

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

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

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

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

RESUME

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

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

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

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

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

SUMMARY

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

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

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

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

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

INTRODUCTION

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

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

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

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

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

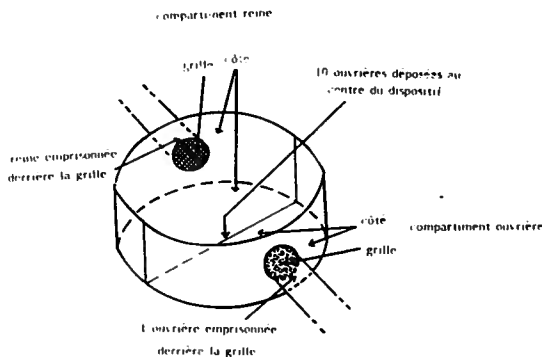
Dans cette étude l'analyse est faite au niveau du répertoire comportemental exprimé par des ouvrières issues de sociétés avec reine ou sans reine (après scission) mises face à leur reine homocoloniale et à une ouvrière de leur société.

MATERIEL ET METHODE

1) Le dispositif

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

Schéma 1 : L'olfactomètre
Schema 1 : The olfactometer



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

2) Les tests

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

3) Les animaux

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

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

4) Le traitement statistique

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

RESULTATS

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

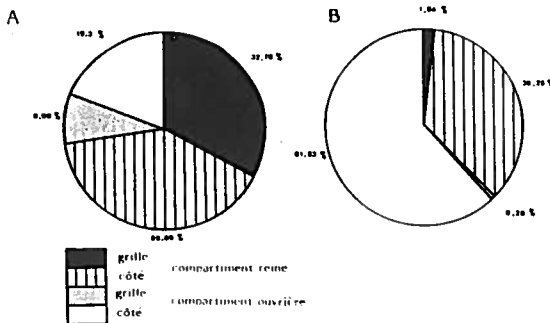


Fig. 1: La répartition des ouvrières normales (A) et orphelines (B) dans l'olfactomètre.

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

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

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

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

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

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

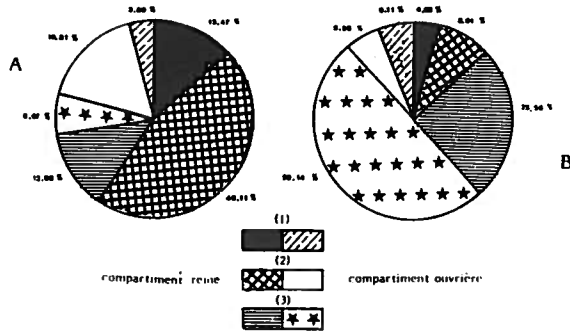


Fig. 2: Comparaison de quelques critères comportementaux relevés chez les ouvrières normales (A) et orphelines (B) dans les compartiments reine et ouvrière. (1) relations amicales et auto-toiletages, (2) déplacements et morsures de la grille, (3) Immobilisations.

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

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

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

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

3) Le répertoire comportemental (Fig. 3)

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

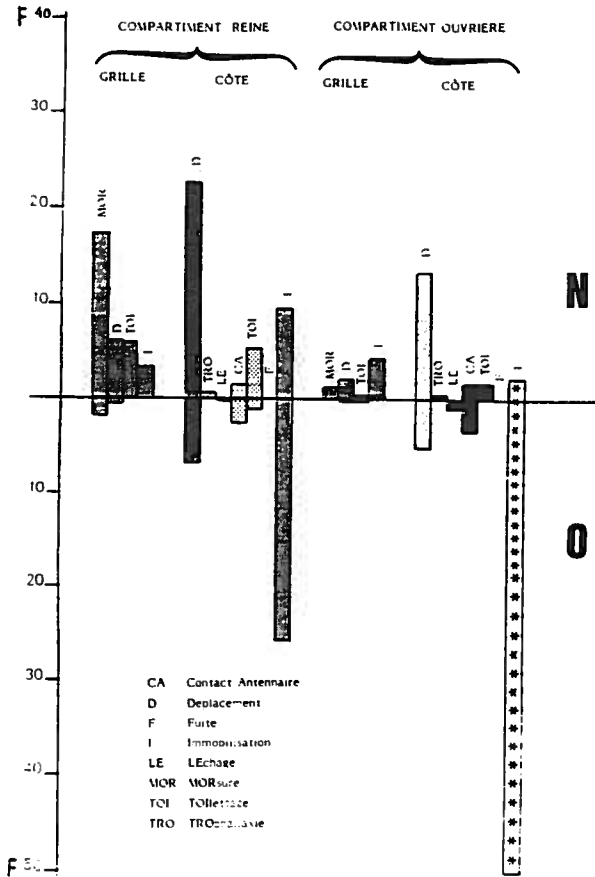


Fig. 3 : Le répertoire comportemental des ouvrières normales (N) et orphelines (O) face à leur reine homocoloniale et à l'ouvrière issue de la même société. F: fréquences relatives des comportements en %. Significatif: ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$ (U de Mann Whitney).

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

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

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

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

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

DISCUSSION

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

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

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

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

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

BIBLIOGRAPHIE

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

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