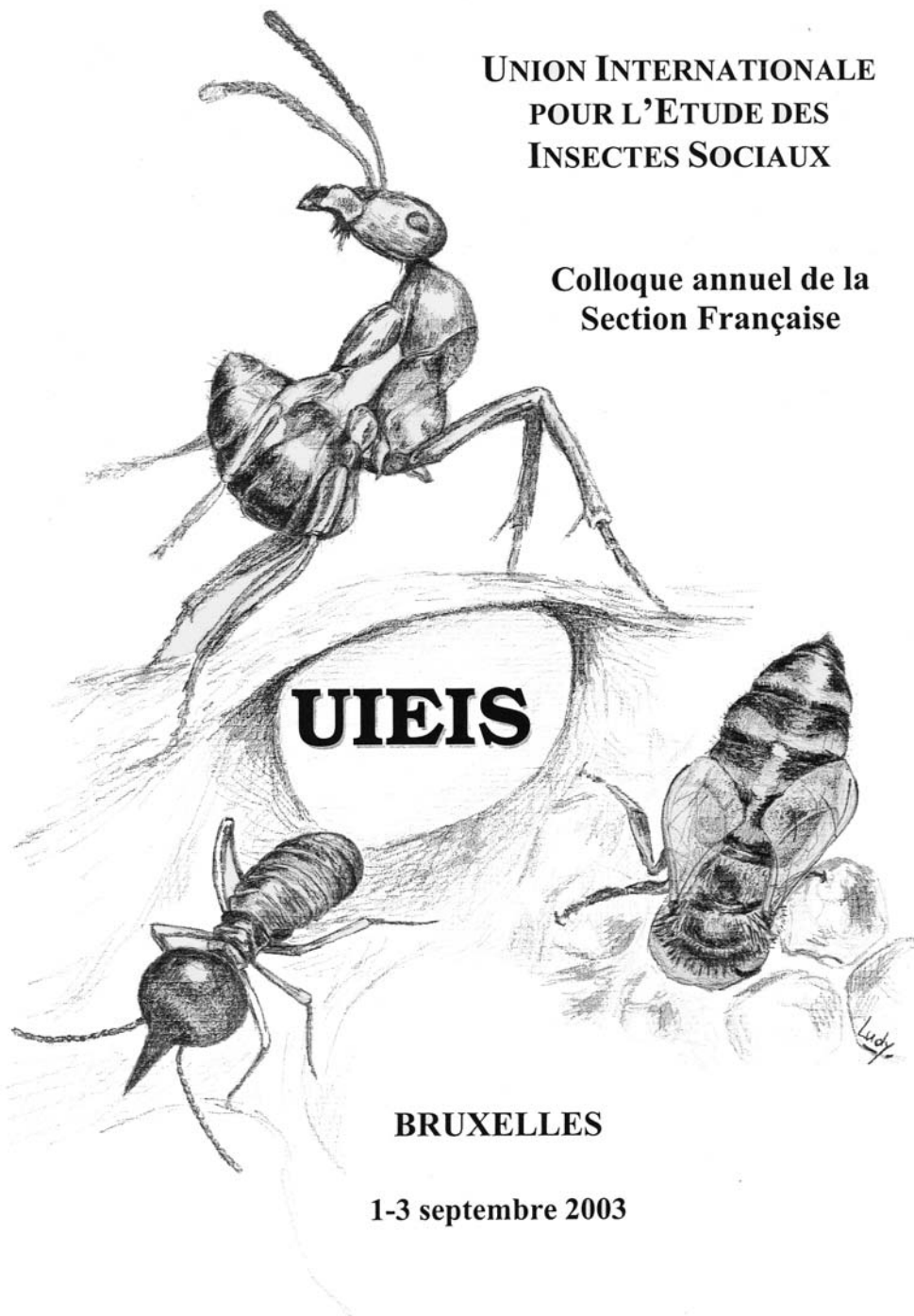


Actes des Colloques Insectes Sociaux

Volume 16 (2004)

UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES
INSECTES SOCIAUX

Colloque annuel de la
Section Française



BRUXELLES

1-3 septembre 2003

Dessin : Ludivine de Menten

Actes des Colloques Insectes Sociaux

Volume 16 (2004)

Compte Rendu Colloque Annuel Bruxelles
1-3 septembre 2003

Sous la direction de Jacqueline Pierre et Alain Lenoir

ISSN n° 0265-0076

ISBN n° 2-905272-15-5

Dépôt légal 1^{er} trimestre 2004

Publication Université François Rabelais Tours

Publié sur le site Internet de la Section Française UIEIS le 21 mars 2004

<http://www.univ-tours.fr/desco/UIEIS/UIEIS.htm>

Sponsors :

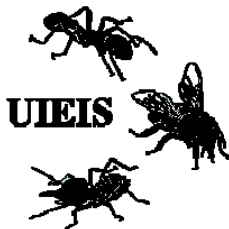


Table des matières

Spécificité des pistes de récolte chez les Macrotermitinae (Isoptera), par Mathieu Bourillot, Alain Robert, Nicolas Conrad, David Carmignac, Christian Bordereau et Gabriel Bernard.....	5
Le conditionnement opérant chez une fourmi, par Marie-Claire Cammaerts	9
Évaluation, par les ouvrières de <i>Myrmica sabuleti</i> (Formicidae), de la distance qu'elles parcourent par Marie-Claire Cammaerts	13
L'enterrement des cadavres chez le termite champignoniste <i>Pseudacanthotermes spiniger</i> (Termitidae, Macrotermitinae) : analyse du comportement nécrophorique et de son induction, par Thomas Chouvenc, Alain Robert, Christian Bordereau et Etienne Sémon	16
Structure génétique, apparemment et stratégies reproductrices à l'échelle d'une population chez <i>Cataulacus mckeyi</i> (Myrmicinae), une fourmi à plante, par Gabriel Debout et Doyle McKey.....	21
Comment les fourmis <i>Formica rufa</i> L. utilisent-elles les repères visuels pour atteindre un site alimentaire ? par Virginie Durier, Paul Graham et Thomas Collett	26
Le profil d'hydrocarbures cuticulaires signale-t-il la présence d'une reine fécondée chez la fourmi <i>Camponotus lateralis</i> ? par Hamidi R., Aron Serge et de Biseau Jean-Christophe	30
Règle de départ chez le bourdon <i>Bombus terrestris</i> , par Diane Lefebvre, Jacqueline Pierre, Yannick Outreman et Jean-Sébastien Pierre.....	30
Le dimorphisme des reines dans une colonie de <i>Manica rubida</i> (Formicidae : Myrmicinae) : polymorphisme de dispersion ou parasitisme social ? par Philippe Marchand et Alain Lenoir.....	40
Distribution libre idéale du bourdon <i>Bombus terrestris</i> , en serre, par Jacqueline Pierre, Diane Lefebvre, Nathalie Roullé et Jean-Sébastien Pierre	45
Présence et action des fourmis sur le figuier méditerranéen, par Magali Proffit, Pierre Pages, Caroline Estève, Martine Hossaert-McKey et Bertrand Schatz.....	48
Apprentissage de routes et orientation spatiale chez un insecte sur un support en trois dimensions, par Nadège Roche-Labarbe, Guy Beugnon et Jean-Paul Lachaud	52
Soldats et succès reproductif chez un termite primitif, par Estelle A. Roux et Judith Korb	57
Les fourmis capturant les parasites protègent le mutualisme figuiers – pollinisateurs, par Bertrand Schatz et Martine Hossaert-McKey	61

Morphologie de femelles de <i>Tetraponera tessmanii</i> , par Bertrand Schatz , Lorraine Bottin et Doyle McKey.....	66
Conflit reine - ouvrière chez le bourdon <i>Bombus terrestris</i> (Hymenoptera : Apidae) : qui produit les mâles ? par Cédric Alaux , Fabien Savarit, Pierre Jaisson et Abraham Hefetz	75
Gestion de <i>Maculinea alcon</i> (Lepidoptera, Lycaenidae) en Brenne. Analyse des facteurs pouvant conditionner le succès de la reproduction du papillon sur trois stations différentes, par Jean-Luc Mercier A. Louveaux J.-M. Dreuillaux, Jacques Lhonoré et Bruno Dumeige	76
Fourmis vagabondes à Floreana (Galápagos) : évolution récente des populations. Tramp ants of Galápagos : recent evolution of populations of Floreana island, par Leïla von Aesch et Cherix Daniel	77
L'apprentissage de routes familières chez la fourmi néotropicale <i>Gigantiops destructor</i> par David Macquart et Guy Beugnon.....	73

**SPECIFICITE DES PISTES DE RECOLTE CHEZ LES
MACROTERMITINAE (ISOPTERA)**

**par Mathieu Bourillot, Alain Robert, Nicolas Conrad, David Carmignac, Christian
Bordereau et Gabriel Bernard**

Macrotermes annandalei

Macrotermes barneyi

Macrotermes bellicosus

Macrotermes subhyalinus

Pseudacanthotermes militaris

Pseudacanthotermes spiniger

Odontotermes hainanensis

LE CONDITIONNEMENT OPERANT CHEZ UNE FOURMI

par Marie-Claire Cammaerts

Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, CP 160/11, 50 Av. F. Roosevelt, 1050, Bruxelles. mtricot@ulb.ac.be

Introduction

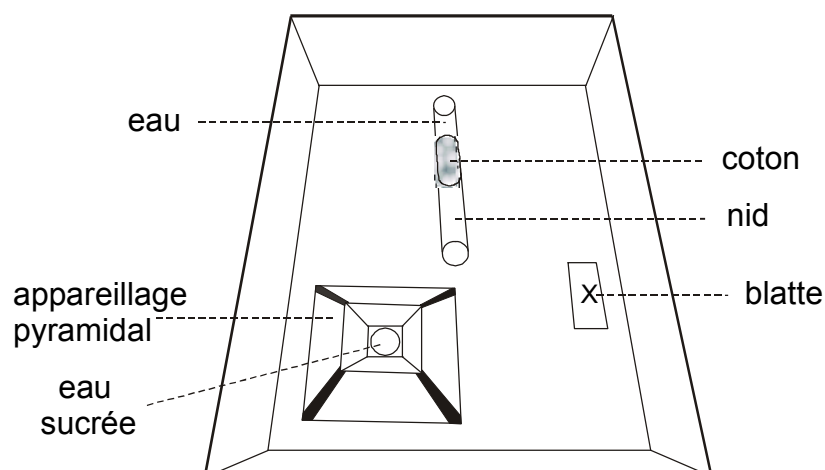
Chez la fourmi *Myrmica sabuleti*, le conditionnement classique est possible ainsi que l'apprentissage spatial et temporel (Cammaerts, a). Un conditionnement spatial peut aussi être obtenu (Cammaerts, b). Il est donc probable qu'il soit possible d'obtenir un conditionnement opérant chez la même espèce, d'autant que, dans son milieu naturel, elle en subit sans doute lors de diverses activités. Le but du présent travail est l'obtention d'un conditionnement opérant chez *M. sabuleti*, en utilisant soit de l'eau sucrée, soit des blattes comme récompense.

Matériel et méthode

Les expériences se sont déroulées sur deux séries de six sociétés expérimentales maintenues au laboratoire dans des nids artificiels placés dans des bacs en polyéthylène (Fig.1). Pendant 8 jours avant les expériences, six de ces sociétés n'ont plus été nourries que de blattes ; les six autres sociétés n'ont plus reçu que de l'eau sucrée durant les 8 jours qui précéderent leur conditionnement. Un appareillage expérimental fut construit à partir d'un morceau de carton blanc, plié en forme de pyramide tronquée avec, à son extrémité supérieure, une autre pyramide tronquée, placée à l'envers à l'intérieur (Fig.1). Les quatre arêtes de la grande pyramide furent peintes en noir. La réponse des fourmis consistait à grimper sur la grande pyramide et à descendre dans la petite au fond de laquelle se trouvait la récompense. Celle-ci consistait en eau sucrée pour les six sociétés nourries de blattes, et en morceaux de blattes pour celles alimentées d'eau sucrée. La phase d'entraînement durait 6 jours, l'appareillage étant changé de place et réapprovisionné en récompense, à plusieurs reprises. Après cette phase d'entraînement, l'appareillage était remplacé par un autre, identique mais neuf (donc exempt de phéromone) et dépourvu de récompense. Les ouvrières présentes sur les nouveaux appareillages étaient alors comptées pendant 15 minutes, au terme de chaque minute. Les moyennes correspondant à chaque société étaient établies. Les mêmes quantifications ayant été faites avant la phase d'entraînement, les six valeurs « test » pouvaient être comparées aux six valeurs contrôles à l'aide du test non paramétrique de Wilcoxon. Les moyennes des 6 valeurs contrôles d'une part, des 6 valeurs « test » d'autre part ainsi que la conclusion du test statistique permettent de résumer les résultats d'une expérience. Pour déconditionner les fourmis, il suffisait de leur laisser l'appareillage neuf dépourvu de récompense et de quantifier leur réponse toutes les heures, après quoi un second conditionnement pouvait être réalisé selon la même procédure expérimentale.

La figure 1 représente le dispositif expérimental lors d'une phase d'entraînement. Les fourmis nichent dans le tube. Elles sont ici nourries de blattes (X) et sont conditionnées en recevant de l'eau sucrée (O) comme récompense.

Figure 1. Nid et appareillage expérimentaux.



Résultats

Conditionnement opérant obtenu en utilisant de l'eau sucrée comme récompense

Un résumé des résultats est donné dans le Tableau.1. Après six jours d'entraînement, les fourmis furent conditionnées. Après trois jours supplémentaires d'entraînement, elles ne le furent pas davantage. L'extinction de ce premier conditionnement fut rapide : après 1 heure, la réponse des fourmis fut non significative et après 4 heures, elle fut inférieure à la valeur contrôle. Après un jour sans appareillage, les fourmis donnèrent une réponse quasi-semblable à celle contrôle. Maintenus alors six autres jours sans appareillage et sans sucre, elles furent dans les conditions requises pour subir un second conditionnement. Celui-ci fut légèrement supérieur au premier et fut plus long à s'éteindre, ce qui est une règle générale à tout conditionnement.

Tableau 1. Conditionnement opérant obtenu en utilisant de l'eau sucrée comme récompense. Le tableau donne les nombres moyens d'ouvrières présentes sur l'appareillage (N = moyenne de 15 relevés sur 6 nids, donc de 90 relevés), et les résultats de tests non paramétriques de Wilcoxon (P).

	Contrôle	Après 6 jours d'entraînement	Après 3 jours supplémentaires	Extinction				Un jour après
				1h	2h	3h	4h	
N	0,99	2,66	2,38	1,57	1,32	1,39	0,56	1,10
P		<0,047	0.031	0,22	0,28	0,22	<0,50	

	6 autres jours plus tard	Après 6 nouveaux jours d'entraînement	Extinction				
			1h	2h	3h	4h	5h
N	0,76	2,63	2,17	1,75	1,58	1,38	0,96
P	=2 nd contrôle	0,016	0,031	0,031	<0,047	<0,047	0,22

Nous avons ensuite conditionné une troisième fois les fourmis puis leur avons présenté séparément un appareillage dont les arêtes n'étaient pas peintes en noir, et un carton sur lequel étaient dessinées quatre lignes noires dans la position et l'orientation qu'elles avaient sur l'appareillage. Les ouvrières n'ont répondu à aucun de ces deux éléments : pour la pyramide sans couleurs : N = 1,08 et P = 0,28 ; pour les lignes noires seules : N = 0,96 et P = 0,50 (résultats non repris en un tableau). Les fourmis ne répondent donc qu'à un appareillage identique à celui qui a permis de les conditionner.

Conditionnement opérant obtenu avec une nourriture carnée comme récompense

Tableau 2. Conditionnement opérant obtenu en utilisant de la nourriture carnée comme récompense. La légende est identique à celle du Tableau.1.

	Contrôle	Après 6 jours d'entraînement	Après 3 jours supplémentaires	Extinction						
				1h	2h	3h	4h	5h	6h	7h
N	0,75	5,89	6,57	5,32	5,34	4,48	4,03	3,47	3,13	2,67
P		0.016	0.016	0,13	0,078	0,078	0,078	0,22	0,28	0,28

	Un jour après	Un autre jour après	6 autres jours après	Après 6 jours d'entraînement
N	2,58	1,39	0,94	6,73
P	0.16	0,28	= 2 nd contrôle	0.016

	Extinction								Un jour après			Un autre jour après	
	1h	2h	3h	4h	5h	6h	7h	8h	0h	1h	2h	0h	1h
N	6,28	5,09	4,47	4,25	4,12	3,40	3,34	3,34	4,32	4,21	3,38	3,10	2,80
P	← 0,016 →	← 0,031 →	← 0,047 →						0,016	0,016	0,06	0,047	0,016

Les résultats numériques sont résumés dans le Tableau 2. Après six jours d'entraînement, les fourmis furent conditionnées et leur conditionnement fut plus prononcé que celui qu'elles avaient acquis en recevant de l'eau sucrée comme récompense. Que la cause en fut une grande privation en nourriture carnée pu être testé en réalisant un second conditionnement (voir plus loin). Après 3 jours supplémentaires d'entraînement, les fourmis présentèrent un conditionnement légèrement supérieur à celui obtenu après 6 jours. L'extinction de ce premier conditionnement (de 9 jours au total) fut relativement lente : les réponses des fourmis restèrent significatives pendant 4 heures et après 7 heures elles furent encore égales à 2 fois et demi celle contrôle. Ensuite, après être restées un jour sans appareillage et sans nourriture carnée, les fourmis eurent une réponse non significative mais encore notoire. Le jour suivant, leur réponse ne fut plus que très légèrement supérieure à la réponse contrôle, et enfin, 6 jours plus tard, elle lui fut identique. Cette dernière réponse des fourmis fut prise comme second contrôle, et un second conditionnement fut alors réalisé, après un jeûne non excessif. Ce second conditionnement fut tout aussi prononcé (et même un peu plus) que le premier : la cause d'un tel résultat n'est donc pas une grande privation en nourriture carnée de la part des fourmis, mais bien le caractère très motivant pour cette espèce d'une récompense consistant en nourriture carnée, déduction logique puisque les *M. sabuleti* sont essentiellement carnivores. L'extinction de second conditionnement fut longue. Après 8 heures d'extinction, la réponse des fourmis fut encore significative. Suite à cela, après un jour sans appareillage et sans nourriture carnée, la réponse ré-augmenta et des expériences d'extinction permirent de l'amener à une valeur tout juste significative. Après un autre jour sans appareillage et sans nourriture carnée, le conditionnement apparut encore significatif, nécessitant des expériences d'extinction pour disparaître.

Conclusion

Le conditionnement opérant est possible chez la fourmi *M. sabuleti*. Il est plus prononcé lorsqu'il est obtenu en utilisant de la nourriture carnée comme récompense au lieu d'eau sucrée. Il est précis, les fourmis ne répondant qu'à un appareillage identique à celui qui a permis de les conditionner. Tant qu'il n'est pas éteint, un arrêt de toute expérience permet de le ré-accentuer. A peine éteint, un même arrêt ne le diminue ni ne le ré-augmente.

Précis, aisé à réaliser et à quantifier, le conditionnement opérant nous permettra de poursuivre l'étude de la vision des ouvrières de *M. sabuleti*, étude commencée en utilisant le conditionnement classique comme méthode (Cammaerts, 2002).

Chez l'abeille, une expérience de conditionnement opérant, telle un paradigme, a été réalisée (Kisch et Erber, 1999) offrant un vaste champ d'études neurophysiologiques. Toujours chez l'abeille, une technique de conditionnement opérant « collectif », semblable à celle que nous relatons dans le présent travail, a été mise au point et est utilisée (comme nous projetons de le faire avec l'espèce que nous étudions) afin d'analyser des facultés perceptives et l'influence de substances sur le comportement de cet hyménoptère (par exemple : Decourtye *et al.*, 2002).

Remerciements

Nous tenons à remercier Roger Cammaerts qui réalisa la figure 1 et Alain Lenoir qui corrigea notre texte.

Références

Cammaerts M.-C., a. Classical conditioning, temporal and spatial learning in the ant *Myrmica sabuleti*. *Biologia*, in press.

Cammaerts M.-C., b. Spatial conditioning in the ant *Myrmica sabuleti*. *Biologia*, in press.

Cammaerts M.-C., 2002. La perception visuelle chez la fourmi *Myrmica sabuleti*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 15, 19-21.

Decourtye H., Tisseur M., Gandrey J., Pham-Delègue M.H., 2002. Impact de traitements phytopharmaceutiques effectués en conditions semi-naturelles sur les performances d'apprentissage olfactif des butineuses. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 15, 114-118.

Kisch J., Erber J., 1999. Operant conditioning of antennal movements in the honey bee. *Behav. Brain Res.* 99, 93-102.

EVALUATION, PAR LES OUVRIERES DE *MYRMICA SABULETI* (FORMICIDAE), DE LA DISTANCE QU'ELLES PARCOURENT

par Marie-Claire Cammaerts

Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, CP 160/11, Av. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles. mtricot@ulb.ac.be

Introduction

Élevant au laboratoire, depuis 20 ans, des sociétés de *Myrmica sabuleti*, il nous a semblé que les ouvrières parvenaient à évaluer, en quelques jours, les distances qu'elles parcouraient entre deux lieux (nid – eau sucrée, nid – blattes, par exemple). Nous avons tenté d'en savoir plus sur ce sujet.

Matériel et méthode

Chaque expérience se déroule sur quatre sociétés (A, B, C, D) de *M. sabuleti* maintenues au laboratoire dans des nids artificiels. Ces sociétés reçoivent d'abord leur nourriture (blatte, eau sucrée) pendant 6 jours en un lieu précis d'une passerelle ou d'un tunnel (8 cm x 50 cm) (= phase d'entraînement), puis elles subissent 3 tests en 24 heures. Elles reçoivent ensuite à nouveau leur nourriture au même lieu précis, pendant 6 jours (= phase d'entraînement) et sont enfin testées, une seconde fois, 3 fois en 24 heures.

Lors d'un test, les passerelles ou tunnels utilisés pendant les phases d'entraînement sont remplacés par d'autres, intacts, dont les particularités permettent d'analyser comment les ouvrières ont apprécié la distance qu'elles parcouraient entre leur nid et la nourriture. Sur chaque passerelle ou tunnel « test », 4 circonférences (d = 2 cm) sont dessinées au crayon, chacune en un lieu précis (voir les tableaux ci-dessous). Les fourmis entrant dans chaque circonférence en une minute (Ne) et celles présentes dans chaque circonférence au terme de chaque minute (Np) sont comptées pendant 12 minutes. Lors de chaque expérience « test », on établit les valeurs moyennes de Ne et de Np pour chaque circonférence et chaque société. Ensuite, on calcule les moyennes des valeurs obtenues lors des 6 tests (Ne et Np, dans les tableaux ci-dessous).

Résultats

Expérience I : passerelle lignée

Sociétés	A	B	C	D
Phase d'entraînement :				
Traits espacés de (cm) :	1,5	1,5	2	2
Nourriture à (cm = traits) :	30 =20	30 = 20	38 = 19	38 = 19
Tests :				
Traits espacés de (cm) :	1	2	1,5	2,5
Circonférences à (cm) :	2 20 30 49	2 30 40 49	2 28,5 38 49	2 38 47,5 49
(traits) :	20	20	19	19
Résultats :				
Ne	2,4 0,5 2,6 0	0,5 1,5 0,1 0	1,5 0,1 0,5 0	1 0,5 0 0
Np	0,2 0 0,7 0	0 0,5 0 0	0 0 0,2 0	0 0,1 0 0

Les ouvrières se sont déplacées jusqu'à la distance correcte mesurée en cm, sans que celle-ci corresponde à un nombre correct de traits (chiffres en gras). Les ouvrières qui traversent les circonférences placées aux distances correctes sont aussi nombreuses que celles qui traversent la première circonférence, mais elles s'arrêtent plus souvent. Elles

traversent évidemment un peu les circonférences situées aux nombres corrects de traits quand celles-ci sont situées avant celles placées aux distances correctes, et quasi pas les circonférences dessinées aux nombres corrects de traits quand celles-ci se situent plus loin.

Les ouvrières de *M. sabuleti* voient des éléments situés autour et au dessus d'elles, même à grande distance. Elles ont donc peut-être utilisé, dans cette expérience, des repères éloignés du dispositif expérimental.

Dès lors, dans l'expérience suivante, nous les testons sur une passerelle lignée couverte, c'est-à-dire dans un tunnel ligné.

Expérience II : tunnel ligné

Sociétés	A	B	C	D
Phase d'entraînement :				
Traits espacés de (cm) :	1,5	1,5	2	2
Nourriture à (cm = traits) :	30 = 20	30 = 20	38 = 19	38 = 19
Tests :				
Traits espacés de (cm) :	1	2	1,5	2,5
Circonférences à (cm) :	2 20 30 49	2 30 40 49	2 28,5 38 49	2 38 47,5 49
(traits) :	20	20	19	19
Résultats :				
Ne	0,6 1,0 0 0	0,6 0,3 0,9 0	0,5 0,5 0 0	0,6 0,3 0,5 0
Np	0 0,3 0 0	0 0 0,3 0	0 0 0 0	0 0 0 0

Cette fois, les ouvrières se rendent aux nombres corrects de traits parcourus (chiffres en gras), que ces lieux soient situés avant ou après la distance correcte. Les traits sont les seuls repères dont les fourmis disposent et elles les utilisent.

Comment procèdent les ouvrières de *M. sabuleti* lorsqu'elles n'ont plus aucun repère éloigné (immobile) ou jalonnant leur parcours ?

Pour répondre à cette question, dans l'expérience suivante, nous les testons dans un tunnel non ligné, donc blanc.

Expérience III : tunnel blanc

Sociétés	A	B	C	D
Phase d'entraînement :				
Nourriture à (cm) :	26	26	32	32
Tests :				
Circonférences à (cm) :	2 26 32 49	2 26 32 49	2 26 32 49	2 26 32 49
Résultats :				
Ne	0,3 0,8 0,1 0	0,2 0,6 0 0	0,3 0,3 0,7 0	0,3 0,4 0,7 0
Np	0 0,3 0 0	0 0,2 0 0	0 0 0,3 0	0 0 0,3 0

Les ouvrières s'arrêtent à la bonne distance (chiffres en gras). Elles traversent évidemment les circonférences situées à une distance erronée quand celles-ci sont situées avant les circonférences placées aux distances correctes. Dans cette expérience, les fourmis apprécient la longueur de leur trajet sans l'aide de repère, donc par odométrie. Mais, peu le font. Ce système n'est donc sans doute utilisé que lorsqu'aucun autre n'est disponible.

Comment procèdent les ouvrières de *M. sabuleti* quand des embûches surviennent sur un parcours exempt de repères ?

Pour résoudre au moins partiellement cette question, dans l'expérience suivante, nous testons les fourmis dans des tunnels dont la courbe de niveau du plancher change entre les phases d'entraînement et les tests.

Expérience IV : tunnel blanc, plancher dénivelé

Sociétés	A	B	C	D
Phase d'entraînement :				
Dénivellation	$\Lambda\Lambda = 32\text{cm}$	$\Lambda\Lambda = 32\text{cm}$	aucune	aucune
Nourriture à (cm) :	$\rightarrow 26$	$\rightarrow 26$	$\rightarrow 32$	$\rightarrow 32$
Tests :				
Dénivellation	aucune	aucune	$\Lambda\Lambda 32 \rightarrow 26\text{cm}$	$\Lambda\Lambda 32 \rightarrow 26\text{cm}$
Circonférences à (cm) :	2 26 32 49	2 26 32 49	2 26 32 49	2 26 32 49
Résultats :				
Ne	0,7 0,6 0 0	0,4 0,5 0 0	0,4 0,2 0,3 0	0,4 0,2 0,4 0
Np	0,1 0,2 0 0	0,1 0,2 0 0	0 0 0,2 0	0 0 0,2 0

Les nombres obtenus sont faibles, mais les fourmis se lançant dans l'aventure s'arrêtent à la bonne distance (chiffres en gras) mesurée à vol d'oiseau (\rightarrow). Quand le changement consiste en une disparition des dénivellations, le résultat est clair. Quand il consiste en une apparition des dénivellations, il est moins clair car les fourmis traversent les circonférences situées à une distance erronée afin d'atteindre celles correctes situées plus loin.

Les fourmis pourraient être déviées momentanément vers la gauche ou la droite (comme elles le sont dans cette expérience, vers le haut et le bas).

Dès lors, une expérience ultérieure à réaliser consisterait à tester les ouvrières de *M. sabuleti* dans des tunnels à chicanes variables.

Conclusion - Discussion

En résumé, les ouvrières de *M. sabuleti* apprécient la distance qu'elles parcourent :

- en priorité en utilisant des repères éloignés (immobiles),
- puis en utilisant des repères jalonnant leur trajet,
- et en dernier recours, par simple odométrie, c'est-à-dire physiologiquement.

Elles parviennent à corriger leur appréciation de la distance parcourue quand des embûches (telles des changements de niveau) surviennent sur leur parcours.

Ces travaux rendent compte de l'aptitude souvent constatée des fourmis à regagner les abords du nid après une exploration, regagner les abords du nid après la découverte d'un nouveau site à nicher, regagner un endroit interne au nid où une demande (par exemple de nourriture) leur a été faite (ces actes se faisant sans dépôt de piste).

Nos résultats sont à rapprocher de ceux réalisés sur l'abeille : dans un tunnel opaque ligné, l'abeille évalue la distance qu'elle parcourt par le nombre de lignes qu'elle voit défiler (conférence du Prof. Menzel au colloque de la section française de l'IUSSI, 2002) (ce qui correspond à notre expérience II), ainsi que sur d'autres fourmis (par exemple sur *Cataglyphis* (Wohlgemuth et al., 2001) : cette fourmi évalue la distance qu'elle parcourt par odométrie, et estime en réalité la somme des projections horizontales des segments ascendants et descendants de son trajet (ce qui correspond à notre expérience IV).

Remerciements

Nous tenons à remercier David Cammaerts qui nous incita à réaliser ce travail, ainsi que Roger Cammaerts et Alain Lenoir qui en corrigèrent le texte.

Référence

Wohlgemuth S., Ronacher B., Wehner R. 2001. Ant odometry in the third dimension. Nature 411, 795-798.

L'ENTERREMENT DES CADAVRES CHEZ LE TERMITE CHAMPIGNONNISTE *PSEUDACANTHOTERMES SPINIGER* (TERMITIDAE, MACROTERMITINAE) : ANALYSE DU COMPORTEMENT NECROPHORIQUE ET DE SON INDUCTION

par **Thomas Chouvenc***, **Alain Robert***, **Etienne Sémon**** et **Christian Bordereau***

* UMR CNRS 5548, Communication Chimique, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon

tomchouv@hotmail.com

** UMR INRA Arôme, 17 rue Sully, 21000 Dijon

Introduction

Chez les insectes sociaux, l'apparition d'un cadavre au sein de la colonie constitue un facteur de risque important dans la propagation des agents pathogènes. Il a pu être observé chez de nombreuses fourmis (Wilson et al., 1958, Ataya & Lenoir, 1984) ainsi que chez les abeilles (Visscher, 1983) des comportements de rejet des cadavres hors de la colonie. Chez de nombreuses espèces de termites, les cadavres sont éliminés par nécrophagie par les ouvriers avant qu'ils ne se décomposent. Cependant, après l'essaimage, lors de la fondation d'une nouvelle colonie, il y a absence d'ouvriers. Afin d'éviter une épidémie, les essaimants vont donc être contraints de prendre en charge un cadavre, qu'il soit issu de la mortalité larvaire ou adulte en cas de fondation par pléométrie (fondation à plusieurs mâles et femelles). Chez *P. spiniger*, les essaimants étant en fondation claustrale, ils ne peuvent pas rejeter le cadavre hors de la nouvelle colonie. Par ailleurs, ils ne se nourrissent pas par eux-mêmes (ils peuvent jeûner plusieurs mois) et ne peuvent donc pas éliminer le cadavre par nécrophagie. Il a ainsi pu être constaté qu'ils sont capables d'isoler physiquement un cadavre du reste de la colonie, en l'enterrant au sein même de la loge royale. L'objectif de cette étude est de décrire le comportement nécrophorique chez les essaimants de *P. spiniger* et d'en comprendre les mécanismes inducteurs.

Matériel et méthodes

P. spiniger est un termite champignoniste largement répandu en Afrique sub-saharienne. Les colonies utilisées pour cette étude sont élevées dans des terrariums situés dans une pièce climatisée (28°C, 80% HR, photopériode 12h/12h). Elles sont nourries avec du bois légèrement décomposé et la terre est maintenue humide. A l'essaimage, les individus sont capturés par un piège lumineux ($\lambda=300-400\text{nm}$), désaillés, et placés sur du sable dans des boîtes de Petri où ils sont stockés pour les expériences.

Observation et mesure de l'activité nécrophorique

Un cadavre d'essaimant (mort depuis 6h) est placé dans une arène en présence de 10 essaimants vivants et l'activité de recouvrement du cadavre est observée et quantifiée. Cependant, les individus de cette espèce ont tendance à recouvrir tous les corps étrangers à la colonie. Afin de mesurer l'activité réelle d'enterrement, deux morceaux de papier filtre de 5mm x 10mm sont placés dans une boîte de Petri, sur du sable humide. L'un est imbibé de 5 μl d'une solution témoin et l'autre, d'un extrait de cadavre. La quantité de sable déposée sur le papier témoin est comparée à la quantité de sable déposée sur le papier test. Après 6h d'expérience en présence de 10 essaimants, le sable déposé sur les deux leurres est récupéré, séché, puis pesé. L'expérience est répétée un nombre de fois suffisant pour l'application d'un test t de Student apparié.

Les extraits sont réalisés avec le dichlorométhane selon le protocole suivant : 10g d'individus (poids frais) sont mélangés à 10 ml de solvant pendant 20 minutes. La solution filtrée obtenue a une concentration équivalant à 1 mg d'individu / μ l.

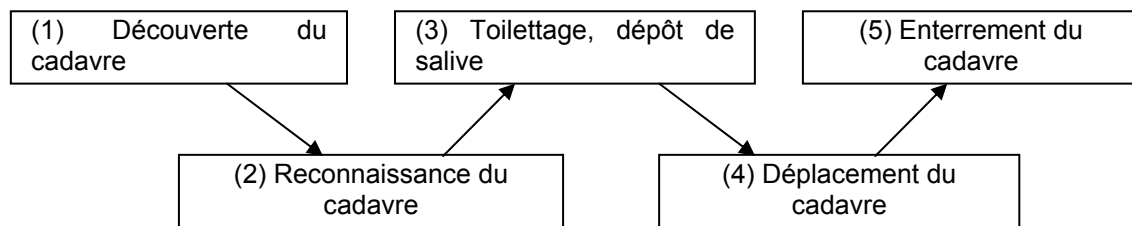
Les différentes solutions testées sont:

- Cadavres F0 (CF0) : les individus sont tués par le froid (30min à -20°C), décongelés à l'air libre pendant 5 min, puis plongés dans le solvant. Cette solution servira de témoin.
- Cadavres F1 (CF1) : Les individus sont tués par le froid, les cadavres sont ensuite laissés à l'air libre à 25°C pendant 1 jour, avant d'être plongés dans le solvant.
- Cadavres F8 (CF8) : Les individus sont tués par le froid, les cadavres sont ensuite laissés à l'air libre à 25°C pendant 8 jours, avant d'être plongés dans le solvant.

L'analyse chimique des échantillons est effectuée par chromatographie en phase gazeuse (Agilent Technologie 6890) couplée à un spectromètre de masse (Agilent Technologie 5973) (CPG-SM).

Résultats

Le comportement nécrophorique des essaimants de *P. spiniger* est très stéréotypé et peut être schématisé dans un éthogramme :



Le cadavre est rapidement découvert (1) par la prospection aléatoire des individus dans l'arène. La reconnaissance du cadavre (2) nécessite des palpations antennaires et léchages rapides (contacts avec les palpes labiaux et maxillaires) car, quand les essaimants sont confrontés en même temps à un grillage recouvrant un cadavre et à un grillage témoin, les deux sont enterrés de façon similaire. Un toilettage minutieux du cadavre (3) (allogrooming) a lieu et dure de 2 à 3 heures ce qui a pour conséquence de le recouvrir entièrement de salive. Le cadavre est ensuite déplacé dans l'arène (4) par un ou parfois deux individus, puis est déposé contre le rebord de la boîte de Petri, généralement à l'opposé de l'endroit où se sont regroupés les individus. Un individu va alors déposer quelques grains de sable imbibés de salive sur le cadavre. A partir de ce moment, le cadavre ne sera plus déplacé et d'autres individus vont se mettre à le recouvrir de sable (5) (Fig.1).

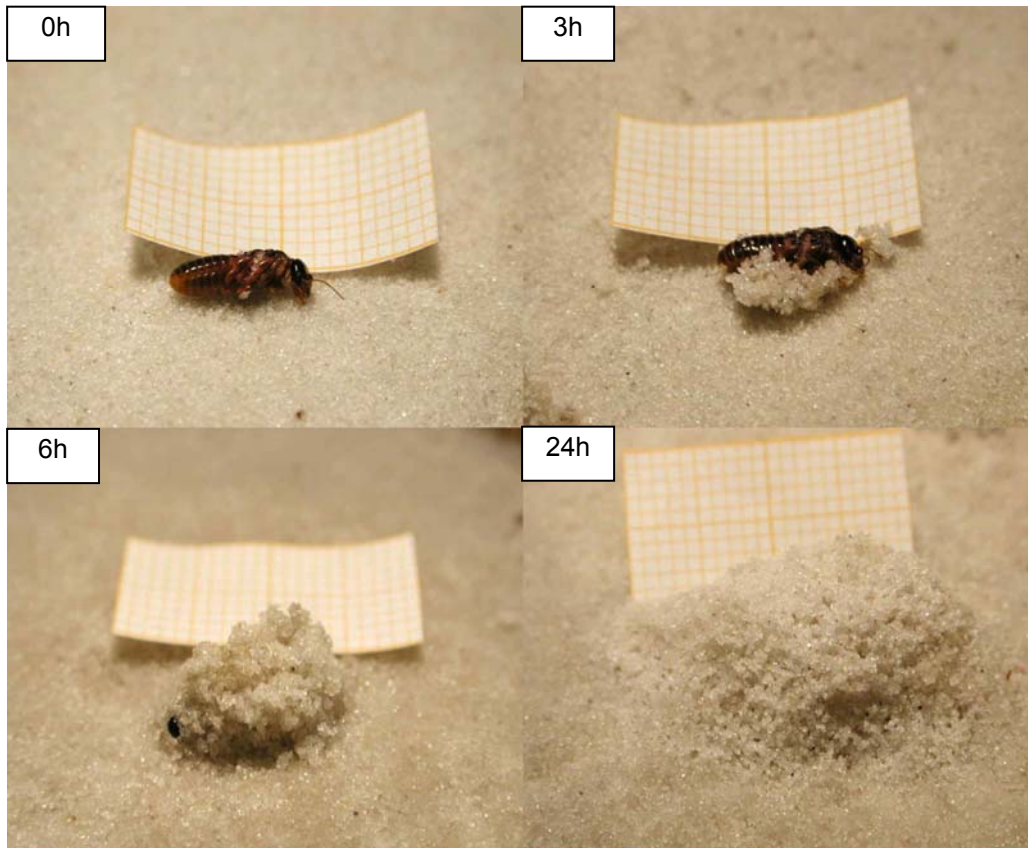


Figure 1 : Évolution dans le temps de l'enterrement d'un cadavre par les essaimants

Rôle de la salive

En utilisant deux morceaux de papier filtre, l'un imbibé d'eau et l'autre imbibé de salive, ce dernier provoque l'enterrement de manière plus importante. Il semble donc que la salive prend une part importante dans l'induction de l'enterrement. Par ailleurs il a été observé que des cadavres recouverts de salive présentent une croissance fongique plus faible que des cadavres non toilettés. La salive joue donc un rôle de barrière chimique contre la propagation des agents pathogènes.

Induction du comportement nécrophorique

Les essaimants enterrent significativement plus l'extrait de Cadavres F1 que l'extrait de Cadavres F0 (témoin) ($n=30$, test t apparié, $p=0,046$). Il y a donc dans un cadavre décomposé de 1 jour des substances capables de provoquer le comportement d'enterrement et ces substances peuvent être extraites par le dichlorométhane. L'activité observée avec l'extrait Cadavres F8 est encore plus significative ($p=0,001$).

L'analyse en CPG-SM a permis d'identifier et de quantifier 51 produits issus de la décomposition et certains d'entre eux, les composés majeurs, ont pu être testés par la suite un par un.

Testés seuls, les composés majeurs émis par un cadavre ne sont pas capables d'induire le comportement d'enterrement chez les essaimants, aux concentrations de l'extrait.

Cependant, une solution artificielle composée des 6 acides gras (AGs) aux concentrations de référence permet d'obtenir un enterrement significatif (Fig.2a, $n=30$, test t apparié, $p=0,03$).

	CR	SR
-Acide tétradécanoïque	0,015	NR
-Acide palmitique	0,300	NR
-Acide stéarique	0,200	50
-Acide palmitoléique	0,050	50
-Acide oléique	0,500	100
-Acide linoléique	0,200	100
-Indole	0,010	10
-Phénol	0,004	10

Tableau 1. Molécules testées dans l'induction du comportement nécrophorique. **CR**= Estimation des concentrations de référence (extrait cadavres de 8 jours (F8)) en mg/ml. **SR**= Seuil de réponse en mg/ml. **NR**= Pas de réponse significative dans une échelle de 0,001 à 100 mg/ml. **AGs**= Mélange d'acides gras. **S-C**= Solution mélange Simulation-Cadavre

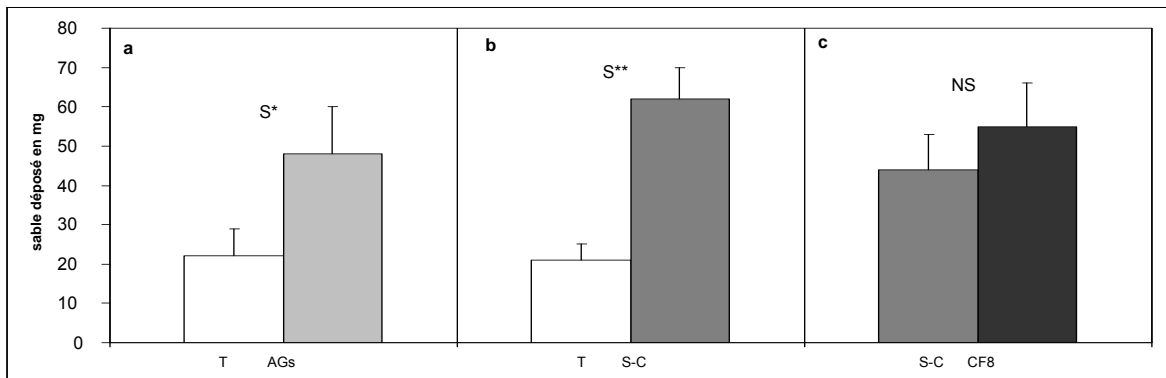


Figure 2. Activité d'enterrement chez les essaimants de *P. spiniger*, mesurée en mg de sable déposés sur les leurres.

T= témoin (dichlorométhane). **AGs**= mélange d'acides gras. **S-C**= Simulation Cadavre. **CF8**= Cadavre F8

En ajoutant à la solution d'acides gras mélangés (AGs) de l'indole et du phénol aux concentrations de référence pour obtenir ainsi la solution " Simulation - Cadavre " (S-C), on obtient une réponse d'enterrement très significative (Fig.2b, n=30, test t apparié, p= 0,007).

Enfin, en testant la solution artificielle " Simulation - Cadavre " face à l'extrait de cadavres de 8 jours (cadavre F8), on obtient une différence d'enterrement non significative (Fig.2c, n=30, test t apparié, p=0,31).

Cette dernière expérience montre donc que les essaimants ne sont pas capables de discriminer la solution artificielle à base d'acides gras, de phénol et d'indole (Simulation - Cadavre) de l'extrait de cadavres de 8 jours (cadavre F8).

Ce mélange de substances, en concentrations estimées dans l'extrait de cadavres, permet donc d'induire le comportement d'enterrement chez les essaimants de *P. spiniger*.

Conclusion

Chez le termite champignoniste *Pseudacanthotermes spiniger*, il a été démontré qu'au sein d'un groupe artificiel d'essaimage, les individus sont capables de prendre en charge un cadavre et de l'isoler physiquement du groupe en l'enterrant.

Ce comportement d'enterrement comporte différentes phases. La découverte du cadavre et la reconnaissance du cadavre se font uniquement par chémo-réception de contact en utilisant la palpation antennaire. Le cadavre est ensuite toiletté et recouvert de salive. Ce dépôt pourrait constituer une barrière chimique contre les pathogènes et retarder la décomposition car, chez *P. spiniger*, la salive contient des peptides antifongiques et antibiotiques (Lamberty, 2001). De plus, ce dépôt semble renforcer le comportement nécrophorique. Enfin, le cadavre est toujours déplacé à distance du groupe avant d'être recouvert de sable et complètement enterré.

Le comportement nécrophorique chez les essaimage a donc comme conséquence la formation de deux barrières. L'une chimique avec la salive et l'autre physique avec le recouvrement complet du cadavre par un substrat, sable ou terre.

Cette activité est principalement provoquée par des composés issus du cadavre et 51 d'entre eux, extraits par le dichlorométhane, ont pu être identifiés. L'induction du comportement nécrophorique semble due, non pas à un seul composé, mais à un bouquet complexe de substances. Une solution appelée ici "Simulation - Cadavre", composée d'acides gras, d'indole et de phénol est capable d'induire l'enterrement de cadavres. Cependant, comme il a été observé chez les fourmis (Gordon, 1982), il est possible que ce mode d'induction diffère selon le contexte social dans lequel sont testés les individus.

Ainsi il est montré pour la première fois que l'activité nécrophorique chez des essaimage de termites est due à une induction d'ordre chimique et qu'elle requiert un mélange de substances à base d'acides gras.

Références

Ataya H. & Lenoir A., 1984. Le comportement nécrophorique chez la fourmi *Lasius niger* L. *Ins. Soc.*, 31, 20-33.

Gordon D.M., 1982. Dependence of necrophoric response to oleic acid on social context in the ant *Pogonomyrmex badius*. *J. Chem. Ecol.*, 9, 104-111.

Lamberty M., Zachary D., Lanot R., Bordereau C., Robert A., Hoffmann J.A. & Bulet P., 2001. Constitutive expression of a cysteine-rich antifungal and linear antibacterial peptide in a termite insect. *J. Biol. Chem.*, 276, 4085-4096.

Visscher P.K., 1983. The honey bee way of death: necrophoric behaviour in *Apis mellifera* colonies. *Anim. Behav.*, 31, 1070-1076.

Wilson E.O., Durlach N.E. & Roth L.M., 1958. Chemical releasers of necrophoric behaviour in ants. *Psyche*, 65, 108-114.

Wilson E.O., 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA, 548 pp.

**STRUCTURE GENETIQUE, APPARENTEMENT ET STRATEGIES
REPRODUCTRICES A L'ECHELLE D'UNE POPULATION CHEZ *CATAULACUS
MCKEYI* (MYRMICINAE), UNE FOURMI A PLANTE**

par Gabriel Debout et Doyle McKey

CEFE-CNRS (UMR 5175), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5
debout@cefe.cnrs-mop.fr

Introduction

Les interactions plante-fourmi sont des interactions biotiques très courantes, en particulier en milieu tropical. L'apparition de ces relations étroites aurait eu lieu plusieurs fois indépendamment au cours de l'évolution. Ces associations sont le plus souvent d'ordre mutualiste, et constituent 4 grands groupes selon la nature du bénéfice retiré par la plante au sein de l'interaction. Ce bénéfice peut ainsi être (i) une aide à la pollinisation, (ii) une aide à la dispersion des graines, (iii) un apport nutritif, ou bien (iv) une protection anti-herbivore. C'est dans ce cadre des mutualismes de protection plante-fourmi que nous nous plaçons. Ils concernent plus d'une centaine de genres de plantes et plus d'une quarantaine de genres de fourmis (Davidson & McKey, 1993).

Comme toutes les interactions mutualistes, des espèces viennent profiter des ressources accordées par l'un ou l'autre des partenaires de l'interaction. Dans la littérature, seuls cinq cas ont été décrits de mutualisme de protection plante-fourmi parasités par des fourmis (Debout, 2003) : 1 cas où l'espèce parasite n'offre aucune protection (*Pseudomyrmex* en Amérique Centrale [Janzen, 1975]) ; 4 cas où les fourmis parasites apportent une protection anti-herbivore mais castrent leur plante-hôte afin de détourner toute l'allocation des ressources de cette plante vers la croissance et la survie (*Crematogaster nigriceps* au Kenya [Young *et al.* 1997] ; *Allomerus cf. demerarae* au Pérou [Yu & Pierce, 1998] ; *Allomerus octoarticulatus* au Brésil [Izzo & Vasconcelos, 2002] ; et *Crematogaster dohrni* en Inde [Gaume *et al.*, soumis]).

Le système *Leonardoxa africana*

Le système *Leonardoxa africana* (Césalpinioïdée africaine de sous-bois) est un complexe de 4 sous-espèces qui se distribuent allopatricquement à l'intérieur du massif forestier littoral du Golfe de Guinée (Afrique Centrale). La variation géographique des traits biologiques (fixés ou encore variables) au sein du complexe concerne surtout des caractères liés à l'interaction avec les fourmis.

La sous-espèce *Leonardoxa africana africana*

Cette sous-espèce est répartie communément, mais de manière strictement discontinue, dans la forêt atlantique littorale du Cameroun. Elle est spécifiquement associée à deux espèces de fourmis *Petalomyrmex phylax* (Formicinae) et *Cataulacus mckeyi* (Myrmicinae). Les deux caractères morphologiques de la plante d'importance pour les fourmis sont des domaties (tiges renflées et creuses) dans lesquelles les fourmis nidifient, et des nectaires extrafloraux, situés à la base des feuilles matures et qui sont la source de nourriture principale, voire unique, des deux espèces de fourmis symbiotiques. Chaque arbre abrite un nid d'une seule des deux espèces de fourmis.

La fourmi *Cataulacus mckeyi*

Cette espèce est notre modèle d'étude. Elle est en fréquence variable dans chaque population de plantes-hôtes, mais toujours inférieure à la fréquence de *P. phylax*. La myrmicine *C. mckeyi* utilise les ressources de la plante mais ne présente aucun

comportement actif de protection anti-herbivore. Sa présence est donc un coût pour la plante, et un coût pour la fourmi mutualiste puisqu'elle lui soustrait une certaine quantité de la ressource—arbre. Pour mieux comprendre comment se fait la cohabitation entre les deux espèces de fourmis, et mieux évaluer les termes de la compétition pour l'accès à l'arbre, il convenait de mieux connaître le fonctionnement propre à chaque espèce de fourmi. C'est l'objectif de cette étude, en ce qui concerne l'espèce parasite *C. mckeyi*.

Principaux résultats

Structuration génétique à différentes échelles spatiales

Pour étudier la structuration génétique à plusieurs échelles de cette espèce, nous avons construit une banque microsatellite, mettant au point 11 locus polymorphes (Debout *et al.*, 2002a). Nous avons ensuite considéré une population de plantes-hôtes, dans laquelle l'espèce *C. mckeyi* était en fréquence importante (~25% des arbres). Notre étude a considéré l'intégralité des arbres occupés par cette espèce (soit 75 nids).

Une étude précédente (Debout *et al.*, 2002b) portant sur les niveaux d'apparentement intra-colonie dans ce même site BOU, et les conséquences en terme de structure spatiale des colonies a montré que : l'apparentement entre ouvrières du même nid est de 0,72 (SE=0,01) ; entre ouvrières de 2 nids voisins de 0,255 (SE=0,0417) ; et entre ouvrières de 2 nids différents dans la population de 0,0027 (SE=0,0037) (Figure 1 : régression génétique sur les nids). La combinaison de ces résultats génétiques avec des approches comportementale et chimique a permis de caractériser une structure particulière des colonies de *C. mckeyi*, la polydomie (Debout *et al.*, 2003). Cette structure est en fréquence 30 % au sein des nids de la population étudiée.

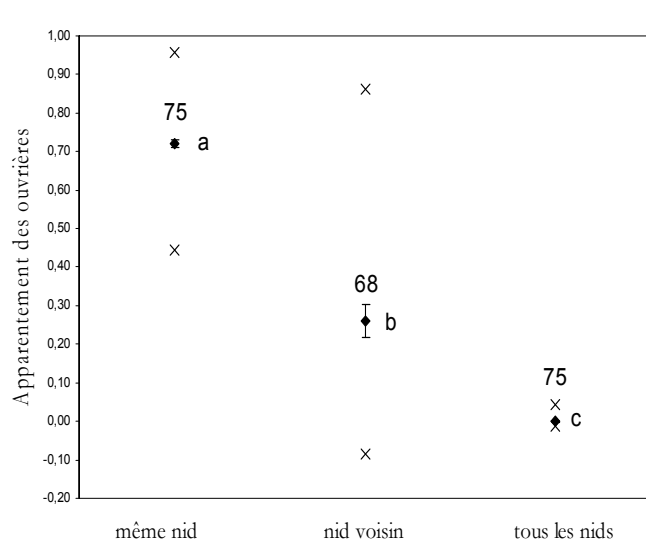


Figure 1.

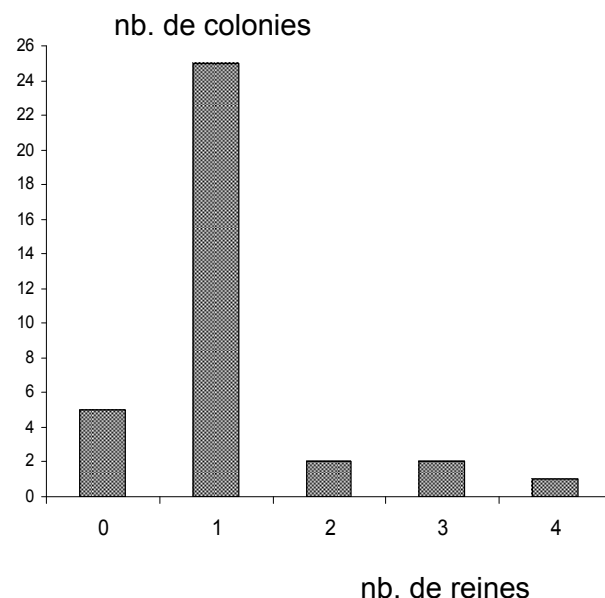


Figure 2.

A l'échelle de la population étudiée, l'apparentement moyen intra-colonie est de 0,71, ce qui n'est pas significativement différent de 0,75, l'attendu théorique dans des conditions de monogynie, monoandrie et non reproduction des ouvrières. Le calcul du nombre moyen efficace de reines par colonie (Ross 1993) donne effectivement une valeur non différente de 1 (1,07 [SE=0,02]), et le nombre moyen efficace de pères par colonie (Chevalet & Cornuet 1982) est de 1,15 (SE=0,06). La structure reproductrice de chaque colonie chez cette espèce *C. mckeyi* se caractérise donc par une monogynie de règle (1 femelle pondeuse) et une polyandrie facultative (1-2 pères par colonie). La monogynie est confirmée par la dissection de 35 colonies pour lesquelles le nombre de reines en activité

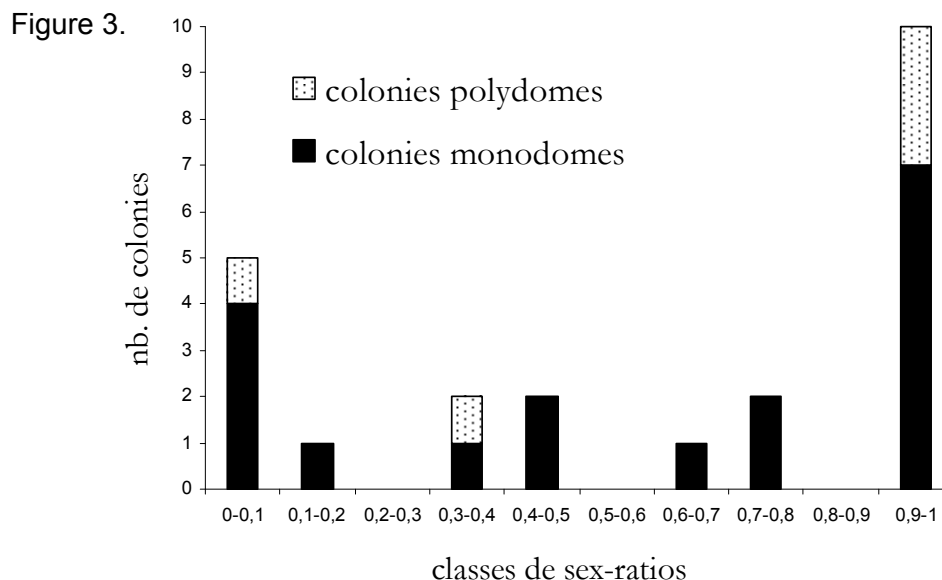
a été compté : on trouve une distribution du nombre de colonies en fonction du nombre de reines avec un net mode à 1 reine/colonie (Figure 2).

Toujours dans cette même population de plantes-hôtes, où la population de *C. mckeyi* a été génotypée dans son intégralité, nous ne mettons en évidence aucun isolement par la distance ($r^2=0,006$; pente=0,023 ; test d'isolement : $P=0,165$), et les apparentements entre les reines, entre les pères putatifs et entre les reines et les pères au sein de la population sont tous nuls. Le système d'appariement chez cette espèce est donc de nature panmictique, soit que cette population étudiée ait atteint une taille efficace assez grande, soit que les échanges entre populations proches soient importants.

Les premiers résultats à l'échelle régionale (c'est-à-dire à l'échelle de l'aire de répartition de la plante) sur une vingtaine de populations de plantes-hôtes montrent (i) une diversité génétique élevée chez les deux espèces de fourmis *P. phylax* et *C. mckeyi*, (ii) une diminution de la richesse allélique du nord vers le sud de l'aire de répartition, et ce pour les deux espèces, et (iii) un isolement par la distance significatif pour les deux espèces, mais plus important pour *C. mckeyi*. A partir de la pente de la droite d'isolement, on peut calculer un estimateur de dispersion σ^2 . En effet la pente est estimée selon la formule $1 / (4 \pi N \sigma^2)$ où N est l'effectif efficace dans la population (Leblois *et al.*, 2000). Pour *P. phylax*, $N=388 (\pm 85)$ soit $\sigma^2p = 0,004$, alors que pour *C. mckeyi* $N=44 (\pm 42)$ soit $\sigma^2c = 0,019$. En conclusion, l'espèce parasite *Cataulacus* semble disperser plus que la mutualiste *Petalomyrmex*, le fort isolement par la distance pour la première étant sans doute à la faible taille efficace de la majorité des populations.

Structure sociale

La dissection de 30 colonies dans la population d'étude a été entreprise. La taille moyenne des colonies est de 306 ouvrières/colonie, ce qui est relativement petit par rapport à la moyenne connue chez les fourmis. Les ressources sont plutôt allouées à la croissance qu'à la reproduction (le ratio d'allocation moyenne est de 0,89 en faveur de la croissance). Enfin, la sexe ratio de la population est à l'équilibre (SRI=0,53) mais recouvre une grande disparité à l'échelle des colonies (Figure 3).



On observe effectivement un biais fréquent de la sex-ratio d'investissement en faveur de l'un ou l'autre sexe, ce biais étant souvent total (production d'un seul des deux sexes). Notre étude n'a pas permis de trouver des facteurs écologiques ou génétiques qui

pourraient expliquer l'existence de ces split sex ratios chez cette espèce. On ne peut donc pas écarter pour l'instant que cela soit des artefacts dus au faible effectif de sexués produit dans chaque colonie (Debout, 2003)

Conclusion

Ce système d'interaction entre des fourmis et leur plante-hôte présente plusieurs intérêts : comme la colonie de fourmis est logée dans les domaties de l'arbre, on a une appréhension de la totalité de la colonie ce qui permet une estimation fiable des paramètres d'allocation.

La spécificité du système autorise la comptabilité de toutes les sources de nourriture, une estimation facile des coûts et des bénéfices. C'est donc un système idéal pour une approche de type " communauté ". Enfin dernier avantage, et non des moindres, les deux espèces de fourmis associées à *L. a. africana* ne sont pas agressives, ce qui facilite les manipulations.

Cette étude a permis de mieux comprendre la biologie de l'espèce *C. mckeyi*, préalable indispensable à la compréhension des relations entre les deux espèces de fourmis, et les conditions de stabilité du système. Pour *C. mckeyi*, nous avons entre autre montré que cette espèce présentait une utilisation particulière du milieu (polydomie), de lapanmixie à l'échelle d'une population, des colonies de petite taille avec une production précoce de sexués (en effectifs faibles). Liés à une faible longévité (2-3 ans) (données non publiées), tous ces traits d'histoire de vie caractérisent une espèce à stratégie dispersive, typique pour une espèce parasite spécifique d'un mutualisme symbiotique.

Remerciements

Ces travaux ont bénéficié d'un financement de l'IFB (Institut Français de la Biodiversité) et de l'accord du Ministère camerounais de la Recherche, de la Science et des Techniques. Nous remercions A. Dalecky, A. Ngomi Ngomi et B. Di Giusto pour leur aide sur le terrain, et les laboratoires de génétique du CBGP et du CEFÉ pour l'accueil et les conseils techniques

Références

- Chevalet C., Cornuet J.M., 1982. Etude théorique sur la sélection du caractère " production de miel " chez l'Abeille. I. Modèle génétique et statistique. *Apidologie* 13 : 39-65.
- Davidson D.W., McKey D., 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Research* 2:13-83.
- Debout G., 2003. Parasite et mutualisme de protection – Le cas de *Cataulacus mckeyi*, fourmi symbiotique de *Leonardoxa africana africana*. Mémoire de Thèse de Doctorat, Université Montpellier II.
- Debout G., Provost E., Renucci M., Tirard A., Schatz B. & McKey D., 2003. Colony structure in a plant-ant: behavioural, chemical and genetical study of polydomy in *Cataulacus mckeyi* (Myrmicinae). *Oecologia* 137 : 195-204.
- Debout G., Dalecky A., Mondor G., Estoup A. & Rasplus J.-Y., 2002a. Isolation and characterisation of polymorphic microsatellites in the tropical plant-ant *Cataulacus mckeyi* (Formicidae: Myrmicinae). *Mol. Ecol. Notes*, 2: 459-461.
- Debout G., Schatz B., Provost E., Renucci M., Tirard A. & McKey D., 2002b. Le syndrome de polydomie chez *Cataulacus mckeyi*, une fourmi à plante. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 15 : 58-62.

Gaume L., Zacharias M., Borges R.M. (soumis). Ant-plant conflicts and a novel case of castration parasitism in a myrmecophyte.

Izzo T.J., Vasconcelos H.L., 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia* 133: 200-205.

Janzen D.H., 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 937-938.

Leblois R., Rousset F., Tikel D., Moritz C., Estoup A., 2000. Absence of evidence for isolation by distance in an expanding cane toad (*Bufo marinus*) population: an individual-based analysis of microsatellite genotypes. *Mol. Ecol. Notes* 9: 1905-1909.

Ross K.G., 1993. The breeding system of the fire ant *Solenopsis invicta*: effects on colony genetic structure. *Am. Nat.* 141: 554-576.

Young T.P., Stubblefield C.H., Isbell L.A., 1997. Ants on swollen-thorn acacias: species coexistence in a simple system. *Oecologia* 109: 98-107.

Yu D.W., Pierce N.E., 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 375-382.

COMMENT LES FOURMIS *FORMICA RUFA* L. UTILISENT-ELLES LES REPERES VISUELS POUR ATTEINDRE UN SITE ALIMENTAIRE ?

par Virginie Durier, Paul Graham & Thomas Collett

School of Life Sciences, University of Sussex, Brighton, BN1 9QJ, Royaume-Uni
virginie.durier@univ-rennes1.fr

Introduction

Les fourmis utilisent les objets présents dans leur environnement pour retrouver le nid ou des sources de nourriture (Collett et al, 1992; Graham & Collett, 2002). Ces objets servent de repères visuels pour atteindre un site connu et pour localiser de façon précise soit l'entrée du nid, soit la source de nourriture. Cartwright et Collett (1983) ont élaboré le modèle du "cliché photographique" pour tenter d'expliquer comment se déroule l'approche d'un but, défini par des repères visuels. Selon ce modèle, les individus apprennent la position des repères sur leur rétine quand ils sont sur le site à retrouver, ayant ainsi une sorte de cliché de l'environnement perçu depuis le site. Lors des approches ultérieures, ils se déplacent de manière à diminuer les différences entre l'image perçue et l'image apprise.

Le but de cette expérience est de déterminer quelles sont les caractéristiques des repères visuels utilisés par les fourmis pour localiser précisément un site alimentaire. Notre hypothèse est que les fourmis peuvent utiliser 1) des caractéristiques propres aux repères (la taille angulaire des repères sur la rétine telle que perçue depuis la nourriture), 2) des caractéristiques liant les repères entre eux (la distance angulaire entre les repères depuis la nourriture).

Méthode

La méthode générale utilisée pour tester ces deux hypothèses est d'entraîner des fourmis marquées à trouver de la nourriture (eau sucrée) à un point précis par rapport à des cylindres noirs utilisés comme repères visuels. Après une vingtaine de trajets, soit la taille des repères, soit la position des repères les uns par rapport aux autres est modifiée et aucune nourriture n'est placée dans le dispositif expérimental. Pour chaque fourmi, l'approche du site et la recherche qui suit, sont filmées. Les coordonnées ainsi que l'orientation du corps de l'individu sont enregistrées toutes les 20 msec.

Résultats

Les fourmis se réfèrent-elles à la taille angulaire des repères ?

Pendant l'apprentissage, la nourriture est placée au milieu de 2 cylindres noirs de même taille. Lors du test, la taille des cylindres est modifiée, l'un est plus petit et l'autre plus grand que ceux utilisés pendant l'apprentissage. Si les fourmis utilisent la taille angulaire des repères, telle que perçue depuis le site alimentaire, pendant le test, elles doivent chercher la nourriture à l'endroit où les repères apparaissent sur leur rétine de la même taille que pendant l'apprentissage. Elles doivent donc chercher près du petit repère et loin du grand (cf. cercle blanc Fig.1b).

Les fourmis se dirigent, pendant leur approche de la nourriture, vers le repère qui est plus petit que la taille attendue. Quand elles partent à 40 cm du site alimentaire, pendant le test, les trajets sont orientés vers le petit repère qui, au contraire du grand repère, est plus petit que la taille attendue. Par contre, quand elles partent à 1m de la nourriture, leurs trajets sont d'abord orientés vers le grand repère, qui est alors plus petit que la taille

attendue. Après 30 cm, les trajets changent d'orientation et les fourmis se dirigent vers le petit repère. A cette distance, le grand repère a atteint la taille attendue (Fig.1).

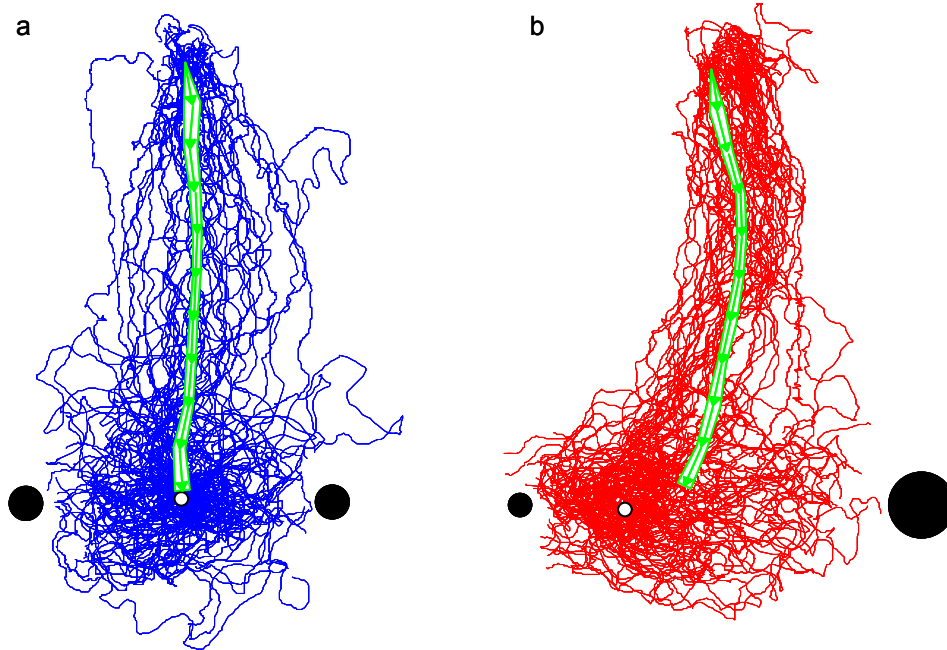


Figure 1 : Ensemble des trajets enregistrés dans la situation de contrôle (a – les deux repères sont de même taille) et dans la situation de test (b – les deux repères sont de taille différente). Les cercles noirs représentent les cylindres noirs, le cercle blanc indique la position théorique du site alimentaire déduite de la taille angulaire des repères telle que perçue depuis les abords de la nourriture pendant l'apprentissage. L'approche du site a été divisée en secteur de 10 cm à partir du point de départ, l'orientation du vecteur moyen de chaque secteur est représentée en vert, ainsi que les intervalles de confiance à 95%.

Nous avons démontré que les fourmis fixent beaucoup plus les repères quand ceux-ci sont plus petits que la taille attendue, i.e. la taille des repères telle que perçue au site alimentaire pendant l'apprentissage (sign test, $p < 0.01$) (Fig.2).

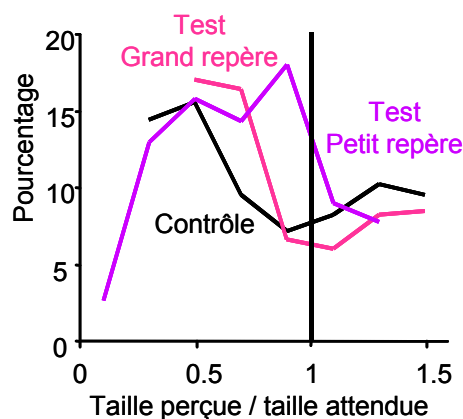


Figure 2 : Temps passé à fixer les repères en fonction de leur taille angulaire sur la rétine. Lorsque le rapport taille perçue/taille attendue est égal à 1, les fourmis voient le repère en question de la même taille que depuis le site alimentaire pendant l'apprentissage.

Les fourmis utilisent-elles la distance angulaire entre les repères ?

Pendant l'apprentissage, la nourriture est placée au centre d'un ensemble de 3 cylindres de taille identique. Les cylindres forment un triangle équilatéral de sorte que, depuis le site alimentaire, ils se trouvent à 120° les uns des autres (Fig.3a). Lors du test, la position des cylindres les uns par rapport aux autres est modifiée. Les fourmis peuvent alors chercher dans 2 sites alimentaires potentiels, selon les caractéristiques des repères auxquelles elles se réfèrent. Depuis l'endroit marqué T (Fig.3), la taille des repères sur la rétine correspond à celle de l'apprentissage mais pas la distance angulaire les séparant (angle entre les repères). Depuis l'endroit marqué A, la distance angulaire entre les repères correspond à l'apprentissage mais pas leur taille angulaire sur la rétine.

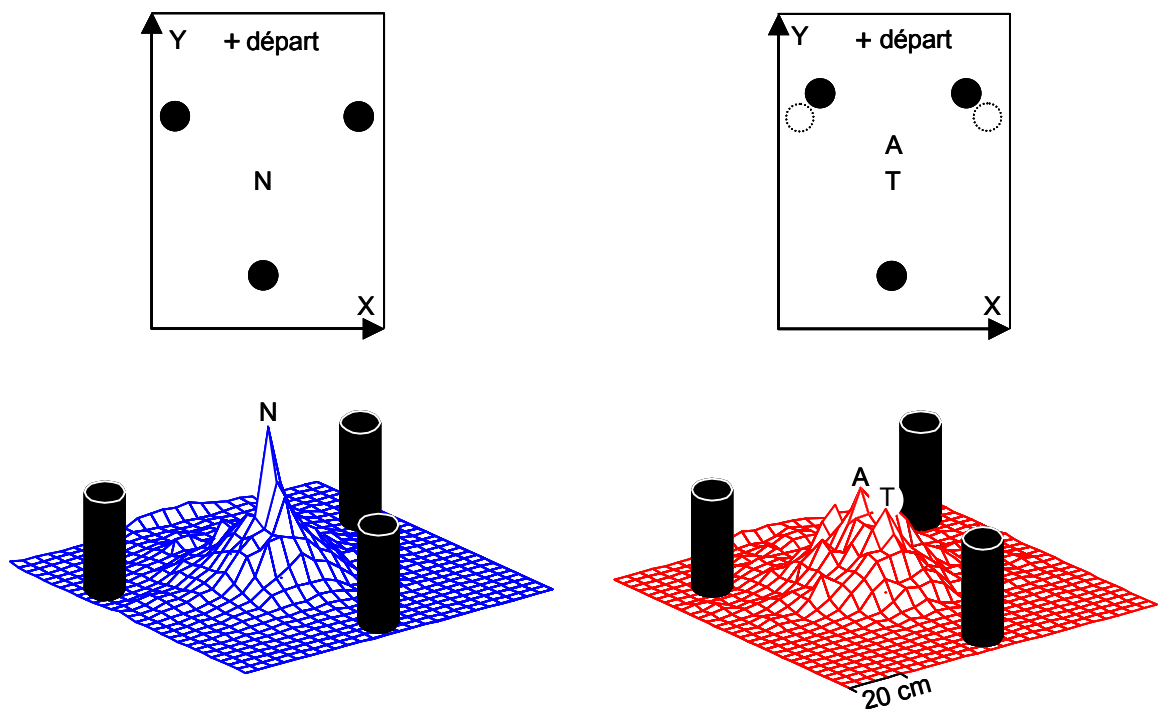


Figure 3 : Dispositif expérimental (en haut) et distribution de la recherche du site alimentaire (en bas) dans la situation de contrôle (à gauche) et dans la situation de test (à droite). Les cercles noirs représentent la position des cylindres pendant l'enregistrement (contrôle et test). Dans la situation de test (à droite), les cercles en pointillés indiquent la position dans laquelle étaient les cylindres pendant l'apprentissage.

Les 2 distributions représentées sur la figure 3 sont significativement différentes (Mann-Whitney, $p < 0.001$). Alors que la recherche dans la situation de contrôle est centrée sur le site alimentaire, celle observée lors du test semble être bi-modale avec un pic à chacun des sites indiqués soit par la taille angulaire des repères, soit par la distance angulaire entre eux.

Les fourmis utilisent donc aussi la distance angulaire séparant les repères visuels pour diriger et concentrer leur recherche du site alimentaire.

Conclusion

Nos résultats montrent que les fourmis utilisent à la fois la taille angulaire des repères visuels et la distance angulaire qui les sépare, pour localiser un site alimentaire connu. Elles ont appris ces paramètres depuis ce site et se déplacent ensuite de manière à faire correspondre ce qu'elles perçoivent à ce qu'elles ont appris.

Dans l'expérience avec 2 repères, la forme des trajets et le temps passé à fixer et à se diriger vers chacun des repères indiquent que la taille angulaire des repères visuels guide l'ensemble du trajet. En effet, dès l'approche du site, les fourmis fixent et donc s'orientent vers le repère qui est plus petit que la taille attendue. Ceci leur permet de réduire la différence entre la taille perçue et celle qui est attendue au site à retrouver.

Dans l'expérience avec 3 repères, le fait que les fourmis utilisent aussi la distance angulaire entre des repères aussi éloignés les uns des autres suggère que le cliché qu'elles ont de la scène environnant le site alimentaire n'est pas limité à quelques degrés (Nicholson et al., 1999; Moeller et al., 1999). En effet, les repères sont à 120° les uns des autres quand les individus sont près de la nourriture. Pour utiliser cette valeur, les fourmis doivent avoir en mémoire un cliché d'au moins 120° de large.

Remerciements : Cette recherche a été financée par une bourse européenne Marie Curie (HPMF-CT-2001-01219) et par une bourse du BBSRC. L'ensemble de ces résultats a été publié dans *Current Biology* (13, 1614-1618, 2003).

Références

Cartwright B.A. & Collett T.S., 1983. Landmark learning in bees: experiments and models. *J. Comp. Physiol.* 151, 521-543.

Collett T.S., Dillmann E., Giger A. & Wehner R., 1992. Visual landmarks and route following in desert ants. *J. Comp. Physiol.* 170, 435-442.

Graham P. & Collett T.S., 2002. View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *J. Exp. Biol.* 205, 2499-2509.

Moeller, Lambrinos R., Pfeiffer D. & Wehner R., 1999. Do insects use partial image matching for landmark navigation? In: *Goettingen Neurobiology Report* (eds: Elsner N. & Eysel U.), Stuttgart, GeorgThieme Verlag, p. 430.

Nicholson D.J., Judd S.P., Cartwright B.A. & Collett T.S., 1999. Learning walks and landmark guidance in wood ants (*Formica rufa*). *J. Exp. Biol.* 202, 1831-1838.

LE PROFIL D'HYDROCARBURES CUTICULAIRES SIGNALE-T-IL LA PRESENCE D'UNE REINE FECONDEE CHEZ LA FOURMI *CAMPONOTUS LATERALIS* ?

par Hamidi Rachid, Serge Aron et Jean-Christophe de Biseau

Service d'Éco-Éthologie évolutive (CP 160/12), Université Libre de Bruxelles, 50 av. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique - rhamidi@ulb.ac.be

Introduction

Un nombre croissant d'études montre que l'activité ovarienne est corrélée avec une modification du profil d'hydrocarbures cuticulaires (HCC) chez les fourmis. Toutefois, ces études concernent principalement des espèces "primitives" appartenant aux sous-familles des Ponerinae et des Myrmeciinae (Monnin et al., 1998; Peeters et al., 1999; Liebig et al., 2000; Cuvillier-Hot et al., 2001; Heinze et al., 2002). La relation entre le profil d'HCC et la fertilité chez les fourmis "évoluées" a été très peu étudiée. Chez *Camponotus vagus*, alors que le profil cuticulaire de la reine est très proche de celui des ouvrières au début de la période d'hibernation, il s'en distingue très nettement pendant la saison de reproduction (Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994). Chez *Leptothorax acervorum* et *L. gredleri*, les proportions des composés cuticulaires des reines diffèrent significativement de celles des ouvrières (Tentschert et al., 2002). D'autre part, il a été démontré récemment que le profil d'HCC des reines de l'espèce faiblement polygyne, *Formica fusca*, caractérise le degré de fertilité de l'individu (Hannonen et al., 2002).

Camponotus lateralis (Hymenoptera : Formicidae) est une espèce monogyne, endémique du pourtour méditerranéen. Le dimorphisme entre la reine et les ouvrières est marqué, avec un polymorphisme continu entre les ouvrières. Elle forme des colonies peu peuplées ($N < 1000$ individus). Chez les *Camponotus*, les ouvrières majors possèdent des ovaires fonctionnels capables de donner des œufs haploïdes lorsque la reine meurt ou quand elle est retirée de la colonie (Dartigues et Passera, 1979). Nous avons exploité cette particularité afin d'étudier les hydrocarbures d'individus différents par la caste morphologique et le statut reproducteur. Plus particulièrement, nous avons tenté de répondre aux questions suivantes : La reine exhibe-t-elle un profil d'hydrocarbures cuticulaires spécifique ? Après combien de temps des ouvrières majors et des gynes (reines non fécondées) isolées de la reine se mettent-elles à pondre ? Le profil d'hydrocarbures cuticulaires des majors et des gynes pondeuses se modifie-t-il et devient-il comparable à celui de la reine ?

Matériel et Méthodes

Quatre colonies de *C. lateralis* ont été récoltées dans le sud de la France (Var) en octobre 2001, cinq autres colonies à Montpellier (Languedoc Roussillon, France) en mars 2003.

Constitution des groupes expérimentaux

Afin d'obtenir des ouvrières majors et des gynes (reines non fécondées) pondeuses, nous avons constitué les groupes expérimentaux suivants : 1 Major + 10 minors ($N = 17$) et 2 Gynes + 15 minors ($N = 5$). Toutes les deux semaines, nous avons vérifié la présence d'œufs. Dès l'apparition des premiers œufs, les profils d'HCC des majors et des gynes des groupes correspondants ont été prélevés et analysés. Nous avons également pris soin de vérifier la stérilité des minors de *C. lateralis*, en isolant 85 minors répartis en 4 groupes (tableau 1).

Tableau 1. Inventaire des pontes obtenues dans les groupes expérimentaux : majors (M), gynés (G) et de minors (m) isolés.

Groupe n°	Origines	Castes et effectifs	Temps d'isolement (mois)	Nombre d'œufs pondus
1	Var "D"	20m	8	0
2	Var "A"	20m	8	0
3	Var "D"	20m	8	0
4	Var "B"	25m	8	0
5	Var "C"	1M10m	8	mort de la major
6	Var "C"	1M10m	8	mort de la major
7	Var "C"	1M10m	8	mort de la major
9	Var "C"	1M10m	8	6
10	Var "C"	1M10m	8	0
11	Var "C"	1M10m	8	0
12	Var "C"	1M10m	7	0
13	Montpellier (2)	1M10m	4	2
14	Montpellier (3)	1M10m	4	6
15	Var "C"	1M10m	4	0
16	Montpellier (1)	1M10m	4	0
17	Montpellier (1)	1M10m	4	0
18	Montpellier (5)	1M10m	4	0
19	Montpellier (5)	1M10m	4	0
20	Montpellier (4)	1M10m	4	0
21	Montpellier (4)	1M10m	4	mort de la major
22	Montpellier (5)	1M10m	5	mort de la major
23	Var "B"	2G 15m	9	3
24	Var "B"	2G 15m	9	2
25	Var "B"	2G 15m	9	6
26	Var "B"	2G 15m	9	1
27	Var "B"	2G 15m	9	mort des gynés

Extraction des hydrocarbures

Pour réaliser l'extraction d'hydrocarbures cuticulaires, notre choix s'est porté principalement sur la méthode de micro-extraction en phase solide. La SPME permet l'adsorption des HCC sur une fibre recouverte d'une couche de polydiméthylsiloxane (SUPELCO®) que l'on frotte directement sur l'abdomen la fourmi. Comme celle-ci n'est pas tuée, plusieurs prélèvements peuvent être effectués sur le même individu, à des moments différents (Peeters et al., 1999). Quelques extractions par solvant organique ont également été réalisées. Dans ce cas, le spécimen est tué par congélation, puis plongé dans de l'hexane bi-distillé pendant 10mn.

Analyses chimiques

Les analyses ont été effectuées sur un GC de type "Varian Star 3400 CX series" équipé d'une colonne OV1 ("Chrompack 7442®, type WCOT fused Silica", diamètre de 0,32 mm, longueur de 25 m). Le gaz vecteur était l'hydrogène. Le programme utilisé amène l'injecteur à une température de 250°. La température initiale du four est de 70° et après 2 mn, cette température monte jusqu'à 300° suivant un gradient de 10°/mn. La température du détecteur est fixée à 300°. La durée totale du programme est de 35mn. L'identification des HCC a été réalisée par GC/MS (chromatographe "Varian 8000 Series" couplé à un spectromètre de masse de type "VG Autospec"). Les échantillons ont été analysés en

mode EI (impact électronique) et en mode CI (impact chimique au pentane) afin de permettre une identification précise des hydrocarbures.

Dissections

Les majors et les gynes pondueuses ont été disséquées afin de vérifier leur développement ovarien. A cette fin, nous avons mesuré la longueur du plus gros ovocyte. Douze majors, 7 minors et 3 gynes issues de colonies pourvues d'une reine (Var A, B et C) ainsi que 19 minors appartenant aux groupes orphelinés ont servi de témoins.

Résultats

Le profil d'hydrocarbures cuticulaires chez *Camponotus lateralis*

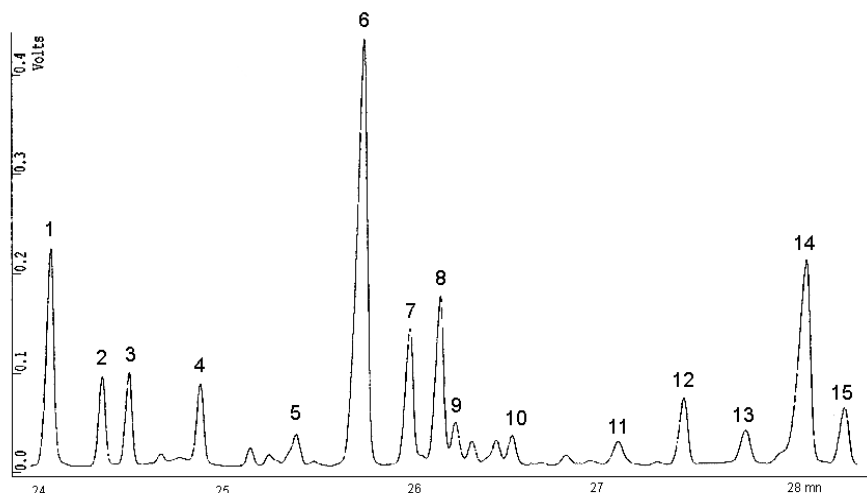


Figure 1. Profil cuticulaire type d'une ouvrière de *C. lateralis*. Les pics numérotés correspondent aux hydrocarbures identifiés au tableau 2.

tps (mn)	Pic	Carbones	MM	EI ions	CI ions (CH4)	Identification
23,8	1	25	352	352	351	Pentacosane
24,1	2	26	366	351, 196	365, 197	13Me pentacosane
24,3	3	26	366	351, 309	365, 309	5Me pentacosane
24,6	4	26	366	366	365	Hexacosane
25,3	5	27	380		379, 337	4Me hexacosane
25,5	6	27	380	380	379	Heptacosane
25,7	7	28	394	379, 253, 224, 196	393, 225, 197	13Me heptacosane
25,9	8	28	394	379, 337	393, 337	5Me heptacosane
26,0	9	29	408	393, 337, 281...	407, 267, 239	x,ydiMe heptacosane ?
26,5	10	28	394	394	393	Octacosane
26,9	11	29	408	407, 393, 365, 295, 239, ...	407, 365, 295, 225	x+yMe octacosane ?
27,2	12	29	408	408	407	Nonacosane
27,6	13	30	422	407, 282, 168	421, 281, 169	11Me nonacosane
27,6	14	31	436	434, 295, 252, ...	435, 295, 239, 225, 169	x,ydiMe nonacosane ?
27,9	15	31	436		437, 311, 295, 272	?

Tableau 2. Identifications des hydrocarbures d'une ouvrière (GC/MS).

Le profil des ouvrières minors (n=18) et majors (n=32) de *C. lateralis* est composé d'hydrocarbures dont les principaux s'échelonnent de C25 à C31 (figure 1). L'analyse par GC/MS nous a permis d'identifier la plupart des hydrocarbures étudiés (tableau 2). On distingue une proportion importante d'hydrocarbures méthylés. Ces résultats confirment et

complètent ceux obtenus par Bagnères et Morgan (Bagnères et Morgan, 1991) pour les ouvrières de *C. lateralis*. Le profil cuticulaire des reines (n=9) montre des différences importantes par rapport à celui des ouvrières (figure 2). Les hydrocarbures C25 à C31 rencontrés chez les ouvrières se retrouvent chez les reines. Toutefois, une proportion importante d'alcane linéaires et méthylés plus lourds (C32 à C35) est également observée (figure 3). Les gynes (n=22) ne présentent pas ces hydrocarbures royaux. Leur profil cuticulaire est très proche de celui des ouvrières.

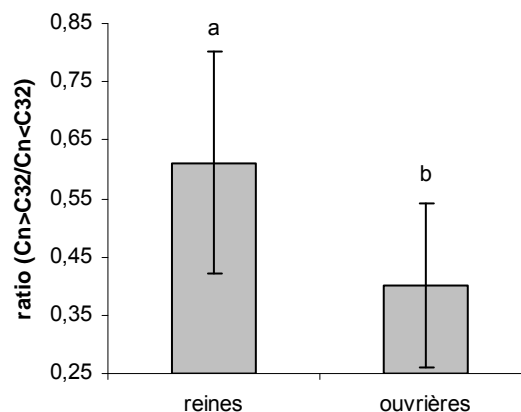
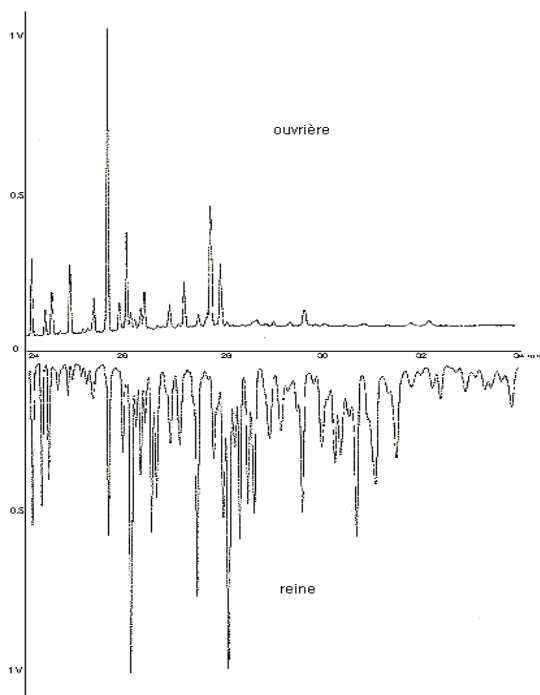


Figure 3. Ratios des hydrocarbures supérieurs et inférieurs à C32 chez la caste reine et ouvrière. Test de Mann-Whitney : $p=0,01$. Reines (N = 8) ouvrières (N = 12)

Figure 2. Profils cuticulaires types d'une ouvrière et d'une reine de *C. lateralis* en miroir

Effet de l'absence de la reine sur la ponte et le développement ovarien des ouvrières et des gynes

Aucun œuf n'a été observé dans les groupes composés uniquement de minors, même après 8 mois (tableau 1). La stérilité des ouvrières minors ayant été également observée chez l'espèce proche, *Camponotus aethiops* (Dartigues et Passera, 1979). Nous avons considéré que les œufs obtenus dans les groupes 9, 13 et 14, avaient été pondus par l'unique ouvrière major et par l'une des deux gynes dans les groupes 23 à 26. Des œufs ont été obtenus dans seulement 3 des 17 groupes constitués d'une major et de 10 minors (tableau 1). Dans 2 cas, ces œufs ont été observés après 4 mois d'isolement, dans le 3e cas seulement après 8 mois d'isolement. Dans le cas des groupes constitués de 2 gynes et 15 minors, des œufs ont été observés dans 4 groupes sur 5 mais seulement après 9 mois (tableau 1). Dans le 5e groupe, les deux gynes sont mortes après 7 mois sans avoir pondu. Chez les 7 ouvrières minors issues d'une colonie pourvue d'une reine, aucun développement ovarien n'a été constaté, les ovarioles étant toujours rudimentaires. Il en va de même chez les minors orphelines. Par contre, des ovocytes de taille significative ont été observés tant chez les majors pondeuses ($m=0.25\pm 0.1$ mm, $n=3$) que chez les majors témoins ($m=0.22\pm 0.1$ mm, $n=12$). La même observation a été faite en ce qui concerne les gynes : chez les individus issus des groupes expérimentaux dans lesquels une ponte a été observée le plus gros ovocyte mesurait en moyenne 0.24 ± 0.01 mm pour

une taille de 0.28 ± 0.04 mm chez les individus témoins issus des colonies pourvues d'une reine.

Profils cuticulaires des ouvrières et des gynes pondueuses

Les analyses chimiques montrent qu'il n'y a pas d'évolution du profil cuticulaire des ouvrières majors pondueuses chez cette espèce en termes qualitatifs. Nous avons obtenu les mêmes résultats avec les gynes pondueuses (groupes 23 à 26). Il y a donc pas d'évolution du profil cuticulaire vers un profil royal chez les ouvrières majors et les gynes pondueuses de *C. lateralis*.

Discussion et Conclusions

Chez *C. lateralis*, le profil d'hydrocarbures cuticulaires de la reine est nettement distinct de celui des autres membres de la colonie. En effet, des hydrocarbures à plus longues chaînes (C32 à C35) caractérisent la caste royale. A titre comparatif, chez *Camponotus vagus*, le profil de la reine se distingue de celui des autres membres de la colonie par des différences uniquement quantitatives (Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994). Les résultats obtenus lors des dissections sont surprenants. En effet, alors que les ovaires des ouvrières minors apparaissent toujours rudimentaires, ceux des majors pondueuses isolées de la reine ne sont pas plus grands que ceux des majors issues de colonies pourvues d'une reine. La même conclusion peut être tirée en ce qui concerne les gynes. Ces résultats suggèrent qu'au moins certaines majors sont capables de pondre en présence de la reine et que l'inhibition royale est incomplète chez *C. lateralis*. Le délai temporel élevé observé avant l'apparition des premiers œufs dans les groupes orphelins est donc surprenant. L'analyse des profils cuticulaires des ouvrières majors et des gynes pondueuses ne révèle pas la présence des hydrocarbures lourds caractéristiques de la reine. Le développement ovarien ne provoque donc pas l'apparition d'hydrocarbures royaux chez les femelles pondueuses non fécondées chez *C. lateralis*. Les hydrocarbures cuticulaires caractéristiques de la reine pourraient donc signaler la présence d'une femelle fécondée plutôt que celle d'individus fertiles comme cela a été proposé chez d'autres espèces (Monnin *et al.*, 1998; Peeters *et al.*, 1999; Liebig *et al.*, 2000; Cuvillier-Hot *et al.*, 2001; Heinze *et al.*, 2002).

Références

- Bagnères, A.G. and E.D. Morgan, 1991. The postpharyngeal glands and the cuticle of Formicidae contain the same characteristics hydrocarbons. *Experientia* 47:106-111.
- Bonavita-Cougourdan, A. and J. Clément, 1994. Complexité du message chimique cuticulaire chez les Fourmis: le modèle *Camponotus vagus* (Scop.) (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 48:23-37.
- Cuvillier-Hot, V., M. Cobb, C. Malosse and C. Peeters, 2001. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. *Journal of Insect Physiology* 47:485-493.
- Dartigues, D. and L. Passera, 1979. La ponte des ouvrières chez la fourmi *Camponotus aethiops* Latreille [Hym. Formicidae]. *Annales de la Société Entomologique de France* 15:109-116.
- Hannonen, M., M.F. Sledge, S. Turillazzi and L. Sundström, 2002. Queen reproduction, chemical signalling and worker behaviour in polygyne colonies of the ant *Formica fusca*. *Animal Behaviour* 64:477-485.
- Heinze, J., B. Stengl and M.F. Sledge, 2002. Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:59-65.
- Liebig, J., C. Peeters, N.J. Oldham, C. Markstädter and B. Hölldobler, 2000. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97:4124-4131.

Monnin, T., C. Malosse and C. Peeters, 1998. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Journal of Chemical Ecology* 24:473-490.

Peeters, C., T. Monnin and C. Malosse, 1999. Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:1323-1327.

Tentschert, J., H.-J. Bestmann and J. Heinze, 2002. Cuticular compounds of workers and queens in two *Leptothorax* ant species - a comparison of results obtained by solvent extraction, solid sampling, and SPME. *Chemoecology* 12:15-21.

REGLE DE DEPART CHEZ LE BOURDON *BOMBUS TERRESTRIS*

par Diane Lefebvre*, Jacqueline Pierre*, Yannick Outreman** et Jean-Sébastien Pierre***

* UMR INRA/ENSAR, Bio 3P, BP 35327, 35653 Le Rheu cedex ;
diane.lefebvre@univ-rennes1.fr

**UMR INRA/ENSAR, 165 route de Saint-Brieuc, 35000 Rennes.

***UMR 6552, Université Rennes 1, Campus de Beaulieu, Rennes

Introduction

Au cours de son exploitation par un fourrageur, un patch alimentaire s'épuise. L'animal doit donc le quitter et en trouver un autre, ce qui présente des coûts (énergie de déplacement, risques de prédation, ...). Quelles informations augmentent ou diminuent la probabilité de départ d'un animal d'un patch ? En d'autres termes, quelle est sa " règle de départ " ?

Ce problème a été bien étudié chez les parasitoïdes, chez lesquels on trouve notamment un outil d'analyse des données intéressant : le modèle des risques proportionnels de Cox (1972). Il a, par contre, été peu étudié sur les insectes sociaux pollinisateurs, tels que les bourdons. Pourtant l'analyse des passages d'un fourrageur entre fleurs ou entre plantes, ainsi que l'étude des lois qui régissent ces mouvements peuvent présenter un intérêt écologique ou agronomique. On s'intéresse ici à la règle de départ du bourdon *B. terrestris* butinant sur des patches en forme de rangs. On suppose que trois niveaux d'information peuvent intervenir dans la prise de décision de départ : (1) l'expérience acquise sur le patch en cours d'exploitation, (2) l'expérience acquise sur les patches précédemment visités, (3) l'expérience globale de l'environnement, sur l'ensemble des patches et sur toute la durée du test. Nous ne présenterons ici qu'une partie des résultats.

Matériel et méthodes

Dans une serre expérimentale (3m x 6,8m x 3m), des inflorescences de colza composées de 7 fleurs chacune sont placées dans 20 éprouvettes, distantes de 20cm les unes des autres et disposées en rang. Le dispositif comprend deux rangs distants d'un mètre l'un de l'autre. Cette distance entre rangs est choisie de manière à ce que le passage d'un rang à l'autre représente un coût de déplacement pour l'animal (Plowright & Cantin-Plante, 1997). Les inflorescences proviennent de deux types de plantes d'une même variété de colza (*Brassica napus*) : (i) des plantes mâle-fertiles, qui représentent une ressource riche car les fleurs, ayant des anthères bien développées, produisent du pollen et leurs nectaires fournissent du nectar ; (ii) des plantes mâle-stériles, qui représentent une ressource pauvre en raison de l'atrophie des anthères et d'une plus faible production en nectar (Pierre et al., 1999). Ainsi 4 modalités expérimentales sont réalisées :

Modalité 1 : deux rangs riches,

Modalité 2 : deux rangs pauvres,

Modalité 3 : un rang riche et un rang pauvre,

Modalité 4 : deux rangs mixtes, composés d'une alternance d'inflorescences riches et pauvres.

Une seule butineuse est observée à la fois et ne peut être observée deux fois au cours de la même journée. Les inflorescences visitées sont renouvelées entre chaque observation afin d'éviter le marquage des fleurs par les insectes et un épuisement de la ressource au cours des tests consécutifs.

Les séquences d'exploitation des patches sont enregistrées via le logiciel Observer®. On distingue alors deux items comportementaux : la "visite", qui correspond à un contact de l'animal avec la fleur pour butiner (l'exploitation), et "l'approche", qui correspond à un détour effectué dans le vol pour s'approcher d'une fleur sans la visiter (rejet).

Au cours d'une séquence d'exploitation sont notés : le nombre de fleurs visitées par inflorescence, le nombre d'inflorescences exploitées ou approchées par rang ainsi que la qualité des inflorescences et des rangs explorés.

Ces données sont analysées par une analyse de variance

Le déroulement chronologique des visites ou approches du bourdon aux fleurs, aux inflorescences et aux rangs ainsi que la durée des actes sont également enregistrés. Cette dernière donnée est variable car l'animal est laissé libre dans son comportement.

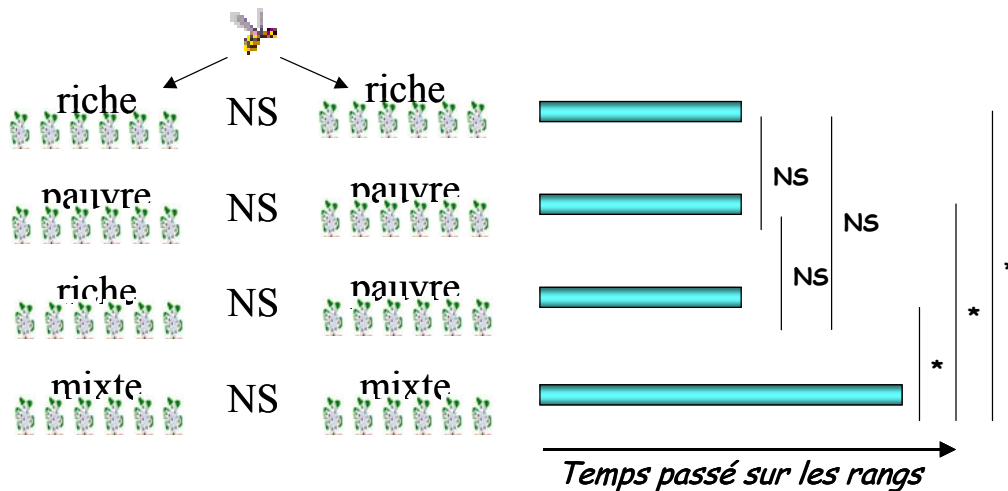
Ce déroulement temporel est analysé par le modèle des risque proportionnels de Cox (1972). Ce modèle linéaire généralisé permet l'étude de données de survie d'un événement (par exemple, le temps de séjour au sein d'un rang). Il présente l'avantage de pouvoir analyser des données censurées (par exemple, une séquence interrompue). De plus, les facteurs explicatifs peuvent être dépendants du temps.

Résultats

Analyse de l'exploitation des rangs par analyse de variance

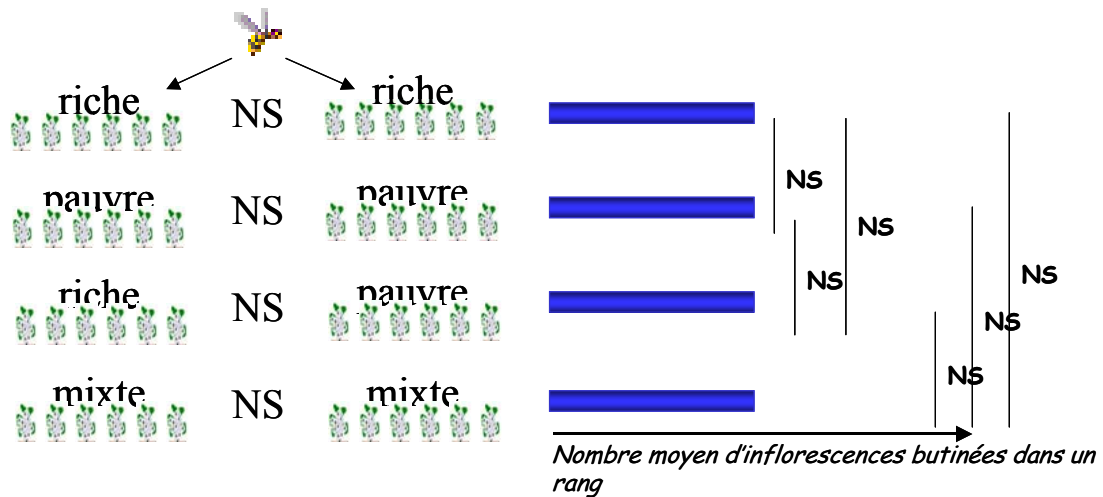
Analyse des durées

Les butineuses passent autant de temps (incluant les visites et les approches) dans les rangs riches que dans les rangs pauvres, qu'ils soient présents ensemble (Modalité 3) ou non (Modalité 1 ou 2). Par contre, elles passent plus de temps au sein des rangs mixtes (Modalité 4) qu'au sein des rangs riches ou pauvres.



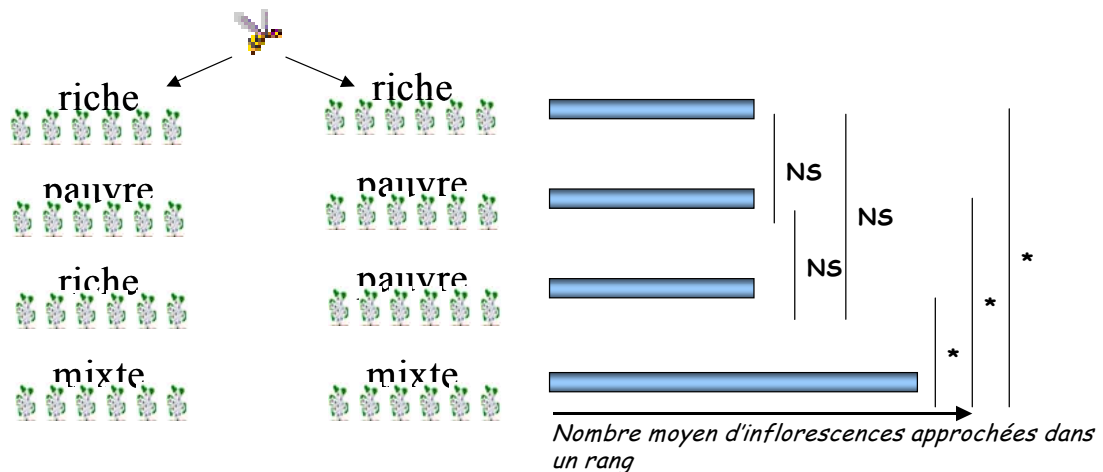
Analyse du nombre d'exploitations

Les bourdons butinent autant d'inflorescences dans les trois qualités de rangs, quelle que soit la modalité expérimentale.



Analyse du nombre de rejets

Les bourdons rejettent autant d'inflorescences dans les rangs riches que dans les rangs pauvres, qu'ils soient présents ensemble (Modalité 3) ou non (Modalité 1 ou 2). Par contre, ils effectuent plus d'approches d'inflorescences au sein des rangs mixtes qu'au sein des rangs riches ou pauvres.



Analyse par le modèle de Cox

Nous nous limiterons ici à présenter les analyses des temps de séjour effectuées au niveau au sein des rangs.

Si on considère l'expérience acquise sur le rang en cours d'exploration, il apparaît que le temps de séjour est diminué par une mauvaise expérience faite dans le rang en cours d'exploitation, quelle que soit sa qualité. Ainsi le départ des rangs homogènes (riches ou pauvres, Modalités 1, 2, 3) est accéléré par de nombreux rejets d'inflorescences. Par contre, le départ des rangs mixtes n'est accéléré que par le nombre de fleurs butinées dans la dernière inflorescence du rang, quelle que soit sa qualité (Modalité 4).

Si on considère l'expérience acquise dans les rangs précédemment d'explorés, les résultats montrent que lorsque chaque rang est homogène (Modalités 1, 2, 3), le nombre d'inflorescences exploitées dans le rang exploré précédemment diminue le temps de séjour dans le rang en cours d'exploration. Dans le cas des rangs mixtes (Modalité 4), les comportements (visites et approches) exprimés tout au long du butinage augmentent la probabilité de quitter un rang en cours d'exploration.

Conclusion

L'analyse classique des durées de séjour par Anova montre que les capacités d'échantillonnage des bourdons semblent affectées par la qualité de l'environnement : les butineuses passent plus de temps sur les rangs mixtes et elles y rejettent plus d'inflorescences que sur les rangs homogènes, riches ou pauvres. On peut faire l'hypothèse que lorsque les rangs sont mixtes, les butineuses ont probablement plus de difficultés à échantillonner le milieu ou présentent un mode particulier d'échantillonnage. Elles semblent également capables de distinguer les différentes qualités d'inflorescences dans les rangs mixtes alors qu'elles ne semblent pas pouvoir le faire dans des rangs de qualité homogène. En effet, elles passent autant de temps dans les rangs riches que pauvres (y compris quand les 2 types de rang sont en présence) et y exploitent et rejettent autant d'inflorescences.

L'analyse par le modèle des risques proportionnels de Cox, utilisé ici pour la première fois sur bourdon, permet de détailler les mécanismes d'échantillonnage et de décision de départ de cet animal sur patchs de colza. Les résultats montrent que les butineuses réduisent leur unité d'échantillonnage lorsque le milieu se complexifie : elles utilisent un mode d'échantillonnage au niveau de l'inflorescence lorsque l'environnement est complexe (rangs mixtes, Modalité 4) et un mode d'échantillonnage plus global, c'est à dire au niveau des rangs) lorsque l'environnement est plus simple (rangs homogènes, Modalités 1, 2, 3).

En accord avec les travaux de Keasar (2000), les résultats montrent que les butineuses apprennent plus facilement à discriminer les mauvaises fleurs lorsqu'elles sont mélangées aux bonnes : elles rejettent plus d'inflorescences dans les rangs mixtes que dans les rangs homogènes, pauvres y compris. Il est possible que, en raison du contraste, les rangs mixtes permettent aux butineuses de faire une comparaison entre fleurs de qualité différente, ce que ne permettraient pas les rangs de qualité homogène. Cela plaiderait en faveur d'une mémoire à court terme et/ou d'une faible capacité de mémorisation. En fonction du milieu, la fourrageuse ne retiendrait que les informations nécessaires (Dukas & Real, 1993).

Au niveau appliqué, dans le cas où la pollinisation entomophile croisée entre deux lignées ayant des valeurs ressources différentes est indispensable, on préconisera de mettre les plantes de bonnes et de mauvaises qualités dans des patchs homogènes distincts, afin que les butineuses n'apprennent pas trop vite à distinguer les différentes qualités, mais aussi de disposer ces patchs à des distances proches afin que les bourdons visitent également parfois les mauvais au cours de leurs explorations.

Références

Cox D.R., 1972. Regression models and life tables. *Biometrics* 38, 67-77.

Dukas R., Real L.A., 1993. Learning constraints and floral choice behaviour in bumble bees. *Anim. Behav.*, 46, 637-644.

Keasar T., 2000. The spatial distribution of nonrewarding artificial flowers affects pollinator attraction. *Animal Behaviour*, 60, 639-646.

Pierre J., Mesquida J., Marilleau R., Pham-Delègue M.H., Renard M., 1999. Nectar secretion in winter oilseed rape, *Brassica napus* - quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. *Plant Breeding*, 118, 471-476.

Plowright C., Cantin-Plante N., 1997. Le choix de la direction des trajets entre fleurs des bourdons (*Bombus*) butineurs. *Can. Entomol.* 129, 915-925.

LE DIMORPHISME DES REINES DANS UNE COLONIE DE *MANICA RUBIDA* (FORMICIDAE : MYRMICINAE) : POLYMORPHISME DE DISPERSION OU PARASITISME SOCIAL ?

par Philippe Marchand, Alain Lenoir

IRBI, CNRS UMR 6035, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 TOURS,
France.

E-mail : phil.marchand@voila.fr, alain.lenoir@univ-tours.fr

Introduction

Des petites reines ailées, dites « microgynes », ont été découvertes en 1999, au sein d'une grande colonie de *Manica rubida*, dans les Alpes françaises (voir Fig. 5). Les reines communes, « macrogynes », peuvent réaliser des fondations sans l'aide des ouvrières (Le Masne et Bonavita, 1969). Qu'en est-il de ces microgynes qui disposent de plus faibles réserves énergétiques ? Correspondent-elles à une forme de dispersion moins coûteuse, permettant le bourgeonnement de la colonie mère, ou bien s'agit-il d'une espèce inquiline, utilisant les forces ouvrières de l'hôte pour élever son propre couvain (Rüppell, 2000) ?

La présente étude se propose d'apporter les premiers éléments de réponse sur les points suivants : morphométrie des gynes, fécondité des microgynes, étude d'un cas apparent de bourgeonnement du nid, autour d'une microgyne et comportement des microgynes vis-à-vis du couvain.

Matériel et Méthodes

Estimation de la taille des gynes

Les largeurs maximales de la tête et du thorax ont été mesurées chez 91 gynes mortes depuis plusieurs jours, ce qui permet d'accroître la précision des mesures.

Proportion de microgynes fécondées au sein de la colonie

L'état de la spermathèque a été relevé chez 36 microgynes dans le but d'estimer la proportion d'individus fécondés.

Étude d'un cas de bourgeonnement de la colonie autour d'une microgyne

Des combats entre ouvrières ont été observés sur le terrain, lors de la récolte, à une extrémité de la colonie. Cette zone semblait ainsi séparer deux nids distincts : l'un, très peuplé, comportant de nombreuses gynes ailées (microgynes et macrogynes), et l'autre, constitué d'une seule microgyne entourée de plusieurs centaines d'ouvrières. Leur degré de séparation a été estimé grâce à des *tests d'agressivité* (Hefetz et coll., 1996) entre les différentes ouvrières. Des tests entre ouvrières d'un même nid et entre ouvrières de nids éloignés (deux sens de rencontres), ont alors servi de témoins d'agression minimale et maximale. A chaque item (menace, morsure, tentative de piquûre) est associé un coefficient permettant d'établir un indice global d'agression, pour chaque individu observé.

L'ensemble du bourgeon a été recueilli au laboratoire. Ceci permet de comparer la taille de ses ouvrières (n=50) à celle d'ouvrières descendant de macrogynes (n=51).

Étude comportementale des microgynes et des ouvrières vis-à-vis du couvain

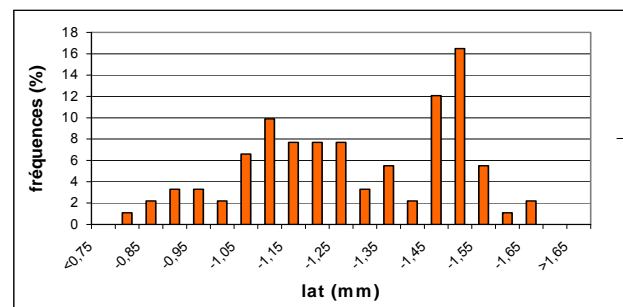
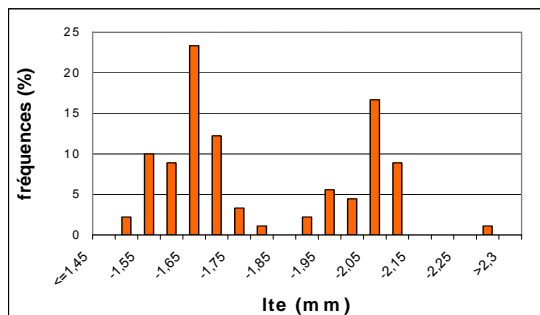
10 microgynes, 10 ouvrières et du couvain (20 larves, 20 nymphes) ont été mis en présence au sein d'un nid en plâtre permettant les observations. Deux séries de cent scannings et une série témoin (20 ouvrières et couvain équivalent) ont permis de confronter le comportement des microgynes à celui des ouvrières vis-à-vis du couvain, à l'aide notamment d'analyse factorielle des correspondances (AFC). Les items relevés étaient les suivants :

- Relations au couvain : contact, inspection antennaire, léchage, transport ;
- Autres actes altruistes : léchage d'une partenaire, trophallaxie donneuse ;
- Soins perçus : individu léché, trophallaxie receveuse ;
- Autres (toilette autocentrée, individu à l'extérieur du nid, absence d'activité).

Résultats

Estimation de la taille des gynes

Les mesures effectuées témoignent d'un fort dimorphisme chez les reines. La distribution de la largeur maximale de la tête (Ite – Fig. 1) ne diffère pas de 2 distributions normales chevauchantes (test de Kolmogorov-Smirnov : $D_1=0,115$; $p_1=0,482$ et $D_2=0,127$; $p_2=0,599$). Ceci n'est pas vérifié pour la largeur maximale du thorax (lat – Fig. 2) (test d'ajustement à une loi gaussienne : $D=0,108$, $p=0,221$). Cependant, les 2 distributions présentent une tendance bimodale.



Figures 1 et 2 : distribution des largeurs maximales de la tête (Ite) et du thorax (lat), chez les gynes de la colonie étudiée

Les microgynes ne semblent pas être une véritable réduction isométrique des macrogynes, le scutum et le scutellum paraissant bien plus développés chez les macrogynes. Il semble toutefois exister une continuité de la sculpture thoracique des microgynes vers celle des macrogynes.

Proportion de microgynes fécondées au sein de la colonie

Le tractus génital des microgynes est fonctionnel. Cependant, une seule (aillée) s'est révélée être fécondée (2.8%), au sein du nid.

Étude d'un cas de bourgeonnement de la colonie, autour d'une microgyne

* Estimation du degré de séparation entre le bourgeon et la colonie mère

L'indice global d'agression obtenu (Fig. 3) est intermédiaire aux témoins d'agression minimales et maximales (test de Kruskal-Wallis : $H=39,8$; $ddl=4$; $p<0,001$).

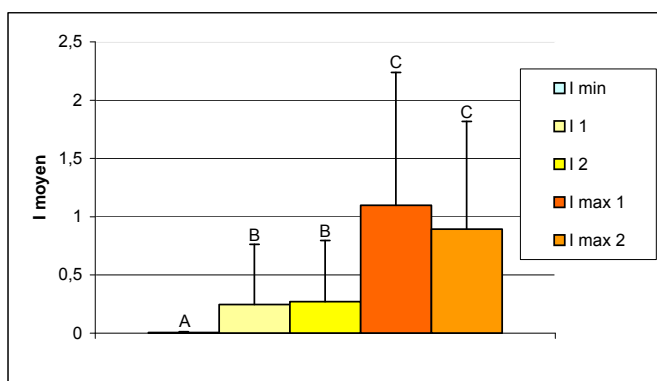


Figure 3 : Indice d'agression globale IA des cinq types de rencontres. Lettres différentes = différence significative (test de Mann-Whitney) ; I min = indice d'agression minimale ; I 1 et I 2 = indices d'agression entre les ouvrières des 2 zones de la colonie à microgynes ; I max 1 et I max 2 = indices d'agression maximale.

* Mesure de la taille des ouvrières

Les ouvrières provenant du nid de macrogynes sont significativement plus grandes que celles du nid de la microgyne (test-t de Student, unilatéral, sur l'indice de taille : $t = -5,963$; $ddl = 95$; $p < 0,0001$). En réalité, tandis que la distribution des tailles des ouvrières de macrogynes semble normale, celle de ces dernières paraît bimodale (Fig. 4), bien qu'un test d'ajustement à deux distributions normales chevauchantes ne soit pas significatif. Deux types d'ouvrières coexistent ainsi au sein de la nouvelle fondation, les grandes se retrouvant dans les nids de macrogynes. Les petites correspondraient à la progéniture de la microgyne. La colonie mère aurait donc fourni des ouvrières lors de la fondation de ce nid.

En outre, de nombreuses ouvrières ont émergé au laboratoire, plusieurs mois après la récolte, ce qui constitue une seconde preuve de la fécondité des microgynes.

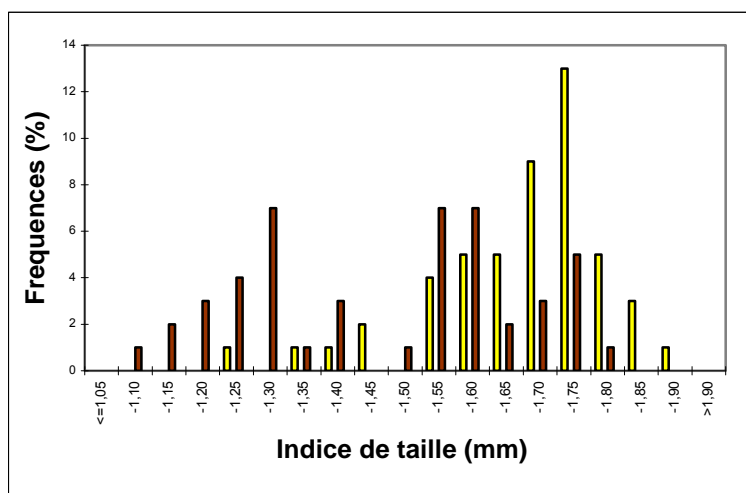


Figure 4 : Distribution des tailles des ouvrières de *Manica rubida*. En rouge : celle des ouvrières du nid de la microgyne (n = 50) ; en jaune : nid de macrogynes (n = 51). L'indice de taille (Rüppell et coll., 1998) employé intègre la largeur maximale de la tête, les largeurs et longueurs maximales du thorax afin d'estimer la taille du corps. Chaque paramètre montre une différence significative entre les deux échantillons d'ouvrières.

Comportement des microgynes et des ouvrières vis-à-vis du couvain

Aucun comportement ne permet de distinguer les cinq groupes (les microgynes et ouvrières des séries 1 et 2, et les ouvrières témoins).

Pour les 3 diagrammes d'AFC obtenus (non figurés ici), la grande majorité de la variance est due aux items « léchage du couvain », « contact du couvain » et « autre activité ». La plupart des soins apportés au couvain ont été fournis par 2 microgynes lors de la première série, trois ouvrières et une microgyne lors de la seconde, et deux ouvrières de

la série témoin. Microgynes et ouvrières se confondent donc dans le polyéthisme de la colonie.

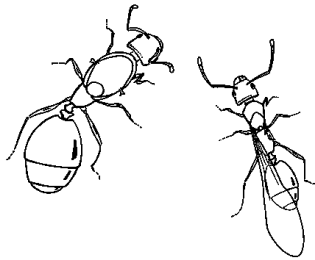


Figure 5 : Macrogyne (à gauche) et microgyne (à droite) de *Manica rubida*.

Conclusion et perspectives

Au sein de la colonie étudiée de *Manica rubida*, la forte variabilité de taille des gynes est due à une distribution clairement bimodale et non à des fluctuations phénotypiques fortuites.

Au sortir de cette étude préliminaire, l'hypothèse la plus vraisemblable est celle du polymorphisme de dispersion.

- Il existe, en effet, une très forte ressemblance et, semble-t-il, un continuum de la sculpture thoracique entre les 2 types de gynes. Cet aspect morphologique mériterait un approfondissement, notamment pour vérifier la capacité de dispersion des microgynes. De fait, leur thorax semble moins développé que celui des macrogynes. Aucun vol nuptial n'a été observé chez les microgynes, et même aucun battement d'ailes n'a été détecté en laboratoire. Les ailes pourraient être un reliquat qui n'a pas encore disparu, comme c'est le cas chez d'autres espèces (Plateaux, 1970 ; Kikushi et coll., 1999). Les microgynes restent présentes dans le nid toute l'année.
- Il n'y a vraisemblablement pas de dimorphisme équivalent chez les mâles (à vérifier).
- Bien que le tractus génital des microgynes soit fonctionnel, au sein du nid elles sont rarement fécondées. Elles semblent alors adopter un comportement altruiste, typique des ouvrières.
- En revanche, l'une d'elles a produit un grand nombre d'ouvrières, tandis que de véritables reines inquilines sont généralement spécialisées dans la production de sexués (Buschinger, 1986). Cette reine apporte la preuve d'un mode de fondation dépendante.

L'hypothèse du parasitisme social n'est cependant pas à exclure, notamment du fait du dimorphisme des ouvrières dans ce bourgeon. Mais il est difficile de savoir s'il est dû à des effets génétiques ou de l'environnement social (Keller et Ross, 1993).

Des études complémentaires seront nécessaires afin de trancher entre les deux hypothèses. Enfin, la découverte récente d'une autre colonie contenant des microgynes à quelques km de la première, invite à nous poser de nouvelles questions ... Proviennent-elles de la propagation de mêmes ancêtres ? Il est fort possible que leur distribution ait été sous-estimée. Peut-être aussi s'est-il produit une mutation identique en plusieurs endroits.

Références

Buschinger A., 1986. Evolution of social parasitism in Ants. *Tree* 1, 155-160.

Hefetz A., Errard C., Chambris A., Le Négrate A., 1996. Postpharyngeal gland secretion as a modifier of aggressive behaviour in the Myrmicine Ant *Manica rubida*. J. Insect Behav. 9, 709-717.

Keller L., Ross K. G., 1993. Phenotypic plasticity and « cultural transmission » of alternative social organizations in the fire ant *Solenopsis invicta*. Behav. Ecol. Sociobiol. 33, 121-129.

Kikushi T., Higashi S., Murakami T., 1999. A morphological comparison of alates between monogynous and polygynous colonies of *Myrmica kotokui* in northernmost Japan. Insectes Soc. 46, 250-255.

Le Masne, G., Bonavita A., 1969. La fondation des sociétés selon un type archaïque par une fourmi appartenant à une sous-famille évoluée. C. R. Acad. Sc. Paris, 269, 2373-2376.

Plateaux L., 1970. Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Föerster). I. Morphologie et biologie comparées des castes. Ann. Sc. Nat. Zoologie, Paris. 12^{ème} série, 12, 273-478.

Rüppell O., 2000. Queen size dimorphism in Ants, Causation and consequences of body size. PhD Université Würzburg.

Rüppell O., Heinze J., Hölldobler B., 1998. Size dimorphism in the queens of the North American ant *Leptothorax rugatulus*. Insectes Soc. 45, 67-77.

DISTRIBUTION LIBRE IDEALE DU BOURDON *BOMBUS TERRESTRIS*, EN SERRE

par Jacqueline Pierre*, Diane Lefebvre**, Nathalie Roullé** et Jean-Sébastien Pierre**

* UMR INRA/ENSAR, Bio 3P, BP 35327, 35653 Le Rheu Cedex ; pierre@rennes.inra.fr

** Université de Rennes 1, UMR 6552, Beaulieu, 35042 Rennes cedex

Introduction

Le concept de Distribution Libre Idéale, décrit chez les oiseaux par Fretwell et Lucas (1970), considère que les individus d'une population qui fourrage se distribuent sur leurs différentes zones d'approvisionnement de manière à optimiser leur accès à la ressource. Par conséquent, la proportion de fourrageurs dans une zone est proportionnelle à la ressource disponible et le taux moyen de prise alimentaire par individu est directement proportionnel à la ressource effectivement exploitée dans la dite zone. Au final, la consommation moyenne sur les différentes zones est constante. Ce phénomène est d'autant plus vérifié qu'il s'agit d'individus en situation de compétition (Robertson et Macnair, 1995). Il a très rarement été étudié chez les hyménoptères sociaux (Heinrich, 1976 ; Pleasants, 1981 ; Dreisig, 1995).

Néanmoins, il est fréquemment rapporté dans la littérature que les insectes pollinisateurs ne se répartissent pas au hasard sur les fleurs mais que leur densité dépend principalement de la densité de fleurs.

Ainsi, notre objectif est d'étudier, à la lumière de ce concept de distribution libre, la répartition de bourdons d'élevage (*Bombus terrestris*) butinant dans une serre de tomate comportant deux variétés très différentes et réparties sur 2 zones distinctes.

Matériel et méthode

L'expérimentation a eu lieu dans une serre de production de tomates d'une superficie totale d'environ 6000m² et divisée en deux secteurs : l'un (70m x 63m = 4410m²) comprenant une culture de tomate de variété "classique" et l'autre (32m x 54m = 1428m²) d'une variété de tomate de type "cerise".

Deux placettes de 9 m de long ont été définies sur les rangs de chacun des deux types de tomate de manière à ce que les 2 placettes de chaque type soient situées en moyenne à une distance équivalente des 3 sites où étaient déposées les colonies (11 au total).

Sur chaque placette, les variables suivantes sont été mesurées :

- le nombre de bourdons présents durant 2 minutes. Cette observation a été répétée le matin et l'après-midi durant 5 semaines 2 à 3 fois par semaine (soit 22 répétitions au total).
- le nombre de fleurs exploitables. Cette observation a également été répétée le matin et l'après-midi durant 5 semaines, 2 à 3 fois par semaine (soit 22 répétitions au total).

Par ailleurs, afin d'estimer la valeur attractive et énergétique des fleurs des deux variétés, des caractères morphologiques et la disponibilité en pollen (seule ressource énergétique de la fleur de tomate) ont, parmi d'autres critères, été mesurés à savoir :

- Le diamètre du cône d'anthère
- La hauteur du cône d'anthère
- La quantité de pollen produit par fleur
- La quantité de pollen résiduel après butinage complet

- La quantité de pollen réellement exploité par fleur par les bourdons (différence produit – résiduel)

Les mesures morphologiques ont porté sur des échantillons de 75 fleurs par variété (35 fleurs non butinées, 40 fleurs butinées). Les données relatives au pollen ont porté sur 10 à 16 échantillons de chacune des 4 catégories (2 variétés, fleurs butinées ou non butinées). Chaque échantillon regroupait 6 cônes d'anthers (soit 6 fleurs) afin de faciliter les pesées, les quantités de pollen étant très faibles. Cette mesure a nécessité une mise au point technique.

Résultats

Densité de bourdons et de fleurs exploitables sur les placettes

	Variété " classique "	Variété " cerise "
Nombre de bourdons	2,3 ± 0,36	2,1 ± 0,37
Nombre de fleurs	82 ± 4,5	288 ± 7

Concernant la densité de bourdons sur les placettes, il n'y a de différence significative ni entre les placettes d'un même type de tomate ni entre les types. En revanche, il apparaît très nettement que la densité de fleurs butinables par placette est plus grand chez la variété de type " cerise ".

Valeur attractive et énergétique des fleurs

Du point de vue de la morphologie générale (forme et couleur) il n'y a aucune différence entre les fleurs des deux variétés (données non présentées ici). Les fleurs de type " cerise " semblent une copie conforme réduite des fleur de type " classique ". Ceci est particulièrement notable en ce qui concerne le cône d'anthere du type classique dont le volume est 3,5 fois supérieur à celui du type cerise. Ceci se traduit par une production de pollen qui est elle-même 3,5 fois supérieure. Cependant les bourdons ne prélèvent pas la même quantité de pollen sur les 2 types de fleurs ; la quantité résiduelle est plus importante sur les fleurs de type cerise de sorte que les bourdons extraient 3,6 fois plus de pollen d'une fleur " classique " que d'une fleur " cerise " (cf tableau ci-dessous).

Variables mesurées	Variété " classique "	Variété " cerise "
Diamètre du cône d'anthere (mm)	3,1 ± 0,5	2,8 ± 0,3
Hauteur du cône d'anthere (mm)	8,8 ± 0,5	8,4 ± 0,3
Quantité de pollen produit/fleur (mg)	0,88 ± 0,15	0,62 ± 0,05
Quantité de pollen résiduel /fleur (mg)	0,40 ± 0,10	0,48 ± 0,08
Quantité de pollen exploité/fleur (mg)	0,48	0,13

Conclusion

La densité de bourdons présents est identique sur les deux variétés alors que celles-ci sont très différentes à la fois du point de vue de la densité de fleur, de la taille des fleurs et en particulier de la taille du cône d'anthere. La combinaison de ces différences, fleur nombreuses offrant peu de pollen exploitables chez la variété " cerise " ou fleurs peu nombreuses offrant beaucoup de pollen chez la variété " classique ", se traduit par une quantité de pollen exploitable / m² quasi identique pour les deux variétés :

$$\text{Variété " classique " } = 0,48 \times 82 = 39,5 ; \text{Variété " cerise " } = 0,13 \times 288,5 = 38,3$$

Ainsi, les bourdons ne se répartissent pas en fonction de la densité de fleurs mais en fonction de la quantité de ressource disponible par unité de surface. La similarité des quantités de pollen exploitable/m² sur les deux variétés permet de comprendre pourquoi les bourdons se distribuent de manière équivalente sur ces deux variétés si l'on admet l'hypothèse que leur répartition répond à une distribution libre idéale.

Remerciements :

Ce travail a été financé par la Région Bretagne dans le cadre du Gis Lutte Biologique et intégrée.

Références

- Dreisig H., 1995. Ideal free distributions of nectar foraging bumble bees, *Oikos* 72, 161-172.
- Fretwell S.D., Lucas H.L., 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds, *Acta Biotheor.* 19, 16-36.
- Heinrich B., 1976. The foraging specializations of individual bumblebees, *Ecol Monogr* 46: 105-128.
- Pleasant J.M., 1981. Bumblebees response to variation in nectar availability, *Ecology* 62, 1648-1661.
- Robertson A.W., Macnair M.P., 1995. The effect of floral display size on pollinator service to individual flowers of *Myosotis* and *Minulus*. *Oikos* 72, 106-114.

PRESENCE ET ACTION DES FOURMIS SUR LE FIGUIER MEDITERRANEEN

par Magali Proffit, Pierre Pages, Caroline Estève, Martine Hossaert-McKey & Bertrand Schatz

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive – CNRS ; 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex, France ; proffit@cefe.cnrs-mop.fr ou schatz@cefe.cnrs-mop.fr

Introduction

Les mutualismes correspondent à un échange de bénéfices nets entre deux espèces partenaires et représentent des ressources attractives pour un réseau complexe de troisièmes acteurs influençant plus ou moins directement ces interactions (Bronstein, 1988 ; 2001; Schatz et Hossaert-McKey, 2003). Parmi ces interactions mutualistes, L'interaction entre les figuiers et leurs pollinisateurs a depuis longtemps été étudiée comme un modèle classique de mutualisme spécifique et obligatoire de pollinisation. Il implique très généralement une espèce de pollinisateurs à une espèce de figuier, et ceci pour les 800 espèces de figuiers connus (Weiblen, 2002). Le mutualisme figuiers – pollinisateurs est la cible d'une grande variété d'espèces d'invertébrés, incluant des parasites spécialisés et des fourmis. Si l'impact négatif des parasites est relativement bien connu (Weiblen, 2002), celui des fourmis n'est que rarement estimé celles-ci étant décrites comme des prédateurs de pollinisateurs et parfois de parasites (Bronstein, 1988 ; Compton et Robertson, 1988 ; Zachariades, 1994 ; Dejean *et al.*, 1997 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003). De plus, l'activité de fourragement des fourmis n'est que rarement associée au cycle biologique du figuier.

Le figuier méditerranéen *Ficus carica* (Moraceae) est une espèce dioïque (certains arbres sont mâles et les autres sont femelles). Il est impliqué, de façon spécifique et obligatoire, dans un mutualisme de pollinisation avec un hyménoptère agaonide *Blastophaga psenes* (Kjellberg *et al.*, 1987). Parmi les troisièmes partenaires présents sur cette espèce de figuier, un agaonide spécifique, *Philotrypesis caricae*, vient pondre ses œufs dans les fleurs situées à l'intérieur de la figue, et ceci grâce à son long ovipositeur qui traverse la paroi (Kjellberg *et al.*, 1987). Un autre troisième partenaire est la fourmi *Crematogaster scutellaris* qui niche dans les figuiers et qui capture de nombreux pollinisateurs.

Le but de cette étude a été de déterminer l'influence de différentes caractéristiques du figuier (présence de bois mort et de lierre, altitude, hauteur des arbres) sur la présence des fourmis et d'établir les variations annuelles des différentes espèces de fourmis. Nous avons également de quantifier l'influence de la présence de fourmis sur celles de parasites grâce à une série d'expériences de supplémentation en fourmis.

Résultats

Influences des caractéristiques du figuier sur la myrmécofaune

Tous les résultats présentés ici ont été obtenus dans la plantation de figuiers du terrain expérimental du laboratoire (CEFE, Montpellier). La présence des fourmis sur le figuier méditerranéen se caractérise par l'existence de trois guildes d'espèces de fourmis en fonction de leur mode de fourragement (Schatz et Hossaert-McKey, 2003) : (1) des collecteuses de substances sucrées (miellat d'homoptères, jus des figues ouvertes) comme *Camponotus piceus*, *C. aethiops*, *Cataglyphis cursor*, *Plagiolepis pygmaea*, *Lasius neglectus*, (2) des prédatrices (surtout de pollinisateurs, peu de parasites) comme *Crematogaster scutellaris* et *Pheidole pallidula* et (3) d'une espèce mimétique *Camponotus lateralis* (en taille, forme et couleur de l'espèce dominante *C. scutellaris*).

La présence des fourmis sur les figuiers varie également selon différentes caractéristiques des arbres (495 arbres observés) : (1) la présence de bois mort favorise celle des prédatrices et de *C. lateralis* puisqu'elles y nichent (voir figure), (2) la présence de lierre favorise celle des collecteuses de sucres et de *C. lateralis* puisqu'elles se nourrissent du miellat des pucerons présents sur le lierre, (3) la hauteur des arbres influence peu la présence des fourmis, qui requiert cependant une hauteur minimale d'environ 1,5m pour établir un nid, et (4) l'altitude, à laquelle sont présents les figuiers, influence peu la présence des fourmis. Après 500m, les arbres ont plus de pucerons, exploités par différentes espèces de *Lasius* spp. Par ailleurs, le nombre d'ouvrières des trois catégories d'espèces augmente significativement lors de l'émergence des pollinisateurs (1ère émergence en avril).

Variations annuelles de la myrmécofaune

La myrmécofaune présente sur les figuiers varie de façon importante au cours de l'année. Les deux périodes d'émergence des pollinisateurs sont chacune associées à une augmentation des deux espèces de fourmis prédatrices, avec une dominance de *C. scutellaris*. La présence des collecteuses de sucres augmente progressivement pour être maximale entre les deux périodes précédentes. L'autre espèce prédatrice, *P. pallidula* atteint son pic d'activité seulement lorsque celle des *C. scutellaris* diminue au mois de juillet. Enfin, la variation saisonnière du nombre des *C. lateralis* suit celle des *C. scutellaris*, avec des valeurs nettement plus faibles. En présence des pollinisateurs, les ouvrières de *C. scutellaris* sont significativement plus nombreuses sur les arbres mâles (ddl = 1 ; $\chi^2=17,19$; $p<10^{-4}$), préférant donc capturer les pollinisateurs émergeant des figues mâles plutôt que ceux arrivant sur les figues femelles.

Expérience de supplémentation en fourmis prédatrices

Nous avons réalisé des tests de supplémentation en fourmis sur les figuiers mâles entre 10 h et 16 h, au moment du pic d'activité des 2 espèces. Cette expérience a été répétée 16 fois sur des arbres différents et sur des couples différents de branches.

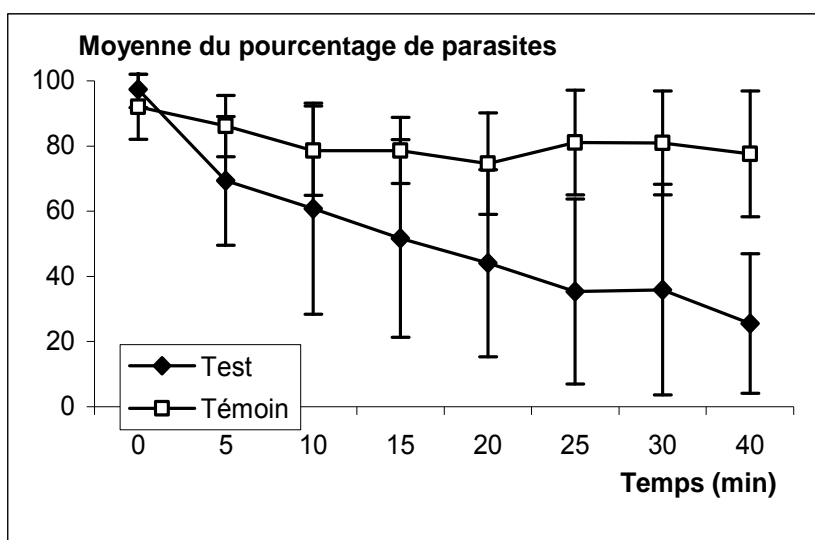


Tableau 1 : Variation du pourcentage de parasites présents sur les rameaux (témoin et test de supplémentation) au cours de l'expérience de supplémentation en ouvrières de *C. scutellaris*.

Nous avons relevé les variations du nombre de parasites sur une paire de branches (3 rameaux ; une branche test (isolée par de la glue) et une branche témoin), après avoir déposé sur la branche test (au temps 0) 10 ouvrières de *C. scutellaris* (ce qui correspond au double de la densité naturelle de façon à tester un effet fourmi important). L'analyse statistique, réalisée pour chaque intervalle de temps par des tests t de Student en séries

appariées (SAS), montre qu'à partir de 5 minutes le nombre de parasites diminue de façon significative sur les branches test par rapport aux branches témoin. Au cours du temps, les tests deviennent de plus en plus significatifs et au bout de 40 minutes, le nombre de parasites sur les branches tests a fortement diminué. De plus, nous avons remarqué que les parasites stoppent rapidement leur oviposition lorsqu'ils rencontrent les fourmis ; ils s'envolent vers d'autres rameaux d'un même arbre ou d'un autre arbre. Les ouvrières de *C. scutellaris* modifient fortement la répartition des parasites, assurant ainsi une certaine protection du mutualisme figuier-pollinisateur.

Discussion

Nous avons montré ici plusieurs aspects de la relation entre les fourmis et le figuier *F. carica*. Tout d'abord, les fourmis présentes sur les figuiers sont donc adaptées aux différentes caractéristiques des arbres (présence de lierre et de bois mort, hauteur, altitude) ainsi qu'aux variations des différentes sources alimentaires présentes sur les arbres, comme par exemple les variations de présence des pollinisateurs et des parasites selon leur cycle biologiques. Par ailleurs, même si l'action des fourmis prédatrices sur les figuiers est surtout connue comme étant une prédation réalisée sur les pollinisateurs (Schatz et Hossaert-McKey, 2003), nous montrons également ici que les fourmis modifient fortement la répartition des parasites. Comme nous l'avons vu précédemment dans le cas de *F. condensa* (Schatz et Hossaert-McKey, 2004), les fourmis exercent donc une pression sélective suffisamment importante pour expliquer l'existence de comportements d'évitement chez les pollinisateurs et les parasites. Dans le cas de *F. carica*, cet évitement des fourmis va se traduire par la distinction entre des arbres marqués par la présence de nids polydomiques de *C. scutellaris* et d'autres arbres où cette fourmi est absente mais où les parasites et les fourmis collecteuses de sucres sont plus nombreux (Schatz et Hossaert-McKey, 2003). Ayant ici une action bénéfique en réduisant le nombre de parasites, les fourmis influencent la dynamique évolutive du mutualisme figuiers-pollinisateurs, qui doit être considéré comme le lieu d'un réseau d'interactions complexes et interdépendantes (Bronstein, 1988 ; Compton et Robertson, 1988 ; Zachariades, 1994 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003 ; 2004).

Références

Bronstein J.L., 1988. Predators of fig wasps. *Biotropica* 20, 215-219.

Bronstein J.L., 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecol. Lett.* 4, 277-287.

Compton S.G., Robertson H.G., 1988. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. *Ecology* 69, 1302-1305.

Dejean A., Bourgoin T., Gibernau M., 1997. Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience* 4, 446-453.

Kjellberg F., Gouyon P.H., Ibrahim M., Raymond M., Valdeyron G., 1987. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution* 41, 693-704.

Schatz B., Hossaert-McKey M., 2003. Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* (Formicidae; Myrmicinae) with the fig / fig wasp mutualism. *Ecol. Entomol.* 28, 359-368.

Schatz B., Hossaert-McKey M., 2004. Les fourmis capturant les parasites protègent le mutualisme figuiers – pollinisateurs. *Actes Coll. Insectes soc.* (ce volume).

Weiblen G.D., 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.* 47, 299-330.

Zachariades C., 1994. Complex interactions involving the Cape fig, *Ficus sur* Forsskål, and its associated insects. Thesis, Rhodes University, South Africa, 243 p.

APPRENTISSAGE DE ROUTES ET ORIENTATION SPATIALE CHEZ UN INSECTE SUR UN SUPPORT EN TROIS DIMENSIONS

par Nadège Roche-Labarbe, Guy Beugnon, Jean-Paul Lachaud

UMR CNRS 5169 Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Université Paul Sabatier, 118 rte de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 4 ; ✉ : nroche@cict.fr ; lachaud@cict.fr

Introduction

De nombreux travaux ont mis en évidence chez diverses espèces de fourmis des capacités cognitives importantes, utilisées pour retrouver des sites familiers (Collett & Collett, 2002). Les deux types de stratégies visuelles les mieux décrites sont l'utilisation de repères célestes lors de l'intégration de trajets (Collett & Collett, 2000), et l'utilisation de repères terrestres lors de la navigation sur des routes familières (Pastergue-Ruiz et coll., 1995 ; Graham & Collett, 2002). Toutefois, la plupart de ces travaux ont été effectués sur des espèces terricoles, et proposaient aux individus des dispositifs en deux dimensions.

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à l'orientation d'une fourmi arboricole néotropicale (*Ectatomma tuberculatum*), sur son support complexe en trois dimensions, afin de développer l'analyse des modalités d'orientation, apparemment spécifiques au milieu arboricole, décrites chez deux espèces de *Formica* (Fourcassié & Beugnon, 1988 ; Beugnon & Fourcassié, 1988). Le milieu arboricole présente, en effet, deux caractéristiques principales : la composante verticale de déplacement, et l'obligation, pour effectuer un trajet d'un point à un autre, de suivre les détours imposés par la position et les connexions des branches.

L'objectif de ces travaux est, à terme, de comparer les capacités cognitives développées par les fourmis selon qu'elles évoluent dans un environnement bi- ou tri-dimensionnel.

I. Premier dispositif

Matériel et méthodes

L'objectif de notre premier dispositif expérimental a été de mettre en évidence la fixation ou le suivi régulier de trajets arboricoles individuels par les fourrageuses (phénomène préalablement suggéré par des observations de terrain), mais aussi d'obtenir des indications sur la dynamique de fixation de ces trajets. Nous avons donc reproduit en laboratoire des conditions de déplacement et de récolte arboricoles similaires à celles que rencontrent ces ouvrières dans leur milieu naturel.

Le nid a été placé dans une arène close contenant 3 arbres artificiels en bois, connectés entre eux par l'extrémité de certaines branches. D'autres extrémités supportaient des tubes Eppendorf contenant soit du miel soit plusieurs morceaux de grillons (*Gryllus assimilis*) fraîchement tués. Seules les ouvrières marquées individuellement pouvaient accéder aux arbres par l'intermédiaire d'un dispositif permettant de les filtrer. L'ensemble du dispositif n'étant pas isolé du reste de la pièce, il était entouré d'un "décor" visuel formé d'étagères, paillasses, affiches, etc. ainsi que de l'observateur lui-même, situé toujours au même endroit. Cette pièce disposait d'une fenêtre occupant un mur entier qui suffisait à éclairer l'ensemble tout en fournissant une photopériode naturelle. Durant toute la période

d'observation, tous les déplacements arboricoles de chaque individu marqué ont été notés et chronométrés, et tous les sites alimentaires où il y a eu prélèvement de nourriture ont été relevés.

Résultats

Fixation de trajets de récolte

Nous avons considéré un trajet individuel comme "fixé" à partir du premier trajet effectué sans erreur vers la source de récolte de l'individu concerné, et ceci sous réserve que ce trajet ait été ensuite maintenu pendant au moins 5 passages. Sur les 28 fourmis observées sur une période de 3 mois, 25 ont fixé au moins un trajet individuel de récolte de nourriture : 17 en ont fixé un seul, 8 en ont fixé entre 2 et 4. Au total 36 trajets fixés ont été enregistrés.

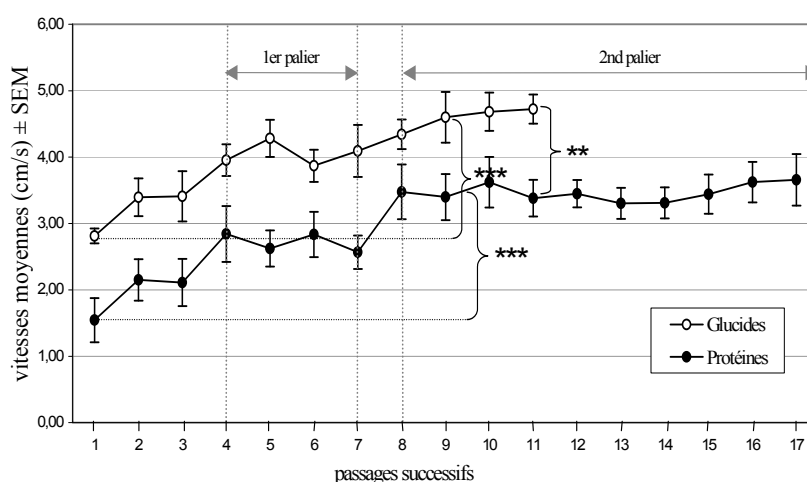
Pour qu'un trajet fixé selon nos critères puisse être considéré comme un véritable trajet préférentiel de récolte, il fallait qu'il soit également plus fréquemment employé que tout autre trajet. Un indice de fidélité au trajet fixé "IF" (IF = nombre de trajets effectués identiques au trajet fixé / nombre total de trajets effectués) a été calculé pour les fourmis ayant fixé un trajet unique. Cet IF est compris entre 0,91 et 1 pour environ 70 % des fourmis testées, et entre 0,60 et 0,90 dans les autres cas.

Pour chaque trajet fixé nous avons également relevé un paramètre que nous avons appelé "permanence", et qui correspondait au nombre de jours écoulés entre la fixation du trajet et la dernière fois où il a été effectué (suite à la mort de l'individu ou au changement de trajet fixé). Ces permanences sont comprises entre 3 et 24 jours. La plupart (75% des trajets vers une source glucidique et 91% de ceux vers une source protéique) ont une permanence comprise entre 5 et 14 jours.

Performance de fixation et dynamique d'amélioration

La grande majorité des trajets observés dans notre dispositif (75% de l'ensemble des 36 trajets fixés enregistrés) ont été fixés en 1 seul essai. Nous avons effectué une ANOVA en mesure répétée sur les vitesses d'exécution successives des trajets fixés par chaque individu, avec en variable de classement le type de source de nourriture et en mesure répétée la vitesse d'exécution du trajet. La première mesure est celle du premier passage effectué sans erreur. Cette analyse fait apparaître les informations suivantes, que l'on peut voir également sur le graphique des moyennes (cf. Figure 1).

Figure 1. Amélioration des vitesses moyennes d'exécution des trajets lors des passages successifs, selon la nature de la source de récolte.



- Il y a une augmentation hautement significative ($p < 0,0001$) de la vitesse d'exécution des trajets au fur et à mesure des répétitions, quel que soit le type de source associée aux trajets.

- A nombre de répétitions égal, la vitesse est toujours significativement plus élevée ($p < 0,01$) sur les trajets dirigés vers des glucides que sur ceux dirigés vers des protéines.

- L'amélioration de la vitesse d'exécution suit un schéma similaire quel que soit le type de source (pas d'interaction significative entre le type de source et l'effet des répétitions au seuil 5%).

La performance semble donc être optimale après 8 à 9 passages sur un trajet fixé dans nos conditions, c'est-à-dire des trajets de 77 cm de long comportant 3 choix directionnels. Des comparaisons a posteriori par un test de Newman-Keuls ont permis de faire apparaître deux paliers significatifs (au risque 5%) dans l'amélioration des vitesses d'exécution des trajets, quelle que soit la nature de leur source : un premier palier du 4^{ème} au 7^{ème} passage, puis un second après le 8^{ème} passage.

Discussion

Les résultats mettent en évidence la capacité des ouvrières pourvoyeuses d'*E. tuberculatum* à fixer individuellement des trajets de récolte préférentiels, auxquels elles restent très fidèles pendant plusieurs jours. Ce phénomène, qui existe également chez d'autres espèces, permet probablement d'optimiser les sorties des ouvrières, en assurant une récolte maximale avec un minimum de risques (Hölldobler & Wilson, 1990, pp. 385-387). De plus la fixation de ces trajets est extrêmement rapide, généralement en un seul essai, même s'il est vrai que notre dispositif est beaucoup plus simple que la réalité.

A nombre de passages égal, la vitesse moyenne d'exécution des trajets vers une source glucidique est toujours significativement plus élevée que vers une source protéique, bien que par ailleurs l'évolution de ces vitesses se fasse de façon identique. Il pourrait s'agir ici d'une adaptation à la stabilité spatiale des sources dans la nature, plus élevée pour les glucides (nectaires extra-floraux par exemple) que pour les protéines (proies mobiles).

Après la fixation d'un trajet, on note une amélioration significative de la performance en termes de vitesse d'exécution des trajets au cours des passages successifs. Cette amélioration se fait en deux étapes, la performance devenant optimale après 9 passages environ. Les deux paliers observés pourraient correspondre à un changement de stratégie d'orientation lié à l'expérience de l'individu, de chimique à visuelle, comme cela a été décrit chez *Paraponera clavata* (Harrison et coll., 1988). Comme nous ne souhaitions pas travailler sur l'orientation chimique, afin d'éviter ce biais éventuel nous avons effectué divers tests préliminaires sur les ouvrières expérimentées (ayant effectué plus de 10 passages sur leur trajet) destinés à déterminer les repères qu'elles utilisaient : les résultats semblent indiquer que la vue du grand repère fortement contrasté que constituaient les montants foncés de la fenêtre sur le fond clair du ciel ait été nécessaire et suffisante pour permettre l'orientation des ouvrières expérimentées.

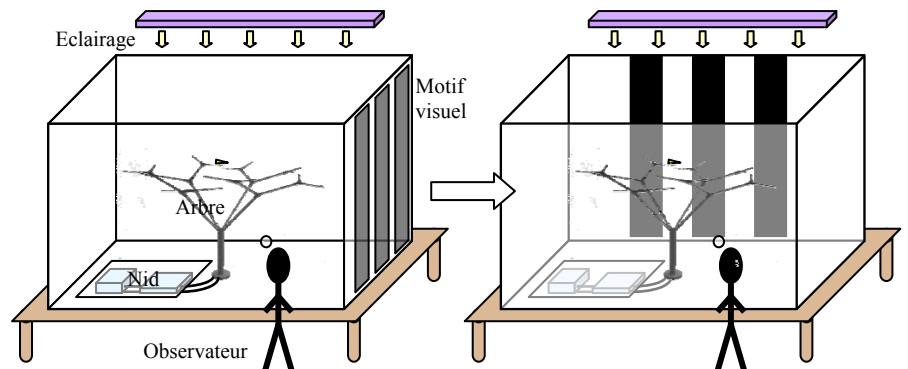
II. Second dispositif

Matériel et méthodes

L'objectif de ce second dispositif était de mettre en évidence la capacité des ouvrières expérimentées d'*E. tuberculatum* à se rappeler un trajet de récolte sur la seule base de la position, par rapport à l'arbre, d'un motif à fort contraste lumineux. Le dispositif globalement similaire à celui de la première expérience, disposait d'une arène ne contenant qu'un seul arbre, à 4 branches, placé au centre de l'aire de déplacement et ne portant qu'une source alimentaire. Le nid et le dispositif de filtrage permettant l'accès à l'arbre étaient recouverts de papier identique à celui qui tapisse le sol de l'arène, et l'ensemble était isolé visuellement du reste de la pièce d'expérience par du tissu blanc épais. La lumière était artificielle et homogène. Seul un repère visuel était fourni : 3 bandes verticales de tissu noir sur un côté du dispositif. Après que chaque ouvrière marquée ait effectué 16 passages sur le trajet menant à la source, le motif "bandes

noires" a été déplacé de 90° antihoraires, sur le côté adjacent à celui qu'il occupait pendant l'apprentissage. Si les ouvrières expérimentées s'orientent grâce à la position du motif, on s'attend à une rotation antihoraire du trajet à 90°, sur la branche adjacente à celle qui porte la source de nourriture (cf. Figure 2).

Figure 2. Schéma de la manipulation réalisée sur le second dispositif expérimental.



Résultats

La 17^{ème} sortie de chaque fourmi sur le dispositif, après rotation antihoraire de 90° du repère visuel, a donné lieu au résultat attendu : les 10 individus testés ont effectué un trajet identique au trajet qui menait à la source durant l'entraînement, mais avec une rotation antihoraire de 90° de l'ensemble du parcours.

Discussion

Nos résultats démontrent l'utilisation prépondérante, dans nos conditions expérimentales, d'un grand repère visuel à fort contraste lumineux, situé dans le champ visuel frontal et latéral, par les ouvrières expérimentées pour s'orienter sur l'arbre en direction de leur source de nourriture. L'originalité de la situation proposée aux fourmis par le biais de ce second dispositif est le fait qu'un seul repère visuel suffise éventuellement à donner l'information nécessaire à l'orientation de la fourmi à chaque point de choix. Il sera intéressant de déterminer de quelle façon les fourmis utilisent un repère unique pour effectuer une série de choix successifs : l'une de nos hypothèses est qu'elles puissent mémoriser le déplacement du motif sur la surface rétinienne lors du fourragement, puis réitérer le comportement moteur adéquat permettant de reproduire un déplacement du motif sur la surface rétinienne identique à celui mis en mémoire.

Références

Beugnon, G., Fourcassié, V., 1988. How do red wood ants orient when foraging in a three dimensional system? II. Field experiments. *Ins. soc.*, 35 : 106-124.

Collett, M., Collett, T.S., 2000. How do insects use path integration for their navigation? *Biol. Cybern.*, 83 : 245-259.

Collett, T.S., Collett, M., 2002. Memory use in insect visual navigation. *Nature Rev. Neurosc.*, 3 : 542-552.

Fourcassié, V., Beugnon, G., 1988. How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system? I. Laboratory experiments. *Ins. soc.*, 35 : 92-105.

Graham, P., Collett, T.S., 2002. View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *J. Exp. Biol.*, 205 : 2499-2509.

Harrison, J.M., Fewell, J.H., Stiller, T.M., Breed, M.D., 1988. Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Anim. Behav.*, 37 : 869-871.

Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 732 pp.

Pastergue-Ruiz, I., Beugnon, G., Lachaud, J.-P., 1995. Can the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae) encode global landmark-landmark relationships in addition to isolated landmark-goal relationships? *J. Insect Behav.*, 8 : 115-132.

SOLDATS ET SUCCES REPRODUCTIF CHEZ UN TERMITE PRIMITIF

par Estelle A. Roux et Judith Korb

LS Biologie I, Zoologie, Universität Regensburg, 93040 Regensburg, Allemagne ;
estelle.roux@biologie.uni-regensburg.de

Introduction

La prédation est une pression sélective majeure ayant favorisé l'évolution de comportements altruistes chez les vertébrés comme chez les insectes (Alexander et al., 1991). Pourtant il existe relativement peu de castes spécialisées dans la défense parmi les espèces eusociales. On en trouve chez quelques fourmis, dans deux familles de pucerons et chez tous les termites actuels (la perte des soldats chez quelques genres est un caractère dérivé) (Noirot et Pasteels, 1987). Chez les termites l'évolution des soldats est monophylétique et antérieure à celle des ouvriers. Cette caste représente une énigme évolutive sans équivalent parmi les autres systèmes eusociaux (Noirot, 1990).

A l'heure actuelle il n'existe que deux théories concernant l'évolution des soldats de termites. La première s'appuie sur les soldats néoténiques (reproducteur secondaire) présents chez les termites de bois humide (Termopsidae). Les combats entre les neutres pour l'accès au statut de reproducteur secondaire serait, selon Myles (1988), à l'origine de cette caste défensive. Cependant, ainsi que l'a montré Roisin (1999), cette hypothèse comporte plusieurs faiblesses. Premièrement, les soldats néoténiques sont peu fréquents et n'ont pas un comportement de soldats. Il semble donc peu probable que ces individus se servent de leurs armes pour accéder au statut de reproducteur. Deuxièmement, les soldats néoténiques sont absents de toutes autres familles de termites. Ils ne représentent donc vraisemblablement pas la forme ancestrale des soldats actuels.

La deuxième théorie concernant l'origine des soldats suppose que les avantages, en terme de succès reproductif, que procure cette caste contre balance le coût de sa production et maintenance (Roisin, 1999). Jusqu'à présent l'efficacité de la défense des soldats n'a été montrée que chez des termites évolués (multiple site nesters) (revue in Noirot et Darlington, 2000). De plus le bénéfice intrinsèque des soldats n'a jamais été quantifié.

Quel est le rôle imparti aux soldats des familles primitives? Pour répondre à cette question, nous avons étudié le termite de bois sec *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae), chez qui les soldats sont les seuls individus stériles. Les colonies sont composées de 100 à 400 individus dont 2 à 3 % sont des soldats. Ce faible taux est caractéristique des termites à nid unique (Abe, 1987) car le nid constitue la principale protection de la colonie. L'objectif de cette étude était de mesurer l'effet des soldats sur le succès reproductif des colonies.

Matériel et méthode

Les colonies ont été récoltées dans les mangroves du port de Darwin (Australie). La composition de chaque colonie a été déterminée, puis chaque colonies a été transférée dans un nid d'élevage en pin (Lenz, 1994) et ramenée dans les mangroves. Au bout d'un an nous les avons récolté à nouveau et leur nouvelle composition fut établie. Nous avons 36 témoins, des colonies non manipulées, et 18 colonies sans soldat. Pour obtenir ces dernières, les soldats ont été éliminés et leur remplacement a été inhibé par un extrait de tête de soldat (Korb et al., 2003). L'avantage de cet extrait est qu'il n'induit pas la formation d'intercastes. Les neutres et nymphes se développent donc normalement.

Nous avons mesuré trois paramètres du succès reproductif : la survie, la croissance et la production d'ailés.

Statistiques

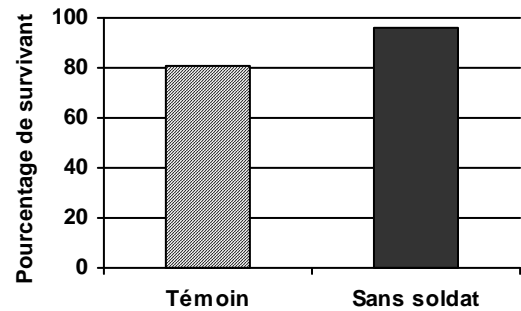
Comme pour *C. brevis* (Lenz, 1994), la taille des colonies peut influencer le développement des colonies de *C. secundus* (Korb et Lenz, in press). Cela a été le cas dans cette expérience : la croissance et la production d'ailés étaient corrélées à la taille de la colonie (Spearman, $N=46$, respectivement $Z=-0,345$, $p=0,019$ et $Z=0,648$, $P=0,0001$). Pour tester ces variables nous avons donc utilisé une ANCOVA, avec la taille comme co-variable, suivie d'un test de permutation. Ce test était nécessaire afin de prendre en compte la non-conformité des données avec les hypothèses de l'ANOVA.

Résultats

L'inhibition n'a pas été complète mais les colonies traitées n'ont pas produit autant de soldats que les témoins (Mann-Whitney, $N=46$, $Z=-2,568$, $p=0,010$).

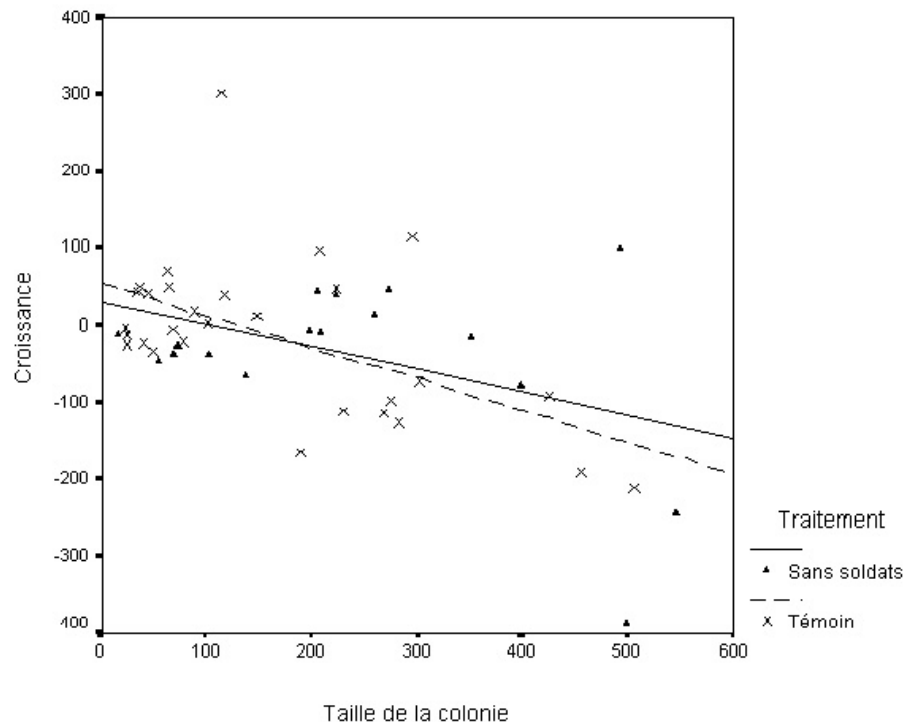
Présence des Soldats et Survie

La faible proportion ou absence de soldats n'a pas eu d'effet significatif sur la survie des colonies 'sans soldat' ($N=18$) par rapport aux témoins ($N=36$) (Test exact de Fisher $P=0,239$; cf. graphique). Il n'y avait aucun signe de prédateurs ou compétiteurs parmi les huit colonies qui n'ont pas survécus (sept témoins et une sans soldat). La présence de corps desséchés indique plutôt des facteurs abiotiques, tels que des températures et/ou des conditions xériques trop extrêmes, à l'origine de ces pertes.



Présence des Soldats et Croissance de la Colonie

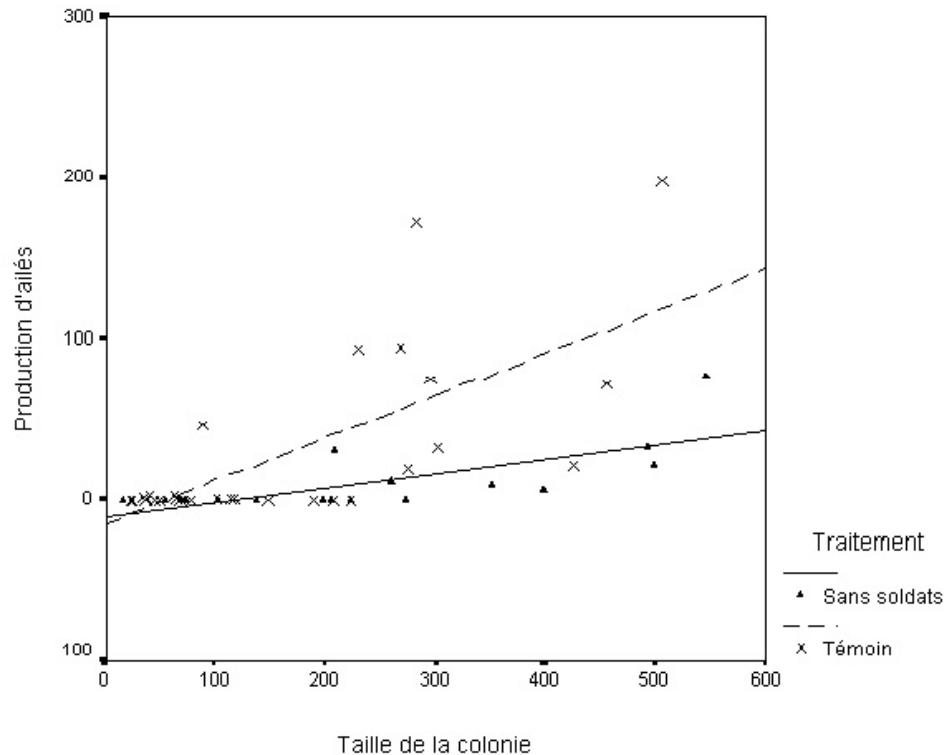
Quelque soit le traitement, témoin ou 'sans soldat', les colonies ont en moyenne diminué de taille (cf graphique). La croissance moyenne a été de -14 ± 105 pour les témoins et de -42 ± 114 pour les colonies sans soldat. Ces deux croissances ne sont pas



significativement différentes (ANCOVA, $F_{1,43}=5,35$, $p=0,98$).

Présence des Soldats et Production d'Ailés

A la fin de l'expérience, des nymphes (les futurs ailés) étaient présentes dans 17 (89%) colonies témoins et dans 7 (41%) colonies sans soldat (cf. graphique). La production d'ailés a été trois fois plus importante chez les témoins que chez les 'sans soldat' (moyenne : 29 ± 53 témoins, 11 ± 20 'sans soldats'). Cette différence est hautement significative (ANCOVA, $F_{1,43}=8,70$, $p=0,0021$), les colonies 'sans soldat' ont produit moins d'ailés que les colonies témoins.



Conclusion

Lors de cette étude nous avons cherché à établir l'effet des soldats sur le succès reproductif des colonies d'un termité primitif. Ceci a été fait dans le but de tester si oui ou non la présence des soldats est maintenue grâce au bénéfice intrinsèque qu'elle procure (autant pour la colonie que pour l'individu).

Nos résultats montrent que la présence des soldats augmente le nombre d'ailés produits. Par contre leur présence n'a eu aucun effet ni sur la survie, ni sur la croissance de la colonie. Ainsi, la défense de la colonie ne semble pas être la cause de l'effet positif des soldats sur la production d'ailés. Il se pourrait donc que cette caste ait une fonctionnalité supplémentaire au rôle défensif qui lui est traditionnellement attribué. Ces résultats démontrent (i) que la production et maintenance de soldats est bénéfique pour la colonie et (ii) que les individus qui se développent en soldats obtiennent un bénéfice indirect. Cela explique pourquoi les soldats actuels de *C. secundus* sont maintenus. Cet avantage, à condition qu'il ait été présent chez l'ancêtre des termites, pourrait avoir favorisé l'évolution des soldats.

Remerciements

Cette étude a été financée par la Fondation Scientifique Allemande (DFG) dans le cadre du programme Emmy Noether (KO 1895/2-1)

Références

- Abe, T. 1987. Evolution of life types in termites. *in* Evolution and Coadaptation in biotic communities. S. Kawano, J. H. Connell, and T. Hidaka, eds. University of Tokyo Press, Tokyo. pp. 125-148
- Alexander, R. D., K. M. Noonan, and B. J. Crespi. 1991. The evolution of eusociality. *in* The biology of the naked mole-rat. P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, and R. D. Alexander, eds. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp. 3-44
- Korb, J., E. Roux, and M. Lenz. 2003. Proximate factors influencing soldier development in the basal termite *Cryptotermes secundus* (Hill). *Insectes soc.* 50, in Press.
- Lenz, M. 1994. Food Resources, colony growth and caste development in wood-feeding termites. *in* Nourishment and evolution in insect societies. J. Hunt and C. A. Nalepa, eds. Oxford and I.B.H Publishing Co. Pvt. Ltd., New Dehli, India. pp. 159-209
- Myles, T. G. 1988. Ressource inheritance in social evolution from termites to man. *in* The ecology of social behavior. C. N. Slobodchikoff, ed. Academic Press, London. pp. 379-423
- Noirot, C. 1990. La caste des soldats chez les termites: originalité, évolution. *Actes Coll. Insectes soc.* 6, 21-26.
- Noirot, C. and J. P. E. C. Darlington. 2000. Termite nests: architecture, regulation and defence. *in* Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. T. Abe, D. E. Bignell, and M. Higashi, eds. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 121-139.
- Noirot, C. and J. M. Pasteels. 1987. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia.* 43, 851-860.
- Roisin, Y. 1999. Philopatric reproduction, a prime mover in the evolution of termite sociality? *Insectes soc.* 46, 297-305.

LES FOURMIS CAPTURANT LES PARASITES PROTEGENT LE MUTUALISME FIGUIERS – POLLINISATEURS

par Bertrand Schatz et Martine Hossaert-McKey

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive – CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex, France ; schatz@cefe.cnrs-mop.fr ou hossaert@cefe.cnrs-mop.fr

Introduction

Les mutualismes jouent un rôle important dans la dynamique des populations et des communautés (Thompson, 1982 ; Bronstein, 2001 ; Dufaÿ et Anstett, 2003). Ils correspondent à un échange de bénéfiques nets entre espèces et représentent des ressources attractives pour les espèces non directement impliquées dans ces interactions (Bronstein, 1988, 2001 ; Yu, 2001). C'est pourquoi de telles interactions spécifiques n'évoluent pas isolément, mais sont plutôt intégrées dans un réseau complexe de troisièmes acteurs (Bronstein, 1988 ; 2001 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003). La compréhension des contraintes biotiques qui s'exercent sur ces mutualismes à deux acteurs requiert l'identification et l'analyse du réseau des troisièmes acteurs qui stabilise ou déstabilise ces mutualismes (Schatz et Hossaert-McKey, 2003).

Parmi ces interactions mutualistes, l'association entre les figuiers et leurs pollinisateurs a depuis longtemps été étudiée comme un modèle classique de mutualisme spécifique et obligatoire de pollinisation impliquant très généralement une espèce de pollinisateurs à une espèce de figuier (Weiblen, 2002). Dans le cas des figuiers, de nombreuses études ont surtout concerné l'impact des consommateurs de fruits ou de graines, alors que l'impact des troisièmes acteurs sur les pollinisateurs est beaucoup moins connu (Bronstein, 1988). Le mutualisme figuiers – pollinisateurs est la cible d'une grande variété d'espèces d'invertébrés, incluant des parasites spécialisés et des fourmis. Chaque espèce de figuier est associée à une cohorte d'espèces de parasites, qui ont un effet clairement négatif sur le mutualisme puisque leurs larves se développent aux dépens des pollinisateurs (Hymenoptera, Agaonidae) (Weiblen, 2002). A l'inverse, les fourmis sont connues comme prédateurs de pollinisateurs, mais leur impact n'est que rarement estimé (Bronstein, 1988 ; Compton et Robertson, 1988, 1991 ; Zachariades, 1994 ; Dejean *et al.*, 1997 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003). Cependant, comme l'a suggéré Zachariades (1994), il manque des études détaillées de ces interactions ainsi que des résultats quantifiés de leur impact sur ces mutualismes, malgré le nombre important des modèles théoriques à ce sujet (Bronstein 2001; Yu 2001).

Le but de cette étude a été de quantifier la présence des fourmis sur les figuiers selon le sexe de l'arbre et du stade de maturation des figues, et de déterminer l'effet de la présence des fourmis sur celle des parasites en conditions naturelles et en conditions d'exclusion de fourmis.

Matériel et Méthode

Les observations ont été réalisées d'avril à mai 2002 à Brunei Darussalam (nord Bornéo) dans les forêts secondaires autour de Bandar Seri Begawan. Ayant ses figues par groupe sur le tronc (cauliflorie), le figuier dioïque *Ficus condensa* est associé par un mutualisme

spécifique au pollinisateur *Ceratosolen constrictus*. Ses figues sont également visitées principalement par le parasite (*Apocrypta* sp.) et par deux espèces de fourmis arboricoles dominantes et agressives : *Oecophylla smaragdina* Fab. (Formicinae) et *Crematogaster* sp. (Myrmicinae) (nids arboricoles polydômes). Après avoir noté le sexe de l'arbre et la phase de maturation des figues, la présence des fourmis a été estimée en comptant le nombre d'individus présents entre 1 et 2 m sur le tronc des figuiers. Les fourmis et les parasites ont été comptés sur les groupes de figues entre 09h00 et 14h00 (heure locale), pendant leur période d'activité maximale. L'expérience d'exclusion a été réalisée sur onze figuiers différents (éloignés d'au moins 50m), sur lesquels deux groupes proches de figues sont choisis avec un même nombre de figues. Les nombres de fourmis et de parasites sont comptés sur les deux groupes de figues, dont un groupe témoin et un groupe test où les fourmis sont exclues par de la glue.

Résultats

Présence de fourmis sur les figuiers *F. condensata*

Le nombre moyen de fourmis par arbre est plus de 8 fois supérieur sur les arbres mâles que sur les arbres femelles ($F_{(1, 61)} = 38.43$, $P < 0.001$ (Tableau 1). De plus, le nombre de fourmis reste significativement supérieur sur les arbres mâles pour toutes les phases de maturation des figues (la faible différence pour le stade 'réceptivité' s'explique par l'importante variation du nombre de fourmis entre arbres, Tableau 1). Les espèces *Crematogaster* sp. et *O. smaragdina* représentent 92.6% des fourmis présentes sur les figuiers. Les autres tests ont donc été réalisés uniquement sur ces deux espèces.

	Phase A: Boutons floraux	Phase B: Figues réceptives	Phase C: Figues interflorales	Phase D: Figues mures	Total
Arbres mâles	27.8 ± 17.2 (6)	67.6 ± 98.6 (9)	42.4 ± 21.3 (8)	90.5 ± 102.8 (10)	61.2 ± 78.3 (33)
Arbres femelles	1.0 ± 1.5 (6)	12.3 ± 15.5 (6)	10.1 ± 6.2 (9)	3.7 ± 5.0 (9)	7.4 ± 9.2
Probabilités	$F_{(1, 10)} = 30.08$ $P < 0.001$	$F_{(1, 13)} = 4.05$ $P > 0.044$	$F_{(1, 15)} = 24.75$ $P < 0.001$	$F_{(1, 17)} = 16.70$ $P < 0.001$	$F_{(1, 61)} = 38.43$

Tableau 1 : Moyennes (\pm SD) du nombre de fourmis (toutes espèces confondues) présentes sur le tronc de *F. condensata* selon le sexe de l'arbre et pendant quatre phases de maturation des figues. Le nombre d'arbres observés dans chaque cas est indiqué entre parenthèses. Nous avons utilisé la procédure Genmod (distribution de Poisson, SAS) pour tester l'effet du sexe de l'arbre sur le nombre total de fourmis.

Relations entre le nombre de fourmis et de parasites

En conditions naturelles, la présence des fourmis est fortement associée de façon négative au nombre de parasites ($\chi^2 = 374.0$; 1 d dl ; $P < 0.001$) (Fig. 1). Le nombre de parasites est plus faible pour les figues ayant un nombre plus important de fourmis (comparaisons "entre 1 et 4 individus" versus "plus de 4 individus"; pour *O. smaragdina*: $\chi^2 = 11.2$; 1 ddl ; $P < 0.0001$; pour *Crematogaster* sp.: $\chi^2 = 8.9$; 1 ddl ; $P < 0.003$). Il y a également un effet de l'espèce de fourmis, la présence d'*O. smaragdina* étant associée à un nombre plus faible de parasites que celle de *Crematogaster* sp. (comparaisons *O. smaragdina* versus *Crematogaster* sp. ; pour la catégorie "entre 1 et 4 individus": $\chi^2 = 6.1$; 1 ddl ; $P < 0.02$; pour la catégorie "plus de 4 individus": $\chi^2 = 5.6$; 1 ddl ; $P < 0.02$). Mais, la catégorie "total des 2 espèces supérieur à 4 individus" n'est pas différente

des deux catégories “plus de 4 *Crematogaster* sp.” ($\chi^2 = 2.0$; 1 ddl ; $P > 0.15$) et “plus de 4 *O. smaragdina*” ($\chi^2 = 0.2$; 1 ddl ; $P > 0.50$).

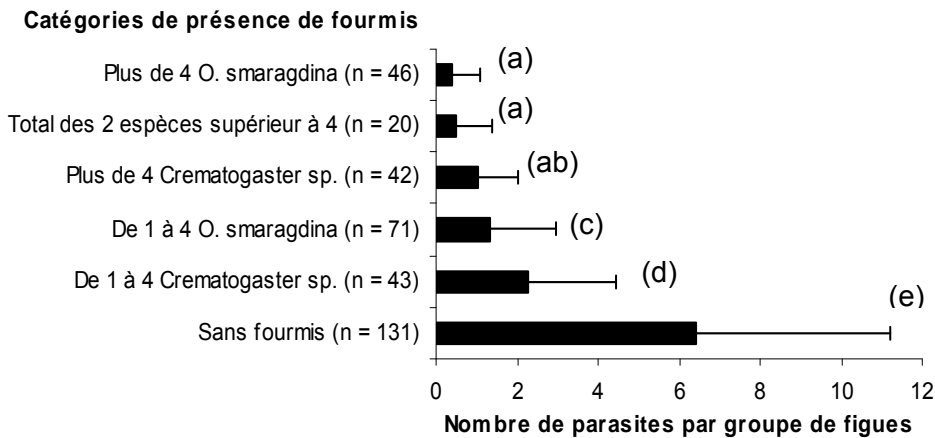


Figure 1. Nombre de parasites en fonction du nombre de fourmis observées sur les groupes de figes (10 à 20 figes par groupe) en conditions naturelles. Nous avons utilisé la procédure Genmod (distribution de Poisson, SAS) pour tester l’effet des catégories de fourmis sur le nombre total de parasites. Les lettres différentes indiquent des différences significatives dans le nombre de parasites par groupe de figes.

De plus, la présence de “plus 4 *Crematogaster* sp.” ou de “plus de 4 *O. smaragdina*” est associée à une réduction de 84.1% et 93.9%, respectivement, du nombre de parasites par groupe de figes. Ces deux fourmis prédatrices ont également été observées en train de capturer des parasites, plutôt lorsque ceux-ci pondaient dans les figes.

Expérience d’exclusion

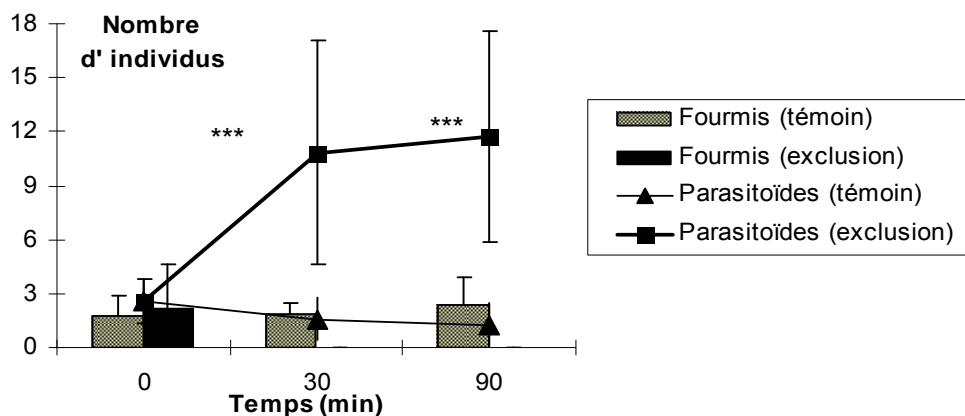


Figure 2 : Comparaison des nombres de parasites (courbes) et de fourmis (histogrammes) pendant les expériences témoins et d’exclusion de fourmis. Les nombres de parasites à T30 (30 min) et T90 (90 min) sont chacun comparés au nombre à T0 (0 min : début de l’expérience) par un test-t apparié (** : $P < 0.001$).

L'expérience d'exclusion de fourmis débutant à T0 est marquée par une augmentation progressive du nombre de parasites jusqu'à T30 (30 min) où elle atteint un plateau stable au moins jusqu'à T90 (mais aussi jusqu'à T180). Le nombre de parasites par groupe de figes dans la condition sans fourmis est ainsi significativement supérieur à celui de la condition témoin à T30 (test-t apparié : $P < 1.3 \cdot 10^{-4}$) et à T90 (test-t apparié : $P < 2.5 \cdot 10^{-5}$) (Fig. 2). De plus, le nombre de parasites est corrélé au nombre de figes quand les fourmis sont exclues ($r^2 = 0.55$; $P < 0.01$; 9 ddl), cette corrélation n'existant pas en conditions naturelles ($r^2 = 0.26$; $P > 0.1$; 9 ddl). Le nombre de parasites est réduit de 78.8% à 90.0 % selon les arbres en présence de fourmis.

Discussion

Nous avons montré ici plusieurs aspects de la relation entre les fourmis et le figier *F. condensa*. Tout d'abord, elles sont nettement plus présentes sur les arbres mâles que sur les arbres femelles, cette différence se maintenant pour chacun des stades observés. Chez les figuiers dioïques, le nombre de pollinisateurs et de parasites est plus important sur les arbres mâles, et ceci du fait de leur cycle biologique. Nous faisons donc ici l'hypothèse que la présence de ces proies potentielles constitue une source alimentaire suffisamment riche pour attirer les fourmis prédatrices sur les arbres mâles où elles nichent. De plus, les fourmis ne sont pas attirées sur les figuiers de *F. condensa* par les homoptères qui y sont très peu présents (1 cas sur les 63 arbres), à l'inverse des figuiers monoïques d'Afrique comme *F. sur* en Afrique du Sud (Compton et Robertson, 1991 ; Zachariades, 1994) et *F. vallis-choudae* au Cameroun (Dejean *et al.*, 1997). D'autres études sont nécessaires pour déterminer si cette répartition des fourmis est extrapolable aux figuiers dioïques.

Nous avons également montré que la présence des fourmis réduisaient d'environ 80% au moins le nombre de parasites présents sur les groupes de figes, à la fois par l'expérience d'exclusion des fourmis ainsi que par celle de comptage des individus en conditions naturelles. La dynamique du nombre de parasites et le niveau de réduction de ce nombre en présence de fourmis nous permettent d'ailleurs d'estimer que les fourmis patrouillent chaque groupe de figes toutes les 10 minutes environ. Les fourmis exercent donc une pression sélective suffisamment importante pour expliquer l'existence de comportements d'évitement chez les pollinisateurs et les parasites. Ils vont ainsi voler à quelques centimètres au-dessus des figes avant de se poser sur celles sans fourmis.

Des plus, les guêpes parasites sont généralement capables de reconnaître visuellement à distance les fourmis prédatrices (Wcislo et Schatz, 2003) ce qui explique que les figes occupées par les grandes ouvrières d'*O. smaragdina* sont plus évitées que celles de *Crematogaster* sp. (5 fois plus petites) par les parasites. Ayant ici une action bénéfique en réduisant le nombre de parasites, les fourmis influencent la dynamique évolutive du mutualisme figuiers–pollinisateurs, qui doit être considéré comme le lieu d'un réseau d'interactions complexes et interdépendantes (Bronstein, 1988 ; Compton et Robertson 1988, 1991; Zachariades, 1994 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003).

Remerciements

Cette étude a été financée par le CNRS (PICS N°935). Nous remercions les membres du département de biologie de l'University Brunei Darussalam, le directeur du Brunei Museum et du Forestry Department de nous avoir permis d'exporter les fourmis pour détermination, ainsi que Samhan Nyawa pour son aide sur le terrain, J.-Y. Rasplus pour l'identification des parasites, et enfin Doyle McKey et Finn Kjellberg pour leurs commentaires sur le manuscrit.

Références

- Bronstein, J.L., 1988. Predators of fig wasps. *Biotropica*, 20, 215-219.
- Bronstein, J.L., 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecol. Lett.*, 4, 277-287.
- Compton, S.G., Robertson, H.G., 1988. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. *Ecology*, 69, 1302-1305.
- Compton, S.G., Robertson, H.G., 1991. Effects of ant-homopteran systems on fig-figwasp interactions. In: *Ant-plant interactions* (by Huxley, C.R. & Cutler, D.F.), Oxford University Press, Oxford, pp 120-130.
- Dejean, A., Bourgoin, T., Gibernau, M., 1997. Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience*, 4, 446-453.
- Dufaÿ, M., Anstett, M.C., 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce with inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos* 100, 3-14.
- Schatz, B., Hossaert-McKey, M., 2003. Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* (Formicidae; Myrmicinae) with the fig / fig wasp mutualism. *Ecol. Entomol.*, 28, 359-368.
- Thompson, J.N., 1982. *Interaction and Coevolution*. John Wiley and Sons, New York.
- Wcislo, W.T., Schatz, B., 2003. Predator recognition and evasive behavior by sweat bees, *Lasioglossum umbripenne* (Hymenoptera: Halictidae), in response to predation by ants, *Ectatomma ruidu* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 53, 182-189.
- Weiblen, G.D., 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 299-330. Yu, D.W. (2001). Parasites of mutualisms. *Biol. J. Linn. Soc.*, 72, 529-546.
- Zachariades, C., 1994. Complex interactions involving the Cape fig, *Ficus sur* Forsskål, and its associated insects. Thesis, Rhodes University, South Africa, 243 p.

MORPHOLOGIE DE FEMELLES DE *TETRAPONERA TESSMANII*

par Bertrand Schatz , Lorraine Bottin , Doyle McKey

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive – CNRS ; 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France ; schatz@cefe.cnrs-mop.fr ou mckey@cefe.cnrs-mop.fr

Introduction

La fourmi *Tetraponera tessmanni* (Pseudomyrmecinae) est une fourmi à plante. C'est la mutualiste spécifique de la liane myrmécophyte *Vitex thyrsoflora* Gürke (Lamiaceae), longue parfois de plusieurs dizaines de mètres (Bequaert, 1922 ; Ward, 1991; Wheeler, 1922). Cette relation plante-insecte correspond à un mutualisme de protection, au sein duquel les fourmis assurent une protection contre les herbivores et la plante offre gîte et couvert à la colonie de fourmis (ici, elles se nourrissent du tissu interne de la liane) (Ward, 1991).

Les colonies sont fortement polygynes. Cette espèce est unique dans la sous-famille des Pseudomyrmecines car, en plus d'ouvrières, elle produit deux types de femelles: des femelles sexuées à ailes fonctionnelles et des femelles de taille intermédiaire qui ne possèdent que des petits bourgeons d'ailes non fonctionnels. Une première description de catégorie additionnelle de femelle a été effectuée par Wheeler (1922), qui leur a attribué le statut d'ergatogynes. Le but de ce travail a été d'essayer de déterminer le statut reproducteur de ces femelles, de façon à mieux comprendre la structure sociale de ces colonies.

Résultats

Répartition des femelles dans les rameaux

Les deux colonies étudiées ont été récoltées (à raison d'environ un tiers de la colonie récoltée) au printemps 2002 dans la forêt tropicale (Mont Elumden, 3°33 N, 11°31 E ; Cameroun). La liane *V. thyrsoflora* est formée de segments d'une même longueur mais d'un diamètre qui diminue avec l'éloignement de la base de la plante. Les femelles se répartissent dans les différents rameaux quel que soit leur diamètre (Fig. 1). Par contre, le nombre total d'individus (ouvrières + femelles) est corrélé avec la largeur du rameau ($R^2 : 0,53$; ddl : 35; $P < 0.001$), le nombre d'individus est d'autant plus élevé que le rameau est large. Mais, sachant que la largeur du rameau est représentative de la position dans la tige, il n'y a pas de relation entre cette dernière et le statut des femelles (ouvrières / femelles).

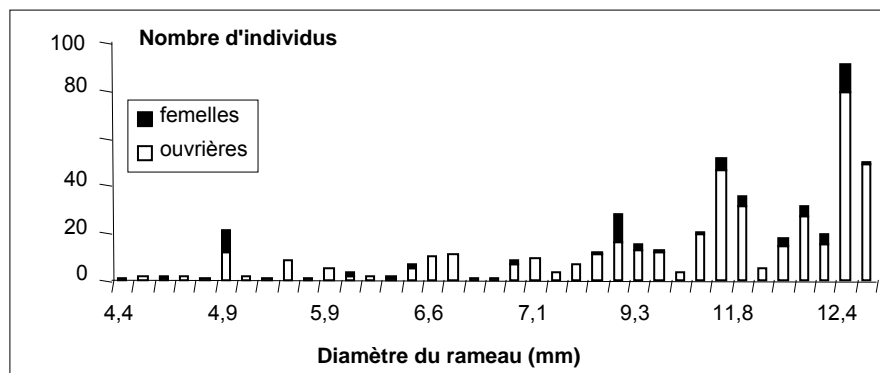


Figure 1. Répartition des femelles et des ouvrières en fonction du diamètre du rameau de la liane *V. thyrsoflora*.

Composition des colonies

Les colonies 1 et 2 possèdent un ratio femelles/ouvrières assez similaire, respectivement de 10,8 et 12,2%. Un travail précédent réalisé sur d'autres colonies avait permis d'établir un ratio situé en moyenne autour de 9%. Ce ratio femelles/ouvrières semble donc être une caractéristique assez stable de la composition coloniale chez cette espèce.

Par contre, les deux colonies diffèrent au niveau des femelles à ailes réduites, qui sont présentes uniquement dans la colonie 2 et représentent seulement 5.8% de l'ensemble des femelles de cette colonie. Ces femelles à ailes réduites étaient présentes dans toutes les autres colonies étudiées précédemment avec des proportions assez variables qui dépassaient parfois 50%. La présence des femelles à ailes réduites semble donc être un caractère assez variable, dont le déterminisme reste encore à comprendre.

Morphologie externe des femelles

Il n'existe que quatre femelles à ailes réduites dans la colonie 2. Les résultats de l'analyse statistique seront donc à confirmer au cours des études futures. Néanmoins, ils permettent d'émettre plusieurs hypothèses concernant les différences morphologiques entre les différents types de femelles (les femelles à ailes coupées correspondent à des femelles à ailes classiques). Toutes les femelles possèdent des ocelles classiques. La taille des ailes des deux types de femelles est clairement bimodale (Test t de Student ; $P < 0,001$), et elles correspondent classiquement à des femelles ergatoïdes. De plus, les femelles à ailes classiques (coupées ou non) ont des tailles significativement supérieures pour tous les critères mesurés (Fig. 2). Les deux types de femelles (ailes réduites versus ailes classiques) sont donc morphologiquement différents.

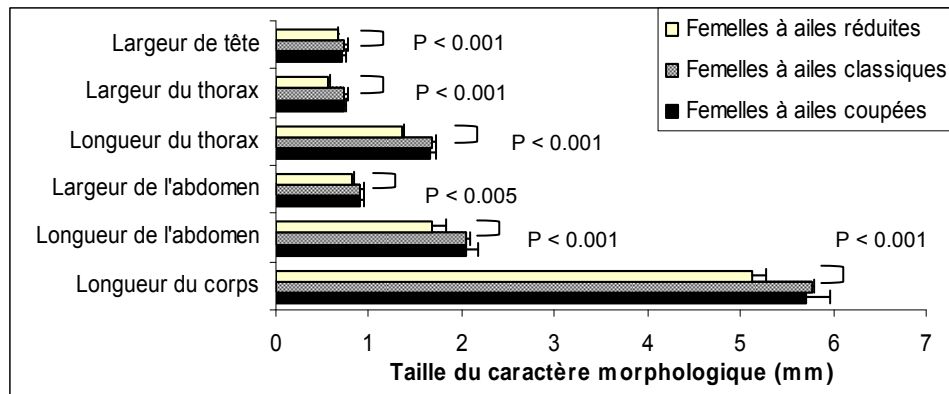


Figure 2. Comparaison de différents caractères morphologiques entre les femelles à ailes réduites, celles à ailes classiques et celles à ailes coupées (les deux dernières catégories de femelles n'étant pas significativement différentes, et correspondent certainement au même type de femelles).

Caractéristiques de l'appareil ovarien

Les deux types de femelles possédaient des ovarioles avec des ovocytes. Cette espèce se caractérise par une paire de trois ovarioles. Cependant, les tailles des ovarioles et des ovocytes (les plus grands), ainsi que les nombres totaux d'ovarioles n'étaient pas significativement différents entre les deux types de femelles. Ces résultats restent à vérifier sur des effectifs plus importants. Cependant, la présence de corps jaunes n'a été détectée uniquement parmi les femelles à ailes (classiques) coupées.

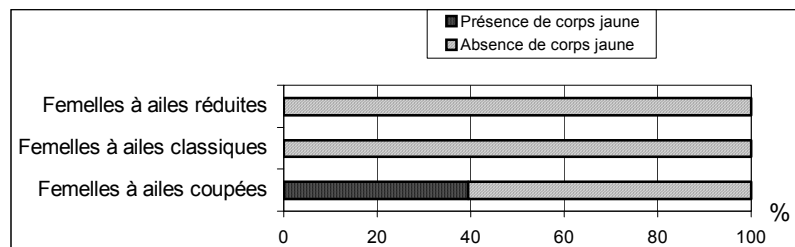


Figure 3 : Présence ou absence de corps jaunes dans les ovarioles des trois types de femelles.

Nous faisons les hypothèses suivantes. (1) Les femelles à ailes coupées qui ne présentaient pas de corps jaunes correspondraient à des femelles en inhibition ou non fécondées (pas de spermathèque visible). (2) Les femelles à ailes classiques n'étaient pas encore fécondées. (3) Les femelles à ailes réduites semblent peu impliquées dans la reproduction de la colonie, même si elles possèdent un appareil ovarien similaire à celui des femelles à ailes classiques.

Parmi ces dernières, il existe trois catégories d'individus selon la taille de leurs plus grands ovocytes (<20 μm , >100 μm et taille intermédiaire), qui doivent sûrement correspondre respectivement à des individus (1) qui ne pondent pas, (2) qui pondent et (3) qui vont ou ont pondus. Une ANOVA (SAS) montre qu'il n'y a pas de relation entre ces catégories d'individus, représentant un statut lié à la ponte, et leur taille selon les différents paramètres morphologiques mesurés.

Discussion

Même s'il faut rester prudent quant à l'interprétation des résultats, cette étude nous a permis de mettre en évidence plusieurs caractéristiques des femelles de *T. tessmanii*. (1) Les femelles sont réparties dans tous les segments de leur liane-hôte, leur nombre dépendant de la largeur du segment considéré. (2) Les femelles sont en proportion stable à environ 10% (9 à 12%) de l'effectif total, mais la proportion des femelles à ailes réduites dans les colonies est très variable. (3) Les deux types de femelles (à ailes réduites *versus* à ailes classiques) sont différentes morphologiquement, mais semblables au niveau de leur appareil ovarien. Cependant, celles à ailes réduites ne semblent pas jouer un rôle important dans la reproduction de la colonie. Nous faisons ainsi l'hypothèse que ces femelles à ailes réduites, au déplacement limité, pourraient rester dans leur colonie natale, apporter une aide dans l'élevage du couvain, et pourraient participer de façon mineure à la production d'ouvrières.

Remerciements

Nous remercions Champlain Djiéto-Lordon pour avoir participé à la récolte des colonies sur le terrain.

Références

Bequaert J., 1922. Ants and their diverse relations to the plant world. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 45, 333-583.

Ward P., 1991. Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia-bearing plants. In: Ant-Plant Interactions (C.R. Huxley and D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp 335-352.

Wheeler W.M., 1922. The ants collected by the American Museum Congo expedition. Bull. Am.

L'APPRENTISSAGE DE ROUTES FAMILIÈRES CHEZ LA FOURMI NEOTROPICALE *GIGANTIOPS DESTRUCTOR*

par David Macquart & Guy Beugnon

CRCA, UMR CNRS 5169, Université Paul Sabatier (Toulouse 3) ; bâtiment 4R3, b3, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4 - macquart@cict.fr

Introduction

Lors de leurs déplacements entre le nid et une source de nourriture, les hyménoptères emploient fréquemment des chemins stéréotypés. Chez les fourmis, l'emploi de pistes chimiques est un moyen très utilisé pour suivre ces chemins, mais l'apprentissage de routes familières constitue également une stratégie efficace. La formicine néotropicale *Gigantiops destructor* fourrage en solitaire et emploie de telles routes lors des sorties hors du nid. L'extrême développement des yeux (Gronenberg & Hölldobler, 1999) et des lobes optiques (Gronenberg & Liebig, 1999) chez cette espèce permet l'utilisation de repères visuels dans le milieu naturel pour le guidage le long des routes familières (Chagné *et al.*, 2001).

Nos travaux tentent d'atteindre deux objectifs : premièrement, il s'agit d'établir la mise en place de routes familières au laboratoire, dans un environnement visuel contrôlé. Le second objectif consiste à mieux comprendre les stratégies d'orientation de *Gigantiops destructor* (orientation visuelle, motrice, visuo-motrice) et leurs éventuelles interactions fonctionnelles lors du suivi de routes à point de départ visuel.

Matériel et méthodes

Matériel biologique

L'étude a porté sur une colonie de *Gigantiops destructor* d'environ 150 fourmis récoltées en Guyane Française en 2000 et élevées au laboratoire (température : $26 \pm 2^\circ\text{C}$, photopériode : 12 heures (08:00 – 20:00), humidité relative : $70 \pm 10\%$).

Afin de pouvoir effectuer des suivis individuels, les fourmis ont été marquées à l'aide de dossards numérotés collés sur le thorax. Les fourrageuses en quête de nourriture sont amenées à visiter le dispositif expérimental décrit ci-dessous.

Dispositif expérimental

A partir du nid, les fourrageuses empruntent un tube et débouchent au centre d'une arène de un mètre de diamètre (Fig.1). L'arène est recouverte d'un dôme de plastique opaque et uniformément éclairé, afin d'empêcher la prise de repères visuels distaux dans la pièce. Les expériences se sont donc déroulées dans un environnement visuel contrôlé. Huit sorties régulièrement espacées sur la paroi de l'arène permettent l'accès à des boîtes (sites alimentaires), dans lesquelles sont placées des larves de grillons (*Gryllus assimilis*) ou des drosophiles (*Drosophila melanogaster*). Selon les expériences, un certain nombre de repères visuels sont disposés à l'intérieur de l'arène. Ces repères sont faits de morceaux de bois variant en forme et en taille selon les situations expérimentales.

Les trajets des fourmis ont été filmés avec une caméra Sony[®] CCD noir et blanc, située au sommet du dôme, enregistrés sur bande S-VHS puis numérisés grâce au logiciel Noldus EthoVision[®], version 2.3.

Expériences

Expérience 1 : cinq repères visuels différents sont placés dans l'arène. Afin de ne créer aucune hétérogénéité dans l'espace où se déplacent les insectes, les repères sont répartis uniformément à la surface de l'arène, et les 8 sites de nourriture sont accessibles (Fig. 2). Les fourmis peuvent accéder au dispositif à tout moment, et effectuer librement des allers-retours entre le nid et l'arène, jusqu'à la mise en place éventuelle de routes familières (phase d'entraînement).

Expérience 2 : un seul site alimentaire est accessible, et 6 repères visuels sont alignés entre le centre de l'arène et ce site (Fig. 3a, 4a). Le dernier repère, qui marque l'emplacement du site alimentaire, ne peut être vu par les fourmis qui débouchent au centre de l'arène : il est masqué par les premiers repères de la séquence. Cette disposition permet d'empêcher les fourmis de se diriger directement vers le dernier repère dès leur arrivée dans l'arène.

Suite à la phase d'entraînement, les fourmis qui ont mis en place des routes familières participent à une phase de tests. Lors de ces tests, on procède au déplacement ou à la suppression de tout ou partie des repères, et les trajets effectués dans ces nouvelles conditions sont comparés aux trajets familiers.

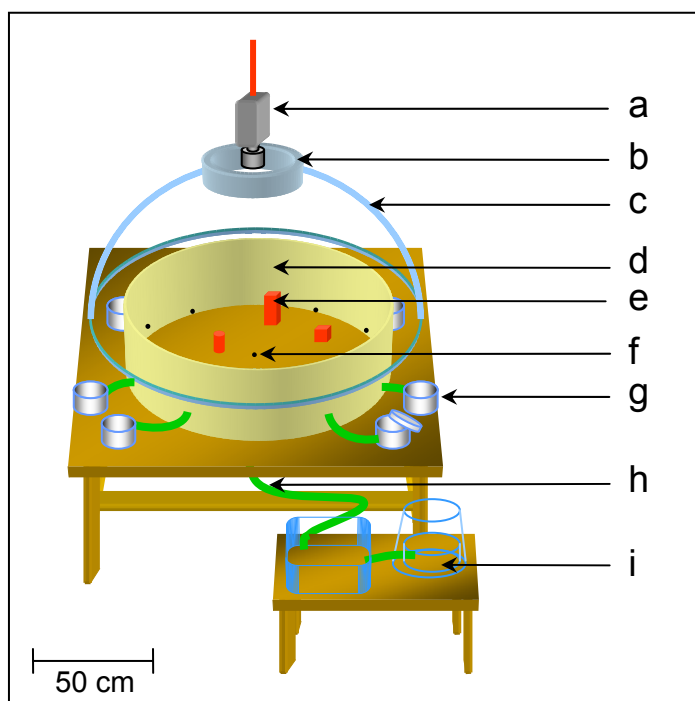


Fig. 1. Dispositif expérimental. **a** : caméra CCD noir et blanc. **b** : néon circulaire. **c** : dôme de plastique opaque. **d** : paroi de l'arène. **e** : exemple de repère visuel. **f** : trou d'accès central. **g** : un des huit sites alimentaires. **h** : tube d'accès à l'arène. **i** : nid.

Résultats

Expérience 1 : mise en place de routes familières

La figure 2 présente les trajets réalisés par une fourmi lors de l'expérience 1, après une vingtaine d'allers-retours effectués entre le nid et l'arène. Une route familière précise a été mise en place dans l'environnement homogène que constitue l'arène. Tous les déplacements s'effectuent le long de cette route malgré la disponibilité constante des 7 autres sources alimentaires (fidélité à un site de nourriture).

Expérience 2 : indices utilisés lors du suivi d'une route familière

Lorsque des routes familières ont été mises en place lors de la phase d'entraînement (Fig. 3a, 4a), on procède aux tests suivants :

Test 1 : tous les repères placés dans l'arène sont supprimés, afin de déterminer si les fourmis disposent d'autres moyens d'orientation (en particulier des pistes chimiques). Un exemple de trajet effectué dans ces conditions est présenté sur la Figure 3b : la fourmi se

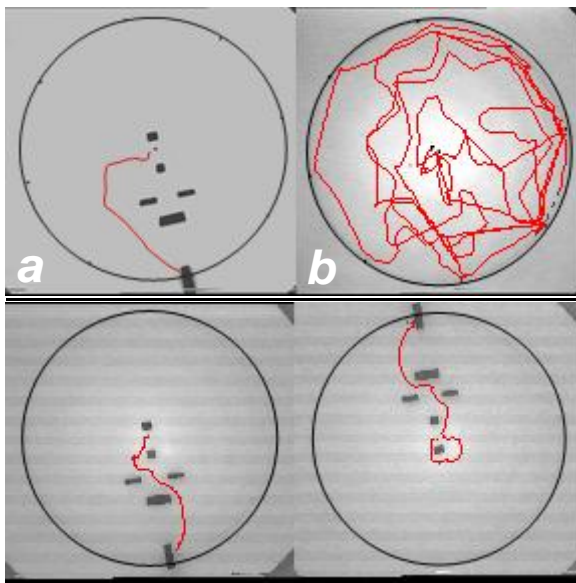
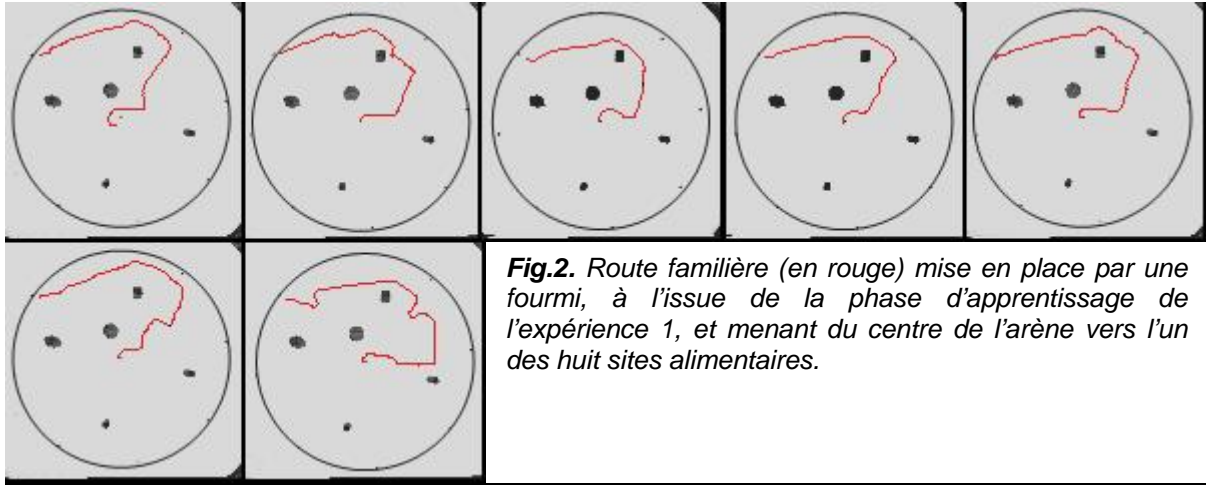


Fig. 3. **a** : route familière mise en place par une fourmi à l'issue de la phase d'apprentissage de l'expérience 2. **b** : réaction de cette fourmi lors du test 1 (suppression de tous les repères).

Fig. 4. **a** : route familière mise en place par une fourmi à l'issue de la phase d'apprentissage de l'expérience 2. **b** : réaction de cette fourmi lors du test 2 (rotation des repères à 180°).

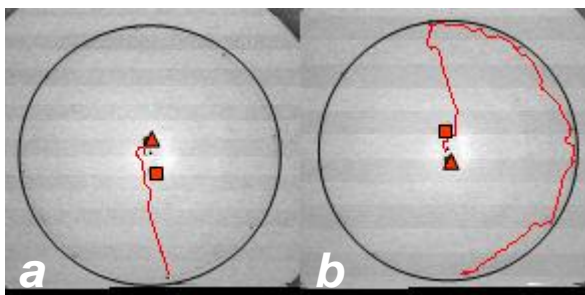


Fig. 5. **a** : trajet d'une fourmi après réduction du nombre de repères. **b** : réaction de cette fourmi lors du test 3 (rotation des repères). (Triangle rouge : repère en forme de pyramide. Carré rouge : repère en forme de cube).

montre clairement désorientée, ce qui suggère qu'elle n'utilise que des indices visuels pour se rendre à son site alimentaire familial ; l'existence d'une piste chimique est exclue.

Test 2 : l'ensemble des repères subit une rotation de 180°. Les trajets effectués dans ces conditions suivent la rotation imposée aux repères (Fig. 4b). Cela démontre le rôle primordial des repères visuels pour l'orientation de *G. destructor*, et confirme l'absence de piste chimique individuelle puisque l'aire sur laquelle se déplacent les fourmis est restée en place.

Test 3 : l'objectif consiste à étudier le rôle des deux repères centraux (un cube et une pyramide), situés de part et d'autre du trou central : l'information directionnelle de départ donnée par ces repères est-elle suffisante pour orienter les fourmis dans la direction du site alimentaire ? Dans un premier temps, on réduit progressivement le nombre de repères visuels le long des routes familières des fourmis, pour ne conserver que les repères centraux (Fig 5a). Le test consiste à vérifier si une interversion de ces repères conduit les insectes à se diriger dans une mauvaise direction. Les résultats indiquent que la permutation des repères a pour effet d'inverser l'orientation initiale des fourmis (Fig. 5b). Ce test confirme la capacité des fourmis à obtenir une information directionnelle à partir des repères centraux. Il suggère également que les fourmis *G. destructor* ont une excellente acuité visuelle, puisqu'elles sont capables de détecter la permutation de deux repères de même couleur et de forme et de taille relativement proches (un cube de 2,5 cm d'arête, et une pyramide de 2 cm de haut). La plasticité du comportement de l'espèce est également soulignée, la fourmi étant capable de s'adapter rapidement et efficacement à une modification de son environnement.

Discussion

L'utilisation de routes familières chez Gigantiops destructor

Dans le dispositif expérimental construit au laboratoire, les fourmis *Gigantiops destructor* ont mis en place des routes familières. Alors que la nourriture était disponible en permanence et très facilement accessible (8 sites alimentaires disposés sur 360° et éloignés de 50 cm à peine du trou d'accès à l'arène), des routes familières ont cependant été établies. Or l'emploi de cette stratégie se justifie surtout dans un milieu complexe, lorsqu'il faut parcourir des distances importantes vers des sources de nourriture localisées. En effet, l'emploi de routes prédéfinies vers une source de nourriture connue, contrairement à une recherche aléatoire, permet de limiter le temps passé à l'extérieur du nid. L'utilisation de routes familières, même dans les conditions privilégiées du laboratoire, semble donc indiquer que cette stratégie d'orientation est capitale chez *G. destructor*.

L'apprentissage de routes familières

La route familière représentée sur la figure 2 a clairement été influencée par l'un des repères visuels, à savoir le cube. En effet, la fourmi passe systématiquement derrière ce repère pour rejoindre son site de nourriture familial, alors que le plus court chemin consisterait à décrire une ligne droite depuis le centre de l'arène vers le site. Donc, chez *G. destructor* comme chez d'autres hyménoptères, la forme d'une route familière est influencée par la position des objets dans l'environnement et par la réponse de l'insecte à ces objets.

Du centre de l'arène au site de nourriture : mode de déplacement le long d'une route familière

Nos résultats suggèrent l'emploi de routines visuo-motrices par la fourmi *G. destructor*. Des mouvements particuliers, des déplacements ou des changements de direction seraient associés à certains repères. Les fourmis reconnaissent visuellement chaque repère, ce qui leur permet d'effectuer les actes moteurs correspondants. Ce mécanisme

visuo-moteur permettrait d'expliquer pourquoi, dans le milieu naturel, un arbre donné est toujours contourné du même côté (Beugnon, com. pers.).

Références

Chagné P., Lacassagne C. and Beugnon G., 2001. Modes de navigation chez une fourmi néotropicale : *Gigantiops destructor*. Actes Coll. Insectes Sociaux 13, 21-26.

Gronenberg W. and Hölldobler B., 1999. Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain. *The Journal of Comparative Neurology* 412, 229-240.

Gronenberg W. and Liebig J., 1999. Smaller brains and optic lobes in reproductive workers of the ant *Harpegnathos*. *Naturwissenschaften* 86, 343-345.
Mus. Nat. Hist. 45, 39-269.

CONFLIT REINE - OUVRIERE CHEZ LE BOURDON *BOMBUS TERRESTRIS* (HYMENOPTERA : APIDAE) : QUI PRODUIT LES MALES ?

par Cédric Alaux , Fabien Savarit, Pierre Jaisson et Abraham Hefetz

**GESTION DE *MACULINEA ALCON* (LEPIDOPTERA,
LYCAENIDAE) EN BRENNE. ANALYSE DES FACTEURS
POUVANT CONDITIONNER LE SUCCES DE LA REPRODUCTION
DU PAPILLON SUR TROIS STATIONS DIFFERENTES**

par Jean-Luc Mercier Alain Louveaux Jean-Michel Dreuillaux, Jacques Lhonoré &
Bruno Dumeige

**FOURMIS VAGABONDES A FLOREANA (GALAPAGOS) :
EVOLUTION RECENTE DES POPULATIONS
Tramp ants of Galápagos : recent evolution of populations of
Floreana island**

par Leïla von Aesch et Cherix Daniel

Monomorium destructor
Solenopsis geminata

Index

- Alaux Cédric, 75
Apparemment, 21
Apprentissage, 26, 70
Apprentissage de routes, 52
Aron Serge, 30
Bernard Gabriel, 5
Beugnon Guy, 52, 70
Bombus terrestris, 36, 45, 75
Bordereau Christian, 5, 16
Bornéo, 62
Bottin Lorraine, 66
Bourdon, 36, 45, 75
Bourillot Mathieu, 5
Brenne, 76
Cammaerts Marie-Claire, 9, 13
Camponotus lateralis, 30
Carmignac David, 5
Cataulacus mckeyi, 21
Chouvenc Thomas, 16
Collett Thomas, 26
Colza, 36
Comportement nécrophorique, 16
Conditionnement opérant, 9
Conflit reine - ouvrière, 75
Conrad Nicolas, 5
Crematogaster, 62
Cryptotermes secundus, 57
Daniel Cherix, 77
de Biseau Jean-Christophe, 30
Debout Gabriel, 21
Départ d'un patch, 36
Distance angulaire, 28
Distance parcourue, 13
Distribution libre idéale, 45
Domaties, 24
Dreullaux Jean-Michel, 76
Dumeige Bruno, 76
Durier Virginie, 26
Ectatomma tuberculatum, 52
Enterrement des cadavres, 16
Estève Caroline, 48
Figuier méditerranéen, 48
Formica rufa, 26
Fourmi à plante, 21
Fourmis, 48
Fourmis vagabondes, 77
Galápagos, 77
Gigantiops destructor, 70
Graham Paul, 26
Hamidi Rachid, 30
Hefetz Abraham, 75
Hossaert-McKey Martine, 48, 61
Hydrocarbures cuticulaires, 30
Jaisson Pierre, 75
Korb Judith, 57
Lachaud Jean-Paul, 52
Lefebvre Diane, 36, 45
Lenoir Alain, 40
Leonardoxa africana, 21
Lhonoré Jacques, 76
Louveaux Alain, 76
Lycaenidae, 76
Macquart David, 70
Macrotermes annandalei, 5
Macrotermes barneyi, 5
Macrotermes bellicosus, 5
Macrotermes subhyalinus, 5
Macrotermitinae, 5
Maculinea alcon, 76
Manica rubida, 40
Marchand Philippe, 40
McKey Doyle, 21, 66
Mercier Jean-Luc, 76
Microgynes, 40
Modèle de Cox, 36
Monomorium destructor, 77
Mutualisme figuiers – pollinisateurs, 48, 61
Myrmécofaune du figuier, 48
Myrmécophyte, 66
Myrmica sabuleti, 13
Myrmica sabuleti, 9
Odontotermes hainanensis, 5
Oecophylla, 62
Orientation spatiale, 52
Outreman Yannick, 36
Pages Pierre, 48
Parasites, 61
Parasitisme social, 40
Petalomyrmex phylax, 21
Pierre Jacqueline, 36, 45
Pierre Jean-Sébastien, 36, 45
Pistes de récolte, 5
Pollinisateurs, 36, 61
Polymorphisme de dispersion, 40
Production des mâles, 75
Proffit Magali, 48
Pseudacanthotermes militaris, 5
Pseudacanthotermes spiniger, 5, 16
Reines, 30, 40
Repères visuels, 26
Robert Alain, 5, 16
Roche-Labarbe Nadège, 52
Roullé Nathalie, 45

Routes, 70
Roux Estelle A., 57
Savarit Fabien, 75
Schatz Bertrand, 48, 61, 66
Sémon Etienne, 16
Serre, 45
Site alimentaire, 26
Soldats, 57
Solenopsis geminata, 77
Split sex ratios, 24

Stratégies reproductrices, 21
Structure génétique, 21
Succès reproductif, 57
Taille angulaire, 26
Termite champignoniste, 16
Termite primitif, 57
Tetraponera tessmanni, 66
Vitex thyrsoiflora, 66
von Aesch Leïla, 77

Presses Université François Rabelais Tours 2004

