. scabrinodis* Nylander as intermediate Hosts of Cestode". Nature 173 : 688-689.

PLATEAUX L., 1972. - "Sur les modifications produites chez une Fourmi par la présence d'un parasite Cestode". Annales Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. 14 : 203-220.

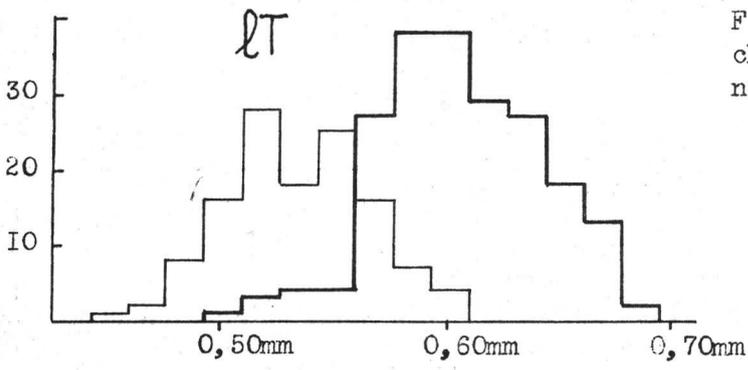
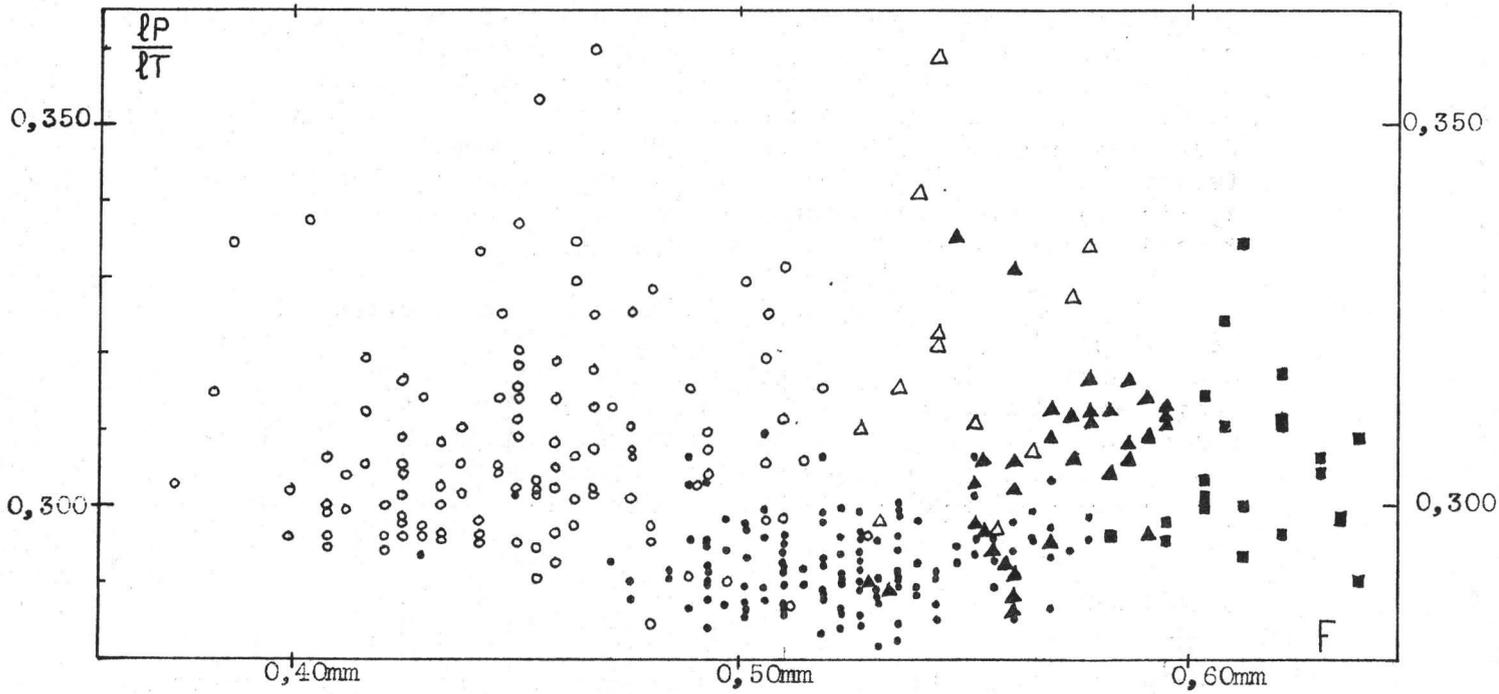


Fig. I: Histogramme de la largeur de la tête chez *L. nylanderi* (trait épais : ouvrières normales ; trait fin ouvrières parasitées)

Fig II : caractérisation des individus parasités ; en abscisses longueur du tibia postérieur, en ordonnées rapport de la largeur du pétiole sur la largeur de la tête.

- ouvrières *nylanderi*
- ▲ intercastes *nyl.*
- reines *nyl.*
- ouv. paras.
- △ int. paras.



DESEQUILIBRE DES SOCIETES HYBRIDES DE FOURMIS *LEPTOTHORAX*

L. PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, 105, boulevard Raspail. 75006 Paris.

Des tentatives d'hybridation ont été faites sur 13 espèces, par 67 essaimage mixtes, avec plus de 1 300 jeunes reines. Quatre types de croisements ont donné 65 reines fécondées qui ont fondé 51 sociétés hybrides. Il s'agit d'espèces essaimant le matin (PLATEAUX, 1978).

A. - REINE *LICHTENSTEINI* x MALES *AFFINIS* (ESPECES ASSEZ ELOIGNEES)

Une seule reine fécondée a produit en quatre ans une ouvrière hybride, à partir d'une larve qui a hiverné 4 fois et a achevé son développement à l'aide d'une ouvrière auxiliaire de *lichtensteini*. L'élevage continue.

B. - REINE *UNIFASCIATUS* x MALES *TUBERO-INTERRUPTUS* (ESPECES ASSEZ

PROCHES

L. tubero-interruptus Forel est appelée *L. tuborum* Fabricius dans une autre publication (PLATEAUX, 1978). Cinq reines fécondées ont fondé cinq sociétés, avec peu d'ouvrières très petites, de faible longévité, mal renouvelées par une faible production larvaire. Ces sociétés n'ont duré que 2 ans.

C. - DEUX SENS DE CROISEMENTS *LICHTENSTEINI-PARVULUS* (ESPECES TRES

PROCHES)

Plusieurs croisements ont été réalisés : *lichtensteini* des Eyzies avec *parvulus* de Saumur (2 sens), *parvulus* d'Oléron (reine *parv.*), *parvulus* des Eyzies (reine *licht.*), *parvulus* de Corse (reine *licht.*) ; *lichtensteini* de Provence avec *parvulus* d'Oléron (reine *licht.*) et *parvulus* de Corse (2 sens). 38 sociétés hybrides sont observées.

Quelles que soient les souches parentes des sociétés, on observe partout la même agressivité des ouvrières hybrides entre elles, agressivité déjà décrite (PLATEAUX, 1976). On observe des contacts avec arrêt brusque ou sursaut, puis combats par morsure réciproque aux mandibules, mais aussi aux antennes, aux pattes, voire au thorax, aux épines, au pétiole. On ne voit pas de piqûre, malgré des combats durant plusieurs minutes. Il y a peu de mortes, généra-

lement avec mutilation des appendices. Une même ouvrière peut attaquer successivement deux autres qui se battent. On n'observe guère de dominance, mais plutôt une égale ténacité des deux combattantes, même de tailles très différentes. Les immatures sont attaquées et agressives. La reine (non hybride) n'est guère concernée par cette agressivité. Les jeunes reines hybrides sont un peu moins agressives, mais non moins attaquées. La proportion des ouvrières occupées dans un combat lors d'une observation ponctuelle varie avec le cycle saisonnier : plutôt élevée peu après la sortie d'hivernage, elle devient faible durant la croissance larvaire, atteint son maximum lors des émergences imaginaires (1/4 à 1/2 des ouvrières, exceptionnellement toutes, se battent), puis redevient faible en fin de saison chaude.

Les sociétés hybrides sont peu cohérentes, avec couvain relativement dispersé, surtout lorsqu'elles sont très peuplées. Cela rend l'hivernage périlleux : dans les quatre sociétés où l'effectif a dépassé 75 ouvrières, il est mort 60 à 68 % de ces ouvrières en hivernage. Mais les bonnes qualités d'éleveuses des ouvrières hybrides permettent souvent une remontée de l'effectif, parfois multiplié par 3 ou par 4 en une seule saison chaude. Cela diminue tout de même la production de reines.

Le comportement agressif des hybrides est dirigé contre leurs semblables. On a donc confronté ces hybrides avec d'autres ouvrières, l'un des types d'ouvrières étant introduit à l'état de larves élevées par les ouvrières de l'autre type.

D'abord, quatre groupes d'un total de 78 ouvrières *nylanderi* élèvent en tout 3 reines et 27 ouvrières hybrides : les hybrides se battent entre elles, les *nylanderi* étant hors de cause, ou léchant des combattantes. Au moins une semaine après les premières émergences d'hybrides, on commence à observer une certaine agressivité entre hybrides et *nylanderi*, toujours plus faible que l'agressivité entre hybrides, mais jamais d'agressivité entre *nylanderi*.

Formant deux groupes distincts, un total de 12 ouvrières *lichtensteini* élèvent 4 reines et 5 ouvrières hybrides ; également en deux groupes, un total de 7 ouvrières *parvulus* élèvent 4 reines et 4 ouvrières hybrides ; les groupes sont restreints pour assurer la reconnaissance des individus. On observe peu de réactions agressives : quelques sursauts, surtout des *lichtensteini* en face des hybrides, manifestant une certaine gêne.

Dispersées en très petits groupes (un de 4, un de 2, les autres d'une seule ouvrière), un total de 10 ouvrières hybrides élèvent 10 ouvrières *parvulus*, tandis que 10 autres hybrides élèvent 8 ouvrières *lichtensteini*. On observe peu d'agressivité entre hybrides (âgées et surtout peu nombreuses). L'odeur des *parvulus* paraît agacer les hybrides (évitements, sursauts, peu d'agressions), tandis que les *parvulus* réagissent peu. Les *lichtensteini* et les hybrides ne montrent d'abord aucune réaction ; mais, après un hivernage et au cours d'une seconde saison chaude, une partie des *lichtensteini* (groupes les plus peuplés) deviennent agressives envers les hybrides, qui se défendent très bien (une victime *lichtensteini*, aucune hybride).

Ces confrontations montrent que, d'une part, les hybrides sont plus combattives que les autres, et que, d'autre part, elles semblent porteuses d'un stimulant de l'agressivité, peut-être plus proche de l'odeur de *parvulus* que de celle de *nylanderi*.

Première hypothèse : dérèglement du système de reconnaissance entre ouvrières hybrides par le jeu de dominances opposées ; l'émetteur phéromonal serait proche du type *parvulus*, par exemple, et le récepteur sensoriel proche du type *lichtensteini*. Toutefois, cela ne rend pas bien compte d'une agressivité plus forte entre hybrides qu'entre hybrides et *parvulus* ou entre hybrides et *lichtensteini*.

Seconde hypothèse : hétérosis hypertrophiant l'émission de phéromone de reconnaissance, rendant l'odeur hybride irritante plus par son intensité excessive que par sa nature. Déjà, la plus grande combativité des hybrides ressemble à un effet d'hétérosis. Cela cadrerait bien avec les observations d'une agressivité diminuée dans les groupes restreints. Ajouté à la combativité accrue, ce renforcement de l'odeur rendrait compte de l'agressivité sélective envers les hybrides. Cela n'exclut pas que l'odeur hybride soit proche de *parvulus* par exemple.

D. - REINE *UNIFASCIATUS* x MALES *ROUGETI* (ESPECES TRES PROCHES)

L. rougeti Bondroit est distincte d'*unifasciatus*, dont elle est très voisine. Sur 6 sociétés hybrides, trois se sont mal développées et ont périclité en quelques années. Après un début moyen, une autre a montré un essor d'une ampleur anormale (40 ouvrières, 130 larves), suivi de deux années de stagnation ou de récession, puis d'un essor modéré. Après un début difficile (mort de toutes les ouvrières), les deux dernières sociétés ont réalisé un essor prolongé d'une grande amplitude, dépassant tout ce qui est connu dans le sous-genre, un effectif atteignant 532, puis 630 ouvrières. Une telle production d'ouvrières, surtout petites, correspond à une difficulté à produire des reines et des mâles : il faut pour cette production un effectif d'ouvrières plus que double de celui qu'il faut chez *unifasciatus*. Cela peut résulter de déséquilibres affectant la diapause annuelle, le rythme de développement du couvain, le comportement nourricier des ouvrières, les interactions reine-ouvrières. La société hybride se montre plus apte à réaliser un grand développement "végétatif" qu'à produire des reproducteurs.

E. - CONCLUSION

Ces études cherchent à préciser la nature de l'isolement reproductif entre espèces : comment échoue le mélange génétique entre elles ? Chez les insectes sociaux, le barrage est souvent assuré par le comportement social d'individus non reproducteurs habituels, ou par des déséquilibres de la société hybride. On peut éventuellement préciser le degré de séparation, spécifique ou subsppécifique, entre deux populations allopatriques. On peut également envisager l'étude génétique des différences écologiques

et éthologiques entre les espèces (substances attractives, horaires d'essaimage, etc.).

BIBLIOGRAPHIE

PLATEAUX L., 1976. - Hybridation expérimentale de deux espèces de Fourmis *Leptothorax*. Arch. Zool. exp. et gén. 117 (2) : 255-271.

PLATEAUX L., 1978. - L'essaimage de quelques Fourmis *Leptothorax* : rôle de l'éclairement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. Ann. Sc. Nat., Zool., 12ème s., 20 : 129-192.

ROLE DES CORPORA ALLATA DANS L'ETABLISSEMENT DE LA HIERARCHIE SOCIALE CHEZ *POLISTES GALLICUS*.

P.F. RÖSELER, I. RÖSELER, A. STRAMBI

Zoologisches Institut II, Röntgenring 10, D 87 Würzburg et C.N.R.S. INP Marseille.

Chez la guêpe *Polistes gallicus*, les fondatrices au sortir de l'hivernage s'organisent en une petite société hiérarchisée, prélude à la fondation polygyne du nid. Une seule femelle, la dominante (α), devient la reine *sensu stricto*. Elle détruit (oophagie différentielle) les oeufs de ses subordonnées dont la fécondité diminue (GERVET, 1964).

Nous nous sommes précédemment intéressés à la physiologie des *corpora allata* dans les jours qui suivent la sortie de l'hivernage au laboratoire (ROSELER, ROSELER, STRAMBI, 1980). Au cours de cette période qui précède la fondation du nid, le volume des corps allates est en corrélation directe avec leur capacité à synthétiser l'hormone juvénile, que l'on mesure par la méthode radio-chimique *in vitro* de PRATT et TOBE (1974). Nous avons pu observer qu'après plusieurs jours de vie en société les femelles dominantes possédaient des corps allates de grande taille et sécrétant activement.

La question se posait de savoir si la relation entre le volume des corps allates et la place de la femelle dans la hiérarchie sociale était une conséquence de la vie en société ou bien si les différences de volume entre les *corpora allata* préexistaient à l'établissement de la hiérarchie.

Dans une première série d'expériences, nous avons noté la hiérarchie résultant de scènes de dominance observées le lendemain de la sortie d'hivernage. Chaque rencontre entre deux femelles permet de reconnaître un individu de rang α et un individu de rang β .

En organisant des rencontres deux à deux entre quatre ou cinq femelles, il est par ailleurs possible d'établir des échelles de hiérarchie linéaire. Les guêpes ainsi observées ont été alors sacrifiées et nous avons mesuré le volume de leurs corps allates. Sur 159 scènes de dominance observées, on a constaté que 145 des femelles α (soit 91,2 %) avaient des corps allates plus gros que ceux des femelles qu'elles venaient de dominer. Il semble donc établi que, lors des premiers contacts sociaux à la sortie de l'hivernage, la femelle qui présente des corps allates de grande taille (donc sécrétant activement de l'hormone juvénile) possède un avantage sur une guêpe à corps allates plus petits pour prendre une place élevée dans la hiérarchie sociale.

Une seconde série d'expériences a été entreprise pour déterminer si la vie en société exerçait une action sur le développement des corps allates.

Comme dans la première série d'expériences, nous avons organisé des rencontres deux à deux entre des femelles et noté la hiérarchie qui en résultait. Nous avons ainsi défini des groupes hiérarchisés de cinq femelles que l'on désigne dans l'ordre hiérarchique décroissant par $\alpha > \beta > \gamma > \epsilon$. Les deux dernières guêpes de la hiérarchie (δ , ϵ) ont été sacrifiées immédiatement et leurs corps allates mesurés. L'expérience précédente nous ayant appris que les volumes des corps allates pouvaient être classés dans un ordre décroissant avec la position dans la hiérarchie, on pouvait alors affirmer que, dans la grande majorité des cas, les trois autres femelles (α , β , γ) avaient des corps allates au moins aussi volumineux que ceux des guêpes sacrifiées (δ , ϵ).

Ces trois fondatrices ont été alors maintenues ensemble pendant cinq jours après lesquels les volumes de leurs corps allates furent mesurés. Nous avons alors constaté que dans tous les cas (5 groupes), la femelle la plus dominée (γ) avait des corps allates plus petits que ceux de la femelle (δ) qu'elle dominait cinq jours auparavant. Les autres femelles (α , β) avaient des corps allates plus grands que ceux des guêpes (δ , ϵ) tuées au début de l'expérience. Toutefois dans trois des groupes, la femelle β présentait des corps allates plus gros que ceux de la femelle α .

Un sixième groupe ne comportait à l'origine que quatre femelles ($\alpha > \beta > \gamma > \delta$) dont seules les deux premières (α , β) ont été maintenues en société. Dans ce cas également la dominée β avait des corps allates régressés.

Dans nos conditions d'expérience, la présence chez une guêpe de corps allates de grande taille est l'indice d'une plus grande probabilité qu'aura cette femelle à prendre un rang élevé dans la hiérarchie sociale. D'autre part, lorsqu'un petit nombre de fondatrices sont maintenues en société dès avant la fondation du nid, un effet de groupe induit la régression du volume des corps allates de la femelle .

BIBLIOGRAPHIE

- GERVET J., 1964. - La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.) (Thèse Doctorat d'Etat). Ann. Sci. Nat. Zoöl. 12° s. : 681-778.
- PRATT G.E., TOBE S.S., 1974. - Juvenile hormone radiobiosynthesized by *corpora allata* of adult female locusts *in vitro*. Life Sci. 14 : 575-586.
- RÖSELER P.F., RÖSELER I., STRAMBI A., 1980. - The activity of *corpora allata* in dominant and subordinated females of the wasp *Polistes gallicus*. Ins. Soc. 27 : 97-107.

LE COMPORTEMENT SOCIAL DE *MELIPONA FAVOSA* : QUELQUES ASPECTS
DE L'ACTIVITE DE LA REINE A L'INTERIEUR DU NID.

J. SOMMEIJER

Laboratoire de Physiologie Comparée, Jan van Galenstraat 40,
Utrecht, Pays-Bas.

Dans les nids des *Mélipones*, plusieurs cellules à couvain sont en construction en même temps. Ces cellules sont remplies l'une après l'autre dans un processus intégré d'approvisionnement et d'oviposition ("POP"). La reprise rythmique des séquences courtes et intensives de POP est très caractéristique pour ces abeilles. Le comportement de la reine pendant la période inter-POP et la période POP a été étudié dans des colonies placées dans des ruchettes d'observation (SAKAGAMI, 1966).

A. - DESCRIPTION DES ELEMENTS COMPORTEMENTAUX LES PLUS CARACTE-
RISTIQUES DE LA REINE

Le rythme de l'activité cyclique d'approvisionnement et d'oviposition se reflète dans l'activité locomotrice de la reine. Pendant la période inter-POP son comportement est caractérisé par de longues périodes de repos. Le plus souvent elle se trouve sous les rayons du fond de la ruche, en un lieu fixe ou en un nombre limité de lieux. A partir de ces emplacements elle entreprend régulièrement des petites excursions dans le nid.

Pendant les phases de repos et d'activité, la reine exhibe un battement d'ailes particulier. Cela consiste en un dépliement simple et sans vibrations à 45° suivi du repliement sur l'abdomen. La durée du mouvement est inférieure à la demi-seconde. Le lissage de l'abdomen constitue également un comportement caractéristique : une des pattes postérieures glisse fermement sur la partie dorsale et latérale de l'abdomen qui est alors recourbé. La partie ventrale peut être aussi lissée. Le lissage est exécuté avec force, le corps étant tendu si bien qu'il arrive que la reine chute au sol.

Dans ses interactions avec les ouvrières la reine peut manifester d'autres phénomènes comportementaux. Il y a des contacts antennaires mutuels. La reine peut aussi toucher d'autres parties du corps des ouvrières ou peut être touchée elle-même. Plus remarquables sont des mouvements en avant exécutés par les ouvrières, tête dirigée vers la reine, d'une distance égale environ à la moitié de leur longueur. SAKAGAMI et coll. (1965) ont décrit ce comportement chez d'autres *Mélipones* et l'ont appelé "darting". Ces interactions ne sont pas traitées ici en détail.

C'est toujours la reine qui commence les interactions trophal-lactiques avec une ouvrière ; elle la touche avec ses antennes, ses pattes se mouvant de façon rythmique vers l'ouvrière. Selon la réponse de l'ouvrière, deux suites sont possibles. Le plus souvent l'ouvrière reste sur le rayon courbant la tête vers la reine. La reine saisit alors lat éte avec ses mandibules et ses pattes antérieures. Cela dure moins de 5 secondes. L'ouvrière peut aussi redresser la tête et ouvrir ses mandibules. La reine étend alors sa glosse entre les mandibules de l'ouvrière et prend la nourriture ainsi offerte. Cet acte dure le plus souvent 10 à 30 secondes mais peut aussi durer 2 minutes.

Si la reine arrive à une cellule à couvain déjà munie d'un col lisse ou si elle perçoit une excitation des ouvrières, elle exécute des battements très caractéristiques sur le corps des ouvrières. Avec les pattes antérieures, les antennes et parfois les pattes médianes, elle frappe à un rythme rapide le dos des ouvrières qui sont autour de la cellule ou qui pénètrent dans la cellule.

Quelques autres éléments du comportement sont liés à la présence de cellules : les insertions de la tête et d'une partie du thorax dans la cellule accompagnées de tapotements antennaires du bord de la cellule correspondent au comportement d'inspection de la cellule décrit pour d'autres genres (SAKAGAMI, 1965). La prise de nourriture larvaire et celle des oeufs d'ouvrières se présente à la fin de la phase du remplissage. Pendant la période de remplissage, la reine se trouve toujours en position horizontale sur le rayon. En l'absence de cellules operculées au voisinage de la cellule à remplir, elle est pendue verticalement sur la paroi externe de la cellule. Après le premier ou le deuxième déchargement de nourriture par les ouvrières dans la cellule, la reine recule d'une demi-longueur de corps. Après sa dernière prise de nourriture elle monte sur la cellule, la tête dirigée vers la périphérie du rayon et reste dans cette position pendant la durée de l'acte de ponte.

B. - LOCOMOTION ET LIEU DE SEJOUR DE LA REINE PENDANT LA PERIODE

INTER-POP

La reine reste la plupart du temps au fond. Pendant 6 périodes inter-POP d'une durée moyenne de 8 250 sec., elle est restée en place au fond de la ruche pendant 74,2 % du temps. Elle ne passe en moyenne que 18 % du temps sur le rayon.

C. - LES COUPS D'AILES ET LE COMPORTEMENT DE LISSAGE

Les coups d'ailes sont exécutés sur un rythme assez variable de même que les mouvements de lissage. Pendant cinq séries d'observations, nous avons enregistré une fréquence moyenne de trois coups d'ailes et de trois lissages par période de 5 minutes. Une reine a présenté un rythme vingt fois plus rapide qui est peut-être en relation avec son jeune âge. Cette observation a été effectuée

eulement deux semaines après qu'elle ait été acceptée comme jeune reine et une semaine après sa première ponte. Le lissage était effectué par deux pattes à la fois. Dès qu'elle s'arrêtait une importante cour d'ouvrières se formait autour d'elle.

D. - LES INTERACTIONS TROPHALLACTIQUES DE LA REINE

L'activité trophallactique de la reine a été enregistrée pendant des périodes de 3-4 heures d'observations durant 6 jours. 5 "POP" ont été ainsi suivies. Pendant la période d'observation (862 minutes comprenant 59 minutes de POP) la reine a effectué 509 sollicitations dont 9 seulement (1,8 %) ont été couronnées de succès. Pendant les POP il n'y a pas eu de sollicitations. Leur fréquence augmente régulièrement au cours de la période inter-POP et il est important de constater que les sollicitations suivies d'effet se situent juste avant le début des POP.

Au cours d'observations supplémentaires avec des abeilles marquées, pendant la période avant-POP, 6 sollicitations sur un total de 160 ont été positives (3,8 %).

E. - DISCUSSION

La reine dispose en principe de 3 possibilités pour se nourrir :

- les interactions trophallactiques ;
- la prise de nourriture larvaire dans une cellule ;
- la consommation d'oeufs d'ouvrières.

Les résultats obtenus démontrent que l'avantage trophique des interactions trophallactiques est plutôt faible. Ce rendement pauvre du comportement de sollicitation de la reine amène à penser que ce comportement a une autre signification. Le caractère ritualisé des interactions de la reine et des ouvrières est d'ailleurs plus accentué pour d'autres espèces de *Melipona*. Chez les genres *Plebeia* et *Friesella* qui sont considérés comme apparentés à *Melipona*, le comportement agressif dans ces interactions est très net (SAKAGAMI, 1973). Nous supposons que les battements d'ailes et le lissage de la reine ont un rôle dans la communication : nos observations faites sur la jeune reine renforcent l'idée que le lissage permet d'étendre une substance phéromonale sur le corps de la reine tandis que les battements d'ailes contribuent à diffuser ce signal.

CORPS ALLATES ET ECDYSTEROÏDES AU COURS DE LA DIFFÉRENCIATION DE LA CASTE CHEZ LA FOURMI *PLAGIOLEPIS PYGMAEA*.

J.P. SUZZONI, L. PASSERA, A. STRAMBI

Laboratoire de Biologie des Insectes, Toulouse et INP de Marseille.

Chez cette espèce, comme chez la plupart des autres Fourmis, la caste est soumise à un déterminisme de nature trophique qui intervient relativement tardivement.

Les grandes larves du couvain hivernant sont bipotentielles en sortie d'hivernation : élevées en présence d'une reine, elles évoluent en ouvrières, au contraire dans les colonies orphelines, les larves évoluent en reines. On a donc une période où les larves sont indifférenciées, jusqu'à la sortie d'hivernation et une période de différenciation avec deux voies possibles.

Plusieurs travaux ont montré que deux groupes d'hormones sont impliqués dans cette différenciation. Ce sont les hormones juvéniles produites par les corps allates et les ecdystéroïdes sécrétés par les glandes prothoraciques.

Nous avons cherché à préciser, directement ou indirectement, les variations de ces hormones pendant la période de différenciation dans les deux voies de développement.

A. - LES CORPS ALLATES ET LES HORMONES JUVENILES

Sur ce matériel les dosages hormonaux sont pratiquement impossibles, aussi nous avons utilisé une méthode indirecte et mesuré le volume des corps allates après reconstitution sur coupes histologiques.

Voie de différenciation conduisant à la reine :

Le volume des corps allates (volume absolu) varie sensiblement au cours du développement. De 3 000 μm^3 en sortie d'hivernation, il augmente jusqu'à la prénymphe où il atteint 9 500 μm^3 et décroît jusqu'à 6 500 μm^3 au moment de la mue imaginale (chiffres moyens par corps allate).

Cependant ce critère ne tient pas compte de la croissance pondérale de la larve. Aussi nous avons calculé le volume pondéré (volume absolu/poids de la larve). Ce volume pondéré, de 600 μm^3 en sortie d'hivernation, décroît brutalement en début de période de différenciation pour se stabiliser aux environs de 100 μm^3 . C'est donc en sortie d'hivernation que les corps allates sont proportionnellement les plus volumineux.

Nous avons suivi l'évolution du nombre de cellules par corps allate: Grossièrement fixé dès l'éclosion, ce nombre varie entre d'étroites limites : il est de 7,5 en sortie d'hivernation, passe progressivement à 9,8 juste avant la prénymphe et redescend à 8,1 en début de vie imaginale.

Voie de différenciation conduisant à l'ouvrière :

Le volume absolu des corps allates n'augmente que faiblement jusqu'à la prénymphe. Comme précédemment il décroît ensuite pour atteindre $1\ 500\ \mu\text{m}^3$ à la mue imaginale, c'est-à-dire beaucoup plus bas que pour les larves de reines.

Le volume pondéré décroît lui aussipendant toute la durée du développement mais avec une pente moins accentuée.

Le nombre de cellules est du même ordre de grandeur que pour les larves de reines avec quelques différences cependant : il est en moyenne plus petit (maximum de 8,1 en sortie d'hivernation) et faiblit régulièrement jusqu'à la mue imaginale (6,2 cellules).

Pour comparer plus précisément les deux types de développement nous avons calculé pour chaque corps allate le volume moyen d'une cellule (fig. 1). On voit sur ce graphique que les différences mises en évidence entre les deux voies sont en fait liées à une croissance différentielle des cellules selon la caste. Chez les larves de reines la croissance cellulaire est importante, provoquant l'hypertrophie des corps allates, par contre elle est inexistant chez les larves d'ouvrières. Après la nymphe, il y a diminution de la taille des cellules dans les deux cas mais à partir de niveaux différents.

En conclusion, il serait imprudent de vouloir mettre en parallèle, volumes des corps allates et titre des hormones juvéniles, mais les différences observées entre les deux voies correspondent sans aucun doute à des niveaux différents de l'activité de ces glandes.

B. - LES GLANDES PROTHORACIQUES ET LES ECDYSTEROÏDES

Le dosage des ecdystéroïdes est possible en utilisant les méthodes radio-immunologiques. Chez les Hyménoptères les glandes prothoraciques se présentent sous forme de cordons cellulaires très longs dont on peut difficilement estimer le volume. Ces dosages sont réalisés sur des échantillons de 250 ug environ, c'est-à-dire de 5 larves au maximum en sortie d'hivernation à une seule, lorsqu'on atteint et dépasse ce poids.

Les résultats sont rassemblés sur la figure 2. Les résultats ont été regroupés par classes de poids de 25 en 25 ug jusqu'à 200 ug et de 50 en 50 ug au delà. Chez les larves de reines les ecdystéroïdes totaux restent assez faibles pendant leur développement contrairement aux larves d'ouvrières où l'on a des valeurs beaucoup plus élevées atteignant un maximum de 40 pmoles/mg pour un poids de 100 à 125 μg .

En conclusion, chez *Plagiolepis pygmaea*, l'étude biométrique des corps allates et le dosage des ecdystéroïdes font apparaître des différences importantes entre les deux castes. Il reste à préciser le lien existant entre hormones juvéniles et ecdystéroïdes de même que le facteur endogène induisant la divergence. Est-ce une hormone comme le laisse supposer l'expérimentation conduite chez une autre espèce de Fourmi, *Pheidole pallidula* ? La question reste entière, car chez *Plagiolepis* la caste est toujours restée réfractaire à des apports exogènes d'hormones.

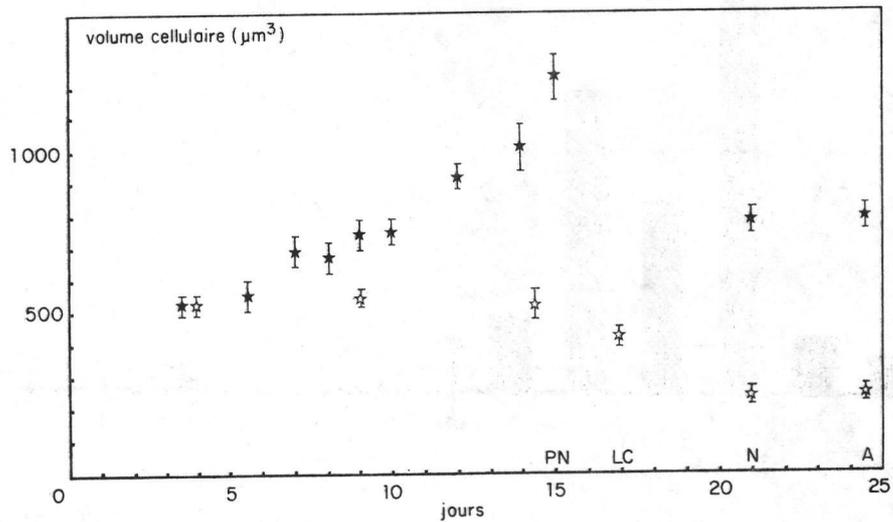


Fig. 1. - Evolution du volume cellulaire moyen (volume absolu/nombre de cellules par corps allate) en μm^3 au cours de la différenciation.

Légendes :

- ★ : larves de reines
- ☆ : larves d'ouvrières
- PN : prénympe nue
- LC : prénympe dans son cocon
- N : nymphe
- A : adulte

Les barres verticales représentent l'erreur-type.

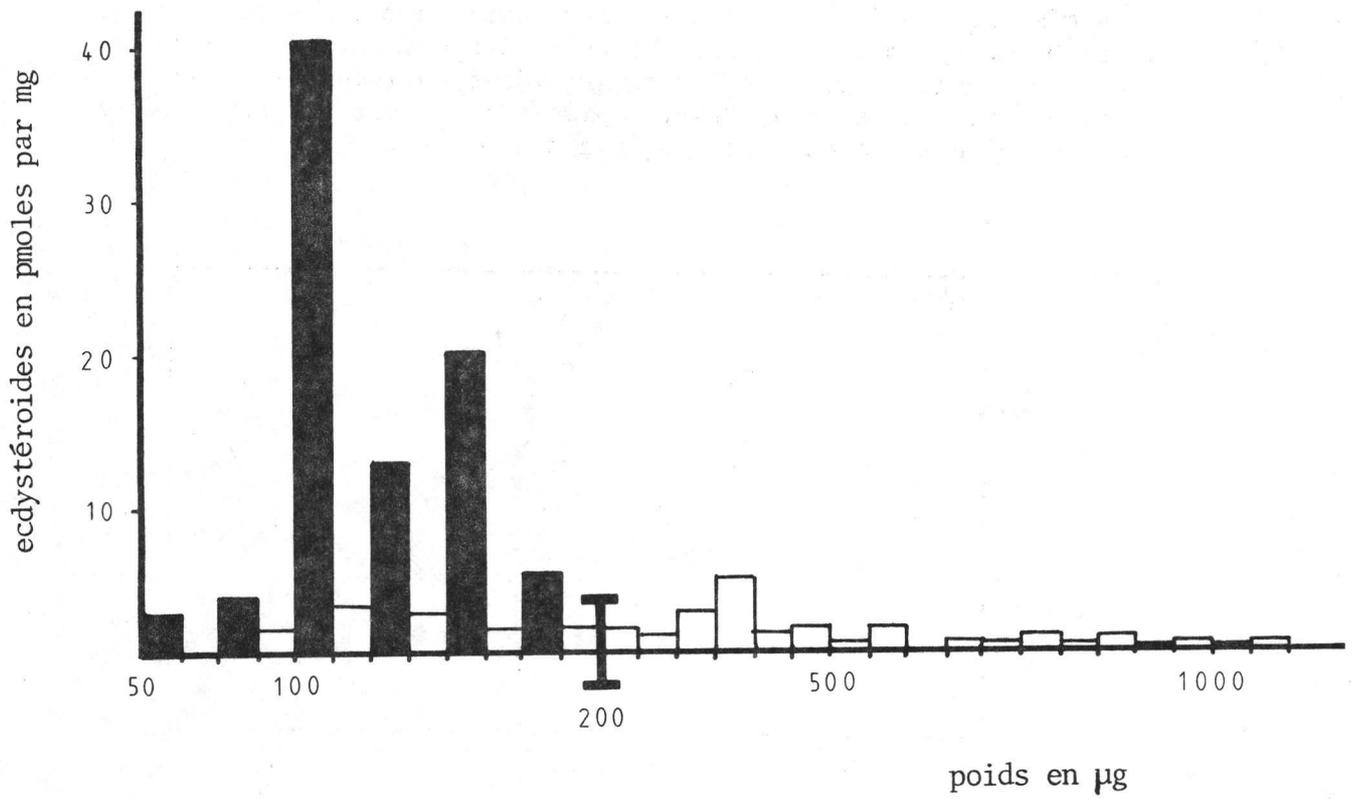


Fig. 2. - Evolution du titre des ecdystéroïdes totaux au cours du développement larvaire : en blanc, les larves de reines et en noir, les larves d'ouvrières.

BIOGEOGRAPHIE DES FOURMIS DU GROUPE *FORMICA RUFa* DU PARC NATIONAL DES ECRINS.

C. TOROSSIAN, L. ROQUES

Groupe de Travail "*Formica rufa*", Faculté des Sciences, Toulouse et Service de la Carte de la Végétation, C.N.R.S., Toulouse.

Le résumé que nous présentons aujourd'hui fait le point de nos travaux à ce jour. Ce travail a donc un caractère provisoire sur lequel nous attirons l'attention : nous pensons cependant qu'il est intéressant de le publier car il résulte d'une analyse fine de 18 000 hectares de forêts. Rappelons que depuis 1972, nous avons entrepris l'étude systématique des fourmis du groupe *Formica rufa* en France (Ecologie quantitative dans différentes stations des Pyrénées orientales et des Hautes Alpes) (Parc National des Ecrins). Nous avons pu ainsi démontrer (TOROSSIAN, 1979a, b, 1980), que les fourmis du groupe *Formica rufa* constituent un *Indicateur biologique de l'état phytosanitaire des forêts de montagne* ; elles traduisent par des variations de population l'état de dégradation des forêts ; leur réponse est à la fois rapide et fiable.

Parallèlement à ces travaux, nous menons de front diverses recherches sur ce groupe (bilan trophique des colonies, biogéographie). Nous présentons ici les premiers résultats sur la biogéographie des fourmis du groupe *Formica rufa*, relative au Parc National des Ecrins.

A. - METHODE ET TECHNIQUES

Cette étude est réalisée avec le concours des 54 Gardes du P.N.E., du Service scientifique de cet établissement⁽⁺⁾ et du Centre d'Etudes phytosociologique et écologique de Montpellier⁽⁺⁾.

L'inventaire systématique appliqué à notre programme, repose sur le découpage par maille de la surface à explorer. Le système géographique des grades permet le quadrillage complet des 100 000 hectares du Parc. Nous avons choisi pour notre étude la maille 0,25 cgr (178 x 250 m = 4,45 ha), obtenue après découpage en 16 parties égales de la maille de base 1 cgr (1 000 x 712 m = 71 ha). Le plan de travail établi a permis d'assurer dès cette première année, l'inventaire minimum de 1 maille sur 16 ; certains secteurs ont fait l'objet d'un échantillonnage beaucoup plus complet.

Nous pensons ainsi obtenir en 5-8 années la couverture complète du Parc National des Ecrins. Chaque maille visitée a fait l'objet d'un relevé écologique assortie de prélèvements d'échantillons lorsque les fourmis sont présentes. Le dépouillement des fiches signalétiques est réalisé par ordinateur, de même que la

cartographie et les traitements statistiques (ACP, ...) ; les déterminations sont effectuées par notre équipe.

B. - RESULTATS OBTENUS

(Quelques exemples sont présentés à titre démonstratif et provisoire). A l'issue de ce premier échantillonnage, 5 634 mailles ont été parcourues, 1 096 d'entre elles ont fait l'objet de prélèvements ; leur analyse a mise en évidence les résultats présentés dans la figure 1. Ainsi *Formica lugubris* (Zett.) domine largement la distribution, suivie de loin par *Formica aquilonia* (Yarr.), et le complexe *F. lugubris* ou *aquilonia* dont l'intérêt spécifique est signalé également par RONCHETTI (1966) dans les Alpes italiennes, PAMILO et coll., (1977). Les autres espèces sont peu représentées ; *F. truncorum* Fabr., *F. uralensis* Ruzs. et *C. foreli* Em. n'ont pas été recensées à ce jour.

. Le groupe *Formica rufa* (fig. 4) considéré dans son ensemble est très bien représenté sur le territoire du P.N.E. A l'exception de la zone centrale où les fourmis sont absentes, les zones de fort peuplement sont la marge NORD-SUD et la frange SUD-OUEST. L'étude par secteur au 1/125 000ème (non figurée ici) confirme et précise les données cartographiques globales.

. L'espèce *Formica lugubris* Zett. (fig. 5), montre une répartition superposable à la précédente en raison de son caractère très dominant, puisqu'elle représente à elle seule 52,19 % de la totalité des relevés.

. Le groupe *Coptoformica* figuré à titre d'exemple (fig. 3), regroupe *C. pressilabris* Nyl. et *C. exsecta* Nyl. ; ces espèces beaucoup moins densément représentées révèlent un peuplement dans le Briançonnais, le Haut-Champsaur (c'est-à-dire au Nord et au Sud), et dans le Valbonnais (à l'Ouest). Cette distribution sera affinée par la suite, mais elle montre déjà la sélectivité de ces espèces dans le groupe.

(+) Ce travail est réalisé avec l'aide du PARC NATIONAL DES ECRINS (J.P. DALMAS), et la collaboration de H. MAZUREK (CEPE - MONTPELLIER).

BIBLIOGRAPHIE

- PAMILO P., VEPSALAINEN K., 1977. - Heretical notes on the taxonomy of *Formica* s. str. (Hym.). Proc. 8th Int. Congr. IUSI : 128-129.
- RONCHETTI G., 1966. - Le formiche del gruppo *Formica rufa* sulle Alpi orientali italiane. Boll. Soc. Ent. italiana, XCVI (7-8) : 123-137.

- TOROSSIAN C., 1979a. - Rôle des espèces du groupe *Formica rufa* comme indicateur biologique de dégradation du milieu forestier montagnard sous l'action humaine. Bull. STROP, II-3 : 263-284.
- TOROSSIAN C., ROQUES L., GION J.S. 1979b. - Les fourmis du groupe *Formica rufa* des Hautes-Alpes. C. R. UIEIS sct. française, Lausanne : 87-100.
- TOROSSIAN C., 1980. - Les fourmis du groupe *Formica rufa*, indicateurs biologiques de dégradation de l'écosystème forestier montagnard sous l'action humaine. Rapport Contrat Ministère de l'Environnement (77/105), 212 pages.

LES STADES LARVAIRES CHEZ LA FOURMI ATTINE *ACROMYRMEX OCTOSPINOSUS*
(REICH) (HYM., FORMICIDAE).

J.P. TORREGROSSA, C. FEBVAY, A. KERMARREC⁺

I.N.R.A.-Zoologie, CRA. Antilles - Guyane.
Domaine Duclos. 97170 Petit-Bourg.

SUMMARY

There are four larval instars in the ant *Acromyrmex octospinosus* which can be identified by microscopic observation of mesothoracic spiracles and setae. For biological purposes living larvae may also be aged by their shapes and sizes. The last larval instar of sexual forms is described and discussed.

La biologie des fourmis champignonnistes, qui sont d'importants ravageurs néotropicaux, reste peu connue. *Acromyrmex octospinosus* est la seule espèce de Guadeloupe, introduite il y a une trentaine d'années. Pour mettre en place une stratégie de lutte raisonnée contre cette espèce, certaines données biologiques sont indispensables et une des étapes à franchir est la connaissance des stades larvaires et leurs caractéristiques.

De toutes les méthodes utilisées pour différencier les stades larvaires de fourmis, celle de PASSERA (1974) paraît la plus simple. Elle consiste à mesurer le diamètre du premier stigmate mésothoracique.

Cette mesure est effectuée sur l'ensemble du couvain (1 000 larves environ) d'un nid *A. octospinosus* recueilli sur le terrain, la longueur des larves ainsi que celle des différents poils rencontrés sont également mesurées.

RESULTATS

1/ Larves ouvrières

Quatre stades larvaires sont dénombrés. Le diamètre du stigmate mésothoracique et la longueur des larves sont portés dans le tableau 1 ; les différents types de soies, leur localisation et leur taille, dans le tableau 2.

⁺In : *Colemania*, sous presse, 1981.

On notera par ailleurs :

- L₁ ♂ : se caractérise par sa petite taille et une pilosité absente sur la moitié dorsale du corps et représentée latéralement par trois rangées longitudinales assez bien définies de poils.
- L₂ ♂ : la pilosité est plus développée que dans le stade précédent mais reste très dispersée dorsalement et peu dense sur le reste du corps.
- L₃ ♂ : la densité et la morphologie pileuse de ce stade sont très voisines de celles du stade suivant, rendant la différenciation délicate. Toutefois l'association des critères de taille des larves et de longueur de leurs poils, permet avec un peu d'habitude, une séparation quasi certaine des deux stades.
- L₄ ♂ : elle se distingue de la précédente par sa taille maximale et des poils d'aspect plus épais et trapus.

2/ Larves sexuées

Elles ne sont identifiables qu'au dernier stade larvaire et par leur taille. Les sexes peuvent être différenciés au stade prénympgal par les disques gonopodiaux.

- L₅ ♂ : elle se caractérise essentiellement par une pilosité typique par rapport aux individus diploïdes (femelles et ouvrières). Les poils sont multifides : 6 à 8 barbules dont la taille est égale à la moitié de la longueur totale du poil.
- L₅ ♀ : la taille suffit à différencier ce stade du dernier stade larvaire des ouvrières. Les poils permettent de les séparer des mâles.

CONCLUSION

Le nombre de stades larvaires varie de 3 à 6 chez les Formicidae. Cette étude montre que les ouvrières d'*Acromyrmex octospinosus* passent par quatre stades larvaires. C'est la seconde fois, à notre connaissance, après DARTIGUES et PASSERA (1979), que l'on dénombre un stade supplémentaire pour les sexués.

BIBLIOGRAPHIE

- 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.
- PASSERA L., 1979. - La différenciation de soldats chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). Insectes Soc. 21 : 71-86.

Stades larvaires	1er stigmate mesothoracique			Longueur des larves		
	modale	min.	max.	modale	min.	max.
L ₁	3,4	2,7	4,0	0,7	0,6	0,8
L ₂ ♀	8,0	8,0	10,7	0,8	0,6	1,4
L ₃	13,4	12,0	16,0	1,0	0,6	4,2
L ₄	24,1	18,8	29,5	1,8	0,8	5,5
L ₅ ♂	29,5	21,4	33,5	7,1	6,2	7,8
L ₅ ♀	34,8	29,5	41,5	7,8	6,0	8,3

Tableau 1 : Diamètres du 1er stigmate mesothoracique (micromètres) et tailles des larves (millimètres).

CHETOTAXIE (poils)	L ₁ ♀	L ₂ ♀	L ₃ ♀	L ₄ ♀	L ₅ ♂	L ₅ ♀
Région céphalique	Simples et bifides L : 35-40 b: 3	Simples et bifides L : 48 b: 4	Simples et bifides L : 40 b : 5,4	Simples et bi-trifides L : 40 à 45 b: 5,4	multifides L : 43 b: 10,7	Simples et bi-trifides L : 50,9 b: 6,7
Région ventrale	Petits et coniques	Simples et bifides L : 32 à 40 b: 4	crochus L : 24 à 46 b: 5,4	crochus L : 29 à 32 b: 6,7 à 8	multifides L : 40,2 b: 10,7	crochus L : 67 b: 13,4
Latérale	3 rangs longitudinaux Simples et bifides L : 35 à 40 b: 3	Simples et bifides L : 48	crochus L : 21 à 32 b: 5,4	crochus L : 29,5 b: 10,7	multifides L : 32,2 b: 13,4	crochus L : 53,6 à 75 b: 14,7 à 21,4
Dorsale	Dos nu	b: 4	b: 5,4	b: 10,7	b: 13,4	b: 14,7 à 21,4

Tableau 2 : Chetotaxie : morphologie et taille des poils (L = longueur b = section à la base) en micromètres.

UN ASPECT DE LA REGULATION DU COMPORTEMENT SOCIAL CHEZ *CAMPONOTUS VAGUS*.

H. VERRON

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont. 37200 Tours.

L'étude des espèces monomorphes montre que tout comportement fait intervenir des caractéristiques individuelles qui ne semblent pas liées à l'âge des sujets. On peut alors se demander comment se manifeste le polyéthisme dans une espèce polymorphe et quels sont ses rapports avec l'aspect morphologique des individus.

Un groupe de 28 ouvrières de *Camponotus*, composé par moitié de sujets de grande et de petite taille, est soumis une fois par jour à deux tests de transport, l'un portant sur un lot de 10 cocons l'autre sur un amas de 30 grains de gravier, selon la technique habituelle.

A la fin de chaque test, tout animal est éliminé de l'épreuve dans laquelle il a effectué un transport de charges.

Dans ces conditions expérimentales on fait les observations suivantes :

- quelle que soit la catégorie (grande ou petite) à laquelle elles appartiennent, les ouvrières de *Camponotus* ne sont mobilisées qu'en petit nombre pour exécuter une tâche ;
- celles qui interviennent le font de façon très inégale ; elles manifestent une préférence dans l'exécution des tâches à accomplir et se divisent en fortes et faibles transporteuses ;
- certains individus ne montrent aucune tendance à exécuter un transport quelconque ;
- les cocons semblent faire l'objet d'un traitement privilégié. Ils sont indifféremment transportés par les deux catégories d'ouvrières et en proportion très supérieure à celle du gravier.

En conclusion, l'étude du comportement phorétique de *Camponotus vagus* montre qu'il existe, dans les espèces polymorphes comme dans les espèces monomorphes, des caractéristiques individuelles indépendantes de l'aspect anatomique des animaux. Malgré une certaine disparité de comportements, majors et minors présentent néanmoins le même polyéthisme ce qui leur confère une certaine equipotentialité.

La régulation du comportement social ne s'appuie donc pas, ou du moins pas uniquement, sur les catégories morphologiques. Elle fait largement intervenir une idiosyncrasie, indépendante de

la taille, qui se manifeste par l'existence d'une préférence dans la réalisation de certains comportements sans pour autant limiter les potentialités de l'individu, capable d'exécuter n'importe quelle tâche sous la pression du milieu.

LA COLONIE D'*ATTA CEPHALOTES* DU MESEUM DE GENEVE

J. WUEST, C. BESUCHET

Muséum d'Histoire Naturelle, CH-1211 Genève 6.

Le Muséum de Genève possède, dans ses galeries publiques, une prospère colonie de fourmis champignonnistes *Atta cephalotes*. En provenance de Trinidad, cette colonie nous est parvenue le 6 novembre 1975 et se composait de quelque 150 ouvrières et d'une reine âgé probablement de 2 ans.

La colonie a été installée dans de grands bacs de plexiglas d'environ 50 x 25 x 25 cm reliés par des tubes. Ces bacs sont utilisés soit pour la colonie proprement dite (meules à champignons, élevage des larves) soit pour la fourniture de l'alimentation, soit pour le dépôt des déchets. Au fur et à mesure du développement de la colonie, de nouveaux bacs ont été rajoutés et l'ensemble se compose actuellement de 12 bacs. Le local d'élevage est maintenu au minimum à une température de 25°C et à une humidité relative de 70 %. Un rythme d'éclairage de 12 h/12 h est assuré par des spots et des tubes néon rosés. Les fourmis reçoivent des feuilles de ronces, régime complété par des baies de cynorrhodon, des pommes et des flocons d'avoine.

Le développement de la colonie, estimé sur la base d'environ 1 600 fourmis par litre de meule à champignon, a été le suivant :

Novembre 1975 :	150 individus
Août 1977 :	200 000 "
Mars 1978 :	10 000 "
Mai 1979 :	100 000 "
Mai 1980 :	200 000 "
Mars 1981 :	250 000 "
Septembre 1981 :	180 000 "

Pour faire repartir la colonie en 1978, le régime a été modifié sans beaucoup de succès. Ce qui semble avoir été efficace, c'est d'une part l'augmentation de l'humidité relative du local, d'autre part la modification de la couleur de la lumière, en ajoutant aux spots d'éclairage des tubes néon rosés (renforçant le spectre dans le bleu et le rouge).

La diminution actuelle de la population est due au moins en partie à l'éclosion, dès février 1981, de plus d'une cinquantaine de femelles ailées qui consomment des champignons en grande quantité sans pour autant fournir de travail. Ces sexués sont bien tolérés par les ouvrières qui les soignent et les alimentent très activement depuis maintenant plus de 6 mois (seuls 2 cadavres ont été trouvés). Ces femelles restent au centre des bacs et aucune n'a essayé de sortir du nid. Par contre, des femelles sorties artificiellement du

nid ont été immédiatement agressées par les ouvrières quand elles ont été replacées dans le nid. De même des femelles isolées du nid se sont attaquées mutuellement quand elles ont été mises en présence l'une de l'autre. Il semble d'après une dissection faite au mois de juin que les ovaires ne contiennent pas encore d'ovocytes en vitellogenèse.

QUELQUES ASPECTS (ANATOMIE ET ENZYMOLOGIE) DES RELATIONS NUTRITIONNELLES ENTRE LA FOURMI ATTINE *ACROMYRMEX OCTOSPINOSUS* (HYMENOPTERA : FORMICIDAE) ET SON CHAMPIGNON SYMBIOTIQUE.

G. FEBVAY[†]

I.N.R.A. Guadeloupe.

Les Attines ou fourmis champignonnistes sont d'importants ravageurs des cultures du monde néotropical. L'indispensable effet-retard, à conférer aux insecticides chimiques ou biologiques pour une lutte efficace pourrait être obtenu par une encapsulation dans une enveloppe digestible par les sécrétions des fourmis.

Quelques aspects de la physiologie digestive d'une Attine : *Acromyrmex octospinosus* (REICH) ont été étudiés dans ce but.

1/ L'étude morphologique du tube buccal et l'observation de la prise de nourriture ont permis de localiser, de décrire et de comprendre le mécanisme du filtre infrabuccal. La poche infrabuccale, remplie pendant l'alimentation et lors des différents comportements de nettoyage, se vide en moyenne une fois par jour en raison de la gêne causée par sa distension. Cette fréquence ne permet pas à la microflore de digérer les déchets organiques ; mais peut être suffisant pour certaines hydrolyses salivaires.

2/ Après une étude anatomique du tractus digestif des adultes et des larves, les enzymes digestives des sécrétions stomacales et glandulaires sont mises en évidence par une microméthode semi-quantitative. Les glandes labiales des adultes possèdent une activité β -N-acétylglucosaminidase et α -1-4 glucosidase. En plus de cette dernière, l'estomac sécrète des exopeptidases et lipases. Les autres glandes reliées au tractus alimentaire ne produisent pas d'enzymes digestives. Aucune endopeptidase n'est révélée chez l'adulte. Par contre l'estomac des larves possède une activité de type chymotrypsique.

3/ La β -N-acétylglucosaminidase, la chitobiase et la chitinase sont présentes dans les glandes labiales. Les caractéristiques (pH optimum, température optimale, Km) de ces enzymes permettent de les distinguer nettement de celles décrites à ce jour. Ceci peut être lié au fait que ces fonctions digestives restent exceptionnelles chez les insectes. Pour *A. octospinosus*, les activités β -N-acétylglucosaminidase et chitobiasique sont le fait de deux enzymes différentes. L'action chitinolytique n'est pas liée à une microflore endosymbiotique.

[†]Thèse de Docteur-Ingénieur, I.N.S.A. Lyon, septembre 1981.

4/ L'activité α -1-4-glucosidasique des glandes labiales et de l'estomac est précisée = les glandes ne possèdent que l'amylase et l'estomac sécrète maltase et tréhalase. Les caractéristiques de ces enzymes sont étudiées. Amylase et tréhalase paraissent être des enzymes inductibles.

5/ Suite à ces travaux, un schéma catabolique tenant compte de l'association avec un champignon symbiotique est proposé pour *A. octospinosus*. Les données sur la filtration buccale et l'enzymologie de la partie antérieure du tube digestif permettent de définir la taille des microcapsules et la nature des polymères digestibles à utiliser.

ETUDE DES RELATIONS HÔTE-MYRMÉCOPHILE ENTRE LES DIAPRIIDAE
LEPIDOPRIA PEDESTRIS KIEFFER ET *SOLENOPSIA IMITATRIX* WASMANN
ET LA FOURMI *DIPLORHOPTRUM FUGAX* LATREILLE.

J.P. LACHAUD[†]

Laboratoire de Biologie des Insectes, Toulouse.

Au cours de cette étude, nous avons d'une part essayé d'apporter des informations nouvelles sur la biologie des espèces étudiées, d'autre part entrepris une approche des facteurs permettant l'intégration des myrmécophiles dans la société-hôte.

A. - OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DE *LEPIDOPRIA PEDESTRIS* ET DE
SOLENOPSIA IMITATRIX

Un échantillonnage mensuel des sociétés de *D. fugax*, effectué chaque mois, a permis de suivre l'évolution annuelle de la fréquentation des nids de cette fourmi par les deux espèces de Diapriides.

Le fort accroissement du nombre de myrmécophiles présents dans les sociétés au mois d'octobre faisant suite à une période où ces derniers y étaient rares, leur diffusion dans un nombre de nids beaucoup plus important que pour les mois précédents et l'apparition des formes ailées à la fin de l'été et au début de l'automne, nous incite à conclure à l'existence chez ces Diapriides d'une phase de migration vers les nids de *D. fugax* d'octobre à novembre.

Ce résultat si on le rapproche du fait que l'on n'a jamais pu trouver de larves ni de nymphes de *L. pedestris* ou de *S. imitatrix* chez leur hôte *D. fugax*, suggère que la reproduction chez ces espèces s'effectue à l'extérieur de la fourmilière. Cette hypothèse apparaît d'autant plus vraisemblable que le comportement sexuel observé au laboratoire se déroule au mois d'avril et début mai, période à laquelle les Diapriides ont déjà commencé à disparaître des nids de *D. fugax*. Par ailleurs il semble peu probable que l'hôte réel de ces Diapriides soit une autre fourmi puisqu'on ne rencontre ces myrmécophiles chez aucune des 13 espèces de fourmis récoltées à proximité des nids de *D. fugax* et que ces Diapriides ne sont pas acceptés par des fourmis d'espèces différentes telles *Plagiolepis pygmaea* ou *Tetramorium semilaevi*.

[†]Thèse de 3ème Cycle, Toulouse 1981.

B. - LES RELATIONS HOTE-MYRMECOPHILE

L'accent a été mis sur les relations trophiques entre *L. pedestris* et *S. imitatrix* et leur hôte *D. fugax*. Au cours de ces travaux nous avons voulu déterminer l'importance du comportement trophallactique dans l'intégration des myrmécophiles à la société hôte, la valeur signifiante des signaux tactiles utilisés au cours des échanges alimentaires interspécifiques et le degré de participation des myrmécophiles au flux de nourriture à l'intérieur de la colonie.

L'utilisation conjointe d'observations à la loupe binoculaire et de techniques de cinématographie accélérée nous a permis de décrire de façon détaillée le comportement de sollicitation des Diapriides et la régurgitation de nourriture par les ouvrières *D. fugax* qui en résulte. Du côté Diapriide certains facteurs apparaissent plus importants que d'autres pour le déroulement complet de la trophallaxie, ce sont : l'intervention de tapotements des tarsi des pattes antérieures, le point d'impact de ces mouvements tarsi qui doivent obligatoirement stimuler la partie inférieure de la tête des fourmis, la fréquence des mouvements antennaires et tarsi. Du côté ouvrière, l'angle de redressement et la rapidité avec laquelle ce redressement s'effectue peuvent influencer sur la suite du comportement mais dans l'ensemble le facteur le plus important semble être l'état physiologique de l'ouvrière sollicitée. Une ouvrière rassasiée régurgite très facilement de la nourriture à un Diapriide même à la suite d'une séquence de sollicitation très rudimentaire alors que le seuil de réponse est beaucoup plus élevé chez une ouvrière affamée.

Grâce à l'emploi de techniques radio-isotopiques (utilisation ici d'un mélange miel- ^{198}Au) nous avons confirmé l'existence d'échanges trophallactiques entre ouvrières *D. fugax* et Diapriides, au profit de ces derniers, et le fait que les femelles *L. pedestris* reçoivent davantage de régurgitations que les mâles (constaté au cours d'observations directes au laboratoire). Par ailleurs nous avons pu mettre en évidence d'une part que les Diapriides (femelles *L. pedestris*) sont capables de s'alimenter, au moins en partie, par leurs propres moyens quand ils sont isolés de leurs hôtes, d'autre part qu'il semble qu'il puisse exister un passage d'aliments régurgités dans le sens Diapriides vers fourmis, quoique la faible activité enregistrée dans ce cas ne permette pas d'écarter l'éventualité d'une contamination des fourmis à la suite d'un léchage de la cuticule des Diapriides. Néanmoins l'apparition chez les ouvrières de *D. fugax* de mouvements de sollicitation au cours de l'absorption des régurgitations que les Diapriides leur sollicitent est un argument supplémentaire en faveur de l'existence d'une inversion du flux alimentaire au cours de la trophallaxie.

Au cours de ces expériences faisant intervenir des transferts de nourriture marquée par de ^{198}Au , nous avons pu constater des différences dans les quantités absorbées ou régurgitées par les ouvrières minor et major de *D. fugax* qui laissent supposer un rôle de stockage des aliments sucrés de la part des ouvrières major.

Des observations réalisées au cours d'expériences d'adoption de Diapriides par des sociétés de *D. fugax* étrangères à la société d'origine, ont montré que l'adoption de ces myrmécophiles est pratiquement immédiate. Les ouvrières peuvent régurgiter de la nourriture aux Diapriides parfois 10 minutes seulement après leur introduction dans le nid ; de plus les manifestations agressives de la part des fourmis vis-à-vis de ces intrus sont très rares et limitées alors à un simple écartement des mandibules. Ces résultats ont été confirmés par des expériences utilisant les radio-éléments.

Enfin un autre type de relation hôte-myrmécophile a été étudié. Il s'agit du léchage des Diapriides par les fourmis. Grâce à l'utilisation du microscope à balayage nous avons pu décrire chez ces deux Diapriides des "écailles en cuilleron" très particulières situées sous-ventralement sous le thorax et en avant de chaque paire de pattes. Leur rôle n'a pu être élucidé.

Nous avons aussi mis en évidence l'existence d'une pilosité importante au niveau du pétiole, ventralement, et de la partie antérieure du premier sternite abdominal, zones activement léchées par les fourmis. Une étude histologique en microscopie photonique et en microscopie électronique à transmission a montré à ces niveaux l'existence de débouchés de canalicules provenant de cellules glandulaires actives groupées en petits amas. *L. pedestris* et *S. imitatrix* émettraient à ces niveaux une substance ayant un effet attractif sur les ouvrières de *D. fugax* et favorisant l'adoption de ces myrmécophiles par la société hôte.

LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET LA DIVISION DU TRAVAIL CHEZ LA
FOURMI *LASIVS NIGER*.

A. LENOIR[†]

Laboratoire de Psychophysologie, Tours,

Lasius niger est une Fourmi omnivore dont le régime alimentaire est constitué en grande partie de liquides sucrés (surtout du miellat de Pucerons). Comme chez tous les Insectes Sociaux l'approvisionnement de la colonie est assuré par quelques individus qui transportent les liquides dans leur jabot et les régurgitent aux sédentaires du nid (adultes et larves). Ce comportement d'échanges alimentaires (*trophallaxie*) est très développé chez *L. niger*. Pour l'étudier on a utilisé de jeunes colonies (*fondations*) élevées au laboratoire à partir de femelles essaimantes et comportant un petit nombre d'ouvrières. C'est un matériel nouveau qui permet d'obtenir des groupes bien structurés et habitués au milieu d'élevage.

On a montré que, dans ces fondations, les reines pondent des oeufs trophiques de petite taille. Leur nombre diminue avec l'apparition des premières ouvrières. Chaque colonie a une odeur particulière et les ouvrières sont capables de reconnaître du couvain provenant d'une colonie étrangère. En été l'odeur du couvain, très attractive, masque en partie l'odeur de la colonie et la reconnaissance intercolonies nécessite une période d'apprentissage de quelques jours. En automne le couvain est moins attractif et la reconnaissance est immédiate.

La description du comportement alimentaire a été réalisée à l'aide de prises de vue cinématographiques. On a analysé les séquences comportementales de la trophallaxie et les rituels qui l'accompagnent. L'étude des battements antennaires (et tarsiens), faite en s'appuyant sur la théorie de l'information, permet de penser que la quantité d'information transmise entre deux Fourmis qui échangent de la nourriture est très faible. Les battements antennaires servent à localiser la partenaire et à maintenir son niveau d'excitation.

La variabilité interindividuelle est très développée dans le cas du comportement alimentaire. On a pu l'étudier grâce au marquage individuel des adultes à l'aide d'une pastille numérotée collée sur l'abdomen. Les données, accumulées en grand nombre, ont été traitées à l'ordinateur, par l'analyse des correspondances, qui permet de mettre en évidence des facteurs en corrélation avec des comportements fondamentaux caractéristiques de certains individus.

[†]Thèse de Doctorat d'Etat, Tours 1979.

Le premier facteur représente presque toujours l'activité trophalactique entre adultes : c'est un rapport entre l'activité de donneuse et celle de receveuse. On peut identifier des Fourmis pourvoyeuses et des Fourmis receveuses qui restent dans le nid (Fourmis du "service intérieur"). Le deuxième facteur est l'activité de dons aux larves qui permet de séparer les receveuses sensu stricto de celles qui sont nourrices des larves. On décrit ainsi une structure sociale très stable où chaque fourmi a une place déterminée. Cette structure se retrouve dans toutes les colonies étudiées.

La division du travail (polyéthisme) dans le comportement alimentaire

Elle est très marquée chez *L. niger* où l'on peut reconnaître deux grandes catégories d'ouvrières. Il s'agit des pourvoyeuses (donneuses aux autres Fourmis) et des ouvrières receveuses du service intérieur qui constituent une catégorie plus hétérogène, et peuvent être aussi nourrices des larves.

- Les pourvoyeuses sont identifiables le plus facilement parce qu'elles sortent du nid quand la colonie est affamée. On peut les reconnaître, en dehors des périodes de jeûne, à l'aide d'un test de transport du couvain vers le nid que l'on a mis au point. Elles ont des caractéristiques anatomiques particulières : jabot très dilatable, réservoir de la glande à acide formique très développé, ovarioles atrophiés. Seule cette dernière caractéristique était connue. Les pourvoyeuses les plus actives (pourvoyeuses permanentes) sont les meilleures transporteuses de couvain vers le nid, stationnent et explorent le plus souvent le milieu extérieur. Elles ne sont jamais receveuses ni nourrices des larves (qu'elles ramènent au nid mais qu'elles ne soignent pas). D'autres pourvoyeuses peuvent s'occuper des grosses larves. Cependant seules les pourvoyeuses hibernantes peuvent avoir simultanément les caractéristiques complètes de nourrices des grosses larves. Le plus souvent la reine est nourrie directement par les pourvoyeuses dans les colonies de faible effectif.

- Les nourrices se consacrent à l'élevage des larves. Elles ne sortent jamais dans l'avant-nid et stationnent en permanence sur le couvain qu'elles nourrissent, lèchent et déplacent. On a montré que les grosses larves sont nourries en priorité, et il y a même probablement une sélection parmi les grosses larves de manière à permettre un développement très rapide de certains éléments. Les petites larves sont toujours nourries uniquement par les nourrices. Les nourrices ont des glandes salivaires fonctionnelles (non étudiées ici), un jabot rond de petite taille (elles sont de très mauvaises donneuses aux autres adultes), un réservoir de glande à venin réduit, des ovarioles développés. Les nourrices hibernantes peuvent exceptionnellement sortir et effectuer un approvisionnement protéique, ce que ne font jamais les nourrices n'ayant pas hiberné.

Des Fourmis du service intérieur peuvent être simplement receveuses. Il s'agit surtout de jeunes ouvrières. La reine est toujours strictement receveuse.

Les facteurs qui peuvent influencer le polyéthisme ont été envisagés sous plusieurs angles.

1/ Age

Les ouvrières de 1 à 4 jours sont à 75 % receveuses (R), quelques pourvoyeuses (P) apparaissent et leur nombre croît régulièrement pour dépasser 50 % à 40 jours. La majorité des jeunes Fourmis restent au service intérieur du nid mais le nombre de nourrices (N) reste stable de 30 à 40 %. Pour le comportement alimentaire on peut écrire le schéma suivant $R \rightarrow N \rightarrow P$. On peut donc ajouter une nouvelle catégorie au schéma classique du polyéthisme d'âge chez les Fourmis qui est $N \rightarrow P$, sans tenir compte des catégories intermédiaires entre N et P qui apparaissent avec d'autres comportements comme les activités de construction (certains auteurs ont décrit par exemple des "Domestiques" entre N et P). En fait il est nécessaire de nuancer un tel schéma qui n'est valable que pour la moitié des Fourmis : les autres sont soit d'emblée pourvoyeuses, soit d'emblée nourrices et le resteront, certaines Fourmis plus rares peuvent même rester receveuses ! L'hibernation est une étape importante dans la vie de la Fourmi : 75 % des ouvrières hibernantes vont chercher directement la nourriture dans le milieu extérieur, on a dit plus haut qu'elles peuvent être nourrices en même temps. Ces Fourmis meurent très rapidement après l'apparition des ouvrières de la première génération printanière.

2/ Taille des individus

On a montré que les Fourmis de fondations sont de petite taille et ont un comportement fluctuant peu spécialisé alors que dans les colonies âgées les individus, de taille normale, se spécialisent plus rapidement. Quand on réunit artificiellement dans une même colonie des petites et des grandes ouvrières, ce sont les dernières qui deviennent pourvoyeuses. L'ontogenèse du comportement alimentaire de l'adulte est donc influencée par la quantité d'aliments reçus par la larve, qui détermine la taille de l'adulte.

3/ Influence du couvain

Le couvain est très attractif pour les Fourmis. Les grosses larves et les cocons sont préférés aux petites larves et celles-ci aux oeufs.

La privation de contact avec des larves au début de la vie imaginaire a des effets bien marqués mais pas irréversibles :

- le comportement de nourrice est dépendant de la présence de couvain. Les Fourmis qui n'ont jamais été en contact avec des larves vont adopter progressivement celles qu'on leur propose, les nourrir et les soigner normalement au bout de quelques jours. C'est donc une adaptation rapide à la situation de nourrice.

- l'ontogenèse du comportement de pourvoyeuse est plus fortement inhibée. En l'absence de stimulation larvaire seules quelques ouvrières deviennent pourvoyeuses et assument l'alimentation de la colonie. Quelques heures de contact avec des larves suf-

fisent à rétablir chez les pourvoyeuses le comportement normal de transport vers le nid, c'est pratiquement un apprentissage en un seul essai. La stimulation des pourvoyeuses est liée à la biomasse totale de la colonie plutôt qu'à la quantité de couvain seule.

- la privation de contact larvaire n'a pas d'effets sur le comportement post-hivernal. L'expérience pré-hivernale semble "effacée" et les ouvrières sont prêtes physiologiquement pour un approvisionnement et un élevage intensif de couvain. On doit avoir une situation similaire dans la nature où la quantité de couvain diminue à l'automne : les jeunes ouvrières n'ont pas ou peu d'expérience de soins au couvain à l'entrée en hibernation.

L'ontogenèse du comportement alimentaire comprend donc un aspect d'expérience précoce qui influence le comportement de l'adulte. Il n'y a pas de période sensible pour cette expérience qui peut se manifester selon les besoins de la colonie, dans les limites de la plasticité des individus.

4/ Plasticité individuelle et influence sociale

La notion d'influence sociale (ou pression sociale) est peu utilisée dans le cas des Sociétés d'Insectes. C'est pourtant un phénomène dont l'importance est capitale. On a montré que lorsque la taille de la colonie s'accroît le nombre d'ouvrières inactives (ou de receveuses) croît ; ces ouvrières représentent surtout un pool de pourvoyeuses disponibles en fonction des besoins, en particulier quand la quantité de larves augmente. Inversement la formation de petits groupes entraîne une reprise d'activité pour la plupart des individus inactifs.

Si l'on réunit les ouvrières en fonction de leurs tâches dans la colonie on obtient une régulation à la fois par les inactives et un certain nombre d'individus qui modifient complètement leur comportement. On s'aperçoit que l'accélération du polyéthisme est relativement facile alors que la régression comportementale est beaucoup plus difficile. Les nourrices s'organisent rapidement, quelques-unes deviennent pourvoyeuses, les autres vont manger du couvain (cannibalisme) pour pallier un approvisionnement provisoirement insuffisant. Les pourvoyeuses sont au contraire de mauvaises éleveuses de couvain et la mortalité larvaire est catastrophique. La plasticité comportementale diminue donc avec la spécialisation hors du nid (c'est-à-dire généralement avec l'âge) contrairement aux Abeilles où les butineuses peuvent redevenir cirières ou nourrices. Par ailleurs les possibilités de régulation dépendent des besoins de la colonie : les pourvoyeuses affamées s'organiseront un peu mieux que des pourvoyeuses gavées.

La pression sociale se manifeste aussi sous la forme des interactions entre classes d'âge ; les ouvrières âgées ralentissent par un mécanisme inconnu, l'ontogenèse du comportement de pourvoyeuse. En l'absence de vieilles ouvrières un certain nombre de jeunes deviennent immédiatement pourvoyeuses. A l'inverse en l'absence de jeunes les vieilles pourvoyeuses deviennent inactives et la présence de jeunes entraîne une reprise d'activité de ces Fourmis.

La privation sociale complète à l'éclosion aboutit à une perturbation de l'intégration sociale que ce soit en présence de congénères normaux ou entre isolés. Après 5 jours d'isolement les ouvrières sont agressives et la formation d'un groupe devient très difficile. Une privation sociale momentanée de l'adulte est sans conséquences graves, les pourvoyeuses les plus spécialisées retrouvent leur activité, les autres pourvoyeuses pourront en changer mais l'intégration sociale se fait normalement.

5/ Milieu physique

Les contraintes imposées par le milieu et en particulier le milieu d'élevage peuvent influencer le polyéthisme. On a constaté que le comportement de pourvoyeuse s'exprime plus ou moins facilement selon le type de nid utilisé. Dans un nid en tube les Fourmis s'avancent facilement dans l'avant-nid et de nombreuses ouvrières deviennent pourvoyeuses. Dans un nid comportant une boîte extérieure où se trouve la nourriture les Fourmis sortent plus difficilement et les pourvoyeuses sont moins nombreuses et plus spécialisées,

Le comportement trophallactique apparaît comme un aspect particulier du comportement alimentaire et de la division du travail. Il n'a pas la signification mythique d'explication globale du comportement social qu'on lui a accordé longtemps. On pense qu'il faut aborder la vie sociale à travers le rôle de l'individu et c'est ce qui a été fait dans ce travail. La structure sociale d'une espèce correspond à un certain niveau de phylogénèse. Les comportements de soins au couvain ont peu évolué alors que les comportements d'approvisionnement sont très variables selon les espèces. L'expérience précoce et les interactions sociales permettent de moduler l'expression de ces comportements au niveau de chaque individu. Le comportement de soins au couvain n'est pas présent à l'éclosion de l'adulte il est donc soumis aux effets de l'expérience précoce. L'ontogénèse du comportement de pourvoyeuses est beaucoup plus longue et encore plus sensible à tous les facteurs du milieu, de pression sociale, d'expérience individuelle. Les facteurs peuvent d'ailleurs interagir entre eux et aussi avec des facteurs endogènes. Ainsi par exemple une même expérience n'aura pas le même effet sur deux Fourmis : l'une deviendra nourrice et l'autre pourvoyeuse. Chaque individu s'intègre dans la structure sociale d'une manière qui lui est particulière, il n'y a pas d'individus robots interchangeable.

LES DIFFICULTES TAXONOMIQUES DU "GROUPE *FORMICA RUFa*" (HYM., FORMICIDAE, FORMICINAE). NOUVELLES DONNEES.

B.E. LORBER

6, rue de Wasselonne. 67300 Schiltigheim, France.

Les Fourmis des bois sont représentées en Europe par sept espèces du genre *Formica* vivant surtout dans les forêts où elles construisent des monticules de brindilles et d'aiguilles de conifères. Il s'agit de *Formica rufa* (L.), *polyctena* (Foerst.), *lugubris* (Zett.), *pratensis* (Retz.), *truncorum* (Fab.), *aquilonia* (Yarr.) et *uralensis* (Ruzs.).

L'ensemble de ces espèces est traité couramment sous le terme "Groupe *F. rufa*", car malgré les classifications proposées par de nombreux auteurs, il subsiste des difficultés dans l'identification de ces différentes espèces. En plus des caractères morphologiques conventionnels, d'autres méthodes telles la microscopie électronique, l'analyse chimique et biochimique et l'étude des chromosomes ont été essayées mais ne fournissent aucun critère valable pour distinguer avec certitude des espèces aussi proches. Ce problème taxonomique pourrait avoir pour cause la grande variation individuelle chez une même espèce, l'existence d'espèces supplémentaires issues de mêmes parents, la présence de nids mixtes ou d'individus hybrides.

Récemment l'équipe finlandaise de PAMILO P. a publié deux articles (1, 2) regroupant des travaux de recherche sur la génétique des populations de Fourmis du genre *Formica*. Treize espèces appartenant à 4 sous-genres ont été choisies afin d'étudier leur degré de parenté, la variation des gènes d'enzymes et la différenciation génique entre espèces. Les auteurs apportent une explication aux problèmes que rencontre la systématique des Fourmis des bois. Il nous a paru intéressant de porter ce travail à la connaissance d'un public plus large que celui des spécialistes du "groupe *rufa*".

La méthode employée par PAMILO et coll. (1) consiste à rechercher plusieurs enzymes présents dans le corps des trois castes de Fourmis après broyage et migration dans un gel d'amidon soumis à un champ électrique (électrophorèse). Les différents enzymes sont révélés par des colorations appropriées. Les bandes correspondant à chaque activité enzymatique sont dénombrées et mesurées, et les résultats obtenus sur un nombre élevé d'individus de même espèce issus d'un même nid, ou de nids différents d'une même colonie ou de colonies différentes, ou d'individus d'espèces distinctes sont comparés. Des mesures de variation génique et de

différenciation génétique ont ainsi pu être faites et les degrés de parenté calculés.

Parmi les données obtenues sur les treize espèces considérées celles concernant le "groupe *rufa*" sont particulièrement instructives.

Dans le premier article (1), les modèles de la variation des gènes^a d'enzymes observées chez les espèces en question, sont discutés. Les auteurs notent que la diversité moyenne des gènes est plus faible dans les nids et populations d'espèces construisant des nids épigés stables et permanents que dans celles vivant dans le sol. Le taux de variation augmente avec l'augmentation du nombre de reines par colonie et le nombre de nids par colonie dans le cas d'espèces à nids situés dans le sol mais non chez les espèces construisant des dômes. Des échantillons d'origines diverses des espèces *polyctena* (Estonie, Moscou, Suède, Suisse), *rufa* et *lugubris* (Suisse) et *pratensis* (Pays-Bas, Pologne, Suisse) ne révèlent aucune différence géographique, sauf chez *F. aquilonia* où il y a une nette différence entre les populations provenant de Finlande et celles d'Ecosse. En ce qui concerne la variation génétique dans le nid, 50 % des nids de *F. rufa* apparaissent polymorphes. Cette variation est grande chez *rufa* alors qu'elle est imperceptible chez *uralensis* et très faible chez *truncorum*. Ces résultats sont en accord avec des études antérieures (3, 4) et des modèles théoriques prédisant une variabilité réduite dans les Insectes haplodiploïdes.

La somme totale des différences entre nids représente la plus grande partie de la variation au niveau de la population dans la plupart des espèces, soit plus de 90 % chez *aquilonia*, *pratensis* et *truncorum*. Il semble que la relation génotype-environnement peut jouer un rôle déterminant sur le niveau de la variation des gènes d'enzymes. La structure de la population et sa composition n'est pas sans importance ; en effet, les nids des espèces du "groupe *rufa*" ne produisent le plus souvent que des mâles ou des femelles de sorte que la reproduction par fécondation croisée est évitée.

Le second article (2) traite plus précisément de la différenciation génique entre espèces. L'isolement par la reproduction est généralement admis pour distinguer une espèce biologique d'une autre, mais pratiquement rien n'est connu sur le taux de différenciation génique pour qu'il puisse se développer. Ce travail de PAMILO et coll. a été entrepris pour examiner l'accord entre la classification utilisant la différenciation des loci^b d'enzymes avec celle basée sur les caractères morphologiques et essayer de clarifier la taxonomie problématique du "groupe *Formica rufa*".

-
- a) Gène : unité de matériel génétique contenant l'information nécessaire à la réalisation d'un caractère donnée.
b) locus : place occupée par le gène sur le chromosome.

Par les différences au niveau des allèles^c, le "groupe *rufa*" peut facilement être séparé des autres espèces, mais à l'intérieur de ce groupe un seul locus a permis de distinguer *F. polyctena*, *pratensis*, *lugubris* et *rufa*. Le calcul des distances génétiques entre les espèces du groupe montre une très proche parenté. Les quatre espèces *aquilonia*, *polyctena*, *rufa* et *lugubris*, morphologiquement très difficiles à séparer, ne présentent que de faibles différences génétiques, principalement sur un seul des onze loci étudiés. Seule l'espèce *truncorum* est séparée de façon nette des autres espèces par l'approche génétique comme par la morphologie (fig. 1).

Plusieurs hypothèses avaient déjà été proposées pour expliquer les difficultés de classification des espèces du "groupe *rufa*" : s'agit-il d'espèces issues de parents communs, de nids hébergeant deux espèces voisines, ou de ce qui a été appelé une "évolution biochimique convergente" ou encore un "isolement incomplet dans la reproduction" ?

PAMILO et coll. rapportent que plusieurs nids dont l'appartenance à une espèce ou à une autre n'a pu être déterminée que par l'analyse des allèles, ont été trouvés. La question qui se posait était de savoir si l'interfécondité pouvait à elle seule expliquer à la fois les similitudes génétiques et les difficultés d'identification résultant des observations morphologiques. Des observations faites par d'autres auteurs avaient conduit à admettre la possibilité de reproduction entre espèces différentes, notamment chez les espèces polygynes *aquilonia*, *polyctena*, *lugubris* et *rufa*. Des expériences en laboratoire avaient permis d'obtenir l'accouplement entre mâles et femelles d'espèces proches mais la fécondation et le développement des oeufs n'avaient pas été examinés. De plus les périodes d'essaimage de plusieurs espèces se recouvrent.

La conclusion que les auteurs tirent du travail biochimique et génétique fait sur le "groupe *rufa*" est que *F. truncorum* est exclue du groupe, comme c'est le cas par la morphologie, alors que *F. pratensis* est l'espèce la plus différenciée.

Le groupe "*Formica rufa*" peut être considéré comme un "complexe de différentes unités interfécondes" ou une multi-espèce ("multispecies") plutôt qu'une espèce entièrement isolée par la reproduction.

BIBLIOGRAPHIE

- ¹PAMILO P., ROSENGREN R., VEPSALAINEN K., VARVIO-AHO S.L., PISARSKI B., 1978. - Population genetics of *Formica* ants : 1. Patterns of enzyme gene variation. *Hereditas* 89 : 233-248.

c : allèle : un un locus donné un gène peut se présenter sous plusieurs formes allèles agissant différemment sur la réalisation d'un caractère.

- ²PAMILO P., VEPSALAINEN K., ROSENGREN R., VARVIO-AHO S.L., PISARSKI B., 1979. - Population genetics of *Formica* ants : 2. Genic differentiation between species. Ann. Ent. Fenn. 45 : 65-76.
- ³METCALF R., MARLIN J. et WHITT G., 1975. - Low levels of genetic heterozygosity in Hymenoptera. Nature 257 : 792-794.
- ⁴PAMILO P., VARVIO-AHO S.L., PEKKARINEN A., 1978. - Low enzyme gene variability in Hymenoptera as a consequence of haploidy. Hereditas 88 : 93-99.

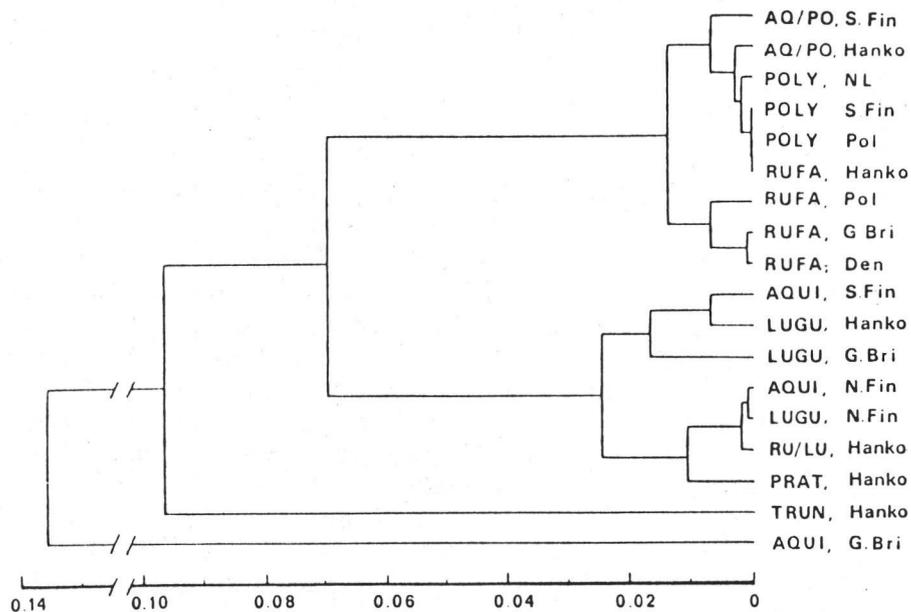


Fig. 1 : Dendrogramme donnant la parenté entre les populations du " groupe *Formica rufa* " exprimée en distances génétiques. (Origine des échantillons: S. Fin., N. Fin. = sud, nord de la Finlande; Pol. = Pologne; N.L. = Pays-Bas; G. Bri. = Grande-Bretagne; espèces citées: AQ, AQUI = *aquilonia*, PO, POLY = *polycтена*, RUFA = *rufa*, LUGU = *lugubris*, PRAT = *pratensis*, TRUN = *truncorum*, AQ/PO; RU/LU = populations présentant les caractères des deux espèces indiquées).
(d'après PAMILO et Coll. 1979).

COMPORTEMENT D'EMIGRATION CHEZ LA FOURMI *TAPINOMA ERRATICUM*
(FORMICIDAE - DOLICHODERINAE) - UN EXEMPLE DE REGULATION SOCIALE.

M. MEUDEC[†]

Psychophysiologie, Tours.

Le but des recherches est d'étudier dans une société d'insectes l'intégration du travail individuel dans l'accomplissement d'une tâche collective. Le matériel adopté est la fourmi *Tapinoma erraticum*, la tâche est le déménagement du couvain lors d'un changement de lieu de nidification. Selon GRASSE (1959) "les insectes sociaux paraissent avoir un comportement dominé :

- par l'interattraction,
- par le fait que le compagnon social joue comme un ensemble de stimuli significatifs,
- par la stigmergie en rapport avec l'industrie exercée par les ouvrières".

Le comportement de chaque ouvrière à l'intérieur d'un groupe a été observé dans des situations de test contrôlées. Ceci a permis de mettre en évidence, outre une relative importance de l'expérience et de la maturation, l'influence permanente exercée sur chaque individu, par les congénères et par le travail accompli.

Le niveau d'activité de chaque ouvrière semble dépendre du contexte physique et social. A l'issue d'une analyse quantitative et qualitative de ce phénomène, il semble qu'une régulation sociale régit la répartition des forces de travail à l'intérieur d'un groupe. La fourmi *Tapinoma erraticum*, espèce fréquente dans nos régions, a été choisie parce qu'elle émigre fréquemment. Cette fourmi appartient à la famille des Formicidae, sous-famille des Dolichoderinae ; phylogénétiquement, cette sous-famille évoluée fait partie du complexe myrmécioïde comme les Formicinae (WILSON, 1971).

L'observation de déménagements de colonies de *Tapinoma erraticum* sur le terrain et au laboratoire permet de distinguer dans ce phénomène 3 phases :

- une phase d'exploration et de recrutement,
- une phase de transport du couvain,
- une phase terminale où un certain trafic entre les deux nids a encore lieu, les ouvrières n'étant pas chargées.

Dans la première phase, la perturbation du nid est suivie d'une agitation des ouvrières. Quelques pionnières très actives explorent l'environnement et leur retour au nid provoque la sortie

[†] Thèse de Doctorat d'Etat, Tours, 1979.

d'un nombre important de leurs congénères. Dès cet instant, une piste semble exister car les déplacements de toutes les ouvrières sont focalisés vers une même cible (qui va devenir le nouveau nid). Certaines d'entre elles seulement vont revenir de ce site. On observe alors un transport continu de tous les éléments du couvain par les ouvrières. L'examen de cette deuxième phase a soulevé différentes questions. Certaines ouvrières sont chargées, d'autres ne le sont pas, ce qui montre une variabilité interindividuelle de la réponse. Le trafic retour du nid d'accueil vers le nid d'origine est important : certaines ouvrières semblent faire la navette entre les deux nids en effectuant plusieurs transports. Dès que tout le couvain est transporté dans le nouveau nid, le trafic diminue rapidement : cette troisième phase pose, comme la première, le problème d'une communication de masse lors d'un déménagement chez *T. erraticum*.

Les causes du déménagement peuvent être multiples. Différents stimulus ont été expérimentalement reconnus efficaces : une baisse de l'humidité, un éclaircissement du nid, l'existence de moisissures dans celui-ci ou un éloignement de la source d'approvisionnement suffisent à induire une migration de la colonie vers un site plus propice. Les stimulations provenant du nouveau site jouent également un rôle important lors de la "sélection" effectuée par la ou les premières exploratrices (Tigmotactisme - éclaircissement - température - présence de couvain du même nid). Lors de l'émigration, chaque ouvrière est donc soumise à un ensemble de stimulations de nature physique - provenant du milieu - et chimique - provenant des congénères et du couvain. La réponse dépendra de l'intégration de ces signaux au niveau de la société.

Une observation régulière de 5 petites colonies pendant 2 mois montre que chez *T. erraticum* le déménagement n'est pas effectué par des spécialistes comme chez certaines espèces de fourmis. Ce sont des ouvrières réalisant différentes fonctions à l'intérieur du nid (nourrices ou pourvoyeuses) qui sont les "meilleures" transporteuses et ceci indépendamment de leur âge (travail en collaboration avec A. LENOIR).

La plupart des expériences ont été réalisées au laboratoire, ce qui a permis de contrôler :

- 1/ les causes du déménagement,
- 2/ la composition des groupes testés,
- 3/ le comportement de chaque ouvrière par marquage individuel.

Quels sont les mécanismes qui déclenchent et orientent le déménagement d'une colonie ? Quel est, à l'intérieur du groupe, le rôle de l'individu ?

La démarche adoptée est la suivante : on a d'abord mis au point un test qui permet d'induire le déménagement dans des conditions standards puis on a relevé les indices comportementaux utilisables. C'est ensuite le même type de test qui a été appliqué presque tout au long de ce travail, chacune des variables étant successivement modifiée.

L'étude au laboratoire du comportement individuel permet d'affirmer que dans une petite société ou dans un groupe d'ouvrières, tous les individus ne manifestent pas le même comportement à l'égard du couvain dans une situation de déménagement. Deux heures après l'éclosion, les ouvrières en situation d'alerte peuvent déjà prendre le couvain dans leurs mandibules et le déplacer. En cas de perturbation thermique du nid, ce déplacement est orienté vers un lieu plus frais dès que les ouvrières sont âgées de 8 jours. Rien ne permet alors de différencier le comportement de ces jeunes ouvrières de celui de leurs congénères. Lors d'un test de déménagement les nymphes sont saisies par le pétiole, les larves par le milieu du corps, les oeufs et les petites larves par paquets de 5 à 10. La transporteuse s'aide de ses pattes antérieures pour les charger dans ses mandibules. Certaines ouvrières sont plus actives que d'autres lors d'un déménagement et effectuent plusieurs transports alors que d'autres ouvrières ne transportent rien. Si l'on effectue plusieurs tests consécutifs sur le même groupe d'individus on voit que la plupart ont un niveau d'activité de transport fluctuant. Cependant 10 % des ouvrières testées restent actives en permanence, et 27 % restent totalement inactives. Ces pourcentages sont calculés pour un groupe expérimental stable où le nombre de charges est égal au nombre d'ouvrières. L'examen suivi de fondations -où la quantité de couvain et d'ouvrières varie- montre le phénomène suivant :

Quand le travail augmente, quelques ouvrières ayant manifesté précédemment un niveau d'activité fluctuant peuvent intervenir, mais l'effectif total de la population n'est jamais engagé dans l'activité de transport. On commence à percevoir l'existence d'une régulation entre les comportements des différents éléments d'un groupe. On est alors conduit à poursuivre les investigations dans deux directions :

1/ l'étude des mécanismes d'intercommunication qui permettent la cohésion du groupe et l'expression d'une "réponse globale" lors d'un test de déménagement ;

2/ l'étude de la réaction de chaque individu en fonction de la composition du groupe social.

Les observations sur le terrain montrent l'existence d'une piste entre l'ancien nid A que quittent les ouvrières, et le nouveau nid d'accueil. Les expériences en laboratoire sur des individus marqués ont apporté peu d'informations complémentaires. Les ouvrières exploratrices sont en général de fortes transporteuses ; on peut supposer d'après les observations qu'elles marquent la piste en revenant au nid d'origine A avant le premier transport. Rien, ensuite, ne permet de dire si toutes les ouvrières transporteuses renforcent cette piste, ni si des ouvrières non transporteuses marquent également leur passage.

La perception par les ouvrières des signaux provenant du couvain est par contre mieux élucidée. On a tenté de caractériser les principaux signaux intervenant lors de la "reconnaissance" des nymphes par les ouvrières de *Tapinoma*. Le critère retenu pour quantifier cette attraction est un critère comportemental : c'est

la façon dont les ouvrières transportent différents objets qui leur sont proposés. Ces objets sont des nymphes homosécifiques, hétérosécifiques, ou différents leurres. Deux types de tests sont généralement utilisés lors de telles études : un comportement de retour des objets vers le nid et un comportement de déménagement des objets lors d'un changement de nid ; c'est le 2ème test qui est ici utilisé. Les résultats obtenus classés "par ordre décroissant de reconnaissance" sont les suivants : les ouvrières transportent à 100 % les nymphes homosécifiques et les nymphes de *Tetramorium* ; les nymphes de *Solenopsis* plus petites imprégnées d'extraits de nymphe de *Tapinoma* sont transportées à 77 % ; les nymphes de *Solenopsis* avec leur seule odeur à 12 %, des morceaux de papier imprégnés d'extraits de nymphe de *Tapinoma* à 12 %, des nymphes de *Tapinoma* "sans odeur" et des papiers "neutres" à 0 %. Ces différentes expériences montrent le rôle de facteurs physiques et chimiques : le seuil de signification des signaux et leur sommation hétérogène dépend de la situation et de son caractère perturbant. Ils dépendent également des différents objets mis en présence : les ouvrières de *Tapinoma* transportent beaucoup moins bien le couvain hétérosécifique lorsqu'elles sont en présence de leur propre couvain. Le pouvoir attractif des nymphes ne semble pas un phénomène de tout ou rien. Lors de l'étude de l'adoption de nymphes homosécifiques d'un autre nid, cette gradation est caractérisée par la disposition topographique dans le nid des nymphes adoptées et par leur ordre de transport au cours d'un test de déménagement : certaines nymphes sont laissées à l'écart les trois premiers jours de mise en présence ; ces nymphes sont transportées parmi les dernières et par les ouvrières les plus actives. Ainsi la perception du couvain par les ouvrières peut se situer à différents niveaux :

- perception d'un facteur peu différencié qu'on appellera "objet de transport" ;
- perception de l'espèce ;
- perception de la colonie.

L'ouvrière de fourmi acquiert au cours de sa vie, par familiarisation, une certaine "connaissance" de son propre couvain qui se manifeste par des comportements de soins spécifiques mais son attention en cas de stress, bien que privilégiant ce couvain, ne sera pas exclusive.

Les ouvrières aveuglées sont capables de transporter leur couvain contrairement aux ouvrières antennectomisées, ce qui confirme l'importance du signal olfactif. Les ouvrières ont un comportement variable selon la quantité de couvain qu'elles ont manipulé bien avant la situation de test. Le rôle de l'expérience est également démontré par l'évolution de la vitesse de réponse et de la stratégie utilisée lors de la répétition des tests.

On a étudié les divers effets de l'environnement social sur le développement du comportement de transport du couvain et les relations entre l'âge et les divers composants de cet environnement : couvain, odeur de couvain, autres ouvrières, reine. Les jeunes ouvrières sont inhibées dans l'expression de ce comportement

par la présence de la reine, ou au contraire facilitée par la présence de congénères ou par une certaine "expérience" préalable du couvain. Les vieilles ouvrières sont sensibles à la présence du couvain et à la présence de congénères. La confrontation de plusieurs ouvrières peut avoir un rôle facilitateur ou inhibiteur sur le comportement individuel selon les situations. La variabilité de la réponse individuelle observée lors des tests de déménagement est donc la résultante de la variabilité interindividuelle -caractéristiques intrinsèques- et de la plasticité de chaque sujet chez des sujets âgés. Les causes de la variabilité interindividuelle sont principalement le génotype et les facteurs liés à l'expérience. Celle-ci peut varier suivant la composition de la colonie et la situation de la fourmi dans le nid : proximité de la reine, proximité du couvain et importance de celui-ci, densité et âge des congénères. L'expérience ne semble pas déterminer le comportement de l'ouvrière de façon absolue. De nombreuses interactions mettent en jeu la plasticité individuelle du comportement : la réponse de chaque fourmi dépendant à chaque instant des relations constantes existant entre les différents éléments de la société.

Ainsi :

1/ Le nombre d'ouvrières participant au déménagement croît avec l'importance de la tâche à accomplir. Néanmoins le pourcentage d'ouvrières actives dépasse rarement 70 % de l'effectif total ;

2/ Chaque ouvrière observée au cours de plusieurs tests, présente au sein de son groupe un niveau d'activité qui lui est propre. La proportion d'individus d'un niveau donné semble stable pour différents groupes de même composition (nombre d'ouvrières, quantité de couvain). Un accroissement du nombre de charges fait varier significativement ces proportions.

3/ Le niveau d'activité de chaque ouvrière dépend de celui de ses compagnes. Lorsqu'on rassemble expérimentalement des ouvrières considérées comme "inactives", il se produit au sein du nouveau groupe un phénomène de régulation et certaines de ces ouvrières effectuent un grand nombre de transport. Inversement, quand on regroupe des ouvrières présentant toutes un fort niveau d'activité, certaines deviennent totalement inactives.

Le comportement migratoire étudié ici est certainement très primitif chez les fourmis. Sans être le fait d'une caste ou d'un groupe d'ouvrières strictement déterminé, le transport du couvain semble faire intervenir de préférence des sujets actifs. Toutefois, la plasticité du comportement individuel est telle qu'il s'ajuste en fonction de la quantité de couvain à transporter d'une part, et des caractéristiques individuelles des sujets composant le groupe d'autre part. Cet ajustement se traduit par le fait que le lot étudié présente toujours des individus à différents niveaux d'activité.

La présence quasi constante d'ouvrières inactives dans le groupe pose plusieurs problèmes : comment concilier cette observation avec la théorie de l'optimisation qui tend actuellement à

expliquer le système de castes et de division du travail (WILSON, 1975) ? Faut-il attribuer à l'existence d'ouvrières inactives une signification en rapport avec la régulation des comportements sociaux, une valeur sémantique inhérente à l'activité du groupe ? En outre, comment chaque ouvrière est-elle informée, en quelques minutes, de l'activité des autres éléments du groupe ? Chez les fourmis à la vue développée, le phénomène de kinopsis, c'est-à-dire la facilitation par imitation, a été étudié notamment par CHEN (1937). Rappelons toutefois que SUDD (1972) a repris ces travaux et trouvé des résultats opposés montrant que les ouvrières en groupe travaillent moins que les ouvrières isolées. Le phénomène de régulation tel que nous l'avons observé est probablement dû à une communication de masse analogue à celle que conçoit WILSON (1971) lorsqu'il étudie les substances de traces sur les pistes de *Solenopsis* et la valeur informative de ce message. On peut en effet penser que chaque individu perçoit à chaque instant le niveau d'activité du groupe par la densité du message chimique global émis. Des expériences complémentaires permettent de préciser cette hypothèse.

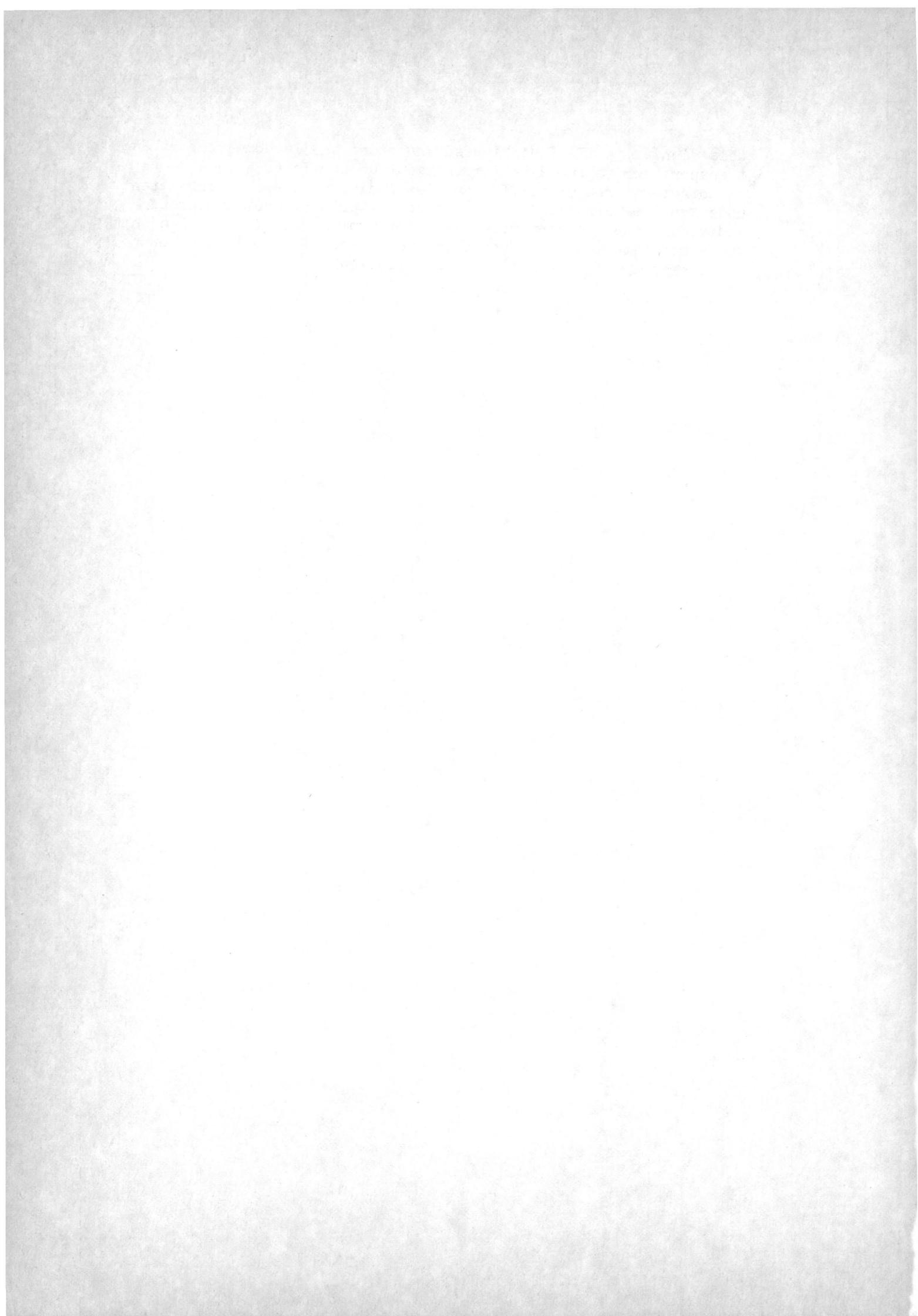
Pour une même quantité de couvain à transporter, le pourcentage de la population active varie quand les ouvrières testées sont confrontées avec des mâles, des femelles, des ouvrières antennectomisées ou des ouvrières intactes de l'autre côté d'un tamis.

Dans la situation expérimentale utilisée ici -stress et déménagement- tous les individus sont susceptibles de participer au travail de groupe. Les pourcentages de participant et leurs niveaux d'activité semblent définis pour une situation donnée. On peut donc considérer que ce phénomène constitue une "structure sociale" momentanée. Les éléments de cette structure ne sont pas fixes et peuvent changer quand la situation varie. Il est possible que les effectifs d'ouvrières actives et inactives dans une société de fourmis correspondent à une forme de régulation sociale en relation avec les problèmes énergétiques globaux de l'environnement.

Lors d'un test d'émigration, chaque ouvrière perçoit un complexe d'odeurs provenant de ses congénères et du couvain. Or il existe des relations structurelles entre les systèmes hormonaux et les systèmes de phéromones (SHOREY, 1976). Ne serait-il pas permis de prolonger la comparaison entre ces deux systèmes au niveau de leur "utilisation", les problèmes d'intercommunication par phéromones impliquant comme les systèmes hormonaux des notions de seuil et de feed-back. Une fourmi percevant une phéromone au-dessus d'un certain seuil de concentration émettrait elle-même en retour une certaine quantité de cette substance volatile, cette émission étant fonction de toutes les afférences internes et externes. Au-dessus d'une certaine concentration un phénomène en retour se produirait qui bloquerait la réponse d'émission.

Enfin on peut supposer que les phénomènes de régulation sociale observés, proviennent des sensibilités différentes d'un individu à un autre aux concentrations des phéromones perçues et ceci à l'intérieur d'un certain gradient, le niveau d'activité individuel augmentant au-delà d'un certain seuil et diminuant au

delà d'un autre. Il faut bien sûr rappeler que le comportement de transport correspond à un comportement de survie et a sans doute un caractère très primitif, tous les individus de la colonie étant, chez *Tapinoma erraticum*, capables de l'exprimer. Seul un marquage individuel pouvait permettre d'étudier comment chaque fourmi ajuste son comportement au contexte physique et social, participant ou non au transport du couvain selon les situations.



Imprimerie de L'Université Paul Sabatier
Service Général Offset
118, Route de Narbonne 31077 TOULOUSE Cedex

